

1 問題

《ATP 合成》

次の文を読み、I～IVの各問に答えよ。

〔文〕

呼吸は、、、という、3つの過程に分けて考えることができる。

第一の過程であるは、細胞中ので行われる酵素反応である。この過程で、呼吸基質であるグルコース（ブドウ糖）はにまで分解される。第二、第三の過程はミトコンドリア内で起こる。

ミトコンドリアは内外2枚の膜からなる構造体であり、図1—1のように外側に外膜、その内側に内膜、さらにその内側に基質部分のマトリックスと模式化できる。

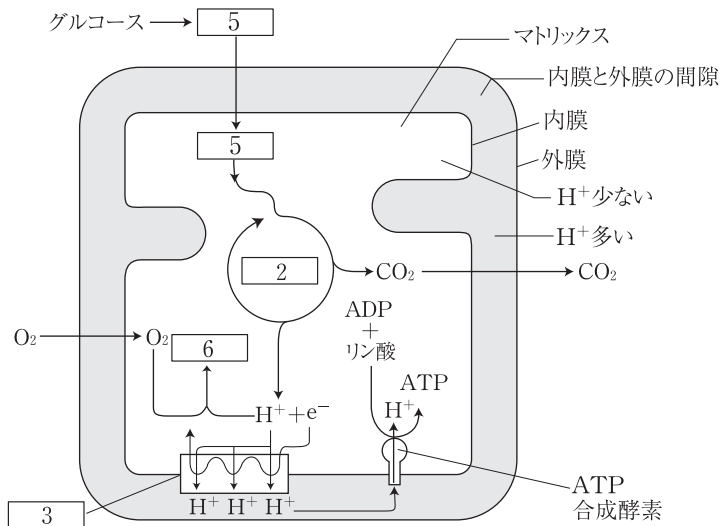


図1—1 ミトコンドリアの構造

ミトコンドリアに取り込まれたからは、マトリックス内での酵素の作用により、多量の水素イオン (H⁺) と電子 (e⁻) が生成される。この過程がである。

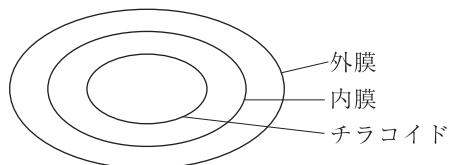
生成した電子は、内膜にある酵素群に受け渡される。電子は酵素間を次々と受け渡されていき、その間に少しずつエネルギーを放出する。このエネルギーは主にマトリックス内のH⁺を内膜と外膜の間隙へ汲み出すことに使われ、またマトリックスに必要なものを取り入れることにも使われる。電子は最終的に酵素群から酸素に受け渡され、酸素はマトリックス内のH⁺と結合してを生じる。

ミトコンドリアでは多量のATPが合成されるが、3の過程との関係はどのようになっているのだろうか。3の過程では、電子が運ばれるごとに、内膜と外膜の間隙の H^+ の量が増加していく。一方、マトリックス内の H^+ の量は減少する。そのため、内膜の内外に H^+ の濃度勾配（濃度差）が生じる。したがって、マトリックス側へ H^+ を送って濃度勾配をなくす反応が促進されることになる。 H^+ は内膜を貫通している特殊な酵素を通過してしか再びマトリックス内に戻れないようになっているが、マトリックス側へ H^+ が通過するときにこの酵素はATP合成酵素として働き、ADPとリン酸からATPを合成する。このように H^+ の濃度勾配を利用してATPの合成が行われるのである。

また、^(ア)この酵素は、状況によってはATP分解酵素として働くこともできる。すなわち、マトリックス内にATPが過剰にあたり、何らかの理由で内膜と外膜の間隙に H^+ が必要な場合には、ATPを分解することで H^+ を内膜と外膜の間隙へ供給することができる。 H^+ の濃度勾配をうまく利用して、ATPの生産の調節を行っているのである。

〔問〕

- I 空欄1～6に入る最も適切な語句を入れよ。
- II ミトコンドリアの内膜の内側（マトリックス）と、内膜と外膜の間隙ではどちらがpHが高いと考えられるか。文章の内容を参考に、理由とともに2行以内で答えよ。
- III 葉緑体にも呼吸の3に似た酵素群が存在し、 H^+ の濃度勾配によってATPが合成される。この際のATP合成に使われる H^+ は光エネルギーを用いた水分解によって生成されたものである。これについて以下の小問に答えよ。
- A 光合成におけるATPの合成は葉緑体のどの部分で行われるか。
- B 葉緑体では、合成されたATPは主にどのような反応に使われるか。
- C Bで答えた反応は葉緑体のどの部分で行われるか。
- D 葉緑体を模式化したものが図1—2のようであるとすると、ATP合成酵素はどの位置（膜）に、どの方向を向いて存在すると考えられるか。A～Cを踏まえて図中にATP合成酵素のマーク（図1—1参照）を2つ以上記せ。




注) ATP合成酵素は図1—1に倣って
のような形状で示すこと。
 なお、球状の部分にATP合成酵素としての活性がある。

図1—2 葉緑体の模式図

IV 好気性の細菌では **3** は細胞膜にある。つまり細胞膜そのものがミトコンドリアの内膜に相当する性質をもっていて、環境あるいは細胞膜と細胞壁の間隙と、細胞内の H^+ の濃度勾配を利用して ATP を合成している。ある種の好気性の細菌は、 H^+ の濃度勾配を用いて直接べん毛（または繊毛）の動力を得ているという。その仕組みは、図 1—3（細胞壁は省略）に示すように ATP 合成酵素と似て、 H^+ を取り込む際の駆動力を利用したものである。

これらの細菌は、嫌気状態でもグルコースなどの呼吸基質があれば泳ぐことができる。しかし、べん毛に動力を与えるタンパク質群に異常がないが、細胞膜に正常に働く ATP 合成酵素がない突然変異体は、嫌気状態では泳ぐことができない。下線部(ア)を参考にして、このような差異が生じる理由を推察し、5 行以内で説明せよ。

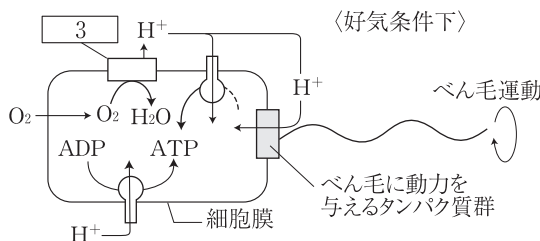


図 1—3 ある種の好気性細菌の模式図

ポイント

「代謝」の分野より、ATP 合成をとりあげた。

III H^+ の移動によって ATP が合成されるという仕組みをリード文から読み取る読解力と、これを葉緑体に当てはめる思考力が問われる。

IV 酵素是可逆的に働き得る、という科学的（化学的）知識が必要。

解答

I 1…解糖系 2…クエン酸回路 3…電子伝達系 4…細胞質基質
5…ピルビン酸 6…水

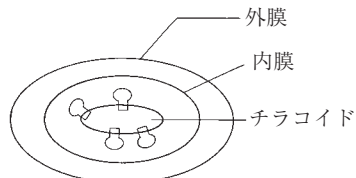
II 内膜の内側の方が H^+ が少ないので、pH は内膜と外膜の間隙より内膜の内側の方が高いと考えられる。

III A チラコイド（膜）

B 二酸化炭素の固定（カルビン・ベンソン回路）

C ストロマ

D 右図



IV 嫌気状態では、電子伝達系によって H^+ の濃度勾配を形成することができない。そこで、解糖系でできた ATP を ATP 合成酵素の逆反応で分解して、細胞内の H^+ を排出して H^+ の濃度勾配を形成していると考えられる。しかし、細胞膜に正常に働く ATP 合成酵素がない突然変異体では H^+ の濃度勾配を形成することができないため、泳ぐことができない。

解説

電子伝達系での ATP 合成機構を説明する仮説である化学浸透圧説は、1961 年 Mitchell によって提唱された。

I 呼吸の過程は、**解糖系**、**クエン酸回路**、**電子伝達系**の3つに大別することができる。解糖系は**細胞質基質**で行われる反応、クエン酸回路、電子伝達系は**ミトコンドリア**（クエン酸回路は**マトリックス**、電子伝達系は**内膜**）で行われる反応である。

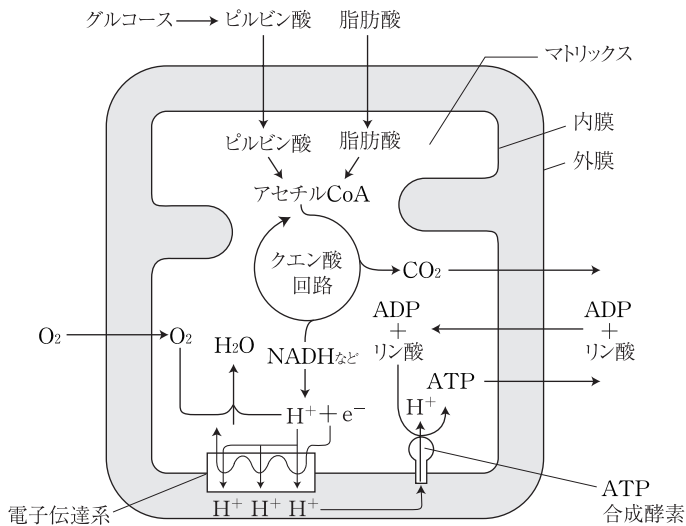
呼吸基質がグルコースの場合、解糖系で**ピルビン酸**にまで分解された後、ミトコンドリアに取り込まれる。ピルビン酸はアセチル CoA という物質に変えられた後、**クエン酸回路**に取り込まれ、水の付加、脱炭酸、脱水素を受ける。このうち ATP 合成においてとくに重要な反応は脱水素である。脱水素により生じる水素は水素イオン H^+ と電子 e^- に分かれ、補酵素である NAD^+ などの物質と結合して、内膜の**電子伝達系**の酵素群へ運ばれる。電子は内膜の酵素群の酵素間を受け渡される。この受け渡しの際に電子から生じるエネルギーを用いて、 H^+ はマトリックス側から内膜の外側へと輸送される。電子は最終的に酸素に渡される。電子をもらって不安定になった酸素はマトリックス中の H^+ と反応して水となり、安定する。

こうして、内膜と外膜の間隙には H^+ が多くなり、マトリックス中の H^+ は減少して、内膜をはさんで H^+ の濃度勾配が生じる。

内膜と外膜の間隙とマトリックスとの間で H^+ の濃度差が大きくなると、平衡を保つために H^+ のマトリックス側へ移動しようとする力が強くなる。しかし内膜は H^+ を透過させない構造になっており、 H^+ は特殊なタンパク質=ATP 合成酵素を通過してマトリックス側へ移動する。この H^+ が通過するエネルギーを用いて、ADP とリン酸から ATP が合成される。

ところで、呼吸を盛んにしていけば、合成された ATP がマトリックス内にどんどん蓄積していくことになる。このマトリックスに蓄積した ATP はどうなるのだろうか。実はミトコンドリアの内膜には、ADP と ATP とを同時に反対の方向に輸送する（ADP を引き入れるときに ATP を送り出す）機構がある。この機構のおかげで、マトリックスに蓄積した ATP が内膜と外膜の間隙に運ばれ、逆に内膜と外膜の間隙から ATP をつくる材料でもある ADP がマトリックス内に補給されるのである。ATP はミトコンドリアの外膜は容易に通抜け、細胞質基質へ出ていく。何ともうまくできているのである。

◀ Mitchell はこの仮説により 1978 年にノーベル化学賞を受賞した。



Ⅱ H^+ の濃度勾配ができている状態では、内膜と外膜の間隙は H^+ が多く、マトリックス側では H^+ が少ない状態になっている。このため、内膜と外膜の間隙では pH が低く、マトリックス内では pH が高い状態になっていると考えられる。事実、ミトコンドリアの内膜と外膜の間隙では pH 7 程度、マトリックスでは pH 8 程度になっている。

なお、電位は H^+ だけによって決まるわけではないが、イオンが簡単に膜を透過できないことを考えれば、 H^+ が多い内膜と外膜の間隙がマトリックス側比べて電位が高い状態であることが予想される。実際に、ミトコンドリアではこの電位差の方が H^+ を移動させるうえで重要な役割を果たしていることがわかっている。

Ⅲ 光合成にともなう ATP 合成は葉緑体のチラコイドで行われることから、ATP 合成酵素は葉緑体のチラコイド膜上に存在すると考えられる。また、光合成において二酸化炭素 CO_2 を固定するカルビン・ベンソン回路はストロマで行われるが、チラコイドで合成された ATP はこのカルビン・ベンソン回路で消費されるので、ATP 合成酵素はチラコイド膜上で、ATP がストロマ側で合成される向きに存在しているはずである。

光合成色素が光のエネルギーを受け取ると水が分解され、酸素と H^+ と電子に分解される。電子が電子伝達系の酵素間を伝わっていく間に H^+ はチラコイド膜内に輸送され、蓄積していく。こうして、チラコイド膜の内側の H^+ が多く、ストロマ側の H^+ が少ないという H^+ の濃度勾配が生じる。

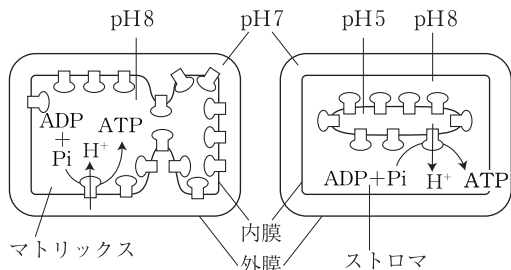
こうしてできた H^+ の濃度勾配を利用して、ミトコンドリアの場合と同様に、チラコイド膜にある ATP 合成酵素を H^+ がチ

◀ ATP 1 分子を合成するのに、いくつの H^+ が必要か正確に求めることはまだできていないが、エネルギーの関係からおおよそ 3 つ程度と推定されている。

◀ 問題中で紹介した ATP 合成酵素は、膜を貫通する H^+ 運搬体（きのこ型の軸の部分）と、酵素活性をもつ部分（きのこ型の頭の部分）からなること、 H^+ 運搬体は細菌の膜の輸送タンパク質（ H^+ とともに必要な物質を取り入れたり、 H^+ を取り入れる際にいらぬ物質を排出したりするタンパク質）と類似していることがわかっている。

◀ 呼吸の電子伝達系では酸素に電子が渡されたが、葉緑体では電子が補酵素である $NADP^+$ に渡され、不安定な $NADP^+$ は H^+ を捉えて安定し、 $NADPH$ となる。

ラコイド膜内からストロマ側に移動する際のエネルギーによって、ATPがストロマ側で合成される。



Ⅳ 細菌のあるものはH⁺の濃度勾配を用いて、直接べん毛を動かして水中を泳ぎ回る（一部の細菌はNa⁺の濃度勾配を用いているが、現段階では覚える必要はない）。好気性の細菌は細胞膜に電子伝達系の酵素群があるので、電子が電子伝達系の酵素群を通るごとに菌体外へH⁺が排出されていく。こうして菌体外にH⁺が多く、菌体内にH⁺が少ないというH⁺の濃度勾配が生じる。この濃度勾配を用いて、問題中の図1—3のような仕組みでべん毛を動かしている。

酸素があれば、電子伝達系が働いてH⁺の濃度勾配を形成することは可能である。しかし、酸素がない状態では、電子伝達系で最終的に電子を渡す物質がなくなってしまうため、呼吸の一環である電子伝達系自体が機能しなくなってしまう。このときH⁺の濃度勾配が形成できなくなった細菌はべん毛を動かせなくなってしまうのだろうか？ 酸素がない劣悪な環境になっても移動することができないならば、細菌はその場で死んでしまうことになる。細菌は座して死を待つのであろうか？

酸素がない場合でも、細菌は解糖系で嫌氣的にATPを合成することができるが、細菌はこのATPを移動に利用するのである。といっても問題にあるようにH⁺の濃度勾配を使った機構でべん毛を動かしているのなら、直接ATPを用いて動かすことはできない。

そこで、ATP合成酵素を逆の働きで用いるのである。酵素の反応は可逆的なものが多く、置かれた状況によってどちらかの反応を触媒しているので、環境が異なれば（基質濃度が異常に低くなる、生成物濃度が異常に高くなるなど）普段の反応とは逆の反応も起こし得る。

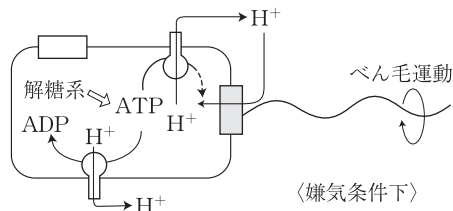
すなわち、呼吸をしているときにはH⁺の入ってくるエネルギーでATPを合成している酵素は、H⁺が外界に少なくなれば、ATPを分解したエネルギーでH⁺を外界に送り出すことができるのである。このようにして嫌気条件では解糖系で得られた

◀ 左がミトコンドリア、右が葉緑体。葉緑体の場合、ストロマのpHは8程度、チラコイド内のpHは5程度と測定されている。なお、図中のPiはリン酸の略。

◀ 細菌のべん毛の基部には、H⁺の移動を回転運動に変えるタンパク質（その働きから分子モーターなどとよばれている）が存在している。なお、真核生物のべん毛は分子モーターではなく、べん毛内の微小管どうしの相互作用で駆動している。混同しないように！

◀ ヒトも低酸素条件になった筋繊維内などで、解糖によりATPを合成することが可能である。

ATPの分解で発生したエネルギーを、菌体内から菌体外への H^+ の排出に用い、 H^+ の濃度勾配をつくることでべん毛の動力を得ていると考えられている。



採点基準

配点 20点

- I 6点 (各1点×6) II 2点
 III A 1点 B 1点 C 1点 D 3点
 IV 6点

配点のめやす

II

- ①「内膜の内側の方が H^+ が少ない」…1点
 ②「pHは内膜と外膜の間隙より内側の方が高い」…1点

III D

- ①チラコイド上に描けている…2点
 *他の膜にも描いてある場合は0点。
 * **差がつく!** 1つしか描いていない場合は1点減点。
 ②方向が正しく描けている…1点
 *①が0点なら②の加点はなし。
 *両方向に描いてある場合は0点。

IV

- ①「嫌気状態では、電子伝達系によって」…1点
 *電子伝達系に関する内容があれば1点。
 ②「 H^+ の濃度勾配を形成することはできない」…1点
 *①に加点がない場合、②の加点なし。
 ③「解糖系でできたATPを」…1点
 *ATPが解糖系で形成されることを記述できていればよい。
 ④「ATP合成酵素の逆反応で分解して、細胞内の H^+ を排出して H^+ の濃度勾配を形成していると考えられる」…2点
 *ATP合成酵素が H^+ の濃度勾配の形成に関与しているという内容があればよい。
 * **差がつく!** 「水素イオン濃度を調節する」のように、 H^+ の濃度に差が生じることを明確に示していない場合は1点減点。
 ⑤「細胞膜に正常に働くATP合成酵素のない突然変異体では H^+ の濃度勾配を形成することができない」…1点