脂 質 と 膜 構 造

平 山 修

島根大学農学部 (松江市西川津町 1060)

Lipids and Membrane Structure

Osamu HIRAYAMA

College of Agriculture, Shimane University

(1060 Nishikawatsu-chō, Matsue-shi)

1 は じ め に

脂質はタンパク質や糖質とならんで生体を構成する一大物質群である。この成分が他の二者と著しく異なる点は、水不溶性の炭化水素鎖をもち、共有結合による高分子化をせず低分子として存在することである。これは一見単純な性質に聞えるが、水溶液中において脂質分子が会合濃縮化して膜構造をつくり、そして脂質分子の複雑化とともに膜構造を多様化させる基本的な要因になる。始原の地球水圏における生命体の発生に際しても、おそらくこのような物性をもった脂質がタンパク質と結合して特定の限界膜を形成し、つづいてその構造の進化とともに多種多様の機能が付せられ、今日のような生体膜が築き上げられてきたと想像することができる。

近年生物科学の発達につれて、生体反応の多くのなぞがこの生体膜に秘められていることがわかり、今日多方面からの意欲的な研究がこの領域へ集中されている。しかし、生物をささえている生体膜は巧妙な構造と多岐にわたる機能をもっていて、今なお隠されている面がきわめて多い。生体膜に関するすぐれた総説^{1)~3)}はすでにいくつが出されているが、本稿においてはとくに膜構造の脂質に関連する領域をとり上げ、今までの知見を概観し

てみたい。

2 細胞の膜系

生物の基本単位である細胞は、生物種および同じ生物種の中でも器官や組織の違いによって形や機能が異なっているが、その基本的構造と成分は共通した面が意外に多い。図-1 は各生物の細胞の電子顕微鏡による観察結果を模式的に示したものである。下等な生物である細菌は細胞膜、外膜(細胞壁)のほかにメソゾームをもつ程度の単純な構造体から成っているが、進化した高等生物では機能分化によって核、Mt, Ms, ゴルジ体などを生成し、さらに動物細胞ではリゾソーム、植物細胞では葉緑体などが生物種特異の構造体として形成されている。図-1 でみられるように、これら細胞膜および細胞内器官はいずれも領域を限定する膜を有し、膜構造が細胞の普遍のかつ基本的構造であることがわかる。これは、複雑な生体反応を合理的かつ能率的に進めるのに膜構造が最も適した構造であり、生物がこの膜系を基礎にして進化発展してきたことを物語るものである。各種膜系が共通

図-1 細胞の電子顕微鏡写真模式図
各細胞内器官の大きさや数は厳密でない
(渋谷 (1970) の図を引用)

本稿ではつぎの略号を使用する。

Mt: ミトコンドリア

Ms: ミクロソーム

DPG: ジホスファチジル・グリセリン

PG: ホスファチジル・グリセリン

PC: ホスファチジル・コリン

PGP: ホスファチジル・グリセリンホスフェート

PE: ホスファチジル・エタノールアミン

Sph: スフィンゴミエリン

PS: ホスファチジル・セリン

MGDG: モノガラクトシル・ジグリセリド

PI: ホスファチジル・イノシット

DGDG: ジガラクトシル・ジグリセリド

PA: ホスファチジン酸

SQDG: スルホキノボシル・ジグリセリド

LPC: リゾホスファチジル・コリン

表-1 各種生体膜の化学組成

膜成分	非光合成組織							光合成組織 ¹⁰⁾		
	細胞膜			核膜 ⁷⁾ ゴルジ体 ⁸⁾ ミトコンドリア ⁹⁾ ミクロソーム ⁶⁾				葉緑体 ¹⁾ フラメラ	ラン藻 ²⁾ ラメラ	光合成細菌 ³⁾ R. rubrum
	大腸菌 ⁴⁾	ネズミ肝 ⁵⁾	ヒト赤血球 ⁶⁾	ネ	ズ	ミ	肝			
タンパク質/脂質重量比	1.5	—	1.5	—	—	1.8	0.7 1.2	1.0	4.5	—
極性脂質*	96	62	75	—	54	95	85	63	77	65
PC	—	40	23	59	45	48	61	MGDG	24	23
PE	100	18	20	15	17	28	19	DGDG	16	10
Sph	—	19	18	6	12	—	4	SQDG	7	10
PS	—	4	11	4	4	—	3	PG	9	6
PI	—	8	2	4	9	8	9	—	—	10
DPG	—	—	—	—	—	11	—	PE	—	17
PG	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
非極性脂質*	4	38	25	41	46	5	15	色素類	37	23
コレステリン	—	35	100	—	17	100	25	—	—	35

* 全脂質中の%, 各脂質の値は極性または非極性脂質中の%

してもつ機能は (1) 領域限定による独立系の保持, (2) 出入物質の検問と膜透過, そして (3) 酵素系の能率的組織化と考えられる。(3) は (2) の機能を合理的に果たすための適応の機構であり, これがさらに膜機能の分化へつながっていると解釈される。

3 膜の構成成分と組成

細胞ホモゲネートの遠心分離法および化学成分の微量分析技術が発達し, 細胞膜ならびに細胞内器官の膜成分の分析が近年可能になってきた。表-1 に代表的な膜の成分組成を示す。主成分はタンパク質と脂質である。両成分の構成比は膜の種類によってかなりの差がみられるが, 通常タンパク質が膜の 50~70% を占めている。このタンパク質の大部分は構造タンパク質と呼ばれる分子量 2 万程度の不溶性タンパク質から成る。この膜タンパク質のアミノ酸組成は多くの膜でよく類似しており, 疎水性のアミノ酸が多く (水不溶性にする), システイン残基がほとんどなく (タンパク質分子間の結合をしない), そしてアスパラギン酸とグルタミン酸が多い (タンパク質内部での水素結合を促進する) という共通した特徴をもっている。

これに対し脂質の方は, 膜の種類によってもまた膜の生理的条件によってもその成分と組成が変化することが知られ, 膜の微細構造そして膜機能の多様化に大きく寄与していることが伺われる。膜を構成する脂質は一般にリン脂質, 糖脂質などの界面活性作用をもつ複合脂質 (極性脂質) が大部分を占めているが, ステリン, トリグリセリド, 遊離脂肪酸などの非極性脂質⁸⁾

* グリシン, アラニン, ロイシン, イソロイシン, バリン, フェニルアラニン, メチオニン

もしくは脂溶性色素類¹⁰⁾も膜機能の分化に応じて組み込まれている。表-1 でみられるように, 動物の膜脂質は通常 PC および PE を主成分となし, 膜の種類に応じてさらに Sph (血球膜), セレブロシド (神経ミエリン鞘), DPG (ミトコンドリア) なども主成分として含有する。他方, 植物の光合成器官は動物膜と異なり, MGDG, DGDG, SQDG および PG を主成分とする膜を構成し^{10), 11)}, 光合成細菌は類似した光合成能をもつにもかかわらずむしろ他の従属

栄養細菌に似た脂質をもっている¹⁰⁾。このように脂質組成には膜の種類 および 機能に応じた多様性がみられるが, この多様性はさらに各脂質がもつ構成脂肪酸の組成とその分子内分布 (分子種) によっても大きく特徴づけられる。その代表的な例は光合成系脂質においてみることができる。表-2 に光合成系脂質の脂肪酸組成をかかげ, 図-2 には各脂質の構成脂肪酸がグリセリンの 1 位と 2 位にどのように結合分布しているかを模式的に示した。これから判断されるように, 各生体膜は厳密に機能に応じた特定の脂質分子種すなわち特定の脂肪酸を特定の位置に結合した脂質を要求し, この脂質成分の特異性によって必要な膜微細構造が規定されると推測される。

なおタンパク質, 脂質以外に膜成分として糖およびリボ核酸が検出されているが, 前者は糖タンパク質の形で存在する。

表-2 光合成系脂質の脂肪酸組成 (%)¹¹⁾

	Δ^9 -trans						
	C _{14:0}	C _{16:0}	C _{16:1}	C _{16:3}	C _{18:1}	C _{18:2}	C _{18:3}
MGDG	—	—	—	25	—	2	72
DGDG	—	3	—	5	2	2	87
SQDG	—	39	—	—	—	6	52
PG	1	11	32	2	2	4	47

P: リン, C: コリン, E: エタノールアミン, G: グリセリン, Gal: ガラクトース
数字は脂肪酸の炭素数

図-2 膜脂質とその構成脂肪酸の位置分布

4 膜の基本構造

上述のように生体膜はタンパク質と脂質を主成分として構成されているが、膜の基本構造の実体はまだ分子のレベルで明確に説明できる段階までは知られていない。しかし、現在多方面からのアプローチがなされ多くの知見が集積されているので、これを基礎にして簡単な考察を加えることにする。

4.1 物理化学的アプローチ

膜組織を重金属で固定し超薄切片法によって電子顕微鏡下観察すると、すべての膜断面は重金属に濃染する二つの層 (20 Å) とその間に染まらない明るい層 (35 Å) の三構造を示す (図-3)。しかもその構造体の厚さが各膜においてほとんど類似した値を示すことから、Danielli について Robertson は単位膜モデルを提出し¹⁶⁾ (図-3 a)、脂質二重層の両面に β 構造のタンパク質が静電結合で配列している構造 (タンパク質-脂質-タンパク質, PLP 構造) を示した。ところがその後赤外線吸収スペクトル^{17), 18)}、円偏光二色性¹⁹⁾、旋光分散¹⁹⁾などの方法が膜構造の研究に使用されるようになり、多くの膜ではタンパク質の大部分が α -ヘリックス構造とランダムコイル構造をとり、繊維状に伸びた β 構造のタンパク質はきわめて少ないことが示された。また核磁気共鳴法の研究²⁰⁾によると膜中で PC はその脂肪酸鎖の $-\text{CH}_2-$ および $-\text{CH}=\text{CH}-$ 基の運動が著しく制限された状態にあるが、親水基の $-\text{N}^+(\text{CH}_3)_3$ は遊離の場合と同様に自由な運動をしている。これはリン脂質の脂肪酸鎖が他成分と会合結合しているのに対し、親水基は膜外の水層に露出していることを示す。これらの現象は単位膜モデルでは説明不能であり、Singer ら¹⁹⁾は図-3 b のモデルを提出した。すなわち、単位膜説のように脂質二重層をもたず、脂質はその脂肪酸鎖をタンパク質内部の疎水域にソウ入し、タンパク質の炭化水素鎖と疎水会合で結合する (脂質-タンパク質-脂質, LPL 構造) という考え方である。さらに Benson ら^{1), 25)}は電子顕微鏡による詳しい観察結果^{22)~24)} および膜の分散、再構成などの実験結果²⁶⁾をもとにし、図-3 c の反復単位説²⁵⁾を提案した。これによると、膜は疎水会合でできたリポタンパク質サブユニットが二次元的に結合配列した構造体であるとした。すなわち図-3 b および c の両モデルは脂質-タンパ

ク質結合を疎水結合としている点同じ系列に属する。したがって膜基本構造のモデルは PLP 構造と LPL 構造の二つに大きく分類され、後者が多くの人によって支持されるようになってきた。

4.2 生化学的アプローチ

膜構造の研究は物理化学的方法と平行して生化学的方法によっても活発に進められている。酵素による実験がとくにめざましい。葉緑体ラメラ膜にガラクトリパーゼを作用させ、ガラクト脂質の親水基ガラクトースが容易に分解遊離することが示された²⁶⁾。また赤血球膜や肝細胞の Ms 膜にホスホリパーゼ C が働くとホスホリコリンがすみやかに切断され²⁷⁾、しかもこのホスホリコリンは水層中に遊出し、膜中にはジグリセリドが残存していることがわかった。さらに本酵素処理によって膜の可溶化はおこらず、膜の電子顕微鏡像も酵素処理前とほとんど変わらないことも確認された。これらはいずれも膜を LPL 構造とすると理解できる現象である。

他方、多くの膜は界面活性剤の作用で分散され、超遠心的にほぼ均一なリポタンパク質サブユニットを生成する。そしてこのサブユニットは Mg^{++} の存在下界面活性剤を除去すると再び膜を形成することが知られている²⁸⁾。膜の反復単位説を強く支持する根拠である。

以上述べたように、長期間信じられてきた単位膜説は、膜の物理的、化学的性質から考えて現在かなりの部分が否定されてきている。しかしながら、なお凍結エッチング法の電顕図²⁾ そのほか脂質二重層を仮定することによってよく説明できる事象もいくつかあり、PLP 構造を完全に否定することはできない。生体膜の化学組成にはきわめて広い幅がみられ、すべての膜が必ずしも同じ基本構造をとるとは考えられない。また後述のように、膜構造は決して固定されたものでなく動態として理解しなければならない。タンパク質の α -ヘリックス構造と β 構造との間も比較的容易に変化し、水分が減少すれば β 構造になりやすいことが知られている⁴⁾。またタンパク質と脂質との結合においても、荷電をもたない糖脂質は疎水結合を主体とするが、酸性リン脂質などでは静電結合が大きな役割を演ずることも認められている²⁹⁾。膜の動態が測定条件の差異によっても変化し、膜構造が影響を受けることは当然考えられるところである。したがって上述の単位膜説を支持する事象が、膜の動態の一変形

であるのか、膜の種類によって異なった基本構造をとるためか、あるいは両基本構造が同一膜に巧妙に織り込まれ両者がある範囲内で移行し合っているのかは、なお多くの実験を要する今後の課題である。

5 脂質成分と膜の物理化学的性質

上述のように、膜の基本構造にはなお問題が残されているが、すべての膜が膜内に疎水域を形成する

図-3 電子顕微鏡写真による模式図と膜モデル

ことは共通している。この疎水域の物理化学的性質が膜成分とくに脂質成分によってどのように影響されるかをすることは、intact の生体膜の構造を考えるのに重要な手がかりとなる。

複合脂質の単分子膜的研究³⁰⁾によると、PC 分子の占める極限面積はその構成脂肪酸の炭化水素鎖が飽和のとさ最小値をとり、したがって凝縮した膜をつくるが、不飽和度が高くなると極限面積が大になり膨張した膜を形成する。また PC とコレステリンとの混合膜においては、不飽和酸をもつ PC はその分子間の空洞にコレステリンをはめ込み、著しい収縮効果を示して安定な膜を形成することが認められている。これらの知見は生体膜の性質を解釈する場合貴重な示唆を与えてくれる。ここに一例として大腸菌変異株を用いた実験³¹⁾を述べよう。用いられた変異株は不飽和酸の合成能を欠き、培地に加えられた脂肪酸はほとんどそのまま膜リン脂質に取り込まれる。この場合菌体内では膜リン脂質の変動が最少になるよう調節されていると考えられる。今培地に各種脂肪酸種を加え、膜リン脂質に取り込まれる量を調べると、その量は脂肪酸種によって異なり、モノエン酸では短鎖になるほど、同じ炭素鎖では不飽和度が高くなるほど取り込み量が減少することがわかった。この事実、短鎖モノエン酸、高度不飽和酸をもつリン脂質が上述のように膜内でより膨張した状態に配列されるためと考えるとき理解できる。また先の単分子膜の知見から、膜の脂肪酸組成ならびにコレステリン含量は膜の物理的安定度を知る指標になると考えられる。事実、高コレステリンのミエリン膜は安定であり、またある細胞膜の低コレステリンのものは界面活性剤処理だけでこわれるが、高コレステリン膜は超音波処理を用いなければ分散しない。

膜内の物理化学的性質は核磁気共鳴法によって多くの情報が提供されている³⁴⁾。これによると、膜疎水域を形成する脂肪酸鎖は低温で固状（パラフィン状）そして高温で液状になる。この場合膜の水分含量も影響し、水分が増加するとそれまで固相であったものも運動性を増すことが示されている。これら膜の特性は上述の大腸菌変異株の膜においてもみることができる。すなわち、培地にエライジン酸を加え 38°C で培養するとこの菌は生長するが、しかし 27°C では生長できない³¹⁾。これは膜リン脂質に結合するエライジン酸が、38°C では膜機能の営める液状を保持するが、27°C では生理的許容範囲を越えた固相に近い状態になるためと推察される。また膜脂質の脂肪酸組成が生育温度で変わり、高温で飽和酸がそして低温で不飽和酸が増加する現象が知られている³²⁾が、これも膜機能発現に好適な状態を保つための代謝調節と解釈することができる。

生体膜疎水域の物理的状态はさらに電気的恒数からも推測できる。生体膜の電気容量は人工のリン脂質二重層

(0.33~1.3 $\mu\text{F}/\text{cm}^2$) と似た値を示すが、電気抵抗は約 $10^4 \Omega/\text{cm}$ の値をもち人工リン脂質二重層 ($10^8 \Omega/\text{cm}$) に比してはるかに低い値を示す³⁰⁾。これは、生体膜疎水域が人工脂質二重層とはかなり異なった構造をとることを示唆している。

なお、膜機能の一つである電子伝達系には、電媒常数の低い膜疎水域が必要とされているが、最近の知見によれば疎水域はとくに酸化的リン酸化反応の場としての意義が認められてきている³³⁾。

6 脂質代謝と膜構造

膜を構成する成分は決して固定的でなく、生理的環境もしくは膜機能に応じてつねに代謝回転していることが知られてきた。したがって膜構造は一種の動的平衡から成る系であり、その動態の内容が重要な課題となる。ここでは膜の脂質代謝およびこれに関連する膜構造の変化について述べる。

6.1 膜脂質の代謝

多くの膜リン脂質は活発な代謝を示す。ある微生物膜において、PE, PS, PG, DPG, PA の各リン脂質はそれぞれ程度の差はあるが各分子の親水基をとくに速く代謝回転させていること、そして各リン脂質の 1, 2 位結合脂肪酸はたがいにまったく異なる速度で代謝されていることなどが明らかにされた³⁵⁾。一方、脂質分解酵素のホスホリパーゼ A が *Mycobacterium phlei*³⁵⁾ および大腸菌³⁶⁾の膜画分から分離され、大腸菌からの酵素は遊離リン脂質を基質としないが膜画分の内在脂質を活発に分解することが示された。また *Bacillus magisterium* の細胞膜中にもホスホリパーゼ A および C の存在が検出され³⁷⁾、Mt 膜にも同様な酵素の活性が認められている³⁸⁾。このように膜に組み込まれた脂質分解酵素はかなり広く分布していると推測される。したがって、上記の脂質代謝は膜の内在酵素による内在脂質の反応としてとらえることができる。

他方、動物細胞における脂質の基本的合成系は Ms 区分にあり、したがってここで新生されたリン脂質が Mt をはじめ細胞内器官へ運ばれる。そしてリン脂質交換反応によって Mt 膜などの脂質が取り込まれるという³⁹⁾。しかし、Mt 膜で合成される脂質も明らかに存在し、PA は Mt 外膜で合成されることが認められ⁴¹⁾、また PGP および PG の合成ならびに分解を触媒する酵素の存在も知られている⁴²⁾。以上述べたように各生体膜における脂質の代謝速度ならびに様式は次第に明らかにされつつある現状である。

6.2 膜構造体の形態変化

Mt は生理的条件において膨潤したり収縮したりする³⁸⁾。しかもこれは生理的反応と関連する場合が多い。この形態変化の現象は、Mt 膜を構成する分子のコンフ

ォーメーション変化の集積もしくはそれに伴う二次的变化と解され、膜脂質の代謝とも密接な関連がある。Mt が脂質代謝と関係しておこす膨潤現象は二つに分けられる。その一つは、Mt 懸濁液に Fe^{++} を添加した場合酸素の吸収と平行しておこる膨潤であり、膜リン脂質に生成する過酸化物が二次的に膜構造を変化させるものと考えられる³⁸⁾。今一つの膨潤は共

図-4 正常な無傷なミトコンドリア (A) と種々のタイプの膨潤ミトコンドリア模式図 (Lehninger, 1962)⁴¹⁾

役阻害剤 Ca^{++} 、チロキシシンなどによって誘起される反応である。この場合、Mt 内に遊離脂肪酸が生成増加する⁴³⁾ことから、ホスホリパーゼ A⁴⁴⁾の関与するつぎのような機構が考えられている。すなわち Mt 膜においては、内在リン脂質にホスホリパーゼ A が作用して遊離脂肪酸とリゾ型リン脂質を生成し、ついでこれら分解生成物は ATP の存在の下にリゾ型リン脂質-アシル SCoA 転移酵素によってリン脂質を復生する反応系がある (図-5)。この系に共役阻害剤 Ca^{++} が添加されると ATP

図-5 Mt 膜における脂質代謝

の生成が低下し、アシル SCoA の生成が抑制されて遊離脂肪酸が蓄積する。遊離脂肪酸は Mt に対し強い共役阻害剤として作用する⁴⁵⁾ため、上記反応はさらに促進される。したがって膜リン脂質はリゾ型に変わり⁴⁶⁾、これに基づく膜構造のゆるみおよびこれに関連して二次的に起こる透過性の変化が Mt の膨潤を誘導すると考えられる。膨潤の度合は膜脂質の脂肪酸組成に依存し、高度不飽和酸含量の高い膜がよく膨潤する⁴⁶⁾。

上述の Ca^{++} で誘起された膨潤 Mt は、ATP が存在すると収縮して元の状態に回復する⁴⁷⁾。この収縮反応に共役して PA および DPG^* の合成反応がおこることが認められ⁴⁸⁾、また PI^* も Mt の収縮反応に大きく寄与していることが示された⁴⁹⁾。 PI 、PA は Mt 膜で速い代謝回転をする脂質の代表的なものであり、膜構造の変化

を伴う生物活性に大切な役割を果たしているものと考えられる。さらに、Mt の呼吸反応と形態変化の間に密接な関係があることは、Mt が無酸素状態で膨潤し、これに酸素を与え呼吸を行なわせると正常な状態にまで収縮することからも証明された。

類似した現象は、光リン酸化を行なう葉緑体においても発見されている⁵⁰⁾。すなわち、葉緑体は光照射によって収縮しそして暗所において元の状態へ回復する。この構造変化と代謝との関連についての詳細はまだほとんどわかっていない。

6.3 物質透過と膜構造

上に述べたように、膜は内部に疎水域を形成し、これを親水基および水層が囲むことによって、その特性が発揮される。したがって一般に脂溶性物質は分子の大きさに無関係に速く透過されるが、水溶性分子の透過は困難になる。しかし膜構造には小孔の存在が想定され、水やメタノールのような低分子は自由に拡散透過できる。これに対し荷電物質（とくに陽イオン）の透過はきわめてむずかしく、いわゆる能動輸送の機構によるのが普通である。

膜の疎水域は非特異的 barrier を形成すると解され、糖分子の膜透過は疎水域の状態に強く影響される。すなわち、特定脂肪酸をもつ大腸菌膜を糖透過の面から観察すると温度変化によって二種類の膜状態が認められ、その遷移点以下の温度では温度の低下とともに糖透過能が急速に減少する^{31), 51)}。この遷移点は膜構成脂肪酸によって異なり、不飽和度が高いほど低くなる（オレイン酸, $13\sim 14^\circ\text{C}$; リノール酸, $7\sim 8^\circ\text{C}$ ）。これら現象は膜内における糖の penetration に関連した現象と理解される。糖の膜透過は一般に能動輸送によるとされており、このための機構もまた膜脂質と深い関係をもつことが知られてきた。山口ら³⁷⁾は *Bacillus megaterium* strain KM の膜にあるホスホリパーゼ A、ホスホリパーゼ C および ATPase がグルコースによって活性化されることを見だし、つぎのような透過機構を提案している。すなわち、膜表面にあるホスホリパーゼがグルコースによって活性化され膜リン脂質が分解される。そのため膜構造にゆるみを生じグルコースが膜中に進入してくる。膜の内側には ATPase が存在し、グルコースに活性化されて透過に必要なエネルギーを供給する。

他方 Deierkauf らは酵母細胞の糖透過時に脂質が共役して代謝されることを見つけ⁵⁴⁾、他の知見^{52), 53)}をも導入して図-6 のような機構を提出した⁵⁴⁾。これによると、膜脂質の PG は phosphotransferase 触媒の下にポリリン酸のリン酸基を結合して PGP になる。ついで PGP は permease 触媒下ガラクトースおよび carrier** と反応して carrier-P-galactose 複合体を形成し、この

* DPG は Mt の内膜にそして PI は外膜に局在する。

** 糖と特異的に結合して運ぶタンパク質⁵³⁾。

図-6 酵母細胞における糖の膜透過機構
PGP-PG 系を経て carrier-P-galactose を形成し
この複合体が膜を通過する

複合体が膜を通過することによって糖を運ぶ。

上述の二つの透過モデルは、糖の能動輸送のそれぞれ一部の機構を示唆した説であると理解すべきだろう。膜脂質が酵素反応の場の形成ならびにそれ自身の反応を通して、膜機能発現に多面的に寄与していることが充分に伺われる。

最後に *Mycoplasma* の膜構造と透過機構にふれる。*Mycoplasma* の細胞は構造的、機能的にみて一般の細菌とウィルスの中間に位し、細胞膜に囲まれただけの最も単純な構造の興味ある生物である。*Mycoplasma* の細胞膜は一般細菌と異なりコレステリンもしくはジヒドロキシカロチンの特異成分としてもつ。Smith⁵⁵⁾によるとその膜はリポタンパク質サブユニットから成り、このサブユニット間は DPG によって橋かけ結合されている。そして DPG のリン酸基間にはサブユニットの間げきを小さくするため Mg^{++} が結合している (図-7)。糖の膜

図-7 マイコプラズマ細胞膜の膜構造モデル

透過に際しては、まず酵素の活性化に伴って Mg^{++} が脱離し、ついでサブユニットの間げきが拡大して糖分子がサブユニット表面に近づき、ここで配糖体としてジヒドロキシカロチンに結合する。糖を結合したサブユニットはそれ自身の回転によって膜の内側へ糖を移行する。脂質とくに酸性リン脂質が膜構造および膜機能に果たす役割を知る上にきわめて興味ある知見である。

現在われわれが描きうる動的生体膜構造はなお漠然とした部分がかなり多い。しかしながら、上述のような各種の膜機能に関する具体的知見を数多く集積していくことによって、intact の膜構造に少しずつ近づいていくことができるだろう。

7 おわりに

生体膜の構造と機能の問題は現代生化学の最も大きな課題の一つである。本稿はこの課題の一部として脂質に関連する領域を主として取り上げ、概論的な紹介をした。Mt、葉緑体に関しては ATP 合成の膜機能を掘り下げた詳しい研究があるが紙数の関係で省略した。

上に述べたように、膜構造に関する研究は近年著しく進歩したとはいえ、まだわれわれの知識は乏しく、intact の膜構造を理解するにはなおかなりの距離がある。これからさき膜機能についての研究がとくに大きく進歩すると予想されるが、分化した各種の膜機能が分子レベルで正確に説明できるようになるときはじめて真の膜微細構造が理解でき、個々の脂質の役割と存在意義が明確になるだろう。この領域における研究の発展を期待してやまない。

(昭和 46 年 5 月 6 日受理)

文 献

- 1) A.A. Benson, *J. Am. Oil Chemists' Soc.*, **43**, 265 (1966); 渋谷訳, 化学と生物, **5**, 68 (1967)
- 2) D. Branton, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **20**, 209 (1969)
- 3) E.D. Korn, *Ann. Rev. Biochem.*, **38**, 263 (1969)
- 4) 香川, 化学増刊 41 "続現代の生化学" (上), p. 195 (1970) 化学同人; 香川, 蛋白質核酸酵素, **14**, 116 (1969)
- 5) 渋谷, 化学と工業, **23**, 392 (1970)
- 6) 佐藤, 化学と工業, **23**, 1118 (1970)
- 7) P. Lemarchal, M. Bornens, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **51**, 1021 (1969)
- 8) T.W. Keenan, D.J. Morré, *Biochemistry*, **9**, 19 (1970)
- 9) E.D. Korn, *Science*, **153**, 1491 (1966)
- 10) O. Hirayama, *J. Biochem.*, **61**, 179 (1967); *Agr. Biol. Chem.*, **31**, 947 (1967); *ibid.*, **32**, 34 (1968)
- 11) C.F. Allen, O. Hirayama, P. Good, "Biochemistry of Chloroplasts", Vol. 1, p. 195 (1966) Academic Press
- 12) F. Possmayer, G.L. Scherphof, T.M.A.R. Dubbelman, L.M.G. Van Golde, L.L.M. Van Deenen, *Biochim. Biophys. Acta*, **176**, 95 (1969)
- 13) R. Safford, B.W. Nichols, *Biochim. Biophys. Acta*, **210**, 57 (1970)
- 14) M. Noda, N. Fujiwara, *Biochim. Biophys. Acta*, **137**, 199 (1970)
- 15) L.L.M. Van Deenen, F. Haverkate, "Biochemistry of Chloroplasts", Vol. 1, p. 195, (1966) Academic Press
- 16) J.D. Robertson, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **4**, 349 (1958)
- 17) D.R.H. Wallach, P.H. Zahler, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **56**, 1552 (1966)
- 18) 香川, 生化学, **41**, 518 (1969)
- 19) J. Lenard, S.J. Singer, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **56**, 1828 (1967)
- 20) D. Chapman, V.B. Kamat, J. de Gier, S.A. Penkett, *J. Mol. Biol.*, **31**, 101 (1968)
- 21) A.L. Lehninger, *Phys. Rev.*, **42**, 467 (1962)

- 22) T. Oda, H. Huzisige, *Exptl. Cell Res.*, **37**, 481 (1965)
 23) R.B. Biggins, *J. Science*, **144**, 1009 (1964)
 24) T.E. Weier, A.A. Benson, *Am. J. Botany*, **54**, 389 (1967)
 25) D.E. Green, J.F. Perdue, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **55**, 1295 (1966)
 26) P.S. Sastory, M. Kates, *Biochemistry*, **3**, 1280 (1964)
 27) J. Lenard, S. Singer, *J. Science*, **159**, 738 (1968)
 28) T.M. Terry, D.M. Engelman, H.J. Morowitz, *Biochim. Biophys. Acta*, **135**, 391 (1967); D.M. Engelman, H.J. Morowitz, *ibid.*, **150**, 375, 385 (1968); D.G. McConnel, A. Tzagoloff, D.H. MacLennan, D.E. Green, *J. Biol. Chem.*, **241**, 2373 (1966)
 29) D.E. Green, A. Tzagoloff, *Arch. Biochem. Biophys.*, **116**, 293 (1966); 平山 “脂質生化学研究” p. 5 (1968)
 30) 林, 蛋白質核酸酵素, **15**, 1088 (1970)
 31) 赤松, 化学と生物, **9**, 20 (1971)
 32) C.W.M. Haest, J. de Gier, L.L.M. Van Deenen, *Chem. Phys. Lipids*, **3**, 413 (1969)
 33) H.A. Lardy, S.M. Ferguson, *Ann. Rev. Biochem.*, **38**, 991 (1969)
 34) J. Clifford, B.A. Pethia, E.F. Smith, “Membrane Models and the Formation of Biological Membranes”, p. 19, North-Holland Publishing Co., Amsterdam (1968)
 35) Y. Ono, S. Nojima, *Biochim. Biophys. Acta*, **176**, 111 (1969)
 36) 渋谷, 昭和 45 年度農化大会講演要旨集, p. 428 (1970)
 37) 山口, 化学と生物, **7**, 742 (1969)
 38) 内海, 生化学, **37**, 749 (1965)
 39) W.C. McMurray, R.M.C. Dawson, *Biochem. J.*, **112**, 91 (1969)
 40) K.W.A. Wirts, D.B. Zilversmit, *Biochim. Biophys. Acta*, **193**, 105 (1969)
 41) E.H. Shephard, G. Hübscher, *Biochem. J.*, **113**, 429 (1969)
 42) J.Y. Kiyasu, R.A. Pieringer, H. Paulus, E.P. Kennedy, *J. Biol. Chem.*, **238**, 2293 (1963)
 43) L. Wojtczak, A.L. Lehninger, *Biochem. Biophys. Acta*, **51**, 442 (1961)
 44) G.L. Scherphof, L.L.M. Van Deenen, *Biochim. Biophys. Acta*, **98**, 204 (1965)
 45) A.L. Lehninger, L.F. Remmert, *J. Biol. Chem.*, **234**, 2459 (1959)
 46) T. Richardson, A.L. Tappel, *J. Cell. Biol.*, **13**, 43 (1962)
 47) H.A. Lardy, J.L. Connelly, D. Johnson, *Biochemistry*, **3**, 1961 (1964)
 48) L. Wojtczak, A.L. Lehninger, *Biochim. Biophys. Acta*, **51**, 442 (1961); L. Wojtczak, P. Wlodawer, J. Zborowski, *ibid.*, **70**, 290 (1963)
 49) P.M. Vignais, P.V. Vignais, A.L. Lehninger, *J. Biol. Chem.*, **239**, 2011 (1964)
 50) M. Itoh, S. Izawa, K. Shibata, *Biochim. Biophys. Acta*, **66**, 319 (1963); S. Murakami, P.S. Nobel, *Plant & Cell Physiol.*, **8**, 657 (1967)
 51) G. Wilson, S.P. Rose, C.F. Fox, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **38**, 617 (1970)
 52) H.H. Winkler, *Biochim. Biophys. Acta*, **117**, 231 (1966)
 53) 安楽, 蛋白質核酸酵素, **14**, 627 (1969)
 54) F.A. Deierkauf, H.L. Booi, *Biochim. Biophys. Acta*, **150**, 214 (1968)
 55) P.F. Smith, *Adv. Lipid Res.*, **6**, 69 (1968); *Lipids*, **4**, 331 (1969)

昭和 46 年度油脂製品等生産計画 (単位: t)

品 名	生産計画量
セ ッ ケ ン	浴 用 104,000
	固 形 洗 タ ク 16,700
	粉 末 15,000
	織 維 用 8,000
	工 業 用 8,300
	そ の 他 3,500
計	155,500
硬 化 油	食 用 162,000
	工 業 用 78,000
計	240,000
脂 肪 酸	直 分 82,000
	硬 分 83,000
計	165,000
粗製グリセリン	24,600
精製グリセリン(合成グリセリンを含まない)	19,700
家庭用合成洗剤	鋳 油 系 617,000
	高 級 アル コール系 74,000
	そ の 他 9,000
計	700,000

〔通産省: 資料〕 (泊瀬川 孝)