

# 基礎から学ぶ 植物代謝生化学

編／水谷正治（神戸大学大学院農学研究科植物機能化学分野）  
士反伸和（神戸薬科大学医薬細胞生物学研究室）  
杉山暁史（京都大学生存圏研究所森林園遺伝子統御分野）

■ 定価（本体4,200円＋税） ■ 328ページ  
■ B5判 ■ ISBN978-4-7581-2090-6 ■ 羊土社

**講義だけでなく，研究や論文執筆  
まで活かせる待望の教科書**

動かない植物が生存戦略の1つとして作り出す代謝産物について，その成り立ちを「分類と生合成経路」という縦糸と「生合成機構」という横糸で体系的に解説！蓄積や輸送，生物間相互作用までを網羅した教科書。採用特典として，書籍中の図表のデータに加えて，さらに理解を深めるための補足図のデータをプレゼント。

2018年  
12月20日発行



# ❖ 目次概略 ❖

**序章** 植物代謝産物の世界

## 第 I 部 植物代謝産物の分類と生合成経路

**1 章** 分類

**2 章** 芳香族化合物

**3 章** イソプレノイド

**4 章** アルカロイド

**5 章** 糖, 脂質, アミノ酸, 含硫化合物

**6 章** 植物ホルモン

## 第 II 部 植物代謝産物の生合成機構

**7 章** 生合成概論

**8 章** 酸化還元酵素 (EC1)

**9 章** 転移酵素 (EC2)

**10 章** 加水分解酵素 (EC3)

**11 章** 脱離酵素 (EC4)・異性化酵素 (EC5)・合成酵素 (EC6)

**12 章** 転写因子

**13 章** 輸送体

## 第 III 部 植物代謝産物の機能と応用

**14 章** 蓄積

**15 章** 生物間相互作用

**16 章** 進化

**17 章** 食品成分・薬用成分・毒

**18 章** オーム科学と植物バイオテクノロジー

# 目次

序	水谷正治・土反伸和・杉山暁史	3
---	----------------	---

## 序章 植物代謝産物の世界 水谷正治・土反伸和・杉山暁史 14

1. 植物代謝産物は世界を支える	14
2. 動かない植物では植物代謝産物が働く	15
3. 植物代謝産物は生活に彩りを与える	15
4. 本書の構成—植物代謝生化学における代謝経路と酵素と生理機能	16

## 第 I 部 植物代謝産物の分類と生合成経路

### 1章 分類 清水文一 18

1. 一次代謝	18
① 解糖系 ② クエン酸回路とその他の反応 ③ ペントースリン酸経路 ④ アミノ酸の代謝 ⑤ 無機窒素の有機化合物化反応 ⑥ 脂肪酸の代謝 ⑦ 光合成	
2. 二次代謝	34
① 一次代謝から二次代謝への接続 ② 分類概説	
章末問題	37

### 2章 芳香族化合物 鈴木史朗・肥塚崇男・明石智義 38

1. 芳香族化合物の基本的な生合成経路	38
① ケイ皮酸/モノリグノール経路 ② ケイ皮酸/モノリグノール経路と酢酸-マロン酸経路との複合経路	
2. ケイ皮酸/モノリグノール経路由来の芳香族化合物	39
① ケイ皮アルデヒド ② クマリン ③ フェニルプロペン ④ リグニン ⑤ リグナン ⑥ ネオリグナン ⑦ ノルリグナン ⑧ ベンゼノイド香気成分	
3. ケイ皮酸/モノリグノール経路とシキミ酸経路との複合経路由来化合物	51
フェノール酸	
4. ケイ皮酸/モノリグノール経路と酢酸-マロン酸経路との複合経路由来化合物	52
① スチルベノイド ② フラボノイド ③ ジアリールヘプタノイド ④ タンニン	
5. 酢酸-マロン酸経路由来の化合物	58
章末問題	58

### 3章 イソプレノイド 岡田憲典・高橋征司 59

1. イソプレノイドの定義	59
2. 基本骨格の生合成	60
① 生合成経路の概要 ② IPP および DMAPP の生合成 ③ プレニルニリン酸の生合成 ④ 直鎖状プレニル中間体の変換, 修飾, 転移	
3. テルペノイド	67
① モノテルペノイド ② セスキテルペノイド ③ ジテルペノイド ④ トリテルペノイド ⑤ ステロイド ⑥ テトラテルペノイド ⑦ ポリイソプレノイド ⑧ メロテルペノイド	
章末問題	80

## 4章 アルカロイド

山崎真巳 81

1. 塩基性アミノ酸に由来するアルカロイド生合成経路 ..... 81
    - ① オルニチン由来のアルカロイド生合成経路
    - ② リジン由来のアルカロイド生合成経路
  2. 芳香族アミノ酸に由来するアルカロイド生合成経路 ..... 87
    - ① チロシン由来のアルカロイド生合成経路
    - ② トリプトファン由来のアルカロイド生合成経路
    - ③ ヒスチジン由来のアルカロイド生合成経路
  3. その他のプソイドアルカロイド ..... 94
- 章末問題 ..... 97

## 5章 糖, 脂質, アミノ酸, 含硫化合物

岡澤敦司・吉本尚子 98

1. 糖 ..... 98
    - ① UDP-糖
    - ② オリゴ糖
  2. 脂質 ..... 102  
オキシリピン
  3. アミノ酸 ..... 105
    - ① 青酸配糖体
    - ② グルコシノレート
  4. 含硫化合物 ..... 110
    - ① カマレキシシ
    - ② アリイン類
    - ③ アスパラガス酸, ジヒドロアスパラガス酸, アスパラプチン
    - ④ チオフェン類
- 章末問題 ..... 113

## 6章 植物ホルモン

梅原三貴久 114

1. オーキシシン ..... 114
  2. ジベレリン ..... 116
  3. サイトカイニン ..... 118
  4. アブシシン酸 ..... 118
  5. エチレン ..... 121
  6. ブラシノステロイド ..... 122
  7. ジャスモン酸とサリチル酸 ..... 122
  8. ストリゴラクトン ..... 125
- 章末問題 ..... 128

# 第Ⅱ部 植物代謝産物の生合成機構

## 7章 生合成概論

水谷正治・大西利幸 129

1. 酵素反応の特徴 ..... 129
  - ① 反応の加速
  - ② 生理的条件に最適化
  - ③ 高い基質特異性 (立体選択性を含む)
  - ④ 高い反応特異性 (立体特異性を含む)
  - ⑤ 共役反応
2. 酵素はタンパク質 ..... 130
3. 酵素の立体構造 ..... 131
  - ① 立体構造に寄与するアミノ酸の相互作用
  - ② 二次構造
  - ③ 三次構造と四次構造

4. 補因子	135
5. 酵素の分類	135
① 酵素の局在部位による分類 ② 反応の種類 (EC番号) による分類	
6. 酵素反応を有機化学的に理解するために①	137
① 巻き矢印の基本ルール ② 酵素反応における酸塩基触媒 ③ 求核触媒 (共有結合触媒)	
④ 近接効果	
7. 酵素反応を有機化学的に理解するために②	140
① 求電子付加反応 ② 求核置換反応 ③ 求核カルボニル付加反応 ④ 求核アシル置換反応	
⑤ 脱離反応	
章末問題	144

## 8章 酸化還元酵素 (EC1)

水谷正治・大西利幸 145

A. NADP <sup>+</sup> 依存性デヒドロゲナーゼ	
A-1. 補酵素 NADPH および反応の概説	146
A-2. 反応機構	147
A-3. 酵素, 遺伝子の特徴と代表的な反応	148
① SDR ② MDR ③ AKR	
B. FAD 結合型オキシダーゼ	
B-1. 補酵素 FAD および反応の概説	149
B-2. 反応機構	150
B-3. 植物の BBE の遺伝子数と反応例	151
C. アミノオキシダーゼ	
C-1. アミノオキシダーゼの概要	152
C-2. PAO の反応機構と酵素の特徴	152
C-3. CuAO の反応機構と酵素の特徴	154
D. ポリフェノールオキシダーゼ	
D-1. 反応の概説	155
D-2. 反応機構	156
D-3. PPO 酵素の特徴	157
E. ペルオキシダーゼ	
E-1. 反応の概説	157
E-2. 反応機構	159
E-3. 酵素の分類および遺伝子の特徴	160
F. フラビン含有モノオキシゲナーゼ	
F-1. 補酵素と反応の概説	161
F-2. 反応機構	161
F-3. 酵素および遺伝子の特徴	161
G. シトクロム P450	
G-1. 反応の概説	163
G-2. 反応機構	163
G-3. CYP の特徴と分類/命名	164
H. 2-オキソグルタル酸依存性ジオキシゲナーゼ	
H-1. 反応の概説	166

H-2. 反応機構	167
H-3. 植物のDOXの遺伝子数と分類/命名	167
I. リポキシゲナーゼ	
I-1. 反応の概説	169
I-2. 反応機構	170
I-3. 酵素の特徴	170
章末問題	172

## 9章 転移酵素 (EC2)

榎原圭子・佐々木伸大・矢崎一史・水谷正治 173

A. 糖転移酵素	
A-1. GTファミリー	174
① 補酵素UDP-糖および反応の概説 ② 反応機構 ③ GTの分類	
A-2. GH1型糖転移酵素	178
① 反応機構 ② 酵素, 遺伝子の特徴	
B. メチル基転移酵素	
B-1. 補酵素SAMおよび反応の概説	179
B-2. 反応機構	180
B-3. 酵素の特徴と分類	180
C. アシル基転移酵素	
C-1. BAHD型AT	181
① 補酵素CoAと反応の概説 ② 反応機構 ③ 保存配列と遺伝子数 ④ 代表的な反応例	
C-2. SCPL型AT	183
① SCPL型ATの反応機構 ② 保存配列と遺伝子数 ③ 代表的な反応例	
D. アミノ基転移酵素	
D-1. 補酵素PLPと反応の概略	186
D-2. 反応機構	187
D-3. 酵素, 遺伝子の特徴	189
D-4. 代表的な反応	189
① プレフェン酸アミノトランスフェラーゼ ② バニリンアミノトランスフェラーゼ	
③ トリプトファンアミノトランスフェラーゼ	
E. プレニル基転移酵素	
E-1. 反応の概説	190
E-2. 反応機構	190
① プレニルニリン酸シンターゼの反応機構 ② スクアレンシンターゼとフィトエンシンターゼの反応機構 ③ イソプレノイド以外へのプレニル基転移酵素の反応機構	
E-3. 酵素の特徴	193
① プレニルニリン酸シンターゼ ② スクアレンシンターゼとフィトエンシンターゼ	
③ <i>p</i> -ヒドロキシ安息香酸プレニル化酵素 ④ ホモゲンチジン酸プレニル化酵素	
F. ポリケチド合成酵素	
F-1. 反応の概説	195
F-2. 反応機構	196
F-3. 酵素の特徴および遺伝子数	197
F-4. 代表的な反応	197
① スチルベンシンターゼ ② クルクミンシンターゼ	
章末問題	199

## 10章 加水分解酵素 (EC3)

水谷正治・大西利幸 200

A. 糖加水分解酵素	
A-1. 反応機構	201
① 反応の概説 ② 反応機構	
A-2. 酵素, 遺伝子の特徴	203
① モデル植物の糖加水分解酵素 ② 配糖体加水分解酵素 (GH1)	
A-3. 代表的な反応	205
B. アミド加水分解酵素	
B-1. 反応機構	205
① 反応の概説 ② 反応機構	
B-2. 酵素, 遺伝子の特徴	207
C. エステル加水分解酵素	
C-1. 反応機構	207
反応の概説	
C-2. 酵素, 遺伝子の特徴	208
章末問題	209

## 11章 脱離酵素(EC4)・異性化酵素(EC5)・合成酵素(EC6) 大西利幸・水谷正治 210

A. 脱離酵素 (EC4)	
A-1. 脱アミノ酵素	210
A-2. 脱水酵素	211
A-3. 脱炭酸酵素	213
① 反応機構 ② 酵素, 遺伝子の特徴	
A-4. リブロース-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ (RuBisCo)	214
① 反応機構 ② 酵素, 遺伝子の特徴	
A-5. テルペンシンターゼ	216
① 反応機構 ② 酵素, 遺伝子の特徴	
B. 異性化酵素 (EC5)	
B-1. イソペンテニルニリン酸イソメラーゼ	218
B-2. オキシドスクアレニンシクラーゼ (トリテルペン環化酵素)	219
B-3. コリスミン酸ムターゼ	221
C. 合成酵素 (EC6)	
補酵素ATPと反応の概説	
C-1. アシル活性化酵素	222
① アシルCoAシンセターゼ ② アシルアミノ酸シンセターゼ ③ 反応機構 ④ 酵素, 遺伝子の特徴	
章末問題	225

## 12章 転写因子

庄司 翼 226

1. 転写因子	226
2. フラボノイド生合成系の転写因子	226
① MYB転写因子 ② bHLH転写因子 ③ WDRタンパク質 ④ 転写抑制因子	
⑤ 転写因子の種間互換性	
3. JA応答性転写因子による防御代謝系の制御	230

① ORCA型転写因子 ② BIS型転写因子	
4. 転写因子の遺伝子発現とタンパク質活性の制御	233
① 転写制御 ② 低分子RNAによる発現制御 ③ リン酸化による活性制御	
④ ユビキチン/26Sプロテアソーム依存性分解	
5. 転写因子の機能変化	234
章末問題	235

## 13章 輸送体

土反伸和・高梨功次郎 236

A. ABC輸送体	
A-1. 反応機構	237
反応の概説と一般反応スキーム	
A-2. 輸送体, 遺伝子の特徴	237
① 保存配列・構造 ② 遺伝子数, 分類, 命名	
A-3. 代表的な反応例	239
① 植物ホルモンの輸送 ② 二次代謝産物の輸送 ③ その他の輸送	
B. MATE輸送体	
B-1. 反応機構	241
① 反応の概説と一般反応スキーム ② 反応機構	
B-2. 輸送体, 遺伝子の特徴	242
① 保存配列・構造 ② 遺伝子数, 分類, 命名	
B-3. 代表的な反応例	242
① 二次代謝産物の液胞への輸送 ② クエン酸の排出 ③ その他の輸送	
C. NPF輸送体	
C-1. 反応機構	243
① 反応の概説と一般反応スキーム ② 反応機構	
C-2. 輸送体, 遺伝子の特徴	244
① 保存配列・構造 ② 遺伝子数, 分類, 命名	
C-3. 代表的な反応例	244
① グルコシノレートおよび青酸配糖体の輸送 ② MIA中間体の転流 ③ 植物ホルモンの輸送	
D. その他の輸送体	245
章末問題	247

# 第Ⅲ部 植物代謝産物の機能と応用

## 14章 蓄積

矢崎一史 248

1. 輸送と蓄積	248
① 輸送体タンパク質に依存しない輸送 ② 膜輸送体 (トランスポーター) による輸送	
③ 小胞輸送を介した輸送	
2. 蓄積に特化した器官	249
① 茎葉 ② 根・根茎 ③ 花 ④ 蕾 ⑤ 樹皮・根皮 ⑥ 果皮 ⑦ 莢 ⑧ 種子	
3. 組織レベルでの蓄積	253
① 表皮細胞 ② 腺鱗 ③ 乳管と乳液	
4. 細胞小器官レベルでの蓄積	255
① 液胞 ② プラスチド ③ ミトコンドリア ④ アポプラスト (細胞外)	
5. 蓄積部位と酵素の局在から考えられること	259
章末問題	260

**15章 生物間相互作用** 有村源一郎・杉山暁史 261

1. 花と送粉者の相互作用	261
2. 植物と病害虫の相互作用	262
3. 植物—害虫—天敵間の三者間相互作用	263
4. 土壌での共生, 寄生	264
5. 線虫の孵化促進	266
6. 植物間コミュニケーションとアレロパシー	266
7. 生態系ネットワークの中での植物二次代謝産物	268
<b>章末問題</b>	269

**16章 進化** 小椋栄一郎・宮本皓司・峠 隆之 270

1. 二次代謝の遺伝子の特徴	270
2. 代謝の分岐進化とその調節	271
3. 平行進化	272
① オーロンシンターゼ ② カフェインシンターゼ ③ フラボンシンターゼ	
4. 代謝の可塑性	273
5. 生合成遺伝子クラスター	274
① 生合成遺伝子クラスターとは ② 原核生物と真核生物に存在する生合成遺伝子クラスター	
6. 植物の生合成遺伝子クラスターの例	275
① ジャガイモとトマトのグリコアルカロイド生合成遺伝子クラスター ② イネ属のジテルペノイド生合成遺伝子クラスター	
7. メタボロミクス解析からみた代謝の多様性と進化	276
① 代謝ゲノムワイド関連解析 (mGWAS) ② 代謝物量的形質座位解析 (mQTL解析)	
8. 環境適応と二次代謝	279
9. 栽培化と二次代謝	280
<b>章末問題</b>	282

**17章 食品成分・薬用成分・毒** 飯島陽子・田口悟朗 283

1. 食品の風味特性と植物二次代謝産物	283
① 色素成分 ② 香気成分 ③ 味成分	
2. 食品による健康維持と二次代謝産物	289
① 植物ステロール類 ② クロロゲン酸類 ③ フラボノイド類, 重合ポリフェノール ④ カロテノイド類 ⑤ カプサイシン ⑥ セサミン, セサミノール ⑦ アリシンおよびアリイン由来含硫揮発性成分 ⑧ スルフォラファン	
3. 生薬と二次代謝産物	292
① 神経系への作用 ② 消炎・鎮咳・去痰作用 ③ 循環器への作用 (強心・利尿など) ④ 消化器系への作用 (健胃・瀉下・止瀉) ⑤ 抗腫瘍活性 ⑥ その他の作用	
4. 毒性を示す二次代謝産物	297
① アルカロイド (アルカロイド, プソイドアルカロイド) ② その他	
<b>章末問題</b>	300

**18章 オーム科学と植物バイオテクノロジー** 鈴木秀幸・關 光・刑部祐里子・  
刑部敬史・村中俊哉 **301**

1. 植物代謝生化学とオーム科学 ..... 301  
 ① 塩基配列決定技術 ② 遺伝子共発現解析手法

2. 遺伝子組換え技術とその応用 ..... 305  
 ① 植物への遺伝子導入法 ② 植物組織培養技術 ③ 遺伝子組換え作物

3. ゲノム編集 ..... 308  
 ① 従来の育種法と変異 ② DNA二重鎖切断 (DSB) とDNA修復 ③ 人工ヌクレアーゼ (ZFN, TALEN, CRISPR/Cas9) ④ CRISPR/Cas9による植物ゲノム編集の研究例 ⑤ モザイク性とオフターゲット  
 ⑥ ゲノム編集の最前線と将来展望

章末問題 ..... 314

索引 ..... 315

**Column**

- オウレンの転写生合成輸送 / 96
- 意外と身近な植物ホルモン / 127
- チオエステルやカルボン酸リン酸無水物はカルボキシ化合物の生体内での活性化体である / 143
- 輸送体を用いた二次代謝産物の生産制御 / 246
- 植物組織培養と代謝産物の転流 / 260
- 寄生植物と社会 / 268
- 植物二次代謝産物と薬の開発 / 300
- ゲノム編集技術による毒のないジャガイモの作出 / 314

## 執筆者一覧

### ❖ 編集

水谷正治	神戸大学大学院農学研究科植物機能化学分野
士反伸和	神戸薬科大学医薬細胞生物学研究室
杉山暁史	京都大学生存圏研究所森林圏遺伝子統御分野

### ❖ 執筆（執筆順）

水谷正治	神戸大学大学院農学研究科植物機能化学分野
士反伸和	神戸薬科大学医薬細胞生物学研究室
杉山暁史	京都大学生存圏研究所森林圏遺伝子統御分野
清水文一	東洋大学生命科学部生命科学科
鈴木史朗	京都大学生存圏研究所森林代謝機能化学分野
肥塚崇男	山口大学大学院創成科学研究科
明石智義	日本大学生物資源科学部応用生物科学科
岡田憲典	東京大学生物生産工学研究センター環境保全工学研究室
高橋征司	東北大学大学院工学研究科バイオ工学専攻
山崎真巳	千葉大学大学院薬学研究院遺伝子資源応用研究室
岡澤敦司	大阪府立大学大学院生命環境科学研究科応用生命科学専攻
吉本尚子	千葉大学大学院薬学研究院遺伝子資源応用研究室
梅原三貴久	東洋大学生命科学部応用生物科学科
大西利幸	静岡大学大学院総合科学技術研究科農学専攻
榊原圭子	理化学研究所環境資源科学研究センター統合メタボロミクス研究グループ
佐々木伸大	東洋大学食環境科学部食環境科学科
矢崎一史	京都大学生存圏研究所森林圏遺伝子統御分野
庄司 翼	奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス領域
高梨功次郎	信州大学理学部理学科
有村源一郎	東京理科大学基礎工学部生物工学科
小埜栄一郎	サントリーグローバルイノベーションセンター株式会社研究部
宮本皓司	帝京大学理工学部バイオサイエンス学科
峠 隆之	奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス領域
飯島陽子	神奈川工科大学応用バイオ科学部栄養生命科学科
田口悟朗	信州大学繊維学部応用生物科学科
鈴木秀幸	かずさDNA研究所ゲノム事業推進部生体分子解析グループ
關 光	大阪大学大学院工学研究科生命先端工学専攻
刑部祐里子	徳島大学生物資源産業学部
刑部敬史	徳島大学生物資源産業学部
村中俊哉	大阪大学大学院工学研究科生命先端工学専攻

### ❖ 編集協力

轟 泰司	静岡大学大学院農学領域農学部応用生命科学科
------	-----------------------