

グリセルアルデヒド3-リン酸とジヒドロキシアセトンリン酸は容易に相互変換するので、この二つの分子(トリオースリン酸と呼ばれる)は両方ともカルビン回路の生成物とみなされる。トリオースリン酸の合成はしばしば C_3 経路と呼ばれる。光合成においてトリオースリン酸を生成する植物は C_3 植物と呼ばれる。植物細胞でトリオースリン酸分子は、多糖類、脂肪酸、およびアミノ酸の生成などの生合成過程において利用される。まず、トリオースリン酸の大部分はデンプンやスクロースの合成に利用される(図 13A)。これらのそれぞれの分子の代謝について以下に論じる。

デンプンの代謝

光合成が盛んに行われている状態では、トリオースリン酸はデンプンに転換される。通常の状態では、葉によって固定された CO_2 の約 30% はデンプンに取り込まれ、水不溶性顆粒として貯蔵される。その後の暗期に、葉緑体デンプンの大部分は分解されてスクロースに転換される。そして、スクロースは貯蔵器官や成長の盛んな組織へと輸送される。このような組織(たとえば芋や種子)において、ほとんどのスクロースはデンプンの合成に利用され、主としてアミロプラストと呼ばれる特殊化されたプラスチドにおいて貯蔵される。

葉緑体内部に残されたトリオースリン酸は、アルドラーゼとフルクトース-1,6-ビスホスファターゼによってフルクトース 6-リン酸へ転換される。デンプン合成の初発物質であるグルコース 1-リン酸は、ホスホグルコイソメラーゼとホスホグルコムターゼによってフルクトース 6-リン酸から生成される。デンプン合成においては、ADP-グルコースピロホスホラーゼによるグルコース 1-リン酸から ADP-グルコースへの転換が律速段階である。ADP-グルコースは、デンプンシンターゼによりデンプンに取り込まれる。グリコーゲンシンターゼ(p. 243)と同様に、デンプンシンターゼは、すでに合成されている多糖鎖にそれぞれの単糖単位を付加させる。アミロペクチンの $\alpha(1\rightarrow6)$ 分枝点は分枝酵素により導入される。

デンプンの分解にはいくつかの酵素が働く。 α -および β -アミラーゼは、ともに $\alpha(1\rightarrow4)$ グリコシド結合を切断する。 β -アミラーゼはデンプン鎖の非還元末端からマルトース単位を除去する反応を触媒する。マルトースは α -グルコシダーゼによって分解され、グルコースを生成する。グルコース 1-リン酸は、非還元末

端においてデンプンホスホリラーゼによって $\alpha(1\rightarrow4)$ グリコシド結合が分解されたときにできる生成物である。デンプンの分枝部分は、脱分枝酵素によって取り除かれる。デンプンの消化物であるグルコースとグルコース 1-リン酸はトリオースリン酸に変換され、細胞質へ輸送される。光合成細胞において、ほとんどのトリオースリン酸はスクロースに変換される。

葉から流入するスクロースは、非光合成細胞における大部分のデンプン生合成の基質である。スクロースは、スクロースシンターゼが触媒する不可逆反応によって、フルクトースと UDP-グルコースへと転換される。そしてフルクトースは、ヘキソキナーゼとホスホグルコムターゼによって、グルコース 1-リン酸へと変換される。UDP-グルコースは、UDP-グルコースピロホスホラーゼによってグルコース 1-リン酸へと変換される。スクロースから 2 分子のグルコース 1-リン酸への変換は細胞質で生じる反応である。そしてアミロプラストへ輸送された後で、グルコース 1-リン酸はデンプン合成に利用される(解糖により生じる少量のグリセルアルデヒド3-リン酸とジヒドロキシアセトンリン酸もまた、アミロプラストに輸送され、デンプン合成に利用される)。

スクロースの代謝

スクロースは植物においていくつかの重要な役割をもっている。第一に、光合成によって吸収された CO_2 の大部分がスクロースに変換される。第二に、植物体内を移動するほとんどの炭素は、スクロースの形で運搬される。そして最後に、スクロースは多くの植物の重要なエネルギーの貯蔵形態である。

スクロースは細胞質で合成される。トリオースリン酸は、葉緑体から輸送されると、まずフルクトース 1,6-リン酸に変換され、続いて、グルコース 6-リン酸へと変換される。グルコース 6-リン酸は、ホスホグルコムターゼによってグルコース 1-リン酸へと変換される。UDP-グルコース(グルコース 1-リン酸からグルコース-1-リン酸ウリジルトランスフェラーゼにより合成される)とフルクトース 6-リン酸が結合し、スクロース 6-リン酸を合成する。スクロース 6-リン酸の合成は、スクロースリン酸シンターゼにより触媒される。スクロースホスファターゼはスクロース 6-リン酸を加水分解し、スクロースと無機リン酸 P_i を生成する。この反応の自由エネルギー変化($\Delta G^\circ = -18.4 \text{ kJ/mol}$)によって、スクロース合成をスクロース貯蔵組織において確実に進行させることができる。

リン酸になる。フルクトース 6-リン酸は 4 番目のグリセルアルデヒド3-リン酸と結合して、キシルロース 5-リン酸とエリトロース 4-リン酸になる。エリトロース 4-リン酸は、ジヒドロキシアセトンリン酸と結合して、セドヘプツロース 1,7-ビスリン酸になり、さらに加水分解されてセドヘプツロース 7-リン酸になる。5 分子目のグリセルアルデヒド3-リン酸はセドヘプツロース 7-リン酸と結合して、リボース 5-リン酸と 2 分子目のキシルロース 5-リン酸に

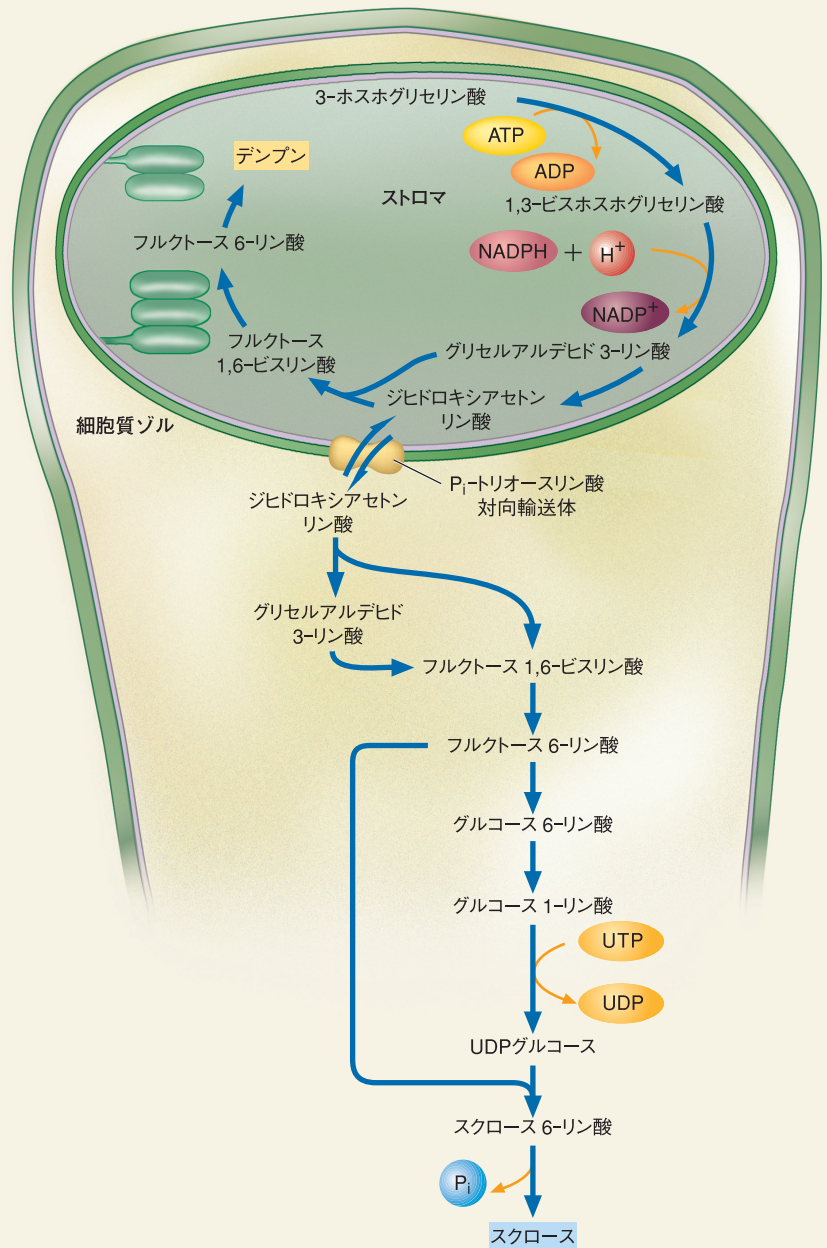


図 13A デンプンとスクロースの合成

植物の生理的な状態に依存して、光合成によって得られるグリセルアルデヒド3-リン酸は、輸送性分子であるスクロースあるいは貯蔵性分子であるデンプンへと変換される。また、図では省略されているが、エネルギーを獲得するために解糖系で利用される場合もある。デンプンは葉緑体のストロマで合成される。細胞質で起こるスクロースの合成は、無機リン酸 P_i との交換による葉緑体からのヒドロキシアセトンリン酸の輸送によって開始される。

なる。リボース 5-リン酸と 2 分子のキシルロース 5-リン酸がそれぞれ独立に異性化されてリブロース 5-リン酸になる。最終の段階では、3 分子のリブロース 5-リン酸が、ATP を 3 分子消費して 3 分子のリブロース 1,5-ビスリン酸になる。残されたグリセルアルデヒド 3-リン酸分子は葉緑体内でデンプンの生合成に用いられるか、細胞質に運ばれスクロースや他の代謝物の合成に用いられる。