The Japanese Society of Plant Physiologists

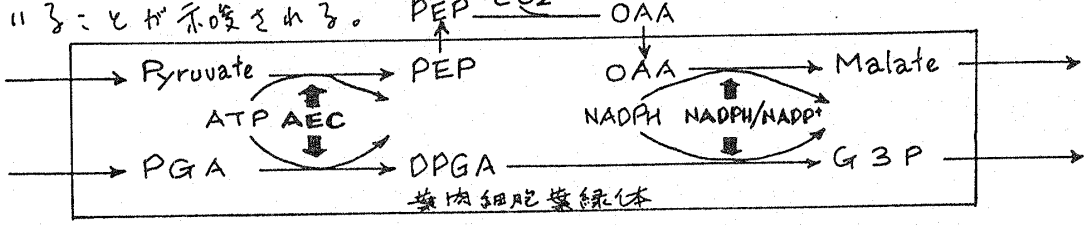
G-12

C4光合成におけるC4回路とC3回路の協調的制御にはたす酵素の光活性化調節機構の役割

仲本 準（生物研）

C4植物がみかけのうえで光呼吸を示さないのはRubiscoへのCO2濃縮機構（C4回路）をそなえているためであると考えられている。正味のCO2の固定は維管束鞘細胞におけるC3回路による。NADP-ME型C4植物のうちトウモロコシ等は維管束鞘細胞葉緑体のnoncyclicな電子伝達系活性が低いために一部のホスホグリセリン酸（PGA）は隣接する葉肉細胞に拡散しそこでトリオースリン酸に還元され再び維管束鞘細胞に戻り、C3回路に入る。ところが葉肉細胞葉緑体にはC4回路のエネルギー消費酵素即ちピルビン酸リン酸ジキナーゼ（PPDK）とNADP-リンゴ酸脱水素酵素（MDH）が存在し、それらは上述のPGAの還元反応と競合し、最悪の場合にはそれを阻害することも考えられる（下図参照）。このようなfutileな状況をどのようにして避けることができるのだろうか。まずPGAからトリオースリン酸への還元反応を考えてみたい。この反応系は、in vivoで熱力学的平衡にあることが示され、[PGA][ATP][NADPH][H+] / [DHAP][ADP][Pi][NADP+]比によって支配されていると考えられている。光エネルギーの利用に注目するときは[ATP]/[ADP][Pi]及び[NADPH]/[NADP+]が重要な制御因子になると考えられる。またPGAキナーゼの反応は見かけ上、アデニレート・エネルギー・チャージ（AEC）によって制御される。

一方C4回路のコントロールに関して、まずPPDK及びMDHの触媒する反応の制御をみるときにそれらがAEC及びNADPH/NADP+比によってあまり顕著に影響されないことが特に下に述べる光による酵素の調節との比較から明らかになった。PPDKとMDHは共に光によって制御されるがそのメカニズムは異なる。MDHはフェレドキシン・チオレドキシン系による酵素分子の還元により活性化され、一方酸化型チオレドキシンは酵素を酸化し不活化する。このチオレドキシンによる酵素の活性化不活化反応がNADPH/NADP+比によって非常に効果的に制御されることがHatchらによって明らかにされた。よってオキサロ酢酸→リンゴ酸の反応はNADPH/NADP+比に強く依存する。一方PPDKの光活性化/暗不活化はPDRPと呼ばれる蛋白質によって触媒される酵素分子の脱リン酸化/リン酸化によることが最近明らかにされた。筆者らはこの反応がAECによって顕著にコントロールされることを明らかにした。よってホスホエノールピルビン酸の生成がAECに強く依存することが示唆される。以上のことから下図に示すようにAEC及びNADPH/NADP+比がC3及びC4回路の調節因子となって働くことが示唆されるが、これらの因子によるC4回路の調節に酵素の光活性化が重要な役割を果たしていることが示唆される。



NII-Electronic Library Service