シンク・ソースの分子機構から 作物の収量向上を考える

大杉 立

作物の収量を考える上で、シンク・ソースの相互作用は重要な視点である。これまで作物の個体レベルで、生理・生態的側面から多収要因の解析がなされる一方、モデル植物を利用した生化学的・分子生物学的解析がなされてきたが、両者の研究成果を共有するには至っていない。近年分子レベルでの機能解明が進むとともに、ゲノム研究の成果である膨大な遺伝子情報や網羅的解析手法が活用できる環境が整ってきている。作物の収量に結びつけるようなシンク・ソース研究を、ポストゲノム研究としてどのように位置づけることができるかについて考える。

地球人口は2050年には90億人に達すると予想され、その規模を養うだけの食料の確保が重要な課題である。しかし、砂漠化の進行や塩害などで既存農地の荒廃が進み、新たな農耕地の拡大もほとんど望めない。このため、食料確保には作物の生産性の向上が必須と考えられている。作物の生産性を向上させるには、品種改良や栽培技術によって作物自身の生産能力を向上させることと、その能力の発揮を阻害している様々なストレス（低温、病虫害など）への耐性を付与することが重要である。

作物の生産能力を高める、すなわち収量を向上させる

ための生理・生態的研究は、これまで農学研究の中心的課題として数多くなされてきた。その際の収量を考える重要な視点として、イネの穂やジャガイモの塊茎などの収穫器官（シンク器官）と、光合成によって炭酸固定を行なう緑葉（ソース器官）とに役割を分け、両者をつなぐ転流経路を含めてそれらの相互作用から解析するものがある。これまでの解析では、光合成速度、関係する酵素の活性、炭水化物量の変動などが指標とされてきたが、最近の分子レベルでの研究の急速な進展により、それらに遺伝子発現などの情報が加えられて、様々な因子の特定と役割の解明が進んでいる。

また、2002年12月、イネゲノム塩基配列の重要部分の高精度解読が終了したとの宣言がなされ、シロイヌナズナに続いてイネも、多数の未知な遺伝子情報を活用した重要遺伝子の機能解明というポストゲノム研究（ポストシーケンズ研究）の段階に入った。これらの膨大な情報と網羅的解析手法の導入により、シンク・ソースに関する研究も新たな段階に入るものと考えられる。

本稿では、転流を含めたシンク・ソースの分子機構についての最近の知見を紹介し、それらやゲノム研究の成果を作物の収量向上に関する研究にどのように結びつけるべきかについて、イネを中心に考察したい。

シンク・ソースの分子機構

シンク・ソースの分子機構に関する最近の成果については、いくつかの優れた総説があるので、ここではそれらを参考にしつつ、イネに関しては筆者らの研究も含めて概略を述べる⁽¹⁻³⁾。

1. ソース器官でのショ糖合成

1) ショ糖の合成経路

ショ糖は転流物質、栄養源、および代謝制御に関わるシグナル物質として、高等植物で重要な役割を果たしている。ショ糖は緑葉の光合成によって葉肉細胞の細胞質内で合成される。ショ糖合成の基質は、日中はトリオースリン酸(TP)で、トリオースリン酸トランスロケター(TPT)の働きで、葉緑体から細胞質に無機リン酸の取り込みと連動して放出される。夜間は、日中蓄積されたデンプンの分解によって生じたグルコースが、ヘキソーストランスポーター(HT)によって細胞質に放出される。日中は細胞質のフルクトース-1,6-ビスリン酸ホス

ファターゼ(FBPase)がショ糖までの合成に関与するが、夜間はこの経路は省略されている(図1)。また、ショ糖は発達途中のシンク器官(果実、テンサイの根、サトウキビの茎など)や非光合成ソース器官(発芽時の種子など)でも合成される。

2) ショ糖リン酸合成酵素(SPS)の役割

ショ糖合成の制御機構については多くの研究がなされており、SPSが重要な働きをすることが知られている⁽⁴⁾。たとえば、トウモロコシのSPS遺伝子を過剰発現させたトマトでは、葉におけるショ糖合成の増大、ショ糖/デンプン比の増大、光合成速度の増大が認められ、特に高いCO₂濃度や強光下ではSPSが光合成の制御要因となりうることが明らかにされている。逆に、アンチセンス法でSPSの発現を抑えたジャガイモの葉では、ショ糖合成の抑制、デンプンやアミノ酸合成の増大が認められた。

筆者らは、トウモロコシSPS遺伝子をジャガイモおよびイネに導入してその影響を解析した。過剰発現の結

図1 ■炭酸同化産物のソース器官からシンク器官への流れを示す模式図

ADPG: ADP グルコース, AGPase: ADP グルコースピロホスホリラーゼ, acidINV: 酸性インベルターゼ, cwINV: 細胞壁結合型インベルターゼ, F6P: フルクトース 6-リン酸, FBPase: フルクトース-1,6-ビスリン酸ホスファターゼ, GIP: グルコース 1-リン酸, G6P: グルコース 6-リン酸, GBSS: デンプン粒結合型デンプン合成酵素, GPT: グルコースリン酸トランスロケター, HT: ヘキソーストランスポーター, QE: 枝作り酵素, Sol.SS: 可溶性デンプン合成酵素, SPS: ショ糖リン酸合成酵素, SuSy: ショ糖合成酵素, SUT: ショ糖トランスポーター, TPT: トリオースリン酸トランスロケター, UDPG: UDP グルコース

果、光合成の変化は認められなかったが、ジャガイモとイネの両方でショ糖の合成が促進され、ショ糖/デンプン比が増大した^(6,6)。特に、デンプンに比べてショ糖を多く合成するイネにおいてもショ糖合成がさらに大きく増大したことは、SPS のショ糖合成における重要性を示していると考えられる。

SPS によるショ糖合成には、SPS タンパク質のリン酸化/脱リン酸化機構による活性調節が関与している。ハウレンソウの研究からこれまで、3 個所のセリン残基 (Ser158, Ser424, Ser229) のリン酸化が調節に関わっていることが知られている⁽⁴⁾。明/暗条件で可逆的に SPS 活性が変化することには、Ser158 のリン酸化(暗)/脱リン酸化(明)が関わっている。このリン酸化/脱リン酸化は、基質に対する親和性を高めるが最大活性には影響を与えない。ハウレンソウ SPS 遺伝子の Ser158 をアラニンに変えて導入したタバコでは、活性化状態が高くなり暗中で不活性化程度が減少した⁽⁴⁾。また、先述したトウモロコシの野生型の SPS 遺伝子を過剰発現させたイネの場合には、SPS 活性の増大とともに基質である UDP グルコースに対する親和性が減少 (K_m 値が増大) し、過剰な SPS タンパク質の一部がリン酸化されて不活化している可能性が示唆された。その後 Ser162 (ハウレンソウの Ser158 に対応) をアラニンに変換して過剰発現させたイネの解析の結果、 K_m 値が野生型と同程度になったことにより、このセリンの基質親和性との関連が確認された⁽⁷⁾。

また、Ser424 のリン酸化は浸透圧ストレスによって起こり、Ser229 のリン酸化は SPS タンパク質が他のタンパク質 (Ser158 をリン酸化するプロテインキナーゼなど) と結合するときの足場となるタンパク質と結合するために必要と推察されている。

SPS にはいくつかのアイソフォームが知られている。ジャガイモ塊茎には、サブユニットのサイズの異なる 4 種類の SPS タンパク質が存在し、特に低温に対する反応性が異なっている。また、イネについては 1 種類の SPS 遺伝子が確認されているが、ゲノム解析の結果から 2~5 種類の類似配列の存在が示唆されており、それらの役割分担や相互作用について研究が進むものと期待される。

2. ショ糖のローディング

ソース葉の葉肉細胞で作られたショ糖は篩部の伴細胞に取り込まれた後、篩要素(篩管)に送られる。この過程をローディングという。伴細胞と篩要素は同じ細胞起源であり、篩要素は核、ミトコンドリアなどの内部オ

ルガネラが失われて相互に連結し通導器官として機能している。伴細胞は篩要素にエネルギーや糖、タンパク質などを送り込む役割を果たしている。両者は多くの原形質連絡で連結されており、篩要素/伴細胞複合体と呼ばれている。ショ糖が篩要素/伴細胞複合体にローディングされるには、伴細胞と周囲の柔組織とを結ぶ原形質連絡を通るシンプラスト経由と、細胞壁を通るアポプラスト経由がある(図 1)。

1) シンプラスト経由

ショ糖が原形質連絡を通るローディングでは、伴細胞のショ糖濃度が葉肉細胞より高いと濃度勾配による輸送が起こらない。このため、伴細胞のショ糖濃度を低くする何らかの仕組みが存在すると考えられ、ポリマートラップ機構が提案されている⁽⁸⁾。この機構では、伴細胞に輸送されたショ糖はラフィノース、スタキオースなどの少糖類に合成されて篩管に輸送されるが、これらは原形質連絡を通して葉肉細胞に逆流するには分子量が大きすぎるため、ショ糖の濃度勾配が維持される。この機構の存在を支持する知見として、伴細胞にラフィノース、スタキオースなどを合成する酵素が存在することが明らかにされている。しかし、植物種によってはラフィノース、スタキオースの篩要素内の濃度がショ糖に比べて極端に低いものもあり、この仮説が当てはまらない場合も多い。

2) アポプラスト経由

アポプラストを経由するローディングでは、ショ糖はまず葉肉細胞もしくは篩部周辺の柔細胞のアポプラストに出て、篩要素/伴細胞複合体に取り込まれる。篩要素/伴細胞複合体へのショ糖の輸送には、細胞膜に存在するショ糖トランスポーター(SUT)が関与している。最初の SUT 遺伝子はハウレンソウから単離された。その後、多数の双子葉植物とイネ、オオムギ、トウモロコシ、コムギの単子葉植物で単離され、現在では 20 種以上の植物において、しかも各植物内で発現の時期や組織が異なる 2 個以上の SUT の存在が明らかにされている。

オオバコやシロイヌナズナでは、SUT タンパク質は伴細胞に存在するが、タバコ、ジャガイモ、トマトでは篩要素に存在する。しかし、篩要素には核が存在しないので遺伝子を発現させることができない。おそらく、伴細胞で合成された mRNA が篩要素に移動してそこで SUT タンパク質が合成されるか、伴細胞で翻訳された SUT タンパク質が原形質連絡を通して篩要素に移動すると考えられている。それを支持する知見として、タバ

コなどでは SUT の mRNA が篩要素に見いだされている。

SUT がソース葉からのショ糖のローディングに重要な役割を果たすことは、アンチセンス植物や遺伝子破壊システムの解析で明らかにされている。たとえば、伴細胞特異的プロモーター(RoIC)を用いて SUT 遺伝子の発現を抑制したジャガイモでは、ソース葉においてショ糖、単糖、デンプンなどの蓄積が増大し、根や塊茎の生長が抑制された。

3. 篩管内の転流

篩管へローディングされたショ糖は、篩管内を各種のシンク器官へ長距離輸送される。篩管における物質移動は時速 1 m にも及ぶ速度で行なわれている。このような高速移動は篩管内の水の移動と結びついている。すなわち、ソース葉の篩要素/伴細胞複合体における高濃度のショ糖の蓄積(数百 mM~1 M)により水が取り込まれる一方、シンク器官でのショ糖のアンローディング(後述)によって水が取り除かれる。このようにして、ソースからシンクへの篩管内での流れが維持され则认为られている。最近の篩管液採取技術を用いた研究で、篩管内では糖だけでなく多くのタンパク質、RNA なども輸送されていることが明らかとなっている⁽⁹⁾。

4. ショ糖のアンローディングとシンク器官でのデンプン合成

シンク器官では、篩管を輸送されてきたショ糖は篩部から外に出る。さらに、篩部から出たショ糖はシンク器官の貯蔵細胞などに至る。この過程をアンローディングと呼ぶ(より正確には、篩部から外に出る過程のみをアンローディングと呼び、貯蔵細胞に入る過程を post-phloem transport と呼んで区別しているが、ここでは両過程を合わせてアンローディングと呼ぶ)。

アンローディングは原形質連絡を通るシンプラスト経由、あるいは細胞壁を通るアポプラスト経由で行なわれる。篩部から外に出る過程ではシンプラスト経由が一般的であるが、貯蔵細胞に入る過程ではアポプラスト経由も重要である。特に、種子など親側の組織との間で原形質連絡がない場合には、アポプラスト経由のみで行なわれるとされている。

アポプラスト経由の場合には、ショ糖がアポプラスト内の細胞壁結合型インベルターゼ(cwINV)によって単糖に分解された後、細胞膜に存在する HT によって細胞内に移送される経路と、細胞膜局在の SUT によってショ糖がそのまま細胞内に移送され、細胞質に存在するシ

ョ糖合成酵素(SuSy)で分解される経路がある。これらの SUT, SuSy, cwINV などは、シンク器官入り口でのショ糖の濃度を減少させることで、篩管、さらにはソース器官との濃度勾配を生じさせ転流を促進する役割をもつ⁽¹⁰⁾。これらのアンローディングに果たす重要性は、形質転換植物の解析から明らかにされている。たとえば、アンチセンス法で SUT 遺伝子の発現を抑制すると、イネの穎果(種子)の生長が大きく阻害された⁽¹¹⁾。

また先に述べたように、各植物種において複数の SUT 遺伝子の存在が確認されており、最近イネでも 5 種類が見いだされた。これらの異なる SUT が各組織、時期に特異的な役割を果たしていることが考えられる。

多くの場合、シンク細胞に到達したショ糖や単糖は、最終的にアミロプラスト内でデンプンに合成される。その際に、ADP グルコースピロホスホリラーゼ(AGPase)が重要な役割を果たすことがアンチセンス法による形質転換ジャガイモなどで明らかにされている。本酵素はアミロプラスト内に局在しているが、最近、トウモロコシやオオムギでアミロプラストのみならず、細胞質にもそのアイソフォームが存在することが明らかにされた。イネにおいてはまだ組織学的には確認されていないが、イネ科植物特有の局在性とと考えられ、デンプン合成の効率性などの観点から興味深い特徴である。

イネの収量をシンク・ソースの関係から見る

ここまで、ソース器官からシンク器官へのショ糖などの炭水化物の流れと関係する酵素などについて、最近の分子レベルでの知見を紹介したが、植物種によってローディングやアンローディングの様式、シンク器官の代謝などが異なっていることがわかる。それには単子葉植物と双子葉植物の違い、あるいは栄養器官の延長であるジャガイモの塊茎と、生殖器官であるイネの穎果の違いなどが反映していると考えられる。このため、シンクとソースの関係も植物種ごとに異なったものとして捉える必要がある。また、イネの場合にはシンクとソースの相互作用およびそれらと収量との関わりは、インディカ種、ジャポニカ種、両者の交雑種などの生態型や品種で異なっている(ジャポニカ種には日本、韓国などで栽培されている温帯ジャポニカ種と、熱帯で栽培されている熱帯ジャポニカ種があるが、ここでは温帯ジャポニカ種を指す)。このため、それぞれ個別にその関係を解析し、生態型・品種に合った収量向上の戦略を立てることが必要となる。以下、イネの収量決定機構を、シンクとソースという視点でもう少し詳しく見てみたい⁽¹²⁾。

図 2 ■ イネ植物体の模式図

1. 出穂後のイネにおけるシンクとソース

イネが茎葉の拡大再生産を行なっている栄養生長期においては、新しく展開する茎葉が主要なシンクになるが、穂が植物体から外に現われる出穂期以後では、穎果にデンプンを急激に蓄積する穂が最大のシンクとなる。その時期のソースは、活発に光合成を行なう成熟葉である。また、茎に当たる稈と葉の一部で稈を取り巻いている葉鞘は、出穂前に一時的にデンプンを蓄積し、出穂後はこれを糖に分解して穂へと再転流させるシンクからソースへと変換する器官である(図2)。収量が確保された出穂後の収量決定要因は、穎果のシンク強度(シンク容量×シンク活性)、出穂後の葉および稈・葉鞘のソース強度(活性のある葉の量と光合成活性、および出穂までに稈・葉鞘に蓄積された炭水化物の量と穂への転流活性)である。

1) 穎果のシンク強度

開花・受精が行なわれた後の穎果(子房)について見ると、子房の伸長・肥大とともにデンプンを蓄積する胚乳細胞の分裂・増殖が起こる。その後、胚乳細胞内でのデンプンの蓄積が進み、開花後30日程度で登熟が完了する(図3)。穎果のシンク強度のうち、シンク容量は受精後どれだけ多くの胚乳細胞が形成されるかに大きく依存しており、その時期の炭水化物、特にショ糖はエネルギー源として重要である。また、シンク活性にはショ糖のアンローディングからデンプン合成に至る酵素活性などが関与している。

イネ穎果の開花後におけるショ糖のアンローディングに関わる酵素などの発現経過を見ると、cwINVは開花直後から発現が高くその後数日で低下するが、SUTやSuSyの発現は開花後4~9日にピークが見られた⁽¹³⁾。これらのことから、イネ穎果においてはcwINVは開花直後の胚乳細胞の分裂、すなわちシンク容量の確保と関係が深く、また、SUTやSuSyはその後のデンプン蓄積、すなわちシンク活性と関わっているものと考えられる。

また、イネの穂は真ん中の軸(穂軸)から直接分かれる1次枝梗と、そこからさらに分かれる2次枝梗から構成されており、その先に穎果がつく。1次枝梗につく穎果はおおむね実りが良いが、2次枝梗につく穎果は先端を除いて実りが良くない。前者を強勢穎果、後者を弱勢穎果と呼ぶ。弱勢穎果は強勢穎果に比べて受精後の胚乳細胞の分裂が遅れ、数も減少する。また、その後の胚乳細胞の肥大・デンプンの蓄積も緩やかで、最終的な子実重も小さい(図3)。この原因としては、強勢穎果との競合によるショ糖の流入不足、あるいは流入したショ糖の分解やデンプン合成の遅れと能力の低さが示唆されている。たとえば、SUT遺伝子の発現やSuSy、AGPaseの活性上昇が遅れることが指摘されている。

収量を向上させるには弱勢穎果の充実が課題となるが、強勢穎果を人為的に除いてシンク容量を少なくすると、弱勢穎果の重量が強勢穎果なみに増加することが知られており、炭水化物供給を増大させることが一つの方角と考えられる。しかし、穎果の発達過程や弱勢穎果と強勢穎果の違いに関する分子機構についてはまだ不明な点が多い。

図 3 ■ 強勢穎果と弱勢穎果における開花後の細胞分裂およびデンプン蓄積パターンの違い

2) 出穂後の葉のソース強度

言うまでもなく、出穂後の成熟葉の光合成で供給される炭水化物量は、収量にとってきわめて重要である。ソース量は光合成の面で活力のある葉の数であり、ソース活性は個々の葉の光合成能力である。出穂後重要な葉は最上位の葉（止葉）とその下の2〜3枚である。また、ここでは触れないが、それらの葉にむらなく光が当たるように直立に近い向きを取るような群落構造もソース強度を考える上で重要である。一方、ソース活性に関わるのは光合成速度の高さと持続期間である。これらの要因解析については多くの研究がなされているので詳細は省くが、光合成速度を大きく左右するのは炭酸固定酵素であるリブローズ-1,5-二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ(RubisCO)の量であり、光合成速度の持続期間も十分な RubisCO がどれだけ長く維持されるにかかっている。また、これまでの日本における育成品種を比較してみると、新しい品種ほど出穂2週間後の光合成速度が高い傾向を示し、葉のソース強度が高まっていることがわかっている。

3) 稈・葉鞘のソース強度

出穂までに稈・葉鞘に蓄積された炭水化物が穎果重増加へ一定の貢献をすることはよく知られており、その貢献度は20〜40%といわれている⁽¹²⁾。稈・葉鞘のソース強度には出穂前に蓄積する炭水化物の量と出穂後、特に初期に再転流する量と速度が関係している。

登熟初期に炭水化物が不足すると、胚乳細胞の分裂・肥大に支障がでて穎果重が小さくなるとともに、穎果の発育が早期に停止する場合がある。したがって、登熟初期の炭水化物供給をできるだけ多くすることが、シンク容量と同時にシンク活性の高い穎果の確保にとって重要である。登熟初期の穎果へ蓄積される炭水化物は、葉の光合成で新たに取り込まれたものと、稈・葉鞘から再転流したものである。前者は天候などに左右されやすいが、後者はすでに蓄積されているものであるため、比較的安定的な供給源といえる。このため、稈・葉鞘からの炭水化物の再転流をどれだけ効率的に行なうかが活発なシンク器官の形成に重要である。

稈・葉鞘におけるシンク機能（ショ糖のアンローディングとデンプン合成）およびソース機能（デンプン分解とショ糖のローディング）については断片的な研究しかなされていない。たとえば、葉鞘のデンプン合成にはAGPaseよりもデンプン粒結合型デンプン合成酵素(GBSS)や枝作り酵素(QE)が重要であることが指摘されている⁽¹⁴⁾。また、出穂前にはデンプン合成に関連する

図4 ■ ‘日本晴’と‘タカナリ’の子実重、稈・葉鞘における炭水化物蓄積量および光合成速度の違い

文献16)、17)を参考に模式化

酵素遺伝子の発現が高く、出穂後にはショ糖合成関連酵素遺伝子とSUT遺伝子の発現が高まる⁽¹⁵⁾。今後、再転流時のデンプン分解やシンクからソースへの変換のメカニズムなど機能の全貌解明が期待される。

4) ‘タカナリ’（インディカ種）の多収戦略

イネの場合、このようなシンク・ソース機能のどの要因が収量に重要な役割を果たしているかは、生態型（インディカ種、ジャポニカ種）、両者の交雑品種、F₁品種などで異なっている。ここでは、我が国で多収品種として育種された半矮性インディカ種の‘タカナリ’について、ジャポニカ種の標準品種である‘日本晴’と比較した例を紹介する^(16,17)(図4)。

‘タカナリ’の収量は‘日本晴’に比べて20〜50%も多い。一般的に、インディカ種はジャポニカ種に比べて1穂当たりの穎果数が多いが、‘タカナリ’は‘日本晴’と比べ穎果数は約2倍であり、しかもジャポニカ種では弱勢になりやすい2次枝梗の穎果数が著しく多いにもかかわらず登熟歩合が高い。したがって、‘タカナリ’はシンク容量が大きいとともに、シンク活性も高いといえる。

また、出穂後の葉のソース強度と関係する個葉の光合成速度も‘日本晴’より高く、かつ持続期間も長い。さらに、出穂前に稈・葉鞘に蓄積する炭水化物量は‘日本晴’の約2倍である。すなわち、葉および稈・葉鞘のソース強度も勝れている。一方、‘日本晴’では登熟後期に稈・葉鞘へ炭水化物が再蓄積する現象が見られるが、‘タカナリ’ではほとんどない。この再蓄積がシンク強度の低下

によるのか、稈・葉鞘のソース強度の低下によるのかははっきりしていないが、‘タカナリ’はそのいずれか、あるいは両者が勝れているものと考えられる。このように、‘タカナリ’は‘日本晴’に比べて、シンク機能、ソース機能の両方において勝れた特徴をもっており、そのことが多収に結びついている。

また近年、日本を含むアジア各国で育成されたインディカ種の多収を示す品種では、‘タカナリ’とは異なった戦略で多収を実現していることが知られている。たとえば、中国で育成された‘南京 11 号’は出穂前の乾物生産量が多く、稈・葉鞘の炭水化物蓄積量の収量への貢献度が特に高い。これに対して、我が国で育成された‘アケノホシ’は葉の老化が遅く、個葉の高い光合成速度が長く維持されることから、葉のソース強度の貢献度が高い。

このように、イネの収量はシンクとソースの相互作用の結果であり、その相互作用の時間的・空間的關係は生態型・品種によって異なっている。しかし、これまでのところ、それらの多様性についての生化学的・分子生物学的解析はほとんど行なわれていない。

シンク・ソース研究の新たな展開に向けて

我が国が中心となり、‘日本晴’を素材として推進してきたイネゲノム塩基配列解読プロジェクトにおいて、2002 年 12 月に重要部分の塩基配列の高精度(99.99%)での解読を終了したという宣言がなされた。我が国の貢献度は 50%を超え、まさに中心的な役割を果たしたといえる。それまでに、スイスの民間企業と中国の研究機関がそれぞれジャポニカ種とインディカ種について大まかな塩基配列解読をすませており、それらの情報と結びつけることでジャポニカ種とインディカ種の塩基配列の比較も可能になっている。塩基配列の他に、完全長 cDNA の情報が公開されており、遺伝子破壊系統、QTL(quantitative trait loci) 解析用の交配系統などの研究素材も利用できる状況になっている。また、マイクロアレイ、高速微量質量分析技術などの網羅的解析技術も身近になってきている⁽¹⁸⁾。

シンク・ソースの機能や相互作用を生態型・品種に即して分子レベルで明らかにするには、ゲノム研究の成果である膨大な情報と研究素材を活用することが重要である。ここでいくつかの着目すべきポイントを例示してみたい。

1. 遺伝子ファミリー解析

イネやシロイヌナズナの塩基配列情報などから、今まで述べてきたシンク・ソースの様々な機能に関しても複数の異なる遺伝子が同じ機能を担っていることが明らかになってきている。すなわち、1つの機能に関して遺伝子ファミリーを構成している。たとえば、SUT についてはイネでは 5 種類、デンプン合成酵素に至っては少なくとも 11 種類の存在が明らかにされている。これらのファミリーの構成員が組織や生育時期で発現の様相を異にしており、構成員の 1 つの遺伝子の動きだけでは現象全体を解明できない。このため、今後は 1 つの酵素機能などに関する遺伝子ファミリーを網羅的に拾い出し、それぞれについて発現の動態や制御の仕組みを明らかにする必要がある。

また、新たな制御因子の探索も重要な課題である。マイクロアレイ技術や完全長 cDNA の情報などを用い、時期・組織別に発現している遺伝子を網羅的に解析することで、未知の遺伝子、特に転写調節に関わる因子の特定が期待できる。

2. メタボローム解析

もう一つ解析すべき重要なことは、代謝物の動きである。シンク・ソースにおいては、糖・デンプンの他に多くの中間代謝物が存在し、それらの量は時間的・空間的にダイナミックに変化している。これらの代謝物の動きはまさにシンク・ソースの相互作用の実体である。これまでも、光合成炭素代謝の中間代謝物の動きについては多くの研究がなされてきたが、解析手法の制限から検討された代謝物の種類も多くなかった。ポストゲノム研究として注目されている代謝物を網羅的に解析するメタボローム研究を利用して、たとえばシンク・ソース機能に関わる代謝物の定常的な量や変化速度を、出穂前から出穂後成熟期まで解析することにより、これまで捉えられなかった物質の動きと新たな制御のポイントが明らかになるものと考えられる。

3. QTL 解析

さらに、収量のような多くの遺伝子が関与している形質には QTL 解析が有効である。最近、いくつかのインディカ種とジャポニカ種の交配集団が作出され、それらを用いて収量構成要素、穂の構造などに加えて、出穂後の乾物生産能力、出穂前の蓄積炭水化物量などの機能に関わる QTL 解析が行なわれ、有望な遺伝子座が推定されている^(19,20)。これらの遺伝子座の実体を個別に明らかにすることがまず重要であるが、さらに、いくつかの

QTLの相互作用, たとえば穂の形態と出穂前の蓄積炭水化物量に関するQTLの関連を明らかにし, それらと前述のメタボローム解析などと結びつけることで, 鍵となる遺伝子機能の解明が進むものとする。

4. データベースの利用

農林水産省のイネゲノムプロジェクトでは, ポストゲノム研究の一環としてイネゲノム研究の塩基配列データ, 機能解析データに加え, 育種現場での特性データなどを相互に関連づけて統合するために, 各種データベースの構築とそれらの統合化およびシミュレーションシステムの開発を実施している⁽¹⁸⁾。その中で, 筆者らも参加して作物の生理生態的研究に関するデータベースの構築が行なわれており, キーワード検索なども可能になりつつある。今後, これらのデータベースを統合化することで, シンク・ソース研究に関しても情報の相互利用が可能になることが期待できる。

*

これまで述べてきたように, 作物の収量はシンクとソースの相互作用による代謝バランスによって決定され, しかも時期によってそのバランスはダイナミックに変化している。このため, 収量と結びつけるためにはシンクとソースの相互作用を個体レベルで空間的に把握しつつ, しかも時間軸を導入した解析を行なう必要がある。さらに, イネでは生態型・品種によって収量とシンク・ソースの関わり方が異なっていることから, 個別にターゲットを絞って解析する必要がある。その場合, それぞれの生態型・品種の多収性の要因に着目するとともに, それらの弱点の克服, たとえば, ‘日本晴’が示す登熟後期の稈・葉鞘への炭水化物の再蓄積を減らす, あるいは‘タカナリ’の‘日本晴’に比べて低い登熟歩合をさらに向上させるなどについても, シンク・ソースの関係から検討することが重要である。

このような代謝のバランスや相互作用を解析するためには, 個別の酵素, 遺伝子の解析だけでは全体像をつかむことは難しい。シンク・ソースの研究はむしろ, ゲノム研究の成果を活用した網羅的解析がふさわしい研究分野とすることができる。今後, 生理・生態的研究とポストゲノム研究の融合によって, シンク・ソースの分子機構を収量向上に結びつける研究はさらに進展するものとする。

文献

- 1) 白田秀明: “植物代謝工学ハンドブック”, エヌ・ティー・エス, 2002, p.380.
- 2) 大藤雅章: “植物の環境応答”, 秀潤社, 1999, p.145.
- 3) 廣瀬竜郎, 青木直大: “植物の膜輸送システム”, 秀潤社, 2003, p.88.
- 4) H. Winter & S.C. Huber: *Crit. Rev. Plant Sci.*, **19**, 31 (2000).
- 5) D.J. Tobias, T. Hirose, K. Ishimaru, T. Ishige, Y. Ohkawa, Y. Kano-Murakami, M. Matsuoka & R. Ohsugi: *Plant Prod. Sci.*, **2**, 92 (1999).
- 6) K. Ono, K. Ishimaru, N. Aoki, S. Takahashi, K. Ozawa, Y. Ohkawa & R. Ohsugi: *Plant Prod. Sci.*, **2**, 172 (1999).
- 7) S. Takahashi, K. Ono, M. Ugaki, K. Ishimaru, N. Aoki & R. Ohsugi: *Plant Cell Physiol.*, **41**, 977 (2000).
- 8) R. Turgeon: *Trends Plant Sci.*, **1**, 418 (1996).
- 9) H. Hayashi, A. Fukuda, N. Suzuki & S. Fujimaki: *Aust. J. Plant Physiol.*, **27**, 489, (2000).
- 10) A. Sturm & G.-Q. Tang: *Trends Plant Sci.*, **4**, 401 (1999).
- 11) G. Scofield, T. Hirose, J.A. Gaudron, N.M. Upadhyaya, R. Ohsugi & R.T. Furbank: *Funct. Plant Biol.*, **29**, 815 (2002).
- 12) 玖村敦彦: “稲学大成第2巻”, 農文協, 1990, p.555.
- 13) 石丸 努, 廣瀬竜郎, 後藤明俊, 寺尾富夫, 山岸 徹, 石井龍一: 日作紀, **69**(別2号), 258 (2000).
- 14) Y. Watanabe, Y. Nakamura & R. Ishii: *Aust. J. Plant Physiol.*, **24**, 563 (1997).
- 15) T. Hirose, A. Endler & R. Ohsugi: *Plant Prod. Sci.*, **2**, 178 (1999).
- 16) 徐 銀発, 大川泰一郎, 石原 邦: 日作紀, **66**, 42 (1997).
- 17) 徐 銀発, 大川泰一郎, 石原 邦: 日作紀, **66**, 616 (1997).
- 18) 農業生物資源研究所ウェブサイト: www.nias.affrc.go.jp
- 19) K. Ishimaru, M. Yano, N. Aoki, K. Ono, T. Hirose, S.Y. Lin, L. Monna, T. Sasaki & R. Ohsugi: *Theor. Appl. Genet.*, **102**, 793 (2001).
- 20) K. Nagata, H. Shimizu & T. Terao: *Breeding Sci.*, **52**, 275 (2002).