

イネの茎葉部および穎果におけるデンプン・ショ糖蓄積に関わる分子生理・生産生理学的研究
岡村昌樹（農研機構中央農業研究センター）

地球規模での気候変化と食料不足に対応するために、主要穀物であるイネの生産の安定化と改善は喫緊の課題である。また、我が国の水田の有効利用のために茎葉部も含めたイネの多用途利用が求められている。このような背景を踏まえて岡村氏は、イネの収量性向上と多用途利用の促進に資することを目標として、イネ体内のデンプン・ショ糖の蓄積、転流に着目し、その分子機構と生理的役割の解明を行った。本研究の特色は、多様な遺伝資源を活用しながら代謝・遺伝子レベルの解析と圃場生産性に関わる生態・生理レベルでの解析を統合的に行なった点にあり、その研究業績の内容は以下に要約される。

1. デンプン合成欠損変異体の解析による茎葉部デンプン蓄積の生理的意義の解明

イネにおいて光合成産物（デンプンおよびショ糖）は、子実中に蓄えられるほかに、茎葉部にも非構造性炭水化物（NSC）として一時的に蓄積される。茎部 NSC は出穂後に穂に転流し、子実の登熟に一定の貢献をすることが知られている。また、葉身におけるデンプン蓄積は光合成のカルビン-ベンソン回路のすぐ下流に位置するため、光合成能力と密接に関わっていると考えられる。デンプン合成経路の鍵酵素として知られている ADP グルコースピロホスホリラーゼ（AGP）は大サブユニットと小サブユニットで構成され、イネゲノムには4つの大サブユニット遺伝子（*OsAGPL1*~4）と2つの小サブユニット（*OsAGPS1*~2）の遺伝子がある。岡村氏は、*OsAGPL1* と *OsAGPL3* に着目し、それぞれの遺伝子が *Tos17* レトロトランスポゾン挿入によって破壊された突然変異系統（*agpl1* および *agpl3*）を水田圃場にて栽培し、糖・デンプン蓄積パターンを野生型と比較した。その結果、*OsAGPL1* は茎部（稈・葉鞘）で、*OsAGPL3* は葉身でのデンプン蓄積に特異的に機能していることが明らかになった（研究業績 2）。

agpl1 の茎部ではデンプン合成能が抑制されたため、出穂期の NSC 濃度は大きく低下した。そこで、茎部 NSC が子実の登熟に及ぼす影響を明らかにするために登熟期に遮光処理を行い、*agpl1* の茎部 NSC 含量の推移および子実収量を野生型と比較した。その結果、茎部 NSC 含量は野生型では出穂から登熟中期にかけて減少量（見かけ上の穂への NSC 転流量）が遮光処理により大きくなったが、*agpl1* では処理や時期に関わらず一貫して低かった。また *agpl1* の子実収量は、対照区では野生型に対して7%しか低下しなかったのに対して、遮光区では23%も低下した。以上の結果から、茎部における NSC の蓄積が寡照条件下における子実の十分な登熟に必要な不可欠であることが直接的に示された（研究業績 2）。

また、葉身におけるデンプン蓄積の光合成における生理的意義を明らかにするために、*agpl3* を用いて光環境への反応性を調査した。対照区では *agpl3* の子実収量は野生型に比べて6%低下したのに対して、一株当たりの受光量を増大させた間引き区では、*agpl3* の収量低下割合は29%まで増大した。一方、遮光処理区では野生型と収量の差が見られなかった。これらの結果から、*agpl3* は登熟期の光条件が良好な時に限り収量が低下することが示された。さらに、葉身における光合成速度や糖・デンプン濃度の日変化の解析から、良く晴れた日の夕方において *agpl3* では、ショ糖による光合成のフィードバック阻害が強くなっていることが示された。イネは他の植物種と比較して、葉にデンプンよりもショ糖をより多く蓄積する「糖葉」植物である。本解析によって、糖葉であるイネ葉身におけるデンプン蓄積は、光合成のフィードバック阻害抑制機構として機能していることが示された（研究業績 5）。

さらに岡村氏は、*agpl1* は野生型に比べて分げつ角度（外側の有効分げつが鉛直方向に対して成す角度）が大きく、開帳した草型を有していることを見出した。そこで茎部重力応答器官である葉枕（葉鞘基部）におけるデンプン濃度を測定したところ、*agpl1* ではデンプン濃度が野生型に比べて低くなっていた。また、幼苗をポットごと暗所で水平に置床し、その起き上がり程度から重力応答性を評価したところ、*agpl1* では重力応答性が低くなっていた。デンプン粒は平衡石として重力応答に関与していると考えられていることから、*OsAGPL1* の欠損による葉枕のデンプン濃度の低下が葉枕での重力応答性を低下させ、そのことが *agpl1* において分げつ角度が大きくなった原因であると考えられた（研究業績 3）。

2. 茎葉部におけるショ糖蓄積機構に関する研究

イネにおいてショ糖は主要な光合成産物であり、維管束篩部を介してソースからシンクへと移動する転流物質である。また、ショ糖とデンプンは相互に変換するため、両者は代謝上密接な関係にある。ショ糖の合成・蓄積に関して岡村氏は、イネゲノム上に5つ存在するショ糖リン酸合成酵素（SPS）遺伝子（*OsSPS1,2,6,8,11*）の詳細な発現解析を行い、各アイソジーンの時空間的発現パターンを明らかにした（研究業績 1）。また、上述の *agpl1* では、茎部のデンプン濃度が大きく低下する一方で、ショ糖など可溶性糖の濃度が増加することを見出した（研究業績 2）。イネの茎葉部を発酵粗飼料やバイオエタノールに利用する場合、可溶性糖濃度の高さが重要になるため、*agpl1* はイネの多用途利用に資する遺伝資源になり得ると考えられる。さらに岡村氏は、イネ茎部のショ糖濃度の簡易測定法を開発し、この手法を用いて「日本晴」の変異系統群のスクリーニングを行い、茎部のショ糖濃度が野生型よりも高い系統を見出した（研究業績 4）。

3. 多収品種のショ糖・デンプン動態と登熟特性に関する研究

既存の水稲多収品種の中にはシンク容量は大きいが発熟不良によりそのポテンシャルを存分に発揮できていない品種がある。ジャポニカ多収品種の「モミロマン」はその一例であり、「モミロマン」の登熟律速要因の解明はさらなる多収品種の作出に寄与するといえる。本研究では、「モミロマン」と登熟が良好なインディカ多収品種の「北陸 193 号」および「特青」を用いて、着粒位置別の穎果の登熟速度や茎部の NSC 動態およびデンプン代謝関連酵素活性の推移を調査し、茎部 NSC から穎果デンプン合成に至る転流・登熟過程について統合的な比較解析を行った。その結果、「モミロマン」の登熟不良の主な原因は、強勢穎果におけるデンプン合成能（シンク強度）の低さであることが強く示唆された（研究業績 6）。

以上のように岡村氏は、イネの生産生理と分子生理を繋ぐ“架け橋”研究を精力的に進め、イネのデンプン・ショ糖の蓄積の生産性における生理的意義を明確にするとともに、それらに関わる分子機構について新たな知見をもたらした。今後さらなる発展が期待されることから、日本作物学会研究奨励賞に十分値する業績と評価される。

研究業績

1. Okamura, M., Aoki, N., Hirose, T., Yonekura, M., Ohto, C. and Ohsugi, R. 2011. Tissue specificity and diurnal change in gene

expression of the sucrose phosphate synthase gene family in rice. *Plant Science* 181: 159-166.

2. Okamura, M., Hirose, T., Hashida, Y., Yamagishi, T., Ohsugi, R. and Aoki, N. 2013. Starch reduction in rice stems due to a lack of *OsAGPL1* or *OsAPL3* decreases grain yield under low irradiance during ripening and modifies plant architecture. *Functional Plant Biology* 40: 1137-1146.
3. Okamura, M., Hirose, T., Hashida, Y., Ohsugi, R. and Aoki, N. 2015. Suppression of starch synthesis in rice stems splay tiller angle due to gravitropic insensitivity but does not affect yield. *Functional Plant Biology* 42: 31-41.
4. Okamura, M., Hashida, Y., Hirose, T., Ohsugi, R. and Aoki, N. 2016. A simple method for squeezing juice from rice stems and its use in the high-throughput analysis of sugar content in rice stems. *Plant Production Science* 19: 309-314.
5. Okamura, M., Hirose, T., Hashida, Y., Ohsugi, R. and Aoki, N. 2017. Suppression of starch accumulation in 'sugar leaves' of rice affects plant productivity under field conditions. *Plant Production Science* 20: 102-110.
6. Okamura, M., Arai-Sanoh, Y., Yoshida, H., Mukouyama, T., Adachi, S., Yabe, S., Nakagawa, H., Tsutsumi, K., Taniguchi, Y., Kobayashi, N. and Kondo, M. 2018. Characterization of high-yielding rice cultivars with different grain-filling properties to clarify limiting factors for improving grain yield. *Field Crops Research* 219: 139-147.