琉球大学学術リポジトリ

サトウキビの糖分蓄積機構

メタデータ	言語: 出版者: 沖縄農業研究会 公開日: 2009-01-29 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 野瀬, 昭博, 川満, 芳信, Nose, Akihiro, Kawamitsu, Yoshinobu メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/0002015422

サトウキビの糖分蓄積機構

野 瀬 昭 博・川 満 芳 信

（琉球大学農学部）

1984年から1986年にかけて宮古島で生じた低ブリックス問題は記憶に新しい．また，復帰以来ブリックスが漸減していることも[32]糖業関係者の気になる問題である．このようにサトウキビの品質について大きな不安が残るまま平成6年度にはサトウキビの品質取引が開始されようとしている．

サトウキビに限らず果樹や果菜類において，糖の合成及び蓄積機構は研究者はもちろんのこと農家にとっても大きな関心ごとであることは間違いない．サトウキビの蔗糖（スクロース）蓄積機構については1960年代から1970年代にかけてオーストラリアの糖業研究所（CSIRO）を中心に活発な研究がなされ，その概要が明らかにされている．この研究にはC_4光合成の確立で1991年度日本賞（生物学）を受けたM.D.Hatch博士も深く係わっており，サトウキビの生理を研究するものとして興味深い歴史でもある．また，サトウキビで明らかにされたスクロースの蓄積機構は，果樹・果菜類における糖蓄積モデルとして利用され，この分野における先駆的役割をはたしてきた．

本稿ではサトウキビにおけるスクロースの蓄積機構，蓄積制御特性について報告する．制御の問題については，高品質サトウキビ育成と密接に係わるところで興味をもたれるところであるが，残念なことに研究は十分とはいえない．今後の課題を明らかにするために，あえて挑戦した．

糖分蓄積のメカニズム

サトウキビの茎に20%を越える濃度で蓄積するスクロースは，まず葉身においてサトウキビ特有のC_4光合成の結果として合成される．合成されたスクロースは葉身の師部を通り，葉身と葉鞘の接合部位であるラミナジョイント（肥厚体）を介して葉鞘へ移り，さらに節を介して節間の柔細胞まで，いわゆる師部の中を運ばれる。

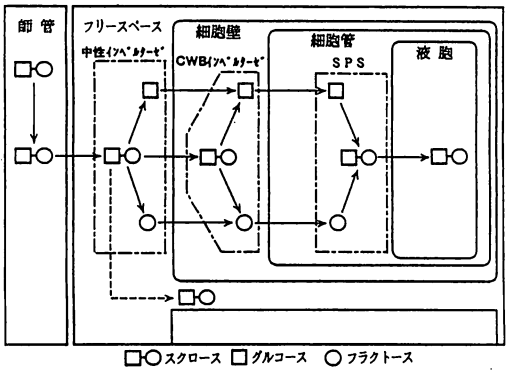

図1　サトウキビの節間柔細胞組織におけるスクロースの蓄積機構の概要
Hawker[13]のものを改編．CWBインベルターゼ，細胞壁付着極酸性インベルターゼ；SPS，スクロースリン酸合成酸素．

サトウキビの節間柔細胞組織におけるスクロースの蓄積プロセス[13]を図1に示した．スクロースは，サトウキビの節間柔細胞組織において最終的に液胞と細胞間隙の2つの画分に蓄積される．まず，液胞にいたるプロセスを紹介すると以下のようになる；師管のスクロースはアン・ローディングと呼ばれるプロセスを経て，柔細胞の細胞間隙に移る．通常フリースペースと呼ばれる細胞間隙には細胞壁も含まれる．フリースペースに出たスクロースは，2種類のインベルターゼによってグルコースとフラクトースに分解される．それらのインベルターゼのひとつは，至適pHが7前後にある中性インベルターゼで，フリースペースの水溶性画分に存在する．もうひとつのインベルターゼは，至適pHが3.2前後と酸性側に片寄ったもので，細胞壁に付着する形で存在している．以上の2種類のインベルターゼに

よって生成したグルコースとフラクトースは，原形質膜をとおつて柔細胞内の細胞質へ移され，糖リン酸に転換される．生成したUGP－グルコースとフラクトース6－リン酸はスクロースリン酸合成酵素（SPS）によりスクロースリン酸が合成される．さらにスクロースリン酸はスクロースリン酸ホスファターゼによって脱リン酸化されて，スクロースが生成し，結果として液胞に蓄積される．

以上のスクロースの蓄積プロセスは，CSIROグループの研究成果をHawkerがまとめたものである．一見するとサトウキビにおけるスクロースの蓄積プロセスは確立済みと受け取られるが，異論・不明な点は数多く残されている．まず，スクロースが柔細胞へ取り込まれるとき，グルコースとフラクトースへ開裂するという点について，Bowen[6]は，アンチ・インベルターゼ抗血清を用いて柔細胞へのスクロースの取り込みには，インベルターゼによるスクロースの開裂が必要であると，HawkerとHatch[14]の結果を支持している．しかし，Lingle[16]は，柔細胞へのスクロースの取り込みに際し，スクロースの開裂は必要でないことを示している．

細胞内でのスクロースの再合成については，多くの不明な点が残っている．スクロースは最終的に液胞に蓄積されるが，スクロースの再合成が細胞内のいずれの画分で生じるのか（細胞質，液胞膜，液胞内のいずれか？）．さらに，もしスクロースあるいはスクロースリン酸が細胞質で生成されたりすれば，どのようなプロセスで液胞膜を通過するのかなどである．

この点に関しハワイサトウキビ試験場（HSPA）のThomとMaretzkiは液胞膜上にUDP－グルコース依存のグループ・トランスロケータがあることを示した[18,19,31]．つまり，柔細胞細胞質で生成されたUDP－グルコースを用いて液胞膜上に存在するグループ・トランスロケータ内でフラクトース6－リン酸が生成され，さらにSPSの働きでスクロースリン酸が合成され，スクロースリン酸が脱リン酸化されながら液胞へ入っていくというものである．合衆国学士院紀要にも掲載され，サトウキビの節間柔細胞内でのスクロース蓄積プロセスの主要部が殆ど解明されたかにみえたこの研究成果は，PreisserとKomorの指摘[27]で間違いであることが明らかになった．つまり，ThomとMaretzkiがスクロースと同定した二糖類は，細胞質で特異的に合成されるlaminariboseで，液胞膜を用いた実験系ではスクロースは合成されないことが明かとなった[20]．

サトウキビの節間柔細胞組織において，かなりな量のスクロースが細胞間隙に蓄積する．この蓄積は濃度勾配にしたがった受動的なプロセスで，代謝プロセスは殆ど係わっていないものと考えられている．しかし，前述したとおり，細胞間隙の水溶性画分には中性インベルターゼが，細胞壁には極酸性インベルターゼが存在する．スクロースがフリースペースで分解されず，そのままの姿でかなりな量まで蓄積されるためには，スクロースの蓄積画分とインベルターゼの画分が異なっていたり，インベルターゼの不活性化など何らかの調節が働いているものと予想されるが，その実態については全く明かではない．

糖分蓄積の制御

サトウキビの節間柔細胞において，スクロースは前章で述べたプロセスを経て液胞と細胞間隙に蓄積されるものと考えられる．ここでは，蓄積速度あるいは蓄積の程度を律速する特性について，検討してみたい．前述の通り，スクロースは師部からいくつかの膜及び画分を通ったのち液胞に蓄積されるために，その律速部位を膜透過，代謝反応，形態という3つに分けて整理してみた。

糖の膜透過についてみると，スクロースは柔細胞の原形質膜と液胞膜の2ヶ所で膜を通過する必要がある．原形質膜を介しての糖の移送については，現象面からその特性を予想させる興味深い結果が得られている．まず，物質の膜透過を考えるとき，そのプロセスが濃度差を利用した拡散による受動的なものであるのか，あるいは代謝プロセスが関与した積極的なものであるのかを明らかにする必要がある．スクロースがインベルターゼによって開裂した後に原形質膜を通過するこ

とを前提にした研究において，その糖移送はpH，温度，酸素濃度，代謝阻害剤の影響を顕著に受けることが明らかにされている[6, 3, 17]．また，節間柔細胞組織切片をin vitro下で外液の糖濃度を変化させたときの糖蓄積反応は，直角双曲線状を呈し，スクロース，グルコース，フラクトースなどの複数の糖を同時に吸収させると，お互いに競合作用を示すことも知られている[4]．つまり，グルコースとフラクトースを前提にした原形質膜での糖移送は，積極的なプロセスであり，呼吸によるエネルーギー供給が係わるものであろうと予想されている．しかし，移送体についてそれ以上の特性については知られていない．

Liagle[16]は，原形質膜においてスクロースそのものでの移送が生じていることを示したが，そのプロセスが積極的プロセスであると考えられるものの殆ど検討されていない．

液胞膜における糖移送については，前章で述べたとおりグループトランスロケータの存在が否定され，具体的な移送プロセスについては不明なままである．

代謝反応の中で，インベルターゼは最もよく研究されている．サトウキビには少なくとも至適pHを異にする3種類のインベルーゼが存在することが明らかになっている．つまり，pH7.0前後に至適域を持つ中性インベルターゼ，pH5.0〜5.5に至適域を持つ酸性インベルターゼ，pH3.2前後に至適域を持つ極酸性インベルターゼである．そして，これら3種類のインベルターゼはサトウキビの植物体内で存在位置と働きを異にしている．つまり，酸性インベルターゼは生長点付近の細胞間隙と液胞内に分布し，細胞へのスクロースの取り込みや代謝プロセスへのスクロースの供給に関与し，節間伸長と密接な関係にある[10]．成熟茎においてこの酸性インベルターゼは，フリースペースは当然として液胞内においても殆ど見られなくなる．

中性インベルターゼと極酸性インベルターゼは，前章で述べたとおり成熟茎におけるスクロースの蓄積に関与している．HatchとGlasziou[10]は中性インベルターゼがスクロース蓄積に積極的に係わることを最初に報告した．我国のMatsuiとKitagawa[21]はそれを支持する結果を得ている．極酸性インベルターゼについては，HawkerとHatch[14]がスクロース蓄積と密接な関係にあることを最初に報告している．インドのBataとSingh[1]は茎の齢の進行と共に中性インベルターゼと極酸性インベルターゼ活性が増大することを確認している．以上のようにスクロースの蓄積と中性および極酸性インベルターゼの関係を定性的に示した結果はあるが，スクロースの蓄積とこれらのインベルターゼ活性の定量的関係を検討した例は少ない．著者らは，以上のような研究成果を参考にして，宮古島の低ブリックス問題の原因をインベルターゼの面から解析したが[22]，結果としては栄養生長と酸性インベルターゼ(pH5.5)，スクロース濃度と中性インベルターゼの間に，各々5％水準で有意なものの0.34前後の相関しか得ることができなかった．

栄養生長が活発な部位で，細胞へのスクロース取り込みに関係している酸性インベルターゼ（pH5.5）の活性がオーキシンによって増大し，グルコースやフラクトースによって抑制されることがin vitro系でしられている[9, 31]．また，in vivo系でジベレリンはインベルターゼ活性を抑制[29]するが，in vivoの結果ではジベレリンはインベルターゼ活性と高い相関（r＝0.92)を示すことがしられている[7]．いくらかの矛盾はあるが，植物ホルモンによるインベルターゼ活性の増大・抑制は酵素タンパクの合成や抑制を介して生じていることは明かで[8, 26]，インベルターゼ活性制御を考えるとき興味深い知見である．

近年，高等植物の葉における光合成の炭素代謝系で，光合成における炭酸ガスの吸収が最終産物のスクロース合成効率で制御されているという，end－product regulationが明らかになりつつある[30]．葉のスクロース合成においてSPSやフラクトース2,6－ビスホスファターゼ(FBPase)が律速部になっていることが明らかになりつつある．サトウキビの節間柔細胞において，図1に示したとおりスクロースは一旦開裂したのち細胞内で再度合成されることが知られ，そのプロセスは

葉におけるプロセスと類似のものと考えられる．残念なことにこのような視点から柔細胞におけるスクロース合成プロセスの律速特性について検討した研究はない．この点について著者らの得ている結果については後述する．

サトウキビにおいて，スクロースは節間柔細胞組織の液胞と細胞間隙に蓄積される．したがって，柔細胞の形態的特性と糖蓄積の関係についても興味深い．Hawker[13]によれば，サトウキビの成熟茎の表皮系を除く組織の構成割合は，92%が貯蔵用の柔細胞で，7.5%が木部導管，0.2%が師管である．更に貯蔵用の柔細胞組織の構成は80%が液胞で，2.5%が細胞質，17%がフリースペースである．節間柔細胞組織に占める液胞の割合は73.6%，フリースペースは15.6%となる．つまり，液胞に貯まるスクロースが積極的移送で，フリースペースに貯まるスクロースが受動的移送によるものとすれば，80%を越すスクロースが積極的な代謝プロセスで蓄積されることになる．

サトウキビの節間柔細胞における形態的特性と，スクロース蓄積に関係について，Oworuら[25,26]は興味深い結果を報告している．彼らの研究によれば，柔細胞が小さくて細胞壁が厚い程フリースペースの割合が大きくなり，そこにスクロースが蓄積することにより高品質の原料茎が出来ることが観察されている．同時に柔細胞の容積が小さいほどスクロースの積極的糖蓄積能力も高くなる．つまり，柔細胞組織における繊維含量が高いほど糖蓄積能力が高くなる．また，維管束やファイバーの分布について，それらが茎の周辺部に分布するものは糖を溜める能力が小さく，なるべく茎全体に等しく分布することが望ましい．

また，Oworuら[25]は，サトウキビの茎におけるスクロースの積極的吸収が可能なフリースペースと細胞内の濃度差の上限は約5%であることを認めている．したがって，スクロースを液胞に高濃度で積極的に蓄積するためには，フリースペースのスクロース含量が高いことが重要なポイントになる．そして，液胞では最大23%までスクロースを蓄積し得る．

以上のように，サトウキビのスクロース蓄積において不明な点はあるものの代謝プロセスでは中性インベルターゼと細部壁付着極酸性インベルターゼが重要な働きをし，フリースペースのスクロース供給も重要な要因となることが推察できる．近年，トリアゾール系の生長抑制剤，ウニコナゾール（住友化学）が，水稲の倒伏防止剤として開発された．当製剤は生長点におけるジベレリン合成のみを特異的に阻害し，従来のサトウキビ用の登熟促進剤とは異なり葉身を枯らすことなく，節間伸長を抑制できる．このような視点から，著者らはウニコナゾールのサトウキビのスクロース蓄積に及ぼす影響を調査した[23,24]．結果はウニコナゾールを生長点へ添加してやることにより，茎の伸長は抑制され，スクロース濃度は有意に増大した．その時の茎における中性および細胞壁付着インベルターゼさらにSPS活性を比較したところ，原料茎の上位，中位節において，いずれの酵素活性もスクロース含量と正の有意な相関を示した．なかでも細胞壁付着インベルターゼは上位節で$r=0.64$，中位節で$r=0.76$と1%水準でスクロース含量と有意な相関を示していた．また，調査した活性の平均値から20%のスクロースを分解したり生成したりするのに必要な時間を概算すると，SPSは8時間，中性インベルターゼは364日，細胞壁付着インベルターゼは42日という値が得られた．サトウキビの茎において，Hawker[11]はスクロース含量が5%から20%へ上昇するのに14週(98日)かかることを観察している．Bielski[2]はin vitro茎において，スクロースの吸収速度は1～5 mg／g／日であったと報告している．Bielskiの得た速度は20%つまり単位生重(g)当たり200mgのスクロースを蓄積するためには40日～200日の期間が必要であることを示している．以上のような著者らの結果を含めて考察した場合，サトウキビのスクロース蓄積系の代謝プロセスでは細胞壁付着極酸性インベルターゼがひとつの重要な律速部となっているものと予想される．そして，葉におけるスクロース合成系で律速要因となるSPSは[12,15]サトウキビの柔細胞では十分すぎるほどの活性が存在する．

おわりに

以上述べてきたように，サトウキビにおけるスクロースの蓄積系の概要は，一応明らかになっている．しかし，それらの知見にもとづいて具体的に高品質サトウキビを育成しようとしたときいずれの要因をどのようにコントロールしたらよいのかという定量的特性の把握が殆どなされていない状況にある．この意味でサトウキビの糖蓄積プロセスは興味深い課題として残されている．分子生物学が著しい発展をとげ興味深い技術が開発されつつある．分子生物学の手法を効率よく用いるためには，現象の問題点をどれだけ明確に把握しているかにかかっているように考える．サトウキビの品質向上が切望されるなか，ここでまとめたことが何らかの役に立てば幸いである．

最後に，このような機会を与えて頂いた沖縄農業研究会に感謝申し上げる．

引用文献

1. Batta, S.K. and R. Singh 1986. Phytochem., 11 : 2431−2437.
2. Bieleski, R.L. 1960. Aust. J. Biol. Sci., 13 : 203−220.
3. …… 1960. ibid 13 : 221−231.
4. …… 1962. ibid 15 : 429−444.
5. Bowen, J.E. 1972. Plant Physiol., 49 : 82−86.
6. …… 1972. ibid 49 : 789−793.
7. Glasziou, K.T. and T.A. Bull 1967. Proc. Internatl. Soc. Sugar Cane Technol. 12 : 575−581.
8. …… and J.C. Waldron 1964. Nature 203 : 541−542.
9. …… and …… 1964. Aust. J. Biol. Sci., 17 : 609−618.
10. Hatch, M.D. and K.T. Glasziou 1963. Plant. Physiol., 38 : 344−349.
11. Hawker, J.S. 1965. Aust. J. Biol. Sci. 18 : 959−969.
12. …… 1967. Biochem. J. 105 : 943−946.
13. …… 1985. Sucrose, In Eds. Dey, P. M. and R.A. Dixon, Biochemistry of storage carbohydrates in green plants, Academic Press, 1−51.
14. Hawker, J.S. and M.D. Hatch 1965. Physiol. Plant. 18 : 444−453.
15. Kohler, J., E. Komor, M. Thom, and A. Maretzki 1988. Phytochem. 27 : 1605−1608.
16. Lingle, S.E. 1989. Plant Physiol., 90 : 6−8.
17. Maretzki, A. and M. Thom 1972. Plant Physiol., 49 : 177−182.
18. …… and …… 1986. ibid 80 : 34−37.
19. …… and …… 1987. ibid 83 : 235−237.
20. …… and …… 1988. ibid 88 : 266−269.
21. Matsui, T. and H. Kitagawa 1985. Nippon Shokuhin Kogyo Gakkaishi 32 : 655−660.
22. 野瀬昭博・仲間操・平良正彦・伊志嶺正人・村山盛一 1987. 日作九支報 54 : 111−118.
23. 野瀬昭博・井上裕嗣・川満芳信・村山盛一 1993. 日作紀 62別1 : 144−145.
24. 野瀬昭博・井上裕嗣・川満芳信・比嘉照夫・仲間操・村山盛一 1990.日作紀 59別1 : 194−195.
25. Oworu, O.O., C.R. McDavid, and D. MacColl 1977. Ann. Bot., 41 : 393−399.
26. ……, ……, and …… 1977. ibid 41 : 401−404.
27. Preisser, J. and E. Komor 1988. Plant Physiol., 88 : 259−265.
29. Sacher, J.A. and K.T. Glasziou 1962. Biochem. Biophysic. Res. Comm. 8 : 280−282.
29. …… M.D. Hatch, and K.T. Glasziou 1963. Physiol. Plant. 16 : 836−842.
30. Stitt, M. and W.P. Quick 1989 Physiol. Plant. 77 : 633−641.
31. Thom M. and A. Maretzki, 1985. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82 : 4697−4701.
32. 内原 彪 1984. 日作紀 53 : 335−340.