

## サツマイモ植物体へのスクロース溶液供給が塊根への炭素分配と塊根生産に及ぼす影響

門脇正行\*・窪田文武・齋藤和幸  
(九州大学)

**要旨:** サツマイモ植物体へ6%濃度のスクロース溶液を供給することによってシンク・ソースバランスを人為的に変化させ、それが葉から塊根への光合成産物の転流に及ぼす影響を確認するとともに塊根生産向上に最も効果的なスクロース溶液供給時期を検討した。その結果、スクロースを供給すると光合成産物の根への分配率が高まることが $^{13}\text{CO}_2$ フィーディング実験により明らかとなった。塊根形成開始直前期のスクロース溶液の供給が塊根肥大に最も効果的であり、塊根内のADPグルコースピロホスホリラーゼ (AGPase) の活性が上昇した。一方、塊根肥大開始後の供給には効果がみられなかった。適期に植物体に供給されたスクロースは速やかに転流して根部の糖濃度を高め、それが引き金となってAGPaseなどのデンプン合成関連酵素の活性が高まり、シンク能が向上したものと考えられる。これによって塊根への光合成産物の転流が促進され、塊根生産が増加する結果となったものと理解される。シンク能向上に果たすソース能の役割の重要性が指摘された。

**キーワード:** ADPグルコースピロホスホリラーゼ、塊根生産、サツマイモ、シンク、スクロース、ソース、炭素分配。

作物の生産は、光合成生産部であるソースと光合成産物の貯蔵部であるシンクの二つの部分から構成されると考えられ、作物収量の増加を図るためには、構成要素であるソースとシンクの関係について解明することが重要である。これまでサツマイモではソース・シンク関係を明らかにするため、接ぎ木植物を用いた研究が多く行われてきた。その結果、シンク能が塊根生産に対して支配的役割を果たしていることが述べられており、サツマイモ生産の改良にはシンク能の向上が不可欠であるとされている (北條・朴 1971, 北條ら 1971, 北條・加藤 1976, 窪田ら 1993, Nakatani and Komeichi 1988, Yatomiら 1996)。一方、サツマイモ塊根の生産は一義的にシンク能のみで決定されるのではなく、ソース能の果たす役割の重要性も確認されている (Nakataniら 1988, Tsuboneら 1997)。

ところで、ソースとシンクは一植物体の中で相互制御関係にある機能であるため、ソースとシンクを分離してその能力を個別に評価することは困難であるとされている。Tsuboneら (2000) はシンク・ソース相互制御関係を断ち切って両者の能力を評価する手段として、スクロース溶液を植物体に供給し、ソース能を人為的に高める実験法を開発した。サツマイモ植物体に糖溶液を供給すると、塊根内のADPグルコースピロホスホリラーゼ (AGPase) の活性が上昇し、塊根生産が増加する現象が確認された (Kadowakiら 2001, Tsuboneら 2000)。またKadowakiら (2001) は、供給された糖溶液は塊根生産における炭素量の量的増加効果ではなく、植物体内の糖濃度上昇がAGPase等のデンプン合成関連酵素の活性を高める引き金として働くことの重要性を示唆した。AGPaseはデンプン合成過程で調節的な役割を果たす主要酵素であり、塊根生産に対する貢献が大きいものと考えられる (Nakatani

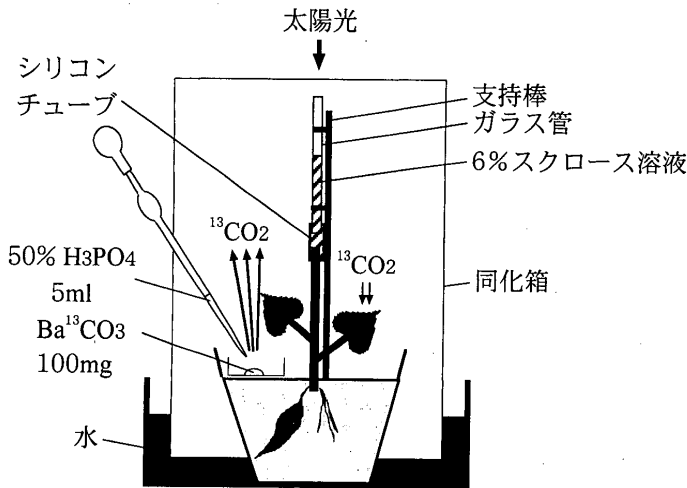
and Komeichi 1992, Sowokino 1976, Sweetloveら 1999)。糖を供給された植物体ではシンク能が向上し、個葉光合成由来の炭素の転流が増加することによって塊根生産が増大したものと推察される。

植物の物質生産の基本は光合成由来の炭素の蓄積によるものであるが、糖供給によって光合成由来の炭素の植物体内での配分にいかなる変化が生じるかに関心が持たれる。また上述の実験結果は、継続的に糖溶液を供給したことにより明らかにされたものであるが、いかなる生育時期に植物体内の糖濃度を上昇させることが酵素活性の上昇や塊根増大により有効であるのかを明らかにしたい。そこで本報ではまず $^{13}\text{CO}_2$ を光合成によって植物体に取り込ませ、トレース実験によって塊根への炭素分配に及ぼす糖溶液供給の影響を明らかにし、ついで異なる生育ステージの植物体に糖溶液を供給し、糖溶液の最適供給時期について検討した。

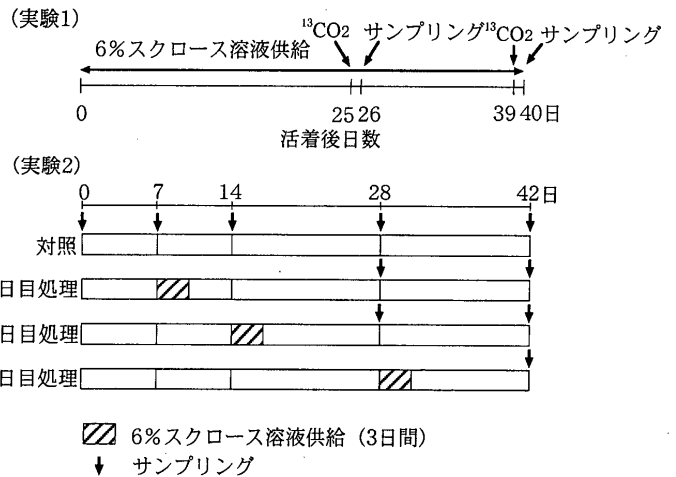
### 材料と方法

供試材料としてサツマイモ品種コガネセンガンを用いた。九州大学農学部圃場内で系統保存中の植物体から8枚の完全展開葉をもつ苗を採り、下部3節を8L容量のポット土壤に挿入、移植し栽培した。根の活着を確認した後、植物体の上部を2葉残して切り除き (2葉個体)、6%スクロース溶液の供給を開始した。

**実験1:**  $^{13}\text{C}$ トレース実験期間は1999年9月12日から10月25日である。 $^{13}\text{CO}_2$ は、同化箱内で $^{13}\text{C}$ 炭酸バリウム100mgに50%リン酸溶液5mLを加えて $^{13}\text{CO}_2$ を発生させ、自然光下で1時間光合成により植物体へ吸収させた (第1図)。 $^{13}\text{C}$ 供与個体を翌日サンプリングし、器官別乾



第1図 スクロース溶液供給中の植物体への <sup>13</sup>C<sub>2</sub> の供給。



第2図 <sup>13</sup>C<sub>2</sub> 供給処理 (実験1) とスクロース溶液の時期別供給処理 (実験2) の設計。

物重測定後、<sup>13</sup>C<sub>2</sub> アナライザー (EX-130 S, 日本分光製) によって器官別の <sup>13</sup>C 比を測定した。<sup>13</sup>C<sub>2</sub> の供給は6%スクロース溶液を継続供給中の2葉個体を用い供給開始後25日目, 39日目に行った (第2図)。なお, 糖溶液の供給法はKadowakiら (2001), Tsuboneら (2000) と同様である。

**実験2:** 糖溶液の最適供給時期を検討するため, 2葉個体に6%スクロース溶液を生育時期別に3日間に限って供給し, 反応を調査した。供給時期は, 根活着後7日目 (7日目処理), 14日目 (14日目処理), 28日目 (28日目処理) である (第2図)。なお, スクロース溶液を供給しない2葉個体を対照とした。7日目および14日目処理個体については28日目と42日目にそれぞれ2回, また, 28日目処理個体については42日目にサンプリングを行った。なお, 対照個体は7日目, 14日目, 28日目および42日目にサンプリングした。

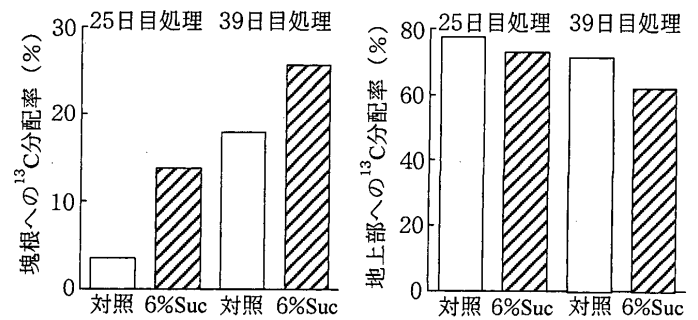
個葉の光合成速度を1週間間隔で携帯型光合成蒸散速度測定装置 (SPB-H 3, ADC社製) を用いて測定した。またAGPase活性の測定に際しては, サンプリング時に直径が5mm以上の根を塊根として採取した。粗酵素液の抽出はYatomiら (1996) の方法に従い, また酵素活性の測定はNakamuraら (1989) の方法によった。

スクロース溶液の供給によって植物体が吸収した炭素量は次の式で算出した。

植物体が吸収した炭素量 = 植物体が吸収したスクロース溶液の体積 × 0.06 (スクロース溶液の濃度) × (144/342)。

**結果と考察**

<sup>13</sup>C<sub>2</sub> 供給実験の結果 (第3図), 6%スクロース溶液を供給した個体では塊根への<sup>13</sup>Cの分配率が増加する現象が認められた。25日目処理では対照の約4倍の分配率であり, 特に移植後の早い段階で光合成由来の炭素の塊根への転流が促進された。植物体へ供給されたスクロース溶液によって根部の糖濃度が高まること



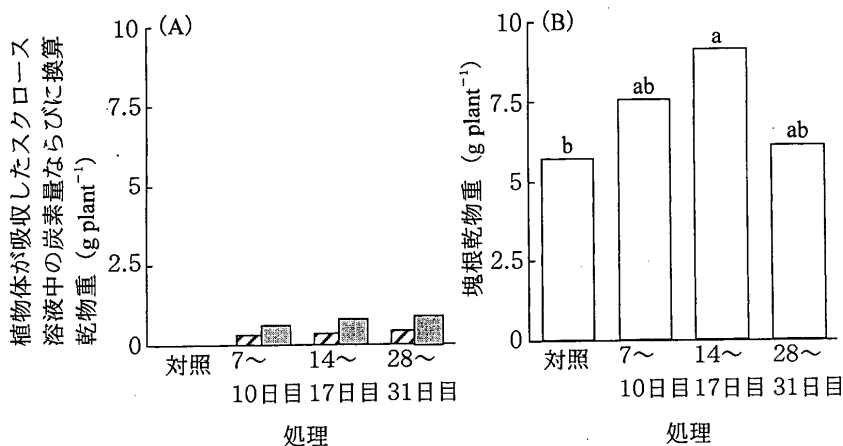
第3図 <sup>13</sup>C<sub>2</sub> 供給後の<sup>13</sup>Cの塊根および地上部への分配 (実験1)。

茎切断部より蒸留水 (対照) と6%スクロース溶液 (6% Suc) を供給している2葉個体に光合成により<sup>13</sup>C<sub>2</sub>を吸収させた。

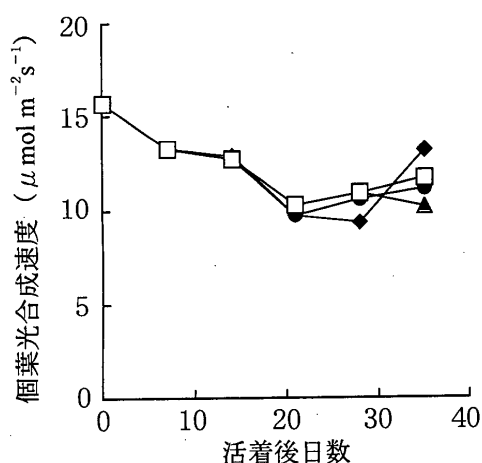
の活性を上昇させ, シンク能を高めたものと考えられる (Kadowakiら 2001, Tsuboneら 2000)。またシンク能が高まることで塊根への光合成産物の転流が促進され, 塊根生産が増加したものと推察される。地上部への炭素分配率をみると, 対照個体は25日目で77.8%, 39日目で71.1%であるのに対して, スクロース供給個体はそれぞれ72.4%, 61.7%であった (第3図)。この結果から, 両処理区とも地上部もシンクとして働いているが, その割合は対照個体よりもスクロース供給個体で低いことが確認された。スクロース供給個体では, シンク能が高まり, 塊根への光合成産物の転流が促進されたため, 地上部への転流の割合が低くなったものと考えられる。

第3図に示されるように塊根への物質分配に及ぼすスクロース溶液供給効果は植物体の生育段階によって異なった。塊根生産に対する処理効果を高めるには溶液供給によって人為的にソース能を高める時期が重要であると考えられる。そこで, 生育段階の異なる植物体にスクロース溶液を一時的 (3日間) に供給し, それが塊根生産に及ぼす影響について検討した。

第4図にはスクロース由来の炭素量と根活着後42日目

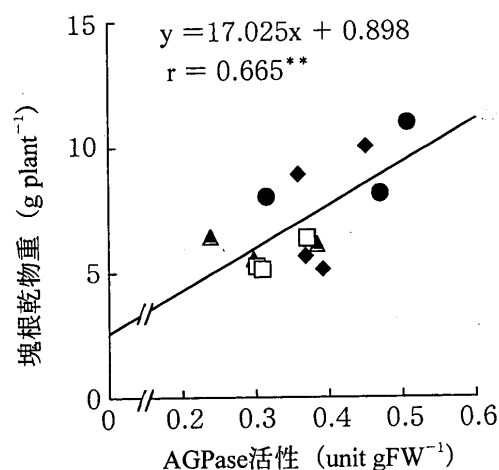


第4図 植物体が吸収したスクロース溶液に含まれる炭素量ならびにその換算乾物量 (A) と根活着後42日目の個体の塊根乾物重 (B) (実験2). 異なる英小文字間は5%水準で有意. 斜線, 植物体が吸収した炭素量; 網掛け, 炭素量の乾物重 (デンプン重) 換算量.



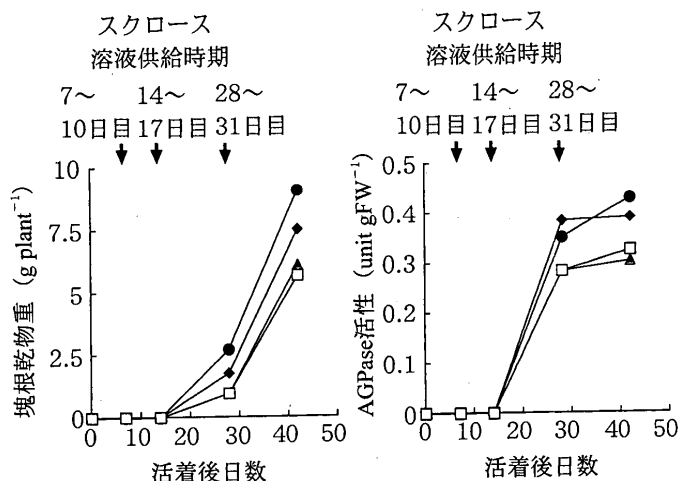
第5図 各処理区の個葉光合成速度の推移 (実験2). スクロース溶液供給時期: □; 対照, ◆; 7日~10日目, ●; 14日~17日目, ▲; 28日~31日目.

の植物体における塊根乾物重を示す. 各処理区におけるスクロース溶液由来の炭素量は0.3~0.4 g/plantであり, きわめて少ない量であったが, 対照個体とスクロース供給個体の塊根乾物重には大きな差が認められた. 例えば, 14日目にスクロースを供給した個体のスクロース溶液からの炭素量は0.332 g/plantであり, これを乾物重 (デンプン重) に換算すれば0.747 g/plantに過ぎないが, 塊根乾物重はスクロース供給個体で9.068 g/plant, 対照個体では5.639 g/plantであり, 両者の差は3.429 g/plantであった. 各処理区の個葉光合成速度の推移について比較すると (第5図) 処理区間で大きな差がないことから, 塊根乾物重での処理区間差は光合成同化産物量の差によるものではないことが確認された. 前述したように, スクロースの供給によって塊根への光合成産物の転流が促進され, 塊根生産が増加したものと推察される. これらの結果から, 少量のスクロースを供給しただけで, かなり多量に塊根生産を増加させる効果があることが確認された. 供給時期別に比較すると, 根活着後14日目の植物体への供給が塊根乾物



第6図 根活着後42日目における塊根乾物重とAGPase活性との関係 (実験2).

\*\*, 1%水準で有意. スクロース溶液供給時期: □; 対照, ◆; 7日~10日目, ●; 14日~17日目, ▲; 28日~31日目.



第7図 スクロース溶液の供給時期が塊根乾物重とAGPase活性の推移に及ぼす影響 (実験2).

スクロース溶液供給時期: □; 対照, ◆; 7日~10日目, ●; 14日~17日目, ▲; 28日~31日目.

重の増加に最も効果的であり、28日目の供給では対照とほぼ同様の乾物重であった。14日目と28日目の処理で植物体が得た炭素量にはほとんど差がないことから、両処理区間で生じた塊根乾物重の差はスクロース供給時期の差によるものと考えられる。これらの事実と著者らのこれまでの報告を合わせて考察すると、塊根生産の増加には継続的に多量のスクロース溶液を供給する必要はなく、適切な時期に供給することが重要である。

根活着後42日目における塊根乾物重とAGPase活性との関係を第6図に示した。両者は正の相関関係にあった。上述したように、供給されたスクロース溶液に含まれる炭素量はわずかであることから、AGPase活性の上昇が塊根乾物重増加と密接に結びついているものと考えられる。

第7図に塊根形成過程に伴う塊根乾物重とAGPase活性の推移を示す。根活着後14日目から28日目かけて塊根形成が始まり、同時期にAGPase活性も急激に上昇した。一方、塊根乾物重は28日目以降大きく増加したが、この時期にAGPase活性が特に高まることはなかった。Appeldoornら(1999)は、ジャガイモでは塊茎の形成開始時期にAGPaseの活性が上昇することを報告している。本実験の結果からもサツマイモにおいてAGPase活性の上昇と塊根形成の開始は同時に進行したのと考えられる。スクロースによってジャガイモのAGPase遺伝子(Müller-Röberら1990)、トウモロコシのスターチブランチングエンザイム遺伝子(Kim and Gultinan 1999)の発現が高まることが報告されている。また、サツマイモの葉柄ではスクロースを吸収させることによってAGPaseラージサブユニット遺伝子の発現が誘導されることが明らかになっている(Harnら2000)。本実験において塊根生産の増加に最も効果的であった供給時期は根活着後14日目であり、14日目は第7図の塊根乾物重の推移から塊根形成開始直前であると考えられる。そのため、スクロース溶液の最適供給時期は塊根形成開始直前であり、塊根形成開始直前に植物体へスクロース溶液を供給し、植物体内の糖濃度を高めることが根のAGPaseの発現レベルの上昇と酵素活性の上昇を促進したものと推察される。塊根内のAGPaseの活性上昇が促進されることで、塊根のシンク能が高まり、光合成産物の転流がスムーズに進み、塊根生産が増加するものと理解される。塊根形成開始時期に光合成を高める栽培的手段を講じ、植物体内の糖濃度を上昇させることが収量向上を図る上でのキーポイントになるものと考えられる。

サツマイモやジャガイモでは塊根や塊茎形成に伴い植物ホルモン含量が変動することが報告されており(Koda and Okazawa 1983, Marschnerら1984, Nakatani and Komeichi 1991, Obata-Sasamotoら1979)、またMacháckovら(1998)は、ジャガイモ塊茎の形成と発達には日長の変化によって誘導される植物ホルモンが影響することを報告している。塊根形成過程には植物ホルモンや日

長などが影響し、シンク能を制御する要因にもなると考えられるため、スクロース供給処理と合わせて、効果、作用を今後解析したい。

## 引用文献

- Appeldoorn, N.J.G., S.M. De Bruijn, E.A.M. Koot-Gronsveld, R. G.F. Visser, D. Vreugdenhil and L.H.W. van der Plas 1999. Developmental changes in enzymes involved in the conversion of hexose phosphate and its subsequent metabolites during early tuberization of potato. *Plant Cell Environ.* 22: 1085-1096.
- Harn, C.H., J.M. Bae, S.S. Lee, S.R. Min and J.R. Liu 2000. Presence of multiple cDNAs encoding an isoform of ADP-glucose Pyrophosphorylase large subunit from sweet potato and characterization of expression levels. *Plant Cell Physiol.* 41: 1235-1242.
- 北條良夫・朴正潤 1971. *Ipomoea* 属野生種および栽培種間の接ぎ木植物における物質生産. 農技研報 D22: 145-164.
- 北條良夫・村田孝雄・吉田智彦 1971. 甘しょ接木植物における塊根の発育. 農技研報 D22: 165-191.
- 北條良夫・加藤真次郎 1976. *Ipomoea* 属接木植物における source と sink との相互関係. 農技研報 D22: 145-164.
- Kadowaki, M., F. Kubota and K. Saitou 2001. Effects of exogenous injection of different sugars on leaf photosynthesis, dry matter production and adenosine 5'-diphosphate glucose pyrophosphorylase (AGPase) activity on sweet potato, *Ipomoea batatas* (Lam.). *J. Agron. Crop Sci.* 186: 37-41.
- Kim, K.-N. and M.J. Gultinan 1999. Identification of cis-acting elements important for expression of the starch-branching enzyme I gene in maize endosperm. *Plant Physiol.* 121: 225-236.
- Koda, Y. and Y. Okazawa 1983. Characteristic changes in the levels of endogenous plant hormones in relation to the onset of potato tuberization. *Jpn. J. Crop. Sci.* 52(4): 592-597.
- 窪田文武・飯塚恵治・縣和一 1993. カンショにおける個葉光合成速度の支配要因の解明. 第2報 一葉挿し接木植物の光合成と塊根生産におけるシンク・ソース関係. 日作紀 62: 248-256.
- Macháckov I., T.N. Konstantinova, L.I. Sergeeva, V.N. Lozhnikova, S.A. Golyanovskaya, N.D. Dudko, J. Eder and N.P. Aksenova 1998. Photoperiodic control of growth, development and phytohormone balance in *Solanum tuberosum*. *Physiol. Plant.* 102: 272-278.
- Marschner, H., B. Sattelmacher and F. Bangerth 1984. Growth rate of potato tubers and endogenous contents of indolylacetic acid and abscisic acid. *Physiol. Plant.* 60: 16-20.
- Müller-Röber B.T., J. Koßmann, L.C. Hannah, L. Willmitzer and U. Sonnewald 1990. One of two different ADP-glucose pyrophosphorylase genes from potato responds strongly to elevated levels of sucrose. *Mol. Gen. Genet.* 224: 136-146.
- Nakamura, Y., K. Yuki, S.-Y. Park and T. Ohya 1989. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant Cell Physiol.* 30: 833-839.
- Nakatani, M., A. Oyanagi and Y. Watanabe 1988. Tuber sink potential in sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.). I. Develop-

- ment of tuber sink potential influencing the source activity. Jpn. J. Crop Sci. 57: 535–543.
- Nakatani, M. and M. Komeichi 1988. Tuber sink potential in sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.). II. Estimation of tuber sink potential of cultivars using single leaf grafts. Jpn. J. Crop Sci. 57: 544–552.
- Nakatani, M. and M. Komeichi 1991. Changes in the endogenous level of zeatin riboside, abscisic acid and indole acetic acid during formation and thickening of tuberous roots in sweet potato. Jpn. J. Crop Sci. 60: 91–100.
- Nakatani, M. and M. Komeichi 1992. Relationship between starch content and activity of starch synthase and ADP-glucose pyrophosphorylase in tuberous root of sweet potato. Jpn. J. Crop Sci. 61: 463–468.
- Obata-Sasamoto, H. and H. Suzuki 1979. Activities of enzymes regulators in potato stolon tips during tuberization. Physiol. Plant. 45: 320–324.
- Sowokino, J.R. 1976. Phyrophosphorylases in *Solanum tuberosum*. I. Changes in ADP-glucose and UDP-glucose pyrophosphorylase activities associated with starch biosynthesis during tuberization, maturation and storage of potatoes. Plant Physiol. 57: 63–68.
- Sweetlove, L.J., B. Müller-Röber, L. Willmitzer and S.A. Hill 1999. The contribution of adenosine 5'-diphosphoglucose pyrophosphorylase to the control of starch synthesis in potato tubers. Planta 209: 330–337.
- Tsubone, M., F. Kubota and K. Saitou 1997. Effect of grafting on the activity of adenosine 5'-diphosphate glucose pyrophosphorylase and tuberous root production in sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.). Jpn. J. Crop Sci. 66: 509–510.
- Tsubone, M., F. Kubota, K. Saitou and M. Kadawaki 2000. Enhancement of tuberous root production and adenosine 5'-diphosphate glucose pyrophosphorylase (AGPase) activity in sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) by exogenous injection of sucrose solution. J. Agron. Crop Sci. 184: 181–186.
- Yatomi, M., F. Kubota, K. Saitou and W. Agata 1996. Evaluation of root sink ability of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) cultivars on the basis of enzymatic activity in the starch synthesis pathway. J. Agron. Crop Sci. 177: 17–23.

**Effects of Exogenous Injection of Sucrose Solution to Plant on the Carbon Distribution to Tuberous Root and Tuberous Root Production in Sweet Potato, *Ipomoea batatas* Lam.:** Masayuki KADOWAKI\*, Fumitake KUBOTA and Kazuyuki SAITOU (*Division of Bioresource and Bioenvironmental Sciences, Graduate School, Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581, Japan*)

**Abstract:** The sink and source balance in a sweet potato plant was artificially changed by exogenously injecting a 6% sucrose solution into the cut end of the stem, and its effect on the photosynthate transport from leaves to roots were studied. The results obtained were as follows: The  $^{13}\text{CO}_2$  feeding experiment revealed that the sucrose injection enhanced the distribution ratio of photosynthate in roots. The injection directly before the commencement stage of root tuberization was the most effective in increment of root production, with a significant increase in the activity of adenosine 5'-diphosphate glucose pyrophosphorylase (AGPase). On the other hand, little effect was shown in a plant injected past this stage. It may be considered that the sucrose solution fed at the adequate growth stage quickly moved down to increase the sugar concentration in roots, and this acted as a trigger for increase in the activities of enzymes such as AGPase related to starch synthesis and then enhancement of the sink activity. This may lead to the promotion of photosynthate transport to roots and increase of root yield. Our experimental results suggest that the timely enhancement of source activity is important to activate the sink function of sweet potato roots.

**Key words:** ADP-glucose pyrophosphorylase, Carbon distribution, Sink, Source, Sucrose, Sweet potato, Tuberous root production.