

## 総説

# ショ糖転流機構の研究における最近の展開

広瀬竜郎<sup>\*1)</sup>・大杉立<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>北陸農業試験場・<sup>2)</sup>農業生物資源研究所)

**要旨:** 光合成産物の主要な輸送形態であるショ糖の転流機構に関わる研究は、近年の分子生物学の発展とともに急速な進展をみせている。本稿ではショ糖転流の場である師部にショ糖が入る過程（ローディング）、師部から出る過程（アンローディング）およびその後のシンク細胞までの移動経路と、それぞれの過程で働く酵素、輸送タンパク等に関して最近の知見をもとに概説した。

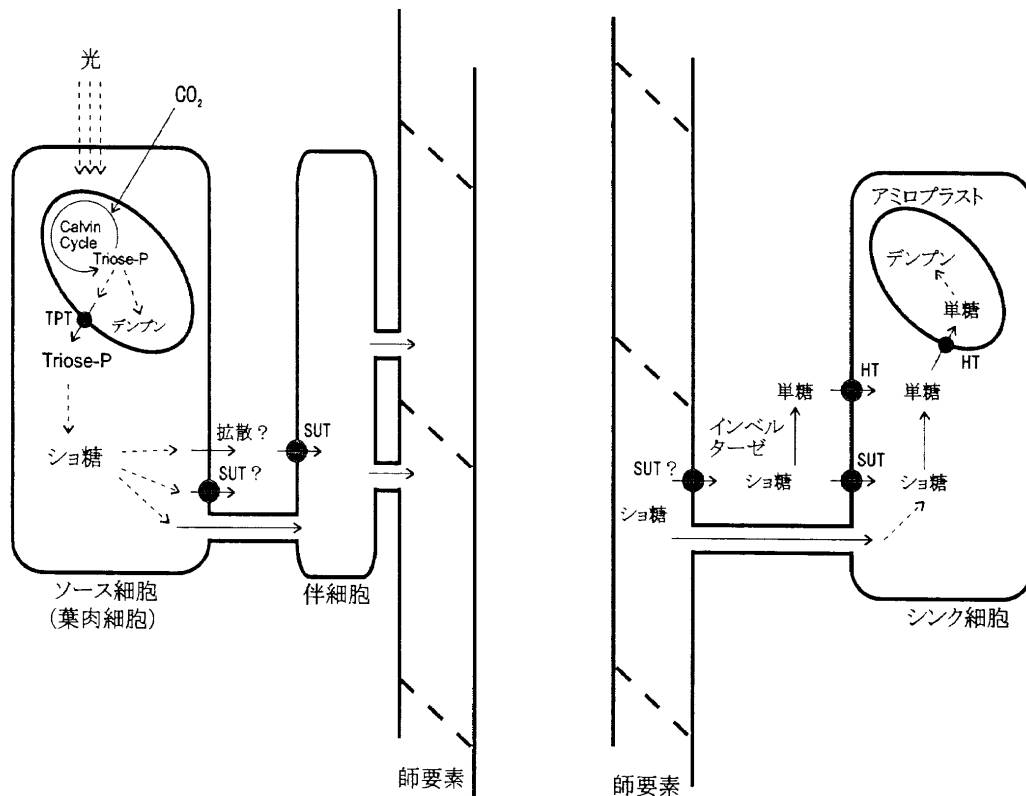
高等植物の葉（ソース器官）で作られた光合成産物は、師部を経由して根、子実および成熟中の葉などの利用部位（シンク器官）に送られる。この光合成産物の転流は、多くの植物でショ糖のかたちで行われる。したがって、ショ糖の転流は水や栄養塩類の移動とともに、植物において最も重要な物質移動過程であるといえる。にもかかわらず、文字どおり「動き回るモノ」を相手にすることや、移動の場である師部が生きた細胞からなり、さらに植物体全体からみるときわめて局所的に存在するといった多くの困難があり、転流に関する研究は植物生理学全体からみると決して順調に進展してきたとはいえない。また、農学的に見ても、転流は収量と直接的に結びつく重要な過程にも関わらず、同様の困難さからソース/シンク関係いうきわめて概念的な捉え方で研究されてきた。しかし、近年の分子生物学の発展は、形態学や生理生化学の地道な蓄積とあいまって、転流の研究にまさに新地平を開きつつある。本稿では、この数年特に著しい進展を見せるショ糖転流に関する知見をまとめてみたい。

## 1. ショ糖の転流経路の概要

まず、ショ糖の転流経路をおおまかに示したのが第1図である。ソース器官（主に緑葉）で合成されたショ糖がシンク器官へ転流されるためには、維管束に存在する師部に入る必要があり、この過程をローディング（loading）と呼ぶ。ショ糖のローディングの経路としては、基本的には葉肉細胞から師部へと原形質連絡を通過して移動するシンプラスト経由のもの（シンプラスティックローディング）と、ショ糖が一旦細胞外へ出て、アポプラストを移動し、師部の細胞膜で吸収されて再度シンプラストに入るアポプラスト経由（アポプラスティックローディング）の二通りが考えられる。実際のショ糖転流の場である師要素（sieve element）は伴細胞（companion cell）と呼ばれる原形質に富み、多くのミトコンドリアが存在する細胞を伴っており、両者をあわせて師要素/伴細胞複合体（SE/CC complex）と呼んでいる。師要素と伴細胞との間には多くの原形質連絡が存在し、この間の物質の移動は比較的容易

であろうと考えられているが、師要素自身は伴細胞以外の細胞との間に原形質連絡を持たない。一方、伴細胞とそれに接する維管束周辺の柔細胞との間の原形質連絡の存在割合は、植物の種によって大きく異なることが知られている。Gamalei (1989) は伴細胞と周辺の細胞との間の原形質連絡の存在数を指標にタイプ分けを行った。それによると、多くの樹木や一部の草本が属する、伴細胞とそれに接する柔細胞との接触面  $1 \mu\text{m}^2$  あたり数十個の原形質連絡がみられるタイプ（type I）と、原形質連絡がほとんどもしくは全くみられないタイプ（type II）に大別できる。したがって、伴細胞と周辺の柔細胞との間に原形質連絡が多くみられる type I の植物種ではシンプラスティックローディングの寄与が大きいことを推測させ、逆に両細胞間に原形質連絡がない type II の植物種ではシンプラスティックローディングはあり得ないことになる。しかし、原形質連絡がいかに多く存在してもアポプラスティックローディングの寄与を否定できるものではなく、また原形質連絡の存在割合が中間的な植物種もあり、ローディングの経路も両者が併存していると考えられている。

次に、師部を通じて移動したショ糖が利用部位（シンク器官）で師部の外へ出る過程をアンローディング（unloading）と呼ぶ。この過程でもローディングと同様に、シンプラスト経由（シンプラスティックアンローディング）とアポプラスト経由（アポプラスティックアンローディング）があると考えられている。ただし、ローディングの場であるソース器官が多くの場合緑葉に限られるのに対して、アンローディングの場であるシンク器官は多様で、師部周辺の微細構造も器官によって異なる。そのため、アンローディングの様式も器官によって異なる点に注意する必要がある。また、アンローディングにより師部から出たショ糖が実際に利用・蓄積される細胞に到達するまでにはさらにシンプラスティックあるいはアポプラスティックな移動が必要である。この SE/CC complex から実際の利用部位までのアンローディングの後のショ糖の移動（post-phloem transport）は、本来アンローディングとは分けて取り扱うべきであるが、実際の研究現場ではシンク器官の



第1図 ソース器官およびシンク器官におけるショ糖輸送経路の概略。

HT: 単糖トランスポーター, 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ーター。

師部から利用部位までの移動過程を一括して扱う場合が多いため、本稿では両者をあわせて「アンローディングとその後の輸送」として述べることにする。

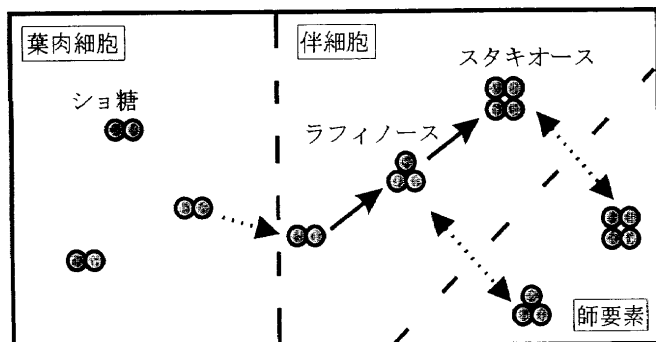
## 2. ローディング

### (1) シンプラスト経路

先に述べたように、少なくとも一部の植物種では、師部周辺の原形質連絡の分布からシンプラストローディングの存在が推測されている。このことの生理学的な裏付けとして、van Bel ら (1994) は原形質連絡の分布を異にする 26 種の植物を用いて、<sup>14</sup>C でラベルした同化産物の移動を PCMV5 処理 (SH 基阻害剤で後述するアポプラスティックローディングを強く阻害する) の有無と関連させて検討した。その結果、伴細胞と周辺の柔細胞との間の原形質連絡を欠くキク科やツリフネソウ科の植物 (type II) では同化産物の師部への移動が強く阻害されたのに対して、師部周辺の原形質連絡が密に存在するシソ科やアカバナ科の植物 (type I) では処理の影響をほとんど受けなかった。これは、type I に属する植物ではシンプラストローディングが大きく寄与していることを示唆している。また、トウモロコシの *sed 1* と呼ばれるミュータントは葉中に異常に多量のデンプンを蓄積するが、その原因が師部柔細胞 (維管束鞘細胞と SE/CC との間に位置する柔細胞) とそれを取りまく維管束鞘細胞との間の原形質連絡が通じていないためであることが明らかになった (Rus-sin ら 1996)。これは、師部へのローディングの一手手前

の段階ではあるが、やはり転流における同化産物のシンプラストスティックな移動の重要性を示す例といえよう。

しかし、シンプラストスティックローディングのメカニズムを考えると、大きな問題がある。シンプラストスティックローディングでは、ショ糖は拡散によって原形質連絡を通じて移動すると考えられるが、伴細胞と周辺の柔細胞との間の原形質連絡が非常に多い植物種 (type I) においても SE/CC complex の浸透圧は葉肉細胞のそれよりも明らかに高い。すなわち、ショ糖は浸透圧勾配に逆らって移動することになり、(仮に浸透圧勾配とショ糖の濃度勾配が同義であるならば) 単純な拡散では説明できない。このことの説明として、type I に属する多くの植物種で、その師管液中の糖類としてショ糖の他に高濃度のラフィノースやスタキオースなどのオリゴ糖が含まれること (Gamalei 1989)、それらのオリゴ糖の合成に必要な酵素系が SE/CC complex に見いだされること (Beebe and Turgeon 1992) などから、ショ糖は SE/CC complex に到達した後にオリゴ糖になることで原形質連絡の通過限界分子量を上回る大きさになり、逆流を防ぐとともに SE/CC complex 内のショ糖濃度を低下させてショ糖としての濃度勾配を維持しているという考え (ポリマートラップ理論) が示されている (第2図, Turgeon 1991)。実際に、type I の維管束構造を持つメロンの葉の維管束および葉肉細胞における各種の糖濃度を測定した結果によると、SE/CC complex ではスタキオースとラフィノースが数百 mM の高濃度で存在するのに対して、葉肉細胞では 1 mM 以下で、逆に SE/CC



第2図 ポリマートラップ理論によるシンプラスティックローディングの概念図。葉肉細胞—伴細胞間の原形質連絡はショ糖を通過させるが、ラフィノースやスタキオースになると大きすぎて通過できない（伴細胞—師要素間の原形質連絡は通過限界分子量が大きく、ラフィノースやスタキオースも通過する）。

におけるショ糖濃度葉肉細胞のそれよりも低くなっていた。この結果は、これらのオリゴ糖が SE/CC complex 側から葉肉細胞側に拡散することがたしかに不可能であるとともにショ糖は拡散によって SE/CC に到達しうことを推測させる (Haritatos ら 1996)。しかし、同じ type I の植物でもヤナギ科やモクレン科の植物種の師管液中のラフィノースやスタキオースの濃度はショ糖のそれよりも遙かに低く、ポリマートラップ理論と相容れない (Zimmermann and Ziegler 1975)。さらに、タバコモザイクウイルスの移動タンパク (movement protein; ウイルスが一つの細胞から他の細胞へと移動する際に必須のタンパクで、宿主細胞の原形質連絡の通過限界分子量を大きくする) の遺伝子を導入した組み換え体の解析結果 (Lucas ら 1996) も上記の仮説が必ずしもあてはまらないことを示している。いずれにしても、シンプラスティックローディングと原形質連絡の問題の詳細は今後の解明を待たねばならない。

## (2) アポプラスト経路

師部周辺のアポプラストに放出されたショ糖が SE/CC complex に入る際に、何らかの能動的な輸送機構が介在するであろうことは以下のような事実にもとづいて比較的以前から指摘されていた (Giaquinta, 1983)。すなわち、1) 師部におけるショ糖の取り込みは選択的であり、他の糖は取り込まれないこと。2) 師管内にはショ糖が顕著に濃縮されており (数百 mM に達する)、ショ糖は濃度勾配に逆らって取り込まれること。3) 葉の光合成能が高まり、転流が始まると SE/CC complex の膜上の ATPase 活性が上昇すること。4) ショ糖の師管への取り込みが、SH 基阻害剤や脱共役剤で阻害されることである。これらの事実はショ糖の取り込みが担体に依存しており、 $H^+$  との共輸送であることを示唆しているため、ショ糖輸送の担体を同定する試みが世界中でなされた。その多くは、ショ糖 (実際にはその誘導体) に結合するタンパク質を単離精製

しようとするものであったが、ショ糖結合性のタンパク質が単離できてそのローディングにおける機能を明らかにするには至らなかった。

一方、Willmitzer と Sonnewald を中心とするドイツのグループは 1990 年から 92 年にかけて、*Arabidopsis*, タバコ, バレイショ, トマトにおいて、酵母由来のインベルターゼ遺伝子をアポプラストに発現させることにより、アポプラストのショ糖をグルコースとフルクトースに分解させ、葉中の糖含量の上昇、地下部生長の低下、師管液中のショ糖濃度の著しい低下などの影響を認めた (von Shaeven ら 1990, Sonnewald ら 1991, Heineke ら 1992)。これらの結果は、師部におけるショ糖の取り込みは選択的で、アポプラストのショ糖が分解され、取り込むことができなくなったために引き起こされたと解釈でき、これらの植物種ではアポプラスティックローディングが大きな役割を担っていることを示唆するものである。

こうしたなかで Riesmeier ら (1992) は、ホウレンソウの緑葉の mRNA から合成した cDNA を、それ自身は外液中のショ糖を取り込み得ないような酵母のなかで発現させ、炭素源としてショ糖のみを含む培地上で選抜する、いわゆる complementation 法によってショ糖トランスポーターをコードする遺伝子 (SoSUT1) をクローニングした。酵母で発現させた SoSUT1 タンパクはショ糖を特異的に取り込み、その活性は SH 基阻害剤や脱共役剤で顕著に阻害され、また外液の pH に依存することが示された。こうした性質は、生化学的実験結果から予想されたショ糖輸送担体の性質と非常によく一致している。その後、同様の遺伝子がバレイショ (Riesmeier 1993), *Arabidopsis* (Sauer and Stoltz 1994), オオバコ (Gahrtz ら 1994, 1996), トウゴマ (Weig and Komor 1996) などからも次々と単離された。これらのショ糖トランスポーターはいずれもホウレンソウのそれとほぼ同様の基質特異性、阻害剤に対する反応性等を持つことが確かめられた。さらに、バレイショにおいてショ糖トランスポーターのアンチセンス DNA を発現させた組み換え体では、トランスポータータンパク量、光合成速度およびソース葉からのショ糖輸送速度の減少、葉中の糖含量の増加、さらには塊茎収量の顕著な低下が認められた (Riesmeier ら, 1994)。こうした結果は、ショ糖トランスポーターのローディングにおける重要性を強く示唆するものである。

また筆者らは最近、単子葉植物でははじめてイネからショ糖トランスポーター遺伝子を単離した。この遺伝子はイネゲノム中に 1 コピー存在すると考えられ、成熟葉の葉身、葉鞘、発芽中の種子などのソース器官のほか、黄化芽生えや登熟中の穂などのシンク器官の一部でも発現することが明らかになった。さらにイネの葉鞘は、出穂前にはデンプンを多量に蓄積する一時的シンクとして、出穂後には蓄積したデンプンを穂に送り出すソースとして機能するが、ショ糖トランスポーターの遺伝子発現はこのシンク/

ソース変換に対応して、出穂直後に急激に高まった。こうした発現パターンは、ショ糖トランスポーターの役割を考える上で興味深い (Hirose ら 1997)。

なお、ショ糖トランスポーターの存在部位について最近興味深い報告がなされている。Kühn ら (1997) が *in situ* ハイブリダイゼーションによって mRNA の局在性を調べたところ、タバコ、バレイショおよびトマトの緑葉においてショ糖トランスポーター mRNA はおもに伴細胞で発現していたが、蛍光抗体法によりタンパクの局在を調べると師要素に局在していたのである。伴細胞は活発な代謝を行う細胞であるのに対して、師要素は成熟すると核が退化して無核細胞となることを考えあわせると、これは驚くべきことである。さらに詳細に観察すると、mRNA は師要素と伴細胞を結ぶ多数の原形質連絡の師要素側の出口付近にも比較的高い密度で存在していた。これらの結果から、彼らは伴細胞で転写されたショ糖トランスポーター mRNA は原形質連絡を通して師要素に移動し、そこで翻訳されるものと推定した。この報告はオオバコや *Arabidopsis* ではショ糖トランスポータータンパクは伴細胞に局在するという報告や (Stadler ら 1995, Stadler and Sauer 1996)、ショ糖トランスポーターが働く上で不可欠なプロトン勾配を形成する  $H^+$ -ATPase が伴細胞に局在するといった報告 (DeWitt and Sussman 1995) と矛盾する部分があり、今後の研究の進展が待たれる。ただ事実ならば、この遺伝子が発現する細胞の隣の無核細胞にタンパクがターゲットされるという点で、分子生物学的にも非常に興味深い現象である。

ところで、塩基配列から予測されるアミノ酸配列によれば、これらショ糖トランスポーターはいずれも分子量 55 kD 程度の非常に疎水的なタンパク質で、細胞膜を 12 回貫通する折り畳み構造を持つと考えられている。この 12 回貫通型構造は糖、アミノ酸などのトランスポーターに共通で細菌から動物、植物にいたるまで広く存在することが知られており (MFS; major facilitator superfamily と呼ばれる, Marger and Saier 1993)、高等植物のショ糖トランスポーターのほか、後述する単糖トランスポーターもその一つとして数えられている。高等植物において同様の構造を持つタンパク質は、他にも数多く存在すると考えられており、その中には転流において重要な役割を持つものもあると思われる。

これまで述べたように、アポプラスティックローディングにおいてショ糖が師部に取り込まれるステップに関しては、トランスポーターのクローニングを機に近年急速に明らかになりつつある。しかし、もう一つの重要なステップと考えられる葉肉細胞や師部周辺の柔細胞からアポプラストへのショ糖の放出に関してはほとんどわかっていない。葉肉細胞の細胞質で合成されたショ糖は、原形質連絡を通して維管束近傍の柔細胞まで拡散によって移動すると考えられている。その後アポプラストにショ糖が放出される過

程が、拡散によるのか、担体輸送なのか、エクソサイトシス等の膜動輸送なのか、あるいはそれらの組み合わせなのかについては依然として不明である。

### 3. アンローディングとその後の輸送

#### (1) シンプラスト経路

ローディングの場合と同様に、シンク器官における維管束周辺の微細構造の観察結果はシンプラストティックアンローディングの存在を強く示唆している。この場合ローディングと異なり、SE/CC complex に比べてその近傍のシンク細胞におけるショ糖濃度は低いと思われ、ショ糖は拡散によってシンク細胞に移動すると考えることができる。シンプラストティックアンローディングは、根端や茎の分裂組織、若い葉や若い果実などで幅広く存在するといわれている (Patrick 1990)。ただし、そのような組織でもアポプラスティックアンローディングの寄与が否定されるものではない。たとえばバレイショの塊茎では、師部周辺の微細構造 (Oparka 1986) や師部に注入した蛍光色素の移動パターンから (Oparka and Prior 1988)、シンプラストティックアンローディングの存在が認められる一方、アポプラスティックアンローディングも一定の寄与があることも示唆されている (Frommer and Sonnewald 1995)。また、後に述べる種子の例のように、師部からのアンローディングそのものはシンプラストティックでも、その後の利用および貯蔵組織までの移動過程にアポプラスティックな過程があり、それが非常に重要であると考えられる例もある。

#### (2) アポプラスト経路

第1図に示したように、アポプラスティックなアンローディングではローディングの場合と同様に、転流されてきた糖はシンク細胞に至るまでに少なくとも二回は細胞膜を通過しなくてはならない。ショ糖が師部もしくは近傍の柔細胞からアポプラストに出るときとシンク細胞に入るときである。このような師部からのアンローディングもしくはその後の貯蔵部位までの輸送の過程で、アポプラスト経由の移動が最もよく研究されている例は種子の発達過程である。通常、種子の胚や胚乳および子葉は、世代が異なるその親の組織 (maternal tissue) とアポプラスティックに隔てられており、種子がその発達過程で利用・貯蔵する養分は必ずこのアポプラストを通過して供給されることになる。ここでは、おもに研究蓄積が豊富なマメ類の種子の発達過程におけるショ糖の移動経路に関する研究成果を中心に述べる。

マメ類の種子の場合、親の師部は種皮の部分で終わるが、師部と周辺の種皮の柔細胞との間は原形質連絡が多く見られ、ショ糖はシンプラストティックに移動すると考えられている (Patrick and Offler 1995)。種皮の最も内側の細胞と、それに包まれた胚や子葉の表面の細胞との間はアポプラストで隔てられており、ショ糖は種皮の最も内側の

細胞からこのアポプラストに放出されるとみられる。このショ糖がアポプラストに放出される過程の実体に関しては、現在のところ特定のタンパク質、遺伝子ともに同定されていないが、阻害剤の影響等の生理生化学的な実験結果から、やはりある種のショ糖トランスポーターが寄与している可能性が示唆されているが (Patrick and Offler 1995, Wang ら 1995), その実体は明らかではない。一方、コムギやトウモロコシでは単純拡散もしくは促進拡散 (担体輸送ではあるが基質の濃度勾配に逆らわない) によるともいわれている (Porter ら 1987, Wang and Fisher 1995)。

次に、師部からアポプラストに放出されたショ糖がシンク細胞に入る過程では、アポプラストに出たショ糖がそのままシンク細胞に吸収されるケースと、細胞壁結合型の酸性インペルターゼによって単糖に分解されてから吸収されるケースが考えられている。ショ糖のまま吸収される場合は、胚や子葉の表面に局在するショ糖トランスポーターが働くと考えられる。実際、成熟中期のソラマメの子葉ではプロトン/ショ糖共輸送系の存在が生化学的に確かめられている (McDonald ら 1996)。一方、種子成熟の初期には種皮の細胞壁結合型のインペルターゼの遺伝子発現、酵素活性がともに高まることも知られている (Weber ら 1995)。細胞壁結合型のインペルターゼによりショ糖が分解されて生じた単糖は、単糖トランスポーターによって胚や子葉に吸収されると考えられている。Weber ら (1997) はソラマメからショ糖トランスポーターと単糖トランスポーターのそれぞれの遺伝子を単離し、種子の発達過程における両者の発現を *in situ* ハイブリダイゼーションによって調べた。その結果、単糖トランスポーターは種子の発達の比較的初期に、胚や子葉の細胞分裂が盛んな部位の表皮において強く発現していることを見いだした。これは、種皮 (親側) で細胞壁結合型インペルターゼの遺伝子発現が高まる時期とほぼ一致していた。一方、ショ糖トランスポーターはそれより遅れて、デンプンや貯蔵タンパクの合成が盛んな部位の表皮で強く発現していた。このように、同じ種子でも糖の吸収のパターンが時期や部位によって異なることは興味深い。また、成熟中の子葉をとりまくアポプラストにおける単糖/ショ糖比がおもに細胞壁結合型のインペルターゼ活性によって制御されていることから、二種類の糖の吸収パターンは種子の発達の phase によって使い分けられており、特にショ糖を一旦単糖に分解することには、種子がまだ小さく、ショ糖吸収能が十分でない成熟初期にアポプラストと師部とのショ糖濃度勾配を維持する意味があると考えられている (Weber ら 1995)。このような使い分けでは、おそらくインペルターゼや単糖トランスポーターを介して糖それ自身が子葉や胚における遺伝子発現を制御していると考えられている (Weber ら 1997)。これに関連して、*Chenopodium rubrum* (アカザ属) の培養細胞では細胞壁結合型のインペルターゼの遺伝子発現が

グルコースなどの糖によって誘導されることが報告されている (Rotisch ら 1995)。

細胞壁結合型インペルターゼのアンローディングやその後の糖輸送における重要性はマメ類以外でも報告されている。トウモロコシの *miniature-1* という突然変異体は著しい登熟不良となるが、その原因が穀粒に特異的に発現する細胞壁インペルターゼの欠損にあることが明らかにされている (Miller & Chourey, 1992)。

次に、細胞壁のインペルターゼによってショ糖が分解されて生じた単糖を、子葉や胚乳などのシンク器官に取り込む際に働く単糖トランスポーターの遺伝子は前述のソラマメ以外では *Arabidopsis* やタバコからも単離されている (Sauer ら 1990, Sauer & Stadler 1993)。ただし、これらのトランスポーターがインペルターゼを介したアンローディングにどの程度寄与しているのかは不明である。一方、*C. rubrum* (アカザ属) の培養細胞では、細胞壁インペルターゼと単糖トランスポーターの遺伝子発現がサイトカニンによって同調的に上昇することが報告されている (Ehnesz and Rotisch 1997)。この培養細胞におけるサイトカイニンの意味が、実際の植物体においてどのようなものであるのか不明ではあるが、ホルモンによるシンク能の制御という点からも興味深い知見である。また、これらの単糖トランスポーターは先に述べたショ糖トランスポーターと同じく 12 回膜貫通型で、MFS のメンバーであるが、ショ糖トランスポーターとのアミノ酸配列の類似性は低い。生化学的には、プロトン/単糖シンポーターで、グルコース、フルクトース、ガラクトースなどの単糖は取り込むが、ショ糖や麦芽糖はほとんど取り込まない。さらに、ショ糖トランスポーターがゲノム中に 1 コピーあるいは 2 コピーと、低コピー数で存在するのに対して、単糖トランスポーターはマルチジェンファミリーを形成している点も大きく異なる (Caspari ら 1994)。

一方、MFS に属さない糖輸送タンパクも報告されている。ダイズの子葉から単離されたショ糖結合性タンパク (SBP) は、成熟中の子葉や未成熟葉の細胞膜上に存在するが、そのアミノ酸配列は MFS のタンパクのそれとは異なり、膜貫通部位が存在しなかった (Grims ら 1992)。また、酵母に発現させて調べると、前述の MFS タイプのショ糖トランスポーターとは異なり、pH 非依存性のショ糖取り込み特性を示し、阻害剤に対する反応性も明らかに異なっていた (Overvoorde ら 1996)。さらに、ソラマメでは成熟中の種皮、子葉のいずれにも SBP が存在することが明らかになり、アンローディングやその後の糖輸送における重要性が示唆されている (Harrington ら 1997)。

#### 4. 今後の研究課題と可能性

以上述べてきたように、ショ糖転流の研究は近年著しい進歩を遂げているが、残された課題もまた多い。はじめにも述べたように、今日の転流の研究における分子生物学の

寄与は非常に大きい。とりわけ、ショ糖や単糖のトランスポーターの遺伝子の同定は大きな成果であるとともに、今後も新たな種類のトランスポーターが発見されるであろう。しかし、分子生物学的手法が適用できる植物種には制約があり、得られている知識の多くは *Arabidopsis* やタバコ、パレイショなどの双子葉植物によるものである。転流の機構が植物種や器官によって異なることは容易に推測され、とりわけ、イネ、コムギ、トウモロコシなどの主要作物をはじめとする単子葉植物の転流に関する分子レベルの理解は不十分で、それらの農業生産上の重要性を考えると、早急な解明が望まれる。農学的な視点から見ると、ショ糖の転流は収量成立に直接的に寄与する過程であり、ソース/シンク関係という概念で古くから論議されてきた。本稿に述べたショ糖転流機構に関する近年の急速な知識の集積は、もはやソース/シンク関係を概念ではなく、実体として把握する段階に到達しつつあることを物語っている。今まさに、分子生物学や生化学の立場からだけではなく、農学分野の研究者にとっても新たな実体としてのソース/シンク関係の解明が求められているといえよう。その場合、分子生物学や生理生化学のレベルの現象が植物の個体レベルでどの程度重要なのかを明らかにすることが必要である。その意味で、パレイショにおいて盛んに行われている遺伝子のアンチセンス（発現抑制）法あるいはセンス（過剰発現）法で得られた形質転換植物を用いた解析は有力なアプローチであろう。

### 引用文献

- Beebe, D.U. and R. Turgeon 1992. Localization of galactinol, raffinose, and stachyose synthesis in *Cucurbita pepo* leaves. *Planta* 188: 354–361.
- Caspari, T., A. Will., M. Opekarová, N. Sauer and W. Tanner 1994. Hexose/H<sup>+</sup> symporters in lower and higher plants. *J. Exp. Biol.* 196: 483–491.
- DeWitt, N.D. and M.R. Sussman 1995. Immunocytological localization of epitope-tagged plasma membrane proton pump (H<sup>+</sup>-ATPase) in phloem companion cells. *Plant J.* 7: 2053–2067.
- Ehnesz, R. and T. Rotisch 1997. Co-ordinated induction of mRNAs for extracellular invertase and glucose transporter in *Chenopodium rubrum* by cytokinins. *Plant J.* 11: 539–548.
- Frommer, W.B. and U. Sonnewald 1995. Molecular analysis of carbon partitioning in solanaceous species. *J. Exp. Bot.* 46: 587–607.
- Gahrtz, M., J. Stoltz and N. Sauer 1994. A phloem-specific sucrose-H<sup>+</sup> symporter from *Plantago major* L. supports the model of apoplastic phloem loading. *Plant J.* 6: 697–706.
- Gahrtz, M., E. Schmeltzer, J. Stolz and N. Sauer 1996. Expression of the PmSUC1 sucrose carrier gene from *Plantago major* L. is induced during seed development. *Plant J.* 9: 93–100.
- Gamalei, Y. 1989. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. *Trees* 3: 96–110.
- Giaquinta, R.T. 1983. Phloem loading of sucrose. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 34: 347–387.
- Grimes, H.D., P.J. Overvoorde, K. Ripp, V.R. Franceschi and W.D. Hitz (1992) A 62-kD sucrose binding protein is expressed and localized in tissues actively engaged in sucrose transport. *Plant Cell* 4: 1561–1574.
- Haritatos, E., F. Keller and R. Turgeon 1996. Raffinose oligosaccharide concentrations measured in individual cell and tissue types in *Cucumis melo* L. leaves: implications for phloem loading. *Planta* 198: 614–622.
- Harrington, G.N., V.R. Franceschi, C.E. Offler, J.W. Patrick, M. Tegeder, W.B. Frommer, J.F. Harper and W.D. Hitz 1997. Cell specific expression of three genes involved in plasma membrane sucrose transport in developing *Vicia faba* seed. *Protoplasma* 197: 160–173.
- Heineke, D., U. Sonnewald, D. Büssis, G. Günter, K. Leidreiter, I. Wilke, K. Raschke, L. Willmitzer and H. W. Heldt 1992. Apoplastic expression of yeast-derived invertase in potato. *Plant Physiol.* 100: 301–308.
- Hirose, T., N. Imaizumi, G.N. Scofield, R.T. Furbank and R. Ohsugi 1998. cDNA cloning and tissue specific expression of a gene for sucrose transporter from rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol.* (in press)
- Kühn, C. V.R. Franceschi, A. Schulz, R. Lemoine and W.B. Frommer 1997. Macromolecular trafficking indicated by localization and turnover of sucrose transporters in enucleate sieve elements. *Science* 275: 1298–1300.
- Lucas, W.J., S. Balachandran, J. Park and S. Wolf 1996. Plasmodesmal companion cell-mesophyll communication in the control over carbon metabolism and phloem transport: insights gained from viral movement proteins. *J. Exp. Bot.* 47: 1119–1128.
- Marger, M.D. and M.H. Saier 1993. A major superfamily of transmembrane facilitators that catalyze uniport, symport and antiport. *Trends Biochem. Sci.* 18: 13–20.
- McDonald, R., S. Fieuw and J.W. Patrick 1996. Sugar uptake by dermal transfer cells of developing cotyledons of *Vicia faba* L. Experimental systems and general transport properties. *Planta* 198: 54–63.
- Miller, E.M. and P.S. Chourey 1992. The maize invertase-deficient *miniature-1* seed mutation is associated with aberrant pedicel and endosperm development. *Plant Cell* 4: 297–305.
- Oparka, K.J. 1986. Phloem unloading in the potato tuber. Pathways and sites of ATPase. *Protoplasma* 131: 201–210.
- Oparka, K.J. and D.A.M. Prior 1988. Movement of lucifer yellow CH in potato tuber storage tissues: A comparison of symplastic and apoplastic transport. *Planta* 176: 533–540.
- Overvoorde, P.J., W.B. Frommer, and H.D. Grimes 1996. A soybean sucrose binding protein independently mediates nonsaturable sucrose uptake in yeast. *Plant Cell* 8: 271–280.
- Patrick, J.W. 1990. Sieve element unloading: cellular pathway, mechanism and control. *Physiol. Plant.* 78: 298–308.
- Patrick, J.W. and C.E. Offler 1995. Post-sieve element transport of sucrose in developing seeds. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 681–702.

- Porter, G.A., D.P. Knievel and J.C. Shannon 1987. Assimilate unloading from maize (*Zea mays* L.) pedicel tissues. II. Effects of chemical agents on sugar, amino acid, and  $^{14}\text{C}$ -assimilate unloading. *Plant Physiol.* 85: 558–565.
- Riesmeier, J.W., L. Willmitzer and W.B. Frommer 1992. Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast. *EMBO J.* 11: 4705–4713.
- Riesmeier, J.W., B. Hirner and W.B. Frommer 1993. Potato sucrose transporter expression in minor veins indicates a role in phloem loading. *Plant Cell* 5: 1591–1598.
- Riesmeier, J.W., L. Willmitzer and W.B. Frommer 1994. Evidence for an essential role of the sucrose transporter in phloem loading and assimilate partitioning. *EMBO J.* 13: 1–7.
- Rotisch, T., M. Bittner and D.E. Godt 1995. Induction of apoplastic invertase of *Chenopodium rubrum* by D-glucose and a glucose analog and tissue-specific expression suggest a role in sink-source regulation. *Plant Physiol.* 108: 285–294.
- Russin, W.A., R.F. Evert, P.J. Vanderveer, T.D. Sharkey and S.P. Briggs 1996. Modification of a specific class of plasmodesmata and loss of sucrose export ability in the *sucrose export defective1* maize mutant. *Plant Cell* 8: 645–658.
- Sauer, N., K. Fliedlander and U. Graml-Wicke 1990. Primary structure, genomic organization and heterologous expression of glucose transporter from *Arabidopsis thaliana*. *EMBO J* 9: 3045–3050.
- Sauer, N. and R. Stadler 1993. A sink-specific  $\text{H}^+$ /monosaccharide co-transporter from *Nicotiana tabacum*: cloning and heterologous expression in baker's yeast. *Plant J.* 4: 601–610.
- Sauer, N. and J. Stolz 1994. SUC1 and SUC2: two sucrose transporters from *Arabidopsis thaliana*; expression and characterization in the baker's yeast and identification of the histidine-tagged protein. *Plant J.* 6: 67–77.
- Sonnewald, U., M. Brauer, A. von Schaewen, M. Stitt and L. Willmitzer 1991. Transgenic tobacco plants expressing yeast-derived invertase either in cytosol, vacuole or apoplast: a powerful tool for studying sucrose metabolism and sink/source interactions. *Plant J.* 1: 95–106.
- Stadler, R., J. Brandner, A. Schulz, M. Gahrtz and N. Sauer 1995. Phloem loading by the PmSUC2 sucrose carrier from *Plantago* major occurs into companion cells. *Plant Cell* 7: 1545–1554.
- Stadler, R. and N. Sauer 1996. The *Arabidopsis thaliana* AtSUC2 gene is specifically expressed in companion cells. *Bot. Acta* 109: 299–306.
- Turgeon, R. 1991. Symplastic phloem loading and the sink-source transition in leaves: a model. In Bonnemain J-L. et al. eds., Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation. Quest Editions, Nantes. 18–22.
- van Bel, A.J.E., A. Ammerlaan and A.A. van Dijk 1994. A three-step screening procedure to identify the mode of phloem loading in intact leaves. *Planta* 192: 31–39.
- von Schaewen, A., M. Stitt, R. Schmidt, U. Sonnewald and L. Willmitzer 1990. Expression of a yeast-derived invertase in the cell wall of tobacco and *Arabidopsis* plants leads to accumulation of carbohydrate and inhibition of photosynthesis and strongly influences growth and phenotype of transgenic tobacco plants. *EMBO J.* 9: 3033–3044.
- Wang, N. and D.B. Fisher 1995. Sucrose release into the endosperm cavity of wheat grains apparently occurs by facilitated diffusion across the nucellar cell membrane. *Plant Physiol.* 109: 579–585.
- Wang, X.-D., G. Harrington, J.W. Patrick, C.E. Offler and S. Fievw 1995. Cellular pathway of photosynthate transport in coats of developing seed of *Vicia faba* L. and *Phaseolus vulgaris* L. II. Principal cellular site(s) of efflux. *J. Exp. Bot.* 46: 49–63.
- Weber, H., L. Bolisjuk, U. Heim, P. Buchner and U. Wobus 1995. Seed coat-associated invertase of faba bean control both unloading and storage functions: cloning of cDNA and cell type specific expression. *Plant Cell* 7: 1835–1846.
- Weber, H., L. Bolisjuk, U. Heim, P. Buchne, N. Sauer and U. Wobus 1997. A role for sugar transporters during seed development: Molecular characterization of a hexose and a sucrose carrier in faba bean seeds. *Plant Cell* 9: 895–908.
- Weig, A. and E. Komor 1996. An active sucrose carrier (Scr 1) that is predominantly expressed in the seedling of *Ricinus communis* L. *J. Plant Physiol.* 147: 685–690.
- Zimmermann, M. and H. Ziegler 1975. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. In Zimmermann, M. and J. Milburn eds. Phloem Transport. Encyclopedia of Plant Physiology. Springer-Verlag, Berlin. 1: 480–503.

**Sucrose transport pathways in source and sink tissues of plants and crops:** Tatsuro HIROSE<sup>\*.1)</sup> and Ryu OHSUGI<sup>2)</sup>

(<sup>1)</sup>Hokuriku Natl. Agr. Exp. St., Joetsu, 943-0193, Japan; (<sup>2</sup>)Natl. Inst. of Agrobiological Resources)