

バイオマス植物研究のビジョン

－農業生物資源研究所バイオマス植物研究検討会中間とりまとめ－

バイオマス植物研究検討会
農業生物資源研究所

バイオマス植物研究検討会メンバー

廣近	洋彦	基盤研究領域長
飯	哲夫	植物科学研究領域長
中川	仁	放射線育種場長
大川	安信	ジーンバンク長
矢野	昌裕	QTLゲノム育種研究センター長
杉本	和彦	同センター主任研究員
松本	隆	植物ゲノム研究ユニット長
高野	誠	光環境応答研究ユニット長
石丸	健	同ユニット主任研究員
深山	浩	同ユニット主任研究員（H18年11月末日まで）
川東	広幸	グリーンテクノ事務局

発刊にあたって

京都議定書が発効し、我が国の温室効果ガス排出削減目標達成のためのバイオマスエネルギー（特に輸送用燃料）の利用促進や、未利用バイオマス活用等によるバイオマスタウン構築の加速化を目指した「バイオマス・ニッポン総合戦略」の見直しが行われ、バイオマスの利用技術開発が進んでいます。一方、バイオマス原料としての植物の研究は、1970年代のオイルショックをきっかけに行われたものの、原油価格が落ち着くとコスト面などを理由にその成果は生かされず、もっぱら廃棄物系のバイオマス利用が進められてきました。

しかし、昨今の原油価格の高騰から、急速にバイオマス等の代替エネルギーの利用に対する関心が高まり、穀物の高騰を引き起こす事態になっています。このような状況に速やかに対応するためには、まず政策面でしっかりした対策をとる事が重要ですが、長期的にはバイオマス科学とでも言うべき科学技術を発展させる必要があります。今後予想される化石資源の枯渇や環境負荷の低減に対応するためには、植物の持つ能力を最大限利用することが重要で、バイオマス利用促進には変換利用技術の開発と共にバイオマスとしての植物の開発が望まれます。

このため、近年急速に進んでいるゲノム研究や生理機能研究の成果、バイオマス利用技術の成果等を踏まえ、10年後に想定されるバイオマス植物の理想像を描き、これを実現するための基本的な研究課題を検討し、ロードマップを作成することを目的に、所内に検討会を設置し、検討を進めてきました。その検討結果を広く所内外の方々に知っていただくことを目的に、本資料を発行する事にしました。今後の植物バイオマス研究の推進に参考になれば幸いです。（文責・大川）

検討経過

平成18年	8月31日	バイオマス研究に関する勉強会	
	9月19日	第1回検討会	検討項目、スケジュール議論
	9月26日	第2回検討会	
	10月4日	第3回検討会	
	10月17日	第4回検討会	
	10月24日	第5回検討会	
	11月6日	第6回検討会	
	11月14日	第7回検討会	
	11月27日	第8回検討会	報告書案の検討
	12月18日	第9回検討会	報告書案の検討
平成19年	2月15日	第10回検討会	報告書案の検討

この他に

平成18年	10月19日	ポスト重要形質プロジェクト検討グループとの意見交換
平成19年	1月25日	技術会議事務局科学論説懇談会で内容紹介
平成19年	2月22日	農水省部長審議官勉強会で内容紹介 等

バイオマス植物研究のビジョン
—農業生物資源研究所バイオマス研究検討会中間とりまとめ—

目次

発刊にあたって
目次

I. はじめに	1
II. バイオマス原料作物に求められるもの	3
1. エネルギー作物の備えるべき形質	
2. エネルギー作物の研究ターゲットに関わる変換技術	
3. 各種作物の生産力	
4. 研究対象作物	
III. バイオマス植物育種を進めるにあたって	8
1. 育種による収量の向上	
2. 収量ポテンシャル	
3. 限界収量を超えるには	
IV. 乾物変換要素に関する基盤的な研究の現状(概要)	11
1. 各種作物の光合成能比較	
2. 炭水化物生産能を規定する要素	
3. ショ糖合成、転流を規定する要素	
4. シンクサイズを構成する要素 (イネゲノム研究成果を中心に)	
5. 関連したゲノム研究の状況	
V. 今後進める研究内容(作物別)	18
1. イネ科作物	
2. バレイショ、カンショ、キャッサバ等根菜類	
3. ダイズ等油糧作物	
VI. バイオマス植物研究を進めるにあたって	24
VII. 参考文献	25

バイオマス植物研究のビジョン

－農業生物資源研究所バイオマス研究検討会中間とりまとめ－

平成19年3月26日
農業生物資源研究所
バイオマス植物研究検討会

I. はじめに

16世紀以降、石油や石炭を始めとした化石燃料を利用することにより、急速に人類は繁栄してきた。繁栄と共に、我々の生活を支える食料とエネルギーの需要も急増し、人口増加に対応した食糧問題や温暖化を始めとした環境問題の解決が世界的に求められている。また、化石資源の枯渇も予想され、現在これらの問題を解決するものとしてバイオマスの利用が叫ばれている。

しかし、過去の歴史を振り返ると、古代都市の成立した地域の多くでは現在森林が失われており、これは都市を支えるエネルギー源を木材の燃焼に頼った結果と言われている。古代に比べ、現代の都市はエネルギー消費が格段に大きく、木材等よりエネルギー密度の高い化石燃料を用いることで都市が維持されていると思われる。今、この化石エネルギーを再びエネルギー密度の低いバイオマスエネルギーに置き換えるためには、直接燃焼よりもより効率的なエネルギー変換技術と共に、バイオマスエネルギーの原料となる植物の太陽エネルギー変換・固定能力を飛躍的に向上させることが要求される。

バイオマスのエネルギー変換技術開発は、工業分野において盛んに進められ、現状は「バイオマスエネルギー導入ガイドブック(第2版a)」(NEDO 2005年)(表1)にまとめられている。しかしながら、実用化されているのは木質系バイオマス建築廃材等を用いた直接燃焼であり、続いて畜産廃棄物等のメタン発酵が実用化に向けて進んでおり、廃棄物系バイオマスの利用が主体である。廃棄物系バイオマスは廃棄物処理費の補填によって、バイオマスエネルギー生産コストが低く抑えられるために実用化が進んでいると言える。一方、他のバイオマスについてはバイオマスの生産コストが高く、単純にコストだけで見ればこれらバイオマス由来エネルギーは化石エネルギーより高く、そのために現在わが国では普及していない。

エネルギー価格は、需要と供給のバランスや政策など政治・経済・社会的な状況で変動する。従って、長期的な視点に立ったバイオマスエネルギーの新しい技術や素材を開発する時には、より根本的なエネルギー効率の観点で進めることが重要である。バイオマスの栽培・収穫・エネルギーへの変換・廃棄物処理などトータルの投入エネルギーを減らし生産されるエネルギーを大きくする事が必要であり、その結果コストも下がることが期待される。では、どのようにしてエネルギー効率を上げるのか。変換技術開発ではこの点が強く意識されて研究が進められている。一方、バイオマスエネルギー利用を目的とした栽培植物の開発については、これまで明確な研究のビジョンが策定されておらず、体系的な研究方向の検討がほとんどなされてこなかった。

表1. バイオマスエネルギー変換技術の体系と技術レベル

△ 開発研究段階
 □ 実証段階
 ○ 実用事例あり
 ◎ 実用事例多数

変換技術	適用バイオマス	方式	技術レベル
直接燃焼	木質系バイオマス建築廃材(RDF) 合成製材、バーク	ストーカ炉(固定、傾斜、移床) ／流動層炉(バブリング、循環式) ／キルン炉	◎
	林地残材	ストーカ炉(固定、傾斜、移床) ／流動層炉(バブリング、循環式) ／キルン炉	○ (小規模:□)
	木質系バイオマス	小規模ガス化炉	□(○)
	畜産廃棄物 牛豚鶏ふん尿等	乾燥装置＋ストーカ炉 キルンストーカ炉	○
	生活系廃棄物(一般廃棄物・RDF)	ストーカ炉／流動層炉	◎
	産業廃棄物 脱水汚泥 古紙 (RDF)	キルン炉	◎
		ストーカ炉／流動層炉 流動層炉	◎ ◎
	食品廃棄物 コーヒー粕 各種残渣	下込式炉	○
		流動層炉	○
農業廃棄物 もみがら バガス	ストーカ炉(移床)	◎	
	流動床炉	○	
(混焼)	乾燥バイオマス＋石炭	流動層炉	○
(燃料変換)	木質系バイオマス	ペレット(+ボイラー、ストーブ)	○
	木質系バイオマス	炭化	○
熱化学的変換	木質系バイオマス／草木	部分酸化	□
	畜産廃棄物／農業系廃棄物	熱分解 ガス化	□
	生活系廃棄物(古紙含む)		◎
	食品廃棄物	熱分解 ガス化 水蒸気改質 超臨界-ガス化・油化	□
			△
廃食用油	エステル化	○	
生物化学的変換	剪定枝、古紙	メタン発酵	□
	食品廃棄物等	メタン発酵	○
	農産(砂糖黍、コーン)	エタノール発酵	○
	木質系バイオマス		△
	畜産廃棄物(乳牛・豚のふん尿)	メタン発酵(湿式)	○
	畜産廃棄物(肉牛・鶏のふん尿)	メタン発酵(乾式)	○
	食品廃棄物	エタノール発酵	○
	産業廃棄物(有機汚泥)	アセトン・ブタノール発酵	△
	生活系廃棄物(厨芥)	水素発酵	△

出典)各種文献、メーカーヒアリング調査により作成。

「バイオマスエネルギー導入ガイドブック(第2版a)」(NEDO 2005年)P31

従来、栽培植物は主として食用目的に研究が進められ、摂取カロリーとしてエネルギーの視点で収量性を高める努力がなされてきた。しかし、収量性に加え、食用としての一定の品質の確保や飼料作物における易消化性(TDN)の確保等を備えることも必須となり、植物遺伝資源の持つ可能性を十分利用出来ていない。このため、これらの必須条件を外し、作物の生産性向上を目指した育種を行う上で必要な研究について、議論を進めた。なお、林木など森林資源及び微細藻類など水産資源に関する研究については議論の対象外とした。

II. バイオマス原料作物に求められるもの

バイオマスの利用は大別すると、エネルギー利用と建築や紙などのマテリアル利用である。植物は太陽エネルギーを用いて高次の構造物を作り上げることから、まずはマテリアル利用し、最終的にエネルギーとして利用するカスケード利用が望ましい。しかし、化石資源の代替としてバイオマスを考えると、石油製品の国内需要の8割がエネルギー利用である(石油連盟 <http://paj.gr.jp/statis/data.html>)ことから、直接エネルギーを取り出すエネルギー作物の開発が重要である。

1. エネルギー作物の備えるべき形質

1) 高い生産性

利用する部位・成分やエネルギー変換方法により異なるが、栽培期間、面積あたりの生産性が高いこと。

具体的な研究ターゲットとしては、全乾物収量、子実収量、糖生産性、油脂生産性及びこれらを構成する草型、強稈、出穂性、光合成、代謝・転流、耐倒伏性、等。

2) 粗放的な栽培が出来ること

肥料や農薬、農作業エネルギー(燃料、労働力)等、投入エネルギーが少ないこと。すなわち、病虫害抵抗性や、低温、高温、旱魃、湿害、塩害、潮害、アルミ等土壌金属などの環境ストレス耐性を持つこと。

3) 周年供給に対応できること

バイオマス変換施設の稼働効率の点からは、作期の分散や多回刈りに対応できることが望ましい。また、作付け体系やマメ科植物との輪作体系の可能性や多年生等も検討すべき事項。更に、低リグニン、易乾燥性などの収穫・加工・貯蔵適性も検討対象。

4) 循環型農業に対応できること

高バイオマス量確保のために多肥栽培が必須な場合は、我が国の低い食糧自給率に伴う食料・飼料の輸入によって最終的に排出される家畜糞尿堆肥等の利用が可能なこと。また、窒素固定や共生菌の利用、連作障害の回避などの持続的農業適性も必要。

太陽エネルギーの密度を考慮すれば、熱帯地域の方がバイオマス作物の栽培に適していると思われるが、我が国が研究を進めるにあたっては、国内で栽培が可能なことや、ゲノム情報、遺伝子組換え技術等、当該作物に関する研究蓄積も考慮した上で、研究対象を絞ることが必要である。更に、今後の変換技術の研究・開発の進展を見据え、現在変換効率の低さから実用段階に至っていない変換技術(例えばセルロース等の糖化・エタノール発酵技術)の利用も考慮すべきである。

2. エネルギー作物の研究ターゲットに関わる変換技術

1) エタノール発酵技術

エタノール発酵は、グルコースやフルクトースなどの六炭糖が酵母などの微生物により分子状酸素のない条件でエチルアルコールと炭酸とに分解する反応で、デンプンやサッカロースなどの多糖は加水分解あるいは加リン酸分解されてのち発酵する。一方、セルロース由来の糖には、キシロースなど五炭糖が多く含まれるが、これを効率よくエタノール発酵する微生物は存在しない。木質バイオマスの利用を目的に、五炭糖を利用できる酵母、好熱性細菌の遺伝子組換え等を利用した研究開発が(独)産業技術総合研究所等で進められている。また、アメリカDOEではセルロース性エタノール研究のロードマップを作成し(2006年)、研究を進めている。従って、現状では六炭糖を生成する糖などをより多く蓄積する事が、バイオマス植物研究の一つのターゲットである。但し、今後の変換技術の開発状況によっては、六炭糖にこだわる必要が無くなる可能性がある。

2) ガス化発電・メタノール変換技術

酸素の供給を制限し加熱水蒸気と反応することで、植物をはじめとする有機物質を構成する炭水化物は高カロリーのガス (H_2 、 CO) に変換される。このガスを燃焼させて電力に変換したり、貯蔵可能な液体燃料としてメタノールに変換させる技術は、細胞壁セルロース画分等が多く、含水率の低い木質バイオマスや草本系バイオマスに適した方法として実証段階に達している(表1)。この技術はエタノール発酵と異なり、リグニンをもエネルギーに変換できる特徴を持っている。バイオマス植物研究としては乾物収量の増大が目標となる。また、エネルギー効率を高めるために、ガス化残さとして生ずる植物体の灰分含量の低減も望まれる。

3) バイオディーゼル変換技術

様々な方法により、植物油脂等のトリグリセリドをメチルエステル化し、バイオディーゼルに変換する技術は、廃食油を対象に一部実用化している(表1)。バイオマス植物の研究目標は高油脂収量であり、更に変換技術に適応した油脂組成である。

3. 各種作物の生産力

世界各地の耕地及び草地における一次生産量を整理した表2において、上位の生産量を示す作物にはネピアグラスを始めC₄植物が多く、生育期間に於ける一日あたりの純生産量(乾物g/m²/日)で比較すると、更にこの傾向が明確となる。また、イネ科作物が上位を占め、イネ科のC₄植物がバイオマス植物として適性が高いと思われる。

次に、糖及びデンプン収量についてまとめた表3を見ると、作物収量のデータが農家レベルの値とかけ離れている点はあるものの、テンサイを始めとした製糖用作物が高い値を示している。

また、油糧作物では、アブラヤシが年間の単位面積当たりの収量が飛び抜けて高く、温帯性作物ではナタネが高い(表4)。

尚、現在世界各国でバイオエタノール導入に向けた取り組みが行われる中、原材料としては、サトウキビ、トウモロコシ、テンサイ、コムギ、オオムギ等が利用されている。

表2. 各種作物の年間純生産量の高位置に対応する生育日数、平均CGRおよび個葉光合成能力 (P_0)

Species	CO ₂ -fix pathway	Location	Pn t/ha/year	Growing days	mean CGR g/m ² /day	P ₀ , mg CO ₂ /dm ² /hr
Nepiergrass	C ₄	Puerto Rico	85.9	365	23.5	84 a
Sugarcane	C ₄	Hawaii	67.3	365	18.4	52 h
Sorghum	C ₄	Calif.	46.6	210	22.2	51 g
Sugarbeet	C ₃	Calif.	42.4	290	14.6	28 k
Sugarbeet	C ₃	Sapporo, Japan	22.9	175	13.1	30 l
Cassava	C ₃	Java	41.0	365	11.2	26 q
New sorgo	C ₄	Gifu, Japan	40.3	142	28.4	—
Oil palm	C ₃	Malaysia	40.0	365	11.0	20 r
Bermudagrass	C ₄	Puerto Rico	37.3	365	10.2	39 j
Rubber	C ₃	Malaysia	36.0	365	9.9	20 s
Corn	C ₄	Italy	34.0	140	24.3	60 b
Corn	C ₄	Shiojiri, Japan	26.5	128	20.7	
Alfalfa	C ₃	Calif.	29.7	250	14.1	26 t
Rice, <i>indica</i>	C ₃	Philippines	20.0	125	16.0	48 c
Rice, <i>japonica</i>	C ₃	Fukui, Japan	19.7	161	12.2	36 d
Potato	C ₃	Calif.	22.0	129	17.0	26 j
Pearl millet	C ₄	A.C.T. Australia	21.7	117	18.5	60 e
Sweet potato	C ₃	Kagoshima, Japan	20.5	169	12.1	21 n
Oats	C ₃	Kitamoto, Japan	18.5	243	7.6	28
Barley	C ₃	Kitamoto, Japan	15.3	203	7.5	25
Soybean	C ₃	Iowa	10.4	110	9.5	31 u
Soybean	C ₃	Morioka, Japan	9.4	113	8.3	27 m
Groundnut	C ₃	Tanzania	15.5	125	12.4	27 v

Murata (1981)

表3. 各種作物のデンプン収量と糖収量

植物種	作物収量 (t/ha)	糖／澱粉含量 (%FS)	糖／澱粉収量 (t/ha)	エタノール収量 (t/ha)
テンサイ	57.4	16.0	9.18	5,600
サトウキビ	80.0	10.0	8.00	5,400
スイートソルガム	90.0	10.0	9.00	5,400
ビート	98.5	8.2	8.08	4,923
ジャガイモ	32.4	17.8	5.77	3,693
ルートチコリー	35.0	16.0	5.60	3,248
キャッサバ	9.0	35.0	3.15	2,900
トウモロコシ	6.9	65.0	4.49	2,874
コムギ	7.2	62.0	4.46	2,854
トビナンバー	30.0	15.0	4.50	2,610
サツマイモ	12.0	25.5	3.00	2,400
オオムギ	5.8	38.0	3.36	2,150

「エネルギー作物の事典」第II部 P82 (恒星社厚生閣)

表4. 主要な油料作物の生産力と生産量

作物名	油脂生産量 (万トン)	油脂収量 (t/ha/year)	含油率 (%)	収穫面積 (万 ha)
ダイズ	3,509	0.38	14 - 25	9,299
ヒマワリ	1,065	0.45	40 - 50	2,370
ナタネ	1,731	0.62	36 - 50	2,780
アブラヤシ	3,729	2.81	35 - 55	1,328

FAOSTAT 2006年データより作成

アブラヤシのパーム油（中果皮油）だけを示し、パーム核油は含まない
含油率は「植物遺伝資源集成」（1989）から引用

4. 研究対象作物

上記観点を踏まえ、エネルギー変換技術別に、研究対象作物を以下の3グループに絞った(表5)。

1) イネ科作物

ソルガム、サトウキビ、トウモロコシ、牧草等イネ科作物はゲノム情報を始め、イネの研究蓄積を活用できる点が利点である。また、光合成効率の高いC₄光合成を行う作物も多く、蓄積されるエネルギー形態が、デンプン、糖、セルロース(乾物収量)等多様で、生物化学的変換(エタノール発酵等)や、化学的変換(ガス化発電、C₁化学)の原料として利用が見込まれる。

2) カンショ等根菜類

デンプン原料として利用されている作物であり、デンプンの抽出やエタノール発酵の一連のシステムが存在する点が利点である。また、カンショ及びバレイショについては国内に育種機関が存在する。エネルギー蓄積がデンプンの形で行われるため、生物化学的変換(エタノール発酵等)の原料として利用が可能。

3) ダイズを始めとする油糧作物

油糧作物については、既に廃食用油のバイオディーゼル(BDF)化技術の開発が進み、菜の花プロジェクトなど、地域での利用取り組みが始まっている。このため、エネルギー効率の高い油糧作物の開発が直ぐにエネルギー生産に結びつく点が利点である。また、マメ科植物ミヤコグサや、シロイヌナズナ等のゲノム情報を利用することも可能である。更に、今後ダイズゲノム解析も進むと予想される。熱化学的変換(エステル化等)によるBDFとして、ディーゼル燃料の代替利用が期待される。

表5. 作物毎に適したエネルギー変換技術と製品

変換技術	イネ科作物		根菜類		油糧作物	
	子実	全体	塊茎・塊根	全体	子実	全体
熱化学変換	○	メタノール 電力	○	○	BDF	メタノール 電力
生物化学変換	エタノール	エタノール	エタノール メタン	エタノール メタン		エタノール
直接燃焼	○	○		○	○	○

Ⅲ. バイオマス植物育種を進めるにあたって

1. 育種による収量の向上

アメリカで栽培されているソルガムの年次別収量をFAOの統計データを基にグラフ(図1)にしてみると、天候等による年次変動はあるものの、過去45年間に収量が増大していることがわかる。子実用ソルガムでは、1961年の収量に比べて約1.5倍の子実収量となり、年1%程度の増加となっているが、飼料用ソルガムでは、1.1倍程度である。

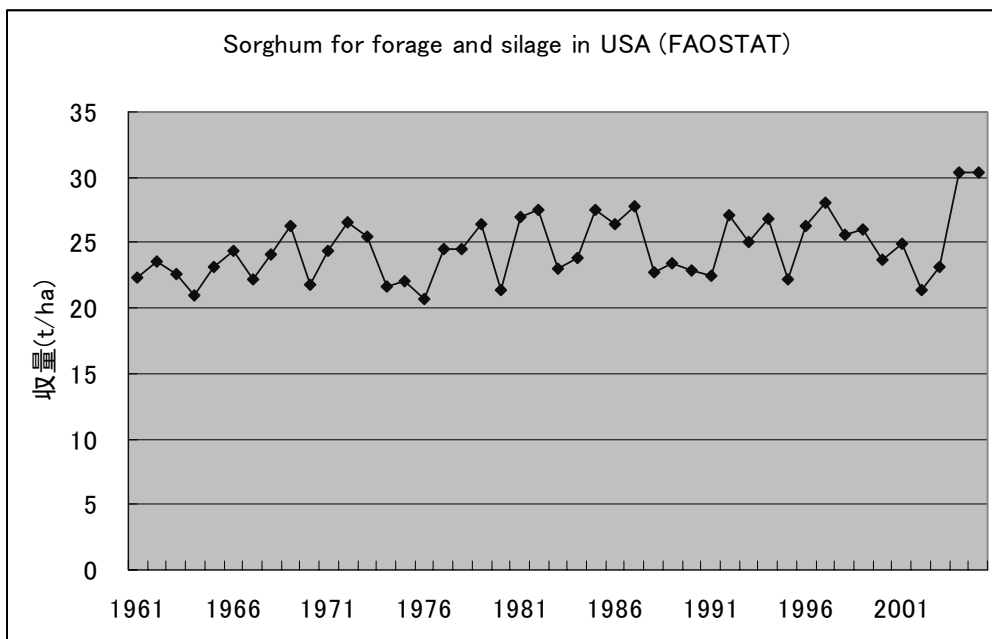


図1-1. アメリカにおける飼料用ソルガムの収量変化 (FAOSTATより作図)

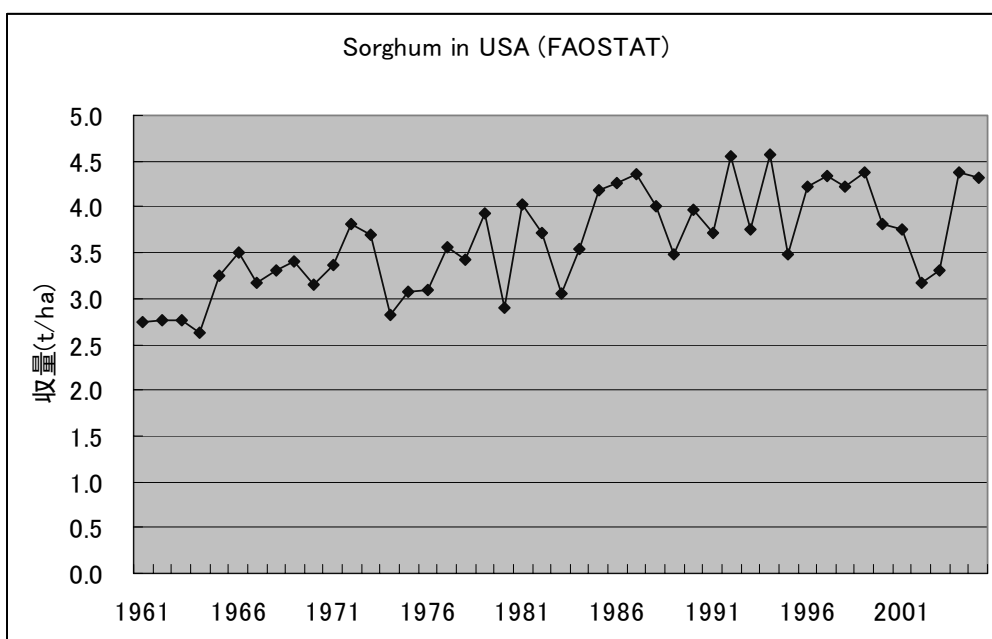


図1-2. アメリカにおけるグレインソルガムの収量変化 (FAOSTATより作図)

この増加は育種によるものばかりでなく栽培技術の発達等も影響していると考えられ、育種による効果を推定するにはより詳細な分析が必要である。

日本におけるこれまでの通常育種によるイネ子実収量増加のスピードを図2（森田私信）に示す。品種の収穫指数（全重に対する子実重の割合）などによるばらつきはあるものの、年2%程度の増加率である。また、国際稲研究所（IRRI）の1965年～1995年にかけて育種された品種では、年1%程度である（森田私信）。しかし、タカナリ、ホシアオバ、クサノホシといった品種は、同時期育成の品種に比べて飛び抜けて収量比率が高い。これらの品種はすべて飼料用品種として育成されており、食味など食用品種としての形質の選抜は行われていないことに留意する必要がある。

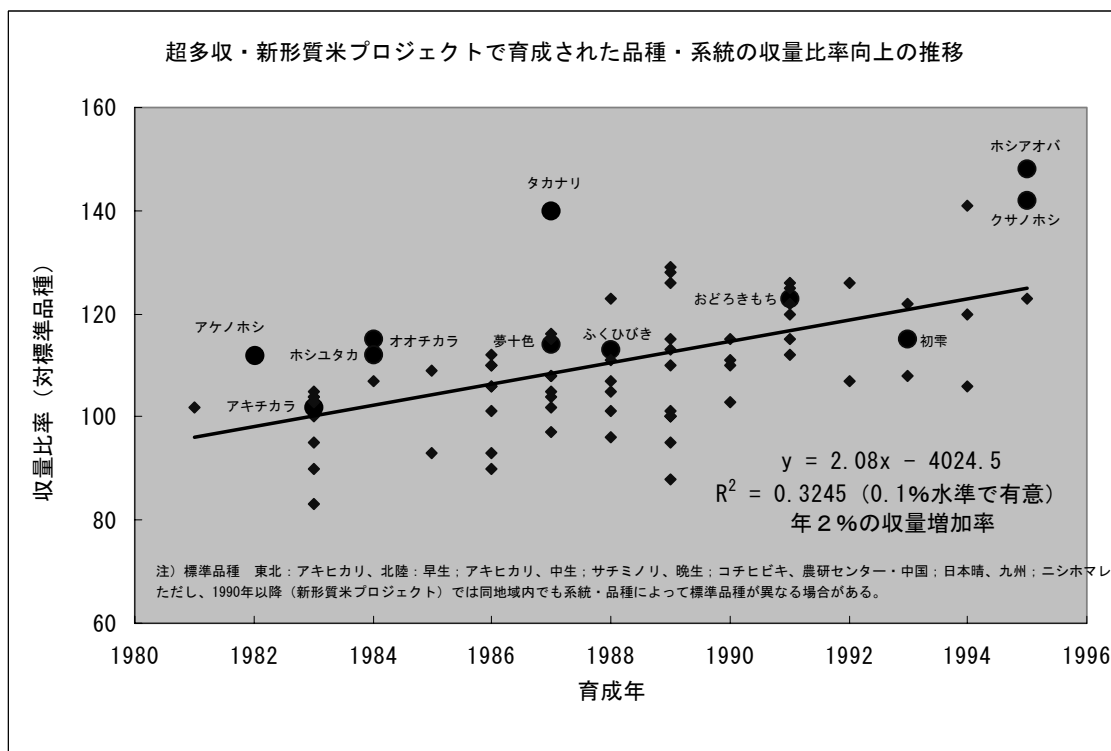


図2. 超多収・新形質米プロジェクトで育成された品種・系統の収量比率向上の推移(森田私信)

これまで育成された飼料用イネ品種を全重で見ると、表6に示すように、半矮性インディカとジャポニカとの交雑品種が出てきた1984年の16 t/haに比べ2001年には19 t/haとなり、15年で約1.2倍の増加すなわち年1～2%程度の増加率となっている。

このように、育種目標を変えることで、収量はステップアップするが、通常の育種方法では育種目標が同じ場合には年1～2%程度の増加率であり、収量の飛躍的な向上には、新たな遺伝資源の利用や育種方法の開発が必要と思われる。

表6. これまでに育成された飼料用イネ品種

品種名	育成年	利用形態	収量	想定栽培地域	その他
アケノホシ	1984	全体	全重16t/ha	関東以西	超多収草分け
はまさり	1984	全体	全重16t/ha	関東以西	わら収量大
ホシユタカ	1987	全体	全重18t/ha	関東以西	長粒
オオチカラ	1989	子実	玄米収量7t/ha	関東以西	大粒
ハバタキ	1989	子実	玄米収量7t/ha	関東以西	やや長粒
タカナリ	1990	子実	玄米収量8t/ha	関東以西	やや長粒
ふくひびき	1993	全体	玄米収量8t/ha	東北以南	大粒
ホシアオバ	2001	全体	全重17t/ha	南東北以南	大粒・耐倒伏性
クサホナミ	2001	全体	全重19t/ha	関東以西	極晩生・極強稈
クサノホシ	2001	全体	全重19t/ha	関東以西	晩生・わら収量大
クサユタカ	2002	全体	全重17t/ha	関東以西	極大粒

全体=WCS、子実=飼料米

参考資料: 稲発酵粗飼料生産・給与マニュアル・平成14年、新品種参考資料等)

(森田 私信)

2. 収量ポテンシャル

イネの限界収量について、既にいくつかの推定がなされている。IRRIのSheehy(2000)によると、最大日射量、最適気温が得られ、窒素や水の制限要因が無いなど、最適な環境条件が得られた場合の温帯での収量ポテンシャルは、玄米収量で12 t/haと推定される。これは、乾物変換要素 (RCF)が2.2 g/MJ、全重に対する子実重の割合(収穫指数)が0.5、籾収量(子実重)の0.8倍が玄米収量とした場合である。また、Mitchellら(2000)の報告から推定すると、RCF 2.5 g/MJ、収穫指数0.53のイネの場合には、玄米収量で14 t/haとなる。実際には理想的な環境条件が揃うことは無く、表6に示すタカナリで8 t/ha程度である。

3. 限界収量を超えるには

以上述べたように、収量は環境要素と作物のRCFで決まる。乾物は、セルロース等構造的炭水化物とデンプン等の非構造的炭水化物の総計で、RCFは、群落光合成並びに群落により遮蔽あるいは吸収された日射量の乾物への変換効率を示す。RCFは群落レベルでの相対生長率、生育期間の長さ、草型等多くの要素により決定され、この中で最も重要なのが相対生長率で、純同化率×葉面積比で求められる。これらのことから、基本的には単位葉面積当たりの炭水化物生産能を高めることで、RCFを高められる。単位面積当たりなので、葉を立てて面積当たりに植えられる植物数を増やす、個体当たりの炭水化物生産能を高める、草型を良くして群落全体としての光合成を高める等、RCFを高めるためには基盤的な研究と、その基盤に基づく作物開発を系統的に進めることが大事である。

IV. 乾物変換要素に関わる基盤的な研究の現状（概要）

1. 各種作物の光合成能比較

各種作物の個葉の光合成能力と最大乾物生長速度との関係を示した図3から、光合成速度と乾物生産能力には相関があることが解る。つまり、光合成能力を上げればバイオマス生産能力が向上すると考えられる。また、ネピアグラスの乾物生産力が高い理由として、下位葉の光合成能力が比較的高く保たれており、更に葉の形態、配列が植物体の下部まで光が届くようになっている点が指摘されている。

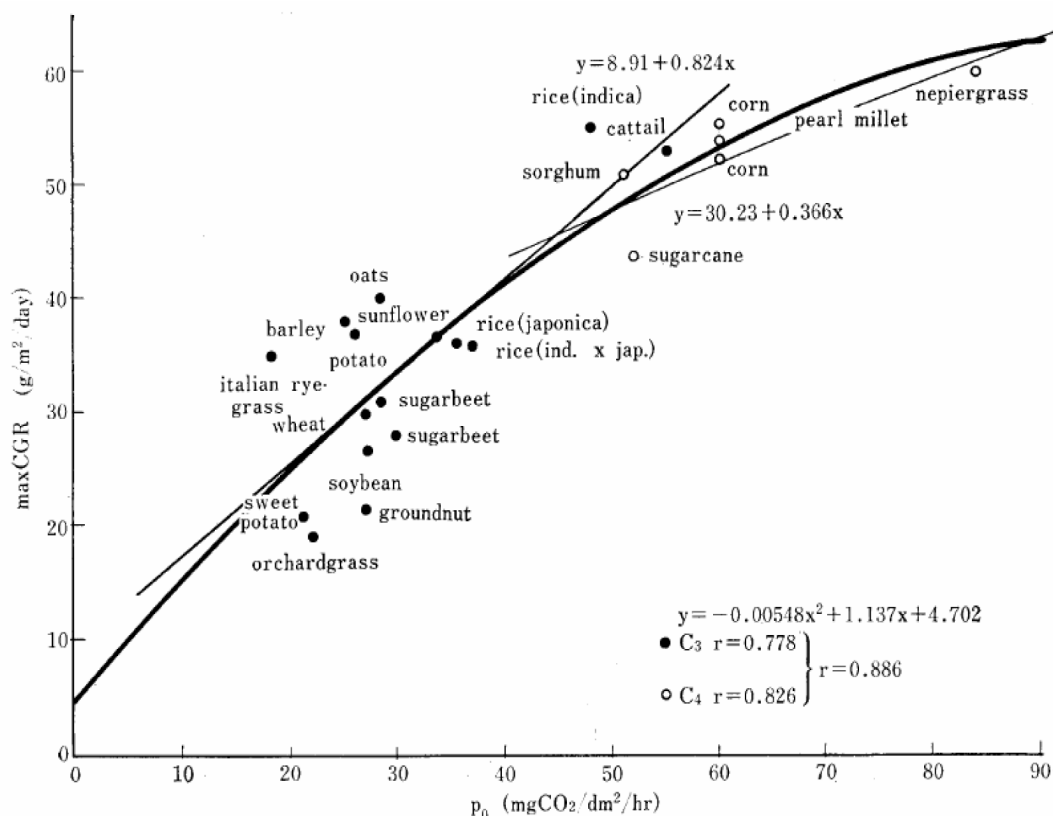


図3. 各種作物の個葉光合成能力 (P_0) と最大乾物生長速度 (CGR_{max}) との関係 (Murata, 1981)

このように、個体の光合成能力を高めることが個体全体の生産力（乾物生産能力）向上につながるが、一方で、デンプンなどの貯蔵器官である子実等の収量は、ソースとシンクのバランスにも大きく影響を受ける。

図4はイネのソース能を決定する要素を示したものである。制御する要素は、イネ、小麦等の単子葉並びにジャガイモ等の双子葉作物で共通である。しかし、各作物により全体量を規定する要素が異なると考えられるため、各作物別に規定する要素を明らかにして改良していく必要がある。

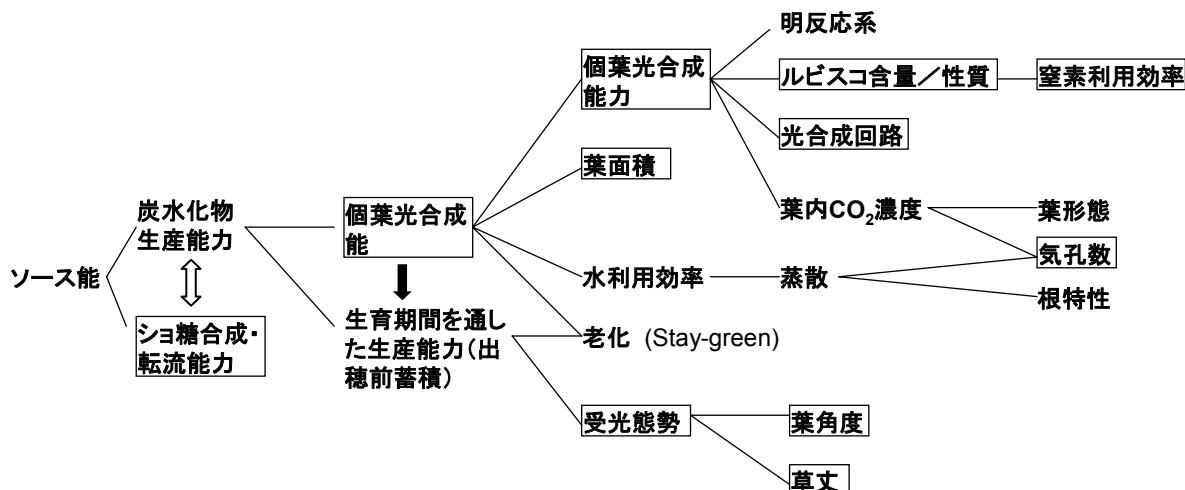


図4. イネのソース能を決定する要素
 本文で記載しているもの

2. 炭水化物生産能を規定する要素

1) 個葉光合成能

光合成は一日を通してまた生育ステージにより大きく変化する。また、環境応答性も大きく光合成能自体を評価することは非常に難しい。光合成能は葉面積と葉面積当たりの光合成速度により決定される。光合成速度に関しては、その重要性が明らかであるにも関わらず遺伝解析はほとんど行われていない。数少ない研究としてひまわりで光合成速度に関するQTLが特定されている (Herve et al., 2001)。またイネではMasumotoら (2005) が通常の栽培条件と大きく異なる二酸化炭素飽和条件下ではあるが、*Oryza rufipogon*が日本晴の酸素発生を高める遺伝子を有すことを報告している。

2) ルビスコ含量/性質、窒素利用効率

ルビスコ (リブローズ1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ; RuBisCO, EC 4.1.1.39) は植物の二酸化炭素を固定する酵素である。酵素としての性能が低いことがルビスコ含量は多いのに光合成活性が低い原因となっている。CO₂ 認識能の高いルビスコを創出する試みは光合成能の向上に向けた重要なターゲットである。パイオニアサイエンスではGene shufflingをして高活性ルビスコを作ろうとしている。また、RITE並びに奈良先端大の横田らにより紅藻から機能の高いルビスコが見出されている。ルビスコのCO₂とO₂に対する特性 (τ) や比活性の変異は大きい。しかし、高等植物におけるルビスコの τ はもっとも高く、その τ と比活性の間には負の相関がある。また、高等植物間における τ の変異は数%程度と非常に小さく、光合成に大きな差を与えるほどのものではない。コムギの遺伝解析による結果からルビスコの比活性の差は葉緑体コードの遺伝子rbcLにあることが示された。しかしながら、異種間ハイブリッドルビスコは高い活性を保持しないので、核

コードのrbcS遺伝子置換も必須となる。もう一つの方向が葉面積当たりのルビスコ含量を高めることである。東北大学牧野により、葉の窒素含量におけるルビスコの割合は窒素条件によらず一定となることが明らかにされている。そのためルビスコ含量を増加させ光合成を高めるためには、窒素肥料を高投入し葉に投与する窒素含量を高める必要があると考えられている。トウモロコシDofの高発現は東大で進められている。葉に含まれる窒素に対してルビスコにどれだけ投入するか（窒素利用効率）は作物により異なり、C₄植物はC₃植物にくらべ窒素利用効率が高い。

3) 光合成回路の制御

光合成には多くの酵素が関与している（図5）。その中で、最も光合成速度の律速となっている酵素は、C₄植物、C₃植物共に前述のRubiscoであり、C₄植物ではPPDKも報告がある。一方、C₃植物では、トランスケトラーゼ、アルドラーゼ、SBPaseについても律速性が高いと報告されている（表7、8）。遺伝子組換えで光合成を向上させた例としては、ラン藻FBPase/SBPaseの過剰発現、TCA回路のアコニダーゼやNAD-リンゴ酸酵素のアンチセンスによる発現抑制、ラン藻重炭酸イオントランスポーターの過剰発現、アクアポリンの過剰発現、糖による光合成ダウンレギュレーションに関与するトレハロース6リン酸含量の改変などの研究報告がある。これらを考えると、C₃植物の光合成は既にRuBP再生律速かも知れない。トランスケトラーゼ、アルドラーゼについては高発現させた報告はまだない。

一方、高CO₂条件では光合成が促進されるが、高CO₂でイネを育成すると、生育後期で光合成活性が低下し、予想されたほど収量が増えない。このような、光合成のダウンレギュレーションメカニズムを明らかにし、それを回避させる方法を知っていないと、生育期間を通して光合成を高く維持させることはできない。

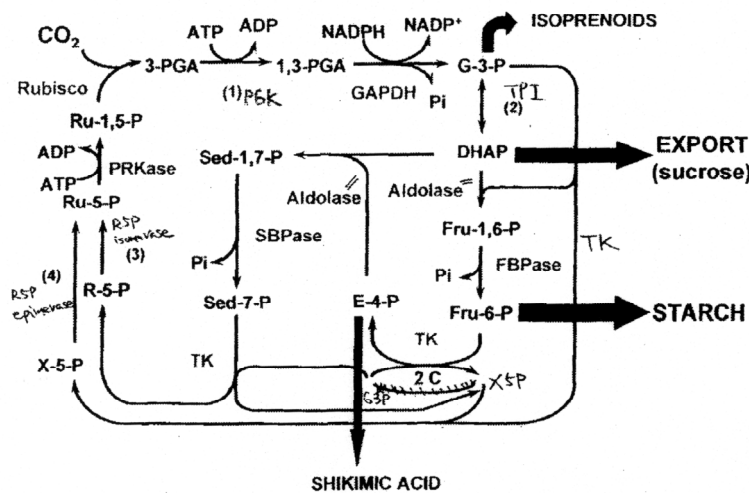


Figure 1 The Calvin cycle showing the intermediates from the first stable carbon compound, 3-PGA, to the carbon dioxide acceptor molecule, ribulose-1,5-bisphosphate and the exit points from the cycle into the pathways of sucrose, starch, isoprenoids and shikimic acid. The reactions catalysed by the enzymes whose levels have been manipulated in transgenic plants, are shown in grey. The site of function of the enzymes (1) 3-phosphoglycerate kinase (2) triose phosphate isomerase (3) ribose-5-phosphate isomerase and (4) ribulose-5-phosphate epimerase are also indicated.

図5. カルヴィン回路 (C. A. Raines (2003) Photosynthesis Res. 75:1-10)

表 7. C₄植物の光合成酵素のコントロール係数 (C_j)

Enzyme	C ₄ species	Technique	C _j	References
Rubisco	<i>F. bidentis</i>	Antisense RNA	0.5-0.6	15, 16
PPDK	<i>F. bidentis</i>	Antisense RNA	0.2-0.4	15
PEPC	<i>A. edulis</i>	Mutation	0.35	2, 10
NAD-ME	<i>A. edulis</i>	Mutation	~0	11
NADP-MDH	<i>F. bidentis</i>	Cosuppression	~0	47

C_jは最大値が1で、値が大きいかほど律速性が高い

Furbank R.T. et al. (1997) Aust. J. Plant Physiol. 24:477-485

表 8. C₃植物の光合成酵素のコントロール係数

Enzyme	Antisense plants	Promoter used	Photosynthesis flux control values	Primary references
Rubisco	Tobacco	CaMV	0-1.0	Rodermal and Bogorad 1988 Stitt and Schulze 1994 Hudson et al. 1992
PGKinase				No published data
GAPDH	Tobacco	CaMV	<0.2	Price et al. 1995
TPI				No published data
Aldolase	Potato	CaMV	0.07-0.55	Haake et al. 1998
Transketolase	Tobacco	CaMV	0.07-1.0	Henkes et al. 2001
FBPase	Potato	CaMV	<0.2	Kossman et al. 1994
SBPase	Tobacco	CaMV	0.3-0.75	Harrison et al. 1998
RPE				No published data
RPI				No published data
PRKase	Tobacco	Tobacco ssu	<0.28	Paul et al. 1995

Raines C.A. (2003) Photosynthesis Research 75:1-10

4) 気孔数

光合成活性は、一日の中で大きく変わる。イネでは通常夕方に低下するが、多収な品種はその低下が少ない。気孔の開閉が主に関与している (Richards, 2000)。水ストレス条件下で気孔の開き方及びその反応性に関するQTLは特定されている (Price et al., 1997)。気孔の数に関与するQTLが特定されている (Ishimaru et al., 2001)。アクアポーリンの過剰発現 (半場ら) で気孔伝導度は高くなるが、長期的には水ストレスを受ける。

5) 葉面積

止葉の葉面積は品種差異が大きい。また葉面積に関するQTLに関しても多くの報告がなされている。

6) 受光態勢、葉の角度

葉を直立させると、上位の葉による光の遮蔽が少なくなり下位の葉でも十分に光合成ができるようになる。さらに株自体がコンパクトになることから、単位面積当たりの植え付け株数を増やすことができる。これらの理由から、直立葉と密植栽培を組み合わせることにより、収量を増やすことが可能であると考えられていた。葉の角度にブラシノステロイドが関与することが知られており、ブラシノステロイドの働きを抑えることによってイネの葉を直立させられることが報告されている (Sakamoto et al., 2005)。

一方、葉の形態と群落光合成の関係は、光飽和型の光合成曲線が適応されるC₃植物と光不飽和型の光合成曲線が適用されるC₄植物で異なり、C₃植物では直立葉型、C₄植物では水平葉型の群落が光合成が大きいことがイネやグレインソルガムの研究から示されている。

7) 個体レベルでの生産能

個体全体としてソースを考えると、イネでは止葉における光合成による生産と出穂前に葉鞘、稈に蓄積した炭水化物の再転流の二つのソースが存在する。この割合は作物によっても異なり、ジャガイモではほとんど再転流はしない。イネでは両者の割合は7:3となる。出穂前の蓄積炭水化物に関しては貯蔵期間が長く環境の影響を受けにくくイネのバイオマス増に向けた主要なターゲットである。出穂前に蓄積する炭水化物含量に関してはNagataら (2002) によりQTLが特定されている。

8) 登熟・老化

老化の遅延や開花後の乾燥耐性に関わるstay-greenには現在5タイプあり、ソルガムでは成熟後期まで光合成活性を維持するタイプが知られている。イネで現在知られているものは、後期までグリーンを保つものの、光合成活性などは野生型と変わらず落ちてしまうタイプ。少なくとも、現在のタイプのstay-greenは、利用価値が低い。

3. ショ糖合成、転流を規定する要素

ショ糖合成転流能力は炭水化物生産能力に強く影響を及ぼす。転流が妨げられ葉緑体にデンプンが蓄積すると光合成が低下する。ショ糖合成を高め、葉に炭水化物を蓄積しないことは光合成能力を高く維持するために非常に重要である。

ショ糖リン酸合成酵素 (sucrose-phosphate synthase、SPS) はショ糖合成を律速し、バイオマスの向上に向けた重要なターゲットである。90年代の半ばから遺伝子の導入が進められ、トウモロコシ、トマト、ジャガイモで収量特性の向上が報告されている (Micallef et al.、1995)。またイネでは草丈を増加させられることが報告されている (生物研特許取得済み)。一方で組換え植物において、タンパク質量の増加に伴い不活性なSPSタンパク質の割合が増加することが多くの組換え植物で報告された (Galtier et al.、1995、Toroser et al.、1999、Ono et al.、1999)。Takahashiら (2000) はSPSの明暗調節部位が組換え体における過剰タンパク質の不活性化にも関与していることを明らかにし、部位を改変することで低下を抑えることが可能であることを示した。SPS遺伝子を導入しバイオマスを高めるには、明暗調節部位を改変した遺伝子を導入する必要がある。

光合成産物が新規器官に転流されるためには、維管束師部に入る必要がある。この過程をローディングという。ローディングには、原形質連絡によるシンプラストと細胞膜外の部分を経由するアポプラストがある。アポプラスト経由ではショ糖トランスポーター (SUT) が能動的な輸送に関与している。SUTに関しては多様な植物から遺伝子が特定されている (廣瀬・青木、2003)。しかし、SUTの高発現による転流特性の向上に関しては報告がない。

4. シンクサイズを構成する要素(イネゲノム研究成果を中心に)

イネの収量を決定する形質として穂や種子の形態がある。これらの形態の大きさ(シンクサイズ)に関する研究はこれまで数多く行われてきた。特に近年DNAマーカーが利用可能になって、QTL解析など詳細な遺伝解析ができるようになった。ここでは、戻し交雑による遺伝背景の均一化などを併用し、信頼性の高いQTL解析や遺伝子単離にまで発展した成果をまとめる。個別のQTL解析の結果は、データベースGramineに情報がまとめられているので、ここでは省略する。

イネのシンクサイズのQTL解析は主に、日本型とインド型の雑種後代を利用して行われてきた。インド型品種は一般に、日本型品種と比較して、シンクサイズが大きい。シンクサイズは一穂粒数と種子の大きさに分けられる。シンクサイズの大きな品種ハバタキが、遺伝研究に用いられ、一穂粒数に関しては、第1染色体短腕に効果の比較的大きなQTLが見出され (Nagata et al.、2002)、マップベースクローニングによりこのQTLはGn1遺伝子として単離・同定されている (Ashikari et al.、2005)。Gn1遺伝子はサイトカイニン分解酵素をコードし、サイトカイニン分解酵素の活性低下によって、二次枝梗数などの分枝が増加し、その結果として種子数の増加が引き起こされることが明らかとなった (Ashikari et al.、2005)。そのほかのQTLに関しては、第6染色体の一次枝梗数に関与するQTLの効果が比較的大きいもの (Nagata et al.、2002) も検出されている。染色体断片置換系統群を利用した解析から、シンクサイズを構成する個

別の要因、穂長、一次枝梗の長さおよび数、二次枝梗の長さおよび数に關与するQTLの作用力は比較的小さく、複数の染色体上に散在していることが明らかとなっている。一方、近縁野生種を供与親にし、インド型あるいは日本型品種に対する、シンクサイズ増大に關わるQTLの解析も報告されている。

シンクサイズを構成するもうひとつの要因である種子の大きさに関しては、第3染色体上におもに種子長（種子幅および種子厚にも作用）に關与するQTLがマップされ、マップベースクローニングにより、遺伝子が単離・同定されている（Fan et al.、2006）。種子幅に関しては、第5染色体短腕に効果の大きなQTLが検出されているが、このQTLでは日本型品種がもつアレルが粒幅を増加させる効果を持っている（矢野、未発表）。一方、異質4倍体の野生種のイントログレッションにより、第2染色体上に種子重（種子長、種子幅、種子厚）を増大させるQTLが見出されている（Yoon et al.、2006）。

そのほか、シンクサイズに大きく影響する穂数についても、インド型品種Kasalathの第2染色体上に穂数を増大させるQTLが見出されている（Obara et al.、2004）。穂数については、そのほか多くのQTL解析が報告されているが、環境の影響を受ける形質であり、それぞれのQTLの信頼性は不明である。

5. 関連したゲノム研究の状況

1) イネ科飼料作物

イネ科飼料作物のゲノム研究に関しては、2004年のイネゲノム完全解読の成果を利用することが出来ることから、ゲノム情報を利用した研究が可能である。また、同じイネ科の作物であり、そのゲノムサイズもイネの2倍程度と比較的小さいソルガムが2006年DOEのCommunity Sequencing Program (CSP)に選ばれ、D.G.Petersonの率いるMGELがソルガム (cv BTx623) DNAを供給し、Joint Genome Institute (JGI)で解読する取り組みが行われている。このプログラムでは6xゲノムサイズのホールゲノムショットガンによる解読が行われている。ソルガムはバイオエタノール原料作物として期待されているサトウキビ、トウモロコシと同じ*Andropogoneae*に属し、高度のシンテニーが見られる。NSFのグラントによるESTマーカーの整備なども進んでおり、遺伝学的なアプローチを行う基盤は存在する。トウモロコシゲノムへの取り組みも行われており、NSFの2006、2005のAwardに選ばれている。NSF/USDA/DOEのジョイントプログラムで、ゲノムの80%がジャンクで、遺伝子が島を作っていることから、まずはマーカーで遺伝子領域をカバーするBACを選び、遺伝子領域をBAC-by-BACで高精度（エラーレートは10万分の1未満）解析を行うとのことである。

2) カンショとバレイショ

カンショに関してはESTマーカー開発の取り組みは行われているが、全ゲノムを解析する取り組みはまだ行われていない。また、バレイショについては同じナス科のトマトゲノムの利用が期待されるが、余り研究は進んでいない。

3) ダイズ等の油糧作物のゲノム研究

同じマメ科のミヤコグサのゲノム塩基配列の解読の結果を利用することが考えられ

る。ミヤコグサゲノムの解読はかずさDNA研究所が中心となって進めており、おおよそ半分の解読が終了していると言われている。また、ホールゲノムショットガン法により前出のJGIがダイズゲノムの解読に取り組み、今年度中に2×ゲノムサイズ、来年度には6×、再来年に8×ゲノムサイズの解読をもって終了する予定である。米国ではやはりマメ科のメディカゴゲノムの解読が終了したと言われているが、まだ、公開はされていない。ミヤコグサ及びダイズはNBRプロジェクトに採択され、マーカーやRILなどの実験系統群を始め、遺伝資源の収拾、保存、配布も行われており、遺伝学的な研究を行う基盤が整備されている。わが国におけるダイズゲノム研究は、開始されたばかりであり、またバイオマスの取り組みについては検討されていない。しかし、ダイズまたはマメ科植物をバイオマスの材料と考えた時には、まず第一に脂質合成に関わる遺伝子（群）の解析が必要である。ダイズ種子中の脂質の含量、組成、特に不飽和脂肪酸の割合を制御する遺伝子（群）の単離、解析は必須である。食用油に関しては、リノレイン酸合成に関するOmega-3 Fatty-acid Desaturase遺伝子の解析が進んでいる。また、本来ダイズが持っていない脂肪酸を合成するために外来遺伝子を導入したGMダイズが作られている。一方、自動車メーカー側からはバイオディーゼルについて問題点も指摘されている。

ナタネはシロイヌナズナのゲノム情報を利用することが出来ることから、ゲノム解読が行われていないが、十分な情報は得られるものと考えられる。また、脂肪酸組成についての研究は古くから行われ、エルシン酸を含まない食用油脂や、反対に大量に含む工業用油脂用品種などが開発されている。

その他のゲノム解読としては2007年のAwardにキャッサバゲノムが選ばれている。なお、塩基配列データをGenBankに登録しても、即時公開とは限らないことから、配列情報を得るためにはなんらかの手段が必要である可能性がある。

V. 今後進める研究内容（作物別）

以上、乾物変換要素に関する研究の現状を述べたが、これらの研究は、形質毎、研究者毎にそれぞれ異なった植物を用いて進められており、特定の作物を研究対象として組織的に研究されているものではない。強いて言えば、我が国ではイネについて比較的研究蓄積が多い。このような研究の現状や、モデル作物としてのイネゲノム研究の研究蓄積、更に純生産量の高い植物にイネ科植物が多いこと等を考慮すると、エネルギー作物としてまずイネ科作物を用いた研究を進めることが望ましい。

1. イネ科作物

1) イネ (*Oryza*属)

イネには交雑可能な近縁野生種を始め多くの野生種が存在し、比較ゲノム研究等により、多様な遺伝資源の中から乾物生産性、多年生、耐病性、耐虫性等目的の形質を担う遺伝子を特定し、交配や遺伝子組換え技術を用いて導入することが可能である。また、シンクに関する研究は進みつつあり、シンクが大きくなった系統等が作出されたり、完全長cDNAの過剰発現個体を作り出すFOXハンティングでは、生

育旺盛な系統が得られる等バイオマス量を増大させる基盤となる研究が進みつつある。一方、ソースに関する研究は難しく、今後集中的に研究を進める必要がある。

① 光合成

イネなどC₃植物の光合成改良のための戦略としては、以下a~hが挙げられるが、中でもaとdが重要である。

a) V_{max}の高いC₃植物、C₄植物等のルビスコを導入

イネでは水溶性タンパク質の半分をルビスコに投資している。そこで、活性の高いルビスコを導入してルビスコ量をへらす（減った分の窒素は、他の酵素にまわり全体として光合成速度が上がる）。CO₂親和性とV_{max}は逆相関であり、これを打破して、どちらも高いルビスコ開発が望まれる。

b) RuBP再生系を強化

c) 光合成のダウンレギュレーションを回避

d) 葉内窒素含量を上げる

e) 気孔伝導度を上げる

一般に栽培種は野生種に比べて朝夕の光合成活性の差が小さく、夕方になっても活性が下がりにくい。活性低下をさせない研究も重要。

f) 光合成のQTL

個葉の光合成能に関するQTL解析は、投入する研究資源（人・予算）を多大に必要とするため、窒素含有量とカルビスコの量などを指標としたものでしか出来ていない。むしろ炭水化物生産を上げるためのQTLを調べる方がよい。

g) 解糖系との相互作用 イネには葉緑体に解糖系があり、光合成効率を高く維持するのに役立っているかもしれない。

h) C₄光合成回路の導入

② ソース能・転流特性

ソース能を高めることを前提に光合成能、転流特性の改良を進める。また、炭水化物の出穂前蓄積を高めること、出穂後の止葉の光合成、転流能を高めることが必要である。更にSPS、ブラシノステロイドの制御の様に既存の研究成果を合わせて利用するのもバイオマス増に向けた一つの戦略となる。

③ シンクサイズ

シンクサイズ（種子数、種子の大きさ）を増大させるQTLは、これまでインド型品種、日本型あるいは野生種などから、数多く見出されており、それらの染色体上での位置は異なる。効果の大きなQTLもいくつか見出されているが、概して、遺伝子作用の比較的小さなQTLの集積によってシンクサイズの変異が創出されていると考えられる。シンクサイズの飛躍的な増大にむけては、個別の要因に関わるQTLの集積が不可欠である。しかしながら、このためには、多様な供与品種の利用と多系交配、さらには染色体の組み換えによる集積を効果的に進める必要がある。循環集団改良法の適用など、育種法の検討が必要である。

これからの研究方向としては、まずインド型品種の持つシンクサイズ増大に関わるQTLをインド型品種の背景において、集積することが必要であろう。さらには、近縁野生種が保有するシンクサイズ増大に関わる遺伝子の検出とその集積が必要であろう。

一方、これまでの研究から、極端なシンクサイズの増大は収量の増大にそのまま反映しない場合が多い。これは、一穂種子数が顕著に増大することにともない、種子サイズの減少や稔実歩合は低下が、引き起こされていることに原因する。今後は、ソース能力に関する遺伝子の解析とのバランスをとりながら、シンクサイズの増大を図る必要がある。

④ 耐倒伏性

倒伏は、収量・品質の低下、収穫時の労働力の増加を引き起こすイネのみならずソルガム、トウモロコシの栽培における最大の障害である。バイオマス増に向けて収穫部位を増大させることは倒伏の危険性を高めると考えられる。そのため収量性と同時に耐倒伏性を向上することが必須となる。イネで発生する倒伏のほとんどが「なびき型」耐倒に分類され、「短稈化」、「強稈化」、「支持力の向上」の3つが耐性向上に向けたターゲットとされている。

短稈化は、イネ、小麦の耐倒伏性の向上に著しい成果を上げてきた。しかしながら、短稈化は受光態勢の悪化に加え植物体の縮小を意味するためバイオマスの低下を引き起こす。そのため、バイオマス研究では短稈以外の二つのターゲットにより耐倒伏性を向上させる必要がある。短稈化と比較するとこれらのターゲットに関する遺伝学的な報告は著しく少ない。大川らは、強稈を選抜マーカーにして耐倒伏性の高い飼料イネ「リーフスター」を育種した。また強稈性に関わるQTLを特定した（東京農工大、大川私信）。支持力に関しては、日本晴とカサラス間のBILsを用いて第5染色体上にQTL (pr15) が特定され、このQTLが耐倒伏性をコントロールの2倍に向上させることが実証されている (Kashiwagi and Ishimaru, 2004)。

⑤ その他

温暖化に伴うトビイロウンカ等増加に対応した耐性、いもち病抵抗性、紋枯病抵抗性、潮害耐性、高温耐性、低温耐性、等の各種耐性も必要である。

イネにはAゲノム近縁野生種を始めB、Cゲノム種など多くの野生種が存在し、乾物生産性、多年生、耐病性、耐虫性等多様な遺伝子の宝庫となっている。これらの遺伝資源を比較ゲノム研究により解析し、目的の形質を担う遺伝子を特定し、交配や遺伝子組換え技術を用いて導入することが重要である。

エネルギー効率の観点からは、多肥栽培で高バイオマス収量を得るのか、バイオマス収量はやや劣るものの少肥栽培が出来る事を目指すのか、肥料や農薬、農機具の動力など栽培に関わる投入エネルギーと得られるバイオマスエネルギーとのバランスを考慮した開発目標を定めることが必要である。また、肥料についても畜産廃棄物堆肥等の利用を念頭に置いた品種開発が必要であろう。

2) ソルガム (*S. bicolor*)

ソルガムは、8 亜種から成り、矮性で種子収量の高いグレイン型から、大型牧草としてのスーダングラス型ハイブリッドソルガムまで品種の多様性が大きく、雑種強勢も大きい。このため、細胞質雄性不稔性グレインソルガムを用いたF₁育種がおこなわれている。飼料用としてソルガムとトウモロコシを比較すると、ソルガムは嗜好性や初期生育は劣るものの、多収性や再生力、耐旱性などで優れている。

ソルガムの遺伝研究では、矮性、出穂性、稈のdry/juicy等の突然変異体がありメンデル学的な遺伝子の解明はされている (juicyは、劣性形質)。また、形質マーカー地図も作成されている。更に、イネとソルガムのシンテニーは、マイクロシンテニーも含め似ている。ソルガムのゲノムシーケンスはBTx623を用い、*S. propinquum*とIS3620Cについても研究が進んでいる

また、形質転換技術の開発状況は、初期はパーティクルガン法が主体であったが、最近ではアグロバクテリウム法が開発されつつある。形質転換効率は、接種外植片あたりで1%程度。イネに比べると一桁以上低い。遺伝子の機能解明を効率的に行うには不十分である。

ソルガムのバイオマス植物として必要な形質は、多収性と高糖含量である。面積あたりのエタノール収量で考えると高糖性ソルガムの研究をまず進める必要がある。しかし、高糖性ソルガムではstay-greenの研究は見あたらない。5年後にセルロースの糖化技術の目処が立つのであれば、高糖性ソルガムにこだわらなくて良いだろう。

① 収量性

一般に、晩生系統の方が収量性は高い。早晩性に係る出穂性に関しては、日長感応性と共に、幼苗期の温度により葉数が決まる。すなわち、早晩性については、感光性と幼苗期の温度感受性が研究ターゲット。現在、日長感応性に関与する遺伝子は*phyB*を含め6個同定され、mappingが進行中である。

登熟・老化に関しては、老化の遅延や開花後の乾燥耐性に関わるstay-greenの表現型に基づき、7つのQTLが見つかっている。更に登熟関連の2つのQTLも見つかっており、より詳細な研究を進めることが必要である。尚、熟成遺伝子として*Ma1*、*Ma2*、*Ma3*、*Ma4*が報告されている(Quinby, 1966)。

収量性に大きく響く耐倒伏性には、根系の発達が重要であり、また、深根性には、根端への酸素の供給機構が重要。一方、semidwarf遺伝子は4つ報告があり、これらは葉の大きさや穂の大きさ、根の発達には影響を及ぼさない。

収量向上のためには、主桿型で密植にするのか、分けつ型で面積当たりの茎数を増やすのか判断するため、茎の太さや茎数型などの草型に関する研究が必要である。特に、C₄植物であるソルガムはC₃植物であるイネと異なり最適な受光体勢が異なる。すなわち水平葉型が理想である。shade avoidance syndromeと収量性の関係についても報告があり、草型研究は重要である。また、矮性遺伝子については、*d1*、*d2*、*d3*、*d4*が報告されている(Quinby and Karper, 1954)。

アフリカが主の起源地であるソルガムでは、低温伸長性など、初期生育を大き

くする研究が必要で、ヘテロシスの利用なども考慮すべきものである。

② 再生性

再生に必要なエネルギーを考えると、晩生の系統を植えて1回刈りが良い。しかし、バイオマスの周年供給の観点から、再生茎も利用する多回刈り栽培を想定した場合、茎の再生性も収量性にとって重要な形質である。また、持続的農業を考えた堆肥の利用には刈り取り・再生が好ましい。しかし、再生には、農業機械による圧力に耐える耐圧性も必要となる。これまで、再生に関する遺伝解析はやられていない

③ 光合成

光合成に関しては、イネに比べ研究が遅れており、多くは生理解析が中心の研究である。特に光合成を上げる事に関する研究は見あたらない。

個体の光合成を上げるには、葉面積を大きくすることと、stay-green/乾燥耐性が大事であり、ソルガムではソース能を上げることが重要であって、転流はキーにはならない。

ソルガムのようなC₄植物はCO₂飽和せず、光化学系が律速となっていると推定される。光化学系をより活性化する研究は難しい。光化学系はRuBPの再生とリンクしており、RuBP再生に関係するカルビンサイクル酵素を強化するというのが1つのストラテジーとなる。また、光合成は葉の窒素量と相関があるので、光合成活性を上げるには、葉の窒素含量を上げること。また窒素あたりの光合成量を大きくすること、すなわち葉の窒素の大きな部分を占めるルビスコの活性を上げ、またPPDK、PEPC酵素の活性も上げることが必要である。これらの酵素を、様々なC₄植物でスクリーニングして、高活性なものがあればそれを遺伝子導入することにより窒素あたりの光合成が改良できると思われる。C₃をC₄に変えるのではなく、C₄光合成活性を更に向上させる研究は魅力的である。

④ 糖含量

juicyの代表であるスイートソルガムの糖蜜収量は150ガロン/haから183ガロン/haとなっているが、年次変動が大きい。生育過程では、糊熟期後期が糖濃度が最も高い。また、晩生の系統に高糖含量の系統が多い。

糖作物としてのサトウキビは煮詰めて石灰を加えることでショ糖が結晶化するが、高糖性ソルガムはシロップにしかない。サトウキビは低温により糖の蓄積が開始されるが、ソルガムは、栄養生長から生殖生長に切り替わると糖の蓄積が始まると言った特徴を持つ。

ソルガムでは、高糖性ではないが「天高（てんたか）」、「風立（カゼタチ）」のように両親が早生であるにもかかわらずF₁が極晩生になる交配組み合わせが知られており、晩生品種ではバイオマスと糖含量が上がる。しかし、気温の低下や凍霜害を考慮すれば、遅ければいいというものでもない。糖含量やバイオマスの早期上昇や出穂期の制御に関する研究も必要である。

しかし、糖含量に関する遺伝子研究は少ない。糖含量のQTL解析など、環境変動が大きいと難しい。糖が蓄積されるのは皮層組織の液胞であり、シンク分配を明らかにすることもターゲットとなる。

⑤ その他

害虫では、コーンボラー(アワノメイガ)の被害が大きい。これは、トウモロコシ同様BTで対応できる可能性がある。また、特にスイートソルガムの場合はアブラムシについても考慮する必要がある。

ソルガム栽培では連作障害が問題となることがある。原因は明らかでないが、土壌中の堆肥由来のKが多いことがPの吸収を阻害し、連作障害を引き起こすことが知られている。これには、Kのトランスポーターで対応できるかもしれない。また、線虫や病害も連作障害の原因の1つであると考えられ、これを克服することは重要である。

低投入型の農業を進めるには、根圏微生物(窒素固定など)の利用、不良環境耐性、特に日本では耐旱性よりは耐湿性等の研究が大事であり、アフリカ在来のDurraやGuineeseの遺伝資源の利用も考慮する必要がある。

この他、ソルガムではリグニン合成系が働かなくなったbmr (brown midrib)突然変異体があり、この遺伝子を持つ細胞質雄性不稔の中間母本「那系MS-3」が草地試験場(現畜産草地研究所)で育成され、これを母本として一代雑種品種「葉月(はづき)」や「秋立(あきたち)」が長野県畜産試験場で育成されている。このようなbmr品種はリグニン含量が低いことから、飼料用品種のみならず、セルロース性エタノール原料として魅力的である。

2. バレイショ、カンショ、キャッサバ等根菜類

これらの作物の目標形質は、デンプン含量の増、収量の増、耐病性(疫病、ウイルス病)、耐虫性など(名大では疫病抵抗性研究)である。

この内バレイショは光合成能が低い事が明らかにされており、転流、貯蔵の研究が重要である。特に、SPSはバレイショ以外でも糖含量の向上や収量増に寄与している傾向がある。尚、糖代謝と老化が関係するかもしれない。

3. ダイズ等油糧作物

ダイズの目標形質は、耐湿性、光合成能の向上、着莢率の向上などであるが、ダイズの光合成能は低い。このような光合成能が低い植物は、全般に葉の窒素含量が低い。葉の窒素含量を上げることが効果的だろうと思われる。一般に、葉にデンプンをためる作物は光合成能が低い。このため、転流を上げることが効果的と思われる。

ダイズは他作物とは異なった生理的特徴を持つ。すなわち、アミノ酸形態で転流を行っている。

VI. バイオマス植物研究を進めるにあたって

実際に研究を進めるにあたっては、どのような品種をベースにするのか、どのような研究用リソースを作出する必要があるのか、ターゲットとなる形質は何か、その形質に関わる遺伝子に関する情報はどこまでわかっていて、何を明らかにしなければならないのか、形質を解析する新たな手法開発をどう進めるか、どのような順序で研究を進めるのか等、より具体的・戦略的に計画を練る必要がある。特に、個別バラバラに研究を進めるのではなく、個々の遺伝子の作用を実証しながら組み合わせ実証し、更に別の遺伝子を積み上げ実証するというサイクルを繰り返しつつ、バイオマスの増大を図ることが重要である。

食料・飼料としての必須形質へのこだわりを捨て、「エネルギー(カロリー)」の変換をキーワードに、植物の生産性向上を目指した研究を進める上では、表2に示されるように、イネ科のC₄植物がバイオマス植物として適性が高い。イネゲノムの全塩基配列の完全解読がなされ、イネ科作物の分子遺伝学的研究を進める環境が整い、世界各国でトウモロコシやソルガムなど、それぞれの国にとって重要なイネ科作物の研究が急速に進んでいる。我が国でも、農林水産省の委託プロジェクト「多様性ゲノム解析研究」において、イネ近縁種、オオムギ、コムギについて研究が進んでいるが、これらはすべてC₃植物であり、C₄植物についての体系的な研究は未だ進められていない。

温帯域に属する我が国においてC₄バイオマス植物として適性が高いと思われるソルガムは、イネとのゲノムシンテニーが高く、イネでの研究成果を有効に利用することが可能である。また、アメリカDOEを中心にソルガムゲノムの塩基配列解読が進められており、今後この配列情報も利用可能となることが期待される。このため、我が国の長期的なバイオマス植物研究を進める上では、ソルガムを対象とした研究を体系的に進める事が効果的である。しかし、現在我が国のソルガム研究者数は極端に少なく、今後、ソルガムをバイオマス植物として開発するためのブレークスルーを達成するためには、イネQTL研究センターに相当するコアとなる集団を形成し、イネゲノム研究者の支援を受けながら、育種も含めたソルガムの研究コミュニティを引っ張って行く事が必須である。

一方、イネはC₃植物ではあるものの、インディカの最大乾物生長速度は比較的高く(図3)、また栽培種と同じゲノム組成で交雑可能なAゲノム近縁野生種の中には、多様な変異が存在する。更に、生理学的な研究蓄積も多く、ゲノム解析研究が急速に進んでいる今、従来生理的研究が中心だった研究分野にもゲノム解析手法を取り入れ、C₃植物ではあるものの、イネ科作物のモデルとしてイネ(*Oryza*属)でバイオマス研究を徹底的に進める事が重要である。

イネの研究者は、グリーンテクノ計画の進展に伴って、大学も含め層が厚くなり、これまでのゲノム研究成果の蓄積も大きく、イネ科作物全体のゲノム研究の基盤となっている事から、バイオマス植物研究においても、イネで研究を進めることがより効果的だと思われる。更に、イネは食用、飼料用、バイオマス用と利用場面が多様であり、これらすべての目的において、多収性は重要な形質の一つであることから、イネで収量の限界を極める研究は、研究成果の応用場面の広がり大きいと考えられ、是非とも研究を進めることが必要である。

今後、この中間報告を基に、それぞれの研究分野で具体的な研究の進め方についての

議論を早急に進める。その上で、工程表を作成し、生物研がバイオマス植物研究を牽引して行くこととしたい。

VII. 参考文献(本文中引用したものも含む)

総説・報告書・単行本

- 1) 井上上席フェロー・グループ (2005) 戦略ワークショップ「バイオマスエネルギー利用システムの普及・高度化に向けた研究開発課題」報告書. JST
- 2) 松尾孝嶺 監 (1989) 植物遺伝資源集成 第2巻、第4巻 講談社サイエンティフィック
- 3) 松尾孝嶺 編 (1990) 稲学大成 第2巻生理編 農文協
- 4) 宮地重遠 編 (1992) 光合成 朝倉書店
- 5) 中川仁 (2001) 農業及び園芸 76 : 3-10, 27-30
- 6) NEDO海外レポート バイオマ斯特集 (2006) 984:1-27
- 7) 日本作物学会 編 (2002) 作物学事典 朝倉書店
- 8) Sheehy J.E., Mitchell P.L. and Hardy B. (ed.) (2000) Redesigning Rice Photosynthesis to Increase Yield. IRRI, Elsevier
- 9) バッサム(著) 横山信也 他 (訳) (2004) エネルギー作物の辞典 恒星社厚生閣
- 10) 横山伸也 他 (2005) バイオマスエネルギー導入ガイドブック(第2版a). NEDO

論文

- 1) Ashikari et al. (2005) Science 309: 741-745
- 2) Bowers et al. (2003) Genetics 165:367-386
- 3) Draye et al. (2001) Plant Physiol. 125:1325-1341
- 4) Fan et al. (2006) Theor. Appl. Genet. 112: 1164-1171
- 5) Furbank et al. (1997) Aust. J. Plant Physiol. 24: 477-485
- 6) Galtier et al. (1993) Plant Physiol. 101: 535-543
- 7) Galtier et al. (1995) J. Exp. Bot. 46: 1335-1344
- 8) Hamblin et al. (2006) Genetics 173:953-964
- 9) Herve et al. (2001) J. Exp. Bot. 52: 1857-1867
- 10) 廣瀬・青木 (2003) 植物細胞工学 18:88-96
- 11) Hill et al. (2006) PNAS 103:11206-11210
- 12) Howe et al. (2006) Plant Cell Rep. 25:784-791
- 13) Huber and Israel (1982) Plant Physiol. 69: 691-696
- 14) Ishimaru et al. (2001) Theor. Appl. Genet. 102:793-800
- 15) Ishimaru et al. (2001) Plant Physiol. Biochem. 39:173-177
- 16) Ishimaru et al. (2001) J. Exp. Bot. 102:793-800
- 17) Ishimaru et al. (2004) Planta 218:388-395
- 18) 伊藤浩司・稲永忍(1988) 日作紀 57 : 431-437
- 19) Kashiwagi and Ishimaru (2004) Plant Physiol. 134:676-683
- 20) Kim et al. (2005) Genetics 171:1963-1976

- 21) Lunn and Hatch (1995) *Planta* 197:385-391
- 22) Matsuoka et al. (2001) *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52:297-314
- 23) Masumoto et al. (2005) *Plant Prod. Sci.* 7:252-259
- 24) Menz et al. (2002) *Plant Mol. Biol.* 48:483-499
- 25) Micallef et al. (1995) *Planta* 196:327-334
- 26) Morgan et al. (2002) *Crop Sci.* 42:1791-1799
- 27) Murata (1981) *Jpn. J. Crop. Sci* 50:223-232
- 28) Nagata et al. (2002) *Breed. Sci.* 52:275-283
- 29) Nakano et al. (1997) *Plant Physiol.* 115:191-198
- 30) Obara et al. (2001) *J. Exp. Bot.* 52:1209-1217
- 31) Obara et al. (2004) *Theor. Appl. Genet.* 110: 1-11
- 32) Ono et al. (1999) *Plant Prod. Sci.* 2:172-177
- 33) 小野・石丸 (2006) *日作紀* 75:241-248
- 34) Price et al. (1997) *New Phytol.* 137:83-91
- 35) Quinby (1966) *Crop Sci.* 6: 516-518
- 36) Quinby et al. (1954) *Agron. J.* 46:211-216.
- 37) Rains et al. (1993) *New crops.* 394-399 Wiley, New York
- 38) Rains (2003) *Photo. Raes.* 75:1-10
- 39) Richards (2000) *J. Exp. Bot.* 51:447-458
- 40) Sakamoto et al. (2003) *Nature Biotec.* 21:909-913
- 41) Sakamoto et al. (2005) *Nature Biotech.* 24: 105-109
- 42) Signora et al. (1998) *J. Exp. Bot.* 46:669-680
- 43) Sorghum Genomics Planning Workshop Participants (2005) *Plant Physiology* 138:1898-1902
- 44) Takahashi et al. (2000) *Plant Cell Physiol.* 41: 977—981
- 45) Thomas et al. (2000) *J. Exp. Bot.* 51:329-337
- 46) Tobias et al. (1999) *Plant Prod. Sci.* 2:92-99
- 47) Troser et al. (1999) *Plant J.* 17:407-413
- 48) Usuda et al. (1984) *Aust. J. Plant Physiol.* 11:509-517
- 49) Wen and Chen (1988) *Rice Gnet. News* 5:93-95
- 50) Worrell et al. (1991) *Plant Cell* 3:1121-1130
- 51) Yoon et al. (2006) *Theor. Appl. Genet.* 112: 1052-1062

平成 20 年 3 月 15 日 印刷・発行

バイオマス植物研究のビジョン

—農業生物資源研究所バイオマス植物研究検討会中間とりまとめ—

編集・発行 独立行政法人 農業生物資源研究所

〒305-8602 茨城県つくば市観音台 2-1-2

電話 029-838-8469(広報室)