

ミニレビュー

ストリゴラクトンの構造多様性と植物界における分布[#]

米山 弘一*, 謝 肖男, 米山 香織†, 竹内 安智

宇都宮大学雑草科学研究センター

(平成 21 年 8 月 26 日受理)

Keywords: germination stimulant, root parasitic weeds, strigolactone.

はじめに

被子植物の約 1% (3000-4500 種) は他の植物に寄生する寄生植物である。寄生植物のなかでも、農業生産に大きな被害を与えているのがハマウツボ科 (Orobanchaceae) の根寄生雑草ストライガ (*Striga*) とオロバンキ (*Orobanche*) である。ストライガは光合成機能を有する半寄生性で、主にソルガム、トウモロコシ、サトウキビ、イネなどイネ科植物に寄生する。ストライガはアフリカのサハラ砂漠以南の農地の 5000 万 ha に生息し、農業生産性を半分以下に低下させており、被害額は年間 7000 億円に及ぶと推定されている¹⁾。ストライガは主食である穀類に寄生するため、3 億人以上の人々を飢餓の危険にさらしている。オロバンキは光合成機能を失った全寄生性で、主にトマト、ニンジン、タバコ、アブラナなどの双子葉植物に寄生する。地中海沿岸諸国と西アジア諸国だけで 1600 万 ha がオロバンキによって汚染されている^{1,2)}。なお、ストライガの光合成能力は生存に必要なエネルギーをまかなえないので、ストライガもオロバンキと同じく宿主に寄生しないと生存できない絶対寄生性である。ストライガの中でもササゲに寄生する *S. gesnerioides* は光合成活性がほとんど認められないため、全寄生性に分類される^{2,3)}。

これらの根寄生雑草は、巧妙な生存戦略によってその生息範囲を拡大している。それは、①大量の種子を生産し、②種子の寿命が長く、③種子発芽が宿主由来の化学物質によって誘導されることである³⁻⁵⁾。すなわち、根寄生雑草の種子は、宿主の根から分泌される発芽刺激物質にさらされ

て初めて発芽する。この発芽刺激物質には少なくとも 3 種類の化合物群、すなわち、ソルガムのジヒドロソルゴレオン、ヒマワリのセスキテルペンラクトン、そしてストリゴラクトン (strigolactone, SL), が知られているが⁶⁾、最も多くの植物種が生産・分泌している発芽刺激物質が SL である⁷⁾。本稿では、SL の構造多様性と植物界における分布について解説する。

1. ストリゴラクトンの構造多様性

ワタの根渗出液からストライガの発芽刺激物質として単離構造決定された初めての SL が strigol (1) である^{8,9)}。その構造は 3 環性の母核 (ABC 部分) に 5 員環 (D 環) がエノールエーテル結合している。Strigol と一緒に strigyl acetate (2) も単離されている。その後、ソルガムから sorgolactone (3) が¹⁰⁾、ササゲから alectrol が単離された¹¹⁾。Butler はこれらの strigol 関連化合物とその合成類縁体を strigolactone と名付けた¹²⁾。

オロバンキの種子発芽も SL によって誘導されることは知られていたが、オロバンキの宿主植物が分泌する発芽刺激物質は不明であった。オロバンキの発芽刺激物質として最初に単離されたのは orobanchol (4) であり、その構造は合成化合物とのスペクトルデータおよびショートカラムを用いた GC-MS による比較によって確定した¹³⁾。この報告で、SL が GC-MS によって分析可能であることが初めて示された。

その後、著者らは LC-MS/MS による SL の微量分析法を確立し^{14,15)}、LC-MS/MS 分析と根寄生雑草種子を用いた生物試験を指標にして新規 SL の探索を行った。そのような中、SL の 1 種である 5-deoxystrigol (6) が、AM 菌の菌糸分岐誘導物質として単離された¹⁶⁾。実はこの頃、逆相 HPLC で、既知の SL の中で最も疎水性の高い sorgolactone が最後に溶出されるような溶出プログラムで LC-MS/MS 分

[#] 第 34 回大会シンポジウム講演者による解説。

* 〒 321-8505 栃木県宇都宮市峰町 350

E-mail: yoneyama@cc.utsunomiya-u.ac.jp

† 現在の所属: 帝京大学理工学部

© Pesticide Science Society of Japan

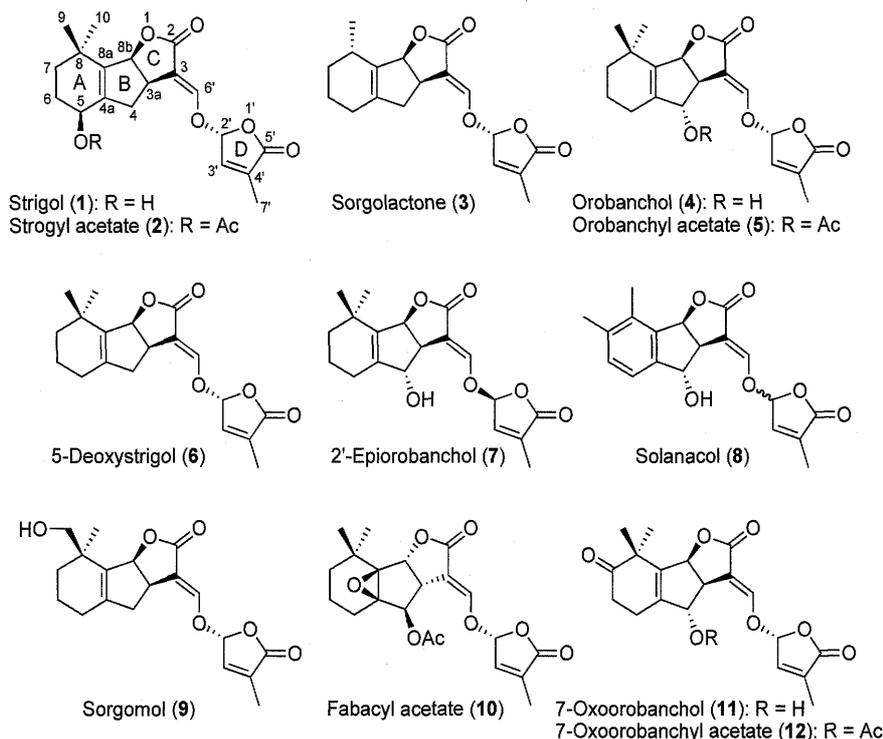


Fig. 1. Chemical structures of naturally occurring strigolactones.

析を行っており、その後に溶出される 5-deoxystrigol は見逃していた。そこでソルガム、トウモロコシなどの根滲出液を改めて分析してみると確かに 5-deoxystrigol が検出された¹⁷⁾。

その後は 5-deoxystrigol をもっとも疎水性の高い SL として HPLC の溶出条件を設定し、各種植物の根滲出液から新規 SL の探索を行った。LC-MS/MS 分析と同じ条件の HPLC で分取したフラクションの発芽刺激活性とを比較することにより、既知の SL のうち何が含まれているか、また新規 SL が存在するかどうか容易に判断できる。その結果、タバコから 2' 位の立体構造が反転した 2'-epiorobanchol (7) と A 環にベンゼン環をもつ solanacol (8) が¹⁸⁾、ソルガムから sorgomol (9) が¹⁹⁾、エンドウから BC 環部分の立体構造が反転したアント体である fabacyl acetate (10) が²⁰⁾、アマから 7-oxoorobanchol (11) と 7-oxoorobanchyl acetate (12) が単離された²¹⁾。また、アカクローバーの根滲出液を再度集め、精製した alectrol について構造解析を行った結果、alectrol は strigol (および orobanchol) の異性体ではなく、orobanchyl acetate (5) であることが分かった²²⁾。Orobanchyl acetate は ESI-MS では $[M+H]^+$ や $[M+Na]^+$ などの分子量関連イオンを与えるが、EI-MS では酢酸エステル部分が容易に開裂し、 $[M-44]^+$ のイオンが生成するため、分子量が誤って推定された。なお、solanacol (8) の構造は Takikawa らによって最近訂正された²³⁾。

以上のように、strigol が単離されてから次の sorgolactone および alectrol の単離までに 30 年近くかかったが、その後

の約 10 年間に、構造が確定していないものも含めると 10 種類以上の新規 SL が単離されている⁵⁾。特筆すべき点は、orobanchol 以降の新規 SL の単離構造解析はすべて日本の研究者によって行われていることであり、この分野における日本の研究グループの貢献度は極めて高いといえる。

以上のように、天然由来の SL は D 環部分の構造はすべて共通であり、A 環に 1 つあるいは 2 つのメチル基と、A 環および B 環に水酸基あるいはアセチルオキシ基を 1 つまたは 2 つもつ。C 環と D 環をつなぐエノールエーテル結合も共通であるが、D 環 2' 位の立体配置や、BC 環部分の立体構造については必ずしも厳密な制約はないのかも知れない。このことは、植物はすべての立体異性体を合成しており、その一部を根圏に分泌している可能性を示唆している。

2. 植物界における分布

Strigol はストライガの種子に対する発芽刺激活性を指標に精製されたが、ストライガの非宿主であるワタの根滲出液から単離されたため、本来の発芽刺激物質ではないという議論があった。その後ストライガの宿主であるソルガムやトウモロコシの根滲出液に存在することが確認されたこと²⁴⁾、sorgolactone などの strigol の構造類縁体が次々に単離されたこと、さらにはコウモリカズラの無菌培養根が strigol を生産していることから²⁵⁾、SL が植物由来の根寄生雑草種子発芽刺激物質であることが確定した。すなわち、根寄生雑草の宿主および非宿主植物の両方が SL を生産・

分泌している。

前述したように、80%以上の植物はAM菌と共生しているので、それらの植物は共生シグナルであるSLを分泌しているはずである。AM菌と共生しないアブラナ科、アカザ科植物、およびプロテオイド根など特殊な根系を発達させるルーピンはSLを分泌しないのであろうか?興味深い事実はアブラナ科のシロイヌナズナはAM菌の宿主とはならないがオロバンキに寄生されることである^{26,27)}。実際に、シロイヌナズナ²⁸⁾やルーピン²⁹⁾はSLを分泌していた。ただしその量は、アカクロバーなどと比較するとはるかに少なく1/1000程度である。すなわち、AM菌の宿主、非宿主の両方がSLを分泌している。このことは、SLが植物ホルモンであり^{30,31)}、植物界に普遍的に分布していることと矛盾しない。なお、植物は単独ではなく、複数のSLの混合物を分泌しているので、SLの組み合わせの質的および量的な違いが、根寄生雑草やAM菌の宿主認識に関与している可能性がある。

植物から根圏へのSL分泌は、植物の栄養獲得戦略と密接に係わっている。根粒菌と共生するマメ科植物では、リン酸欠乏条件下でのみSL分泌が顕著に増加する³²⁾のに対して、イネ科やキク科植物では、窒素欠乏条件下でもリン酸欠乏と同じようにSL分泌が増加する³³⁾。すなわち、マメ科植物ではリン酸の、イネ科やキク科植物ではリン酸に加えて窒素の獲得もAM菌に依存している。一方、AM菌と共生しないルーピンでは、栄養欠乏によるSL分泌の変動は認められなかった²⁹⁾。このように植物は栄養獲得戦略に応じてSL合成・分泌を調節していることから、リン酸や窒素の施肥によってSL合成・分泌を低下させて、根寄生雑草の発芽を抑えることが可能であると考えられる。実際に根寄生雑草が栄養分の少ない痩せた土地に多発すること、窒素肥料の投与やマメ科植物の栽培によって発芽が抑えられることが報告されている。ただし、ヨーロッパ諸国やイスラエルのように計画的な施肥管理が行われている地域にもオロバンキによる被害が発生していることから、土壌中の種子密度が高い場合、SL分泌量の低下による寄生率の抑制効果は低いのかも知れない。なお、宿主の存在しない条件で根寄生雑草種子を発芽させる「自殺発芽の誘導」は根寄生雑草のシードバンクを低減させる有効な方法であり、防除法としても期待されている。実際にアメリカでは、ストライガの種子発芽を誘導するエチレンを土壌中に繰り返し処理することによって、*S. asiatica*の防除に成功した³⁴⁾。しかしイスラエルでは、合成SL誘導體であるNijmegen-1³⁵⁾を処理後にオロバンキの寄生数が著しく増加した(Eizenburg 私信)。すなわち、土壌の状態、埋土種子の密度、気象条件、薬剤処理と作物の作付けのタイミングなどによって、発芽刺激物質を用いた根寄生雑草防除効果は変動しやすい。

おわりに

植物の根から分泌されるSLは極微量であり、しかも土壌中では急速に分解する。その結果としてSLは、AM菌や根寄生雑草のような絶対共生(寄生)生物にとって、成長が活発な宿主の根の存在を検出するために有効なシグナルとなる。SL以外にも、分泌量が少なく不安定な未知の二次代謝産物が、他の生物との化学交信物質として機能している可能性が高い。また、AM菌および根寄生雑草の宿主認識における、SLと他の植物ホルモンや生理活性物質との相互作用も検討すべきであろう。

引用文献

- 1) C. Parker: *Pest Manag. Sci.* **65**, 453-459 (2009).
- 2) D. M. Joel, J. Hershenhorn, H. Eizenburg, R. Aly, G. Ejeta, P. J. Rich, J. K. Ransom, J. Sauerborn and D. Rubiales: "Horticultural Reviews," Vol. 33, ed. by J. Janick, John Wiley & Sons, London, pp. 267-349, 2007.
- 3) 竹内安智: 植調 **43**, 159-168 (2009).
- 4) D. M. Joel, J. C. Steffens and D. E. Matthews: "Seed Development and Germination," ed. by J. Kigel and G. Galili, Marcel Dekker, New York, pp. 567-597, 1995.
- 5) 杉本幸裕: 植物の生長調節 **44**, 2-9 (2009).
- 6) H. J. Bouwmeester, R. Matusova, S. Zhongkui and M. H. Beale: *Curr. Opin. Plant Biol.* **6**, 358-364 (2003).
- 7) K. Yoneyama, X. Xie, K. Yoneyama and Y. Takeuchi: *Pest Manag. Sci.* **65**, 467-470 (2009).
- 8) C. E. Cook, L. P. Whichard, B. Turner, M. E. Wall and G. H. Egley: *Science* **154**, 1189-1190 (1966).
- 9) C. E. Cook, L. P. Whichard, M. E. Wall, G. H. Egley, P. Coggon, P. A. Luhan and A. T. McPhail: *J. Am. Chem. Soc.* **94**, 6198-6199 (1972).
- 10) C. Hauck, S. Muller and H. Schildknecht: *J. Plant Physiol.* **139**, 474-478 (1992).
- 11) S. Muller, C. Hauck and H. Schildknecht: *J. Plant Growth Regul.* **11**, 77-84 (1992).
- 12) L. G. Butler: "A New Dimension in Allelochemistry," ed. by K. M. Inderjit, M. Dakshini and F. A. Einhelling, ACS Symposium Series Vol. 582, American Chemical Society, Washington, DC, pp. 158-166, 1995.
- 13) T. Yokota, H. Sakai, K. Okuno, K. Yoneyama and Y. Takeuchi: *Phytochemistry* **49**, 1967-1973 (1998).
- 14) D. Sato, A. A. Awad, S. H. Chae, T. Yokota, Y. Sugimoto, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *J. Agric. Food Chem.* **51**, 1162-1168 (2003).
- 15) D. Sato, A. A. Awad, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **69**, 98-102 (2005).
- 16) K. Akiyama, K. Matsuzaki and H. Hayashi: *Nature* **435**, 824-827 (2005).
- 17) A. A. Awad, D. Sato, D. Kusumoto, H. Kamioka, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *Plant Growth Regul.* **48**, 221-227 (2006).
- 18) X. Xie, D. Kusumoto, Y. Takeuchi, K. Yoneyama, Y. Yamada and K. Yoneyama: *J. Agric. Food Chem.* **55**, 8067-8072 (2007).
- 19) X. Xie, K. Yoneyama, D. Kusumoto, Y. Yamada, Y. Takeuchi, Y.

- Sugimoto and K. Yoneyama: *Tetrahedron Lett.* **49**, 2066-2068 (2008).
- 20) X. Xie, K. Yoneyama, Y. Harada, N. Fusegi, Y. Yamada, S. Ito, T. Yokota, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *Phytochemistry* **70**, 211-215 (2009).
- 21) X. Xie, K. Yoneyama, J. Kurita, Y. Harada, Y. Yamada, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **73**, 1367-1370 (2009).
- 22) X. Xie, K. Yoneyama, D. Kusumoto, Y. Yamada, T. Yokota, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *Phytochemistry* **69**, 427-431 (2008).
- 23) H. Takikawa, S. Jikumaru, Y. Sugimoto, X. Xie, K. Yoneyama and M. Sasaki: *Tetrahedron Lett.* **50**, 4549-4551 (2009).
- 24) B. P. Siame, Y. Weerasuriya, K. Wood, G. Ejeta and L. G. Butler: *J. Agric. Food Chem.* **41**, 1486-1491 (1993).
- 25) N. Yasuda, Y. Sugimoto, M. Kato, S. Inanaga and K. Yoneyama: *Phytochemistry* **62**, 1115-1119 (2003).
- 26) Y. Goldwasser, D. Plakhine and J. I. Yoder: *Weed Sci.* **48**, 342-346 (2000).
- 27) J. H. Westwood: *Weed Sci.* **48**, 742-748 (2000).
- 28) Y. Goldwasser, K. Yoneyama, X. Xie and K. Yoneyama: *Plant Growth Regul.* **55**, 21-28 (2008).
- 29) K. Yoneyama, X. Xie, H. Sekimoto, Y. Takeuchi, S. Ogasawara, K. Akiyama, H. Hayashi and K. Yoneyama: *New Phytol.* **179**, 484-492 (2008).
- 30) V. Gomez-Roldan, S. Fermas, P. B. Brewer, V. Puech-Pagès, E. A. Dun, J.-P. Pillot, F. Letisse, R. Matusova, S. Danoun, J.-C. Portais, H. Bouwmeester, G. Bécard, C. A. Beveridge, C. Rameau and S. F. Rochange: *Nature* **455**, 189-194 (2008).
- 31) M. Umehara, A. Hanada, S. Yoshida, K. Akiyama, T. Arite, N. Takeda-Kamiya, H. Magome, Y. Kamiya, K. Shirasu, K. Yoneyama, J. Kyozuka and S. Yamaguchi: *Nature* **455**, 195-200 (2008).
- 32) K. Yoneyama, K. Yoneyama, Y. Takeuchi and H. Sekimoto: *Planta* **225**, 10311038 (2007).
- 33) K. Yoneyama, X. Xie, D. Kusumoto, H. Sekimoto, Y. Sugimoto, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *Planta* **227**, 125-132 (2007).
- 34) G. H. Egle, R. E. Eplee, and R. S. Norris: "Witchweed Research and Control in the United State," ed. by P. F. Sand, R. E. Eplee and R. G. Westbrooks, Weed Science Society of America, pp. 56-67, 1990.
- 35) G. H. L. Nefkens, J. W. J. F. Thuring, M. F. M. Beenackers and B. Zwanenburg: *J. Agric. Food Chem.* **45**, 2273-2277 (1997).

略歴

米山弘一 (よねやま こういち)

生年月日: 1951年11月3日

最終学歴: 1978年3月 東京大学大学院農学系研究科修士課程修了

研究テーマ: 植物の生長制御物質に関する研究

趣味: 定期的なダイエット

謝 肖男 (しゃ しょうなん)

生年月日: 1976年12月29日

最終学歴: 2009年3月 東京農工大学大学院連合農学研究科博士課程修了, 博士(農学)

研究テーマ: 天然植物生理活性物質の構造解析

趣味: 登山(下山)

米山香織 (よねやま かおり)

生年月日: 1978年9月17日

最終学歴: 2007年3月 東京農工大学大学院連合農学研究科博士課程修了, 博士(農学)

研究テーマ: 研究テーマ: 根寄生植物と菌根菌共生の植物栄養との関連性の解明

趣味: ゴルフ, 書道

竹内安智 (たけうち やすとも)

生年月日: 1941年10月27日

最終学歴: 1965年3月 宇都宮大学農学部農芸化学科卒業

研究テーマ: 植物成長調節剤の開発と利用

趣味: 園芸