

ミニレビュー

アーバスキュラー菌根共生における共生シグナルとしての
ストリゴラクトン[#]

秋 山 康 紀*, 林 英 雄

大阪府立大学大学院生命環境科学研究科

(平成 21 年 8 月 26 日受理)

Keywords: strigolactone, arbuscular mycorrhizal fungi, root parasitic weeds.

はじめに

菌根 (mycorrhiza) とは菌類と植物根との共生体であり、菌根を形成する菌類を菌根菌 (mycorrhizal fungi) と呼ぶ。アーバスキュラー菌根菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AM 菌) は 4 億年前という太古の昔に起源をもつグロムス菌門 (Glomeromycota) に属する糸状菌であり、根の皮層細胞内に樹枝状体 (arbuscule, 形容詞形は arbuscular) と呼ばれる栄養交換器官を形成することからその名が付けられている¹⁾。樹枝状体を介して AM 菌は土壌から吸収したリン酸や窒素, ミネラルを宿主植物に与え, 自らは光合成産物である糖を受け取るという相利共生関係を築く (Fig. 1)。植物には AM 菌との共生により生育促進や耐病性・環境ストレス耐性の向上など様々な有益な作用がもたらされる。AM 菌もまたその生存を大きく植物に依存している。すなわち、植物と共生しているときにのみ、旺盛に菌糸を生育させ、次世代の胞子を形成するという絶対共生の生活環を持つ。AM 菌は宿主範囲が非常に広く、80% 以上もの陸上植物と共生する。例外的に、アカザ科やアブラナ科植物、マメ科のルピナス、そして外生菌根性の木本類などは非宿主であり、AM 菌の感染を受けない。4 億年前のデボン紀の地層から発掘されたアグロオフィトン (Aglaophyton) という最古の陸上植物の根茎 (化根) の化石に樹枝状体様の菌糸が発見されている²⁾。今日、AM 菌が非常に広い宿主範囲を持つのは陸上植物の進化の極初期段階で共生関係を結んでいたためと考えられる。

AM 菌の菌糸は宿主の根の近傍に達すると激しく分岐す

る³⁾。この現象は AM 菌の宿主認識反応であり、根から分泌される脂溶性の低分子化合物により引き起こされることがわかっていた。本物質はブランチングファクター (branching factor) と呼ばれ、その単離が試みられてきた。しかし、根から極微量しか分泌されず、化学的にも不安定であるため、なかなか単離されなかった。2005 年、筆者らはミヤコグサ (*Lotus japonicus*) の根分泌物から世界で初めて本物質の単離に成功し、これをストリゴラクトン (SL) の一種である 5-デオキシストリゴールと同定した。さらに他の天然 SL や合成アナログも菌糸分岐を誘導したことから、根寄生雑草の種子発芽刺激物質として報告されていた SL が AM 菌に対する共生シグナルとして働くことが明らかになった^{4,5)}。本稿では、AM 共生における宿主シグナルとしての SL の再発見に至る経緯についてまず解説する。続いて、これまでの AM 菌と根寄生雑草における構造活性相関研究から SL 受容系をターゲットとした AM 菌根共生と根寄生雑草寄生のケミカルコントロール技術の開発の可能性について考えてみたい。

1. アーバスキュラー菌根共生における宿主シグナル
としてのストリゴラクトンの再発見

AM 菌は土壌中では主に胞子として存在する。絶対共生菌であるにもかかわらず、AM 菌の胞子は温度・水分条件が満たされれば、自発的に発芽する。胞子から伸びた菌糸はあまり分岐のない伸長を示す。このとき、もし近くに宿主植物の根がいなければ、伸長を停止する。しかし、宿主の根が近くに存在する場合には、新たな菌糸を次々と分岐生成させて、菌糸の束を扇状に広げていく (Fig. 1)。この菌糸分岐現象は 1970 年代に初めて報告されて以来⁶⁾、多くの研究者により観察されてきた。Giovannetti らは菌糸分岐は AM 菌の非宿主植物では起こらず、宿主植物でのみ起こ

[#] 第 34 回大会シンポジウム講演者による解説。

* 〒 599-8531 大阪府堺市中区学園町 1-1

E-mail: akiyama@biochem.osakafu-u.ac.jp

© Pesticide Science Society of Japan

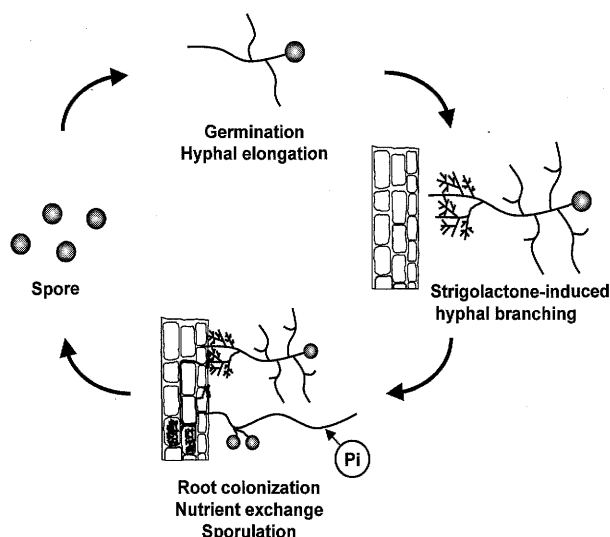


Fig. 1. Life cycle of arbuscular mycorrhizal fungi.

ることを見いだした⁷⁾。すなわち、菌糸分岐はAM菌が宿主植物の根を見つけたときに起こす宿主認識反応であったのである。またさらに彼女らはメンブレンフィルターを用いた実験系より、菌糸分岐が宿主植物の根から分泌される何らかの物質により引き起こされることを見いだした⁸⁾。この菌糸分岐誘導物質はブランシングファクター (branching factor, BF) と呼ばれ、その精製・単離が試みられてきた^{9,10)}。その過程で、BFが分子量500以下の脂溶性物質であること、多種類のBFが宿主植物に広く分布すること、根からの分泌は低リン酸栄養条件下で顕著に増加することなどがわかってきた。しかし、BFは根から極微量しか分泌されず、化学的にも不安定であるため、なかなか単離されなかった。

2005年、筆者らはマメ科モデル植物であるミヤコグサの根分泌物から世界で初めてBFの単離・構造決定に成功した⁴⁾。ミヤコグサを低リン酸栄養条件下で水耕栽培し、水耕液中にBFを分泌させた。BFが水やメタノールなどの求核性溶媒中で容易に分解してしまうことから精製は難航したが、水耕液からのBFの回収に活性炭を用いた連続循環固相抽出法を開発したことがブレイクスルーになり、20Lの水耕液から18 µgのBFを単離することに成功した。AM菌 *Gigaspora margarita* の発芽胞子を用いたペーパーディスク法による菌糸分岐アッセイにおいて、この物質はわずか3 pg/discで菌糸分岐を誘導した。スペクトル解析と化学合成により、このBFを5-デオキシストリゴールと同定した (Fig. 2)。本物質は農作物に甚大な被害を与える根寄生雑草の種子発芽を誘導する物質として単離されていたSLの一種であった。他の既知の天然SLであるストリゴールやソルゴラクトン、そして合成SLアナログであるGR24 (Fig. 2) について菌糸分岐誘導活性を調べたところ、すべてに活性が認められた。以上より、AM共生における宿主認識シグ

ナル物質であるBFは根寄生雑草への寄生シグナルとして単離されていたSLであることが明らかになった。

ストライガやオロバンキなどに代表される根寄生雑草は他の植物の根に寄生して養水分を奪う強害雑草であり、アフリカや中東、南アジア、ヨーロッパ、オーストラリアに分布し、農作物に甚大な被害を与えている¹¹⁾。根寄生雑草は光合成能をもたない (完全寄生性、オロバンキ) か、能力が低い (半寄生性、ストライガ) ため、その生存には植物への寄生が必須である。種子は適当な温度・水分条件下で休眠から醒めた後、根から分泌されるSLを受容することで発芽する。1966年にワタからストリゴールが初めて単離され、それ以降、さらに4つのSLが単離されていた。我々がミヤコグサから単離した5-デオキシストリゴールはストリゴールの合成誘導体として報告されている既知物質であったが¹²⁾、天然からは単離されていなかった。よって、5-デオキシストリゴールは6番目に単離された天然SLということになる。その後、5-デオキシストリゴールはソルガム、トウモロコシ、パールミレットなどの単子葉穀物における主要なSLであることが明らかにされた¹³⁾。最近の新規天然SLの単離・同定については本号の米山らによる解説を参照されたい。

AM菌とは異なり、根寄生雑草は一定の宿主選択性を示す。ストライガはソルガム、トウモロコシ、ミレットなど単子葉植物、オロバンキはトマト、タバコ、ヒマワリなど双子葉植物に寄生する¹¹⁾。初めてSLが単離されたワタは、実は根寄生雑草の寄生を受けない非宿主である。「なぜ、根寄生雑草に寄生されてしまうリスクを犯してまで、多くの植物がSLを根から分泌するのか、SLの本来の役割は何か？」ストリゴールが単離されてから、根寄生雑草研究者はこの疑問を長い間もち続けてきた。AM菌が絶対共生菌であり、生きた植物と共生しなければ生存できないのと同様、根寄生雑草もまた絶対寄生生物であり、生きた植物に寄生しないと生存できない。SLは4億年以上もの太古に植物が陸上に進出したときから、植物がAM菌に自分の居場所を報せるために作り出した共生シグナルであると考えられる。生物の進化の歴史のずっとあとに登場した根寄生雑

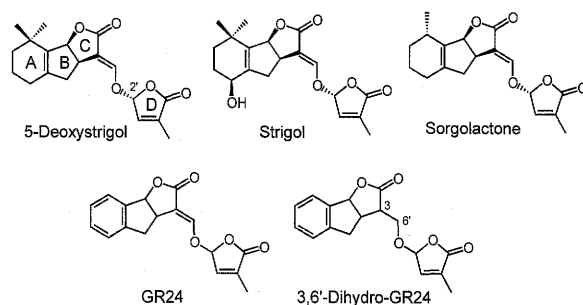


Fig. 2. Chemical structures of some representative natural strigolactones and synthetic analogs.

草はそのシグナルを傍受することで、寄主となる植物の場所を突き止め、寄生を成功させてきたのであろう。このBF解明は、AM共生研究における宿主シグナルの解明という大きなブレークスルーであっただけでなく、根寄生雑草研究における永きにわたる謎を解くものでもあった。しかし、SLの機能は共生・寄生相互作用における根圏情報シグナルにとどまらなかった。すなわち、1966年に寄生シグナル、2005年には共生シグナルとして同定されたSLは2008年には植物のシュートの分岐を制御する内生ホルモンとして同定されることとなった^{14,15)}。植物ホルモンとしてのSLの再発見と機能については本号の山口らによる解説を参照されたい。

2. ストリゴラクトン受容系をターゲットとした共生・寄生のケミカルコントロール技術の開発の可能性

AM菌は80%以上もの陸上植物と共生して土壤中のリン酸や窒素、ミネラルなどを宿主植物に与える有用微生物であり、農業や自然生態系で植物の生育に大きく寄与している。現在、農場へのリン施肥はリン鉱石を原料として製造される化成リン肥料を用いて行われる。しかし、リン鉱石は有限資源であり、21世紀の半ばから後半には枯渇するという推測もある¹⁶⁾。化成リン肥料に依存した現在の農業では世界的に深刻な食糧不足がやってくる恐れがある。リン酸は土壌吸着性が強く、拡散性に乏しいため、根が周囲のリン酸を吸収してしまうと再供給されにくく、植物はリン欠乏に陥る。AM菌は根の届かない場所にまで菌糸を伸ばしてリン酸を吸収して宿主植物に与えることができることから、低リン酸栄養条件下でも植物を健全に生育させることができる。AM菌を積極的に利用した植物生産系の構築が望まれる。

一方、ストライガやオロバンキなどの根寄生雑草は他の植物の根に寄生して養水分を奪う強害雑草であり、農業生産において大幅な減収をもたらす。幸いにして、日本では根寄生雑草による農作物の被害はこれまでにほとんど全く確認されていないものの、アフリカや地中海沿岸、中東地域では被害は甚大であり、数百万の人たちの生命を脅かしている¹⁷⁾。根寄生雑草は莫大な数の小さな種子を土壌にばら撒く。その種子は土壌中で休眠状態を保ち、20年にわたって発芽能を維持できる。このため土壌が一旦汚染されてしまうと当該地域から根寄生雑草を排除するのは非常に困難である。これまでに様々な防除法が試みられてきたが、それ単独で防除できるものは無く、様々な方法を組み合わせた総合的な防除法が開発が求められている¹⁸⁾。アフリカなどでは子供たちが根寄生雑草を一本ずつ手で引き抜いているとも聞く。

最近、AM菌と共生した植物では根寄生雑草の寄生が抑えられるという報告がなされた^{19,20)}。その機構は不明であ

るが、AM菌を根寄生雑草の防除に使える可能性が出てきた。AM菌と根寄生雑草は共にSLを宿主シグナルとして感受する。このSL受容系をターゲットとして、例えばAM菌の菌糸分岐を阻害することなく、根寄生雑草の発芽だけを抑えるアグロケミカルが開発できないだろうか。そうすれば、AM菌を併用しつつ根寄生雑草の寄生防除を達成するケミカルコントロール技術が開発できるかもしれない。

根寄生雑草の種子はいったん発芽すると、根に寄生できない場合はそのまま死んでしまう。このいわゆる自殺発芽を利用した防除法の開発を目的として様々なSL誘導体が合成され、根寄生雑草の種子発芽における構造活性相関の研究が行われてきた。その結果、活性発現にはSL分子中のエノールエーテル結合を介して繋がったC環とD環部分が必須であると考えられた²¹⁾。このエノールエーテル結合は求核性物質との反応性が高く、水やアルカリなどによって容易に解裂し、それによりSLは種子発芽刺激活性を失う。これまでに我々も様々な天然SLや合成アナログについてAM菌に対する菌糸分岐誘導活性を評価してきた。その結果、メチルブテノライド環の2'位の立体化学が活性強度に強く影響すること、環修飾様式によって誘導される菌糸分岐の形態が異なり、活性を示す濃度範囲も大きく異なること、エノールエーテル結合が開裂すると活性を失うことなど、根寄生雑草について報告されてきたこととほぼ共通する知見を得てきた(秋山、未発表データ)。しかし、根寄生雑草に対して活性を示さないエノールエーテルの炭素-炭素二重結合を一重結合に改変した飽和型GR24(3,6'-di-hydro-GR24, Fig. 2)²¹⁾がAM菌に対して活性を示すことが判明した。さらに、飽和型GR24が根寄生雑草の種子発芽と幼根伸長を強く阻害することがわかった(秋山、未発表データ)。このことはAM菌と根寄生雑草とはSL受容機構が異なることを示唆しており、AM共生を阻害することなく根寄生雑草防除を達成できるケミカルコントロール技術の開発が可能であることを示唆している。

引用文献

- 1) S. E. Smith and D. J. Read: "Mycorrhizal Symbiosis," Academic Press, San Diego (2008).
- 2) W. Remy, T. N. Taylor, H. Hass and H. Kerp: *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **91**, 11841-11843 (1994).
- 3) M. J. Harrison: *Annu. Rev. Microbiol.* **59**, 19-42 (2005).
- 4) K. Akiyama, K. Matsuzaki and H. Hayashi: *Nature* **435**, 824-827 (2005).
- 5) K. Akiyama and H. Hayashi: *Ann. Bot.* **97**, 925-931 (2006).
- 6) B. Mosse and C. Hepper: *Physiol. Plant Pathol.* **5**, 215-223 (1975).
- 7) M. Giovannetti, C. Sbrana, L. Avio, A. S. Citernesi and C. Logi: *New Phytol.* **125**, 587-593 (1993).
- 8) M. Giovannetti, C. Sbrana and C. Logi: *New Phytol.* **127**, 703-709 (1994).
- 9) M. Buee, M. Rossignol, A. Jauneau, R. Ranjeva and G. Becard:

- Mol. Plant Microbe Interact.* **13**, 693–698 (2000).
- 10) G. Nagahashi and D. D. Douds: *Mycol. Res.* **104**, 1453–1464 (2000).
- 11) H. J. Bouwmeester, R. Matusova, S. Zhongkui and M. H. Beale: *Curr. Opin. Plant Biol.* **6**, 358–364 (2003).
- 12) K. Frischmuth, E. Samson, A. Kranz, P. Welzel, H. Meuer and W. S. Sheldrick: *Tetrahedron* **47**, 9793–9806 (1991).
- 13) A. A. Awad, D. Sato, D. Kusumoto, H. Kamioka, Y. Takeuchi and K. Yoneyama: *Plant Growth Regul.* **48**, 221–227 (2006).
- 14) V. Gomez-Roldan, S. Fermas, P. B. Brewer, V. Puech-Pages, E. A. Dun, J. P. Pillot, F. Letisse, R. Matusova, S. Danoun, J. C. Portais, H. Bouwmeester, G. Becard, C. A. Beveridge, C. Rameau and S. F. Rochange: *Nature* **455**, 189–194 (2008).
- 15) M. Umehara, A. Hanada, S. Yoshida, K. Akiyama, T. Arite, N. Takeda-Kamiya, H. Magome, Y. Kamiya, K. Shirasu, K. Yoneyama, J. Kyojuka and S. Yamaguchi: *Nature* **455**, 195–200 (2008).
- 16) <http://www.nhm.ac.uk/mineralogy/phos/p&k217/steen.htm/> Accessed 20 August, 2009.
- 17) C. Parker: *Pest Manag. Sci.* **65**, 453–459 (2009).
- 18) D. M. Joel: *Crop Prot.* **19**, 753–758 (2000).
- 19) N. A. Gworgwor and H. C. Weber: *Mycorrhiza* **13**, 277–281 (2003).
- 20) V. W. Lendzemo, T. W. Kuyper, R. Matusova, H. J. Bouwmeester and A. V. Ast: *Plant Signal. Behav.* **2**, e1–e5 (2007).
- 21) E. M. Mangnus and B. Zwanenburg: *J. Agric. Food Chem.* **40**, 1066–1070 (1992).

略歴

秋山康紀（あきやま こうき）

生年月日：1967年12月28日

最終学歴：1995年3月 岡山大学大学院自然科学研究科博士課程修了，博士（農学）

研究テーマ：菌根共生における共生制御物質の解明

趣味：読書

林 英雄（はやし ひでお）

生年月日：1948年6月29日

最終学歴：1977年3月 京都大学大学院農学研究科博士課程食品工学専攻 単位修得退学

研究テーマ：微生物の生産する生理活性物質に関する研究，植物に含まれる生理活性物質に関する研究，生物共生に関する化学物質に関する研究

趣味：テニス，野球