

植物 - 植物間コミュニケーション を利用した作物の耐性強化を目指して

埼玉大学理工学研究科

米山 香織

はじめに

アスファルトの割れ目などで生きる例外的な場合を除き、自然生態系において、動けない植物がこっそり孤独に生育することはほぼ不可能である。圃場での農業生産という人工的な場では、少なくとも同じ仲間が常に隣接している。植物みな仲間という感覚があるかのように、隣接する植物同士がコミュニケーションをとっていることが知られるようになってきた。

このような隣接する植物の存在を感知するためのシグナルとしては、光、物理的接触、揮発性物質、根浸出物質などがあげられ、これらのシグナルに応答して誘導される植物の反応は、競合応答、協力応答、促進応答と、大きく3つに分類される(米山 2023)。ここでは、植物-植物間コミュニケーションのシグナルとして作用する揮発性物質や、特に根分泌物質について概説する。

揮発性有機化合物を介した地上部の植物間コミュニケーション

植食性昆虫や草食動物の傷害、機械的なダメージなどによって植物は、揮発性有機化合物 (Volatile Organic Compounds, VOCs) を生成し発散する。VOCs は、テルペノイド、アルカロイド、フェノール類や、アルデヒド、アルコール、エステルの混合物などの脂質由来産物が含まれ、植食性昆虫の天敵を誘引する作用や他の植食性昆虫に対する忌避作用だけでなく、隣接する植物に警告する作用などもある。すなわち攻撃を受けた植物から、VOCs が放出されると、隣接するまだ被害を受けていない健全な植物に伝わり、抵抗性反応であるプライミングが誘導される(大西 2024)。トマトでは、農業害虫ハスモンヨトウ (*Spodoptera litura*) から食害を受けると、葉からヘキセノールが発散され、隣接植物の中で取り込まれて配糖化され、この配糖

体がハスモンヨトウに対して致死誘導や成長抑制物質として作用することが報告されている (Sugimoto *et al.* 2023) (図-1)。このような VOCs をシグナルとして介した植物間コミュニケーションは同一種同士だけでなく、異なる種間同士でも認められ、ミント由来の VOCs は、ダイズやコマツナの抗草食防御応答を向上させる (Arimura and Uemura 2024)。

根分泌物を介した地下部の植物間コミュニケーション

植物は根から多様な代謝産物を分泌している。これら根分泌物には、土壤微生物への栄養源、抗菌作用物質、相互作用シグナル分子なども含まれるが、loliolide、ジャスモン酸、エチレン、ストリゴラクトンが、植物間コミュニケーションのシグナル分子としてここ最近の研究によって報告されている。

Loliolide は、ヒエ (*Echinochloa crus-galli*)、ペレニアルライグラス (*Lolium*

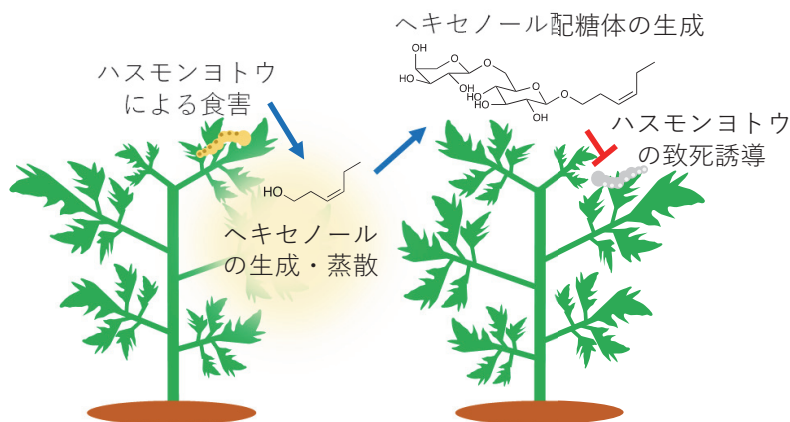


図-1 揮発性有機化合物を介した地上部の植物間コミュニケーション

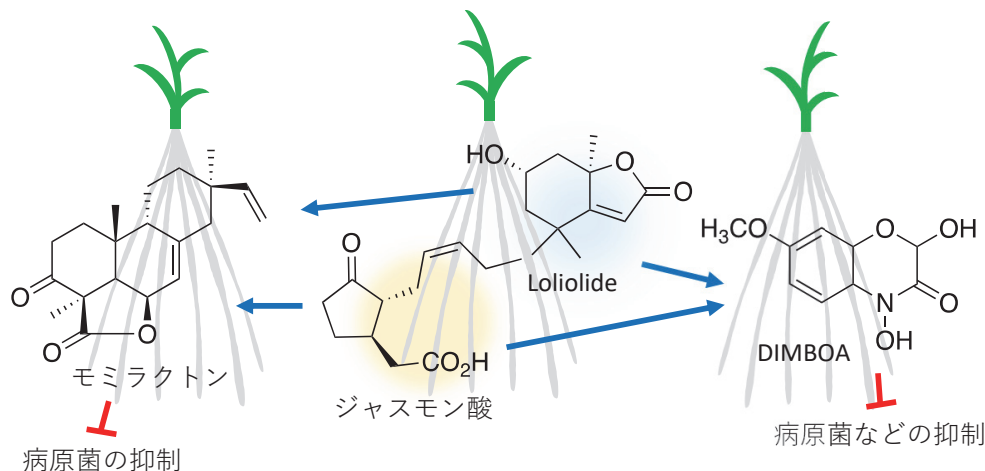


図-2 根分泌物を介した地下部の植物間コミュニケーション

perenne), シロイヌナズナなどの根滲出液から同定されており, これらの植物から分泌された loliolide を感知すると, コムギは DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one), イネはモミラクトンの分泌を促進する (Kong *et al.* 2018; Wang *et al.* 2023) (図-2)。DIMBOA は, 昆虫, 病原性真菌, バクテリアといった広範囲にわたる病原に対して抗生物質として作用し, モミラクトンはイネいもち病などの原因となる糸状菌に対して顕著な抗菌活性が知られている物質である。

揮発性の植物ホルモンであるジャスモン酸も, loliolide と同様に様々な植物の根滲出液に含まれており, DIMBOA 分泌を促進する効果が確認されている (Kong *et al.* 2018)。一方, 同じく揮発性植物ホルモンであるエチレンでは, 土が締められるとエチレンの拡散が阻害され, 根の生育抑制が誘導される (Pandey *et al.* 2021)。

寄生および共生を誘導するシグナル分子

ストリゴラクトンは, 根寄生雑草の種子発芽を誘導する物質として 1960 年代にアメリカの USDA のグループによりワタの根滲出液から初めて単離

構造決定された。根寄生雑草は, アフリカやヨーロッパを中心に農業生産に甚大な被害を与えている強害雑草である。宿主植物の根に侵入し, 維管束に接続して養水分を奪うため, 宿主となった農作物の収量や品質が著しく低下する。日本国内には *Orobancha minor* (和名: ヤセウツボ, 英名: clover broomrape) が北海道を除く全国各地に広く分布し, 河川敷に生息するアカクロバーなどに寄生しているが, 今のところ目立った農業被害はない。

ストリゴラクトンは根寄生雑草のために分泌されているのではなく, 共生菌であるアーバスキュラー菌根 (AM) 菌の共生開始シグナルとして機能していることが 2005 年に報告された (Akiyama *et al.* 2005)。AM 菌は宿主に共生せずには生活環を全うできない絶対共生菌であり, 宿主植物から光合成産物を受け取る代わりに, 土壤中に張り巡らせた菌糸によって土壤中のリン酸などの無機養分を効率よく回収し, 宿主植物に供給するという, 安定的な食糧生産や生態系維持において重要な役割を担っている。陸上植物の 80% 以上が AM 菌と共生しており, 普遍的に存在する共生菌である。AM 菌は植物の根から分泌されるストリゴラクトンによって生きた根の存在を感知し共生開始の準備を始める。

植物ホルモンとしての機能

AM 菌との共生シグナルとしての役割が明らかになってから間もない 2008 年に, ストリゴラクトンは植物地上部の枝分かれを抑制する植物ホルモンであることが 2 つのグループから同時に報告され, 過剰な地上部枝分かれを示すイネやエンドウ変異体では, ストリゴラクトンが検出されず, かつ, 合成ストリゴラクトンを外部投与すると枝分かれの表現型が野生型と同様に抑制されることが示された (Umehara *et al.* 2008; Gomez-Roldan *et al.* 2008)。その後, ストリゴラクトン生合成変異体, あるいは受容シグナル伝達変異体の表現型解析と合成ストリゴラクトンの外部投与による回復試験などにより, ストリゴラクトンは地上部枝分かれだけでなく, 二次成長, 地下部の形態形成, 葉の老化などにも関与していることが次々と明らかにされている (米山 2022)。

ストリゴラクトンの分泌特性

これまで調べられた AM 菌の宿主植物は, 共通してリン酸欠乏条件下でストリゴラクトンの生産・分泌を顕著に促進する。すなわち, 植物はリン酸

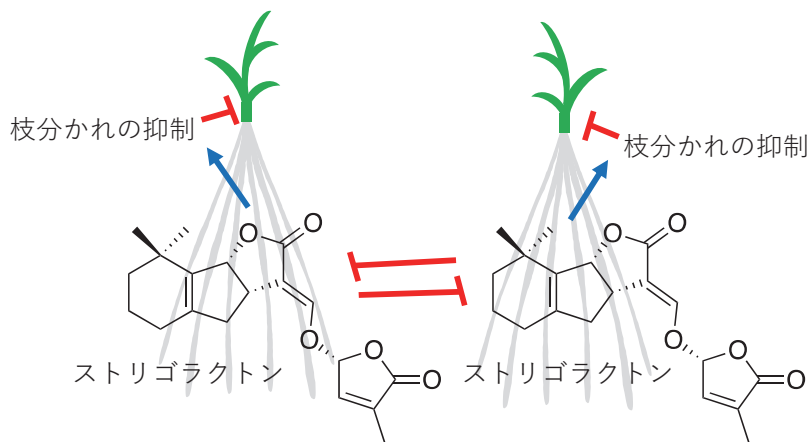


図-3 ストリゴラクトンを介した植物間コミュニケーション

欠乏条件にさらされると、リン酸供給能の向上に向けて AM 共生を促進するためにストリゴラクトンの分泌を増やし、かつ、必要となるエネルギーの消耗を最小限にするために地上部の成長を抑制している。リン酸は土壤に吸着されやすく移動しにくいことから、植物は常にリン酸欠乏にさらされており、ストリゴラクトンによる地上部および地下部の形態制御と、AM 菌のリクルートのためのストリゴラクトン分泌は、自然生態系で普遍的に行われていると考えられる。

密植条件下でのストリゴラクトンの生成・分泌制御

イネ (*Oryza sativa* cv. 日本晴) の培養容器当たりの個体数を変化させて水耕栽培すると、水耕液中のストリゴラクトン濃度が一定となることを見出した (Yoneyama *et al.* 2022)。すなわち、1 個体あたりのストリゴラクトン分泌量は、1 個体培養と比較すると 2 個体培養ではその 1/2 に、3 個体培養では 1/3 となった。この時、根の内生ストリゴラクトン含量は培養個体数が変化しても差は認められなかった。また 3 個体培養条件下では 1 個体培養と比較し、根のストリゴラクトン生成遺伝子の発現量が有意に低下しており、

ストリゴラクトン分泌量低下の結果と一致していた。

一方、ストリゴラクトン受容欠損変異体である *dl4* 変異体では、野生型で認められたような 1 個体あたりのストリゴラクトン分泌量の明確な低下は認められなかった。根のストリゴラクトン生成遺伝子の発現量も、1 個体培養と 3 個体培養間で差は認められなかった。すなわち、野生型でみられる培養個体数の増加とともに 1 個体あたりのストリゴラクトン分泌量の低下が起こるのはストリゴラクトン受容体である D14 を介していることが示唆された。

バーミキュライトを用いた土耕培養でも、野生型は 3 個体培養で 1 個体あたりのストリゴラクトン分泌量が低下し、*dl4* 変異体では低下が起こらないことを確認した。この時野生型では、地上部枝分かれが 3 個体培養で低下するのに対して、ストリゴラクトン生成欠損変異体および受容シグナル伝達変異体ではそのような枝分かれ低下は認められなかった。

同様の現象はイネだけでなくエンドウでも確認することができた (Wheeldon *et al.* 2022)。すなわち密植条件下では、植物は土壤根圏のストリゴラクトン濃度を感知し、自身のストリゴラクトン生成・分泌を抑制し、

枝分かれを抑えていることが示された (図-3)。

混植条件下での枝分かれ制御

野生型イネ 1 個体とストリゴラクトンを欠損している生成変異体 1 個体を水耕条件下で混植したところ、野生型イネのストリゴラクトン分泌は 1/2 まで低下しないことがわかった。この時、根の内生ストリゴラクトン含量を精査すると、当然ながら単植した時の生成変異体の根からストリゴラクトンは検出されず、野生型と混植した生成変異体の根からはストリゴラクトンが検出され、その含量は野生型の内生量の半分に相当することがわかった。すなわち、生成変異体は野生型が分泌したストリゴラクトンを積極的に吸収していることが明らかになった。次に、バーミキュライトを用いて混植栽培し、地上部枝分かれ表現型を調査すると、野生型と混植した生成変異体の枝分かれは生成変異体と混植した場合と比較し有意に抑制された。一方、ストリゴラクトン受容変異体の地上部枝分かれは、隣接植物の影響を受けなかった。

これらの結果から、ストリゴラクトンが欠損している生成変異体はその存在を感知されず、一方、ストリゴラ

クトンを分泌することができるが受容できない受容変異体は隣接植物の存在を感知することができないことが示唆された。すなわち、根寄生雑草だけでなく一般的な植物も、隣接植物の存在をストリゴラクトンで感知している可能性が示唆された。

おわりに

これまでに約 40 種類のストリゴラクトンが、主に根寄生雑草に対する発芽誘導活性を指標として単離構造決定されている。さらに少なくとも 10 種類以上の構造未知のストリゴラクトンの存在が示唆されている。興味深いことに、植物は少なくとも 3 種類以上のストリゴラクトンの混合物を分泌しているが、その理由は不明である。作物-雑草間でのストリゴラクトンのやりとりを示すデータも得られてきており、将来的には、ストリゴラクトンを利用した植物間コミュニケーションを利用した作物の耐性強化にもつなげていきたいと考えている。

謝辞

Tom Bennett 博士 (University of Leeds, イギリス) をはじめ共同研究者に深く感謝申し上げます。本稿で紹介した筆者の研究は JST さきがけ (JPMJPR17QA) の助成を受け実施しました。現在は JST 創発 (JPMJFR220F) の支援を受けて更なる研究発展を目指しています。

引用文献

- 米山香織 2023. 植物間コミュニケーションにおけるストリゴラクトンの新しい機能。植物の生長調節. 58, 100-104.
- 大西利幸 2024. 「香り」を使って生き残る！～植物の防御力を強化する香気配糖体の生成メカニズム～. 植物ケミカルが繋ぐ異種生物間情報ネットワーク. 第 60 回植物化学シンポジウム.
- Sugimoto *et al.* 2023. Identification of a tomato UDP-arabinosyltransferase for airborne volatile reception. *Nature Communications* 14, 677.
- Arimura and Uemura. 2024. Cracking the plant VOC sensing code and its practical applications. *Trends in Plant Science*. in press.
- Kong *et al.* 2018. Plant neighbor detection

and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature Communications* 9, 3867.

Wang *et al.* 2023. Root placement patterns in allelopathic plant-plant interactions. *New Phytologist* 237, 563-575.

Pandey *et al.* 2021. Plant roots sense soil compaction through restricted ethylene diffusion. *Science* 371, 276-280.

Akiyama *et al.* 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435, 824-827.

米山香織 2022. 多様な骨格を持つストリゴラクトンの生合成経路. 植物科学最前線. 13, 79.

Yoneyama *et al.* 2022. Supra-organismal regulation of strigolactone exudation and plant development in response to rhizospheric cues in rice. *Current Biology* 32: 3601-3608.

Wheeldon *et al.* 2022. Environmental strigolactone drives early growth responses to neighboring plants and soil volume in pea. *Current Biology* 32: 3593-3600.