

根寄生雑草種子の発芽刺激物質 ストリゴラクトン

愛媛大学
女性未来育成センター
米山 弘一

はじめに

ストリゴラクトン (strigolactone) は、根寄生雑草種子の発芽刺激物質として発見された。その後、80%以上の陸上植物と共生するアーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) の共生開始に重要なシグナルであることが明らかとなり、さらには植物地上部の枝分かれを抑制する植物ホルモンとしても機能することが示された。ストリゴラクトンは、根の形態制御、二次成長 (肥大成長)、光形態形成、種子発芽、葉の老化や乾燥ストレス耐性などにも係わっており、農業生産場面への応用が期待されている。本稿では、根寄生雑草種子の発芽刺激物質としてのストリゴラクトンについて、現在までの研究状況と今後の展望について解説する。

1. 根寄生雑草

ハマウツボ科の根寄生雑草で光合成能を有する半寄生性のストライガ (*Striga* spp.) と光合成能を持たない全寄生性のオロバンキ (*Orobanchae*, *Phelipanche* spp.) は、前者はサハラ砂漠以南のアフリカ諸国の、後者は地中海沿岸諸国の農業に甚大な被害を与えている。ストライガの光合成能は低く、生育に必要なエネルギーを得ることができないため、光合成能を欠くオロバンキと同じく、宿主に寄生しないと生育できない絶対寄生性である。近年、これらの根寄生雑草の生息域は拡

大しており、根寄生雑草は限られた地域の問題ではなく、世界の農業生産を脅かす存在である。ストライガはトウモロコシ、ソルガム、イネ、サトウキビなどイネ科植物の、オロバンキはトマト、ニンジン、セイヨウアブラナ、タバコ、豆類、ヒマワリなどの双子葉植物の根に寄生する。寄生確立後、ストライガでは2~3週間、オロバンキでは数週間から数ヶ月間、地中で宿主から養水分を取奪して塊根が肥大成長し、その後花茎が地上に現れ、開花・結実する。寄生部位が地下であるため、寄生の有無を初期に検知することは困難であり、寄生が検知された時点で宿主はすでに重篤な被害を受けている。根寄生雑草は養水分の総てを宿主から得ており、強力なシンクである。そのため、宿主植物に処理された移行性の薬剤は根寄生雑草に移行・蓄積する。例えば、グリホサートのような非選択性除草剤の適切な処理により根寄生雑草の防除が可能である。一方、宿主植物体内で代謝・解毒される選択性除草剤は、根寄生雑草の防除には向いていない。なお、ターゲットサイト変異による薬剤耐性は根寄生雑草防除に有効であり、ALS阻害型除草剤とその耐性作物の組み合わせによる寄生雑草防除法の開発と普及も進められている (Xieら 2010)。

一般の植物が1個体当たり最大千粒程度の種子を生産するのに対して、根寄生雑草は数万~数十万粒の微小な (長径0.2~0.3ミリの紡錘形) 種子を生産する。その種子は土壤中で10

年以上生存可能であり、根寄生雑草が侵入した圃場は、その後数十年にわたって宿主となる作物の栽培は困難となる。根寄生雑草の最大の特徴は、その種子が、宿主の根から分泌される「発芽刺激物質」を感知した時にだけ発芽することである。この特殊な発芽要求性は根寄生雑草の巧妙な生存戦略である。栄養分の少ない微小な種子が発芽後幼根を伸長させて宿主の根に確実に到達するためには、宿主の根のごく近傍に存在する証拠 (シグナル) が必須であり、その1つが宿主の根から分泌される発芽刺激物質である。

根寄生雑草種子の発芽刺激物質には、キク科植物のセスキテルペンラクトン、アブラナ科植物のイソチオシアン酸エステルなど複数の化合物群が知られているが、すべての陸上植物が生産・分泌している発芽刺激物質



図-1 セイヨウアブラナに寄生した *Phelipanche ramosa* (フランス、ナント大学にて)。

がストリゴラクトンである。ストリゴラクトンは、生きた根だけが分泌し、土壌中では短時間に分解・消失するため、根寄生雑草にとって、ごく近傍の宿主の存在を担保する格好のシグナルである (Xie ら 2010; Al-Babili・Bouwmeester 2015)。

2. ストリゴラクトン

Striga lutea (*S. asiatica*) の発芽刺激物質としてワタの根滲出液から最初に単離・構造決定されたストリゴラクトンは、ストライガの種子発芽刺激物質であり、分子内に水酸基を持つことから、strigol と名付けられた (ol はアルコールの意味) (Cook ら 1966)。その後、strigol 類縁体が次々と発見され、いずれもラクトン (分子内エステル) 構造を有することから、ストリゴラクトンと総称されるようになった (Butler 1995)。現在までに 40 種類程度のストリゴラクトンが単離・構造決定されているが、その中には *avenaol* のように strigol とはかなり異なったユニークな化学構造のストリゴラクトンが含まれている (Yoneyama ら 2018)。

ほとんどすべてのストリゴラクトンは根滲出液から根寄生雑草種子の発芽刺激活性を指標として単離されている。根滲出液中のストリゴラクトンの濃度はせいぜいナノモル (10^{-9} M) 程度であるが、根滲出液 (培養液) をそのまま根寄生雑草種子に処理すると発芽が誘導される。酢酸エチルなどの有

機溶媒で抽出・濃縮することにより、タンパク質、無機塩、糖類などを除去することができる。また、ストリゴラクトンは活性炭に効率的に吸着されるので、活性炭を詰めたナイロンメッシュの袋を水耕装置に組み入れて、根から分泌されるストリゴラクトンをトラップすることによって大量のストリゴラクトンを集めることができる (Akiyama ら 2005)。なお、後述するように、貧栄養下、特にリン欠乏条件下で植物を培養するとストリゴラクトン生産・分泌量が劇的に増加することから、ストリゴラクトンの単離・構造決定用のサンプル調製には、一定期間リン欠乏条件下で水耕し、活性炭でストリゴラクトンをトラップする方法が行われる。

活性炭に吸着されたストリゴラクトンをアセトンで溶出し、アセトンを減圧留去して得られる水性残渣を酢酸エチルで抽出することで、粗ストリゴラクトン抽出物を得る。この抽出物を根寄生雑草種子に対する発芽刺激活性を指標にして精製する。根寄生雑草の種類によって各種ストリゴラクトンに対する感受性が異なるので、あらかじめ検定材料とする根寄生雑草を決めておく。オロバンキの中には特定の宿主に寄生するものも多い。例えば、セイヨウキヅタ (English ivy) に特異的に寄生する Ivy broomrape (*O. hederæ*) は、欧州各国で園芸用に栽培されている。そこで、セイヨウキヅタの根滲出液抽出物を高速液体クロマトグラフィー (HPLC) で分画し

て、日本国内に自生する根寄生雑草やセウツボ (*O. minor*) と *O. hederæ* の種子に対する発芽刺激活性を調べたところ、活性物質はそれぞれ全く異なる画分に溶出された。一般に、宿主範囲の広いオロバンキである *P. ramosa*, *P. aegyptiaca* などの根寄生雑草による農業被害が大きいが、これらの根寄生雑草の種子は、多種類の植物の根滲出液によって発芽が誘導される (すなわち、多くのストリゴラクトンに対する感受性が高い)。一方、*O. cumana* はヒマワリに特異的に寄生し、その種子発芽はヒマワリの根滲出液で誘導されるが、ダイズなどのマメ科植物の根滲出液では誘導されない。*O. cumana* によるヒマワリへの被害は地中海沿岸諸国だけに留まらず最近では中国でも拡大している。ヤセウツボの種子も多くの植物の根滲出液によって発芽が誘導され、宿主範囲が広い。ヤセウツボは一時、米国オレゴン州でクローバー栽培に大きな被害を及ぼし、重要雑草とされていた。ヤセウツボが日本に侵入したのは 80 年以上前であり、現在では日本全国に広く生息しているものの、農業上の被害は報告されていない。

植物種によって、生産・分泌するストリゴラクトンは異なることが多く、同種の植物でも、品種間で異なる場合もある。例えば、ソルガムのストライガ感受性品種は主要なストリゴラクトンとして化学的に比較的安定でストライガに対する発芽刺激活性の強い 5-deoxystrigol (5DS) を生産・分泌するのに対して、耐性品種

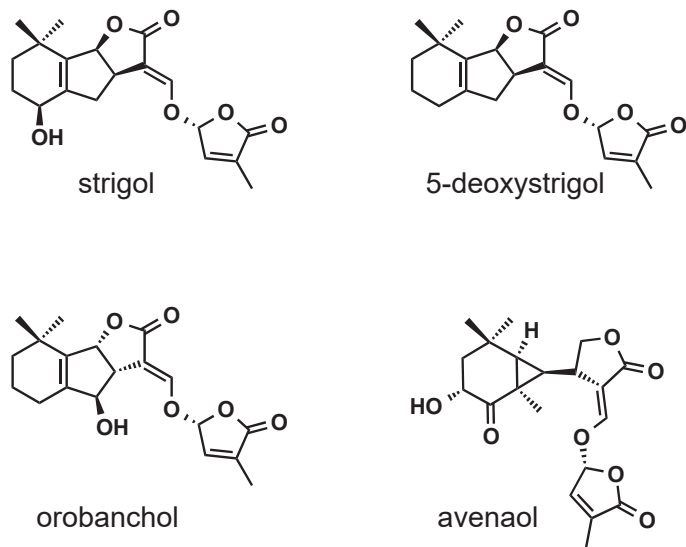


図-2 ストリゴラクトンの化学構造

Strigol はワタ, 5-deoxystrigol はミヤコグサ, orobanchol はアカクローバー, avenaol はスズメノチャヒキの根滲出液から単離された。

はストライガに対して弱い発芽刺激活性しか示さず化学的にも若干不安定な orobanchol が主要なストリゴラクトンである (Gobena ら 2017)。なお、植物は単独のストリゴラクトンを生産・分泌するのではなく、根滲出液には複数のストリゴラクトン混合物が含まれている。例えばタバコでは 10 種類以上のストリゴラクトンを生産・分泌している (Xie 2016)。後述するように、根寄生雑草は植物種に特異的なストリゴラクトンだけではなく、複数のストリゴラクトンの組み合わせパターンを認識し、特定の (より好ましい) 宿主を選択していると考えられる。

3. 根圏シグナルとしてのストリゴラクトン

根寄生雑草の宿主植物だけではなく非宿主植物もストリゴラクトンを生産・分泌することは 20 世紀半ばには確認されていたが、自らを寄生の危険にさらすような発芽刺激物質を根から放出する理由については長い間不明であった。大阪府立大学の秋山らは、ミヤコグサが分泌し、AM 菌の菌糸分岐

を誘導するブランチングファクター (BF) の探索研究を続け、ミヤコグサは少なくとも 2 種類の BF を分泌しており、その内 1 つの BF が 5DS であることを突き止めた (Akiyama ら 2005)。また、5DS 以外の複数のストリゴラクトンが菌糸分岐誘導活性を示したことから、植物が生産・分泌する BF はストリゴラクトンであると結論した。AM 菌と陸上植物との共生は、4.6 億年前に始まったとされ、80% 以上の陸上植物が AM 菌と共生する。すなわち、ストリゴラクトンの本来の役割は AM 菌の共生に係わる根圏シグナルであり、6000 ~ 8000 万年前に登場したとされる根寄生雑草は、宿主を検出するシグナルとしてストリゴラクトンを悪用している。なお、AM 菌も絶対共生菌であり、近傍に存在する宿主の根から分泌されるストリゴラクトンをよりどころにしている。また、AM 菌だけではなく、マメ科植物と共生する根粒菌の共生もストリゴラクトンによって促進される。陸上植物が登場して以来ストリゴラクトンが根圏シグナルとして存在していたことから、土壤微生物は必然的にストリゴラ

クトンの影響を受けるとともに、AM 菌や根粒菌のように宿主を検出するシグナルとして利用していると考えられる (Yoneyama 2020)。

4. リン、窒素欠乏によるストリゴラクトンの生産・分泌促進

AM 菌および根粒菌との共生により、植物はそれぞれリン、窒素を獲得する。特にリンは土壤中を移動しにくく、大部分は植物が利用できない形態であるため、植物の根圏は常にリン欠乏状態である。そこでリン欠乏状態の植物は、ストリゴラクトン生産・分泌を増大させ、AM 菌共生を促す。リン施肥は逆にストリゴラクトンの生産・分泌を抑制し、AM 共生を阻害する。これはよく知られたストリゴラクトンを介したリン欠乏による AM 菌共生促進である。我々は、ストリゴラクトンが AM 菌の共生に係わるということが明らかにされる前に、ヤセウツボの宿主であるアカクローバー (ムラサキツメクサ) のストリゴラクトン生産・分泌がリンによって阻害されることに気づいていた。それは、アカクローバーが生産・分泌するストリゴラクトンの構造解析のために、アカクローバーの水耕栽培を行った際、栄養たっぷりの水耕液で培養するとアカクローバーは順調に生育するが、水耕液に分泌されるストリゴラクトンの量 (実際には発芽刺激活性) が劇的に低下したからである。培養液の組成を検討した結果、リンが低下の主要な原因であることが分

かった(Yoneyamaら 2001)。その後、アカクローバーでは、培地のリンを通常の1/20量にすると、アカクローバーが分泌するストリゴラクトンである orobanchol の分泌量が数十倍に増加することを確認した(Yoneyamaら 2007a)。この時、ストリゴラクトンの同定・定量には高速液体クロマトグラフ・タンデム型質量分析計(LC/MS/MS)を使用した。現在、農薬の残留分析やドーピング検査に広範に用いられているLC/MS/MSであるが、ストリゴラクトンの微量分析にも不可欠である。我々はLC/MS/MSによって根滲出液の粗抽出物から全く精製せずにストリゴラクトンが分析可能であることを示した(Satoら 2003)。

栄養欠乏によるストリゴラクトン生合成・分泌の制御は、植物の栄養獲得戦略に係わっている。アカクローバーのように根粒菌と共生するマメ科植物では、リン欠乏下でのみストリゴラクトン生合成・分泌が促進されるのに対して、イネ科のソルガムでは、リンおよび窒素欠乏の両方で促進される(Yoneyamaら 2007b)。このことは、アカクローバーではリンの供給を、ソルガムではリンと窒素の供給をAM共生に依存していることを示している。逆に、AM菌と共生しないマメ科植物であるホワイトルーピンでは、これらの栄養欠乏条件ではストリゴラクトン生合成・分泌に変化はなかった。

根寄生雑草は土壌養分の乏しい地域で猛威を振るっているが、特にリンの施肥によって被害が抑えられる

ことが報告されている。実際に、リン欠乏条件下で育てた植物にリンを与えると、ストリゴラクトン生合成・分泌が24時間以内に顕著に低下した(Yoneyamaら 2013)。そこで我々は、オーストラリアのアデレード近郊の根寄生雑草(*P. ramosa*)汚染地域で、リン施肥による寄生抑制効果を検証するための圃場試験を行った。諸般の事情で実験開始時期が遅くなったこともあって、対照区(リン無施肥区)の作物(ニンジン)が全く寄生されず、完全な失敗に終わった。最近、他の研究グループがケニアで行った圃場試験でも対照区が*S. hermonthica*に寄生されなかったとのことであり、根寄生雑草を用いた圃場試験では、十分な準備と共に、複数年度にわたる実施が必要である。

ストライガの宿主のイネ科作物では、リンおよび窒素欠乏でストリゴラクトン生合成・分泌が促進されるので、リンおよび窒素肥料の施肥による寄生被害の低減が期待される。残念ながらアフリカ諸国では化学肥料が高価なこと、土壌および気象条件から施肥による増収効果が低いことがネックとなる。

アフリカ諸国でストライガ被害の低減に効果を発揮しているのは、「プッシュプル」という栽培方法である。この栽培方法はもともと害虫(ニカメイガ)防除のために考案されたが、ストライガの被害も低減することが分かった。具体的にはトウモロコシなどイネ科作物の外周にニカメイガを誘

引するネピアグラスやスーダングラスを植え、イネ科作物はニカメイガの忌避物質を分泌するマメ科のデスマディウム(牧草)と混植する。デスマディウムはストリゴラクトンを分泌してストライガの発芽を誘導するが寄生されず、同時に幼根の生育阻害物質も分泌しており、結果としてストライガによる被害が低減できる。残念ながらデスマディウムはオロバンキの寄生低減には効果がなかった。類似の方法(実際には組み合わせは逆になるが)として、トマトなどの双子葉作物にオロバンキが寄生できないイネ科植物を混植する方法も考えられるが、オロバンキの寄生抑制に効果的な双子葉作物とイネ科植物(作物)の組み合わせは報告されていない。

5. ストリゴラクトンの農業生産への利用

(1) 根寄生雑草防除

ストリゴラクトンが根寄生雑草の種子発芽刺激物質として発見された経緯から、ストリゴラクトンあるいは合成ストリゴラクトンを根寄生雑草の防除に利用するという試みが行われている。宿主の存在しない条件で根寄生雑草種子をストリゴラクトン処理によって強制的に発芽させ、枯死させようという、いわゆる「自殺発芽の誘導」である。米国では、*S. asiatica*の種子発芽刺激活性を持つエチレンの土壌くん蒸によって*S. asiatica*の汚染

地域を大幅（1%以下）に縮小することができたが、50年以上という年月と3億ドル以上の経費を費やしても未だに完全な駆除には至っていない（Tasker・Westwood 2012）。

ストリゴラクトンアゴニスト（ストリゴラクトン様活性物質）を用いた自殺発芽の誘導を宿主の非存在下で行えば、根寄生雑草の埋土種子の減少に有効である。一方、作付け前にストリゴラクトンアゴニストを処理して自殺発芽を誘導し、その後に宿主作物を栽培する場合、ストリゴラクトンアゴニストの処理時期、灌水条件、播種時期の厳密な調整が必須となる。そのため、天水農業地域での実用化は難しい。最近 Al-Babili らのグループは、自殺発芽の誘導は休耕で行い、作物のローテーションとの併用によって根寄生雑草の埋土種子を減少させる方法を提案している（Kountche ら 2019）。

オロバンキについても同様な方法で埋土種子の低減を図ることは可能であろう。しかし、実用化にはまだ多くの試行錯誤が必要である。これまで述べてきたように、すべての植物がストリゴラクトンを生産・分泌していることから、圃場に非宿主作物が栽培されていれば自殺発芽の誘導は起きているはずである。しかし、例えば、10年以上間を空けて宿主植物を栽培したとたんに根寄生雑草が大発生したという報告は多く、根寄生雑草防除の難しさを物語っている。このことは、根寄生雑草の種子が、より好ましい宿主の分泌するストリゴラクトン混合物のプロ

ファイルを識別し、それ以外の植物のストリゴラクトンプロファイルではそれほど発芽が誘導されない可能性を示唆している。実際に我々が視察したイタリアの農家では、20年目で初めてトマトを栽培したところ *P. ramosa* によって大きな被害を受けた。このように、根寄生雑草防除へのストリゴラクトンおよびストリゴラクトンアゴニストの利用については、解決すべき多くの課題が残されている。

(2) AM 菌共生促進

ストリゴラクトン生合成欠損植物は AM 菌共生率が極めて低いが、ストリゴラクトン処理によって共生率が回復する。農業先進国の多投入型農業では、ストリゴラクトン分泌量が低く抑えられ、AM 菌共生率も低下していると考えられる。循環型農業を指向した施肥量の低減や土壌栄養分の効率的利用には、ストリゴラクトンあるいはストリゴラクトンアゴニストによる AM 菌共生の促進が有効であろう。実際に、AM 菌の胞子とストリゴラクトンアゴニストの投与によって、作物の初期生育を促進し、密植栽培における生産性を飛躍的に高めるといった試みが始まっている。AM 共生した植物ではリンが供給されてストリゴラクトン分泌量が低下するので、結果として根寄生雑草の寄生率低減も期待できる。また、AM 共生によって乾燥、高温など環境ストレス耐性も向上する。なお、ストリゴラクトン分泌量を増加させたり、ストリゴラクトンアゴニスト

を処理することは、根寄生雑草種子の発芽を促し、寄生の危険性を高めることになる。そこで、AM 菌の共生は促進するが根寄生雑草種子の発芽には影響しない（あるいは影響の少ない）ストリゴラクトンおよびストリゴラクトンアゴニストの開発と利用が望まれる。ソルガムのストライガ耐性品種が分泌する orobanchol は、ストライガに対する発芽刺激活性は低いが AM 菌に対しては最強の BF である。すなわち、ストライガを対象とすれば、orobanchol は好ましいストリゴラクトンである。しかしオロバンキを対象とした場合、orobanchol がオロバンキの宿主である双子葉作物の主要なストリゴラクトンであることから、別のアプローチが必要である。

(3) 植物の形態調節

リン欠乏下で植物はストリゴラクトン生産・分泌を促進して AM 菌との共生を促すと共に、地上部の生育を抑えつつ地下部の生育を促進し、養分吸収能力を高めようとする。ストリゴラクトンは地上部枝分かれを抑制し、主根や根毛の伸長を促進することから、リン欠乏下における植物の反応を制御する因子のひとつである。

「緑の革命」では、植物ホルモンであるジベレリンの生合成欠損変異体（半矮性）の形質を利用した短稈性の高収量品種が育種・選抜された。イネで選抜された品種では、同時にストリゴラクトン生合成遺伝子 *CCD7* の機能も低下している（Wang ら 2020）。す

なわち、ストリゴラクトン生合成の制御が、今後、イネ以外の作物の育種・選抜の新しいターゲットになりうる。

今後の展望

最近の10年間に、植物におけるストリゴラクトンの生合成経路、受容体とシグナル伝達経路の詳細がかなり明らかになってきた。しかし、植物が多様な化学構造を有するストリゴラクトンを生産・分泌する理由、枝分かれ抑制ホルモンの活性本体、根圏に分泌されたストリゴラクトンの植物間コミュニケーションにおける役割など、未だに不明な点が多い。これら残された問題が近い将来解明され、ストリゴラクトンの利用技術の確立へと繋がることを期待している。

ストリゴラクトン研究に関する最近の進歩などについては、日本農芸化学会の「化学と生物」のセミナー室に10月号から「ストリゴラクトン研究の最前線」として4回にわたって掲載されるので、興味のある方はそちらを参照いただきたい。

謝辞

私がストリゴラクトン研究を続けてこられたのは、諸先輩方、共同研究者の方々から頂いた多くの励ましやお力添えのお陰です。深甚なる謝意を表します。

引用文献

- Akiyama, K. *et al.* 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435, 824–827.
- Al-Babili, S. and Bouwmeester, HJ. 2015. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66, 161–186.
- Butler, LG. 1995. Chemical communication between the parasitic weed *Striga* and its crop host. A new dimension in allelochemistry. In KM Inderjit, M Dakshini, FA Enhelling, eds, *Allelopathy, Organisms, Processes and Applications*. American Chemical Society, Washington DC, pp 158–168.
- Cook, CE. *et al.* 1966. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154, 1189–1190.
- Gobena, D. *et al.* 2017. Mutation in sorghum *LOW GERMINATION STIMULANT 1* alters strigolactones and causes *Striga* resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, 4471–4476.
- Kountche, BA. *et al.* 2019. Suicidal germination as a control strategy for *Striga hermonthica* (Benth.) in smallholder farms of sub-Saharan Africa. *Plants, People, Planet* 1, 107–118.
- Sato, D. *et al.* 2003. Analysis of strigolactones, germination stimulants for *Striga* and *Orobancha*, by high-performance liquid chromatography/tandem mass spectrometry. *J. Agric. Food Chem.* 51, 1162–1168.
- Taster, AV. and Westwood, JH. 2012. The U.S. witchweed eradication effort turns 50: A retrospective and look-ahead on parasitic weed management. *Weed Sci.* 60, 267–268.
- Wang, Y. *et al.* 2020. A strigolactone biosynthesis gene contributed to the Green Revolution in rice. *Mol. Plant* 13, 923–932.
- Xie, X. *et al.* 2010. The strigolactone story. *Annu. Rev. Phytopathol.* 48, 93–117.
- Xiet, X. 2016. Structural diversity of strigolactones and their distribution in the plant kingdom. *J. Pestic. Sci.* 41, 175–180.
- Yoneyama, K. *et al.* 2001. Production of clover broomrape seed germination stimulants by red clover root requires nitrate but is inhibited by phosphate and ammonium. *Physiol. Plant.* 211, 25–30.
- Yoneyama, K. *et al.* 2007a. Phosphorus deficiency in red clover promotes exudation of orobanchol, the signal for mycorrhizal symbionts and germination stimulant for root parasites. *Planta* 225, 1031–1038.
- Yoneyama, K. *et al.* 2007b. Nitrogen deficiency as well as phosphorus deficiency in sorghum promotes the production and exudation of 5-deoxystrigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites. *Planta* 227, 125–132.
- Yoneyama, K. *et al.* 2013. Nitrogen and phosphorus fertilization negatively affects strigolactone production and exudation in sorghum. *Planta* 238, 885–894.
- Yoneyama, K. *et al.* 2018. Which are the major players, canonical or non-canonical strigolactones? *J. Exp. Bot.* 69, 2231–2239.
- Yoneyama, K. 2020. Recent progress in the chemistry and biochemistry of strigolactones. *J. Pestic. Sci.* 45, 45–53.