

## 植物ホルモン・ストリゴラクトンをめぐる生物戦略

名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所 特任准教授 土屋雄一郎

### 1. イントロダクション

植物は、実に多様な化合物を様々な目的で生産している。花卉の鮮やかな色彩、光合成を行うためのクロロフィル、受粉を媒介する昆虫の誘引物質、カビや細菌に抵抗するための抗菌物質など、植物が生きるための現象には常に何らかの化合物が関わっている。そういった様々な化合物の中で、植物が自身の生長を調節するために作るごく一握りの化合物は植物ホルモンと呼ばれている。植物ホルモンは、植物細胞の中で作られ、しかるべき部位に運ばれたのち、極めて低い濃度で非常に高い活性を示す化合物である。2008年に8番手として植物ホルモンの仲間入りを果たしたストリゴラクトンは、植物の周りの生き物までも巻き込む極めて多機能な化合物であることが明らかとなりつつある(図1)。本章では、ストリゴラクトンの多様な機能とともに、これを利用してアフリカで猛威を振るう寄生植物ストライガと戦う方策について紹介する。

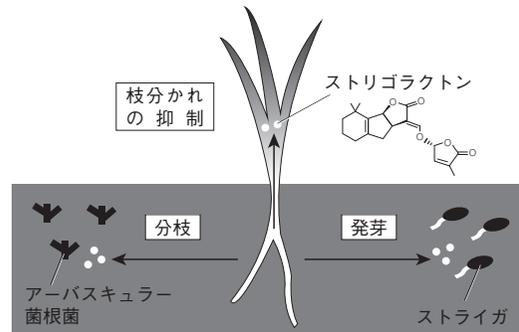


図1 ストリゴラクトンの機能の概略図

### 2. 植物ホルモンとしてのストリゴラクトン

ストリゴラクトンは、根で作られ、地上部に移動して脇芽の成長を調節する植物ホルモンである。他の植物ホルモンは、植物や菌の抽出物から強い生理作用を示す化合物を精製する、いわゆる天然物化学の手法で発見されてきたが、ストリゴラクトンの場合は、枝分かれが増える一群の突然変異株の発見から始まった。これらの突然変異株がストリゴラクト

ンを作っていないこと、またストリゴラクトンを突然変異株に与えると枝分かれを抑えたことなどから、2008年に植物ホルモンとして認定された。

では、植物は何のために根でストリゴラクトンを作っているのか。根には、土壌より水分や無機栄養を取り入れる働きがあるため、土壌の環境をいち早く察知する器官でもある。根が、栄養欠乏、特にリン酸の欠乏を察知すると、ストリゴラクトンの合成が促進され、それが地上部に運ばれて脇芽の成長を抑えることで、地上部の形態を「省エネモード」に切り替えるのではないかと考えられている。

### 3. ストリゴラクトンと共生

合成から作用まで植物個体内部で完結する植物ホルモンに対し、個体から環境に放出され、周りの生物に作用する化合物は、フェロモンやアレロケミカルと呼ばれる。フェロモンは同種に対して、アレロケミカルは異なる種の生物に対して作用する化合物である。ストリゴラクトンは、植物ホルモンであると同時に、アレロケミカルとしても機能する非常に珍しい化合物である。

前項でも述べたように、ストリゴラクトンの合成はリン酸欠乏によって促進され、地上部に運ばれる。これと同時に、植物は救難信号としてストリゴラクトンを土壌に放出する。救難信号を受け取るのは、アーバスキュラー菌根菌と呼ばれる、植物と共生する菌である。ストリゴラクトンを認識した菌根菌は、根に向かって分岐を繰り返し、菌根と呼ばれる共生体を形成することで、植物にリン酸を供給するとともに、その代償として植物が合成した有機物を得る。このように、ストリゴラクトンは、植物がリン酸欠乏という困った状況におかれた時、自分自身の成長を調節するだけでなく、周りの生き物もうまいこと使って対処するためにつくる化合物と言える。

さて、全てがうまいこと成り立っているように見えるが、こうした状況では、これを悪用する者が現れるのも世の常である。次項では、ストリゴラクトンを悪用する寄生植物ストライガについて紹介する。

### 4. ストリゴラクトンと寄生

植物は本来、生きるためのエネルギーを光合成により自ら作り出すことができるが、数ある植物の中には、他の植物に寄生して栄養や水分を吸い取って生きることに特化した寄生植物と呼ばれるものも存在する。寄生植物は自家栄養植物から進化した高等植物であり、これまで発見されてきた全植物種の1%にあたる3,500~4,000もの種が見つまっている。世界最大の花をつけるラフレシアや、香木の原料となるビャクダンも寄生植物であり、街中で見かけるヤドリギ、山岳地で生育するシオガマギク、海岸で見られるハマウツボなど国内でも様々な地域で自生している。寄生植物の大部分は野生での競争力が非常に弱く、見つけること自体が幸運と呼べる場合が圧倒的に多い。その一方、人の営みに適応して大きく繁殖し、食糧問題の根源へと発展してしまったケースも知られている。

ハマウツボ科のストライガは、アフリカ原産の寄生植物である。ソルガムやトウモロコシなどのイネ科の穀物に寄生して枯らしてしまうことから「魔女の雑草」と呼ばれ、アフリカでは古くから地域的な被害を引き起こしてきた。そして、近年行われてきた穀物の単一耕作や種子のついた農作物の輸送により生育領域を一気に拡大し、現在、アフリカ大陸全体の2/3の耕作地にはストライガの種子が埋まっていたとまで言われている(図2)。年間1兆円を超える被害を負いアフリカの国々に毎年与え続け、1億人もの人々の生活に影響を与える非常に深刻な問題と発展してしまったことから、国際連合はストライガ問題を「アフリカを貧困から救う最大の障壁」と宣言するに至った。



図2 スーダンの農地でソルガムに寄生したストライガ

ストライガの生活環は、通常の植物と同様、種子発芽から始まる。ただし、寄生に特化したこの植物の種子は、土に埋まっているだけでは決して発芽せ

ず、20年以上、休眠状態で宿主が来るのをじっと待つことができる。宿主が近くで生育を始めると、これを認識して発芽し、宿主の根に向かって自分の根を伸張させた後、吸器とよばれる器官を根の先端に形成して宿主の根に侵入する(図3)。そして、自らの維管束を宿主へと連結することで、宿主から水や養分を吸収して成長し、1植物あたり20万にもおよぶ粉のように小さな種子を土壌へと散布することで、また新たな宿主へと寄生するチャンスをうかがうわけである。

では、ストライガは、宿主が近くで生育していることをどのように認識しているのだろうか。ストライガが宿主を認識するには、宿主が放出する何らかの物質を感知する必要がある。実はストリゴラクトンは、もともとはストライガの発芽を刺激する宿主因子として、1966年にワタの根浸出液から発見された化合物である。植物ホルモンとして認知される42年も前の話である。ストライガは、宿主植物が菌根菌を呼び寄せるために救難信号として根から土壌に放出したストリゴラクトンを感知することで、発芽を起こすわけである(図3)。

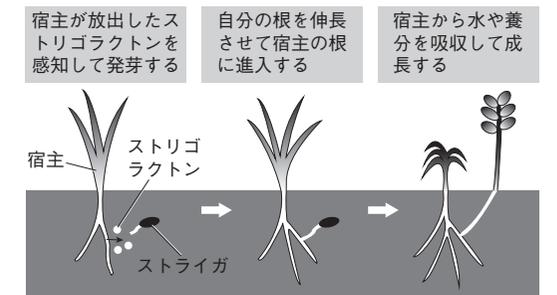


図3 ストライガが宿主を認識して寄生するしくみ

さて、ストライガにとっては、発芽の意思決定は生死を分ける大きな選択である。休眠状態では20年以上生きられる種子であっても、発芽してしまうと2週間で貯蔵エネルギーを使いきってしまうので、その前に宿主を見つけて寄生しなくてはならない。そのため、宿主の根から放出されるストリゴラクトンが届く範囲で発芽する能力を進化させたのだろう。したがって、発芽してから寄生するまでの間が、ストライガの最大の弱点といえる。この弱点をつき、宿主がいない間にストリゴラクトンを畑にまくことで、宿主がいると勘違いさせ、強制的に発芽させることでストライガを駆除できるのではないだろうか。

この「自殺発芽(suicide germination)」と呼ばれる方法は、1950年代にストライガの被害がアメリカのサウスカロライナ州に飛び火した際に実際に遂行された方法である。ここでは、ストリゴラクトンと同様、ストライガの発芽を刺激する植物ホルモンであるエチレンが利用された。ただ、爆発性の気体という性質から、農薬のように飛行機で散布することはできず、大掛かりな専用インジェクターを使って一箇所ずつ駆除する作業には莫大な時間と費用を要した。40年の歳月と250億ドルを費やした大規模プロジェクトにより、2011年、99%の農地よりストライガを駆除することにより成功した。

エチレンの代わりにストリゴラクトンを使えばもっと効率よくできたのではないかと思われるかもしれないが、これをできなかった理由は大きく2つある。1つ目は、ストリゴラクトンが非常に壊れやすい性質を持っていることである。ストリゴラクトン本来の機能を考えると、根から拡散する間にどんどん分解していく性質は重要で、菌根菌はストリゴラクトンの濃度勾配を辿ることで根の居場所を同定することができる。しかしこの壊れやすい性質のため、ストリゴラクトンを土にまいても、畑の深くに埋まっているストライガの種子に到達する前に完全分解してしまう。2つ目として、この化合物を化学合成するのは非常に難しく、費用がかかりすぎてしまう問題がある。キログラムあたり数百円程度で売られている一般的な農薬に対し、ストリゴラクトンを合成するだけで1グラムあたり50万円以上の費用がかかるため、広大な農地に散布するのは極めて非現実的と言える。アメリカで起こった被害の500倍を超える規模で、貧しいアフリカの国々で起こっているストライガ問題を解決するには、気体のエチレンや高価で壊れやすいストリゴラクトンそのものではなく、圧倒的に安く頑丈なストリゴラクトン様化合物の開発が望まれている。

## 5. ストリゴラクトンの受容と進化

植物ホルモンのような小さな化合物が生物の形や動きを調節するには、受容体と呼ばれるタンパク質が必要である。植物ホルモンは、受容体と結合し、自身の100倍以上の大きさの受容体タンパク質の機能を調節することで、様々な遺伝子の発現を誘導するのである。植物ホルモンと受容体は、「鍵と鍵穴」

の関係に例えられ、それぞれの植物ホルモンに対して、専用の受容体タンパク質が存在する。ストリゴラクトンについても、DWARF14(D14)と名付けられた受容体がイネから発見され、他の植物種からもD14に相当するタンパク質が続々と見つかってきている。最近、これら受容体の詳細な解析から、ストリゴラクトンの多様な機能の仕組みについても明らかとなってきた。

菌根菌と植物の共生の歴史は古く、植物が陸上に進出した4億年前のデボン紀の地層から、コケとシダの形質を併せ持つアグロフィトンと呼ばれる植物の根の周りに樹枝状態様の菌糸が発見されている。また、コケ植物であるヒメツリガネゴケがストリゴラクトンを作っていることから、ストリゴラクトンの植物ホルモンとしての機能、および菌根菌との共生の機能のルーツは、植物の陸上化と同時、あるいはそれ以前にまでさかのぼると考えられている。一方、ハマウツボ科の植物が初めて寄生能力を獲得したのは約5000万年前と考えられており、この時点では、ストリゴラクトンには植物ホルモンとして枝分かれを抑制する機能しかなかったと予想される。では、土壤に放出されたストリゴラクトンを認識して発芽する機能はどこから現れたのだろうか。

そのつながりは、予想外のところから見いだされた。オーストラリアなど、山火事が多い地域では、火事の後に土に埋まっている種子がいつせいに発芽することが知られている。これは、煙に含まれるカリキシンと呼ばれる発芽刺激成分によって引き起こされる現象と考えられている。カリキシンは、ストリゴラクトンと同様、ブテノライドと呼ばれる環を持つ化合物である。カリキシンの受容体も様々な植物から見つかっており、面白いことに、D14と非常によく似たHYPOSENSITIVE TO LIGHT/KARRIKIN INSENSITIVE2 (HTL/KAI2)と呼ばれるタンパク質が受容体として機能する(図4)。つまり、イネなどの通常の植物では、これら2つのブテノライド化合物は、よく似た2つの受容体に受容されることで、それぞれ枝分かれの抑制と発芽の刺激を引き起こすわけである。では、ストライガではこれら受容体はどうなっているのだろうか。前述の例から、(1)D14が発芽を調節できるよう進化し、(2)HTL/KAI2がストリゴラクトンを受容できるよう進化し、という2つのシナリオが考えられる。実際に調べてみた

ところ、HTL/KAI2とよく似たタンパク質がストライガから11種類も見つかり、そのうち少なくとも6種類はストリゴラクトンを受容することが明らかとなった(図4)。したがって、ストライガが寄生植物として進化する過程で、煙の発芽刺激成分を受容する機構が改変され、宿主が放出するストリゴラクトンを受容するようになったと考えられる。

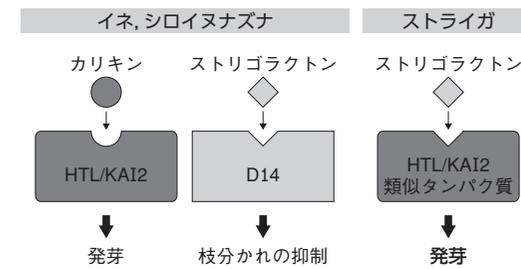


図4 ストリゴラクトン受容体の進化

## 6. 化学の力でストライガが発芽する仕組みを解明

アフリカの耕作地では一面にピンク色の花を咲かせるストライガであるが、実験室で作物に寄生させて育てるのは非常に難しい。そのため、特定のタンパク質の機能や細胞内の局在を調べる実験など、通常の生物実験で使われる手法がストライガに応用できない場合も多々あり、ストライガの研究がなかなか進まない原因となっている。そこで最近注目されているのは、化合物を使ったアプローチである。特定のタンパク質の機能を調節する薬剤を使用したり、タンパク質に蛍光分子を結合させたりすることで、そのタンパク質が細胞内でどのような機能を担っているかを調べることができる。こういった、化学と生物の融合から、ストライガが発芽する仕組みを探ろうとする研究が進められている。筆者らは、ストリゴラクトン受容体が、受容と同時にストリゴラクトンを加水分解する性質に着目し、加水分解を受けることで蛍光がオンになるストリゴラクトン様化合物「ヨシムラクトングリーン」を開発した。この化合物を使うことで、ストライガが、いつ、どこで、ストリゴラクトンを受容しているかを観察することができる。ストライガの種子にヨシムラクトングリーンを与えてタイムラプスムービーで観察したところ、まずは幼根の先端が光り始め、それが波の様に種子全体に広がった後、一旦蛍光は消失した。そして再び根の先端から波の様に光り始めると同時に根の伸

長(発芽)が始まった(図5)。このように、ストライガはストリゴラクトンをダイナミックに受容することで、発芽することが明らかとなった。

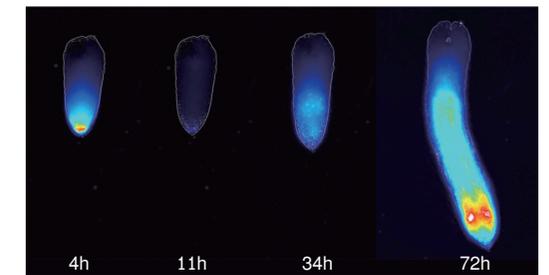


図5 蛍光ターンオン分子「ヨシムラクトングリーン」によるストリゴラクトン受容の観察

## 7. 今後の展望

ストリゴラクトンは、植物ホルモンとして植物内部で作用するとともに、土壤に放出されることで菌根菌や寄生植物にも作用するなど、宿主を中心とした生物社会全体に影響を与える化合物である。ストリゴラクトンが機能する仕組みに関する研究はさまざまな生物で進められており、特に植物ホルモンとして認定されて以来、イネやシロイヌナズナを使った研究は大きく進展した。しかし、生物社会全体におけるストリゴラクトンの働きの全貌を解明するには、実験に用いることが難しいストライガや菌根菌で機能する仕組みを解明することが不可欠であるため、化合物を使ったアプローチに大きく期待したい。また、アフリカの貧困の原因であるストライガを撲滅するために、これまでの知見をいかにして活用していけるだろうか。医薬品や農薬などの化合物を最先端の技術で開発するには、その標的となるタンパク質の情報が必要である。鍵穴の形状を詳しく調べることで、そこにフィットする最適な鍵を効率良く設計することが可能となるのである。ストライガの自殺発芽剤を開発する上で、ストリゴラクトン受容体は最も有望と考えられており、それが発見されたのはつい最近の2015年である。この新しい情報を生かして、安価で頑丈なストリゴラクトン様化合物の開発が進展することが期待される。

### 参考文献

名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所 (ITbM) 研究ハイライト <http://www.itbm.nagoya-u.ac.jp/ja/research/2015/08/Yoshimulactone-Striga.php>