

8 植物がハイジャックされたとき

——寄生植物の感染機構

小川 哲史 *Satoshi Ogawa*

理化学研究所 環境資源科学研究センター 特別研究員

白須 賢 *Ken Shirasu*

理化学研究所 環境資源科学研究センター 副センター長兼グループディレクター／
東京大学大学院 理学系研究科 生物科学専攻 教授（兼任教員）

寄生植物は他の植物から栄養や水を奪って生きる植物であり、中には農業被害を引き起こすものもある。この問題を解決するためには、寄生の仕組みを理解することが必要である。本稿では、特に深刻な農業被害を及ぼしているハマウツボ科の寄生植物について、これまで解明されてきた寄生の分子メカニズムを紹介する。

1 寄生植物とは？

「植物は光合成により生存に必要な栄養を自分でまかなう」。教科書にはこのように書かれており、実際大抵の植物はそうである。しかし、中には他の植物から栄養を奪って生きる植物があり、それらは寄生植物とよばれる。ヤドリギ、ラフレ

シアなどの名前を聞いたことがある方もいるのではないか。寄生植物は皆、他の植物（宿主）と自らをつなげ、そこから栄養を奪う能力を有する。一方寄生された宿主は栄養や水を奪われるため、多くの場合生育が阻害される。宿主への依存度は種類によって違い、光合成もしながら栄養を奪う種類もいれば、光合成をやめ栄養をすべて宿主に依存する種類もある。寄生植物は特段珍しい存在ではなく、被子植物の進化において寄生植物への進化が最低12回独立に起こっており、被子植物の実に約1%が寄生植物である。本稿では、筆者らの研究グループで研究を進めているハマウツボ科の寄生植物について紹介する。



図1 トウモロコシ畑を侵害するストライガ

スーダンで撮影。ピンクの花を咲かせている。寄生されたトウモロコシ（手前）は、されていないトウモロコシ（奥）と比較して背が低く、実もほとんどつけない。

2 ハマウツボ科寄生植物による 農業被害

ハマウツボ科の植物に馴染みのない方も多いと

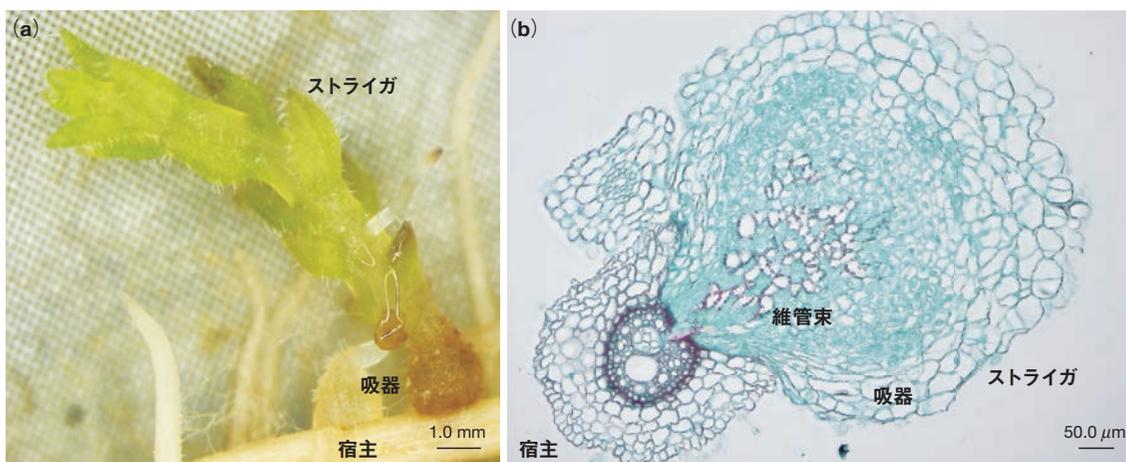


図2 吸器を作りトウモロコシに侵入するストライガ

(a) 発芽後2週間経過したストライガ。(b) 寄生部位の横断切片。

ストライガの維管束がトウモロコシの維管束を侵略している。

思うが、「思い草」という名前で万葉集に登場するナンバンギセルなどが日本にも生息している。これらは *Lindenbergia* という属を除きすべて宿主の根に取りつく寄生植物である。日本ではまだ大きな問題になっていないが、ハマウツボ科寄生植物はアフリカを中心に世界中で農業被害をもたらしている。主要な穀物に寄生して生育を阻害し、収量を低下させてしまうからである。中でも猛威を振るっているのがストライガ (*Striga*: ラテン語で「魔女の草」という寄生植物である。ストライガはイネ、トウモロコシ、ソルガムなどに寄生し、日本の国土面積を超える農地を侵害している (図1)。その被害額は1年で10億ドルを超える。ストライガは宿主の根に寄生して地下で育ち、地上に出てきたときには既に宿主が回復不能な影響を受けているため、まさに魔女のような脅威となる。しかし、ストライガは植物に寄生するために除草剤を使った駆除は難しく、現状有効な対策がない。さらに、風などでばら撒かれた種子は、宿主を認識して発芽するまで数十年の間土壤中で耐える。このため、一度農地がストライガに汚染されると数十年使えなくなり、その間にもストライガによる汚染範囲は拡大していく。この脅威に対する解決策を見いだすためには寄生のメカニズ

ムを知ることが重要と考えられ、世界中で研究が進められてきた。

3 どのようにして 宿主に寄生しているのか?

寄生植物は、「吸器 (Haustorium)」という特殊な組織を形成して宿主に寄生する。ハマウツボ科の場合、宿主の根が近くに来たことを感知すると、自分の根の一部を吸器へと分化させ、宿主の根に接合する。吸器が宿主の組織に侵入し維管束まで到達すると、一部の細胞をさらに分化させて道管を形成し、自身と宿主の道管をつなげる (図2)。この連結を通して宿主から栄養や水を奪うのである。とはいえ、道管をつなげるだけでは栄養や水が動く方向は決まらない。となれば、逆に宿主が寄生植物から栄養や水を奪うこともできるのではないか? と思う方もいるであろう。しかし、これを防ぐメカニズムがストライガの研究により明らかにされた。ストライガは植物ホルモン*のアブジジン酸により活性化するシグナルを抑えることで、本来蒸散が抑制される乾燥条件でも自身の蒸散を盛んにしている。これにより根から地上部へ

の水の流れが形成されるため、宿主から栄養や水を吸い上げる推進力が生まれている。さらに最近、ストライガを含む複数のハマウツボ科寄生植物における吸器の立体構造が解析され、形や性質の異なる細胞群が存在すること、寄生植物の種ごとに異なる構造を持つことが明らかになってきた。この知見は、吸器内で起こっている現象や宿主への依存度の違いを解明するために役立つと思われる。

4 寄生植物コシオガマを用いた分子レベルの解析

生物に対する分子レベルの研究を進めるためには、遺伝子情報を知ることが重要である。これまでに、筆者らの研究グループはストライガのゲノムを解読してきた。それにより、寄生に関与する遺伝子がどのように進化してきたかが明らかになった。また、前項で述べた吸器の構造に関する

知見と合わせ、吸器内において特定の遺伝子が発現するタイミングや細胞を明らかにできた。今後はそれぞれの遺伝子の役割などを解明することで、寄生の分子メカニズムの詳細に迫ることが肝要である。そのための解析をおこなうには、実験室における取り扱いが容易であり、また**形質転換***が可能であることが求められる。しかし、ストライガは生育に宿主が不可欠であり取り扱いが難しく、さらに形質転換法も確立されていないため、いずれの条件も満たしていない。このため、筆者らの研究グループでは複数のハマウツボ科寄生植物を検討し、解析に適した寄生植物を探索した。その結果、日本原産のコシオガマ (*Phtheirospermum japonicum*) という寄生植物を見いだした(図3)。コシオガマは生育に必ずしも宿主を必要としないため、実験室での取り扱いが容易である。また、モデル植物として使われており取り扱いも容易なシロイヌナズナを宿主として利用できる(ストライガはシロイヌナズナに寄生できない)。シロイヌナズナは変異体などのバイオリソースも充実しているため、宿主の側からのアプローチも容易である。そして、筆者らの研究グループは形質転換の方法を検討し、土壌細菌を用いた形質転換に成功した。これにより、蛍光タンパク質の導入や(図4)、さらには**ゲノム編集***のような解析もできるようになった。筆者らはこのコシオガマについてもゲノムを解読し、遺伝子情報を得た。またコシオガマが寄生なしで生育できる性質を利用して、寄生能力を失うなどの変異体を作成する方法を確立し、ゲノム情報と合わせて変異をもたらす原因遺伝子を特定できるようにした。さらに**トランスクリプトーム解析***により、寄生時に強く発現する遺伝子や吸器で強く発現する遺伝子などを見いだした。解析手法やバイオリソースが充実してきたことから、コシオガマはハマウツボ科寄生植物のモデルとして位置づけられると考えている。

また筆者らの研究グループは、寄生植物と宿主間でつながった道管を通る栄養や水以外の物質にも着目した。その一つが、植物ホルモンのサイト

用語解説 Glossary

【植物ホルモン】

植物が作り出し、微量で生理活性を有する物質。成長制御や情報伝達の役割を担う。生合成とシグナル伝達には異なる遺伝子が関与している。オーキシン、サイトカイニン、ストリゴラクトン、エチレン、アブジジン酸、ペプチドホルモンなどがあげられる。

【形質転換】

生物の細胞外部から遺伝子を導入し、遺伝的性質を変えること。この操作により、本来は持っていない機能を獲得させることもできる。たとえば、蛍光を発する植物を作ることも可能となる。

【ゲノム編集】

特定の遺伝子配列を切断する酵素を利用し、ゲノム上の狙った配列を改変する技術。複数の手法があるが、特にCRISPR/Cas9(クリスパー/キャス9)システムは編集効率が高く、また非意図的な改変が少ないことから広く普及している。

【トランスクリプトーム解析】

ある条件におけるすべての遺伝子の発現量(転写量)を調べる手法(Transcript; 転写 + -ome; 全)。これにより、たとえば特定の細胞でのみ強く発現する遺伝子群を同定できる。

カイニンである。サイトカイニンは細胞分裂の促進や窒素栄養の情報伝達に関与しており、根の成長を調節している。筆者らは、寄生植物が連結した道管を通じて自身が合成したサイトカイニンを宿主に送り込み、それにより宿主の根が異常成長を起こし肥大することを発見した。この肥大により維管束も太くなり、結果として栄養や水が効率よく寄生植物へと流れ込む。このように、寄生植物は宿主と道管をつなげた後でも自身が有利になるような戦略を取り続けている。

さらに最近、筆者らは宿主へと侵入した細胞 (intrusive cell) で発現する遺伝子に着目し、intrusive cellだけを分離してトランスクリプトーム解析をおこなった。その結果、Subtilase (SBT) というタンパク質分解酵素のうち四つがintrusive cellでのみ発現が誘導されていること

を発見した。このSBTの機能を阻害するタンパク質をintrusive cellで発現させると、宿主とつながる道管の形成が抑えられた。また、吸器形成には植物ホルモンのオーキシンが関与していることが知られているが、SBTの機能を阻害するとオーキシンのシグナルも消失した。すなわち、SBTはオーキシシグナルを制御することで、寄生植物と宿主を繋ぐ道管を形成するステップに関与していると考えられる。

5 どのようにして宿主を見つけるのか?

寄生植物にとって、宿主を確実に発見し寄生することは重要である。ストライガなど宿主が不可



図3 モデル寄生植物コシオガマ

(a) コシオガマの全体写真。

(b) サフランニン染色をした寄生部位。道管が赤く染まっている。Paはコシオガマの根、Hoはシロイヌナズナの根、Haは吸器をさす。

(c) シロイヌナズナに寄生したコシオガマ¹⁾。独立して生育した場合と比べ、コシオガマは生育が促進され、シロイヌナズナは生育が阻害されている。

欠な寄生植物は、発芽後すぐに寄生できなければ数日で枯死する。また、コシオガマなど宿主なしでも生きられる寄生植物も、寄生により成長速度を上げられるため(図3)、確実に寄生することはやはり重要である。では、どの物質が宿主の認識に関わっているのだろうか。その一つが、植物ホルモンのストリゴラクトンである。植物が土壤中に放出したストリゴラクトンは、植物と共生をおこなう共生菌の一種であるアーバスキュラー菌根菌を誘引するはたらきを持つ。共生菌は植物から炭素源をもらう代わりに、土壤中に不足しがちなリン酸などを植物に供給する。さらに、ストリゴラクトンには植物の枝分かれを抑制する効果もある。ストリゴラクトンの放出量は貧栄養条件で特によくことから、ストリゴラクトンは貧栄養条件で植物の枝分かれを抑制してエネルギー消費を抑えると同時に、共生菌をよび寄せてリン酸などを確保することで、飢餓脱出のための役割を果たすことがわかってきた。ハマウツボ科寄生植物はそのストリゴラクトンシグナルを土壤中でハイジャックし、自らの寄生に利用していた。ストライガの被害が、土地がやせており肥料を投入する

資金も不足している農家の多いアフリカで拡大しているのもうなずける。ストリゴラクトンは不安定な分子構造を有しており、土壤中で容易に分解する。そして、死んだ植物はストリゴラクトンを放出しない。この性質により、ストライガは生きている宿主が近くにいることを確実に認識した上で発芽を開始していると思われる。

この性質を逆に利用し、ストリゴラクトンを散布することで宿主が近くにいるとストライガに錯覚させて発芽、枯死させる、自殺発芽という防除法がある。しかしストリゴラクトンは化学合成が難しく高価であり、また前述のように土壤中で分解しやすい。さらに植物ホルモンであるため宿主の成長にも影響が出るという問題があり、農業的な利用には至っていなかった。だが最近、分子設計*により、極少量で自殺発芽を促進し、安価に合成できる化合物が開発された。さらに、この化合物は少なくとも実験室レベルでは宿主の成長に影響を及ぼさなかった。このため、ストライガの防除への応用が期待されている。

以上のように、ストリゴラクトンはストライガの発芽を誘導している。しかし、吸器形成の誘導はしない。したがって、宿主に由来する別の物質が吸器形成の誘導を制御していると考えられていた。筆者らの研究グループは解析を進め、植物の細胞壁に由来するリグニンに関連した物質が吸器形成の誘導に重要であることを示した。リグニンは構造により大きく五種類に分かれるが、そのうちSリグニンとよばれるものに関連する物質が特に強い吸器誘導活性を有していた。Sリグニンはストライガの宿主であるイネやトウモロコシなどに含まれる一方で宿主ではないコケなどには含ま

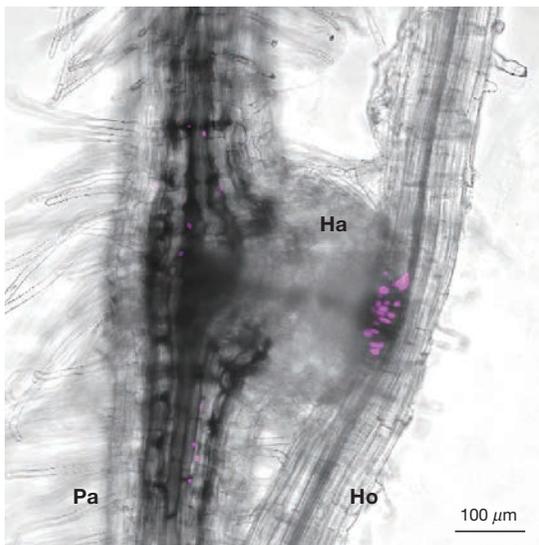


図4 形質転換をおこなったコシオガマ

ピンクの蛍光を発するタンパク質を、宿主へと侵入した細胞でのみ発現させ光らせている。

Paはコシオガマの根、Hoはシロイヌナズナの根、Haは吸器をさす。

用語解説 Glossary

【分子設計】

ある機能を持つ分子を化学反応により合成すること。事前に目的の機能を持つ分子を探索しておき、その分子の官能基を修飾するなどの変化を加えて活性を高めたり副反応を抑えたりする。

れず、吸器形成の誘導と宿主の選別を同時におこなうために利用していると思われる。

6 おわりに

本稿では、寄生植物の特徴や農業への影響、ならびに筆者らの研究グループでおこなってきたハマウツボ科寄生植物の研究を紹介した。寄生のメカニズムが徐々に明らかになってきており、また農業被害を軽減するための手法も編み出されつつある。しかし、寄生の全貌解明のためにはまだまだ研究が必要である。また、最終的にストライガのもたらす農業被害を軽減するためには、モデル植物のコシオガマだけではなく、ストライガそのものを用いた分子メカニズムの解明が求められると思われる。

[文献]

- 1) Spallek, T., Melnyk, C. W., Wakatake, T., Zhang, J., Sakamoto, Y. *et al*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **114**, 5283–5288 (2017).



小川 哲史 Satoshi Ogawa

理化学研究所 環境資源科学研究センター 特別研究員

2011年、東京大学農学部応用生命科学課程卒業。
2017年、東京大学大学院農学生命科学研究科にて博士（農学）の学位を取得。2017年より現職。一貫して植物-病原体間の攻防におけるシグナル伝達の研究に従事。専門分野は、植物分子生物学、植物保護科学。



白須 賢 Ken Shirasu

理化学研究所 環境資源科学研究センター 副センター長兼グループディレクター／東京大学大学院理学系研究科 生物科学専攻 教授（兼任教員）

1988年、東京大学農学部農芸化学科卒業。1993年、カリフォルニア大学デービス校にてPH. D（遺伝学）取得。1993年より米国ソーク研究所・ノーブル研究所にて博士研究員、1996年より英国セインズベリー研究所にて研究員、2000年、同グループリーダー。2005年より現職。専門分野は、遺伝学、植物生理学、植物病理学。木原記念財団学術賞（2011年）、Highly Cited Researcher By Clarivate Analytics（2014–2019）を受賞。