

寄生植物の宿主認識と感染機構†

吉田 聡子^{1,2*}・白須 賢^{2,3}

ABSTRACT

YOSHIDA, S.^{1,2*} and SHIRASU, K.^{2,3} (2018). Host recognition and infection mechanism by parasitic Orobanchaceae plants. Jpn. J. Phytopathol. 84: 267–274.

Striga spp. are noxious parasitic weeds that attack important crop species such as rice, maize and sorghum. Estimated yield losses can reach 1 billion US dollars annually. *Striga* belongs to the Orobanchaceae family, which contains approximately 90 genera of parasitic species. The degree of parasitism varied among species, from facultative parasites that can set seeds without host plants, to obligate holoparasites that cannot photosynthesize and thus completely depend on their hosts. The obligate parasites (e.g., *Striga* and *Orobanche*) germinate only when host plants are close by, via recognition of host-secreted strigolactones. The germinated parasitic plants develop an invasive haustorium on their roots. The haustoria penetrate host roots and establish vascular connections between hosts and parasites to absorb water and nutrients. Induction of haustorium is provoked by host-derived small compounds, named haustorium-inducing factors, including quinones and flavonoids. Diversity of germination stimulants and haustorium-inducing factors is likely to contribute to host recognition by parasitic plants. On the other hand, host plants respond to parasitic plants by activating plant immunity. This review focuses on the interaction between the parasites and their hosts.

(Received April 10, 2018; Accepted April 12, 2018)

Key words: *Striga hermonthica*, haustorium, lignin, parasitic plants, Orobanchaceae, plant hormones

はじめに

多くの高等植物は、自身の葉を広げて光合成をおこない、根から水分や無機塩類を吸収して生育する。しかし、高等植物の中には他の植物に寄生し、栄養分を奪って生きるものがおり、これらを寄生性高等植物（寄生植物）という。寄生植物は全被子植物の約1%にあたる4500種ほど存在すると考えられており、少なくとも12–13回の独立した進化によって誕生した（Westwood *et al.*, 2010）。宿主植物から栄養を奪うというその性質から、寄生植物が作物に寄生すると作物の収量に大きな影響を与える。このため、多数の寄生植物が病害雑草として古くから知られている。例えば、アルファルファやニンジン、ジャガイモをはじめとする様々

な作物に寄生する茎寄生性のネナシカズラは、国内でも繁茂している（Costea and Tardif, 2006; Dawson *et al.*, 1994）。また、ハマウツボ科のオロバンキ属（*Orobanche*）またはフェリパンキ属（*Phelipanche*）の植物は、トマトやヒマワリの根に寄生し、中東地域や南ヨーロッパを中心に農業被害が確認されている（Parker, 2009）。同じくハマウツボ科の根寄生植物であるストライガ（*Striga* 属の植物）は、アフリカの半乾燥地域を中心にイネやトウモロコシ、ソルガムなどの主要なイネ科穀物に寄生し、甚大な農業被害をもたらしている。ストライガによる農業被害の額は年間10億ドルに上ると試算されており、コムギ黒さび病菌やジャガイモ疫病病菌と並ぶ世界の食料供給に影響を及ぼす7大病害として数えられている（Pennisi, 2010）。しかし、寄生植物の宿主認

¹ 奈良先端科学技術大学院大学 研究推進機構（〒630-0192 奈良県生駒市高山町8916-5） Institute for Research Initiatives, Division for Research Strategy, NAIST, Ikoma, Nara 630-0192, Japan

² 理化学研究所 環境資源科学研究センター（〒230-0045 神奈川県横浜市鶴見区末広町1-7-22） RIKEN, Center for Sustainable Resource Science, Tsurumi, Yokohama, Kanagawa 230-0045, Japan

³ 東京大学大学院 理学系研究科（〒113-0033 東京都文京区本郷7-3-1） Graduate School of Science, The University of Tokyo, Hongo, Bunkyo, Tokyo 113-0033, Japan

* Corresponding author (E-mail: satokoy@bs.naist.jp)

† 日本植物病理学会平成29年度植物感染生理談話会からの投稿

識やその寄生のメカニズムは未解明の部分が多く、被害を防ぐ根本的な方法はまだ確立されていない。本稿では、ストライガが属するハマウツボ科寄生植物を中心に、その寄生機構について概説する。

1. 魔女の草、ストライガ

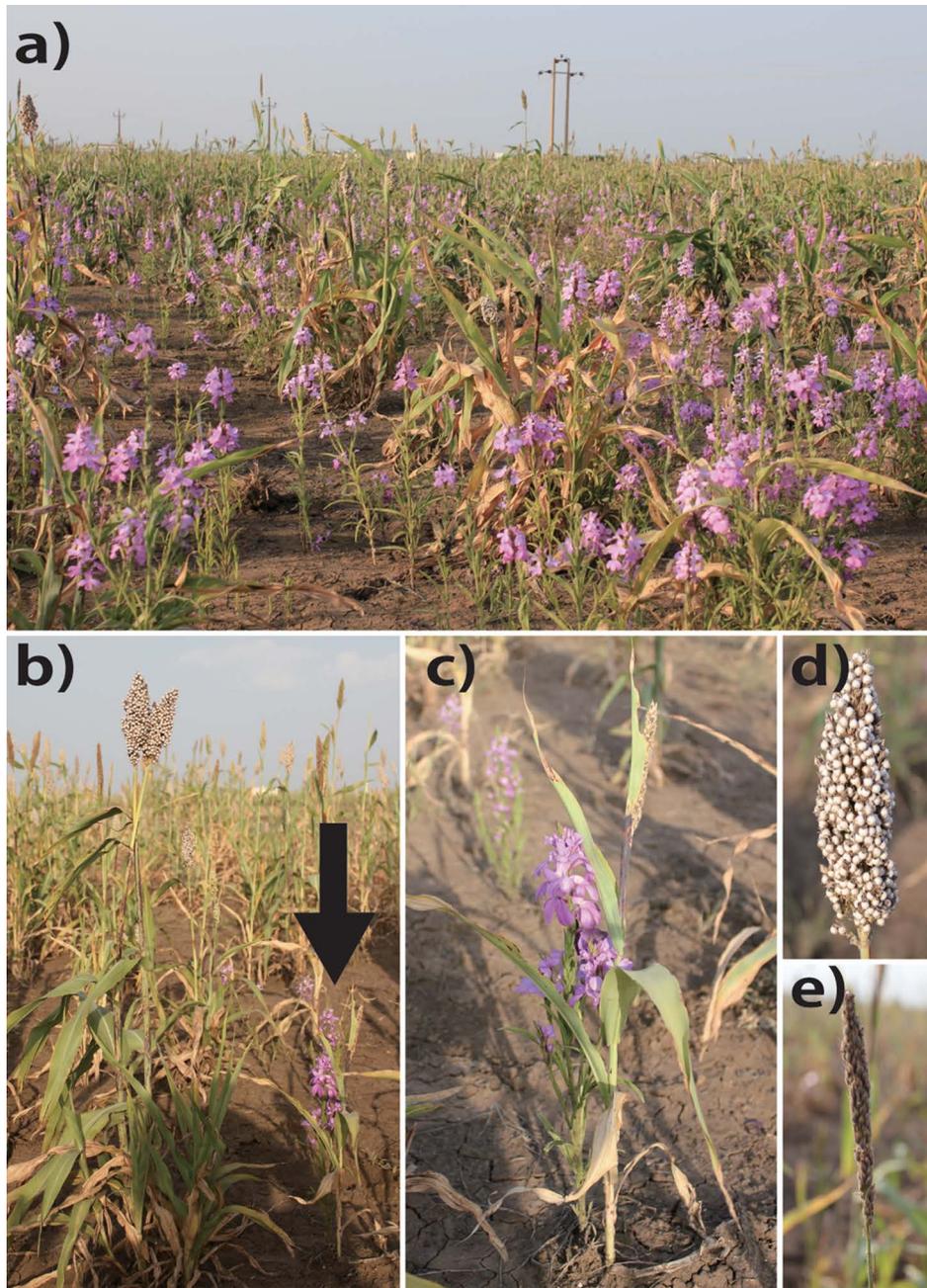
ストライガ属には約30種の植物が属しているが、いずれも宿主なしでは生活環を全うできない一年性の絶対寄生植物である。マメ科などの双子葉植物に寄生する *Striga gesnerioides* を除くすべての種はイネ科植物を宿主とする (Mohamed *et al.*, 2001)。特に著しい農業被害が報告されている種は、*Striga hermonthica*、*Striga asiatica* 及び *S. gesnerioides* の3種である (Spallek *et al.*, 2013)。その被害範囲は5000万ヘクタールに上り、アフリカ大陸の約100万人の生活に影響を与えている (Ejeta, 2007)。ストライガの種子が畑に入り込むと、作物の根の近傍で発芽し、地中で寄生を開始する。ストライガに寄生された作物は、生育遅延や葉のクロロシスやネクロシスなどの病徴があらわれる (第1図)。これらの病徴はストライガが地上に姿を表す前にみられることから、農家にとっては魔法によって作物が枯れていってしまうように思える。これが、ストライガが「魔女の草 (Witchweed)」と呼ばれる所以である (Mohamed *et al.*, 2001)。実際、魔女の草に寄生された畑は長年にわたり大きなダメージを受ける。ストライガの寄生を受けると、作物の収量は20–80%も減少すると試算されている。その上、ストライガ一個体から最大10万粒もの種子が生産されるため、被害は年々増大し、一度畑に入り込んだストライガを駆逐することは非常に困難である (Scholes and Press, 2008)。そのため、被害にあった農家の中には、最終的に畑を放棄せざるを得ない状況に追い込まれるものも出てくる。

ストライガがこのように駆除が難しい病害寄生雑草である理由は、その宿主植物と密接に連携した生活環に由来している (第2図)。まず、ストライガの種子は非常に小さく (200–300 μm)、土壤中では10年以上の長い間、発芽能力を失わずに休眠することができる。ストライガは宿主由来の発芽誘導物質を認識して発芽し、宿主の近傍で吸器 (haustorium) と呼ばれる寄生器官を形成し、宿主根に付着、侵入し、寄生を開始する。侵入した吸器は宿主の維管束に到達すると栄養をもらうことができるようになり、シュートの成長に伴って地上に顔を出し、花を咲かせ、多くの種子を生産する (Yoshida and Shirasu, 2012)。この埃のような小さな種子は風に拡散し、人や農業器具に付着して移動し、生息範囲を広げる。そしてまた翌年にストライガが地上に顔を出すのである。このような生活環の中で、ストライガが宿主を

認識し、寄生を成立するための重要なステップとして、発芽と吸器形成が挙げられる。ストライガの発芽と吸器形成における宿主の認識機構として最近明らかになってきたことを以下で紹介したい。

2. ストライガの発芽

ストライガの宿主認識はその発芽から始まる。ストライガは種子が小さく最低限の栄養しか保持していないため、発芽後すぐに宿主に寄生しないと枯死してしまう。そのため、ストライガは宿主となる植物の近傍で発芽する仕組みを備えている。植物ホルモンの一種として今では広く知られるストリゴラクトンは、1960年代にストライガの発芽誘導物質としてワタの根の滲出液から単離同定された (Cook *et al.*, 1966) (第3図)。ストリゴラクトンは土壤中で不安定な構造であるため、分泌した植物根の近傍でのみ存在し、発芽後すぐに宿主を見つけないストライガにとっては好都合である。ストリゴラクトンが発見された当初は、ストライガの非宿主植物であるワタがなぜストリゴラクトンを生産しているのかが疑問として残っていたが、2000年代に入ってから研究で、相利共生菌であるアーバスキュラー菌根菌の菌糸分岐の活性化物質であることが判明し (Akiyama *et al.*, 2005)、さらに、植物の枝分かれや葉の老化などの成長を制御する植物ホルモンであることが明らかになった (Gomez-Roldan *et al.*, 2008; Umehara *et al.*, 2008)。ストリゴラクトンの生理機能が明らかになったことで、シロイヌナズナやイネなどのモデル植物を用いた遺伝学的な研究が進み、その生合成経路やシグナル伝達系の理解が飛躍的に進んだ。ストリゴラクトンはカロテノイド由来の四環構造を持つラクトン化合物であり、その基本構造を保ちながらも様々な植物種から様々な構造が単離同定されている (Al-Babili and Bouwmeester, 2015; Xie *et al.*, 2010)。一種の植物が多様なストリゴラクトンを分泌し、寄生植物は多様な構造を持つストリゴラクトンに反応して発芽するため、ストリゴラクトンの構造と宿主特異性の関係は明確ではない (Xie *et al.*, 2010)。しかし、ストリゴラクトンの構造と寄生植物の発芽誘導活性には一定の関係性があるようである。最近になって、ストライガの発芽誘導能が低下するソルガム変異体 *low germination stimulant 1 (lgs1)* において、硫酸転移酵素のホモログをコードする遺伝子が欠損していることが明らかになった。興味深いことに、この変異体では、生産するストリゴラクトンの総量は野生型と変わらないが、その生産する主要なストリゴラクトンが5-デオキシストリゴールから立体構造の異なるオロバンコールへとシフトしていることが報告された (Gobena *et al.*, 2017) (第3図)。



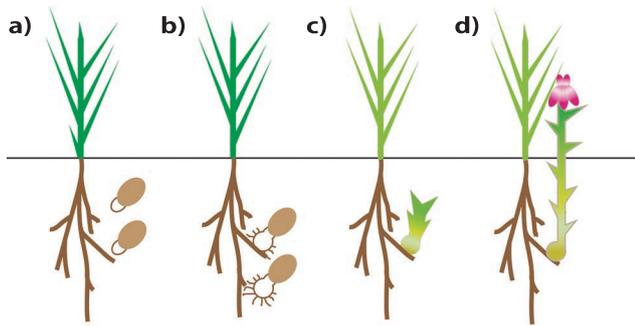
第1図 ストライガ (*Striga hermonthica*) の寄生の様子

a) ストライガに感染したスーダンのソルガム畑. b) ストライガに寄生されたソルガム. 左は寄生されていないソルガム. 右 (矢印) は寄生されたソルガム. 著しい成長阻害がみられる. c) b) の寄生されたソルガムの拡大写真. d) ストライガに寄生されていないソルガムの果実. e) ストライガに寄生されたソルガムの果実.

この結果は、ストリゴラクトンの構造を変化させることにより、植物生長や共生における生理活性を維持したまま寄生植物への耐性を付与できることを示しており、今後の寄生雑草耐性育種へ向けて重要な知見を与えた。

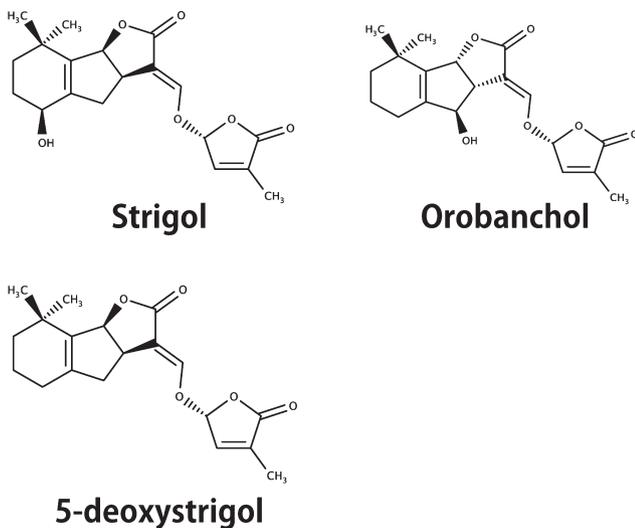
多様なストリゴラクトンを認識する寄生植物側のストリゴラクトン受容体についても、近年多くのことが明らかになってきている。シロイヌナズナやイネの枝分かれ変異体

の解析から、ストリゴラクトンの受容体として α/β 加水分解酵素をコードする *Dwarf14* (*D14*) が単離された (Arite *et al.*, 2009; de Saint Germain *et al.*, 2016). 一方で *D14* のパラログ遺伝子である *KAI2* (*Karrikin insensitive 2*) は煙由来の発芽促進物質であるカリキンのシグナルに関与することが示唆されていた (Waters *et al.*, 2012). 興味深いことに、ハマウツボ科寄生植物はゲノム中に重複した *KAI2* 遺伝子を持つ



第2図 ストライガの生活環

a) 宿主由来のストリゴラクトンにより発芽したストライガは、b) 宿主由来吸器誘導物質により吸器を形成し、c) 宿主根に感染する。感染された宿主はクロロシスなどの病徴がみられる。d) 宿主と維管束をつなげ、栄養を吸収できるようになったストライガは成長し、地上に姿を見せ、花を咲かせる。



第3図 主要なストリゴラクトンの構造

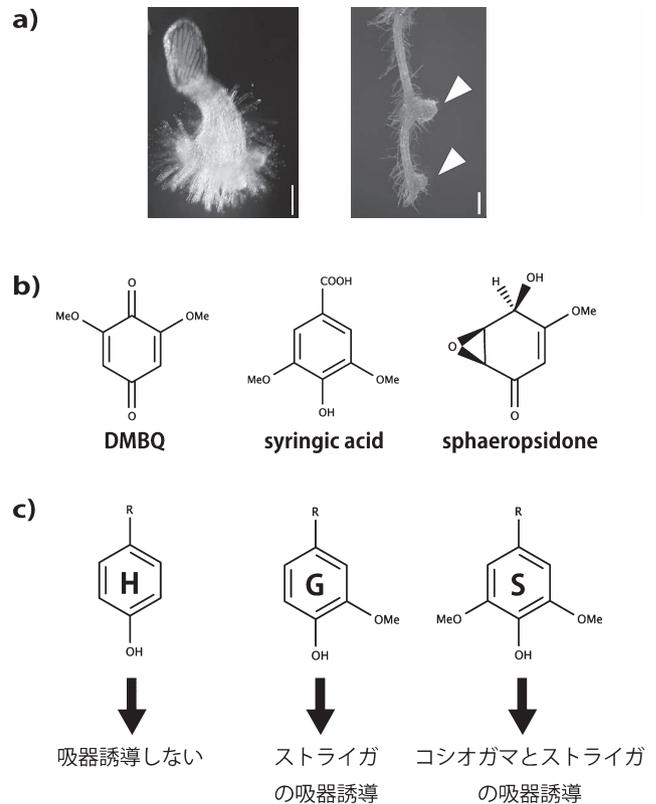
ワタから抽出されたストリゴール。ストライガの発芽誘導能が高い5-デオキシストリゴールと立体構造が異なりストライガ発芽誘導能の低いオロバンコール。

ている。ストライガの *KAI2* 遺伝子をシロイヌナズナに導入するとストリゴラクトン依存的な発芽ができるようになることから、ストライガにおけるストリゴラクトンの受容体が *KAI2* であることが明らかになった (Conn *et al.*, 2015)。ハマウツボ科の *KAI2* タンパク質は基質結合部位の立体構造がシロイヌナズナやイネと異なっており、*KAI2* タンパク質が多様なストリゴラクトンに対して異なる結合能を示すことが明らかとなった (Toh *et al.*, 2015; Tsuchiya *et al.*, 2010)。ゲノム中のストリゴラクトン受容体遺伝子の重複は多様なストリゴラクトンへの応答性を与えたと考えられ、その構

造解析が進むことによってストライガの発芽における宿主認識の機構が明らかになってくると考えられる。

3. 吸器の形成と吸器誘導物質

寄生植物の寄生成立におけるもう一つの重要なステップは寄生器官である吸器の形成である (Yoshida *et al.*, 2016)。ストリゴラクトンによる発芽誘導がストライガやオロバンキなどの絶対寄生植物に限られた現象であるのに対し、吸器の形成はすべての寄生植物種で観察される。ハマウツボ科寄生植物における吸器とは、根の一部の構造が変化したもので、根の細胞の肥大化や分裂を伴って形成されるコブ状の器官である。多細胞器官であるという点で真菌や卵菌などの吸器とは異なるが、その役割は菌類と同様に、宿主への付着、侵入、そして栄養分の吸収である (Yoshida *et al.*, 2016)。ストライガなどの絶対寄生植物は主根の先端部に吸器を形成し (terminal haustorium)、条件的寄生植物は根の側部に吸器を形成する (lateral haustorium) (第4図 a)。条件的寄生植物は吸器を形成しても根端を維持し根を機能さ



第4図 寄生植物の吸器誘導

a) ストライガ (左) とコシオガマ (右) の吸器。白い線はコシオガマの吸器を示す。スケールバーは 200 μm 。b) 吸器誘導物質の構造。c) リグニンモノマーの構造と吸器誘導における種特異性。

せることができるため、日和見的な寄生が可能となっている。宿主に侵入した吸器は宿主の維管束に到達し、道管の連結を形成することにより、栄養のやり取りが可能となる。

吸器の形成も宿主由来の化合物によって誘導されることが知られている。寄生植物の吸器誘導物質として2,6-dimethoxy-*p*-benzoquinone (DMBQ) がストライガの宿主であるソルガムの根の抽出物から単離された (Chang and Lynn, 1986) (第4図b)。DMBQ はストライガ以外にもハマウツボ科の条件的寄生植物である *Agalinis purpurea* やコシオガマ (*Phtheirospermum japonicum*)、*Triphysaria versicolor* などの吸器を誘導することが報告されている (Ishida *et al.*, 2011; Matvienko *et al.*, 2001)。その後、類似の構造を持つフェノール酸やフラボノイドでも吸器誘導活性が確かめられ (Albrecht *et al.*, 1999)、また、DMBQ と類似した構造を持つ化合物の吸器誘導活性の解析から、吸器誘導には酸化還元反応が寄与することが示唆された (Smith *et al.*, 1996)。吸器誘導物質の化合物の構造から、宿主細胞壁に由来するシリング酸やシナピル酸などのフェノール酸が、活性酸素種によって酸化されることで DMBQ が生じるというモデルが提唱された (Keyes *et al.*, 2001)。しかし、宿主における吸器誘導物質の生合成経路についてはほとんど知見が得られていなかった。そこで、筆者らは、構造の類似性から、二次細胞壁成分であるリグニンの生合成経路が吸器誘導物質の産生に関わるのではないかと考え、実験をおこなった。リグニンはフェニルプロパノイド経路から形成された *p*-クマリルアルコール (*p*-ヒドロキシシナミルアルコール)、コニフェリルアルコール、シナピルアルコールという3種類のリグニンモノマー (モノリグノール) が、酸化重合してポリマー化した高分子化合物である (Vanholme *et al.*, 2010)。この3種のモノマーの違いは3,5位にあるメトキシ基の数である。*p*-クマリルアルコールはメトキシ基を持たず、コニフェリルアルコールは3位に一つのメトキシ基、シナピルアルコールは3,5位にメトキシ基を持ち、それぞれのモノリグノールが重合したものを *p*-ヒドロキシフェニル (H) 型、グアイアシル (G) 型、シリングル (S) 型リグニンと呼ぶ (第4図c) (飛松, 2017)。DMBQ はシリング酸 (第4図b) の酸化によって生成するため、2つのメトキシ基を持つS型リグニン由来であると考えられる。そこで、メトキシ基の数の異なるリグニン生合成経路の中間産物を寄生植物に与える実験をおこなったところ、G型及びS型リグニンの生合成中間産物は吸器を誘導する一方で、メトキシ基を持たないH型リグニンの生合成中間産物は吸器誘導活性を示さなかった (第4図c)。さらに、S型リグニンモノマー及びその前駆体は、絶対寄生植物であるストライガと条件的寄生植物コシオガマの両者

に吸器形成を促す一方で、G型リグニンモノマーとその前駆体はストライガには吸器を誘導するが、コシオガマの吸器はほとんど誘導しないことが明らかとなった (Cui *et al.*, 2018)。植物から単離されたリグニンポリマーを用いた実験でも同様の傾向が示され、G型リグニンのみで構成される裸子植物由来のリグニンポリマーはコシオガマの吸器を誘導せず、ストライガの吸器を誘導した。さらに、リグニン組成を改変した宿主植物やもともとリグニン組成の異なる非宿主植物に寄生植物を感染させると、リグニン組成に応じて吸器の誘導率が変化したため、植物体内のリグニン組成が寄生植物の吸器誘導に関与していることが示された (Cui *et al.*, 2018)。これらの結果から、リグニンの生合成中間体やリグニンポリマーまたはその分解産物が寄生植物の吸器誘導物質の由来であろうと考えられた。これまであまり宿主特異性がみられないと考えられてきた吸器誘導物質であるが、寄生植物種によって特異性があることも明らかになった。このことは、リグニンの合成経路を改変することにより寄生植物の宿主特異性を変えることができる可能性を示している。一方で、リグニンが細胞壁の堅牢性を保持する主要な成分であり、リグニン改変植物では病原菌への感受性が変化することが知られている (Miedes *et al.*, 2014)。吸器形成物質の生合成経路をさらに詳細に突き止めることによって、植物の病原菌応答を含む外界ストレスへの耐性に影響を及ぼさずに寄生植物の寄生を免れる作物の育種が必要になってくると考えられる。

吸器形成物質である DMBQ は、多くのハマウツボ科寄生植物の吸器形成を誘導するが、絶対全寄生植物であるオロバンキ属、フェリバンキ属植物の吸器を誘導しないことが知られていた。近年の報告で、オロバンキは、イトスギの樹脂胴枯病の原因となる *Diplodia cupressi* 由来のファイトトキシンの一種である *Sphaeropsidones* を認識して吸器を形成することが報告された (Fernández-Aparicio *et al.*, 2016) (第4図b)。*Sphaeropsidones* は、芳香環にメトキシ基やオキソ基を付加した構造をしており、DMBQ やシリング酸と類似性を持ち、実際ストライガの吸器を誘導することが示されている (Fernández-Aparicio *et al.*, 2016)。このような類似の化合物に対して寄生植物の種によって応答性が変化していることは非常に興味深い。さらに、最近になって植物ホルモンであるサイトカイニンがオロバンキの吸器を誘導すること、また宿主分泌液の中にサイトカイニンに類似した構造を持つものが含まれていることが報告された (Goyet *et al.*, 2017)。サイトカイニンはストライガや *Triphysaria* でも吸器様構造を誘導することが知られており、ハマウツボ科に共通した吸器形成に関わる因子であることも考えられる。

ハマウツボ科寄生植物における吸器誘導物質の共通性と特異性を探ることで、新たな寄生植物防除法開発のヒントが得られると期待される。

4. 寄生植物に対する宿主の応答

これまでに、寄生植物の宿主認識シグナル分子について論じてきたが、では、寄生植物に侵入された宿主はどのように応答するのであろうか。寄生植物の感染に対して、様々な宿主、非宿主植物で *PR* (*Pathogenesis-related*) 遺伝子の発現や活性酸素種の生成、カロース沈着や過敏感細胞死などの免疫応答が誘導されることが知られている (Mitsumasa *et al.*, 2015; Saucet and Shirasu, 2016)。ストライガ耐性のイネ日本晴品種の解析から、ストライガ感染時には免疫応答を司る植物ホルモンであるサリチル酸やジャスモン酸が蓄積し、これらの植物ホルモンに応答する遺伝子の発現も上昇することが明らかになった (Mutuku *et al.*, 2015; Swarbrick *et al.*, 2008)。さらに、ジャスモン酸の生合成遺伝子を欠損している *hebiba* 変異体や、サリチル酸経路の病原菌抵抗性に中心的な役割を果たす転写因子 *WRKY45* 遺伝子をノックダウンしたイネでは、ストライガに対して罹病性になることが示された。しかし面白いことに、*NahG* 遺伝子の導入によりサリチル酸を分解したイネではストライガへの抵抗性が増していた (Mutuku *et al.*, 2015)。これらの結果から、サリチル酸とジャスモン酸のクロストークによりストライガ耐性が制御されており、内在性のサリチル酸よりもジャスモン酸の方がよりストライガ耐性に関与しているであろうと考えられた。実際、*WRKY45* ノックダウンイネにおけるストライガ罹病性が、ジャスモン酸投与により回復することから、*WRKY45* 転写因子を介したジャスモン酸合成が耐性に寄与していることがわかってきた (Mutuku *et al.*, 2015)。これらの知見から、寄生植物は高等植物ではあるが、宿主植物は病原菌認識と類似した応答を示すことが予想された。植物は病原菌に接すると、病原菌の持つパターン (Pathogen associated molecular pattern: PAMP) を細胞膜上のパターン認識受容体によって認識し、免疫応答を誘導する (パターン誘導性免疫)。一方で、病原菌はエフェクター分子を細胞内に送り込み植物の防御応答を逃れようとするが、植物は、さらに病原菌由来のエフェクターを検知する NBS-LRR (NLR) 型細胞内受容体を介してより強い免疫応答を引き起こす (エフェクター誘導性免疫)。これらの一連の仕組みはジグザグモデルとして知られている (Jones and Dangl, 2006; 川崎ら, 2013)。*S. gesnerioides* に抵抗性のササゲマメでは、抵抗性に関わる遺伝子として *Resistance* (*R*) 遺伝子が単離されている (Li and Timko, 2009)。この *R* 遺伝子が NLR 型

細胞内受容体をコードすることは、エフェクター誘導性免疫が寄生植物に対しても働いていることを示唆する。また、茎寄生植物であるネナシカズラは、野生トマト (*Solanum pennellii*) には寄生できるが、栽培トマト (*Solanum lycopersicum*) には寄生できない。QTL 解析により、このネナシカズラ抵抗性はトマトの膜局在型受容体様タンパク質によって引き起こされていることが明らかになった (Hegenauer *et al.*, 2016)。ネナシカズラからは、抵抗性を誘導する何らかのペプチド性因子が分泌されていると考えられた。その因子がネナシカズラ種に広く保存されていることから、PAMP に非常に近い性質を持つものだと考えられ、*Cuscuta factor* と名付けられた (Hegenauer *et al.*, 2016)。

寄生植物はエフェクターのような宿主植物を制御する因子を送り込んでいるのであろうか。寄生植物と宿主植物は維管束を連結し、植物間で RNA やタンパク質、低分子化合物のやり取りが盛んに起こっている (Kim *et al.*, 2014; Smith *et al.*, 2013)。最近の研究で、コシオガマとシロイヌナズナの寄生の際に、コシオガマがサイトカイニンを宿主に送り込むことによって宿主の根を太らせる *hypertrophy* という現象を起こしていることが明らかになった (Spallek *et al.*, 2017)。この現象はヤドリギなどの他の寄生植物でも観察されることから、植物ホルモンを送り込んで宿主の形態を変化させる現象は寄生植物全般に一般的におこなわれている可能性がある。このように寄生植物は、宿主の成長や防御応答を制御することによってその生息域を広げてきたのではないかと考えられる。ネナシカズラの場合には、ネナシカズラの miRNA が宿主植物細胞に移動し、宿主の mRNA をターゲットして分解することにより、宿主の遺伝子発現をコントロールしていることが報告されている (Shahid *et al.*, 2018)。寄生植物の miRNA が実際に寄生にとって必要なのかどうか、このような現象が他の寄生植物にも見られるのかどうか、まだ未解明な部分は多いが、寄生植物は宿主植物を操ることによって自身の生存に有利な環境を築いてきたと考えられる。

おわりに

寄生植物と宿主植物の間では、様々なシグナル因子を通じた相互作用が観察される。植物と病原菌に見られるような攻防の仕組みが寄生植物の進化の過程で獲得されたと考えられる。これらのシグナル因子の実態やその受容機構を解明することによって、世界各地で農業被害をもたらしている寄生雑草を防除する方法の開発につながることを期待している。

謝 辞

本研究をおこなうにあたり、奈良先端科学技術大学院大学・Songkui Cui 博士、和田将吾氏、京都大学生存圏センター・梅澤俊明先生、飛松裕基先生、京都大学農学部・高野俊幸先生、理化学研究所・Thomas Spallek 博士、市橋泰範博士、若竹崇雅博士、ケニア BecA-ILRI・Musembi Mutuku 博士、農業・食品産業技術総合研究機構・高辻博志博士、高橋章博士他、多数の先生方にご協力をいただきました。ここに感謝申し上げます。また、これらの研究は、文部科学省科学研究費補助金、国際原子力機関 (IAEA)、理化学研究所によりサポートを受けて実現いたしましたことを申し添え、謝意を表します。最後になりましたが、本総説の執筆機会をくださり、また貴重なコメントを下さいました岡山大学・一ノ瀬勇規先生、近畿大学・川崎努先生、東京農工大学・有江力先生に感謝申し上げます。

引用文献

- Akiyama, K., Matsuzaki, K. and Hayashi, H. (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435: 824–827.
- Al-Babili, S. and Bouwmeester, H.J. (2015). Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: 161–186.
- Albrecht, H., Yoder, J.I. and Phillips, D.A. (1999). Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite *triphysaria versicolor*. *Plant Physiol.* 119: 585–592.
- Arite, T., Umehara, M., Ishikawa, S., Hanada, A., Maekawa, M., Yamaguchi, S. and Kozuka, J. (2009). *d14*, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers. *Plant Cell Physiol.* 50: 1416–1424.
- Chang, M. and Lynn, D.G. (1986). The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *J. Chem. Ecol.* 12: 561–579.
- Conn, C.E., Bythell-Douglas, R., Neumann, D., Yoshida, S., Whittington, B., Westwood, J.H., Shirasu, K., Bond, C.S., Dyer, K.A. and Nelson, D.C. (2015). Convergent evolution of strigolactone perception enabled host detection in parasitic plants. *Science* 349: 540–543.
- Cook, C.E., Whichard, L.P., Turner, B. and Wall, M.E. (1966). Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour): isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154: 1189–1190.
- Costea, M. and Tardif, F.J. (2006). The biology of Canadian weeds. 133. *Cuscuta campestris* Yuncker, *C. gronovii* Willd. ex Schult., *C. umbrosa* Beyr. ex Hook., *C. epithymum* (L.) L. and *C. eoulinum* Weihe. *Can. J. Plant Sci.* 86: 293–316.
- Cui, S., Wada, S., Tobimatsu, Y., Takeda, Y., Saucet, S.B., Takano, T., Umezawa, T., Shirasu, K. and Yoshida, S. (2018). Host lignin composition affects haustorium induction in the parasitic plants *Phtheirospermum japonicum* and *Striga hermonthica*. *New Phytol.* 218: 710–723.
- Dawson, J.H., Musselman, L.J., Wolswinkel, P. and Dörr, I. (1994). Biology and control of *Cuscuta*. *Rev. Weed Sci.* 6: 265–317.
- Ejeta, G. (2007). The *Striga* scourge in Africa: A growing pandemic. *In* Integrating New Technologies for *Striga* Control, Towards Ending the Witch-hunt (Ejeta, G. and Gressel J., eds.). pp. 3–16, World Scientific Publishing, London.
- Fernández-Aparicio, M. Masi M., Maddau L., Cimmino A., Evidente M., Rubiales D. and Evidente A. (2016). Induction of haustorium development by sphaerosporones in radicles of the parasitic weeds *Striga* and *Orobanchae*. A structure-activity relationship study. *J. Agric. Food Chem.* 64: 5188–5196.
- Gobena, D., Shimels, M., Rich, P.J., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester, H., Kanuganti, S., Mengiste, T. and Ejeta, G. (2017). Mutation in sorghum *LOW GERMINATION STIMULANT 1* alters strigolactones and causes *Striga* resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 114: 4471–4476.
- Gomez-Roldan, V., Fermas S., Brewer P.B., Puech-Pagès V., Dun E.A., Pillot J.P., Letisse F., Matusova R., Danoun S., Portais J.C., Bouwmeester H., Bécard G., Beveridge C.A., Rameau C. and Rochange S.F. (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455: 189–194.
- Goyet, V., Billard, E., Pouvreau, J.B., Lechat, M.M., Pelletier, S., Bahut, M., Monteau, F., Spíchal, L., Delavault, P., Montiel, G. and Simier, P. (2017). Haustorium initiation in the obligate parasitic plant *Phelipanche ramosa* involves a host-exuded cytokinin signal. *J. Exp. Bot.* 68: 5539–5552.
- Hegenauer, V., Fürst, U., Kaiser, B., Smoker, M., Zipfel C., Felix G., Stahl M. and Albert M. (2016). Detection of the plant parasite *Cuscuta reflexa* by a tomato cell surface receptor. *Science* 353: 478–481.
- Ishida, J.K., Yoshida, S., Ito, M., Namba, S. and Shirasu, K. (2011). *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation of the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *PLoS One* 6: e25802.
- Jones, J.D. and Dangl, J.L. (2006). The plant immune system. *Nature* 444: 323–329.
- 川崎 努, 山口公志, 石川和也, 吉村智美, 山田健太, 吉村悠矢 (2013). 病原菌エフェクターによる PAMPs 誘導抵抗性の抑制機構. *日植病報* 79: 263–268.
- Keyes, W.J., Taylor, J.V., Apkarian, R.P. and Lynn, D.G. (2001). Dancing together. Social controls in parasitic plant development. *Plant Physiol.* 127: 1508–1512.
- Kim, G., LeBlanc, M.L., Wafula, E.K., dePamphilis, C.W. and Westwood, J.H. (2014). Genomic-scale exchange of mRNA between a parasitic plant and its hosts. *Science* 345: 808–811.
- Li, J. and Timko, M.P. (2009). Gene-for-gene resistance in *Striga*-cowpea associations. *Science* 325: 1094.
- Matvienko, M., Torres, M.J. and Yoder, J.I. (2001). Transcriptional responses in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor* to host plant signals. *Plant Physiol.* 127: 272–282.
- Miedes, E., Vanholme, R., Boerjan, W. and Molina, A. (2014). The role of the secondary cell wall in plant resistance to pathogens. *Front. Plant Sci.* 5: 358.
- Mitsumasu, K., Seto, Y. and Yoshida, S. (2015). Apoplastic interactions between plants and plant root intruders. *Front. Plant Sci.* 6: 617.
- Mohamed, K.I., Musselman, L.J. and Riches, C.R. (2001). The genus *Striga* (Scrophulariaceae) in Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 60–103.

- Mutuku, J.M., Yoshida, S., Shimizu, T., Ichihashi, Y., Wakatake, T., Takahashi, A., Seo, M. and Shirasu, K. (2015). The *WRKY45*-dependent signaling pathway is required for resistance against *Striga hermonthica* parasitism. *Plant Physiol.* 168: 1152–1163.
- Parker, C. (2009). Observations on the current status of *Orobanchae* and *Striga* problems worldwide. *Pest Manag. Sci.* 65: 453–459.
- Pennisi, E. (2010). Armed and dangerous. *Science* 327: 804–805.
- de Saint Germain, A., Clavé, G., Badet-Denisot, M.A., Pillot, J.P., Cornu, D., Le Caer, J.P., Burger, M., Pelissier, F., Retailleau, P., Turnbull, C., Bonhomme, S., Chory, J., Rameau, C. and Boyer, F.D. (2016). An histidine covalent receptor and butenolide complex mediates strigolactone perception. *Nat. Chem. Biol.* 12: 787–794.
- Saucet, S.B. and Shirasu, K. (2016). Molecular parasitic plant–host interactions. *PLoS Pathog.* 12: e1005978.
- Scholes, J.D. and Press, M.C. (2008). *Striga* infestation of cereal crops—an unsolved problem in resource limited agriculture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11: 180–186.
- Shahid, S., Kim, G., Johnson, N.R., Wafula, E., Wang, F., Coruh, C., Bernal-Galeano, V., Phifer, T., dePamphilis, C.W., Westwood, J.H. and Axtell, M.J. (2018). MicroRNAs from the parasitic plant *Cuscuta campestris* target host messenger RNAs. *Nature* 553: 82–85.
- Smith, C.E., Ruttledge, T., Zeng, Z., O'Malley R.C. and Lynn D.G. (1996). A mechanism for inducing plant development: the genesis of a specific inhibitor. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 93: 6986–6991.
- Smith, J.D., Mescher, M.C. and De Moraes, C.M. (2013). Implications of bioactive solute transfer from hosts to parasitic plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 16: 464–472.
- Spallek, T., Melnyk, C.W., Wakatake, T., Zhang, J., Sakamoto, Y., Kiba, T., Yoshida, S., Matsunaga, S., Sakakibara, H. and Shirasu, K. (2017). Interspecies hormonal control of host root morphology by parasitic plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 114: 5283–5288.
- Spallek, T., Mutuku, M. and Shirasu, K. (2013). The genus *Striga*: a witch profile. *Mol. Plant Pathol.* 14: 861–869.
- Swarbrick, P.J., Huang, K., Liu, G., Slate, J., Press, M.C. and Scholes, J.D. (2008). Global patterns of gene expression in rice cultivars undergoing a susceptible or resistant interaction with the parasitic plant *Striga hermonthica*. *New Phytol.* 179: 515–529.
- 飛松裕基 (2017). 植物と人を“支える”細胞壁の科学. 生存圏研究 13: 10–18.
- Toh, S., Holbrook-Smith, D., Stogios, P.J., Onopriyenko, O., Lumba, S., Tsuchiya, Y., Savchenko, A. and McCourt, P. (2015). Structure-function analysis identifies highly sensitive strigolactone receptors in *Striga*. *Science* 350: 203–207.
- Tsuchiya, Y., Vidaurre, D., Toh, S., Hanada, A., Nambara, E., Kamiya, Y., Yamaguchi, S. and McCourt, P. (2010). A small-molecule screen identifies new functions for the plant hormone strigolactone. *Nat. Chem. Biol.* 6: 741–749.
- Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., Akiyama, K., Arite, T., Takeda-Kamiya, N., Magome, H., Kamiya, Y., Shirasu, K., Yoneyama, K., Kyojuka, J. and Yamaguchi, S. (2008). Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455: 195–200.
- Vanholme, R., Demedts, B., Morreel, K., Ralph, J. and Boerjan, W. (2010). Lignin biosynthesis and structure. *Plant Physiol.* 153: 895–905.
- Waters, M.T., Nelson, D.C., Scaffidi, A., Flematti, G.R., Sun, Y.K., Dixon, K.W. and Smith, S.M. (2012). Specialisation within the DWARF14 protein family confers distinct responses to karrikins and strigolactones in *Arabidopsis*. *Development* 139: 1285–1295.
- Westwood, J.H., Yoder, J.I., Timko, M.P. and dePamphilis, C.W. (2010). The evolution of parasitism in plants. *Trends. Plant Sci.* 15: 227–235.
- Xie, X., Yoneyama, K. and Yoneyama, K. (2010). The strigolactone story. *Annu. Rev. Phytopathol.* 48: 93–117.
- Yoshida, S. and Shirasu, K. (2012). Plants that attack plants: molecular elucidation of plant parasitism. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15: 708–713.
- Yoshida, S., Cui, S., Ichihashi, Y. and Shirasu, K. (2016). The haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67: 643–667.