

ストライガのゲノム解析から見えてきた寄生植物の進化

吉田 聡子¹・白須 賢^{2,3}

¹奈良先端科学技術大学院大学 先端科学技術研究科

²理化学研究所 環境資源科学研究センター

³東京大学大学院 理学系研究科

Evolution of plant parasitism revealed by *Striga* genome analysis

Satoko Yoshida¹ and Ken Shirasu^{2,3}

¹Division of Biological Sciences, Graduate School of Science and Technology, NAIST

²Center for Sustainable Resource Science, RIKEN

³Graduate School of Sciences, The University of Tokyo

要旨 : Parasitic plants obtain nutrients and water from their angiosperm hosts via the infecting organ called haustorium. *Striga* spp. are devastating parasitic weeds that parasitize important crops, such as maize, rice and sorghum, and therefore cause significant yield losses that are estimated as billion dollars annually. Recent completion of *Striga asiatica* genome sequence provided us insights into evolution of parasitic plants. Whole genome duplication in the *Striga* lineage and co-option of lateral root development programs may have brought innovation of haustorium formation. The *KAI2* genes encoding strigolactone receptors were locally duplicated in the *Striga* genome. Furthermore, the large genome segments were horizontally transferred to *Striga* genome from their Poaceae hosts. This article summarizes the *Striga* genome evolution together with recently-sequenced holoparasitic *Cuscuta* genomes.

寄生植物とは

寄生植物は他の植物（宿主植物）に寄生して、宿主植物から栄養や水分を獲得して成長する植物である。他の植物から栄養や水分をもらうだけであれば、着生植物やつる植物など色々あるが、寄生植物が他の植物と決定的に違うのは、宿主の組織の中に入り込み、維管束を繋げて栄養を吸収することができるようになる点である。寄生植物には、宿主の根に寄生する根寄生植物と、茎に寄生する茎寄生植物が存在する。茎寄生植物には、ネナシカズラのように宿主植物に蔓状に巻きつくタイプのものや、ヤドリギのように通常は根になる部分に寄生器官を形成して寄生するものがある。根寄生植物には、ナンバンギセルやヤセウツボを含むハマウツボ科植物、芳香で有名な白檀やヤッコソウなどが含まれる。また、寄生植物は宿主への依存度に基づいて、絶対全寄生植物、絶対半寄生植物と条件的寄生植物に分類される。絶対全寄生植物とは宿主への寄生が生育に必要で光合成能を持たない種のことであり、絶対半寄生は宿主への寄生が必須だが光合成能を保持している種を示す。条件的寄生植物は光合成能を持ち、宿主なしでも生きることができる（Yoshida et al. 2016）。

いずれの寄生植物も、「吸器（haustorium）」と呼ばれる寄生器官を使って宿主への侵入や維管束の連結を行う点で共通している。吸器は根や茎から分化した器官であり、宿

主への付着、侵入および維管束の連結を担う寄生植物に特徴的な器官である（Yoshida et al. 2016）。ハマウツボ科寄生植物では、宿主由来の吸器誘導物質の刺激を受けて、根の細胞の膨張と分裂の再活性化が始まりコブ状の吸器が形成される。表皮細胞が分裂して根毛状の細胞である吸器毛を形成する。吸器毛はその先端部から粘着物質を分泌することで宿主への付着に働き、寄生を促進する（Cui et al. 2016）。宿主の表面に到達すると吸器の先端部の細胞は侵入細胞に分化し、宿主の根の細胞間へ侵入する。侵入細胞は根の表皮に由来する細胞層でできているが、表皮細胞のマーカー遺伝子の発現は侵入に伴って消失し、侵入細胞に特異的な遺伝子セットの発現が確認される（Wakatake et al. 2018）。侵入細胞が宿主の維管束に到達すると、道管に到達した侵入細胞の一部が道管へと分化し、寄生植物自身の道管との間に xylem bridge（道管の橋）を形成して道管を連結する（Wakatake et al. 2020）。篩部の連結は種によって異なり、宿主に全ての炭素源を頼っている絶対全寄生植物にのみ連結が確認されている（Kokla and Melnyk 2018; Krupp et al. 2019）。

ハマウツボ科は最も多くの寄生植物種を含み、独立栄養植物から条件的寄生、絶対半寄生、および絶対全寄生に至る宿主依存度の異なる種を包括していることから、寄生植物の進化の解析には最適な材料である（図1）。また、ハ

マウツボ科の絶対寄生植物の中には、ストライガやオロパンキ、フェリパンキなどの病害雑草となっている種が含まれている。中でもストライガは、トウモロコシやイネ、ソルガムなどのイネ科穀物に寄生し、その収量に影響を与えるため、毎年10億ドルを越す農業被害をもたらすことが知られている (Mutuku and Shirasu 2019)。ストライガなどの絶対寄生植物の種子は非常に小さく、発芽には宿主由来の植物ホルモンであるストリゴラクトンの刺激を必要とする。また、絶対寄生植物の吸器は、発芽した幼根の頂端部に頂端吸器 (terminal haustorium) を形成する一方で、条件的寄生植物は根の側面に側生吸器 (lateral haustorium) を形成する。ハマウツボ科の進化の過程では、吸器を形成できるようになったことで寄生能力を獲得して条件的寄生植物が誕生し、頂端吸器を形成することにより絶対寄生へと進化すると同時期に、発芽におけるストリゴラクトンの要求性や種子サイズの減少が生じ、宿主依存度が上がるにつれて光合成能力を失ったと考えられる (図1)。

近年のゲノム解析技術の発展の恩恵を受けて、筆者らは最近、ストライガ (*Striga asiatica*) のゲノムを解読した (Yoshida et al. 2019)。また、ヒルガオ科の絶対寄生植物であるネナシカズラ2種 (*Cuscuta campestris*, *Cuscuta australis*) のゲノムも同様に解読された (Sun et al. 2018; Vogel et al. 2018)。これらのゲノム解析から寄生植物の進化過程の一端が明らかになってきた。

ストライガのゲノム解読

ストライガ属には約30種の植物種が属しており、マメ科に寄生する *Striga gesnerioides* を除くほとんどの種はイネ科を宿主とする。中でも *Striga hermonthica* や *S. asiatica* はアフリカ半乾燥地域を中心に繁茂し、作物に寄生する重要病害雑草である。*S. hermonthica* が最も大きな被害をもたらす種であるが、この種は他家受粉植物でありゲノム解析には適していない。一方で、*S. asiatica* は自家受粉植物であり、1950年代にアメリカ合衆国に外来種として侵入し、ノースカロライナ州やサウスカロライナ州のトウモロコシ農業に大きな被害を与えたことが知られている。アメリカ合衆国の *S. asiatica* は少数の種から増殖したものであると考えられ、ゲノムのヘテロ接合度が極めて低いと考えられた。また、*S. asiatica* の推定ゲノムサイズは600 Mbp程度と比較的小さく、ゲノム解析に適していると考えた。次世代シーケンサーを用いて *S. asiatica* のゲノムをアセンブリし、34,577 遺伝子を予測した (Yoshida et al. 2019)。植物に共通して保存されている遺伝子の保存度を判定する BUSCO 解析では、87.1% の保存度で、同じプラットフォームを用いたゲノム解析によって得られた他の独立栄養植物のアセンブリよりわずかに低い値を示した。一方で、全寄生植物である2種のネナシカズラゲノムでは、*C. australis* が19,671 遺伝子、*C. campestris* では44,303 遺伝子と

遺伝子数には差があるものの、BUSCO 解析では、それぞれ80.6% および82.1% と低い保存度を示しており (Sun et al. 2018; Vogel et al. 2018)、半寄生であるストライガよりも全寄生であるネナシカズラで保存性の高い遺伝子を失っている様子が見て取れた。

寄生形質の獲得

S. asiatica のゲノムは近縁のゴマノハグサ科に属するミゾホオズキ (*Erythranthe guttata*, syn. *Mimulus guttatus*) との共通祖先で一度の全ゲノム重複を、ミゾホオズキと分岐した後もう一度全ゲノム重複が起こっていたことが明らかになった。興味深いことに、他の植物種の遺伝子とのオルソログ解析により、ストライガの種分化で拡大した遺伝子ファミリーの多くが、ミゾホオズキとの分岐後の全ゲノム重複で得られた遺伝子であると考えられた。これらの結果から、全ゲノム重複によって増えた遺伝子は寄生能力を獲得するための遺伝子ソースとして働いた可能性が考えられる。

また、吸器で特異的に発現する遺伝子とそのシロイヌナズナホモログの発現パターンを比較すると、根と花器官で発現している遺伝子が多く吸器で発現していることが分かった。吸器が侵入する際には侵入細胞と呼ばれる細長い細胞が分化する。宿主の維管束を認識してその方向に向かって細胞を伸ばす侵入細胞の性質は花粉管の伸長と類似性も指摘されている (Yang et al. 2014)。一方で、寄生の進行に伴って、側根の形成に関わる遺伝子が発現していたことから、側根形成プログラムが吸器形成に流用された可能性が考えられた。これらの結果は、寄生植物の祖先種で起こった全ゲノム重複により遺伝子が重複し、植物に元来備わっていた根や花の発生に関わる遺伝子プログラムが新規機能を獲得したことにより新規形質である吸器の形成が起こったという仮説を支持している。

ストリゴラクトン受容体遺伝子の重複

遺伝子重複は新機能の獲得に貢献することが知られている。その典型的な例が、ストライガのストリゴラクトン受容体群をコードする遺伝子ファミリーだろう。ストライガに特徴的な生存戦略として、ストリゴラクトンに応答した発芽機構が挙げられるが、そのストリゴラクトン受容体として、KARRIKIN INSENSITIVE 2 /HYPOSENSITIVE TO LIGHT (KAI2/HTL) が知られている (Conn et al. 2015; Toh et al. 2015; Tsuchiya et al. 2015)。もともと、シロイヌナズナの KAI2/HTL は煙由来の発芽誘導物質であるカリキン受容体として知られていたが、ハマウツボ科寄生植物の共通祖先から分岐 (divergent) したクレードの出現により、ストリゴラクトン受容体をコードする *KAI2d* 遺伝子群が進化した (Conn et al. 2015)。ハマウツボ科においても、シロイヌナズナ *KAI2d/HTL* オルソログで保存 (conserved) された *KAI2* (*KAI2c*) 遺伝子とシソ類に共通の中間的 (in-

termediate) な位置付けにある *KAI2* (*KAI2i*) 遺伝子が保存されており, *KAI2d* は遺伝子重複と収斂進化によって生じたと推定された. 今回のストライガのゲノム解析により, ストライガでは 21 個もの *KAI2* 遺伝子が保存されていることが明らかとなり, そのうちの 17 遺伝子は *KAI2d* クレードに属していた (Yoshida et al. 2019, 図 2a). また, ゲノムの中には偽遺伝子と思われる *KAI2* 遺伝子断片も見つかり, ストライガでは *KAI2d* 遺伝子の特異的な重複が起こり, 一定数の遺伝子については淘汰されている最中であると考えられる. 周辺ゲノム領域のシntenニー解析を行うと, *KAI2c* 遺伝子ではミゾホオズキのゲノムとシntenニーが見られるのに対し, *KAI2i* 領域ではミゾホオズキでシntenニック領域が存在するものの *KAI2i* 自体は保存されていなかった (図 2b). 一方, 寄生植物特異的な *KAI2d* 遺伝子領域に関しては周辺領域同士でもシntenニーは見られず, いくつかのタンDEM重複が確認された. 従って, *KAI2d* 遺伝子はハマウツボ科共通祖先で出現し, 局所的なタンDEM重複によってコピー数を増やしたと考えられた. この受容体種の大幅な増加がストライガの広い宿主域を支え, 各地で甚大な農業被害を出す理由の一つである可能性がある.

寄生植物における遺伝子喪失

宿主から栄養を獲得できるようになった寄生植物は, 従来の栄養獲得手段を喪失する方向に進化してきた. 特に全寄生植物の多くは, 光合成や根による無機栄養および水分の吸収の機能を失っている. この機能の喪失はゲノム上の遺伝子の保存状態にも色濃く反映されている. 絶対全寄生植物であり, その名の通り根の無い植物であるネナシカズラでは, 根の発生に関わる遺伝子および光合成に関わる遺伝子の多くを失っていた (Sun et al. 2018). 一方で, 絶対寄生植物ではあるものの, ある程度の光合成能を持ち不定根を作ることができるストライガでは, 顕著な必須遺伝子の喪失はみられなかった (Yoshida et al. 2019). しかし, オルソログ解析により遺伝子数が減少した遺伝子ファミリーの機能を検出してみると, 植物ホルモン応答やストレス応答に関わるオルソロググループの遺伝子数が有意に縮小していることが分かった. 例えば, オーキシン応答のシグナル経路を詳しく解析すると, それぞれの遺伝子ファミリーは保存されているものの, *IAA*, *SAUR* や *GH3* などのホモログ遺伝子数が減少していることが見て取れる (図 3). しかし一方で, オーキシシンシグナルは寄生過程において重要な役割を担う必須なシグナル経路である (Ishida et al. 2016; Wakatake et al. 2020). 基本的なシグナル経路を保ちながら, ストライガの進化過程における根や葉の形態の簡略化に伴って, 遺伝子数が減少しシグナル経路の複雑性が失われていく過程がゲノムに反映されていると考えられる. 同様に光合成に関わる遺伝子についてもや, ストレ

ス応答遺伝子についても遺伝子数の減少が見られた. 絶対半寄生植物のゲノム解析によって, 機能喪失の途中経過を検出できていると考えている.

遺伝子の水平伝播

寄生植物に特徴的な遺伝子の獲得経路として, 宿主植物からの遺伝子の水平伝播があげられる (Yoshida et al. 2010). 遺伝子の水平伝播とは, 親子関係のない種から遺伝子を獲得することで, 遺伝子系統樹を作成すると種の系統関係と矛盾するトポロジーが見えることで判断できる. 寄生植物は宿主植物と細胞同士を接して生育する特殊な生育環境から, 通常の植物よりも多くの遺伝子水平伝播が見られる. 葉緑体やミトコンドリアなどの原核生物型のゲノムにおいては, 水平伝播は比較的頻繁に見られ, 実際に寄生植物のミトコンドリアゲノムでも確認されている (Barkman et al. 2007). しかし, 真核生物の核コード遺伝子の水平伝播は稀な現象である. ストライガのゲノム解析から, 新たな 34 個の水平伝播遺伝子が見つかった (Yoshida et al. 2019). 宿主であるイネ科植物ゲノムと比較すると 60 kbp にも及ぶ長い領域で水平伝播が起こっていたことから, ゲノム領域自体が伝播したと考えられる. タンパク質コードする遺伝子のみならず, レトロトランスポゾン配列の水平伝播も確認されたため, ゲノム領域の水平伝播において, レトロトランスポゾンがゲノム領域を移動させるのに一役買った可能性もある.

興味深いことに, 核遺伝子の水平伝播は, 宿主への依存性と相関関係があることが報告されている. 宿主なしでも生育できる条件的寄生植物では, 水平伝播遺伝子はほとんど見つからないのに対し, 宿主に全ての栄養素を依存する絶対全寄生植物では, 光合成能を持つ絶対半寄生植物に比べて高い頻度で水平伝播が見られる (Yang et al. 2016). 実際に, 絶対寄生植物であるネナシカズラでは, 100 以上の水平伝播遺伝子が見つかり, さらにその一部はハマウツボ科で見つかった水平伝播遺伝子と同じ遺伝子ファミリーに由来していることが報告されている (Yang et al. 2019). 水平伝播に遺伝子の指向性が存在するのか, ランダムに伝播した遺伝子が寄生植物に有利な形質を与えたために選択的に保存されているのかは未だ不明で, さらなる解析が待たれる. また, 水平伝播した遺伝子は, しばしば 24 nt miRNA のターゲットになっている. ネナシカズラと宿主の間では miRNA が移行することが知られており (Shahid et al. 2018), 水平伝播遺伝子に由来する miRNA が宿主との相互作用を制御している可能性が示唆されている (Yang et al. 2019).

将来の展望

寄生植物のゲノム解析によって, 寄生植物の進化の様子が明らかになってきた. 遺伝子重複により新たな遺伝子の獲得や, 根や花の発生プログラムの流用による新規機

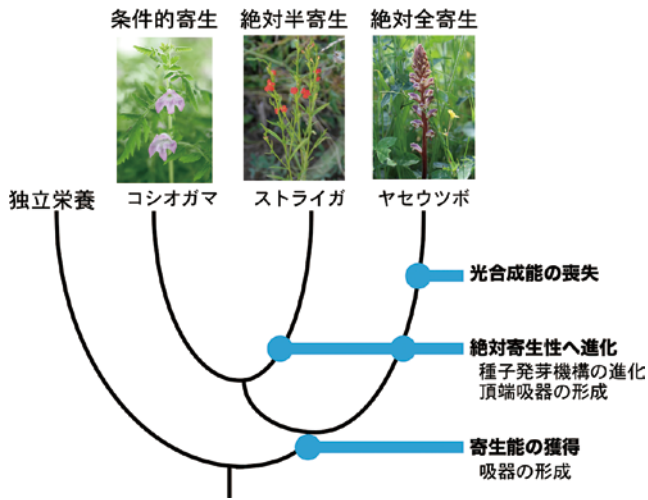


図1 ハマウツボ科寄生植物の進化
ハマウツボ科寄生植物の進化過程を簡略的に示した。写真はコシオガマ (*Phtheirospermum japonicum*), ストライガ (*Striga asiatica*) およびヤセウツボ (*Orobancha minor*)。水色の丸が進化的イベントを示す。

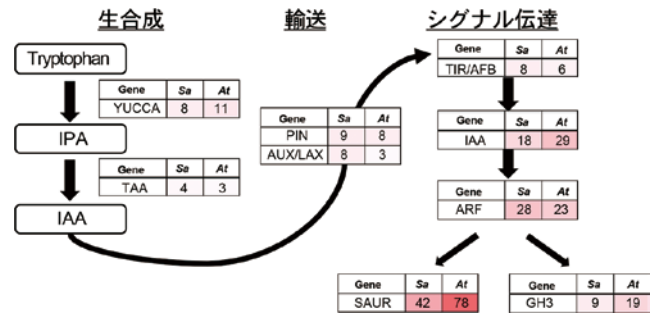


図3 オーキシン経路のストライガにおける保存性
At: シロイヌナズナの遺伝子数. Sa: ストライガの遺伝子数.

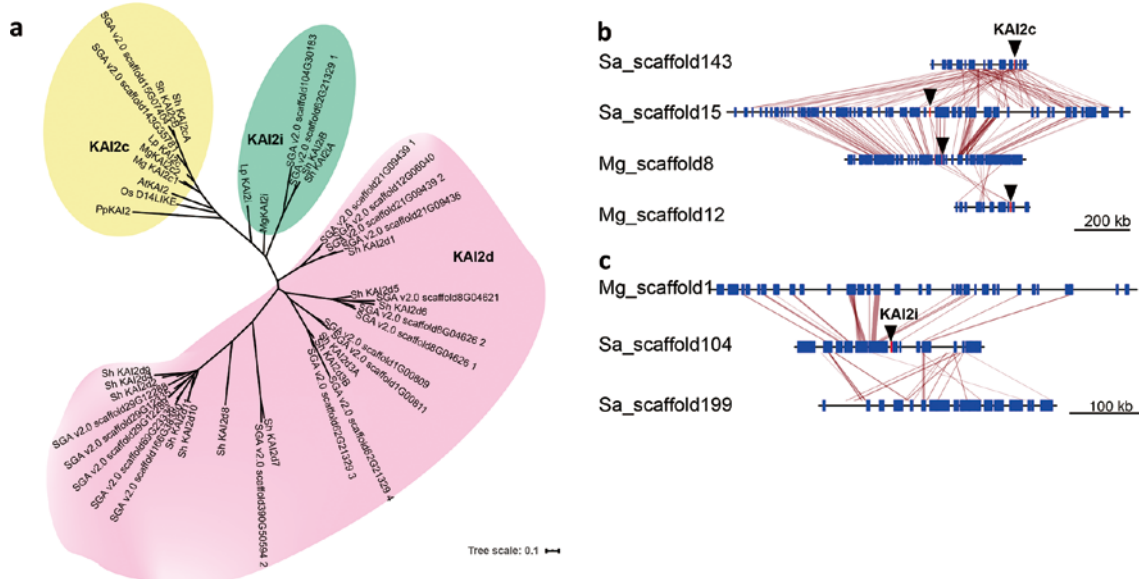


図2 ストライガにおける *KAI2* 遺伝子の重複とシンテニー解析
a. *KAI2* 遺伝子の系統樹. *S. asiatica* (SGA), *S. hermonthica* (Sh), *Erythranthe guttata* (Mg), *Arabidopsis thaliana* (At), *Lindenbergia philippensis* (Lp) および *Oryza sativa* (Os) の *KAI2* 遺伝子を使用した. b. *KAI2c* 領域におけるストライガ (Sa) とミゾホオズキ (Mg) 間のゲノムシンテニー解析. c. *KAI2i* 領域におけるストライガ (Sa) とミゾホオズキ (Mg) 間のゲノム比較. 黒線が *KAI2* 遺伝子コード領域を示す. 細い線は遺伝子の相同性を示す. シンテニー領域は存在するが, *KAI2i* は保存されていない. *KAI2d* 領域ではゲノムシンテニーは確認されなかった.

能の獲得, さらに吸器形成従属栄養になったことで遺伝子ファミリーの縮小や遺伝子喪失が起こっていた. 一方で, *KAI2* のような寄生植物に特異的な機能を持った遺伝子の重複も確認され, 遺伝子重複が寄生進化に大きな役割を果たしたことも見えてきた. また, 遺伝子の水平伝播が宿主との相互作用に影響を与えている可能性も示唆されている. ゲノム解析の対象を広げることで, 多くの種の比較解

析が可能になり, 寄生植物に共通して保存されている遺伝子や共通して喪失した遺伝子群が明らかになってくると考えられる. 同時にモデル寄生植物を使った機能解析を進めることで, 寄生の進化の鍵を握る遺伝子の単離が可能になるはずである. これらの解析を通して, 植物がどのように新しい機能を獲得し, 不要となった遺伝子を喪失したのか, そしてそのゲノム進化がどのように寄生植物の環境適応を

最適化したのが明らかになると期待される。

謝辞

本研究を行うにあたりペンシルバニア州立大学 Claude W. dePamphilis 先生, ソウル大学 Doil Choi 先生, UC リバーサイド大学 David Nelson 先生, 京都大学 山口信次郎先生, 明治大学 瀬戸義哉先生, 愛媛大学 米山弘一先生, 宇都宮大学 野村崇人先生, 東京農工大学 笠原博之先生はじめたくさんの共著者の皆様にお世話になりました。この場を借りて御礼申し上げます。ストライガの種子はバージニア大学 Michael Timko 先生からご分与いただきました。また, 本研究は文部科学省科研費 (No. 17H06172, 15H05959, 18H02464 および 18H04838) および JST PRESTO (JPMJPR194D) による支援を受けて行いました。

文 献

- Barkman, TJ, McNeal, JR, Lim, SH et al. (2007) Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants. *BMC evol biol* **7**: 248.
- Conn, CE, Bythell-douglas, R, Neumann, D et al. (2015) Convergent evolution of strigolactone perception enabled host detection in parasitic plants. *Science* **349**: 540-543.
- Cui, S, Wakatake, T, Hashimoto, K et al. (2016) Haustorial hairs are specialized root hairs that support parasitism in the facultative parasitic plant, *Phtheirospermum japonicum*. *Plant Physiol* **170**: 1492-1503.
- Ishida, JK, Wakatake, T, Yoshida, S et al. (2016) Local auxin biosynthesis mediated by a YUCCA flavin monooxygenase regulates haustorium development in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *The Plant Cell* **28**: 1795-1814.
- Kokla, A and Melnyk, CW (2018) Developing a thief: Haustoria formation in parasitic plants. *Devel Biol* **442**: 53-59.
- Krupp, A, Heller, A and Spring, O (2019) Development of phloem connection between the parasitic plant *Orobancha cumana* and its host sunflower. *Protoplasma* **256**: 1385-1397.
- Mutuku, JM and Shirasu, K (2019) *Striga*. *Curr Biol* **29**: R1064-R1065.
- Shahid, S, Kim, G, Johnson, NR et al. (2018) MicroRNAs from the parasitic plant *Cuscuta campestris* target host messenger RNAs. *Nature* **553**: 82-85.
- Sun, G, Xu, Y, Liu, H et al. (2018) Large-scale gene losses underlie the genome evolution of parasitic plant *Cuscuta australis*. *Nature Comm* **9**: 4-11.
- Toh, S, Holbrook-Smith, D, Stogios, PJ et al. (2015) Structure-function analysis identifies highly sensitive strigolactone receptors in *Striga*. *Science* **350**: 203-208.
- Tsuchiya, Y, Yoshimura, M, Sato, Y et al. (2015) Probing strigolactone receptors in *Striga hermonthica* with fluorescence. *Science* **349**: 864-868.
- Vogel, A, Schwacke, R, Denton, AK et al. (2018) Footprints of parasitism in the genome of the parasitic flowering plant *Cuscuta campestris*. *Nature Comm* **9**: 2515.
- Wakatake, T, Ogawa, S, Yoshida, S et al. (2020) An auxin transport network underlies xylem bridge formation between the hemi-parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* and host *Arabidopsis*. *Development* **147**: dev187781.
- Wakatake, T, Yoshida, S and Shirasu K (2018) Induced cell fate transitions at multiple cell layers configure haustorium development in parasitic plants. *Development* **145**: dev164848.
- Yang, Z, Wafula, EK, Honaas, LA et al. (2014) Comparative transcriptome analyses reveal core parasitism genes and suggest gene duplication and repurposing as sources of structural novelty. *Mol Biol Evol* **32**: 767-790.
- Yang, Z, Wafula, EK, Kim, G et al. (2019) Convergent horizontal gene transfer and cross-talk of mobile nucleic acids in parasitic plants. *Nature Plants* **5**: 991-1001.
- Yang, Z, Zhang, Y, Wafula, EK et al. (2016) Horizontal gene transfer is more frequent with increased heterotrophy and contributes to parasite adaptation. *Proc Natl Acad Sci U S A* **113**: E7010-7019.
- Yoshida, S, Cui, S, Ichihashi, Y et al. (2016) The haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Ann Rev Plant Biol* **67**: 643-667.
- Yoshida, S, Kim, S, Wafula, EK et al. (2019) Genome sequence of *Striga asiatica* provides insight into the evolution of plant parasitism. *Curr Biol* **29**: 3041-3052.e4.
- Yoshida, S, Maruyama, S, Nozaki, H et al. (2010) Horizontal gene transfer by the parasitic plant *Striga hermonthica*. *Science* **328**: 1128.

連絡先: 〒 630-0192 奈良県生駒市高山町 8916-5
奈良先端科学技術大学院大学 先端科学技術研究科
吉田 聡子
TEL: 0743-72-5481
E-mail: satokoy@bs.naist.jp

〒 230-0450 神奈川県横浜市鶴見区末広町 1-7-22
国立研究開発法人理化学研究所
白須 賢
TEL: 045-503-9574
E-mail: ken.shirasu@riken.jp