



根寄生植物の寄生メカニズム

——ゲノム解読とモデル実験系の確立で農業被害の撲滅に道

若竹 崇雅 *Takanori Wakatake*

東京大学大学院 理学系研究科 生物科学専攻 博士3年

吉田 聡子 *Satoko Yoshida*

奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科・研究推進機構 特任准教授

白須 賢 *Ken Shirasu*

理化学研究所 環境資源科学研究センター 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(客員)

ハマウツボ科根寄生植物は、作物の根に寄生し甚大な被害を与えるため、特にアフリカや南欧で深刻な問題となっている。本稿では寄生植物として初めてゲノム解読が終了したストライガ、モデル植物として系が確立したコシオガマを中心とした研究を概説し、これまで明らかになってきた根寄生の分子メカニズムに迫る。

1 はじめに

寄生植物と聞いてどのような植物を想像するだろうか？ 世界一大きな花を咲かせ、腐臭で虫をおびき寄せるラフレシア。他の植物につるを巻きつけて、寄生するネナシカズラ。他の樹に寄生し、樹上で一生を過ごすヤドリギ。寄生植物と一口にいっても、そのライフスタイルは多種多様である。これら寄生植物に共通するのは、他の植物から水分や栄養を奪う能力を進化の過程で身につけた点である。植物は本来、水と光と最低限の無機栄養があれば生活できる独立栄養生物であるが、寄生植物は自分だけで栄養を作ることをやめ、他の植物から栄養を奪うという、いわば植物らしさを捨てた新たな戦略

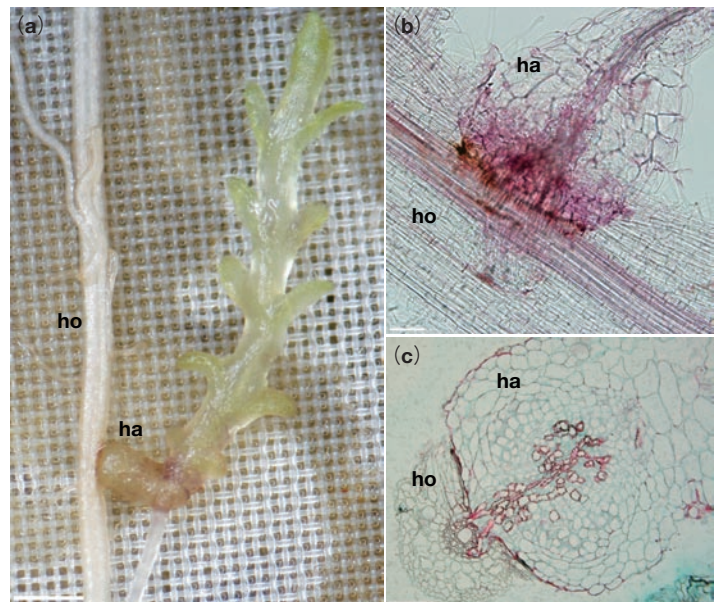


図1 イネに寄生する *Striga hermonthica*

(a) 発芽後2週間経過した *S. hermonthica*。Bar = 500 μm 。(b) サフランイン染色をした寄生部位。道管が赤く染まって見える。Bar = 50 μm 。(c) サフランインとファストグリーンで二重染色をした寄生部位の横断切片。Bar = 100 μm 。haは吸器、hoはイネの根をそれぞれ示す。

【関連する領域】

組織：大学(理学系, 農学系), 理化学研究所環境資源科学研究センター
業界：農業, バイオテクノロジー

学科：生物, 化学
学問：化学工学, 生物学, 農学, 植物学, バイオテクノロジー

をとるようになった。この寄生形質の獲得は被子植物の進化の過程で、およそ12回独立に起こっており、決して珍しいものではない。本稿では、そのような寄生植物のうち筆者らの研究グループで扱っているハマウツボ科根寄生植物についての研究を紹介する。

2 ハマウツボ科根寄生植物の寄生様式とストライガによる農業被害

ハマウツボ科に属する植物は、*Lindenbergia* 属を除いたすべての植物が根寄生植物である。根寄生植物は、宿主となる植物の根が近くにやってくると、自分の根の一部を「吸器 (haustorium)」とよばれる特殊な器官へと変形させる。この吸器は宿主となる植物の根へと附着し、組織の侵略を始める。そして、宿主植物の根の維管束まで到達すると、吸器細胞の一部を道管要素へと分化させ、自分自身の道管と宿主植物の道管をつなげてしまう (図1)。このようにしてできた宿主との連結を通して、水分や栄養分を奪うのである。植物体内での栄養の輸送経路である維管束を標的にする戦略は、非常に合理的であるといえよう。一般に寄生植物は宿主への依存度に従って、三つのクラスに分けられる。すなわち、条件的半寄生、絶対半寄生、絶対全寄生である。ハマウツボ科にはこの三つのクラスすべての寄生植物が含まれており、寄生形質の獲得から、絶対寄生性の獲得、光合成能の欠如といったさまざまな段階の進化を解析するにはちょうどいい研究材料でもある。

さて、寄生植物に寄生された宿主はというと、栄養を奪われてしまうので多くの場合生育が阻害されてしまう。そして、主要な穀物に寄生しその収量



図2 ソルガムに寄生する *S. hermonthica*

スーダンのソルガム畑で撮影。

を大幅に減らしてしまう寄生植物が、アフリカを中心に深刻な問題となっている。その寄生植物が、「魔女の草 (witchweed)」ともよばれるストライガである。ストライガはハマウツボ科に属する絶対半寄生植物で、ソルガム、ヒエ、トウモロコシ、陸稲、サトウキビなどに寄生し、1年で10億ドルにも及ぶ被害を出している (図2)。ストライガの存在は昔からよく知られていたが、これまでに有効な駆除方法は確立されていない。植物が植物に寄生するので、除草剤などの使用が難しく、さらに、ストライガは大きさ $200\ \mu\text{m}$ 以下の非常に小さい種子を約10万粒もつけるので、土壌からの種子の除去もほぼ不可能である。この種子は風によって塵のように飛ばされ容易に拡散し、土壌中で何十年も休眠することが可能である。ひとたびストライガの種子に汚染されてしまうと、その農地は何十年も使えなくなってしまう、また、感染地域は拡大していく一方である。このような状況を打開するべく、ハマウツボ科の寄生植物の寄生メカニズムについての研究が精力的に進められてきた。

3 ストライガの宿主認識機構

絶対半寄生植物であるストライガは、宿主の存在が必要不可欠であり、発芽後すぐに寄生を確立できなければ生長できずに死んでしまう。そのため、宿主の存在を適切に認識し、発芽のタイミングを厳密に制御するメカニズムが発達している。この制御に関わっている化学物質が、1966年にストライガの発芽を誘導する物質としてワタの根の滲出液から同定され、ストリゴールと命名された。のちに、似たような生理活性と分子構造を持つ植物由来の化学物質群が同定され、それらをストリゴラクトンと総称するようになったが、植物が寄生植物の発芽を誘導する、つまり、自分自身のデメリットとなるような物質を土壌中に分泌している理由は長い間わからなかった。その答えが明らかになったのは2005年のことである。日本の研究グループの成果により、ストリゴラクトンは植物の共生菌の一種であるアーバスキュラー菌根菌を活性化させるシグナルであることがわかった。さらに、2008年にストリ

ゴラクトンが分枝を制御する**植物ホルモン***であることが明らかになると、ストリゴラクトンについての研究が飛躍的に進み、その生合成経路、受容体、シグナル経路などがモデル植物であるシロイヌナズナやイネなどで次々に明らかになった。ストリゴラクトンの分泌量は貧栄養条件下で特に多くなることから、ストリゴラクトンは貧栄養条件下で分枝を抑制すると同時に、土壌中のリン酸を供給してくれる共生菌を活性化させるシグナルとして機能することで、栄養条件と植物の生長のバランスを取る役目を果たしていることがわかってきた。ハマウツボ科の寄生植物は、このストリゴラクトンシグナルを土壌中でハイジャックすることで、宿主となる植物が近傍にいることを感知し、効率の良い寄生を実現している。一方、ストリゴラクトンシグナルがない、すなわち、宿主となる植物が近くにいない場合は、何十年も休眠を続け、宿主植物がやってくる機会をうかがっているのである。

宿主の近傍で無事発芽した後には、吸器を形成し宿主植物の組織へと侵入しなければならない。この際にも、どこに宿主植物がいるかを適切に認識し、その方向へと向かって伸長し、さらに吸器を形成する必要がある。ストリゴラクトン自体には吸器形成を誘導する活性はないので、吸器形成の誘導は発芽シグナルとは独立した別のシグナルによって制御されていると考えられていた。そこで、1986年に吸器形成を誘導する物質 (HIF: haustorium inducing factor) としてソルガムの根の抽出液から単離、同定されたのが、2,6-dimethoxy-1,4-benzoquinone (DMBQ) である。DMBQがどのように生成されるのかはいまだはっきりとは示されていないが、その構造から植物細胞の持つ細胞壁に由来するものであることが

示唆されている。いくつかのDMBQ類縁体も吸器誘導活性を持ち、それらの化学物質が一定範囲の酸化還元電位を持つことから、酸化還元シグナルがHIFによって誘導される吸器形成に関わっていることが示唆されている。

4 ストライガのゲノム解読

従来の寄生植物に関する研究は、生理活性を持つ化学物質の同定や、顕微鏡を用いた吸器の形態的な観察などにとどまっており、遺伝子を扱った分子生物学的な研究はほとんどなかった。ゲノム情報が未知の生物で分子生物学的研究をおこなうには、長い時間と大きなコストがかかるからだ。しかし、**次世代DNAシーケンス***技術の登場によりこれが可能となった。筆者らの研究グループでもこの技術を活用して、寄生植物の研究を進めてきた。その成果の一つが***Striga asiatica***のゲノム解読である。生物の設計図であるゲノムは、ストライガの寄生メカニズムやその進化を理解するうえで欠かせない情報である。この解析からわかってきたことの一つが、ストライガの発芽を制御するストリゴラクトン受容体のユニークな進化である。***D14***と***KAI2***は遺伝子重複によって生まれたパラログであり、シロイヌナズナではそれぞれストリゴラクトンと、煙由来の発芽誘導物質であるカリキンを認識する。このうち、***KAI2***遺伝子の数が***S. asiatica***で異常に多くなっていることが明らかになった。ハマウツボ科と同じシソ目に属するセイタカミゾホオズキ (*Mimulus guttatus*) のゲノムには三つしかコードされていないのに対し、***S. asiatica***ゲノムには20個もの***KAI2***がコードされていた。他の研究グループとの共同研究から、ハマウツボ科寄生植物では***KAI2***を

コードする遺伝子数が、非寄生植物と比べて有意に多くなっていることがわかってきた。このうち寄生植物特異的な***KAI2***遺伝子をシロイヌナズナに導入すると、シロイヌナズナ種子がストリゴラクトンに反応して発芽するようになった。これらの結果から***KAI2***遺伝子のパラログである***D14***遺伝子と寄生植物特異的な***KAI2***遺伝子はストリゴラクトン受容体として収斂進化していることと、ストリゴラクトン受容体遺伝子の増加が、ハマウツボ科寄生植物における、ストリゴラクトンを利用した宿主植物認識機構発達の一因であることが考えられる (図3)。

もう一つわかってきた面白い現象が、**遺伝子の水平伝播*** (HGT: horizontal gene transfer) である。寄生植物は吸器を介して宿主植物と物理的にも生理的にも密接なかわりを持つので、他種間でのHGTが比較的高頻度で起こっていると考えられている。最近、茎寄生植物であるネナシカズラとその宿主植物の間で大量のmRNAの移動が起こっていることが報告されており、寄生植物と宿主植物の間で遺伝物質のやり取りがおこなわれていることが明

用語解説 Glossary

【植物ホルモン】

植物が作り出す低濃度で生理活性のある物質。情報伝達や成長制御などの機能を担う。オーキシン、サイトカイニン、ジベレリン、アブシジン酸、エチレン、ブラシノステロイド、ジャスモン酸、ストリゴラクトン、ペプチドホルモンなどが知られている。

【次世代DNAシーケンス】

断片化された大量のDNA配列を、高速に決定する技術。ゲノム解読や遺伝子発現解析、クロマチン構造解析などその応用範囲は広い。現在では、第3世代のシーケンス技術も普及しつつある。

【遺伝子の水平伝播】

他個体間や他種間で核酸の移動が起こり、それがゲノムの中に取り込まれる現象。多細胞生物の場合、生殖細胞のゲノムDNAへの取り込みが起こらなければ子孫には伝わらない。

らかになってきた。筆者らの研究グループでも、トランスクリプトーム解析をおこない、*S. hermonthica*がイネ科の植物から機能未知の遺伝子を獲得していたことを報告している。また、今回得られた*S. asiatica*のゲノム情報を用いてより詳細な解析をおこなったところ、タンパク質をコードする遺伝子が少なくとも3回、さらに、レトロトランスポゾンの移動が少なくとも独立に3回起こっていることが明らかになった。これら宿主植物から得た遺伝物質が寄生形質に寄与しているかなどはわからないが、遺伝物質が種間でも流動的なものであることの証明であるといえるだろう。このように生物のゲノムには進化の過程で起こった出来事が刻まれており、ゲノム解読とはその生物の歴史を紐解くのと同様の意味を持つと考えることもできる。

5 モデル寄生植物としてのコシオガマ

以上のように次世代シーケンス技術を活用したゲノミクスやトランスクリプトミクスから、寄生という現象の

全体像を捉えることに成功した。これらの解析から浮かび上がってきた寄生に重要であると考えられる遺伝子が、本当に寄生に重要であることを証明するには、その遺伝子の分子レベルでの機能をより詳細に解析する必要がある。しかし、今のところストライガはこの解析に向いてはいない。絶対寄生植物であるストライガは、実験室環境での生長コントロールが難しく、次世代の種子を得るのも簡単ではない。形質転換法もいまだに確立されておらず、分子生物学的研究が困難である。そこで、

筆者らの研究グループでは日本にも自生しているハマウツボ科の条件的寄生植物であるコシオガマ (*Phtheirospermum japonicum*) を、ハマウツボ科寄生植物のモデル生物として位置づけ研究を進めている (図4)。コシオガマは実験室環境でよく生育し、世代時間が約3ヶ月と比較的短い。また、自家受粉をするので遺伝学にも適している。研究が進んでおりリソースが充実している植物、たとえばシロイヌナズナやイネなど、に寄生できる場所も有利な点である。そして、筆者らの研究グ

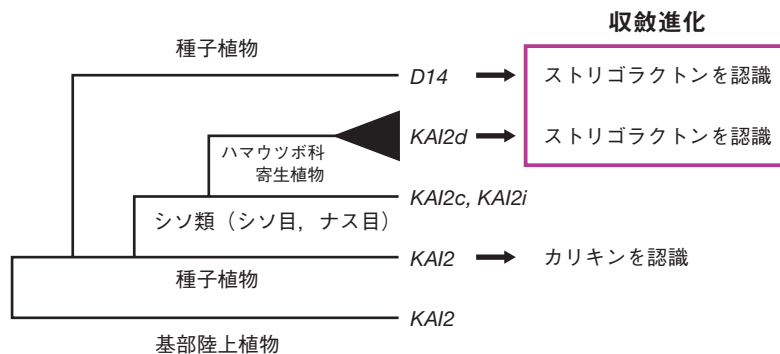


図3 KAI2進化のモデル図

D14は種子植物が進化する前にKAI2から分岐したパラログと考えられており、ストリゴラクトンへの特異的な応答を示す。ほとんどの被子植物は一つか二つのKAI2を持つが、ハマウツボ科寄生植物は平均して5から六つのKAI2を持つ。そのうち、寄生植物特異的な特徴を持つKAI2d遺伝子がストリゴラクトンへの応答を示す。

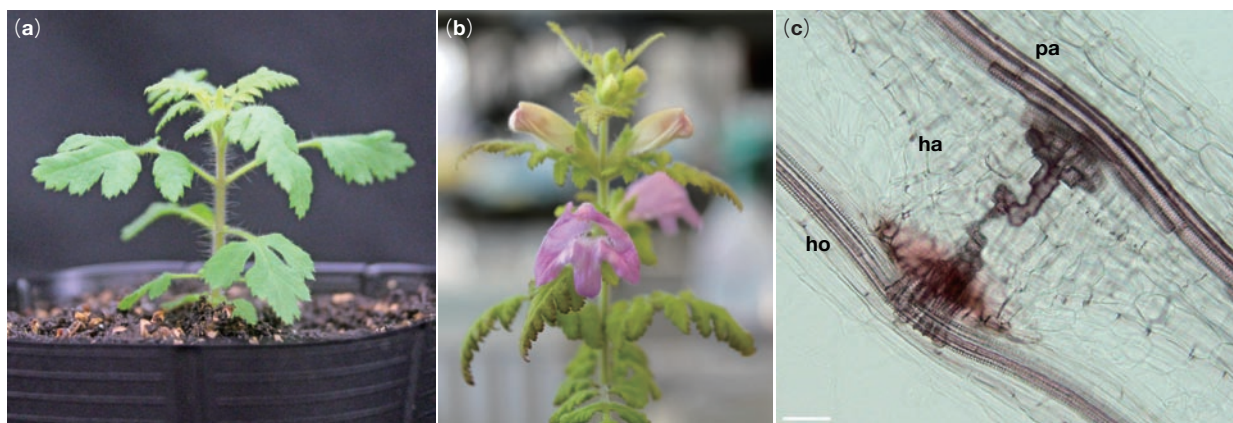


図4 コシオガマ *Phtheirospermum japonicum*

(a) 独立栄養生長するコシオガマ。(b) コシオガマの花。短日条件下で花成を誘導できる。(c) サフラニン染色をした寄生部位。道管が赤く染まって見える。paはコシオガマの根、haは吸器、hoはシロイヌナズナの根をそれぞれ示す。Bar = 50 μ m。

ループでは *Agrobacterium rhizogenes* を用いた形質転換法を確立している。これにより、蛍光タンパク質の導入や、RNAi、さらにはCRISPR/Cas9を用いたゲノム編集*といった解析もすることができる。また、コシオガマは独立して生長することができるので、寄生能を失った変異体の単離も可能である。筆者らは、次世代シーケンス技術を用いたゲノム解読を進め、研究に必要なリソースを整備してきており、変異体原因遺伝子の迅速な同定も可能になってきている。

コシオガマを用いた解析例としては、*PjYUC3* 遺伝子の同定があげられる。筆者らは、吸器発生初期のトランスクリプトーム解析をおこない、発生に重要な植物ホルモンであるオーキシンの合成鍵酵素である *PjYUC3* がDMBQに応答して発現することを発見した。オーキシン応答性プロモーターであるDR5で吸器発生時のオーキシン応答を解析すると、確かに吸器頂端部で強い活性が検出され、これは *PjYUC3* の発現パターンとも一致した。RNAi法で *PjYUC3* をノックダウンすると、形成される吸器の数が減少し、逆に、根の表皮付近で特異的に発現を誘導すると吸器様の構造が観察されることから、*PjYUC3* による表皮付近でのオーキシンの生合成が吸器発生に重要であると考えられる。オーキシンが植物の発生

に関わることはさまざまな場面で既に明らかになっていることではあるが、外環境によって誘導される局所的な生合成が器官発生に関わるのは新しい制御機構だと思われる。

6 おわりに

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。次世代シーケンス技術の活用とモデル生物としての実験系の確立から、ようやく吸器発生の分子メカニズムの一端が見えてきたところである。今後達成されるべきものの一つとしては、ストライガの形質転換法の確立があげられる。ストライガ撲滅を目指す研究においては、ストライガを使っ

た実験が最も直接的で、説得力のある解析手法であろう。寄生植物が宿主植物から栄養を奪うメカニズムの解明も課題である。水分や無機栄養は道管の接続から奪うと考えられるが、ストライガと宿主植物の師管同士の直接的な接続は観察されていない。どのような仕組みで有機栄養を宿主から奪うのかはいまだ謎である。また、進化学的な面からみると、ハマウツボ科の非寄生植物である *Lindenbergia* 属に吸器形成能を付与し、進化の過程で起こった寄生形質獲得イベントを再現することが一つの大きな目標といえるのではないだろうか。実際に農業被害を与えているストライガと、モデル生物として実験系が確立したコシオガマを研究し、そこで得られた知見を統合することで、これらの疑問の解決を目指していきたい。

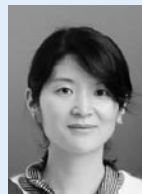


若竹 崇雅 *Takanori Wakatake*

東京大学大学院 理学系研究科 生物科学専攻 博士3年

略 歴：2012年、東京大学理学部生物学科卒業。2014年、東京大学大学院理学系研究科生物科学専攻修士課程修了。現在、同博士後期課程に在籍中。

専 門：植物分子生物学、細胞生物学



吉田 聡子 *Satoko Yoshida*

奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科・研究推進機構 特任准教授

略 歴：2001年、東京大学理学系研究科博士課程修了。理学博士。英国セインズベリー研究所研究員、ドイツ共和国ミュンヘン大学大学スタッフ、理化学研究所上級研究員を経て、2016年より奈良先端科学技術大学院大学特任准教授。

専 門：植物生理学、寄生植物学

受賞歴：日本植物学会奨励賞(2012年)、文部科学大臣表彰若手科学者賞(2013年)



白須 賢 *Ken Shirasu*

理化学研究所 環境資源科学研究センター 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(客員)

略 歴：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・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。一貫して植物免疫の研究に従事。2005年より理化学研究所グループディレクター。2008年より東京大学大学院 理学系研究科・教授(兼任教員)。

専 門：植物免疫学、植物病理学

受賞歴：木原記念財団学術賞(2011年)

用語解説 Glossary

【ゲノム編集】

ヌクレオチド配列特異的なヌクレアーゼを利用し、ゲノム上の狙った配列を改変する技術。CRISPR/Cas9 システムではヌクレアーゼであるCas9と配列を指定するガイドRNAを用意するだけでよく、従来の方法と比べて簡便なため広く普及している。