

# 根寄生植物の種子発芽刺激物質ストリゴラクトンの構造解析研究

謝 肖男 (宇都宮大学 バイオサイエンス教育研究センター)

xie@cc.utsunomiya-u.ac.jp

植物の根から根圏に放出されたストリゴラクトン (strigolactone, SL) は、根寄生植物の種子発芽刺激物質として、また、AM 菌の菌糸分岐誘導物質として、それぞれ寄生と共生のシグナルとして働いている。一方、植物体内では、地上部および地下部の形態制御などを司る植物ホルモンとして機能するなど、SL は重要かつ多様な生理機能を担っている。このように、SL は天然物化学、化学生態学、植物生理学、雑草科学、植物学を含む多くの研究分野から注目されている。SL は植物界に広く分布しており、その化学構造も多種多様である。本稿では、これまでの研究成果を中心に、天然 SL の化学構造の多様性と、植物界における SL の分布について解説する。

## はじめに

ストリゴラクトン (SL) は、根寄生植物 *Striga lutea* の発芽刺激物質として単離された strigol およびその構造類縁体の総称である。20 世紀末までに 5 種類の天然 SL が単離され、さらに多くの植物が SL 様物質を生産・分泌していることが知られていた。しかし、植物が自身を危機に曝すような根寄生植物の発芽刺激物質を生産・分泌する理由は不明であった。その後、SL の 1 種である 5-deoxystrigol (5DS) が、アーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) の宿主認識に関わる菌糸分岐誘導物質として単離された。すなわち植物は、無機栄養分、特にリン酸を供給する AM 菌の共生を促すシグナルとして SL を根圏に分泌していることが分かった。しかし、AM 菌の非宿主であるアブラナ科のシロイヌナズナやマメ科のホワイトルーピンも SL を生産・分泌することから、SL は、他にも重要な機能を担っている可能性が示唆されていた。その後 SL は植物の地上部の枝分れを制御する新しい植物ホルモンであることが明らかとなった。さらに最近の研究から、根および根毛の生長制御、根粒菌の共生促進、光形態形成、葉の老化、二次生長の制御など、SL の新たな機能が次々と明らかにされている。現在までにおよそ 30 種類の天然 SL が種々の植物の根浸出物から単離・構造決定されているが、天然 SL の構造多様性は、生合成、代謝、生理機能に深く関わっていることが明らかになってきた。

## 天然 SL の化学構造の多様性

宿主植物が生産・分泌する何らかの物質によって根寄生植物の種子が発芽することは、既に 19 世紀に報告されていた。しかし、その物質が純粋な形で取り出され、構造が確定したのは 20 世紀の後半に入ってからである。1966 年、最初の SL である strigol が strigyl acetate と共に *S. lutea* の発芽刺激物質として *Striga* の非宿主であるワタの根浸出液から単離・構造決定された。非宿主由来であったため、真の発芽刺激物質として疑問視されていたが、その後 *Striga* の宿主であるトウモロコシ、ソルガムなどの根浸出液にも存在することが確認された。1992

年には sorgolactone と alectrol がそれぞれソルガムとササゲの根浸出液から単離された。*Orobanche minor* (ヤセウツボ)の宿主であるアカクローバーの根浸出液から *Orobanche* の発芽刺激物質として初めて orobanchol と alectrol が単離された。Alectrol はその後、orobanchyl acetate であることが分かった。5DS は AM 菌の分岐誘導物質として最初に単離された SL であるが、その後、多くの陸上植物種に存在することが示された。Sorgomol はソルガムの根浸出液から単離された strigol および orobanchol の異性体である。単子葉植物だけではなく、ホワイトルーピンやレンゲなどの双子葉植物も sorgomol を生産している。7-Oxo-orobanchol、7-oxo-orobanchyl acetate と 7-hydroxy-orobanchyl acetate はアマの根浸出液から単離された SL であり、キュウリを含む多くの植物が分泌している。Solanacol と solanacyl acetate はベンゼン環を持つユニークな SL であり、タバコなどナス科植物が分泌する。Fabacol および fabacyl acetate はエンドウの根浸出液に含まれるエポキシド構造を有する SL である。

これらの天然 SL は典型的 SL (または古典的 SL) と呼ばれ、三環性の ABC 環母核にエノールエーテルを介してメチルブテノライド (D 環) が結合した基本骨格を有している。カロテノイドを出発物質として中間体である carlactone (CL) が生合成され、ABC 環が CL の酸化的環化反応によって形成されたのちに、A 環または B 環がさらなる化学修飾を受けて多種多様な SL が生合成されていると考えられている。典型的 SL には、C 環の配位が  $\alpha$  配位 (奥向き) の SL と、 $\beta$  配位 (手前向き) の SL が存在する。典型的 SL は、この C 環の立体化学に基づき、C 環が  $\beta$  配位の strigol-type SL と、 $\alpha$  配位の orobanchol-type SL に分類される。5DS が strigol-type SL、4-deoxyorobanchol (4DO) が orobanchol-type SL における基本的な化学構造である (図 1)。

このような SL の立体構造の違いが根寄生植物種子に対する発芽刺激活性や AM 菌の菌糸分岐誘導活性に深く関与していることが知られている。立体異性体を用いた構造活性相関研究では、活性に 100 倍以上の違いが認められることもある。また、最近の研究から、植物地下部から地上部への SL の移動は、道管経由ではなく、細胞間輸送であることが示された。この細胞間輸送においても、SL の立体化学が重要であることが明らかとなっている。

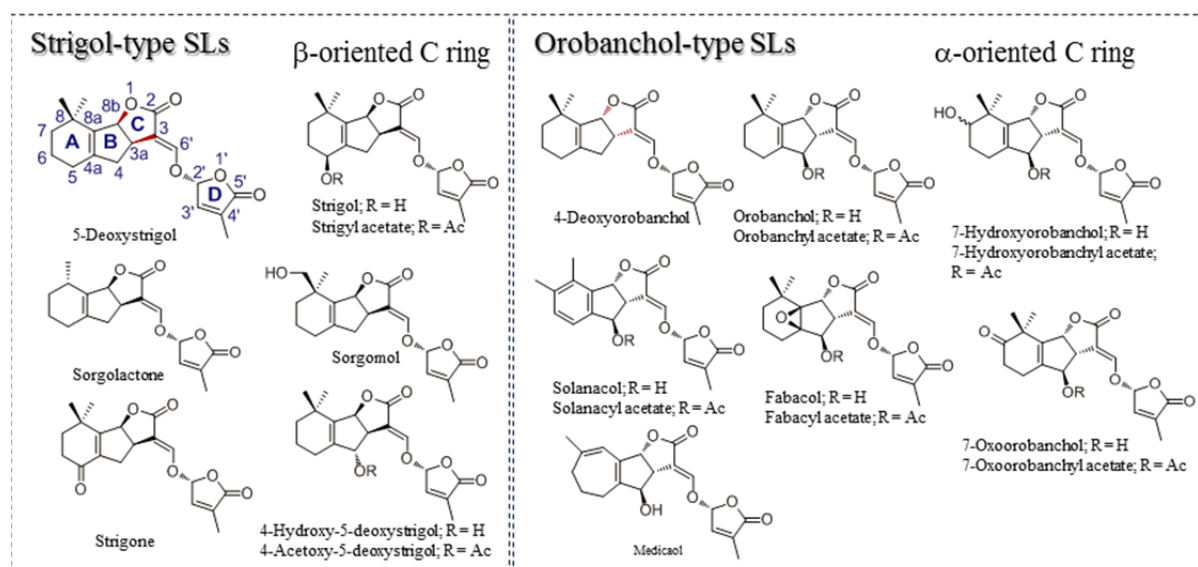


図 1. 天然 SL の化学構造

典型的 SL は 5DS または 4DO を基本骨格とするもので、ABC 環の三環性母核を有する。大

部分の典型的 SL は 6 員環の A 環を持つが、タルウマゴヤシから単離された *medicaol* の A 環は 7 員環であり、SL の構造多様性のさらなる広がりがうかがえる。

最近、これらの典型的 SL とは異なり、ABC 環の三環性母核を持たない新奇 SL (非典型的 SL) が種々の植物の根浸出液から単離されている。*Avenaol* と *heliolactone* は、それぞれエンバクとヒマワリから単離された新奇発芽刺激物質であり、典型的 SL とは別の経路で CL から生合成されると考えられている。CL の MAX1 (P450)酸化により得られる *carlactonoic acid* (CLA)は、トウモロコシ、ヒマワリ、イヌカタヒバ、ポプラなど多くの植物種が根から分泌している (図2)。さらに、少なくとも 10 種類以上の非典型的 SL (CL 誘導体) の存在が示唆されている。これまで分析した植物について精査した結果、非典型的 SL を中心に分泌する植物からは、典型的 SL が検出されない傾向が確認されている。例えば、*avenaol* を生産するセイヨウチャヒキからは、既知の典型的 SL は全く検出されない。シダ類のイヌカタヒバが非典型 SL を中心に分泌していることから、非典型 SL は少なくとも 4 億年前には植物の根圏に存在していたことが示唆される。植物界に古くから存在する非典型的 SL は、現在解明されている機能以外にも、植物と他の生物を繋ぐ重要なシグナルとして働いていた可能性も考えられる。

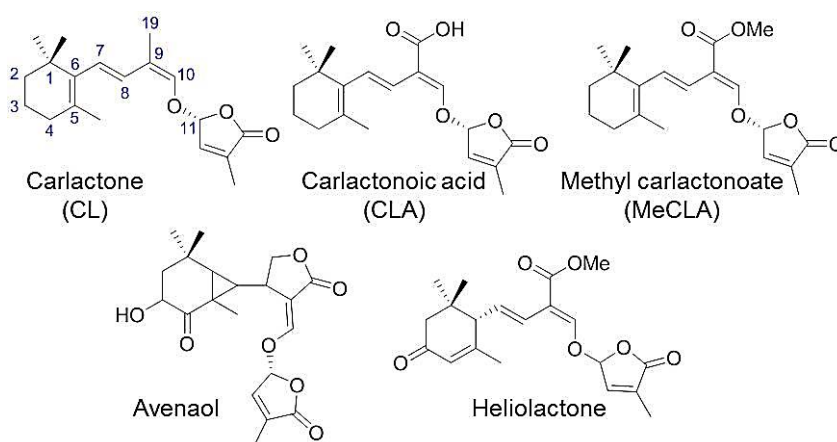


図2. 非典型 SL : SL 生合成中間体 (上段) と新奇 SL (下段)

## 植物界における SL の分布

SL は陸上植物の基部に位置するとされるタイ類のゼニゴケ、およびほぼ同時期に誕生したセン類のヒミツリガネゴケからも検出されている。コケ植物より進化したシダ植物のイヌカタヒバ、さらに進化を遂げた裸子植物のクロマツとイチョウからも既知 SL の生産が確認されている。被子植物では、イネやキュウリは *orobanchol-type* SL、ワタやソルガムは *strigol-type* SL、レンゲについては両タイプの SL の生産が確認されている。*Strigol-type* SL と *orobanchol-type* SL の両者を生産するタバコとレンゲについて、興味深いデータが得られた。タバコが生産する *strigol-type* SL と *orobanchol-type* SL には、品種間において顕著な量的差異が認められた。バーレー種タバコみちのく 1 号の *strigol-type* SL と *orobanchol-type* SL の生産量は同程度であるのに対し、黄色種タバコつくば 1 号が生産する *strigol-type* SL は *orobanchol-type* SL の 1% に過ぎない。また、タバコとレンゲの両植物において、無機栄養条件がどちらか一方の SL 生産に影響を与えることがわかった。これまでの植物栄養学的研究により、SL の生産は P 欠乏や N 欠乏により促進されることが知られている。タバコでは、P 欠乏によって *strigol-type* SL の分泌量が 1,000 倍以上に増大したが、*orobanchol-type* SL の分泌量には殆ど変化が認められなかった。レンゲにおいても同様の現象が確認されており、P および N 欠乏で *strigol-type* SL の生産は促進されるが、*orobanchol-type* SL の生産には影響しない。これらの現象は、*strigol-type*

SL および orobanchol-type SL の生合成経路がそれぞれ個別に制御されていることを示唆している。

## おわりに

根寄生植物の種子発芽刺激物質として植物の根浸出液から単離された SL は、根寄生植物の種子発芽を促進するだけでなく、AM 菌との共生を促進する。また SL あるいはその代謝物は、植物の生長・分化を調節する植物ホルモンとしても機能している。特に、根圏という特殊な環境中では、そこに生息する生物は 4 億年以上に亘って SL に曝されており、SL をシグナルとして直接利用するだけではなく、SL を代謝・変換した後に利用している可能性も高い。今後、新奇 SL の単離・構造解析研究を通して、SL の新たな生理作用を解明し、植物の形態制御による収量増加や生育調節、AM 菌共生の促進による生産性の増大と環境耐性の付与、さらには発展途上国の農業生産に壊滅的な被害を与えている根寄生雑草の有効な防除法の構築に貢献したいと考えている。

## 謝辞

日本農学進歩賞の受賞にあたっては、日本農薬学会より推薦を賜りました。米山弘一会長をはじめ、ご支援いただきました受賞選考委員会委員長三芳秀人先生および選考委員の先生方に深く感謝を申し上げます。本研究を行うにあたり、御指導をいただきました、宇都宮大学・米山弘一教授、竹内安智名誉教授、帝京大学・横田孝雄名誉教授、大阪府立大学・秋山康紀教授、および共同研究者の方々に心から御礼申し上げます。本研究は、日本学術振興会、科学研究費補助金、イノベーション創出基礎的研究推進事業、農林水産業・食品産業科学技術研究推進事業による補助を受けて実施されました。

## 引用文献

1. Cook, CE, Whichard, LP, Turner, B, Wall, ME and Egley, GH (1966) Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): Isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154: 1189-1190.
2. Seto, Y, Sado, A, Asami, K, Hanada, A, Umehara, M, Akiyama, K and Yamaguchi, S (2014) Carlactone is an endogenous biosynthetic precursor for strigolactones. *Proc Natl Acad Sci USA* 111: 1640-1645.
3. Xie, X, Yoneyama, K and Yoneyama, K (2010) The strigolactone story. *Annu Rev Phytopathol* 48: 93-117.
4. Al-Babili, S and Bouwmeester, HJ (2015) Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu Rev Plant Biol* 66: 161-186.
5. Xie, X, Yoneyama, K, Kisugi, T, Uchida, K, Ito, S, Akiyama, K, Hayashi, H, Yokota, T, Nomura, T and Yoneyama, K (2013) Confirming stereochemical structures of strigolactones produced by rice and tobacco. *Mol Plant* 6: 153-163.
6. Xie, X, Yoneyama, K, Kisugi, T, Nomura, T, Akiyama, K, Asami, T and Yoneyama, K (2016) Structure- and stereospecific transport of strigolactones from roots to shoots. *J Pestic Sci* 41: 55-58.