

2022年7月13日

東北大学大学院生命科学研究科  
宇都宮大学

## 植物の繁栄を支える菌根菌共生の起源 植物ホルモンであるストリゴラクトンの祖先的機能の解明

### 【発表のポイント】

- ・ ほとんどの植物は土壌中の養分を効率よく吸収するためにアーバスキュラー菌根菌（AM菌）<sup>\*1</sup>と共生しています。
- ・ 植物は根からシグナル物質ストリゴラクトン（SL）<sup>\*2</sup>を分泌し、AM菌との共生を促します。
- ・ SLは種子植物では成長を調節する植物ホルモンとしても働きます。
- ・ SLのこの2面的機能の起源について、シグナル物質としての機能は陸上植物の共通祖先で進化し、植物ホルモンとしての機能は種子植物の共通祖先において進化したと考えられることを証明しました。

### 【概要】

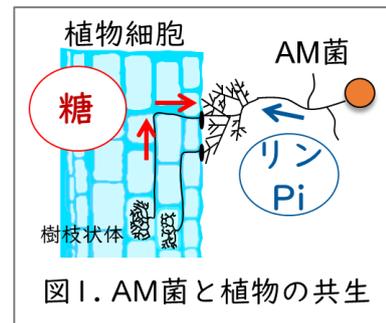
約5億年前に陸上に進出した植物にとって、栄養が乏しい陸上で栄えるためにはAM菌との共生が必須でした。現在も80%以上の植物がAM菌と共生しています。植物は、シグナル物質としてSLを根から分泌し、AM菌に働きかけて植物との共生を促しています。SLはまた、植物体内では植物ホルモンとして働き、植物の成長を制御します。このように土壌中でのシグナル物質と植物ホルモンという2面的機能をもつSLですが、これまでその起源は知られていませんでした。東北大学大学院生命科学研究科の経塚教授らのグループは、コケ植物を用いた研究から、陸上植物の共通祖先が獲得した土壌中でのシグナル物質がSLの起源であり、SLが分泌されることでAM菌共生が可能となったこと、さらには種子植物の共通祖先がSL受容体遺伝子を獲得したことで植物ホルモンとして機能するようになったことを実験的に証明しました。本研究は、陸上植物が繁栄し地球を緑の惑星にすることができた理由の端緒を明らかにした画期的な成果です。

本研究結果は、（7月8日の）Nature Communications 誌（電子版）に掲載されました。

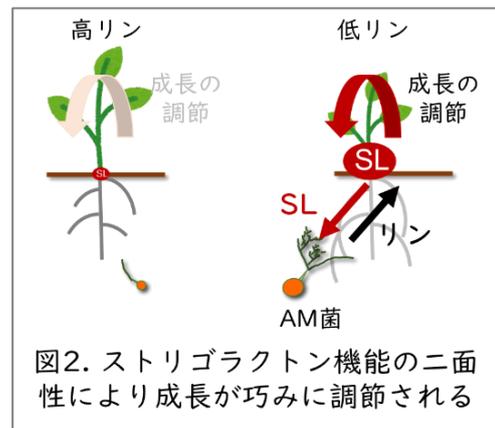
## 【詳細な説明】

### 背景

約5億年前に陸上に進出した植物は、紫外線、重力、乾燥など陸上の過酷な環境に適応する仕組みを進化させることにより陸上で繁栄してきました。植物が陸上進出した当時の土壌は無機養分に乏しかったため、養分吸収も克服すべき問題でした。土壌中の必須無機要素のなかでも植物の成長に大きな影響を及ぼすのがリンです。ところがリンは、土壌中での動きが小さく、根のごく近傍からしか吸収されないため、植物にとっては利用しにくい養分です。そこで植物は、AM菌との共生システムを進化させることでリンの効率的な吸収を可能にしました。AM菌の菌糸は植物の根が届かない遠方まで伸長し、根が入り込めない微細間隙にまで入り込んでリンを吸収することで、植物にリンを供給します(図1)。それに対して植物は、AM菌に糖や脂質を供給します。AM菌との共生を実現したことは、植物の陸上進出を可能にした決め手の1つであり、両者の共生関係はその後にも必須のものとなりました。現生するほとんどの陸上植物がAM菌と共生しています。



近年、植物-AM菌の共生に関する研究が進展し、養分環境に適応するための共生と成長とのバランス制御が分子レベルで明らかにされ始めました。そのバランス制御においては、ストリゴラクトン(SL)が重要な役割を果たします。植物は根圏種間シグナル物質として根からSLを分泌し、AM菌の外生菌糸の分岐を促進することで共生を促進します。それと同時にSLは、植物体内では枝分かれの伸長を抑える植物ホルモンとして作用します。低リン状態ではSL合成が劇的に誘導されます。これは、リン欠乏時にSLの合成を増加させてAM菌との共生を促進すると同時に植物体内では枝分かれを制御し茎葉の成長を抑制するという、リン欠乏に対応する植物の戦略なのです(図2)。



根圏シグナル物質であり、また、植物ホルモンでもあるというSLの二面的機能は、土壌中の栄養条件に応じて養分吸収(AM共生)と成長のバランスを調節し、変動する環境下において成長を最適化する巧みな制御機構です。既知の植物ホルモンでこのような二面的機能をもつのはSLだけですが、その起源や進化については議論の域を出ていませんでした。AM菌との共生にはSLが不可欠です。したがって植物は、陸上に進出した時点ですでにSL合成能力を獲得していたはず

です。実際、陸上植物の祖先とされる藻類やコケ植物からの SL 検出が過去に報告されましたが、これらの報告は再現性などの点で議論がありました。

### 研究手法・成果

コケ植物の多くは AM 菌と共生しますが、モデルコケ植物として分子遺伝学研究に用いられるゼニゴケは AM 菌と共生しません。そこで、研究にはゼニゴケの近縁種フタバネゼニゴケ<sup>\*3</sup>を用いました (図 3)。まず、フタバネゼニゴケが合成する SL を同定しその立体構造を決定しました (図 4)。また、SL を合成しない変異体を作成すると AM 菌共生が起こらないことから、フタバネゼニゴケが AM 菌と共生するには SL が不可欠であることが示されました (図 5)。また、フタバネゼニゴケでも SL 合成はリンが不足する環境で増加することを示しました。これらの結果から、コケ植物が SL を合成することが確定的となり、AM 菌共生を誘導するための根圏シグナル物質としての SL の機能は陸上植物の共通祖先にまでさかのぼることが明らかとなりました。



図3. フタバネゼニゴケとAM菌が共生している個体の縦断切片 (写真提供: 広島大学、嶋村正樹博士)

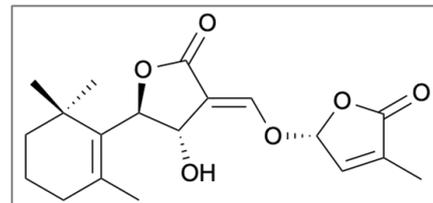


図4. フタバネゼニゴケが合成するストリゴラクトン

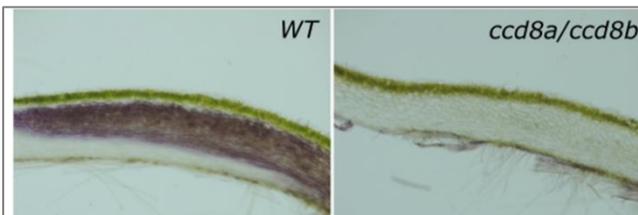


図5. AM菌共生とストリゴラクトン  
左: 野生型ではAM菌共生 (紫) が見られる  
右: SLを合成しない変異体では共生が見られない

SL 受容体 D14 は種子植物 (被子植物と裸子植物) の共通祖先で *KARRIKIN INSENSITIVE2* (*KAI2*) の遺伝子重複により生まれました。したがって、D14 をもつのは種子植物だけであり、コケやシダなど受容体をもたない植物が、SL を受容するのかわかりませんでした。本研究で、SL を合成しないフタバネゼニゴケ変異体では、AM 菌と共生しないこと以外には野生型植物との違いが見られないことから、コケ植物の体内では SL は働いていないと考えられました。この仮説をさらに確かめるために、フタバネゼニゴケにシロイヌナズナの SL 受容体遺伝子 (*AtD14*) を導入しました。その結果、*AtD14* を導入したフタバネゼニゴケに SL を与えると SL を受容して信号伝達が起こることが確認できました。また、*AtD14*

を導入したフタバネゼニゴケは、自身が合成する SL を受容することも確認できました。これらの結果から、フタバネゼニゴケが生合成する SL は根圏シグナル物質として分泌されますが、受容体がないために細胞内では受容されることが証明できました。このように、「SL はそもそも土壌中に分泌されて AM 菌との共生を促進することにより植物の成長調節に貢献していたが、KAI2 の遺伝子重複により D14 が獲得されたことにより細胞内で受容されるようになり、植物ホルモンとして植物の成長制御にも直接関わるようになった」という進化の道筋が明らかとなりました(図 6)。以上から、SL が二面的機能を獲得し個体の内外両方で働くことで、SL を介した養分吸収と植物の成長のバランス統御機構もより巧妙に進化したと考えられます。

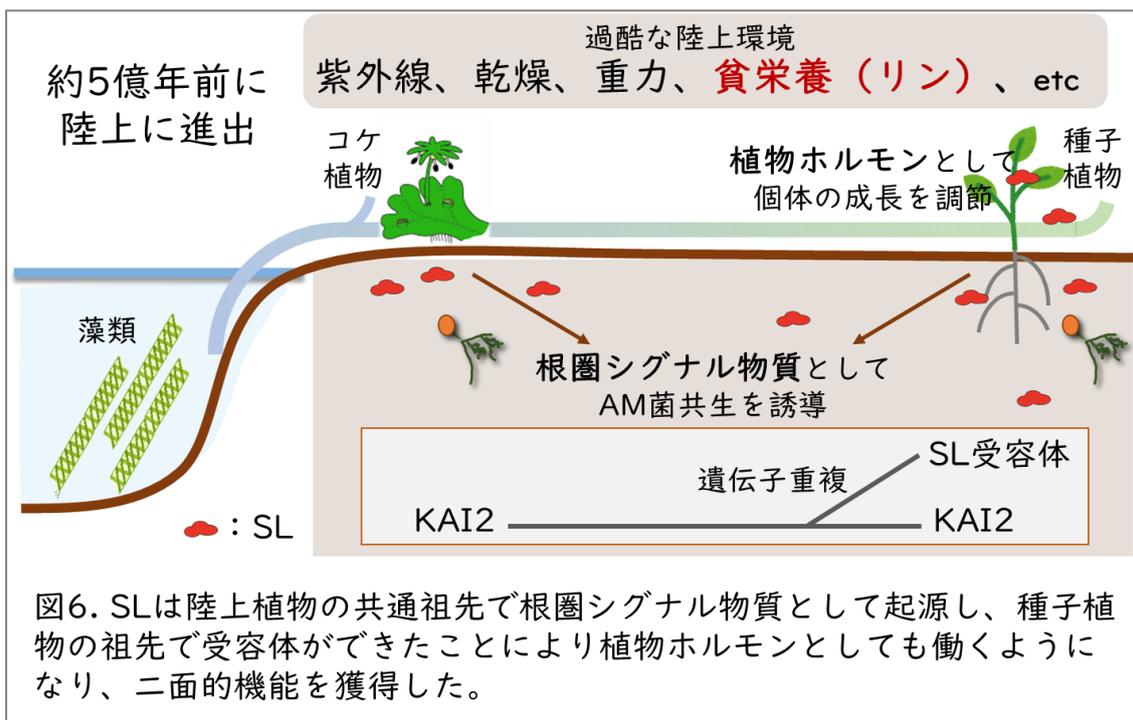


図6. SLは陸上植物の共通祖先で根圏シグナル物質として起源し、種子植物の祖先で受容体ができただことにより植物ホルモンとしても働くようになり、二面的機能を獲得した。

本研究は、文部科学省科学研究費補助金（20H05684、17H06475、19K05838、18K05452）およびキャノン財団による助成を受けて行われました。

#### 【用語説明】

\*1 **アーバスキュラー菌根菌（AM 菌）**：植物の根に共生する菌類（糸状菌）である。植物の根に侵入した菌糸は細胞内で菌糸を細かく枝分かれさせ、樹枝状体を形成する。AM 菌は主にリン酸を植物に供給し、植物から糖や脂質を受け取る。

\*2 **ストリゴラクトン（SL）**：植物体内で作られる化学物質。5員環ラクトン(メチルブテノライド)がエノールエーテル結合した部分構造をもつ。これまでに様々な植物種の根浸出液から 30 種類以上が単離・同定されており、ストリゴラクトンはそれらの総称である。本研究でフタバネゼニゴケから単離された SL はこれまでに報告されていない新規な構造である。

\*3 フタバネゼニゴケ: *Marchantia paleacea* subsp. *diptera*。コケ植物苔類。日本では沖縄から本州に自生する。分子遺伝学研究に用いられることが多いゼニゴケ (*Marchantia polymorpha* subsp. *ruderalis*) とは近縁である。

【論文題目】

題目: An Ancestral Function of Strigolactones as Symbiotic Rhizosphere Signals

著者: Kyoichi Kodama, Mélanie K. Rich, Akiyoshi Yoda, Shota Shimazaki, Xiaonan Xie, Kohki Akiyama, Yohei Mizuno, Aino Komatsu, Yi Luo, Hidemasa Suzuki, Hiromu Kameoka, Cyril Libourel, Jean Keller, Keiko Sakakibara, Tomoaki Nishiyama, Tomomi Nakagawa, Kiyoshi Mashiguchi, Kenichi Uchida, Kaori Yoneyama, Yoshikazu Tanaka, Shinjiro Yamaguchi, Masaki Shimamura, Pierre-Marc Delaux\*, Takahito Nomura\*, Junko Kyoizuka\*

筆頭著者情報: (児玉恭一、東北大学大学院生命科学研究科):

雑誌: Nature Communications

DOI: 10.1038/s41467-022-31708-3

【問い合わせ先】

(研究に関すること)

東北大学大学院生命科学研究科

担当 経塚 淳子 (きょうづか じゅんこ)

電話番号: 022-217-6226

Eメール: junko.kyoizuka.e4@tohoku.ac.jp

宇都宮大学バイオサイエンス教育研究センター

野村 崇人 (のむら たかひと) 准教授

電話番号: 028-649-5149

Eメール: tnomura@cc.utsunomiya-u.ac.jp

(報道に関すること)

東北大学大学院生命科学研究科広報室

担当 高橋 さやか (たかはし さやか)

電話番号: 022-217-6193

Eメール: lifsci-pr@grp.tohoku.ac.jp

宇都宮大学広報室広報係

電話番号: 028-649-5201

Eメール: kkouhou@miya.jm.utsunomiya-u.ac.jp