

科学研究費助成事業（基盤研究（S））公表用資料
〔令和4（2022）年度 中間評価用〕

令和4年3月31日現在

研究期間：2020年度～2024年度
課題番号：20H05684
研究課題名：ストリゴラクトンを介した植物の環境情報と成長を統御するシステムの原型と進化

研究代表者氏名（ローマ字）：経塚 淳子（Junko Kyozuka）
所属研究機関・部局・職：東北大学・生命科学研究科・教授
研究者番号：90273838

研究の概要：

本研究では、植物がストリゴラクトン（SL）を利用し AM 菌との共生関係を構築し、それに合わせて成長を調節する仕組みを進化させた道筋を分子レベルで理解することをめざす。本研究により、植物が養分吸収と成長のバランスを制御して成長を最適化する仕組みが解明され、地球が緑の惑星となりえた理由の一端を明らかにすることができる。

研究分野：植物分子、進化生物学、植物ホルモン

キーワード：植物ホルモン、ストリゴラクトン（SL）、AM 菌共生、成長調節、進化

1. 研究開始当初の背景

4 億年以上前に陸上に進出した植物は、陸上の過酷な環境に適応する仕組みを進化させ、陸上で繁栄してきた。土壌養分が乏しいということも陸上進出において克服すべき問題であったが、植物は AM 菌（Arbuscular mycorrhizal fungi）との共生システムを進化させることで効率的な養分吸収（特にリン）を可能にした。すなわち、AM 菌共生は植物の陸上進出を可能にし、さらにその後の陸上での繁栄を支えてきた。ストリゴラクトン（SL）は根から分泌されて土壤中 AM 菌との共生を促進する根圏シグナル物質である（図 1）。さらに、種子植物では、SL は個体内で成長を調節する植物ホルモンとしても働く。SL がホルモンとして細胞内でも機能するようになったことにより、植物は絶えず変動する環境の中で土壌からの養分吸収と成長とのバランスをとりつつ最適な成長を実現できるようになった。

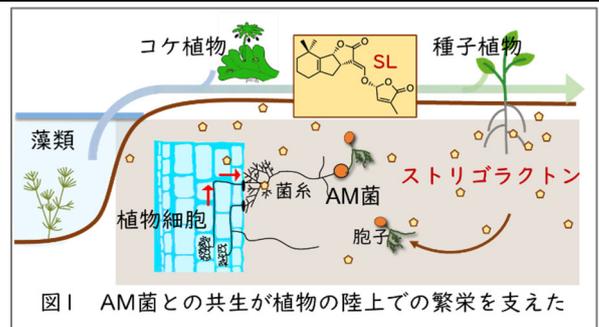


図1 AM菌との共生が植物の陸上での繁栄を支えた

2. 研究の目的

本研究では、植物が AM 菌との共生関係を構築し、それに合わせて成長を調節する仕組みを進化させた道筋を分子レベルで理解することを目的とする。

3. 研究の方法

基部陸上植物であるコケ植物を主な研究材料に用い、分子遺伝学的手法、分子マーカーを用いたイメージング、ゲノム科学的手法、有機化学的手法などを駆使して研究を進める。苔類ゼニゴケ属のほとんどの種は AM 菌と共生するが、分子遺伝学研究のモデル植物であるゼニゴケは例外的に AM 菌共生しない。そこで、AM 菌共生するフタバネゼニゴケとゼニゴケを適宜比較しながら研究を進める（図 2）。フタバネゼニゴケにおける SL の機能を詳細に解析し、SL の祖先型の機能は根圏シグナルであるという仮説を検証する。また、私たちが同定した新規 SL（Bryosymbiol（BSB））が祖先型の SL であることを検証し、これがコケのどの部位で合成され、どこから分泌されるのか明らかにする。SL を分泌する輸送体を単離し、SL が個体外に分泌される仕組みを明らかにし、さらに、SL 合成や分泌のリンによる制御を解明する。植物ホルモンとしての SL の機能の基になった KL 信号伝達系について、コケ植物シダ植物における機能を解明する。リガンド KL の同定に挑む。

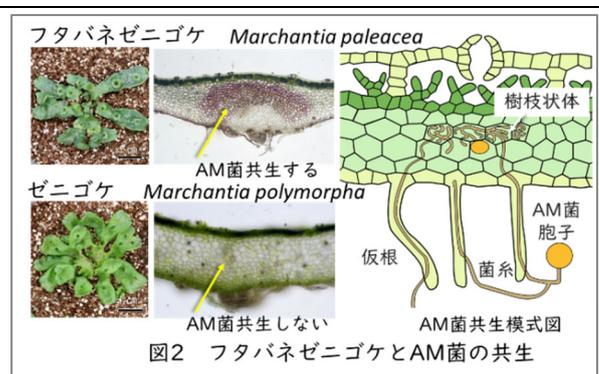


図2 フタバネゼニゴケとAM菌の共生

4. これまでの成果

コケ植物フタバネゼニゴケの SL (Bryosymbiol (BSB)) を同定し、その詳細な構造を決定した。BSB を合成しない変異体では AM 菌との共生能が失われたことから、コケ植物が SL を合成し AM 菌共生に利用していることが明らかになった。すなわち、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まで遡ることが明らかになった。SL 受容体 D14 は種子植物の共通祖先において *KARRIKIN INSENSITIVE2* (*KAI2*) の遺伝子重複により生じた。このためコケやシダは SL の受容体をもたない。実際、フタバネゼニゴケは、自身が合成する BSB や投与された SL に応答しないが、種子植物であるシロイヌナズナの SL 受容体遺伝子 AtD14 を導入したフタバネゼニゴケは、内在性の BSB や投与した SL を受容し信号を流すことが示された。これらの結果から、生合成された SL はシグナル物質として分泌されるが、受容体がないために細胞内では受容されないことを実験的に示すことができた。すなわち、「ストリゴラクトン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」という進化の道筋を明らかにした。

D14 の祖先型遺伝子である *KAI2* は植物が合成する物質を受容すると考えられているが、その物質は未同定であり、便宜的に *KAI2* Ligand (KL) とよばれている。本研究では複数の手法を用いて KL の同定を進めている。

祖先型の信号伝達系である KL 信号伝達系の機能解析を進め、コケ植物において、KL 信号伝達系は増殖を調節することを見出した。ゼニゴケは無性的に旺盛に増殖するが、それが KL 信号伝達系のオン/オフの切り替えによって調節されていることを明らかにした。また、KL 信号伝達経路は、増殖を調節する植物ホルモンであるサイトカイニンの生合成を調節することにより、繁殖を制御することが明らかになった。また、KL 経路と SL 合成が密接に関わることも明らかになった。

5. 今後の計画

今後は、他のコケ植物やシダ植物の BSB や KL 経路の機能解析を進め、これまでに見出した現象の一般性を検証する。さらに、主要な栄養環境条件であるリンとストリゴラクトンや KL 信号伝達経路との相互作用を詳細に解析する。SL 生合成、分泌のフィードバック制御、KL 経路と SL 経路とのクロストーク、KL 経路とサイトカイニンとのクロストークの実際を調べ、植物が環境に合わせて適切に成長を最適化するために進化させた調節機構を明らかにする。

さらに、KL 単離に向けて遺伝学的スクリーニング、KL 分解酵素の解析、活性を指標とした抽出物の精製を進める。

6. これまでの発表論文等 (受賞等も含む)

A carlactonic acid methyltransferase that contributes to the inhibition of shoot branching in Arabidopsis.

Mashiguchi K, Seto Y, Onozuka Y, Suzuki S, Takemoto K, Wang Y, Dong L, Asami K, Noda R, Kisugi T, Kitaoka N, Akiyama K, Bouwmeester H, *Yamaguchi S (2022 in press). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (査読有)

A new series of strigolactone analogs derived from cinnamic acid as seed germination inducers for root parasitic plants. Suzuki T, Kuruma M, *Seto Y, (2022 in press). *Front. Plant Sci.* (査読有)

Origins and evolution of the dual functions of strigolactones as rhizosphere signaling molecules and plant hormones. *Kyozuka J, Nomura T, Shimamura M (2022). *Curr Opin Plant Biol*, 65:102154. (査読有)

An Ancestral Function of Strigolactones as Symbiotic Rhizosphere Signals. Kodama K, Rich M, Yoda A, Shimazaki S, Xie X, Akiyama K, Mizuno Y, Komatsu A, Luo Y, Suzuki H, Kameoka H, Libourel C, Keller J, Sakakibara K, Nishiyama T, Nakagawa T, Mashiguchi K, Uchida K, Yoneyama K, Tanaka Y, Yamaguchi S, Shimamura M, Delaux PM, Nomura T, *Kyozuka J (2021). *BioRxiv*
doi: <https://doi.org/10.1101/2021.08.20.457034>. (査読なし)

Major components of the KARRIKIN INSENSITIVE2-dependent signaling pathway are conserved in the liverwort *Marchantia polymorpha*. Mizuno Y, Komatsu A, Shimazaki S, Naramoto S, Inoue K, Xie X, Ishizaki K, Kohchi T, *Kyozuka J. (2021). *Plant Cell*. 33:2395-2411. (査読有)

Strigolactone biosynthesis catalyzed by cytochrome P450 and sulfotransferase in sorghum. Yoda A, Mori N, Akiyama K, Kikuchi M, Xie X, Miura K, Yoneyama K, Sato-Izawa K, Yamaguchi S, Yoneyama K, Nelson DC, *Nomura T (2021). *New Phytol*, 232:1999-2010. (査読有)

Strigolactone biosynthesis catalyzed by cytochrome P450 and sulfotransferase in sorghum. Yoda A, Mori N, Akiyama K, Kikuchi M, Xie X, Miura K, Yoneyama K, Sato-Izawa K, Yamaguchi S, Yoneyama K, Nelson DC, *Nomura T (2021). *New Phytol*, 232:1999-2010. (査読有)

ストリゴラクトンの二面的機能, その起源と進化. 経塚 淳子, 野村 崇人, 植物の生長調節, 56:63-70 (2021) (査読有)

7. ホームページ等

<http://www.lifesci.tohoku.ac.jp/PlantDev/>