

今日の話題

植物の生育に深くかかわる根圏微生物のフラボノイド応答 植物の生育促進に働くメカニズム

植物の根からは種々の有機化合物が滲出しており、またその周辺に多様な微生物群が生息することで根圏環境が形成される。根圏には通常の土壌に比べはるかに多くの微生物が密集しており、根圏土壌1gあたりの細菌数は平均 10^8 個とも言われる⁽¹⁾。根から滲出する有機化合物は高分子量と低分子量のものに大別され、高分子量滲出物である粘液質（ムシラーゲ）は、根の保水力を高めるとともに根圏微生物の生息に適した環境を提供している。一方、低分子量滲出物には糖・アミノ酸・有機酸といった直接栄養分となる物質のほかに、各種二次代謝産物が含まれており、それらは根圏微生物にさまざまな作用を及ぼすが、大きな割合をフラボノイドが占める。植物種や生育条件、生育段階によって大きく変動するが、たとえばシロイヌナズナでは根から滲出する二次代謝産物のうち37%がケルセチンを主とするフラボノイドであることがメタボローム解析で示されている⁽²⁾。

根圏中のフラボノイドの中にはファイトアレキシンとして抗菌活性を示すものもあるが、逆にマメ科植物では根粒菌が根粒形成して共生するための主要なシグナル分子の一つとしてフラボノイドが機能する。特定のフラボノイドを根粒菌細胞内のNodD転写因子が感知すると*nod*遺伝子群の発現を誘導し、Nod因子と呼ばれるリポキチンオリゴ糖が合成・分泌される。宿主植物は共生相手に特有のNod因子に応答して根毛変形・前感染糸形成・皮層細胞分裂といった根粒器官形成を誘導し、形成された根粒内で根粒菌はバクテロイドに分化して窒素固定を行う⁽³⁾。根粒菌は高い宿主植物特異性を示すが、こ

のようなフラボノイドとNod因子を介した2段階のシグナル交換が主な要因となっている。また、窒素欠乏でフラボノイド滲出量が増加することが知られており、これにより根粒菌の誘引効果が高まると推測される。一方、アーバスキュラー菌根菌（AM菌）に代表される菌根菌は多くの陸生植物と共生し、土壌中のリンなどの栄養分を宿主植物の根に供給する。AM菌は宿主植物との共生開始時に菌糸分岐して分化し、それを引き起こすシグナル分子は根から分泌されるストリゴラクトンであるが、フラボノイドも菌根菌の胞子発芽・菌糸成長とその分岐・根への感染の各段階に関与することが示唆されている⁽⁴⁾。リン欠乏時にもフラボノイド滲出量が増加するが、このことは菌根菌との共生を促進させているのかもしれない。また、フラボノイド自体がキレート剤・還元剤としての働きがあるので、土壌中の難溶性リン酸塩のカチオンとキレート形成あるいはそれを還元することでリン酸を遊離させている可能性もある。

根粒菌や菌根菌のように直接の共生関係にはないが、根圏に生息して植物の生育促進に寄与する微生物を植物生育促進根圏細菌 (plant growth-promoting rhizobacteria; PGPR)、または植物生育促進菌類 (plant growth-promoting fungi; PGPF) と呼ぶ。多くの場合、PGPRおよびPGPFが根圏で繁殖することで病原菌の感染・増殖が抑制される。その防除機構には、抗生物質・溶菌酵素の生産、栄養源・生息空間の競合、誘導全身抵抗性 (induced systemic resistance; ISR) を介した植物防御系の活性化がある。そのほかに、PGPRおよびPGPFによって根から

窒素・リン・アミノ酸などの栄養分を吸収する効率が向上し、生育が促進する場合もある。枯草菌 (*Bacillus subtilis*) は、日本では古くから納豆・味噌・醤油などの発酵食品の製造に広く用いられているが、PGPRの一つでもあり、現在では生物農薬としても利用される。枯草菌は、根圏でバイオフィームを形成して生息することでほかの微生物と空間・栄養を競合し、またサーファクチンやイツリンAといった抗菌物質を分泌しており、植物病原性糸状菌などに対して防除効果を示す⁽¹⁾。枯草菌が分泌する種々の分解酵素の中には、植物細胞壁成分を基質とする多糖類分解酵素も数多く含まれているにもかかわらず、植物生細胞を捕食しない腐生菌であり、PGPRの役割も果たしていることは興味深い点である。

根圏での枯草菌と植物間のシグナル伝達の分子機構に関する報告がいくつかなされている。Baisらの研究によると、シロイヌナズナの葉に植物病原菌を感染させると、全身獲得抵抗性 (systemic acquired resistance; SAR) とは異なるシグナル伝達経路で根でのリンゴ酸輸送体の発現が誘導され、それを介してリンゴ酸が滲出する。多くの細菌にとって利用しやすい炭素源であるリンゴ酸に誘引された枯草菌が根周辺でバイオフィームを形成すると、ISRによる抵抗性の強化だけでなく、アブシジン酸とサリチル酸を介した経路で気孔の閉鎖を引き起こし、病原菌の侵入が制限される。葉への病原菌の感染で誘導

されるSARによって根でも抵抗性が強化されるが、枯草菌は周辺の根細胞のSAR応答を抑制し、それにはバイオフィーム構成成分であるTasAタンパク質の関与が示唆されており、枯草菌は根でのバイオフィーム形成を容易にするために植物の防御応答を回避する機構を備えているのではないかと考えられた⁽⁵⁾。このように、この現象に関連する植物体でのシグナル伝達についての知見はある程度得られつつあるが、枯草菌側での応答機構は不明のままとなっている。

筆者らは、根粒菌や菌根菌のように枯草菌も根圏環境を認識するシグナル分子としてフラボノイドを利用する考え、フラボノイド応答性を示す3つの転写制御系 (LmrA/QdoR, YetL, およびFurによる制御系) を見いだした。これらのうち、互いにパラログスなLmrAとQdoRは、標的遺伝子群の各制御領域内の同じ配列を認識・結合して発現を抑制し、ケルセチンなどの特定のフラボノイドの存在下で脱抑制する。標的遺伝子群には、多剤耐性にかかわる輸送体とフラボノール分解にかかわる酵素の遺伝子も含まれており、枯草菌は栄養豊富である一方で抗菌性のフラボノイドやほかの微生物が産生する抗生物質も存在する根圏環境をフラボノイドを介して感知し、それらに対処すべくフラボノイド分解と薬剤耐性を強化すると考えられた⁽⁶⁾。また、Furは鉄イオン応答性転写抑制因子として知られるが、本来のエフェク

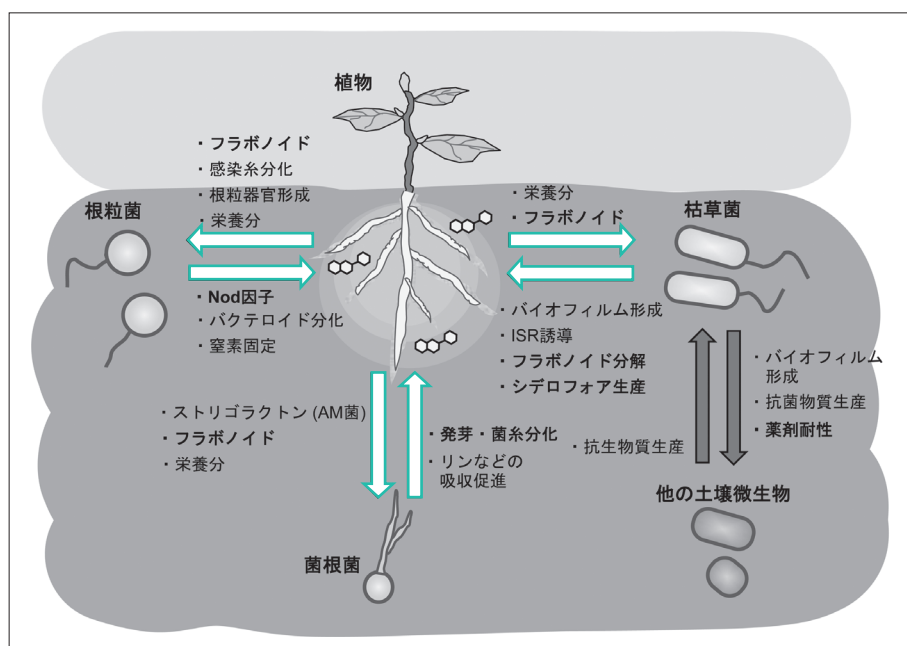


図1 ■ フラボノイドをシグナル分子とする根圏微生物と植物間の相互作用

ターである鉄イオンだけでなく、フィセチンなどに対しても応答し、鉄キレート剤であるシデロフォアの合成系を含む標的遺伝子群が部分的に脱抑制されることが示唆された（広岡ら、未発表）。これにより、植物はフラボノイドを介して枯草菌のシデロフォア生産を促し、自身の鉄イオンの取り込みに利用するのではないかと考えられた（図1）。これらの転写因子はそれぞれ別のファミリー（TetR, MarR, および Fur）に属する転写抑制因子であるのに対し、根粒菌の NodD は LysR ファミリーに属する転写活性化因子であることは、フラボノイド応答性制御系の多様性を示している。NodD のようなフラボノイド応答性転写活性化因子は乳酸菌からも、また LmrA/QdoR のような抑制因子は根粒菌や窒素固定菌からも見いだされており、枯草菌を含めた根圏微生物において、フラボノイド応答性転写系と標的遺伝子群が根圏での植物との相互作用でどのような役割を果たし、各々の生育に影響するかを明らかにし、植物の生育促進に役立てていくことが今後の課題となる。

- 1) K. Nagórska, M. Bikowski & M. Obuchowski: *Acta Biochim. Pol.*, **54**, 495 (2007).
- 2) S. Cesco, G. Neumann, N. Tomasi, R. Pinton & L.

Weisskopf: *Plant Soil*, **329**, 1 (2010).

- 3) X. Perret, C. Staehelin & W. J. Broughton: *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, **64**, 180 (2000).
- 4) S. Hassan & U. Mathesius: *J. Exp. Bot.*, **63**, 3429 (2012).
- 5) V. Lakshmanan, S. L. Kitto, J. L. Caplan, Y. H. Hsueh, D. B. Kearns, Y. S. Wu & H. P. Bais: *Plant Physiol.*, **160**, 1642 (2012).
- 6) K. Hirooka, S. Kunikane, H. Matsuoka, K. Yoshida, K. Kumamoto, S. Tojo & Y. Fujita: *J. Bacteriol.*, **189**, 5170 (2007).

（広岡和丈，福山大学生命工学部生物工学科）

プロフィール



広岡 和丈 (Kazutake HIROOKA)

＜略歴＞1995年東北大学工学部生物化学工学科卒業／1999年日本学術振興会特別研究員（東北大学大学院工学研究科）／2000年東北大学大学院工学研究科生物工学専攻（博士課程）修了，博士（工学）／2001年NEDOフェロー（バイオテクノロジー開発技術研究組合）／2004年福山大学生命工学部生物工学科講師／2010年同大学生命工学部生物工学科准教授，現在に至る＜研究テーマと抱負＞枯草菌などの土壤細菌を含めた生物間でのシグナル応答の分子機構を明らかにすること＜趣味＞安くて美味しい日本酒を探すこと