根寄生雑草の発芽刺激物質

杉 本 幸 裕

鳥取大学乾燥地研究センター

Germination Stimulants for the Seeds of
Root Parasitic Weeds

Yukihiro SUGIMOTO

Arid Land Research Center, Tottori University, 1390 Hamasaka, Tottori 680-0001, Japan

1. 緒 言

異種の生物と一緒に生活している現象を共生という。このうち、一方（寄生者）が利益を受け、他方（宿主）が何らかの害を被っている関係を寄生という。植物-植物間の寄生において、宿主が作物である場合、寄生植物は寄生雑草と呼ばれ、防除の対象とされる。寄生雑草は吸器と呼ばれる特殊な器官を形成して宿主植物に寄生する。吸器が地下部に形成され地下部で宿主と連結されるものを根寄生雑草とよび、地上部で連結されるものを茎寄生雑草とよぶ。日本国内では目立った被害は報告されていないが、世界に目を向けてみると根寄生雑草は農業に甚大な被害をもたらしている。以前より特異な発芽応答に着目した根寄生雑草の防除が提唱されている。本稿では、その防除法の鍵となる発芽刺激物質を中心に根寄生雑草について紹介する。

農業生産に重大な被害を及ぼしている根寄生雑草は、ストライガ (*Striga*) とオロバンチ (*Orobanche*) である。ストライガはトウモロコシ、ソルガム、ミレット、イネ等の主要な作物を宿主とし、アフリカの半乾燥地帯における食糧生産にとって、昆虫、鳥、植物病原菌を上回り、今や最も深刻な生物的要因となっている。オロバンチはマメ科、ナス科等幅広い作物の根に寄生し、地中海沿岸部、ヨーロッパ南東部で、農業に多大な被害をもたらしている。種あるいは生育条件によって異なるが、ストライガやオロバンチは1個体当たり数万から数十万粒もの種子を生産すると言われている。種子は0.2~0.4 mm と小さく、土壤に埋めると肉眼での識別は不可能である。また、土壤中では10年以上生存可能である。従って、いったんストライガやオロバンチに侵入された畑では、長期間、宿主となる作物の栽培はほとんど不可能となる。維持できないほど多数の根寄生雑

草に寄生された宿主植物は枯死し、宿主を失った根寄生雑草も死に絶える。しかし、土中には膨大な数の種子が次の宿主の到来を待ち続けているのである。ストライガの寄生により壊滅的な打撃を受けた、スーダンのソルガム畑の様子を示す。ストライガに寄生されていないソルガム (写真1左) に比べて寄生されたソルガム (写真1右) の生育が著しく劣っていることがわかる。次のシーズンに宿主となる作物を栽培すれば、ストライガによる被害は確実に拡大する。しかし、半乾燥地の天水農業地帯ではソルガムに代わる適当な食用作物がないとのことである。

根寄生雑草の生活環を図1に示す。種子は、適温適湿条件下で休眠から醒めた後、宿主植物もしくは一部の非宿主植物の根から分泌される化学シグナルを感受してはじめて発芽する。発芽刺激物質は土壤中ですばやく分解されるため、発芽するのは宿主の根の近傍にある種子のみである。宿主から独立して生きることができないため、この特異な発芽応答は根寄生雑草の巧みな生存戦略と考えられている。オロバンチについてはすでに19世紀前半に、宿主植物の根の近傍に存在する種子のみが発芽することが知られていた。また、ストライガの種子発芽がトウモロコシの根の浸出液によって誘導されることは20世紀前半に報告されている。以前からこの発芽応答を利用した根寄生雑草の防除が提唱されてきた。すなわち、宿主作物が畑に無い状態で土壤に発芽刺激物質を施用して土壤中の種子を発芽させ自殺に追い込もうという、いわゆる自殺発芽の誘導である。この防除戦略が成立するためには、安定で効力の高い発芽刺激物質が必須である。

これまでに、天然から4種の発芽刺激物質 (図2) が見出されている。最初に単離された発芽刺激物質は strigol (1) であり、その構造は1972年にX線結晶解析によって決定された¹⁾。しかし、非宿主植物であるワタの水耕液から単離

写真1 根寄生雑草ストライガに侵されたソルガム畑 (スーダン)

図1 根寄生雑草の生活環

されたために、strigol が自然界で根寄生雑草の宿主認識に関わっているかどうかは長らく疑問視されていた。1992 年にストライガの宿主であるソルガムの水耕液から sorgolactone が²⁾、ストライガや別の根寄生雑草アレクトラ (*Alectra*) の宿主であるカウピーの水耕液から alectrol が単離された³⁾。その翌年、トウモロコシとミレットの水耕液中に含まれる主たる発芽刺激物質が strigol であることが確認された。ここにいたり、ストリゴラクトンと総称される一連の発芽刺激物質がストライガの宿主認識に関わっていることが一般に認められることとなった。ただし、この時点で sorgolactone (2) と alectrol (3) の構造は、strigol との種々のスペクトルの比較に基づいて推定されたにすぎなかった。1998 年に sorgolactone (2) の 8 種の立体異性体全てが合成され、報告されている天然物のスペクトルとの比較からその構造が確定した⁴⁾。発芽刺激活性も調べられ、天然物と同一の立体配置を有する異性体が最も高い活性を示した。同年、alectrol (3) の推定構造に基づき、一連の異性

図2 ストリゴラクトンの構造

体が合成された。しかし、天然物と一致する¹H NMR スペクトルを示す物質はなく、推定構造は否定された⁵⁾。新たな推定構造 (4) が提出されたが、その妥当性は未だ検証されていない。

上に述べた 3 種のストリゴラクトンのうち strigol と sorgolactone はストライガに対する発芽刺激活性に基づいて単離された。Alectrol はストライガとアレクトラに対する発芽刺激活性に基づいて単離され、後者に対してより強い活性を示したため、alectrol と命名された。これらのストリゴラクトンはストライガに対して 10^{-9} M 程度で高い発芽刺激活性を示すばかりでなく、 10^{-7} M 程度でオロバンチの発芽をも誘導するので、ストリゴラクトンは自然界でオロバンチの発芽にも関わっていると考えられてきた。1998 年、オロバンチの宿主であるアカクロバーの水耕液から、オロバンチに対する発芽刺激活性に基づいて orobanchol が単離された⁶⁾。推定構造に基づく一連の異性体が合成され、その構造 (5) が確定した⁷⁾。この結果、オロバンチの宿主認識にもストリゴラクトンが関与していることが明らかになった。

Strigol の発見以来、構造活性相関の解明および高活性化化合物の探索を目的とした類縁体の合成が行われてきた。その結果、ストリゴラクトンの活性発現に必須な構造はエノールエーテルで結合した C 環および D 環部分であることが明らかにされている⁸⁾。B 環および A 環を備えることで活性は上昇する。合成類縁体のうち最も高い活性を示すのは GR24 であるが、strigol を上回る活性を有する物質は得られていない。

根寄生雑草による被害を軽減するために、手取り除草のほか、宿主植物ごと根寄生雑草を取り除く方法 (キャッチクロッピング)、ワタのように発芽刺激物質を分泌するが宿主とはならない作物を栽培する方法 (トラップクロッピン

グ), 宿主作物と非宿主作物を交互あるいは数年おきに栽培する方法 (クロップローテーション), 肥料・農薬・生物農薬の利用, 耐性作物の選抜・育種等, 様々な防除法や対処法が考案されている。しかし, 大変な労力が必要であったり, 効果が不十分であったり, 経済的な負担が大きい等の理由から, 広く実用化できる方法はまだ確立されていない。そのため, 依然として自殺発芽誘導による防除に寄せられる期待は大きい。問題は, ストリゴラクトンが塩基性条件で不安定であり, 根寄生雑草の被害の大きい地域の土壌の多くが塩基性であることである。ストリゴラクトンの構造で最も不安定なエノールエーテルの酸素原子をメチレン基に置換した物質 carba-GR24 (6, 図2) は全く活性を示さなかったことから⁹⁾, この部分の構造が発芽刺激に極めて重要であると考えられる。このことは逆に, ストリゴラクトンの構造改変によって安定な発芽刺激物質を得ることが難しいことを示唆している。自殺発芽の誘導による根寄生雑草の防除を実現するためには, 製剤の工夫によるストリゴラクトンの安定性の向上と同時に, 安定で高い活性を有する新規発芽刺激物質の発見が急務である。

引用文献

- 1) C. E. Cock, L. P. Whichard, M. E. Wall, G. H. Egley, P. Coggon, P. A. Luhan & A. T. McPhail: *J. Amr. Chem. Soc.* **94**, 6198 (1972)
- 2) C. Hauck, S. Müller & H. Schildknecht: *J. Plant Physiol.*, **139**, 474 (1992)
- 3) S. Müller, C. Hauck & H. Schildknecht: *J. Plant Growth Regul.* **11**, 77 (1992)
- 4) Y. Sugimoto, S. C. M. Wigchert, J. W. J. F. Thuring & B. Zwanenburg: *J. Org. Chem.* **63**, 1259 (1998)
- 5) J. Matsui, M. Bando, M. Kido, Y. Takeuchi & K. Mori: *Eur. J. Org. Chem.*, 2195 (1999)
- 6) T. Yokota, H. Sakai, K. Okuno, K. Yoneyama & Y. Takeuchi: *Phytochemistry* **49**, 1967 (1998)
- 7) J. Matsui, T. Yokota, M. Bando, Y. Takeuchi & K. Mori: *Eur. J. Org. Chem.* 2201 (1999)
- 8) B. Zwanenburg, E. M. Mangnus & J. W. J. F. Thuring: "Proceedings of the Third International Workshop on *Orobanch* and Related *Striga* Research", eds. by A. H. Pieterse, J. A. C. Verkleij & S. J. Ter Borg, Royal Tropical Institute, Amsterdam, pp. 187-197, 1994
- 9) J. W. J. F. Thuring, G. H. L. Nefkens & B. Zwanenburg: *J. Agric. Food Chem.* **45**, 1409 (1997)