イネの根からのアレロパシー物質モミラクトンの分泌

加藤 尚

香川大学農学部

要 旨 : イネ (*Oryza sativa* L.) はアレロパシー活性を持つことが、圃場での大規模な検証実験や実験室でのコントロールされた条件下で行われた多くの検証実験から明らかになった。イネのアレロパシーは、イネの根から周囲の環境にアレロパシー物質が分泌されることで起きていると考えられた。そのため、イネのアレロパシー物質を明らかにする研究も活発に行われ、多くの物質がイネのアレロパシー候補物質として同定された。それらの物質の中で、イネの水耕栽培液から分離され構造が決定されたモミラクトン B は、イネのアレロパシーに最も関与していることが明らかになった。モミラクトン B は、イネの全生活環を通してイネの根から分泌されていた。モミラクトン B の成長抑制活性と分泌量から判断すると、イネのアレロパシー活性の 59 ~ 82% は、モミラクトン B だけで説明することができた。また、モミラクトン B を生合成できないモミラクトン欠損イネ変異体はアレロパシー活性を殆ど持たないことも明らかになった。このことから、イネのアレロパシーにモミラクトン B が重要な役割を持っていることが示唆された。イネのモミラクトン B の生合成と分泌量は、紫外線照射、重金属、ジャスモン酸やエリシター等により増加することも分かってきた。また、イネをイヌビエ (*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.) と共存させると、イネのアレロパシー活性とモミラクトン B の生合成と分泌量が増加した。イネはイヌビエの根から放出された何らかの物質を感受し、モミラクトンの生合成と分泌量を増加していることが分かった。このことは、イネはモミラクトン B の生合成と分泌を通してイヌビエとの生存競争で優位にたてることを示唆している。現在までのところ、被子植物のイネと苔植物のハイゴケ (*Hypnum plumaeforme* Wilson) においてのみ、モミラクトン B の生合成と分泌が確認されている。

キーワード : アレロパシー, アレロパシー物質, *Echinochloa crus-galli*, *Oryza sativa*, 根分泌物, モミラクトン.

Secretion of allelochemical, momilactone, from rice roots : Hisashi KATO-NOGUCHI (Department of Applied Biological Science, Faculty of Agriculture, Kagawa University)

Abstract : A large field screening programs and laboratory experiments in many countries have proved that rice (*Oryza sativa* L.) is allelopathic and releases allelochemical(s) into the rice ecosystems. A great number of compounds, such as phenolic acids, fatty acids, phenylalkanoic acids, hydroxamic acids, terpenes and indoles, were identified in rice plants, root exudates and decomposing rice residues as potential allelochemicals. However, increasing evidence suggests that momilactone B among those compounds probably plays a critical role in rice allelopathy. Rice plants secrete momilactone B into the neighboring environments over their entire life cycle and momilactone B accounts for 59-82% of the observed rice allelopathy. In addition, genetic studies have shown that momilactone B deficient rice mutants significantly reduce allelopathy, demonstrating the importance of momilactone B in rice allelopathy. Several stress conditions increase momilactone B production and secretion in rice plants. It was also found that rice may response to the presence of neighboring barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.) by sensing the components in barnyardgrass root exudates, and increase allelopathic activity by production of elevated concentration of momilactone B. Thus, rice allelopathy may be one of the inducible defense mechanisms by chemical-mediated plant interaction between rice and barnyardgrass, and the induced-allelopathy may provide a competitive advantage for rice through suppression of the growth of barnyardgrass. Momilactone B has so far been found only in rice and the moss *Hypnum plumaeforme* Wilson, although rice and the moss *H. plumaeforme* are taxonomically quite distinct.

Keywords : Allelopathy, Allelochemical, *Echinochloa crus-galli*, Momilactone, *Oryza sativa*, Root exudate.

1. はじめに

植物は、様々な物質を根から分泌し、土壌の物理的な性質だけでなく微生物フロラを変えていることが知られている (McCully, 1999; Hawes et al., 2000; Bais et al., 2004; Badri and Vivanco, 2009). また、多くの植物が、二次代謝産物を根から分泌し、周囲の植物の発芽や成長に著しい影響を与えていることも分かってきた (Nimbal et al., 1996; Belz and Hurle, 2005; Dayan, 2006). このように、植物が化学物質を介して他の植物の発芽や成長に及ぼす現象をアレロパシー、その化学物質をアレロパシー物質と定義されている (Rice, 1984). 植物は、生態系では他の植物と激しい生存競争を行っていると考えられているが、アレロパシーを通して他の植物と栄養や生存場所をめぐる競争で有利にたつことができる (Putnam and Tang, 1986; Inderjit, 1996; Bais et al., 2004; Belz, 2007). また、外来侵入性植物の中には強いアレロパシー活性を持つ植物がある。それらの植物は、アレロパシーによって、進入した場所の植物を駆逐し、そこで大規模なコロニーを形成することが知られている (Cappuccino and Arnason, 2006; Meiners et al., 2012). 現在までに、植物のアレロパシーを明らかにするための研究、植物のアレロパシーを利用することで農薬の使用に頼らない環境配慮型の農業生産技術の開発を志向した研究等が行われてきた (Einhellig, 1996). 本総説ではイネのアレロパシーの研究についてまとめた。

2. イネのアレロパシー

イネのアレロパシーの最初の報告は、アーカンソー州のアメリカ農務省の研究所で行われた (Dilday et al., 1989). 世界中から集めたイネ 5,000 品種について、雑草に対する成長抑制活性を指標にして、アレロパシー活性が研究圃場で調査された。その結果、191 品種のイネが、アメリカコナギ (*Heteranthera limosa* (Sw.) Willd./Vahl) に対する成長抑制活性を持っていた。この成長抑制効果は、イネのアレロパシーによると考えられた。引き続いて、同研究所で、世界 99 カ国から集めたイネ 16,000 品種のアレロパシー活性が調査された。これらの中で、412 品種がアメリカコナギに対して強い成長抑制効果があった。また、145 品種が、ホソバヒメミソハギ (*Ammannia coccinea* Rottb.) に対して強い成長抑制活性があった (Dilday et al. 1994, 1998). 同様の研究圃場での調査は、国際イネ研究所 (フィリピン)、日本、韓国、エジプトなど、多くの国で行われ、いずれの調査からも、強いアレロパシー活性を持ったイネ品種があることが明らかになった (Hassan et al., 1998; Kim and Shin, 1998; Olofsdotter et al., 1999; Pheng et al., 1999).

アレロパシーは植物と植物の間でおこる現象であるが、植物と植物の間では栄養塩類等を巡る競合も同時に発生する。そのため、研究圃場等では、植物間での栄養を巡る競合とアレロパシーを完全に切り離して、純粹にアレロパシーだけを評価することは非常に難しいと考えられた (Fuerst and Putnam, 1983; Leather and Einhellig, 1988; Inderjit and Olofsdotter, 1998). そこで、植物間の栄養を巡る競合を完全に排除したコントロールされた研究室の環境で、イネのアレロパシーを検証する研究も多く行われた。それらの研究の結果、幾つかのイネ品種は、栄養を巡る競合を排除した条件下でも、雑草を含む検定植物の発芽や成長を著しく抑制したことから、アレロパシー活性を持つことが明らかになった (Kim et al., 1999; Olofsdotter et al., 1999; Azmi et al., 2000; Kato-Noguchi and Ino, 2001). このように、大規模な研究圃場や多くの研究室での検証実験から、イネはアレロパシー活性を持つことが証明された。

3. イネの根から放出されるアレロパシー物質

アレロパシーは、植物が何らかの形でアレロパシー物質を周囲の環境に放出して起きる。アレロパシー物質の放出は、揮発性物質が植物から蒸散することでも起きるが、イネは根からアレロパシー物質を根圏に分泌していることが、多くの研究から明らかになった (Kim et al., 1999; Olofsdotter et al., 1999; Azmi et al., 2000; Kato-Noguchi and Ino, 2001). そこで、イネが根から分泌しているアレロパシー物質に関する多くの研究が行われ、フェノール類、脂肪酸類、ヒドロキサム酸類、インドール類、テルペン類など数十種の二次代謝産物が、イネのアレロパシー候補物質として同定された (Rimando and Duke, 2003; Khan et al., 2007).

アレロパシー物質の周囲の環境への放出量とアレロパシー物質の成長抑制活性の強さは、その物質がアレロパシーにどの程度関与しているかを評価する上で必須である。しかし、これまで、イネのアレロパシー候補物質のほとんどが、イネからの放出量と成長抑制活性が十分に検討されておらず、それらの候補物質がイネのアレロパシー物質としての役割を持つかどうかは明確になっていない (Perez and Ormeno-Nunez, 1991; Neimeyer and Perez, 1995; Bais et al., 2004).

植物のアレロパシー候補物質として最もよく研究された物質は、フェノール類であった。多くの植物がフェノール類を根圏に放出していることが明らかになっている (Hartley and Whitehead, 1985; Inderjit, 1996; Dalton, 1999). イネにおいても、フェノール類がイネのアレロパシー物質として関与しているかどうかを検討された。しかし、フェノール類の成長抑制活性とイネの根からの放出量及びイネ根圏での蓄積量を考え合わせると、

フェノールでイネのアレロパシーを説明することはできなかった (Tanaka et al., 1990 ; Olofsdotter et al., 2002 ; Seal et al., 2004a). また, イネに特徴的な数種のフェノールのシナジー効果により, イネのアレロパシーが引き起こされている可能性が検討された. しかし, 数種のフェノールのシナジー効果でもイネのアレロパシーを説明することができなかった (Seal et al., 2004b).

4. アレロパシー物質としてのモミラクトンの再発見

日本産イネ品種のアレロパシー活性が, イネと検定植物の間で栄養の競合が起こらない条件で検討された. その結果, すべてのイネ品種は検定植物の成長を有意に抑制し, アレロパシー活性を持っていることが判明した (Kato-Noguchi and Ino, 2001). アレロパシー活性の強さは品種で異なっていて, 調査されたイネ品種の中ではコシヒカリが最も強いアレロパシー活性を有していた. 本検定は密閉環境で行っていないことから, イネからの揮発成分によって検定植物の成長が抑制されたとは考えにくく, イネの根から分泌された物質がアレロパシー物質として, 検定植物の成長を抑制したと考えられた.

それまでの多くの研究から, イネはアレロパシー物質を根から放出していることが判明しているため, イネ (品種コシヒカリ) を無菌的に水耕栽培し, 水耕液中に放出されたアレロパシー候補物質を分離する試みが行われた. 合成吸着剤を充填したカラムクロマトグラフィーでイネの水耕栽培液を分離し, 分離したすべての画分のアレロパシー活性が測定された. その結果, アレロパシー活性は1つの分離画分でのみ検出できた (第1図). 更に, この活性のあった画分を順次異なったカラムクロマトグラフィーで分離していった. 各クロマトグラフィーでの分離後, それぞれのすべての分離画分は, アレロパシー活性が測定され, 最も活性のある画分が次のクロマトグラフィーに供された. 最終的に, イネのアレロパシー候補物質は, 高速液体クロマトグラフィーで単離された. 単離した物質を, 高分解能質量分析, NMR 等で構造解析が行われたところ, ジテルペン類のモミラクトン B であった (第2図, Kato-Noguchi et al., 2002 ; Kato-Noguchi, 2004).

モミラクトン B は, 最初, モミラクトン A とともにイネのモミ殻から, 休眠誘導物質として単離同定された (Kato et al., 1973 ; Takahashi et al., 1976). その後, ファイトアレキシンとして抗菌活性を持つことが明らかになった (VanEtten et al., 1994). ファイトアレキシンとしての研究はおもにモミラクトン A について行われた (e.g. Jung et al., 2005 ; Okada et al., 2007 ; Hasegawa et al., 2010). モミラクトンの生合成経路も明らかになり, ジベレリンと共通の代謝経路を持つが, ゲラニルゲラ

第1図 イネの水耕栽培液の分離.

イネの水耕栽培液を合成吸着剤で分離し, すべての分離画分のアレロパシー活性が測定された. 活性画分は, クロマトグラフィーで順次分離し, 最終的に高速液体クロマトグラフィーでモミラクトン B を単離した. なお, すべての分離段階におけるすべての分離画分はアレロパシー活性が測定された.

第2図 モミラクトン B の化学構造.

ニル 2 リン酸からジベレリン生合成経路と分かれて, *cyn*- コパニル 2 リン酸への環化を経てモミラクトン A, そして最終的にモミラクトン B が合成される (Otomo et al., 2004). 生合成経路の最終産物のモミラクトン B は, モミラクトン A より成長抑制活性を含む生理活性は強いが, その機能についてはほとんど明らかになっていなかった.

以上の一連のイネのアレロパシー研究により (Kato-Noguchi et al., 2002 ; Kato-Noguchi, 2004), モミラクトン B がイネのアレロパシー物質として再発見された. しかし, モミラクトン A は, イネの水耕栽培液から単離されなかった. これらの研究では, 最も抑制活性が強い画分をクロマトグラフィーで順次分離精製したため, 抑制活性の強いモミラクトン B は単離されたが, 抑制活性がモミラクトン B より弱いモミラクトン A は

単離出来なかったと考えられる。実際に、モミラクトン B のアレロパシー活性はモミラクトン A より 5 倍以上強い (Kato-Noguchi et al. 2008)。次節以降で述べるが、抑制活性と放出量から、モミラクトン B はイネのアレロパシーに最も関与しているが、モミラクトン A のイネのアレロパシーへの関与は小さいと考えられる。

5. モミラクトンのアレロパシー活性

モミラクトン A と B の成長抑制活性が、イネ栽培に最も深刻な影響を与える雑草イヌビエで調べられた。その結果、モミラクトン B は $1 \mu\text{M}$ 以上の濃度でイヌビエの成長を抑制し、 $6 \mu\text{M}$ でイヌビエの成長を 50% 抑制 (IC_{50}) した。一方、モミラクトン A は、 $10 \mu\text{M}$ 以上の濃度でイヌビエの成長を抑制し、 IC_{50} は $29 \sim 46 \mu\text{M}$ であった。 IC_{50} を比較すると、モミラクトン B はモミラクトン A の 5 ～ 8 倍の成長抑制活性があることになる (Kato-Noguchi et al., 2008; Kato-Noguchi and Ota, 2013)。モミラクトンの成長抑制活性を検討した他の文献でも、いずれもモミラクトン B はモミラクトン A より成長抑制活性が強いことが報告されている (Takahashi et al., 1976; Kato et al., 1977; Chung et al., 2006; Fukuta et al., 2007; Toyomasu et al., 2008)。

また、モミラクトンがイネ自身に与える影響も検討された。その結果、モミラクトン A は $300 \mu\text{M}$ 以上で、モミラクトン B は $100 \mu\text{M}$ 以上の濃度でイネの成長を抑制した。モミラクトンの投与濃度を上げていっても、イネの成長に対するモミラクトンの抑制活性は小さく IC_{50} は得られなかった (Kato-Noguchi et al., 2008)。このように、モミラクトンはイヌビエに対しては強い成長抑制活性を持つが、イネの成長は殆ど抑制しないことから、イネはモミラクトンに対して抵抗性を持っていると考えられた。以上のことは、モミラクトンが、イネのアレロパシー物質として効果的に作用していることを示唆している。モミラクトンのイネからの放出量と抑制活性を考慮に入れると、モミラクトン B はイネのアレロパシーに密接に関与しているが、モミラクトン A のイネのアレロパシーへの関与は小さいと考えられる。

6. イネのモミラクトン分泌量

モミラクトン A と B のイネ (品種コシヒカリ) における生合成とイネからの分泌量が、イネの全生活環を通して測定された。その結果、イネにおけるモミラクトンの分泌は、少なくとも播種 6 日目から確認でき、全生活環を通してモミラクトンを分泌していた (Kato-Noguchi and Ino, 2003; Kato-Noguchi et al., 2003)。モミラクトンの生合成と分泌量は、播種後イネの開花時期まで一次関数的に増加していた。80 日齢のイネは、モミラクトン A を根に $27 \mu\text{g/g FW}$ 、地上部に $133 \mu\text{g/g}$

FW を含んでいた。モミラクトン B は、根に $21 \mu\text{g/g FW}$ 、地上部に $74 \mu\text{g/g FW}$ を含んでいた。この 80 日齢のイネ 1 個体は 1 日当たり、モミラクトン A を $1.1 \mu\text{g}$ 、モミラクトン B を $2.3 \mu\text{g}$ 根から分泌していた。従って、モミラクトン B の分泌量はモミラクトン A の分泌量より大きい。イネにおけるモミラクトン A の生合成は、モミラクトン B より大きいことを考えると、モミラクトン B が積極的に分泌されていると考えられる。植物は、様々な物質を、様々な仕組みで根から分泌していることが知られているが (Hawes et al., 2000; Bais et al., 2004; Bardi and Vivanco, 2009)、現在までに、モミラクトンのイネの根からの分泌の仕組みは分かっていない。

7. イネのアレロパシー活性とモミラクトン分泌量の相関

イネは品種によってアレロパシー活性が異なることは多くの研究から明らかになっている (Kim et al., 1999; Olofsdotter et al., 1999; Azmi et al., 2000; Kato-Noguchi and Ino, 2001)。そこで、8 品種のイネのイヌビエに対するアレロパシー活性と、それらのイネ品種から分泌されるモミラクトン A と B の放出量が測定された (Kato-Noguchi et al., 2010)。その結果、これらのイネ 8 品種のアレロパシー活性とモミラクトン B の分泌量には正の相関があることが分かった (第 3 図)。また、モミラクトン B のイヌビエに対する抑制活性と分泌量を考慮に入れると、観察されたイネのアレロパシー活性の 59 ～ 82% がモミラクトン B で説明できることが分かった。しかし、モミラクトン A はイネのアレロパシーの 1 ～ 5% 程度しか説明できなかった。

8. モミラクトンを生合成しないイネ変異体とアレロパシー活性

アメリカ合衆国アイオワ大学の Peters 博士らは、モミラクトン欠損イネ変異体を作り出した。これらの変異体は、モミラクトン生合成経路の変異体で、モミラクトン以外のすべてのアレロパシー候補物質を生産できるがモミラクトンは生合成できない。これらの変異体イネの野生株 (モミラクトンを生産できる) は強いアレロパシー活性を持つが、これらのイネ変異体はアレロパシー活性をほとんど失っていることが明らかになった (Xu et al., 2012)。このことから、イネのアレロパシーにモミラクトンが重要な役割を持つことが裏付けられた (Kato-Noguchi and Peters, 2013)。

9. ストレスはモミラクトンの分泌量を増加させる

多くの植物では、病原菌起源のエリシター等により、植物ホルモンのジャスモン酸が増加し、ジャスモン酸の働きで病原菌の感染に対して抵抗性を獲得する (MacKintosh et al., 1994; Rakwal et al., 2001)。イネのアレロパシーもまた、ジャスモン酸により増加すること

イネ品種	アレロパシー活性 (%)	モミラクトンB (μM)
キヌヒカリ	16.4	0.66
ヒノヒカリ	18.5	0.71
ニッポンバレー	27.2	1.12
ササニシキ	34.2	1.41
ユキヒカリ	41.9	2.14
ノウリン8	48.0	2.73
カメノオ	53.3	3.23
コシヒカリ	57.4	3.84

第3図 8種のイネ品種のアレロパシー活性と培地のモミラクトン濃度。

8種のイネ品種を別々にイヌビエと共存させ、イネ品種のアレロパシー活性と培地のモミラクトンBの濃度を測定した。イヌビエの成長がイネにより完全に抑制され全く成長しない時、イネのアレロパシー活性を100(%)、イヌビエの成長が全く抑制されない時、イネのアレロパシー活性を0(%)と評価した。モミラクトンBは、イネから培地に放出された量(μM)を測定した。(Kato-Noguchi et al., 2010 より改変)。

が報告された(Bi et al., 2007)。さらに、ジャスモン酸やカンタリジン(エリシターとして働く)をイネに与えると、モミラクトンAとBの生合成とイネの根からのモミラクトンAとBの分泌量が増加することが観察された(Kato-Noguchi, 2009)。これらの結果から、エリシターによりジャスモン酸が増加し、その結果、モミラクトンの生合成と分泌量が増加したと考えられた。モミラクトンはファイトアレキシンとして抗菌活性を持つため、増加したモミラクトンは病原菌の感染に対する抵抗性も与えることができる。

イネに紫外線を与えると、モミラクトンAとBの生合成が増加することが知られていたが(Cartwright et al., 1981; Kodama et al., 1988)、紫外線はまた、イネからのモミラクトンAとBの分泌量を増加させた。さらに、重金属や昆虫などの食害で引き起こされる障害ストレ

第4図 ストレスによってイネのモミラクトンBの生産と分泌が促進される。

スをイネに与えてもモミラクトンの生合成と分泌量が増加することが分かった(第4図, Kato-Noguchi et al., 2007; Kato-Noguchi, 2009)。

イネを栄養塩類が欠乏した条件で育てると、モミラクトンの生合成と分泌量が増加することも明らかになった(Kato-Noguchi, 2011a)。栄養塩類の欠乏は他の植物との競合で引き起こされると考えられる。モミラクトンは他の植物の発芽や成長を抑制することができるので、栄養塩類の欠乏やストレス条件下で、モミラクトンの生合成と分泌が増加することは、他の植物との栄養塩類を巡る競合で有利に働くと考えられる。

10. イヌビエはモミラクトンの分泌量を増加させる

イネとイヌビエを共存させると、イネのアレロパシー活性が増加することが報告された(Zhao et al., 2005; Kong et al., 2006; Kato-Noguchi, 2011a)。このイネのアレロパシー活性の増加に、イネとイヌビエの間での栄養塩類を巡る競合が関与していると考えられた。つまり、イネとイヌビエの栄養塩類を巡る競合で、栄養欠乏がおり、栄養欠乏ストレスによりイネのアレロパシー活性が増加していると考えられた(Kim et al., 2000)。

イネとイヌビエを共存させると、イネのアレロパシー活性は約2倍に増加し、モミラクトンBの生合成は7倍に増加した。イネを単独で培養し培地の栄養塩類を減少させるとアレロパシー活性が増加するが、培地の栄養塩類を1/100倍に希釈しても、イネのアレロパシー活性は1.3倍に、モミラクトンBの生合成は2倍の増加にとどまった。また、イネとイヌビエを共存させても、培地の栄養塩類の濃度は1/100倍までは減少しなかった。従って、イヌビエによるイネのアレロパシー活性とモミラクトンの生合成の増加は、栄養塩類の競合だけ

では十分説明できなかった (Kato-Noguchi, 2011a)。

次に、イヌビエを単独で無菌的に水耕栽培し、イヌビエの根から放出される物質を水耕栽培液から集めた。この未分離の物質を、イネの培養液に与えイネ単独で培養しても、イネのアレロパシー活性とモミラクトン B の生合成と分泌量が増加した。このアレロパシー活性の増加とモミラクトン B 分泌量の増加は、イヌビエとイネを共存させた時とほぼ同じであった。このことは、イヌビエの根から水耕栽培液に放出されたある種の物質 (Info-chemical) が、イネのアレロパシー活性とモミラクトン B 分泌量の増加に関与していることを示唆している。つまり、イヌビエの根から放出された Info-chemical をイネは感受し、モミラクトン B の生合成と分泌量を増加させ、アレロパシー活性を増加させていると考えられる (第 5 図, Kato-Noguchi, 2011a)。現在のところ、イネのアレロパシー活性を増加させる、Info-chemical の正体は明らかになっていない。

11. モミラクトンはイネだけが生産しているのか

モミラクトンの生合成経路は、ジベレリンの生合成経路とゲラニルゲラニル 2 リン酸まで共通している。その後、ジベレリン生合成経路と離れて *cyn*- コパニル 2 リン酸を経てモミラクトン A、そして最終的にモミラクトン B が合成される (Otomo et al., 2004)。ジベレリンは植物ホルモンとして、ほとんどの高等植物が生産しているので、ゲラニルゲラニル 2 リン酸までの合成経路は普遍的である。しかし現在まで、モミラクトンの生合成が明らかになったのはイネだけである。ところが偶然、植物の系統が全く異なるコケがモミラクトンを生合成し分泌していることが明らかになった。

一般的に、苔植物は、病原菌の感染に強い抵抗性を持っていることから、強力なファイトアレキシンを生産していると考えられている (Ando and Matsuo, 1984 ; Asakawa, 1990)。現在までに、薬理学的観点から苔植物門の中でも特に、苔類でファイトアレキシンを含めた生理活性物質に関する研究が非常に活発に行われてき

た (Asakawa, 1990, 2013 ; Xie and Lou, 2009 ; Lue et al., 2013)。しかし、苔植物門の蘚類に関するこの種の研究は多くない。また、いくつかの苔植物は単独のコロニーを形成しており、他の植物の進入を阻害している。このことから、それらの苔植物の中には強いアレロパシーを持つものがあると考えられている (Ando and Matsuo, 1984 ; Tsubota et al., 2006)。しかし、現在までに、苔植物のアレロパシーはほとんど明らかになっていない。

ハイゴケ (*Hypnum plumaeforme* Wilson) は苔植物門の蘚類に属し、東南アジアに広く分布し、乾燥地から湿原、日当たりの良いところから日陰まで広く生育し単独のマット状のコロニーを形成する (Ando and Matsuo, 1984 ; Tsubota et al., 2006)。日本では全国的に分布し、世界遺産の苔寺でも、ハイゴケは主要なコケとして景観を構成している。以上の観察と予備的な研究から、ハイゴケも強いアレロパシー活性を有していると考えられたが (Tsubota et al., 2006)、ハイゴケのアレロパシー物質は明らかになっていなかった。

ハイゴケのアレロパシー活性を、雑草を含む数種の検定植物で綿密に検証したところ、非常に強いアレロパシー活性を持つことが確認された。そこで、ハイゴケを培養した培地から、アレロパシー物質を分離し、構造解析を行ったところモミラクトン B であった (Kato-Noguchi et al., 2009)。また、ハイゴケの植物体からもモミラクトン B が検出された。ハイゴケ植物体のモミラクトン B 濃度は 23 $\mu\text{g/g}$ FW であり、ハイゴケの仮根からハイゴケ 1 g FW 当たり 6.4 μg を培地に分泌していた。以上のことから、ハイゴケは、モミラクトンを生産し分泌していることが明らかになった。

ハイゴケは、強いアレロパシー活性を持ち、アレロパシー物質モミラクトンを生産し周囲の環境に分泌することで、他の植物がハイゴケのコロニーに進入することを妨害していると考えられた (Kato-Noguchi and Kobayashi, 2009)。また、イネと同様にハイゴケでも、紫外線を含む数種のストレスにより、モミラクトンの分泌量が増加していた (Kato-Noguchi and Kobayashi, 2009)。現在までに、モミラクトンの生産と分泌が明らかになった植物は被子植物のイネと苔植物のハイゴケだけである (Kato-Noguchi, 2011b)。この 2 種は生物の系統が全く異なっている。イネとハイゴケが持つモミラクトンの生合成と分泌の能力は、平行進化により獲得したのか、ミッシングリングによるのか明らかになっていない。

12. おわりに

植物は環境適応戦略の一環として、アレロパシー物質を生産し環境に放出している。アレロパシー物質は、他の植物の成長に重大な影響を与える。特に発芽抑制

第 5 図 イネは、イヌビエから放出されたある種の物質を感受し、モミラクトン B の生合成と分泌を促進する。

や成長抑制の効果は顕著である。その結果、アレロパシー物質を放出した植物は他の植物との栄養や生存場所をめぐる競合で優位に立つことができると考えられている。イネもまたアレロパシー活性を持っており、アレロパシー物質としてモミラクトンを生合成し、根から周囲に放出していることが明らかになった。特に、モミラクトン B は、強い成長抑制活性を持っており、モミラクトン B を分泌することで、周囲の植物との生存競争で優位に立っていると考えられる。また、イネにおけるモミラクトンの生合成と分泌量は、環境ストレスや他の植物の進入により、著しく増加していた。このことから、イネは生育環境が悪化することでストレスが与えられると、モミラクトン B の生合成を誘導し、根からの分泌量を増加させることでストレスに適応していることが明らかになった。

引用文献

- Ando, H., Matsuo, A. 1984. Applied bryology. In Cramer J, ed., Advance Bryology, Vol 2. International Association of Bryologists, Berlin, Germany. pp. 133-229.
- Asakawa, Y. 1990. Biologically active substances from bryophytes. In Chopra, R.N., Bhatla, S.C., eds., Bryophyte Development: Physiology and Biochemistry. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 259-287.
- Asakawa, Y., Ludwiczuk, A., Nagashima, F. 2013. Phytochemical and biological studies of bryophytes. *Phytochemistry* 91: 52-80.
- Azmi, M., Abdullah, M.Z., Fujii, Y. 2000. Exploratory study on allelopathy effect of selected Malaysian rice varieties and rice field weed species. *J. Trop. Agric. Food Sci.* 28: 39-54.
- Badri, D.V., Vivanco, J.M. 2009. Regulation and function of root exudates. *Plant Cell Environ.* 32: 666-681.
- Bais, H.P., Park, S.W., Weir, T.L., Callaway, R.M., Vivanco, J.M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends Plant Sci.* 9: 26-32.
- Belz, R.G., Hurle, K. 2005. Differential exudation of two benzoxazinoids: some of the determining factors for seedling allelopathy of *Triticaceae* species. *J. Agri. Food Chem.* 53: 250-261.
- Belz, R.G. 2007. Allelopathy in crop/weed interactions - an update. *Pest. Manag. Sci.* 63: 308-326.
- Bi, H.H., Zeng, R.Z., Su, L.M., An, M., Luo, S.H. 2007. Rice allelopathy induced by methyl jasmonate and methyl salicylate. *J. Chem. Ecol.* 33: 1089-1103.
- Cappuccino, N., Arnason, J.T. 2006. Novel chemistry of invasive exotic plants. *Biol. Lett.* 2: 189-193.
- Cartwright, D.W., Langcake, P., Pryce, R.J., Leworthy, D.P., Ride, J.P. 1981. Isolation and characterization of two phytoalexins from rice as momilactones A and B. *Phytochemistry* 20: 535-537.
- Chung, I.M., Kim, T.K., Kim, S.H. 2006. Evaluation of allelopathy potential and quantification of momilactone A, B from rice hull extracts and assessment of inhibitory bioactivity on paddy field weeds. *J. Agric. Food. Chem.* 54: 2527-2536.
- Dalton, B.R. 1999. The occurrence and behavior of plant phenolic acids in soil environments and their potential involvement in allelochemical interference interactions: Methodological limitations in establishing conclusive proof of allelopathy. In Inderjit, Dakshini, K.M.M., Foy, C.L. eds., *Principals and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 57-74.
- Dayan, F.E. 2006. Factors modulating the levels of the allelochemical sorgolene in *Sorghum bicolor*. *Planta* 224: 339-346.
- Dilday, R.H., Nastasi, P., Smith, R.J.Jr. 1989. Allelopathic observations in rice (*Oryza sativa* L.) to duckweed (*Heteranthera limosa*). *Proc. Arkansas. Acad. Sci.* 43: 21-22.
- Dilday, R.H., Lin, J., Yan, W. 1994. Identification of allelopathy in the USDA-ARS rice germplasm collection. *Aust. J. Exp. Agric.* 34: 907-910.
- Dilday, R.H., Yan, W.G., Moldenhauer, K.A.K., Gravois, K.A. 1998. Allelopathic activity in rice for controlling major aquatic weeds. In Olofsdotter, M. ed., *Allelopathy in Rice*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. pp. 7-26.
- Einhellig, F.A. 1996. Interactions involving allelopathy in cropping systems. *Agron. J.* 88: 886-893.
- Fuerst, E.P., Putnam, A.R. 1983. Separating the competitive and allelopathic components of interference: Theoretical principles. *J. Chem. Ecol.* 9: 937-944.
- Fukuta, M., Xuan, T.D., Deba, F., Tawata, S., Khanh, T.D., Chung, I.M. 2007. Comparative efficacies in vitro of antibacterial, fungicidal, antioxidant, and herbicidal activities of momilactones A and B. *J. Plant Interac.* 2: 245-251.
- Hartley, R.D., Whitehead, D.C. 1985. Phenolic acids in soils and their influence on plant growth and soil microbial processes. In Vaughan, D., Malcolm, R.E. eds., *Soil Organic Matter and Biological Activity. Development in Plant and Soil Sciences*. Vol. 16. Martinus Nijhoff & Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 109-262.
- Hasegawa, M., Mitsuhara, I., Seo, S., Imai, T., Koga, J., Okada, K., Yamane, H., Ohashi, Y. 2010. Phytoalexin accumulation in the interaction between rice and the blast fungus. *Mol. Plant-Micro. Intrac.* 23: 1000-1011.
- Hassan, S.M., Aidi, I.R., Bastawisi, A.O., Draz, A.E. 1998. Weed management using allelopathy rice varieties in Egypt. In Olofsdotter, M. ed., *Allelopathy in Rice*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. pp. 27-37.
- Hawes, M.C., Gunawardena, U., Miyasaka, S., Zhao, X. 2000. The role of root border cells in plant defense. *Trends Plant Sci.* 5: 128-133.
- Inderjit. 1996. Plant phenolics in allelopathy. *Bot. Rev.* 62: 186-202.
- Inderjit, Olofsdotter, M. 1998. Using and improving laboratory bioassays in rice allelopathy research. In Olofsdotter, M. ed., *Allelopathy in Rice*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. pp. 44-55.
- Jung, Y.H., Lee, J.H., Agrawal, G.K., Rakwal, R., Kim, J.A., Shim, J.K., Lee, S.K., Jeon, J.S., Koh, H.J., Lee, Y.H., Iwahashi, H., Jwa, N.S. 2005. The rice (*Oryza sativa*) blast lesion mimic mutant,

- blm, may confer resistance to blast pathogens by triggering multiple defense-associated signaling pathways. *Plant Physiol. Biochem.* 43: 397-406.
- Kato, T., Kabuto, C., Sasaki, N., Tsunagawa, M., Aizawa, H., Fujita, K., Kato, Y., Kitahara, Y. 1973. Momilactones, growth inhibitors from rice, *Oryza sativa* L. *Tetrahedron Lett.* 39: 3861-3864.
- Kato, T., Tsunakawa, M., Sasaki, N., Aizawa, H., Fujita, K., Kitahara, Y., Takahashi, N. 1977. Growth and germination inhibitors in rice husks. *Phytochemistry* 16: 45-48.
- Kato-Noguchi, H., Ino, T. 2001. Assessment of allelopathy potential of root exudate of rice seedlings. *Biol. Plant.* 44: 635-638.
- Kato-Noguchi, H., Ino, T., Sata, N., Yamamura, S. 2002. Isolation and identification of a potent allelopathy substance in rice root exudates. *Physiol. Plant.* 115: 401-405.
- Kato-Noguchi, H., Ino, T. 2003. Rice seedlings release momilactone B into the environment. *Phytochemistry* 63: 551-554.
- Kato-Noguchi, H. and Ino, T., Ichii, M. 2003. Changes in release level of momilactone B into the environment from rice throughout its life cycle. *Func. Plant Biol.* 30: 995-997.
- Kato-Noguchi, H. 2004. Allelopathic substance in rice root exudates: rediscovery of momilactone B as an allelochemical. *J. Plant Physiol.* 161: 271-276.
- Kato-Noguchi, H., Kujime, H., Ino, T. 2007. UV-induced momilactone B accumulation in rice rhizosphere. *J. Plant Physiol.* 164: 1548-1551.
- Kato-Noguchi, H., Ota, K., Ino, T. 2008. Release of momilactone A and B from rice plants into the rhizosphere and its bioactivities. *Allelopathy J.* 22: 321-328.
- Kato-Noguchi, H., Kobayashi, K. 2009. Jasmonic acid, protein phosphatase inhibitor, metals and UV-irradiation increased momilactone A and B concentrations in the moss *Hypnum plumaeforme*. *J. Plant Physiol.* 166: 1118-1122.
- Kato-Noguchi, H. 2009. Stress-induced allelopathic activity and momilactone B in rice. *Plant Grow. Regul.* 59: 153-158.
- Kato-Noguchi, H., Kobayashi, K., Shigemori, H. 2009. Allelopathy of the moss *Hypnum plumaeforme* by the production of momilactone A and B. *Weed Res.* 49: 621-627.
- Kato-Noguchi, H., Hasegawa, M., Ino, T., Ota, K., Kujime, H. 2010. Contribution of momilactone A and B to rice allelopathy. *J. Plant Physiol.* 167: 787-791.
- Kato-Noguchi, H. 2011a. Barnyard grass-induced rice allelopathy and momilactone B. *J. Plant Physiol.* 168: 1016-1020.
- Kato-Noguchi, H. 2011b. Convergent or parallel molecular evolution of momilactone A and B: Potent allelochemicals, momilactones have been found only in rice and the moss *Hypnum plumaeforme*. *J. Plant Physiol.* 168: 1511-1516.
- Kato-Noguchi, H., Peters, R.J. 2013. The role of momilactones in rice allelopathy. *J. Chem. Ecol.* 39: 175-185.
- Kato-Noguchi, H., Ota, K. 2013. Biological activities of rice allelochemicals momilactone A and B. *Rice Res.* 1: 108.
- Khanh, T.D., Xuan, T.D., Chung, I.M. 2007. Rice allelopathy and the possibility for weed management. *Annal. Appl. Biol.* 151: 325-339.
- Kim, K.U., Shin, D.H. 1998. Rice allelopathy research in Korea. In Olofsdotter, M. ed., *Allelopathy in Rice*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. pp. 39-43.
- Kim, K.U., Shin, D.H., Kim, H.Y., Lee, Z.L., Olofsdotter, M. 1999. Evaluation of allelopathy potential in rice germplasm. *Korean J. Weed Sci.* 19: 1-9.
- Kim KU, Shin DH, Lee IJ, Kim HY, Kim KU, Shin DH. 2000. Rice allelopathy in Korea. In Kim, K.U., Shin, D.H., eds., *Rice Allelopathy*. Kyungpook National University, Taegu, Korea. pp. 57-82.
- Kodama, O., Suzuki, T., Miyakawa, J., Akatsuka, T. 1988. Ultraviolet-induced accumulation of phytoalexins in rice leaves. *Agric. Biol. Chem.* 52: 2469-2473.
- Kong, C.H., Li, H.B., Hu, F., Xu, X.H., Wang, P. 2006. Allelochemicals released by rice roots and residues in soil. *Plant Soil* 288: 47-56.
- Leather, G.R., Einhelling, F.A. 1988. Bioassay of naturally occurring allelochemicals for phytotoxicity. *J. Chem Ecol.* 14: 1821-1828.
- Lue, N., Li, R.J., Wang, X.N., Zhu, R.X., Wang, L., Lin, Z.M., Zhao, Y., Lou, H.X. 2013. Highly oxygenated *ent*-pimarane-type diterpenoids from the Chinese liverwort *Pedinophyllum interruptum* and their allelopathic activities. *J. Nat. Prod.* 76: 1647-1653.
- MacKintosh, C., Lyon, G.D., MacKintosh, R.W. 1994. Protein phosphatase inhibitors activate anti-fungal defense responses of soybean cotyledons and cell cultures. *Plant J.* 5: 137-147.
- McCully, E. 1999. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 695-718.
- Meiners, S.J., Kong, C.H., Ladwig, L.M., Pisula, N.L., Lang, K.A. 2012. Developing an ecological context for allelopathy. *Plant Ecol.* 213: 1861-1867.
- Neimeyer, H.M., Perez, J.M. 1995. Potential of hydroxamic acids in control of cereal pests, disease, and weeds. In Inderjit, Dakshini, K.M.M., Einhelling, F.A. eds., *Allelopathy: Organisms, Processes and Applications*, American Chemical Society Symposium Series No. 582, American Chemical Society, Washington DC. pp. 261-270.
- Nimbal, C.I., Pederson, J.F., Yerkes, C.N., Weston, L.A., Weller, S.C. 1996. Phytotoxicity and distribution of sorgoleone in grain sorghum germplasm. *J. Agr. Food Chem.* 44: 1343-1347.
- Okada, A., Shimizu, T., Okada, K., Kuzuyama, T., Koga, J., Shibuya, N., Nojiri, H., Yamane, H. 2007. Elicitor induced activation of the methylerythritol phosphate pathway toward phytoalexins biosynthesis in rice. *Plant Mol. Biol.* 65: 177-187.
- Olofsdotter, M., Navarez, D., Rebulanan, M., Streibig, J.C. 1999. Weed-suppressing rice cultivars: Does allelopathy play a role? *Weed Res.* 39: 441-454.
- Olofsdotter, M., Rebulanan, M., Madrid, A., Dali, W., Navarez, D., Olk, D.C. 2002. Why phenolic acids are unlikely primary allelochemicals in rice. *J. Chem. Ecol.* 28: 229-242.
- Otomo, K., Kanno, Y., Motegi, A., Kenmoku, H., Yamane, H., Mitsuhashi, W., Oikawa, H., Toshima, H., Itoh, H., Matsuoka, M.,

- Sassa, T., Toyomasu, T. 2004. Diterpene cyclases responsible for the biosynthesis of phytoalexins, momilactones A, B, and oryzalexins A-F in rice. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 68: 2001-2006.
- Perez, F.J., Ormeno-Nunez, J. 1991. Difference in hydroxamic acid control in roots and root exudates of wheat (*Triticum aestivum* L.) and rye (*Secale cereale* L.): possible role in allelopathy. *J. Chem. Ecol.* 17: 1037-1043.
- Pheng, S., Adkins, S., Olofsdotter, M., Jahn, G. 1999. Allelopathic effects of rice (*Oryza sativa* L.) on the growth of awnless barnyardgrass (*Echinochloa colona* (L.) Link): A new form for weed management. *Cambodian J. Agri.* 2: 42-49.
- Putnam, A.R., Tang, C.S. 1986. Allelopathy: State of the science. In Putnam, A.R., Tang, C.S. eds., *The Science of Allelopathy*. John Wiley & Sons, New York. pp. 1-19.
- Rakwal, R., Shii, K., Agrawal, G.K., Yonekura, M. 2001. Protein phosphatase inhibitors activate defense responses in rice (*Oryza sativa*) leaves. *Physiol. Plant.* 111: 151-157.
- Rice, E.L. 1984. *Allelopathy*. 2 ed. Academic Press, Orlando.
- Rimando, A.M., Duke, S.O. 2003. Studies on rice allelochemicals. In Smith, C.W., Dilday, R.H. eds., *Rice: Origin, History, Technology and Production*, John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. pp. 221-244.
- Seal, A.N., Pratley, J.E., Haig, T., An, M. 2004a. Identification and quantitation of compounds in a series of allelopathy and non-allelopathy rice root exudates. *J. Chem. Ecol.* 30: 1647-1662.
- Seal, A.N., Haig, T., Pratley, J.E. 2004b. Evaluation of putative allelochemicals in rice roots exudates for their role in the suppression of arrowhead root growth. *J. Chem. Ecol.* 30: 1663-1678.
- Takahashi, N., Kato, T., Tsunagawa, M., Sasaki, N., Kitahara, Y. 1976. Mechanisms of dormancy in rice seeds. II. New growth inhibitors, momilactone-A and -B isolated from the hulls of rice seeds. *Japan. J. Breed.* 26: 91-98.
- Tanaka, F., Ono, S., Hayasaka, T. 1990. Identification and evaluation of toxicity of rice root elongation inhibitors in flooded soils with added wheat straw. *Soil Sci. Plant Nut.* 36: 97-103.
- Toyomasu, T., Kagahara, T., Okada, K., Koga, J., Hasegawa, M., Mitsuhashi, W., Sassa, T., Yamane, H. 2008. Diterpene phytoalexins are biosynthesized in and exuded from the roots of rice seedlings. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 72: 562-567.
- Tsubota H, Kuroda A, Masuzaki H, Nakahara M, Deguchi H. 2006. Preliminary study on allelopathic activity of bryophytes under laboratory conditions using the sandwich method. *J. Hattori Bot. Lab.* 100: 517-525.
- VanEtten, H.D., Mansfield, J.W., Bailey, J.A., Farmer, E.E. 1994 Two Classes of Plant Antibiotics: Phytoalexins versus "Phytoanticipans". *Plant Cell* 6: 1191-1192.
- Xie C.F., Lou H.X. 2009. Secondary metabolites in bryophytes: an ecological aspect. *Chem Biodiv.* 6: 303-311.
- Xu, M., Galhano, R., Wiemann, P., Bueno, E., Tiernan, M., Wu, W., Chung, I.M., Gershenzon, J., Tudzynski, B., Sesma, A., Peters, R.J. 2012. Genetic evidence for natural product-mediated plant-plant allelopathy in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol.* 193: 570-575.
- Zhao, H., Li, H., Kong, C., Xu, X., Liang, W. 2005. Chemical response of allelopathy rice seedlings under varying environmental conditions. *Allelopathy J.* 15: 105-110.