

総説

根粒に見られる植物と微生物のコミュニケーション

愛知教育大学生命科学 菅沼教生

【はじめに】

マメ科植物の根には、根粒菌が感染して根粒が形成される。多くの場合、根粒菌は宿主植物の根の根毛から侵入し、根の皮層細胞に到達するとともに細胞分裂を誘発し、根粒形成を導く。さらに、根粒形成に伴って、空中窒素固定能力が根粒菌に発現される。根粒菌は根粒の植物細胞内で安全に生活しつつ空中窒素を固定し、植物は根粒菌が固定した窒素を利用する共生関係が、こうして成立する。このような共生関係が成立するためには、植物と根粒菌のコミュニケーションが必要である。これまでに、根粒形成能を失った植物あるいは根粒菌の突然変異体、また、根粒は形成されても形成された根粒が窒素固定能を示さない植物あるいは根粒菌の突然変異体が数多く単離されてきた(4, 21, 33)。このことは、根粒形成と空中窒素固定能の発現が植物と根粒菌の双方の遺伝子群によって制御されていることを物語っている。すなわち、植物は根粒菌を認識し、根粒菌も植物を認識し、双方の遺伝子群が連続的に発現されることによって根粒という器官形成と窒素固定能という機能発現がおこる。ここでは、マメ科植物と根粒菌の共生関係において、宿主植物と根粒菌がどのようなコミュニケーションを行っているのか、最近の知見と今後の課題を述べる。

【根粒はどのようにして形成されるのか】

一般に、根粒は①根粒菌の植物根への付着、②根毛の変形（カーリング）、③根粒菌の侵入、④感染糸の形成、⑤細胞分裂の誘導、という一連の過程を経て形成される。根粒菌の突然変異体の中には、根毛の変形を誘導せず根粒を形成しないものがある(14)。一方、マメ科植物の突然変異体の中にも、根毛の変形がおこらず根粒形成能を失ったものがある(6, 15, 25)。したがって、根毛の変形から根粒形成に至る一連の過程が始まる前に、宿主植物と根粒菌との間でのコミュニケーションが行われているはずである。

根粒菌は、根粒形成に関与する一群の根粒形成遺伝子 (*nod genes*) をもっている。ところが、大部分の根粒形成遺伝子は、根粒菌が単独で生活している時には発現していない。1986年、マメ科植物に存在し根粒形成遺伝子の発現を誘導する物質がフラボノイドと総称される化合物であることが示された(8, 17, 19)。すなわち、植物の根から出されるフラボノイドが根粒菌に送られる植物からのメッセージであることが明らかになった。では、根粒菌はその植物からのメッセージを受けて、植物にどのようなメッセージを返しているのだろうか。1990年、Lerouge ら(13) は、根粒形成遺伝子を通常のものより多く組み込んだアルファルファ根粒菌を作製し、フラボノイドによって根粒形成遺伝子が発現されることで生ずる遺伝子産物を根毛

の変形をマーカーにして単離することに成功した。それは、硫酸基と脂肪酸をもった、4分子のD-グルコサミンから成るオリゴ糖であった。その後、他の根粒菌から類似したオリゴ糖(24)と例外的にN-アセチルグルタミン酸が単離された(18)。これらの物質は、nod genesの産物ということから Nod signal あるいは Nod factor と総称されている。興味深いことに、単離された Nod signal のあるものは、根毛の変形のみならず細胞分裂、根粒形成を誘導した(18, 30)。以上の結果は、根毛の変形から細胞分裂、根粒形成と続く過程が、植物からのフラボノイドと根粒菌からの Nod signal によるコミュニケーションによって制御されていることを示している。

では、次に根粒菌からの Nod signal を受け取って植物に何が起こり根粒が形成されるのだろうか。宿主植物にも根粒形成に関与する遺伝子が存在する。それらは、初期 nodulin (ENOD) 遺伝子と呼ばれ、これまでに数種類が単離されている。おもに根粒菌の感染領域で発現することが知られているが、機能は明らかにされていない(12)。Nod signal が単離された現在、宿主植物のENOD 遺伝子の解析は、今後の重要な課題である。特に、Nod signal を受け取る受容体を単離することは、宿主植物における根粒形成の分子機構を解明する鍵となると考えられる。

[根粒菌はどのようにして植物細胞に侵入するのか]

Nod signal によって形成された根粒には、当然ながら根粒菌は侵入していない。根粒菌は、植物の根の細胞壁を分解し、感染糸を形成しながら植物細胞内を貫入していく。この過程においても、植物と根粒菌との間でコミュニケーションが行われていると推測されるが、その実態は明らかにされていない。根粒菌が生産するある種の多糖類を欠失させた突然変異体の中には、根粒を形成するが根粒菌の侵入が見られないものが知られている(16)。また、植物の突然変異体の中にも、根粒菌の侵入がない根粒様の組織を形成するものがある(32)。これらのことは、根粒菌の侵入過程では根粒形成とは別のコミュニケーションが存在することを示している。

[植物と根粒菌はどのようにしてお互いを認識するのか]

根粒菌が感染して根粒が形成される植物は、一部の例外を除きマメ科植物に限られている。また、マメ科植物の種類と根粒菌の種類との間にも、特異的な関係がある。したがって、植物と根粒菌の間には、お互いを認識するためのコミュニケーションが存在するはずである。Bohlool と Schmidt (3)は、植物に存在するレクチンというタンパク質と根粒菌との間に特異的な結合関係が存在することを見出し、レクチンによる認識機構を示唆した。しかしながら、マメ科植物以外の植物の根にも根粒菌は付着する(22, 27, 29)ことから、根粒菌の付着の過程でお互いを認識するコミュニケーションが存在する可能性は小さいと考えられる。お互いの認識は、フラボノイドと根粒菌の根粒形成遺伝子との特異的な関係(23)、また、Nod signal と植物の受容体との特異的な関係(13)によって決定されていると推測される。レクチンによる根粒菌の付着の過程での認識の可能性は小さいものの、レクチンが別の過程で認識に関与している可能性はある。Diaz ら(5)は、クローバーにエンドウのレクチ

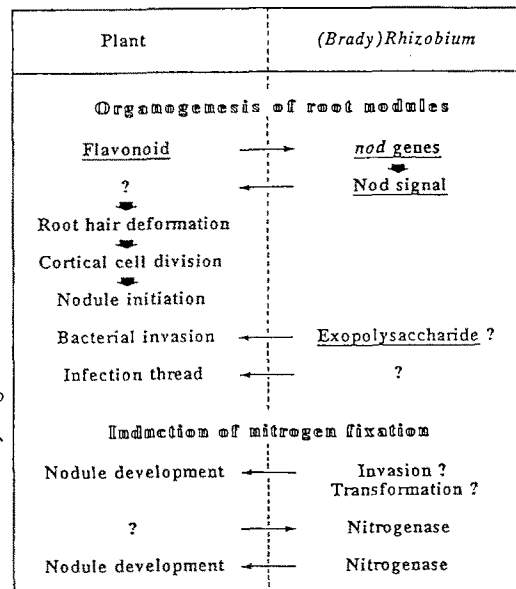
ン遺伝子を導入することによって、本来根粒を形成しないエンドウ根粒菌が形質転換したクローバーに根粒を形成したと報告している。Nod signal であるオリゴ糖はレクチンと結合する構造上の特徴を有していることから、レクチンが Nod signal の受容体である可能性が示唆されている(13)。今後、根粒形成の詳細な機構が解明されるとともに、植物と根粒菌の認識の機構も明らかにされてくると予想される。

[根粒菌の窒素固定能発現はどのように制御されているのか]

根粒形成機構に比べ、共生関係における窒素固定能の発現機構には、不明な点が多く残されている。単独で生活し窒素固定能を示す単生窒素固定生物では、窒素固定能 (nitrogenase) の発現は低酸素分圧によって誘導されるといわれている (10)。共生することで窒素固定能を示す根粒菌においても、同じような nitrogenase 発現の調節機構が存在すると推測される。ところが、植物の突然変異体の中に、根粒は形成するが形成された根粒が窒素固定能を示さないものがある(7, 9, 26)。これは、宿主植物が nitrogenase の発現を誘導するために必要な低酸素分圧という細胞内環境をつくりだすことができないためである可能性もあるが、nitrogenase の発現を誘導するためのメッセージが宿主植物から根粒菌に送られていることを示唆している。また、根粒菌が植物細胞に侵入すること、あるいは、窒素固定能が発現されることは、窒素固定能をもった正常な根粒が示す構造と機能を維持するために不可欠であることが明らかにされている (9, 26, 31)。したがって、根粒が形成された後でも、植物と根粒菌はコミュニケーションを行っていると考えられる。窒素固定能の発現過程におけるコミュニケーションも解明されるべき今後の課題の一つである。

[まとめ]

以上の内容をまとめたのが右の図である。フラボノイドと Nod signal による植物と根粒菌のコミュニケーションが明らかにされたことは、最近の大きな成果である。しかし、これまで述べてきたように、これは植物と根粒菌が行っているコミュニケーションのほんの一部である。現在、様々な方法で非マメ科植物に根粒を形成させる試みが行われ、いくつかの成功例が報告されている(1, 2, 11, 20, 28)。ところが、いずれも感染率は極めて低く、窒素固定能は検出されていない。今後、共生関係における植物と根粒菌のコミュニケーションの分子レベルでの全貌が解明されれば、イネに根粒を形成させ窒素固定を行わせることも不可能ではなくなる日がやってくるのが期待できる。



[引用文献]

1. Al-Mallah, M.K. et al. 1989. *J. Exp. Bot.* 40:473-478.
2. Al-Mallah, M.K. et al. 1990. *J. Exp. Bot.* 41:1567-1572.
3. Bohlool, B.B. and Schmidt, E. L. 1974. *Science* 185:269-271.
4. Caetano-Anolles, G. and Gresshoff, P.M. 1991. *Annu. Rev. Microbiol.* 45:345-382.
5. Diaz, C.L. et al. 1989. *Nature* 338:579-581.
6. Dudley, M.E. and Long, S.R. 1989. *Plant Cell* 1:65-72.
7. Egli, M.A. et al. 1989. *Plant Physiol.* 91:898-904.
8. Firmin, J.L. et al. 1986. *Nature* 324:90-92.
9. Haser, A. et al. 1992. *J. Exp. Bot.* 43:1397-1407.
10. Hennecke, H. et al. 1990. *Nitrogen Fixation: Achievement and Objectives* pp.293-300.
11. Jing, Y. et al. 1990. *FEMS Microbiol. Lett.* 69:123-128.
12. Kouchi, H. 1993. *Nippon Nogeikagaku Kaishi* 67:1077-1081.
13. Lerouge, P. et al. 1990. *Nature* 344:781-784.
14. Long, S.R. 1989. *Cell* 56:203-214.
15. Mathews, A. et al. 1987. *J. Plant Physiol.* 131:349-361.
16. Norris, J.H. et al. 1988. *Plant Physiol.* 88:321-328.
17. Peters, N.K. et al. 1986. *Science* 233:977-980.
18. Philip-Hollingsworth, S. et al. 1991. *J. Biol. Chem.* 266:16854-16858.
19. Redmond, J.W. et al. 1986. *Nature* 323:632-635.
20. Ridge, R.W. et al. 1992. *Aust. J. Plant Physiol.* 19:481-492.
21. Rolfe, B.G. and Shine, J. 1984. *Genes Involved in Microbe-Plant Interactions* pp.95-128.
22. Shimshick, E.J. and Hebert, R.R. 1978. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 84:736-742.
23. Spaink, H.P. et al. 1987. *Nature* 328:337-340.
24. Spaink, H.P. 1992. *Plant Mol. Biol.* 20:977-986.
25. Sukanuma, N. et al. 1990. *Soil Sci. Plant Nutr.* 36:121-127.
26. Sukanuma, N. et al. 1993. *Plant Cell Physiol.* 34:781-788.
27. Sukanuma, N. et al. 1994. *Soil Sci. Plant Nutr.* (in press)
28. Tchan, Y.T. and Kennedy, I.R. 1989. *Agric. Sci.* 2:57-59.
29. Terouchi, N. and Syono, K. 1990. *Plant Cell Physiol.* 31:119-127.
30. Truchet, G. et al. 1991. *Nature* 351:670-673.
31. Vance, C.P. and Johnson, L.E.B. 1983. *Can. J. Bot.* 61:93-106.
32. Vance, C.P. et al. 1985. *Symbiosis* 1:69-84.
33. Vance, C.P. et al. 1988. *Plant Cell Environ.* 11:413-427.

Plant-Microbe interaction in legume nodules.

Norio SUGANUMA