

植物間コミュニケーションの仕組みを解明

—受容した香りを防御物質に変える遺伝子発見—

概要

昆虫に食べられた植物は香り物質を発散します。被害を受けた植物から発散された香り物質は、危険を知らせる「警戒情報」として近くの健全な植物に取り込まれます。この香り物質（警戒情報）を取り込んだ健全な植物は、前もって防御を開始します（植物間コミュニケーション）¹。この受容から防御にいたる機構の一つに、健全な植物が取り込んだ香り物質を配糖体²に変換することがトマト株でわかっています。しかし、健全なトマト株が、「どのように」香り物質を配糖体に変換しているかは分かっていませんでした。京都大学 生態学研究センター 高林純示名誉教授、静岡大学 グリーン科学技術研究所/農学部 大西利幸教授、筑波大学 生命環境系 杉本貢一助教、サントリーグローバルイノベーションセンター株式会社 小笠栄一郎研究員、山口大学大学院創成科学研究科（農学系学域）生物機能科学分野 松井健二教授らの研究グループは、サントリー生命科学財団、名古屋工業大学、国際医療福祉大学と共同で、多くの野生株のスクリーニング、遺伝子操作実験、生化学的実験、生物検定を有機的に組み合わせ、トマト株の防御力を強化する香気配糖体を生成させる配糖化酵素 UGT91R1³を同定しました。本成果は、2023年2月8日にイギリスの国際学術誌「*Nature Communications*」にオンライン掲載されました。

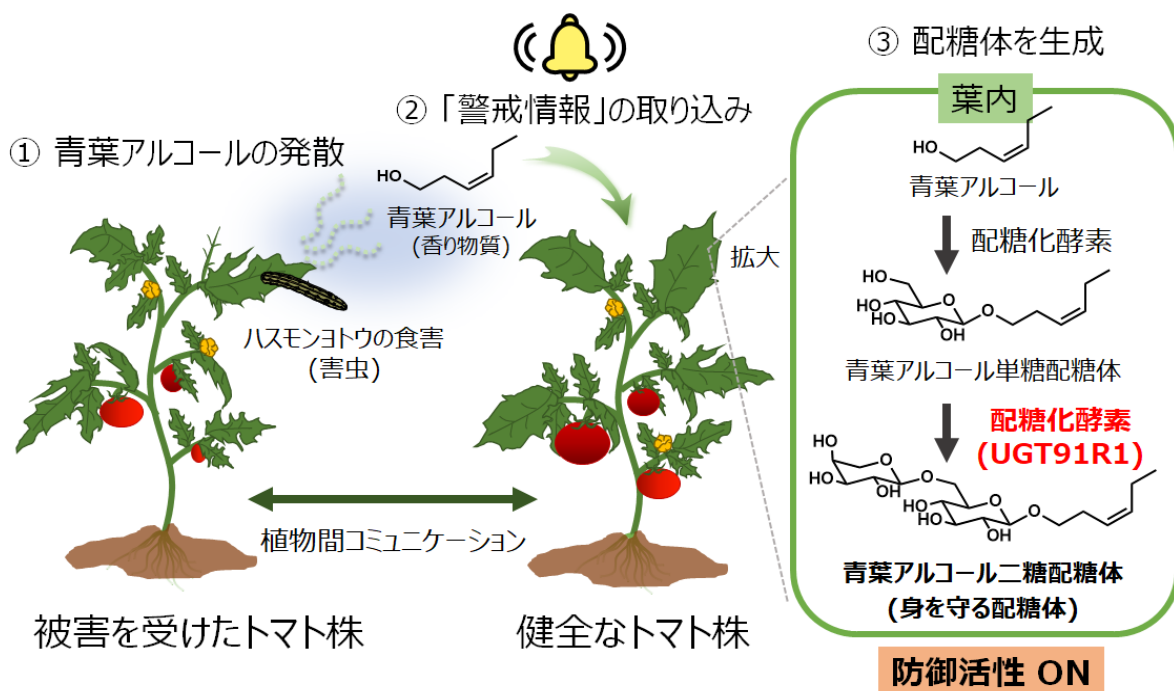


図 1. 青葉アルコール⁴を受容したトマト株は、体内でそれを防御物質である青葉アルコール二糖配糖体⁵にします。それを生み出す配糖化酵素⁶ (UGT91R1) を同定しました (図中の用語は用語解説参照)。

1. 背景

●**プロジェクトの背景、関連分野の中での位置** 昆虫に食べられた植物は香り物質を発散します。被害を受けた植物から発散された香り物質を近くはまだ被害を受けていない植物（未被害株）が取り込むと、前もって防衛を開始します（植物間コミュニケーション¹）。この受容から防衛にいたる機構の一つに、取り込んだ香り物質の配糖化があることがトマトでわかっています。しかし、健全なトマト株が「どのように」香り物質を配糖体²に変換しているかは分かっていませんでした。私たちは、植物間コミュニケーションによって植物が身を守る仕組みを解明するために、香り物質を配糖体に変換する酵素の探索に取り組みました。その結果、身を守る配糖体を香り物質から生み出す酵素（配糖化酵素）を発見しました（図1）。このことは、**動物の「鼻」に相当する器官がないにもかかわらず、トマト株は香り物質を通じて外部情報を受け取り、配糖化酵素の働きで植物自身の防御力を強化することを意味しています。**

●**プロジェクトの設立理由** 植物間コミュニケーションの化学生態学的研究を進めてきた京都大学、山口大学、筑波大学と揮発性物質の配糖体化研究を進めてきた静岡大学、サントリー並びに他の機関との有機的コラボレーション。

2. 研究手法・成果

●**研究手法と成果** 私たちが主に食用しているトマト栽培種（*Solanum lycopersicum*: ソラナム リコペルシカム）とトマト野生種 17 種が香り物質から青葉アルコール二糖配糖体を作るかを調査しました。その結果、トマト栽培種と多くのトマト野生種が青葉アルコール二糖配糖体を作ることがわかりました。しかし、青葉アルコール二糖配糖体をほとんど作らないトマト野生種（*Solanum pennellii*: ソラナム ペネリ）⁷があることがわかりました（参考図 1a）。そこで、私たちは青葉アルコール二糖配糖体を作るトマト栽培種 *S. lycopersicum* と作らないトマト野生種 *S. pennellii* の遺伝子を比較することで、青葉アルコール二糖配糖体を生み出す酵素遺伝子を同定できると考えました。トマト栽培種 *S. lycopersicum* の遺伝的背景を持ち、染色体の一部のみがトマト野生種 *S. pennellii* に置換された染色体断片置換系統⁸が開発されており、有用遺伝子の探索や同定などに使用されています。私たちは、トマト栽培種 *S. lycopersicum* とトマト野生種 *S. pennellii* の染色体断片置換系統（introgression lines: IL）のうち、44 系統を用いて青葉アルコール二糖配糖体を測定しました。その結果、トマト栽培種 *S. lycopersicum* の 11 番目の染色体の一部が、トマト野生種 *S. pennellii* の染色体の一部と置換した IL11-1 および IL11-2 において、青葉アルコール二糖配糖体が減っていました（参考図 1 b）。

このことから、トマト栽培種 *S. lycopersicum* とトマト野生種 *S. pennellii* の染色体が置換された遺伝子領域に、青葉アルコール二糖配糖体を生み出す配糖化酵素遺伝子があると予想して、IL11-1 と IL11-2 の染色体が置換した遺伝子領域を調べたところ、290 遺伝子が存在しており、そのなかに配糖化酵素の一つであるウリジンニリン酸依存性糖転移酵素（UGT）をコードする 5 つ *UGT* 遺伝子（*UGT91A6, A7, R1, R2, R3*）を見出しました（参考図 2a）。トマト栽培種 *S. lycopersicum* は、青葉アルコール二糖配糖体を葉に貯めます（参考図 2b）。また、これら 5 つの *UGT* 遺伝子のうち、葉で最も発現量が高かったのは *UGT91R1* でした（参考図 2c）。そこで、*UGT91R1* が青葉アルコール二糖配糖体を生み出す酵素かどうかを調査しました。大腸菌発現系⁹を用いて *UGT91R1* 組換え酵素を調製して、*UGT91R1* 組換え酵素が青葉アルコール二糖配糖体を生み出すかどうかを調べたところ、*UGT91R1* は青葉アルコール単糖配糖体¹⁰に糖を結合させて、青葉アルコール二糖配糖体に変換する配糖化酵素であることを明らかにしました（参考図 2d）。

UGT91R1 がトマト株で働いているかを調べるために、ゲノム編集技術を用いて *UGT91R1* 遺伝子を欠かさ

せた遺伝子欠損変異株 (*UGT91R1*-ノックアウト株) と、*UGT91R1* 遺伝子を過剰に発現させた過剰発現株 (*UGT91R1*-過剰発現株) を作製しました。これら *UGT91R1*-ノックアウト株と *UGT91R1*-過剰発現株に含まれる青葉アルコール二糖配糖体を測定しました。その結果、*UGT91R1*-ノックアウト株では青葉アルコール二糖配糖体の内生量が 25% に低下し、*UGT91R1*-過剰発現株では青葉アルコール二糖配糖体の内生量が 3 倍に増加しました (参考図 3a, b)。さらに青葉アルコール二糖配糖体の内生量が減少している染色体断片置換系統 IL11-1 株を用いてハスモンヨトウ幼虫¹¹ の食害試験を行った結果、食害に対する抵抗性は低下しました (参考図 3c)。以上の結果から、トマト株において *UGT91R1* が青葉アルコール二糖配糖体を生み出す酵素として働いていることを明らかにしました。

以上より、健全なトマト株は、トマト被害株から発散された青葉アルコールを取り込み、配糖化酵素 *UGT91R1* によって防御物質である青葉アルコール二糖配糖体を生み出して、予め防御力を強化しておくことで将来起こり得る病害虫の被害から身を守ることを明らかにしました。

●研究成果の意義 植物間コミュニケーションという現象は、2000 年以降様々な植物で実証されてきています (50 以上の研究報告あり)。しかしながら、植物がどのようにして大気中の香り物質を体内で処理して防衛につなげているのかの具体的な分子機序については未解明でした。今回は青葉アルコールという香り物質に焦点をあてて、関わる具体的な酵素遺伝子について解明したことに意義があります。

3. 波及効果、今後の予定

今回の研究成果は、配糖体を生み出す配糖化酵素やその遺伝子の発現や強さを調べることで、トマトの各品種が持つ防御力を素早く評価し、食害ストレスに強いトマト品種の開発を加速化することが期待できます。また、様々な植物で香り物質の配糖体化が認められており、防衛に有効な香り物質を農作物に人工的に与えることで害虫に強い形質を与えることが期待されます。香り物質を活用して害虫に抵抗性のある農作物栽培が可能となれば、安全安心な農業生産につながります。

4. 研究プロジェクトについて

高林純示

日本学術振興会 基盤研究(A) (18H03952, 22H00425)

筑波大学つくば機能植物イノベーション研究センター (T-PIRC) 形質転換植物デザイン研究拠点(#2109)

大西利幸

日本学術振興会 基盤研究(C) (17K07750, 20K05836)

静岡大学グリーン科学技術研究所 プロジェクト研究支援 (2021, 2022)

杉本貢一

日本学術振興会 特別研究員奨励費 (24-841)

内藤財団 特定研究助成

<用語解説>

1. 植物間コミュニケーション 植物の防衛戦略の一つ。害虫の被害を受けた植物が放出する香り物質を隣接する健全な植物が受容した時に、健全な植物は予め誘導的な防衛レベルを強化して、来るべき害虫に備える。

2. 配糖体 糖類（還元糖）の C-1 位と非糖部分（アグリコン）がグリコシド結合した化合物。疎水性の高い化合物の場合、配糖化により親水性が高まり、水溶性が良くなる。また不安定な化合物は安定性が増す。そのため化合物の蓄積に適した形態である。

3. ウリジンニリン酸依存性糖転移酵素（UGT; uridine-diphosphate dependent glycosyltransferase） 配糖化酵素の一種。糖供与体としてウリジンニリン酸糖を利用する酵素で、植物、動物、菌類、細菌、ウイルスなど多様な種類の酵素が存在する。UGT が触媒する配糖化反応は、糖受容体の安定性、輸送、貯蔵、反応性、生理活性に影響を与える。UGT91R1 は UGT ファミリーに属する酵素の一つ。

4. 青葉アルコール (*Z*)-3-ヘキセノール。1933 年、武居三吉教授（京都帝国大学）が緑茶の香り物質として発見した。多くの植物の青臭い香りの主成分であり、植食性生物など食害や物理的ストレスを受けたときに、植物が発散する香り物質である。

5. 青葉アルコール二糖配糖体 ここでは(*Z*)-3-ヘキセニル β -ピシアノシドのこと。

6. 配糖化酵素 天然の化合物にグルコースやキシロースなど糖を転移する酵素。糖受容体に上記の配糖体としての性質を付与することができる。

7. *Solanum pennellii* トマト野生種の一つ。トマト栽培種 (*Solanum lycopersicum*) の形質を改良するための異種交配に使われる。

8. 染色体断片置換系統 染色体の一部のみを他品種由来断片に置換された系統のことで、系統ごとに異なる断片が置換されている。

9. 大腸菌発現系 大腸菌を宿主として、タンパク質を発現するシステムのこと。

10. 青葉アルコール単糖配糖体 ここでは(*Z*)-3-ヘキセニル β -D-グルコピラノシドのこと。

11. ハスモンヨトウ (*Spodoptera litura*) チョウ目ヤガ科の昆虫。極めて広食性であり、野菜、果樹、花卉などに被害が及ぶ。食害被害は 8 月～10 月頃に多い。

<研究者のコメント>

トマトの野生系統で、青葉アルコール二糖配糖体を用いた防衛機構がどの様にして進化したのかは今後の課題です。またシロイヌナズナを用いた研究から、植物は青葉アルコールだけでなく様々な揮発性アルコール分子を二糖配糖体化すると予測しています。植物間コミュニケーションにおいて、二糖配糖体化された多様な分子がどのような機能を持つのかは興味ある点です。

<論文タイトルと著者>

タイトル：Identification of a tomato UDP-arabinosyltransferase for airborne volatile reception.

著者：Koichi Sugimoto, Eiichiro Ono, Tamaki Inaba, Takehiko Tsukahara, Kenji Matsui, Manabu Horikawa, Hiromi Toyonaga, Kohki Fujikawa, Tsukiho Osawa, Shunichi Homma, Yoshikazu Kiriwa, Ippei Ohmura, Atsushi Miyagawa, Hatsuo Yamamura, Mikio Fujii, Rika Ozawa, Bunta Watanabe, Kenji Miura, Hiroshi Ezura, Toshiyuki Ohnishi, Junji Takabayashi

掲載誌：Nature Communications DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36381-8>