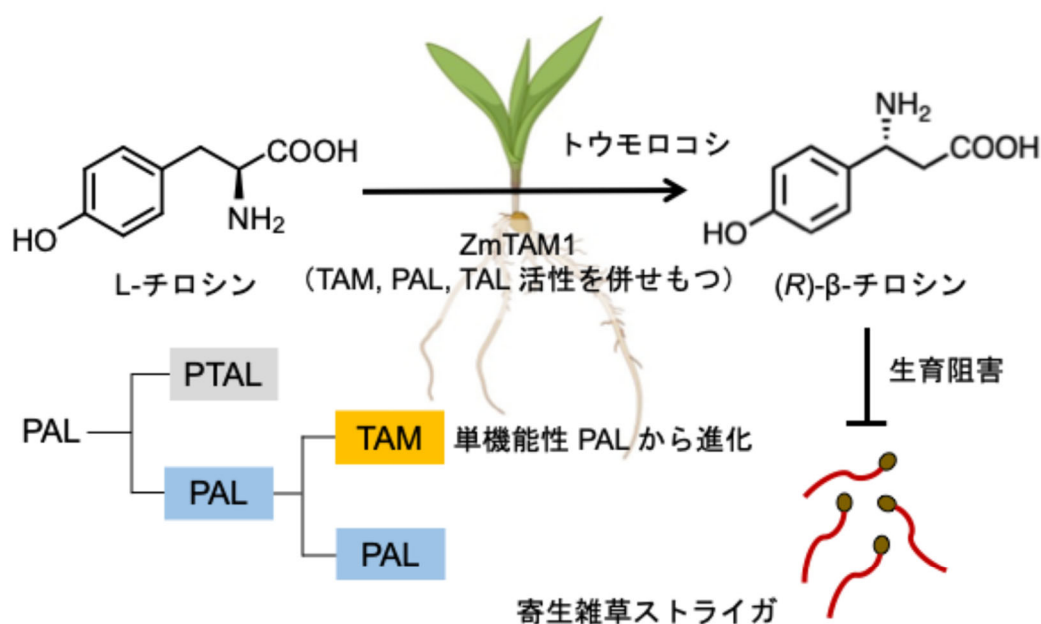


イネ科植物がもつ β -チロシンの進化と機能

—雑草抵抗性を強化する品種改良に期待—

概要

京都大学大学院農学研究科 阪本駿太博士課程学生（研究当時、現：研究員）、森直樹教授らのグループは、かつて、世界三大穀物であるイネから非タンパク質性アミノ酸である (*R*)- β -チロシンとその生合成酵素チロシンアミノムターゼ (TAM) を同定しました。(*R*)- β -チロシンは双子葉植物の生育を強く阻害するため、TAM・(*R*)- β -チロシンは作物の雑草抵抗性の強化に応用できる可能性があります。しかし、イネ以外の植物における TAM・(*R*)- β -チロシンの系統的分布は未解明でした。そこで同グループは、重要な穀物を多く含むイネ科を対象に、植物 22 種を分析した結果、新たにエンバクとトウモロコシから (*R*)- β -チロシンを同定しました。さらに、トウモロコシから生合成酵素 TAM を同定し、イネ科植物の TAM がフェニルアラニンアンモニアリアーゼ (PAL) と呼ばれる酵素から進化したことも明らかにしました。また、同グループは、トウモロコシが根に蓄積する濃度の (*R*)- β -チロシンが、イネ科作物の栽培に甚大な被害を及ぼす寄生雑草ストライガに対して、生育阻害活性をもつことも示しました。本研究成果は、2026 年 7 月 21 日に英国の国際学術誌「The Plant Journal」にオンライン掲載され、表紙と Research Highlight にも選出されました。



概略図. トウモロコシにおける (*R*)- β -チロシンとその生合成酵素 ZmTAM1 の同定. イネ科植物の TAM は単機能性 PAL から進化したことがわかった. また, (*R*)- β -チロシンがイネ科作物栽培に甚大な被害を与える寄生雑草ストライガに対して生育阻害活性を示した. 本図は, <https://BioRender.com>を用いて作成した. (作成者: 阪本駿太)

1. 背景

非タンパク質性アミノ酸^(注1)である β -チロシンは、L-チロシンの構造異性体^(注2)であり、抗生物質の構成要素として細菌から初めて同定されました。そして、その発見以来、 β -チロシンは長年、細菌だけがもつ化合物であると考えられてきました。そうした中、2015 年、本研究グループの森らは、細菌とは系統的に遠く離れたイネにおいて、(*R*)- β -チロシンとその生合成酵素チロシアンモニアラーゼ (TAM) を同定しました。TAM は、L-チロシンのアミノ基をひとつ隣の β 位へ転位することで (*R*)- β -チロシンを産生します (図 1a)。さらに森らは、(*R*)- β -チロシンが双子葉植物に対して強い生育阻害活性を示すことを見出しました。すなわち、TAM・(*R*)- β -チロシンに着目した品種改良を行なうことで、作物の雑草抵抗性を強化できる可能性があります。しかし、イネ以外の植物における TAM・(*R*)- β -チロシンの系統的分布は、これまで未解明でした。

2. 研究手法・成果

そこで本研究グループの阪本・森らは、イネをはじめ、コムギやトウモロコシといった重要な穀物を多数含むイネ科を対象として、22 種の植物を分析しました。その結果、イネに加えて、新たにエンバクとトウモロコシから、(*R*)- β -チロシンを同定しました。注目すべきことに、イネとトウモロコシは、イネ科において、それぞれ BOP クレードと PACMAD クレード^(注3)と呼ばれる別々の分類群に属しており、系統的に遠縁です。したがって、この結果は、イネ科において (*R*)- β -チロシンが散発的ではあるものの、系統的に広く分布していることを示しています。

次に、同グループは、ゲノム情報が整備されているトウモロコシを材料として、(*R*)- β -チロシン生合成酵素の探索を行ないました。まず、安定同位体^(注4)で標識した L-チロシンをトウモロコシに投与したところ (*R*)- β -チロシンへと変換されたため、トウモロコシでも TAM が (*R*)- β -チロシンの生合成を担うとわかりました。そこで次に、イネ TAM (OsTAM1) を用いて、トウモロコシのタンパク質を対象とした相同性検索^(注5)を行ないました。その結果、フェニルアラニンアンモニアラーゼ (PAL) と注釈された酵素 (Zm00001d033286) が最も高い相同性を示し、トウモロコシの TAM 候補として浮上しました。PAL は L-フェニルアラニンを *trans*-ケイ皮酸へと変換する酵素です (図 1a)。興味深いことに、トウモロコシがもつ 10 個の PAL ファミリー酵素のうち、Zm00001d033286 だけが TAM 活性に必須である特徴的なふたつのアミノ酸残基 (Tyr, Asn) をもつとわかりました (図 1b)。このことは、Zm00001d033286 が TAM 活性をもつことを強く示唆しています。そこで、この酵素をベンサミアナタバコで異種発現^(注6)させたところ、Zm00001d033286 が (*R*)- β -チロシンを生合成しました (図 1c)。以上より、同グループは、トウモロコシの学名 *Zea mays* をもとに、この酵素を ZmTAM1 と命名しました。また、ZmTAM1 がデータベースの注釈通りに PAL 活性も示すのか調べたところ、ZmTAM1 は TAM 活性だけでなく、注釈通りの PAL 活性、さらには L-チロシンから *p*-クマル酸を産生するチロシアンモニアラーゼ (TAL) 活性も

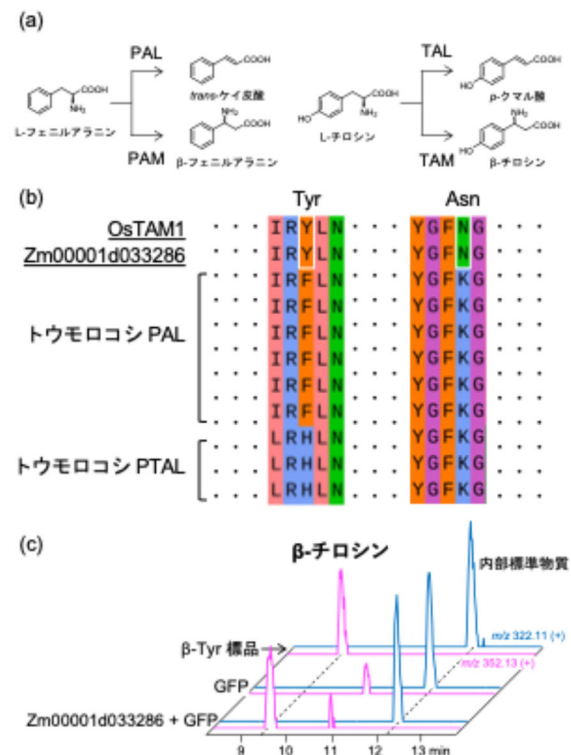


図1. トウモロコシにおけるZmTAM1の同定。(a) PAL, TAL, PAM, TAM 経路の概略図。(b) OsTAM1, Zm00001d033286, トウモロコシ PAL, PTALのアラインメント解析。(c) Zm00001d033286を発現させたベンサミアナタバコのLC/MS分析結果。

併せもつことがわかりました (図 1a)。

さらに、同グループは、イネ科植物 TAM の 進化の解明に取り組みました。はじめに、同グループは、TAM と PAL ファミリー酵素のアミノ酸配列が類似していることに着目し、TAM が PAL ファミリーから進化したと仮説を立てました。イネ科植物の PAL ファミリーには、L-フェニルアラニンを経質として PAL 活性だけを示す一般的な単機能性 PAL に加えて、L-フェニルアラニンと L-チロシン両方を基質として PAL, TAL 活性の両方を示す、イネ科特有の二機能性 PTAL も存在します (図 1a)。そこで、イネ科植物の単機能性 PAL, 二機能性 PTAL、そして我々が同定した OsTAM1, ZmTAM1 の系統解析を行ないました。上述の通り、イネ科植物の TAM は PAL, TAL 活性も示すため、TAM は PTAL から進化したことが予想されました。しかし、解析結果は、グループの予想を覆して、イネ科 TAM が、単機能性 PAL と二機能性 PTAL の分岐以降に、単機能性 PAL から進化したことを支持しました (概略図)。イネ、トウモロコシはそれぞれ BOP クレードと PACMAD クレードに属するため、TAM は BOP クレードと PACMAD クレードが分岐する以前、およそ 8,100 万年以上に、イネ・トウモロコシの共通祖先において誕生したと推測されます。さらに、この結果は、イネ科の PAL ファミリーが L-チロシンを経質として利用する能力を、二機能性 PTAL が進化した際と、TAM が進化した際に、独立して 2 回獲得したことも示す、重要な知見となりました (概略図)。

最後に、同グループは、(R)- β -チロシンが双子葉植物に対して生育阻害活性を示すことに着目し、(R)- β -チロシンがトウモロコシなどイネ科植物の栽培に甚大な被害を及ぼす寄生雑草ストライガ (*Striga hermonthica*) の生育も阻害するのではないかと考えました。そこで、ストライガの種子に (R)- β -チロシンを投与した結果、トウモロコシが根に蓄積する濃度 40 μ M の (R)- β -チロシンがストライガの生育を有意に阻害しました (図 2)。したがって、(R)- β -チロシンはストライガに対するトウモロコシの化学防御^(注7)に寄与している可能性があります。

3. 波及効果、今後の予定

本研究は、これまで植物ではイネだけがもつと考えられてきた (R)- β -チロシンが、イネ科において散発的ながら系統的に広く分布していることを明らかにしました。また、これまで不明であったイネ科植物の (R)- β -チロシン生合成酵素 TAM の起源について、単機能性 PAL が遺伝子重複して新規機能を獲得することで、TAM が誕生したことを明らかにしました。PAL が触媒する L-フェニルアラニンから *trans*-ケイ皮酸への変換は、植物の一次代謝と特化代謝を繋ぐ、極めて重要な反応です。それゆえ、植物の PAL は 1961 年の発見以来、長年さまざまな研究者によって研究が続けられてきました。本研究グループの成果は、イネ科植物が PAL を祖先として、既知の二機能性 PTAL だけでなく TAM も獲得したという、PAL ファミリーの進化を理解する上で重要な知見を与えるものです。また、本研究は (R)- β -チロシンが寄生雑草ストライガの生育を阻害することを発見し、TAM・(R)- β -チロシンに着目した品種改良が、トウモロコシのストライガ抵抗性の向上に有効である可能性を示しました。

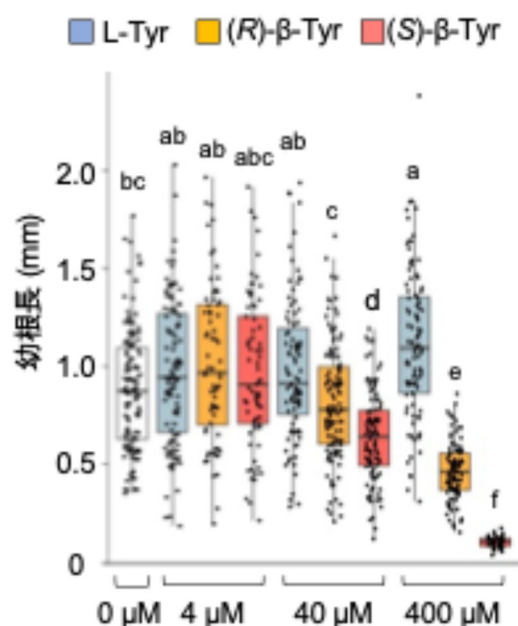


図2. ストライガの生育に対する β -チロシンの影響
L-チロシン、(R)- β -チロシン、(S)- β -チロシンで
処理した *S. hermonthica* の幼根長。n=40-118。
Tukey-kramer test ($P<0.05$), 異なる文字間に有意
差あり。各データポイントは生物学的反復を表す。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は、日本学術振興会 特別研究員奨励費（阪本：22J23407）による支援を受けて実施されました。

<用語解説>

注1：非タンパク質性アミノ酸 20種類の標準アミノ酸とは異なり、タンパク質を構成しないアミノ酸。

注2：構造異性体 同じ分子式で異なる構造をもつ化合物。

注3：BOP クレード，PACMAD クレード イネ科を大きく二分する分類群。BOP クレードには、イネ、コムギ、オオムギなど、PACMAD クレードにはトウモロコシ、ソルガム、アワなどが含まれる。

注4：安定同位体 化学的性質は同じながら質量数の異なる原子。ここでは ^{13}C および ^{15}N を指す。

注5：相同性検索 タンパク質のアミノ酸配列をもとに類似配列をデータベース上で探索する技術。

注6：異種発現 遺伝子を本来とは異なる種類の生物に導入してタンパク質を産生させる技術。

注7：化学防御 生物が化学物質を利用して外敵から身を守ること。

<研究者のコメント>

決して PAL の専門家ではなかった我々が、イネ・トウモロコシにおける (*R*)- β -チロシンの同定をきっかけとして、植物の重要酵素である PAL の進化に重要な知見をもたらすことができた点に、研究の面白さを感じると同時に、「畑違いの人が新たな発見をする」とはこの事かと、身をもって体感しました。（京都大学大学院農学研究科 阪本駿太）

<論文タイトルと著者>

タイトル：Maize phenylalanine ammonia-lyase produces (*R*)- β -tyrosine, a growth inhibitor for the parasitic weed *Striga hermonthica* (トウモロコシの phenylalanine ammonia-lyase は寄生雑草 *Striga hermonthica* に対して生育阻害活性を示す(*R*)- β -tyrosine を産生する)

著 者：Shunta Sakamoto, Masaru Kobayashi, Takanori Yoshikawa, Ryosuke Munakata, Naoko Yoshinaga, Atsushi Okazawa, Takaaki Daimon, Yutaka Sato and Naoki Mori

掲 載 誌：The Plant Journal

DOI：10.1111/tpj.71046