

寄生植物の吸器形成と宿主侵入におけるエチレンの役割

ツイ スンクイ¹, 吉田 聡子^{1,2}

¹奈良先端科学技術大学院大学 先端科学技術研究科 バイオサイエンス領域
〒639-0192 奈良県生駒市高山町 8916-5

Roles of ethylene in parasitic plant haustorium formation and host invasion

Songkui Cui¹, Satoko Yoshida^{1,2}

¹Division of Biological Sciences, Graduate School of Science and Technology, Nara Institute
of Science and Technology

²PRESTO, JST

8916-5 Takayama-cho, Ikoma, Nara 630-0192, Japan

Keywords: Parasitic plant, Orobanchaceae, ethylene, haustorium, host infection

DOI: 10.24480/bsj-review.12b4.00205

1. はじめに

寄生植物とは、他の高等植物の組織内に侵入し、維管束をつなげて水や栄養分を吸収して生育する植物である。寄生植物は全被子植物の約1%を占める4500種ほど存在し、その分類群は約20科280属と多岐にわたる (Rubiales and Heide-Jørgensen, 2011)。系統解析から、寄生植物は12-13回の独立した進化により出現したと推測されている (Westwood et al., 2010)。これらの多岐にわたる寄生植物種の共通項は、「吸器」とよばれる寄生器官を形成することである。ラフレシア (Rafflesiaceae 科植物) などの菌糸状の内生吸器を作る植物を除き、吸器は植物の根または茎の一部が変形して形成されたもので、宿主への付着・侵入する機能を持ち、最終的には宿主と寄生植物の維管束の連結を行うことで、栄養の吸収器官として機能する (Yoshida et al., 2016)。吸器は、寄生植物に特異的な器官であり、その発生過程では、宿主植物との相互作用によって細胞のアイデンティティと機能を変化させ、巧みに寄生を成立させる様子が観察される (Wakatake et al., 2018)。しかし、吸器の発生と宿主への侵入がどのような遺伝プログラムによって誘導され制御されているのかはほとんど未解明である。

私たちは、寄生植物の日本に自生するハマウツボ科寄生植物であるコシオガマ (*Phtheirospermum japonicum*) をモデル寄生植物と位置付け、研究に取り組んでいる。ハマウツボ科寄生植物の中には、アフリカ半乾燥地域でイネ科作物に寄生する *Striga* 属植物 (以後、ストライガと呼ぶ) や、中東地域や南ヨーロッパで野菜や花卉に寄生する *Orobanche* 属および *Phelipanche* 属植物など、大きな農業被害をもたらしている植物が含まれている。なかでもストライガは、トウモロコシやソルガム、イネなどの主食となる穀物に寄生し、著しく収量を減らすため、毎年10億ドルをこえる被害を出している (Mutuku and Shirasu, 2019)。これらの寄生雑草の効果的な防除法の開発には、寄生の仕組みを分子レベルで解明することが重要

な課題である。宿主へ寄生しないと生育することができないストライガやオロバンキなどの絶対寄生植物と異なり、コシオガマは宿主なしで独立栄養で育つことができる条件的寄生植物である。そのため、研究室での取り扱いが容易で、寄生ができない変異体を単離できるという利点がある。これまでに、コシオガマを用いて毛状根形質転換法の確立や変異体の単離、マーカー遺伝子や逆遺伝学的手法を用いた重要因子の単離など、様々な解析に取り組んできた (Ishida et al., 2011; Cui et al., 2016; Ishida et al., 2016; Wakatake et al., 2018; Wakatake et al., 2020)。最近私たちは、コシオガマを用いた分子遺伝学的な解析から、寄生植物の宿主侵入にエチレンシグナルが必須であることを明らかにした (Cui et al., 2020)。本稿では、その発見を中心に、寄生植物の吸器の形成と侵入時におこる宿主植物の相互作用について紹介したい。

2. ハマウツボ科寄生植物の吸器形成

寄生植物の生活環も通常的高等植物と同様に、発芽から始まる (Mutuku et al., 2020)。ストライガなどのハマウツボ科の絶対寄生植物の発芽には、宿主由来のストリゴラクトンが必要なことが古くから知られており (Cook et al., 1966)、近年の精力的な研究によってストリゴラクトンの様々な生理作用やその受容機構が次々と明らかにされている。ストリゴラクトンに関しては、多くの優れた総説が出版されているので、そちらを参照されたい (Xie and Yoneyama, 2010; Al-babili and Bouwmeester, 2015; Tsuchiya et al., 2018)。コシオガマなどの条件的寄生植物の発芽は、独立栄養植物と同様に宿主によって制御されない。すなわち、ハマウツボ科条件的寄生植物の宿主認識は、吸器の形成から始まる。

寄生植物にとって吸器の形成は、独立栄養から従属栄養への転換点となる重要なステップである。ハマウツボ科寄生植物は根に吸器を形成し、宿主植物の根に侵入して維管束をつなぐ (図 1)。ストライガなどの絶対寄生植物は、主根の根端を吸器に変形させ、宿主根へ侵入する。絶対寄生植物のシュートの生育には寄生の成立が必要であり、吸器の形成と宿主への侵入は絶対寄生植物の生存にとって必須の過程である (図 1A)。一方で、コシオガマなどの条件的寄生植物は、主根および側根の側方に吸器を形成する。根端の伸長領域が吸器へと変化するが、根端分裂組織は維持されたままであり、成長を続けることができる。そのため、吸器の形成は条件的寄生植物の生存にとっては必須ではなく、また、一つの根にいくつもの吸器を形成することができる (Yoshida et al., 2016) (図 1B)。

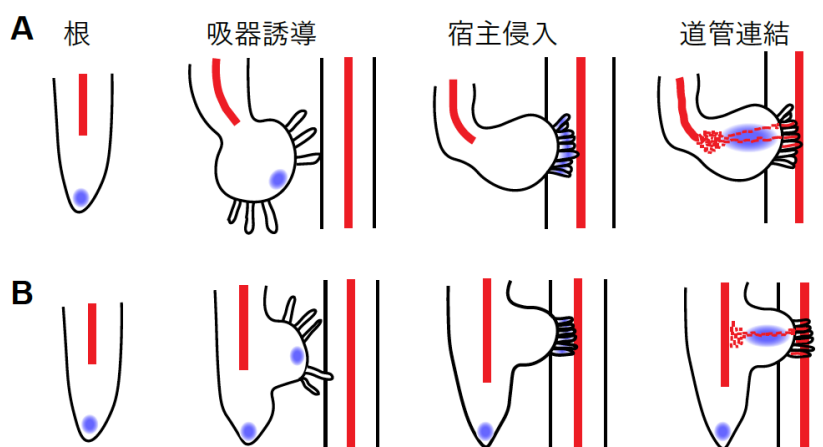


図1 ハマウツボ科寄生植物の寄生過程

ストライガ(A)とコシオガマ(B)の吸器形成および宿主侵入過程。赤い線は道管細胞を青い領域は細胞分裂が特に活性化している領域を示す。侵入細胞は分化後も分裂する (Masumoto et al. 2020)。道管形成に先立って吸器の中心領域では細胞分裂が活発化し、前形成層マーカー遺伝子の発現が確認される (Wakatake et al., 2018)。

吸器の形成は、宿主由来の低分子化合物によって誘導される。最も代表的な吸器誘導物質として知られるのは、ストライガの吸器誘導物質として宿主であるソルガム (*Sorghum bicolor*) から単離された 2,6-dimethoxy-*p*-benzoquinone (DMBQ) である (Chang and Lynn, 1986)。その後、キノンやフェノール酸、フラボノイドなど、類似の構造をもつ化合物も同様に吸器の誘導活性をもつことが報告された (Albrecht et al., 1999; Goyet et al., 2019)。これらの吸器誘導物質には、共通した構造がみられる。芳香環のパラ位にヒドロキシ基を持ち、その両隣または片隣のメタ位にメトキシ基を持つ構造である。この構造は、二次細胞壁の主要成分であるリグニンのモノマーと類似しており、実際にリグニンの代謝経路を改変した植物では、寄生植物の吸器誘導率が変化することから、宿主のリグニン代謝経路が吸器誘導物質の産生に関わると考えられている (Cui et al., 2018)。一方で、宿主植物による吸器誘導活性は DMBQ や他の吸器誘導物質単体よりも高く、宿主由来の吸器誘導物質が本当に DMBQ だけなのかは疑問が残っている。

DMBQ の受容機構は長年未解明であったが、最近、シロイヌナズナを使った研究により、細胞膜局在型の受容体様キナーゼである CANNOT RESPOND TO DMBQ 1 (CARD1) を介して受容されることが報告された (Laohavisit et al., 2020)。これまで DMBQ は独立栄養植物に対してシグナルとして働くことは知られていなかったが、シロイヌナズナは DMBQ に応答して細胞質カルシウムを上昇させ、免疫応答を活性化することが明らかになった。シロイヌナズナ *card1* 変異体は、DMBQ によるカルシウム上昇や、免疫応答の活性化を示さなかった。ストライガやコシオガマにも CARD1 のホモログ遺伝子 CARD1-LIKE (CADL) が存在し、CADL 遺伝子はシロイヌナズナの *card1* 変異体のカルシウム上昇不全の表現型を相補することから、寄生植物においても DMBQ の受容にはたらくと推測される (Laohavisit et al., 2020)。シロイヌナズナ CARD1 は、別のグループにより細胞外 H₂O₂ のセンサーとしても報告されている (Wu et al., 2020)。いずれの報告でも、細胞外ドメインにあるシステイン残基がシグナル受容に重要であることが示されており、CARD1 を介したシグナル伝達に酸化還元シグナルが関与していると考えられる。吸器誘導には、活性酸素種の生成や酸化還元電位が重要であることが知られており (Bandaranayake et al., 2010; Ishida et al., 2017; Wada et al., 2019; Wang et al., 2019)、酸化還元シグナルを介した受容機構によって、吸器形成が誘導されていると推測される。

吸器誘導シグナルを受容したコシオガマでは維管束から表皮細胞に至る全ての細胞層の分裂を活性化して、コブ状の吸器を形成する (Wakatake et al., 2018)。吸器の表皮細胞は一部は吸器毛と呼ばれる根毛状の細胞に変化し、吸器の先端部では分裂活性の高いメリステム様の細胞群ができる (Cui et al., 2016)。誘導初期には、吸器形成部位の表皮細胞でオーキシン合成酵素をコードする *YUCCA3* 遺伝子の発現がみられる (Ishida et al., 2016)。*YUCCA3* 遺伝子の発現部位は、やがて吸器先端の細胞群に集約し、同領域ではオーキシン応答マーカーの活性化も観察される。*YUCCA3* のノックダウンで吸器の形成率が減少することから、吸器先端部でのオーキシン合成は吸器形成に重要であると考えられる (Ishida et al., 2016)。吸器の先端部が宿主根に到達すると、侵入細胞と呼ばれる特殊な細長い細胞が形成される (Ogawa et al., 2020)。侵入細胞は維管束に到達すると、その一部を道管細胞へと変化させ、宿主と寄生植物をつなぐ道管連結 (Xylem bridge) を構築する (Masumoto et al., 2020; Wakatake et al., 2020) (図 1)。

3. モデル寄生植物コシオガマを用いた遺伝学的な解析

寄生植物の吸器形成は、上述のように宿主との相互作用に応じて刻々とその細胞の形態と機能を変化させるプロセスである。しかし、吸器形成を制御する遺伝プログラムはほとんど明らかになっていない。その理由として、これまで、寄生植物では遺伝学的な実験系が確立していなかったことが挙げられる。そこで私たちは、自家受粉できる 2 倍体植物であり、実験室での生育が容易なコシオガマを用いて順遺伝学的な実験系を構築した。コシオガマに ethyl methanesulfonate (EMS) 処理をして変異体ラインを作出し、DMBQ 処理によって吸器を誘導し、吸器の形成に異常が生じる変異体をスクリーニングした (Cui et al., 2016)。同時に、毛状根形質転換法を確立し、遺伝子の機能解析ができる系を構築した (Ishida et al., 2011)。

続いて、コシオガマのゲノム解読を行った。コシオガマの野生型として、岡山で採取された株を用い、自殖を繰り返してゲノムのヘテロ接合度を低下させた系統で解析をおこなった。illumina シーケンサーと PacBio シーケンサーを組み合わせ、ゲノムをアセンブリすると、N50 scaffold の長さが 1.29 Mbp と比較的長いアセンブリを得ることができた。さらに、トランスクリプトーム解析の結果を用いて 30,000 個ほどの遺伝子アノテーションを得た (Cui et al., 2020)。この野生型のゲノムを変異体の原因遺伝子同定に用いた (後述)。

変異体の探索から入る順遺伝学的方法の利点は、遺伝子の機能などの先行知識がなくても重要因子にたどり着ける可能性が高い点である。狙った遺伝子をノックアウトまたはノックダウンする方法では、ある遺伝子の機能損失によって異常な表現型が生じるという予測に基づいておこなうことになるが、解析できる遺伝子の数は限られ、全く未知の重要遺伝子を発見することは困難である。しかし、変異体の単離から入る方法であれば、野生型とは表現型が異なるという一点において、数万個体からのスクリーニングが可能であり、寄生植物の吸器形成のような知見の少ない現象を制御する新規遺伝子の単離が可能になる。

また、表現型の解析を通して背後にある遺伝プログラムの機能を類推できる点も利点としてあげられる。私たちは、コシオガマの変異体スクリーニングから根毛と吸器毛を欠損した *haustorial hair defective (hhd)* 変異体を単離した。この変異体の表現型解析から、吸器毛が根毛と同じプログラムで制御されていること、侵入細胞は根毛形成とは無関係であること、また、吸器毛が宿主への付着に寄与していることを明らかにした (Cui et al., 2016)。

4. 寄生植物コシオガマのエチレン非感受性変異体

私たちは、上述のスクリーニングから、吸器が長くなるという興味深い表現型を示す変異体を単離した。通常、DMBQ 培地で吸器を誘導した際には、根の側部が細胞分裂を開始し、コブ状の吸器形態ができる。しかし、この状態の吸器は「前駆吸器」と呼ぶべき状態で、内部の維管束組織の発達は見られず、ただ、根の細胞が分裂、肥大しただけのものである。野生型の吸器は DMBQ 培地上では 2 日ほどでその成長を止める。しかし、変異体を DMBQ 培地上におくと、吸器の長さは 3 日目以降も伸長を続け、内部には道管の発達が見られた (Cui et al., 2020)。このことは、DMBQ 培地上での吸器の発達停止には、何らかの遺伝学的プログラムが働いているということを意味する。

この吸器の伸長調節は、吸器先端部のメリステム様細胞の分裂によって調節されている。野

生型の吸器では DMBQ 処理 2 日でその分裂を停止するが、変異体では、処理 3 日目以降も吸器メリステム細胞の分裂が観察された (Cui et al., 2020)。分裂時にはメリステム領域でオーキシン応答がみられるが、分裂停止時にはみられないことから、この細胞分裂はオーキシンの局在によって制御されていると考えられる。

さらに興味深いことに、この変異体は宿主への侵入に異常が生じていることが明らかになった。野生型では、宿主の根に接すると、先端のメリステム様細胞が侵入細胞に変化し宿主へ侵入するが、変異体の多くの吸器では、宿主根に接触しても侵入細胞が形成されず、そのまま通り過ぎてしまう (Cui et al., 2020) (図 2)。すなわち、変異体の原因遺伝子は吸器の先端細胞の分裂停止と侵入細胞へ分化に必須な遺伝子である、と考えられた。

変異体はほぼ同様の表現型で 2 ラインあり、一つのラインは劣勢変異、もう一つのラインは優勢変異であった。野生型に戻し交雑を行い、戻し交雑 1 世代目 (F1 世代) を自殖し、戻し交雑 2 世代目 (F2 世代) を作出した。F2 世代で変異体の表現型がみられる約 50 個体からゲノム DNA を抽出し、illumina シーケンサーによって解析したのち野生型ゲノム配列と比較した。非特異的な変異をフィルタリングすることで、変異体に特異的に保存されているアミノ酸変異を抽出すると、劣勢変異体では片手に収まるほどの数にまで候補遺伝子を絞ることができる。優勢変異のラインでは、変異体親株のシーケンスも行うことにより、特異的な変異の同定を進めたが、約 40 ほどの候補遺伝子が残った。得られた候補遺伝子の中で、劣勢変異のラインでは植物ホルモンであるエチレンのシグナル伝達の鍵因子である *ETHYLENE INSENSITIVE 2 (EIN2)* のホモログが、優勢変異のラインはエチレンの受容体をコードする *ETHYLENE RESPONSE 1 (ETR1)* のホモログが特異的な変異を持つ遺伝子として検出された (Cui et al., 2020)。

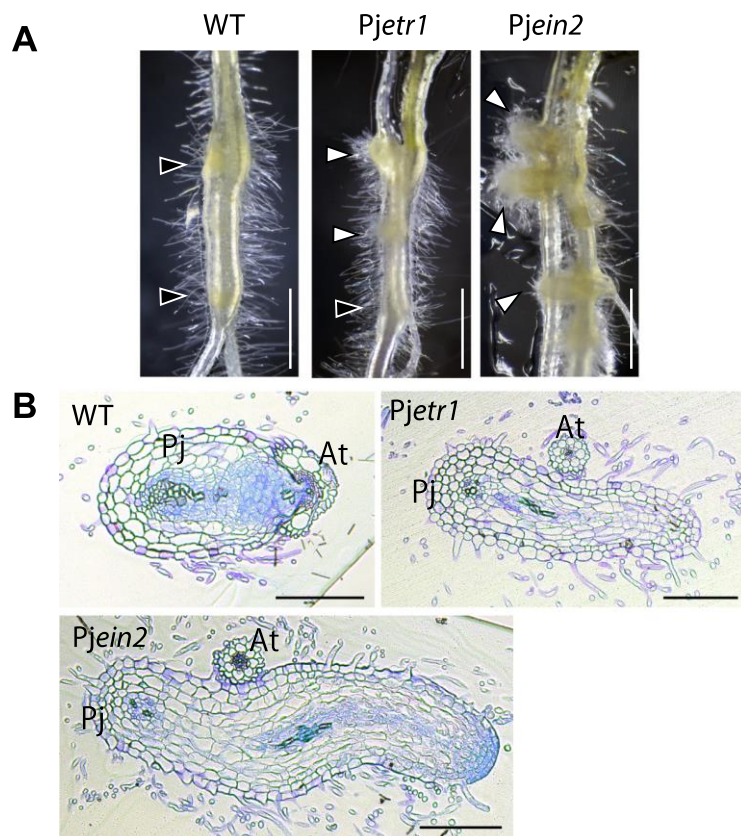


図 2 コシオガマ *etr1* および *ein2* 変異体の表現型

A, 野生型シロイヌナズナに寄生した野生型コシオガマと *Pjetr1*, *Pjein2* 変異体。黒鏃が侵入に成功した吸器を、白鏃が侵入できなかった吸器を示す。B, シロイヌナズナに寄生させて 5 日目の野生型および変異体コシオガマの横断切片画像。野生型コシオガマ (WT) ではシロイヌナズナの中心柱にコシオガマが侵入しているが、*Pjetr1*, *Pjein2* 変異体では、侵入できずに素通りする。Pj: コシオガマ, At: シロイヌナズナ。スケールバーは A: 1 mm, B: 200 μ m。

EIN2 と *ETR1* はいずれも植物ホルモンであるエチレンのシグナル伝達における重要因子である。*ETR1* はエチレン受容体をコードし、シロイヌナズナでは *ETR1* の優勢変異によってエチレン非感受性になることが知られている (Hall et al., 2012)。*EIN2* は小胞体膜局在型のシグナル因子でエチレン存在下で C 末側が切断されて核に移行することでシグナルを伝達する。*EIN2* の機能欠損変異体はやはりエチレン非感受性である (Ju et al., 2012)。ほとんど同じ表現型を示す 2 系統の変異体がエチレンのシグナル伝達系に異常を生じていたため、コシオガマの吸器の伸長停止と宿主侵入は、エチレンのシグナル伝達異常によるものと予想した。実際、コシオガマの変異体はエチレンに対して非感受性を示し、野生型の *EIN2* をコシオガマ *ein2* 変異体に再導入すると表現型が回復することから、コシオガマ変異体の表現型は *ETR1* と *EIN2* に生じた変異によることが証明された (Cui et al., 2020)。

5. 寄生植物とエチレン

変異体の解析から、吸器の伸長停止と侵入細胞の分化のエチレンのシグナル伝達が必要であることが明らかになった。では、エチレンはどこからくるのであろうか？DMBQ などの吸器誘導物質培地上では、吸器形成は誘導されるが、宿主は存在しない状態である。そのため、エチレンは寄生植物によって生産されると考えられる (図 3)。同じハマウツボ科の条件的寄生植物である *Triphysaria versicolor* の培養根では、DMBQ 処理によりエチレン産生が促進されることが報告されている (Tomilov et al., 2005)。

吸器の伸長停止は、宿主がない状態で吸器の伸長を続けエネルギーを無駄に消費することを防ぐ仕組みだと考えられる。逆に、宿主が近傍にいる状態であれば、宿主に到達するまで吸器の伸長を続け、宿主へ到達することが寄生成立には必要である。つまり、寄生植物は宿主の存在の有無を認識し、吸器の伸長を制御していると推測できる。実際に、宿主植物の根の抽出液や滲出液の存在下では、野生型においても一部の吸器が変異体の様な長く伸びた形態を示す (Cui et al., 2020)。このことは、宿主の滲出液や抽出液に含まれる物質が吸器の伸長を促すことを示唆している。エチレンシグナルの阻害が吸器伸長を促すことから、宿主滲出液に含まれる物質がエチレンのシグナル阻害物質である可能性もあるが、宿主の抽出液にエチレンを加えると吸器の長さは DMBQ による誘導と同程度に戻ることから (Cui et al., 2020)、単純な下流経路の阻害とは考えにくい。もう一つの可能性として、DMBQ は免疫応答を誘導してエチレンを発生させるのに対し、宿主の滲出液に含まれる吸器誘導物質はエチレンを発生させない可能性もある。宿主由来吸器誘導物質には DMBQ とは異なるものが含まれているか、何らかの複合的な効果でエチレン発生を抑えているのかもしれない。いずれにしろ、宿主の根の滲出液には、寄生植物に対してこれまでに知られていない効果を持つような物質が含まれている可能性が高い。

寄生植物のエチレンシグナル変異体が宿主侵入異常の表現型を示すことから、宿主への侵入にエチレンのシグナル伝達が必須であることが明らかになった。この際のエチレンは宿主が産生していると考えられる。エチレン生合成経路を欠損したシロイヌナズナ変異体では、野生型コシオガマの侵入の成功率が有意に下がる (Cui et al., 2020)。コシオガマの吸器は、宿主のエチレンを認識して吸器の先端細胞の分裂を停止し侵入細胞に分化させることで侵入す

ると考えられる (図 3)。興味深いことに、ヒルガオ科に属する茎寄生植物であるアメリカネナシカズラ (*Cuscuta campestris*) でも、宿主侵入に宿主由来のエチレンが必要であることが明らかにされた (Narukawa et al., 2020)。アメリカネナシカズラは、探索糸 (searching hyphae) とよばれる細長い細胞を形成し、宿主へ侵入する。エチレン合成酵素を欠損したシロイヌナズナ変異体に侵入したアメリカネナシカズラでは、探索糸の長さが有意に短くなり、また探索糸細胞の核内倍加が抑制されることが示された (Narukawa et al., 2020)。探索糸はハマウツボ科寄生植物の侵入細胞と同等の機能を持つと考えられている。これらの結果は、系統的に離れた寄生植物種が、収斂進化によって宿主のエチレンによる侵入細胞の分裂と分化の制御機構を獲得した可能性を示唆している。

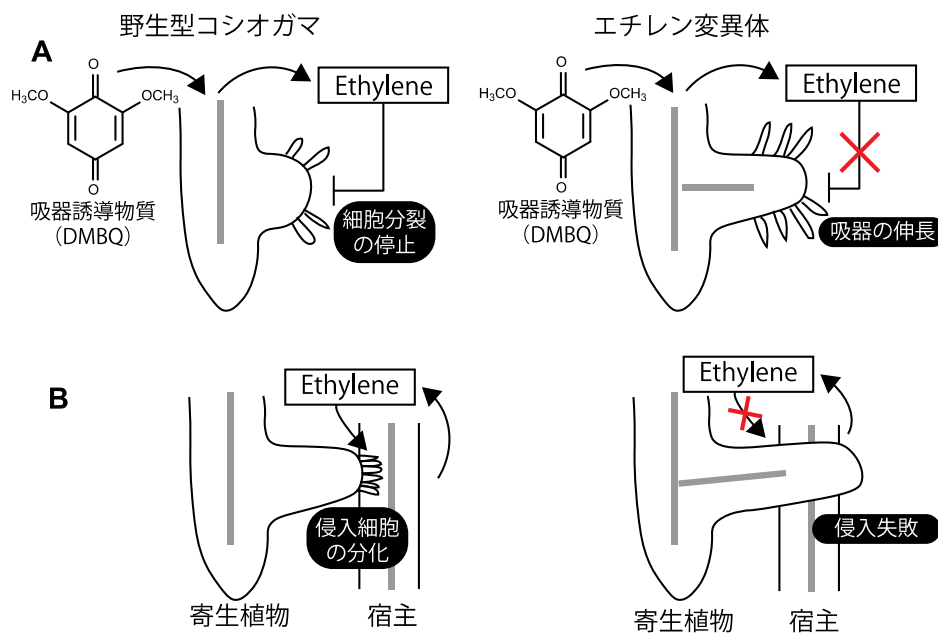


図3 寄生植物の吸器形成と宿主侵入におけるエチレンの役割

A, 吸器誘導物質による吸器誘導の場合。野生型コシオガマでは、吸器誘導物質シグナルをうけて寄生植物でエチレン合成が起こり、吸器先端細胞の分裂が停止し、吸器伸長が停止する。エチレン変異体(Pjetrl, Pjein2)はエチレンに非感受性のため、吸器が伸長し続ける。B, 宿主感染時。野生型コシオガマでは、寄生植物の吸器先端が宿主へ到達すると、宿主で局所的なエチレン合成が起こり、吸器先端細胞が分裂を停止し侵入細胞へ分化する。エチレン変異体では、エチレンを感受できず、分裂を止めることができずに通り過ぎてしまう。灰色のラインは道管を示す。

エチレンは一般的には、病原菌や病害虫が感染した時の防御応答ホルモンとして知られている。寄生植物は、宿主の防御応答反応を自身が宿主を見つけるシグナルとして利用しているのであろうか？ネナシカズラの種類である *Cuscuta reflexa* が抵抗性のトマト (*Solanum lycopersicum*) に感染する際には、トマトからエチレンが放出され抵抗性が発揮される (Hegenauer et al., 2016)。一方で、アメリカネナシカズラやコシオガマがシロイヌナズナに侵入する際にも、エチレン合成が起こっていると考えられるが、抵抗性は発揮されない。寄生植物の侵入の際の宿主のエチレン合成は極めて微量かつ局所的に起こっていると考えられる。植物寄生性のシスト線虫の感染などの一細胞に対する傷害が、局所的なエチレン応答を起すことが知られているが (Marhavý et al., 2019)、寄生植物の侵入も同様に局所的なエチレン応答を促し、シグナルとして利用している可能性がある。

エチレンは、寄生植物の発芽においても重要な役割を担っている。絶対寄生植物ストライガの発芽はストリゴラクトンによって誘導されることがよく知られているが、ストライガの発芽はエチレンによっても誘導される (Logan and Stewart, 1991; Babiker et al., 2000)。1950年代にアメリカのサウスカロライナ州およびノースカロライナ州に *Striga asiatica* が侵入し、トウモロコシの収穫に影響を与えて大きな問題となったが、宿主がない条件で大量のエチレンを農地に混ぜ込み自殺的な発芽を誘導することで、最終的に根絶に成功している (Iverson et al., 2011)。条件的寄生植物であるコシオガマは、発芽にストリゴラクトンは必要ないが、コシオガマ *ein2* および *etr1* 変異体は野生型に比べて著しく発芽しにくい表現型を示した。植物ホルモンエチレンは、発芽から、吸器の伸長、宿主への侵入にいたる寄生植物の生活環を制御する重要なシグナル物質であることが明らかになった。

6. おわりに

寄生植物の吸器が伸びる変異体の解析から、寄生植物と宿主植物の相互作用におけるエチレンの新しい機能が明らかになった。また、寄生植物が自身と宿主から発するエチレンを受感して、宿主の根と自身の根の間の 1 mm 以下の空間で吸器を伸ばし宿主に到達し、侵入するために、吸器細胞の分裂と分化を巧みに制御している様子が分かってきた。寄生植物と宿主植物の間では、今まで知られていた以上のマイクロなシグナル伝達が起こっているのかもしれない。このような植物間の相互作用は現在でも分かっていることは少なく、寄生植物の研究から、より繊細かつ緻密な植物の根と根のコミュニケーションを明らかにしたいと考えている。

変異体のスクリーニングから始める順遺伝学的解析の醍醐味は、表現型からアプローチすることによって、まったく予想しなかった仕組みや遺伝子の機能が明らかになってくることである。本研究では、次世代シーケンサーによるゲノム解析を組み合わせ、寄生植物の分子遺伝学的な解析系を確立した。今後、寄生変異体の解析により、寄生の分子機構が解明され、新規遺伝子の同定につながることを期待できる。そして、寄生機構の解明が、将来的には寄生雑草の防除法の開発に結びつくことを期待している。

謝辞

本稿で紹介した著者らの研究は、文部科学省科研費 (no. 25711019, 17K15142, 18H04838, 20H05909) および JST さきがけ (JPMJPR194D) の支援により遂行されました。研究を進めるにあたり、理化学研究所 白須賢グループディレクター、基礎生物学研究所 長谷部光泰教授、金沢大学 西山智明先生はじめ多くの共同研究者の方々にお世話になりました。また、コシオガマのゲノムは遺伝学研究所ゲノム支援 (221S0002, 16H06279) による技術支援を受けました。この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

Al-babili S, Bouwmeester HJ (2015) Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone. *Ann Rev Plant Biol* 66: 161–186

Albrecht H, Yoder JI, Phillips DA (1999) Flavonoids promote haustoria formation in the root parasite

- triphysaria versicolor. *Plant Physiol* 119: 585–592
- Babiker AGT, Mab Y, Sugimotob Y, Inanagab S (2000) Conditioning period, CO₂ and GR24 influence ethylene biosynthesis and germination of *Striga hermonthica*. *Physiol Plant* 109: 75–80
- Bandaranayake PCG, Filappova T, Tomilov A, Tomilova NB, Jamison-McClung D, Ngo Q, Inoue K, Yoder JI (2010) A single-electron reducing quinone oxidoreductase is necessary to induce haustorium development in the root parasitic plant *Triphysaria*. *Plant Cell* 22: 1404–19
- Chang M, Lynn DG (1986) The haustorium and the chemistry of host recognition in parasitic angiosperms. *J Chem Ecol* 12: 561–579
- Cook CE, Whichard LP, Turner B, Wall ME (1966) Germination of witchweed (*Striga Lutea* Lour) - isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154: 1189–1190
- Cui S, Kubota T, Nishiyama T, Juliane K, Shigenobu S, Shibata TF, Toyoda A, Hasebe M, Shirasu K, Yoshida S (2020) Ethylene signaling mediates host invasion by parasitic plants. *Sci Adv* 6: eabc2385
- Cui S, Wada S, Tobimatsu Y, Takeda Y, Saucet SB, Takano T, Umezawa T, Shirasu K, Yoshida S (2018) Host lignin composition affects haustorium induction in the parasitic plants *Phtheirospermum japonicum* and *Striga hermonthica*. *New Phytol* 218: 710–723
- Cui S, Wakatake T, Hashimoto K, Saucet S, Toyooka K, Yoshida S, Shirasu K (2016) Haustorial hairs are specialized root hairs that support parasitism in the facultative parasitic plant, *Phtheirospermum japonicum*. *Plant Physiol* 170: 1492–1503
- Goyet V, Wada S, Cui S, Wakatake T, Shirasu K, Montiel G, Simier P, Yoshida S (2019) Haustorium inducing factors for parasitic Orobanchaceae. *Front Plant Sci* 10: 1056
- Hall BP, Shakeel SN, Amir M, Haq NU, Qu X, Eric Schaller G (2012) Histidine kinase activity of the ethylene receptor ETR1 facilitates the ethylene response in Arabidopsis. *Plant Physiol* 159: 682–695
- Hegenauer AV, Fürst U, Kaiser B, Smoker M, Zipfel C, Felix G, Stahl M, Albert M (2016) Detection of the plant parasite *Cuscuta reflexa* by a tomato cell surface receptor. *Science* 353: 478–81
- Ishida JK, Wakatake T, Yoshida S, Takebayashi Y, Kasahara H, Wafula E, dePamphilis CW, Namba S, Shirasu K (2016) Local auxin biosynthesis mediated by a YUCCA flavin monooxygenase regulates haustorium development in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *Plant Cell* 28: 1795–1814
- Ishida JK, Yoshida S, Ito M, Namba S, Shirasu K (2011) *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation of the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *PLoS One* 6: e25802
- Ishida JK, Yoshida S, Shirasu K (2017) Quinone oxidoreductase 2 is involved in haustorium development of the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. *Plant Signal Behav* 12: 1–4
- Iverson RD, Westbrooks RG, Eplee RE, Tasker A V. (2011) Overview and status of the witchweed (*Striga asiatica*) eradication program in the Carolinas. In ARL and R G. Westbrooks, ed, Invasive plant Manag. issues challenges United States 2011 Overv. Washington, DC, pp 51–68
- Ju C, Yoon GM, Shemansky JM, Lin DY, Ying ZI, Chang J, Garrett WM, Kessenbrock M, Groth G, Tucker ML, et al (2012) CTR1 phosphorylates the central regulator EIN2 to control ethylene

- hormone signaling from the ER membrane to the nucleus in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci* 109: 19486–19491
- Laohavisit A, Wakatake T, Ishihama N, Mulvey H, Takizawa K, Suzuki T, Shirasu K (2020) Quinone perception in plants via leucine-rich-repeat receptor-like kinases. *Nature* 587: 92–97
- Logan DC, Stewart GR (1991) Role of ethylene in the germination of the hemiparasite *Striga hermonthica*. *Plant Physiol* 97: 1435–1438
- Marhavý P, Kurenda A, Siddique S, Dénervaud Tendon V, Zhou F, Holbein J, Hasan MS, Grundler FM, Farmer EE, Geldner N (2019) Single-cell damage elicits regional, nematode-restricting ethylene responses in roots. *EMBO J*. doi: 10.15252/embj.2018100972
- Masumoto N, Suzuki Y, Cui S, Wakazaki M, Sato M, Shibata A, Furuta KM, Ichihashi Y, Shirasu K, Toyooka K, et al (2020) Three-dimensional reconstructions of haustoria in two parasitic species in Orobanchaceae. *Plant Physiol*. in press
- Mutuku JM, Cui S, Yoshida S, Shirasu K (2020) Orobanchaceae parasite–host interactions. *New Phytol*. doi: 10.1111/nph.17083
- Mutuku JM, Shirasu K (2019) *Striga*. *Curr Biol* 29: R1064–R1065
- Narukawa H, Yokoyama R, Kuroha T, Nishitani K (2020) Host-produced ethylene is required for marked cell expansion and endoreduplication in dodder search hyphae. *Plant Physiol*. in press
- Ogawa S, Wakatake T, Spallek T, Ishida JK, Sano R, Kurata T, Demura T, Yoshida S, Ichihashi Y, Schaller A, et al (2020) Subtilase activity in intrusive cells mediates haustorium maturation in parasitic plants Satoshi. *Plant Physiol*. in press
- Rubiales D, Heide-Jørgensen HS (2011) Parasitic plants. *Encycl. Life Sci*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, p DOI: 10.1002/9780470015902.a0021271
- Tomilov AA, Tomilova NB, Abdallah I, Yoder JI (2005) Localized hormone fluxes and early haustorium development in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor*. *Plant Physiol* 138: 1469–1480
- Tsuchiya Y, Yoshimura M, Hagihara S (2018) The dynamics of strigolactone perception in *Striga hermonthica*: a working hypothesis. *J Ext Bot* 69: 2281–2290
- Wada S, Cui S, Yoshida S (2019) Reactive oxygen species (ROS) generation is indispensable for haustorium formation of the root parasitic plant *Striga hermonthica*. *Front Plant Sci* 10: 328
- Wakatake T, Ogawa S, Yoshida S, Shirasu K (2020) An auxin transport network underlies xylem bridge formation between the hemi-parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* and host Arabidopsis. *Development*. doi: 10.1242/dev.187781
- Wakatake T, Yoshida S, Shirasu K (2018) Induced cell fate transitions at multiple cell layers configure haustorium development in parasitic plants. *Development*. doi: 10.1242/dev.164848
- Wang Y, Steele D, Murdock M, Lai S, Yoder J (2019) Small-molecule screens reveal novel haustorium inhibitors in the root parasitic plant *Triphysaria versicolor*. *Phytopathology* 109: 1878–1887
- Westwood JH, Yoder JI, Timko MP, dePamphilis CW (2010) The evolution of parasitism in plants. *Trends Plant Sci* 15: 227–235

- Wu F, Chi Y, Jiang Z, Xu Y, Xie L, Huang F, Wan D, Ni J, Yuan F, Wu X, et al (2020) Hydrogen peroxide sensor HPCA1 is an LRR receptor kinase in Arabidopsis. *Nature* 578: 577–581
- Xie X, Yoneyama K (2010) The strigolactone story. *Annu Rev Phytopathol* 48: 93–117
- Yoshida S, Cui S, Ichihashi Y, Shirasu K (2016) The haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Annu Rev Plant Biol* 67: 643–667