

侵略的外来植物由来の二次代謝産物が駆動する植物-根圏微生物間 相互作用

中村 直人^{1*}

Chemical communication by invasive alien plants and rhizosphere microbiome

Naoto Nakamura^{1*}

概要

外来植物は、根から滲出する特化二次代謝産物 (plant specialized metabolites : PSMs) を介して根圏微生物群集を改変し、特定微生物の集積や排除を行うことで、自身の侵略に有利な植物-土壌フィードバックを形成している可能性がある。農作物やモデル植物では二次代謝産物が根圏群集の構造と機能を方向づけることが多くの研究で示されてきたが、侵略生態学における根圏二次代謝産物の役割に着目した研究は少ない。本総説では、外来植物であるマンリョウ (*Ardisia crenata*) の事例を中心に、外来植物由来の二次代謝産物が根圏微生物組成を変化させるメカニズムやその生態学的影響波及効果について概説する。

1. はじめに

侵略的外来植物は被侵略地の生態系サービスを低下させるだけでなく、農業生産、人間の健康、にまで深刻な影響を与える。実際、侵略種による損失やその管理にかかる費用は膨大であり、全世界で年間 268 億ドルに達すると推定されている¹⁾。この問題は今後の国際貿易の拡大や気候変動に伴う種移動の加速とともに一層顕在化すると予測されている²⁾。外来植物とは人為的な移動によって本来の分布域を離れ新たな環境に定着した植物種を指す。世界では 13,000 種以上の植物が帰化しており³⁾、その大半は問題を引き起こさないものの、一部は侵略的 (invasive) となって高密度な個体群を形成する⁴⁾。侵略生態学における中心的な課題の一つは、なぜ一部の外来種だけが侵略に成功するのかを明らかにすることにある。この問題は、「同じ種が異なる土地で、なぜ異なる個体群動態を示すのか」という問いに帰着する。いまだ十分に解明されていないが、こうした問いに取り組むことは、侵略生態学を超えて種分布の変化や将来的な気候変動下での植物の動態予測など、より広い生態学的知見につながると期待されている⁵⁾。

植物が侵略に成功するメカニズムについては、いくつかの主要な仮説が提案されている。近年では、次世代シーケンサーと解析技術の発展により、土壌や空気中に存在する微生物が植物の生育や個体群動態に与える影響が広く認識されるようになってきている。こうした背景から、外来植物の侵略成功メカニズムを植物-微生物相互作用の観点から捉え直す考え方も広がっている⁶⁾。例えば天敵となり得る病原菌から逃れることや、侵略地で新たな共生菌と関係を構築することは、外来植物の定着や拡大を促進する重要なプロセスとみなされている。すなわち、外来植物がどのような微生物と相互作用を築き、その関係が原産地と侵略地でどのように異なるのかを理解することは、侵略過程を理解するうえで一つの重要な手がかりとなる。さらに、このような共生菌・病原菌だけでな

2025 年 10 月 10 日受理。

¹ 〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所 森林圏遺伝子統御分野

* E-mail: nakamura.naoto.i66@kyoto-u.jp

く、土壌微生物群集を選択的制御することで、自身の成長や競争力を間接的に高めている可能性がある⁷⁾。植物-微生物間相互作用を捉える視点のひとつとして、根圏での化学的コミュニケーションに注目が集まっている。植物は根から多様な化合物を滲出しており、それらが土壌微生物との相互作用を媒介している。特に、二次代謝産物 (plant specialized metabolites : PSMs) の根圏への滲出は、微生物群集の選択的制御に関与することが明らかになりつつある⁸⁹⁾。その結果として、植物自身の成長や生存に跳ね返るという生態系内フィードバックが形成される¹⁰⁾。こうしたプロセスは、数十年単位の短い時間スケールにおいても、進化的に変化する可能性が指摘されている。たとえば、侵略的外来植物は、侵略地での選択圧のもと、生産する二次代謝産物の量や質を変化させることがある¹¹⁾。この現象は原生地と侵略地間における捕食者の違いに対する適応進化という点からも説明されるが、根圏ケミカルコミュニケーションの視点から見れば、単なる捕食者に対応した防御の質・量の変化ではなく、微生物との関係そのものを再編成し、植物-土壌フィードバックをも左右するプロセスであるとも考えられる。本総説では、外来植物由来の根圏 PSMs が微生物群集に与える影響とその研究展望について概説する。

2. 植物が産生する二次代謝産物による根圏微生物叢への影響

植物は、根を介して土壌中の微生物と絶えず相互作用しながら生活している。根と土壌が接する空間を指す「根圏」では、植物由来の多様な化合物 (一次代謝産物や二次代謝産物) を介した植物-微生物間の相互作用が生じる。根圏の微生物は、宿主である植物に害を及ぼす病原菌から生育を促進する共生菌まで機能的に多様であり、根圏微生物群集の形成機構を理解することは植物生理学および生態学において極めて重要である。このような植物-微生物間の根圏ケミカルコミュニケーションは、病害抑制や生育促進など、植物の成長と健康に多面的な影響を与える¹²⁻¹⁴⁾。そのメカニズムとして、植物が根から滲出する二次代謝産物 (plant specialized metabolites : PSMs) は、根圏微生物群集の組成を変える重要な因子であることが知られている¹⁵⁾。フラボノイド、サポニン、テルペノイド、アルカロイドなどは代表的な PSMs であり、根圏において微生物の誘引や忌避、共生誘導といった機能を持つことが明らかになっている (図 1)。

例えばトマトの根滲出物に含まれるトマチンは、根圏で *Sphingomonas* 属の細菌の集積を促し、集積した菌がトマチンを分解・無毒化する¹⁶⁾。また、Huang et al. (2019)はシロイヌナズナ由来のトリテルペンが根圏微生物群集組成を制御していることを示している¹⁷⁾。このような PSMs の作用は一方向的なものではなく、植物-微生物間、さらには微生物間の多対多のネットワーク的相互作用を形成している。ある一つの化合物が複数の菌種に作用することもあれば、ある微生物によって分解された化合物がさらに他の微生物と相互作用する場合もある¹⁸⁾。たとえば、Comamonadaceae 科の細菌は複数種のフラボノイドに対して高い代謝活性を示し、*Phenylobacterium* 属の細菌や *Sphingobium* 属の細菌は多様なサポニンに共通して応答することが報告されている¹⁹⁾。さらに、植物-微生物間のケミカルコミュニケーションは、微生物群集構造の変化を介して、植物自身の成長にも影響することが近年の研究により分かってきた^{10,20,21)}。

3. 外来植物による二次代謝産物滲出

農作物やモデル植物では根圏における PSMs の役割に関する知見が蓄積してきた一方、侵略生態学で根圏の PSMs に焦点を当てた実証は限られている。しかしながら外来植物においては、PSMs が土壌微生物群集を改変し、その結果として生態系サービスに影響が及び得る。さらに、その影響は植物-土壌フィードバックを介して定着性や範囲拡大へ波及し得る。したがって、外来植物における根圏 PSMs の滲出の有無・量・組成を把握することが、侵略植物が生態系サービスに与える影響の評価や、その個体群動態を予測する上で必要となる。外来植物の根圏から滲出する PSMs は多様であり、たとえばオオブタクサ (*Ambrosia trifida*) のセスキテルペン²²⁾、*Centaurea*

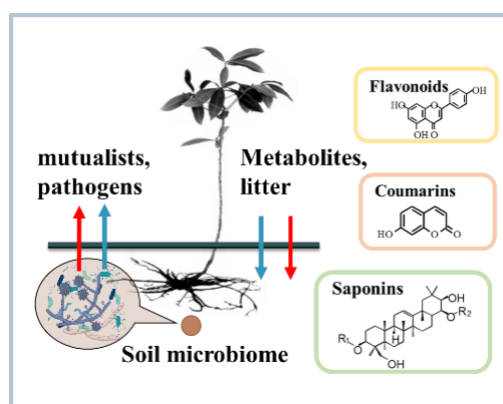


図 1 根圏 PSMs を介した植物-微生物間相互作用

maculosa (ヤマヤグルマギク)の(-)-カテキンなどが報告されている²³⁾。また、日本原産であり北米で侵略的外来種であるマンリョウ (*Ardisia crenata*) を対象とした中村らの研究では、トリテルペノイドサポニンである *ardisiacrispin A* と *ardisiacrispin B* が、マンリョウの生育ステージに依存して根圏に滲出していることが示された²⁴⁾ (図2)。さらに、外来植物では、原産地と侵略地の個体群間で生産される PSMs の組成や濃度が異なるとの報告がある²⁵⁾。すなわち、根圏 PSMs の量や組成は植物種による差に加え、時空間的にも変動し得る。今後は、生育段階を考慮しつつ、多地域・多個体群で根圏 PSMs の滲出を比較することが求められる。

4. 外来植物由来の PSMs が根圏微生物群集に与える影響

外来植物は、根から滲出される特化代謝産物 (PSMs) を介して根圏微生物群集を化学的に選抜する。この選抜には、特定微生物の富化と排除の双方が含まれる。たとえば、北米で侵略的となるガーリックマスタード (*Alliaria petiolata*) では、根滲出由来のグルコシノレートとその分解産物がアーバスキュラー菌根菌を抑制することが報告されている²⁶⁾。一方、中国原産で各地で侵略的となるナンキンハゼ (*Triadica sebifera*) では、侵略地個体群で根滲出のフラボノイド濃度が高く、それがアーバスキュラー菌根菌の誘引・定着の増大と結びつくことが示されている^{27,28)}。これらは、外来植物の PSMs が根圏で微生物群集の構成を方向づけ得ることを示す対照例である。ただし、「根圏における PSMs の蓄積」と「特定微生物の富化あるいは抑制」の因果関係を野外実験のみから推測することはしばしば困難である。中村らは、純品の標品を土壌に加え、対照区と比較する標品添加試験 (代謝産物添加試験) を用い、外来植物であるマンリョウ (*Ardisia crenata*) 由来のトリテルペノイドサポニン (*ardisiacrispin A/B*) が特定の細菌属を富化させることを示した (図3)。

さらに、中村らは野外調査と代謝産物添加試験を組み合わせ、野外で観察される生育段階の変化に伴う根圏微生物群集の変化の方向 (特定属の富化/減少) が、サポニン (*ardisiacrispin A/B*) 添加試験で得られる群集応答の方向と一致することを示した。この結果は、自然生態系においてもサポニン滲出が土壌の微生物組成を選択的に変化させ得ることを示唆する。ダイズ・トマト・タバコに関する既往研究では、PSM により富化された土壌微生物に着目することで、PSMs 分解の経路や関連遺伝子が同定されている^{16,29,30)}。同様に、外来植物由来の PSMs によって集積された微生物も、PSMs の分解・資化に関与している可能性がある。今後の研究として、PSMs により富化された微生物が周囲の微生物群集や宿主植物の生長にいかに関与するかを明らかにすることは、外来植物-微

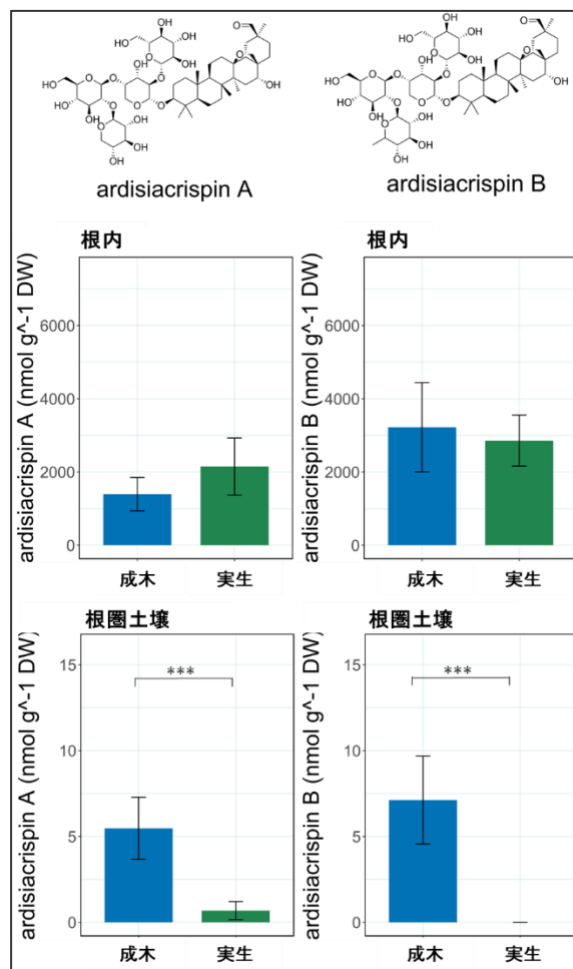


図2 マンリョウ根圏のサポニン2種の構造と、根圏及び根内におけるそれぞれのサポニン濃度

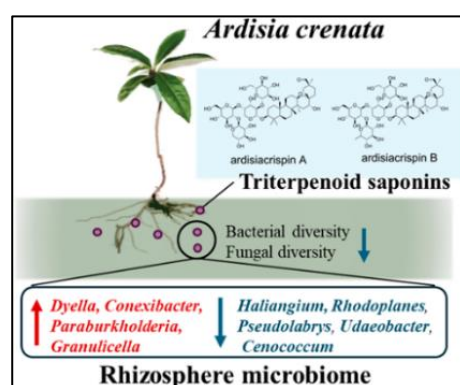


図3 マンリョウ根圏のサポニンによる微生物群集変化

生物相互作用を制御するフィードバック機構の解明に資するだろう³¹⁾。

5. おわりに

外来種は根圏から二次代謝産物を滲出することにより、相互作用する微生物群集組成を制御していることが明らかになってきた。二次代謝産物滲出の形質が原生地-侵略地個体群間で変化することを考慮すると、自然選択により根圏ケミカルコミュニケーションがどのように変化していくかを明らかにすることは、侵略を駆動するような植物-土壌フィードバックの機構を解明するための重要なステップである。また、特定の二次代謝産物によって富化される微生物に焦点を当てることにより、根圏二次代謝産物の代謝が植物-微生物間相互作用に影響を与える具体的なメカニズムを明らかにできる可能性がある。

参考文献

- 1) Diagne, C. *et al.* High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature* **592**, 571–576 (2021).
- 2) Early, R. *et al.* Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nat. Commun.* **7**, (2016).
- 3) Van Kleunen, M., Bossdorf, O. & Dawson, W. The ecology and evolution of alien plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **49**, 25–47 (2018).
- 4) Bacher, S. *et al.* A proposed unified framework for biological invasions. **26**, 333–339 (2011).
- 5) Ramirez, K. S. *et al.* Range-expansion effects on the belowground plant microbiome. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 604–611 (2019).
- 6) Dawson, W. & Schrama, M. Identifying the role of soil microbes in plant invasions. *J. Ecol.* **104**, 1211–1218 (2016).
- 7) Nakamura, N., Toju, H. & Kitajima, K. Leaf, root, and soil microbiomes of an invasive plant, *Ardisia crenata*, differ between its native and exotic ranges. *Front. Microbiol.* **14**, 1–13 (2023).
- 8) Massalha, H., Korenblum, E., Tholl, D. & Aharoni, A. Small molecules below-ground: the role of specialized metabolites in the rhizosphere. *Plant J.* **90**, 788–807 (2017).
- 9) Pang, Z. *et al.* Linking Plant Secondary Metabolites and Plant Microbiomes: A Review. *Front. Plant Sci.* **12**, (2021).
- 10) Trivedi, P., Leach, J. E., Tringe, S. G., Sa, T. & Singh, B. K. Plant–microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nat. Rev. Microbiol.* **18**, (2020).
- 11) Callaway, R. M., Lucero, J. E., Hierro, J. L. & Lortie, C. J. The EICA is dead? Long live the EICA! *Ecol. Lett.* 2289–2302 (2022). doi:10.1111/ele.14088
- 12) Berendsen, R. L., Pieterse, C. M. J. & Bakker, P. A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci.* **17**, 478–486 (2012).
- 13) Hacquard, S. *et al.* Survival trade-offs in plant roots during colonization by closely related beneficial and pathogenic fungi. *Nat. Commun.* **7**, (2016).
- 14) Finkel, O. M., Castrillo, G., Herrera Paredes, S., Salas González, I. & Dangl, J. L. Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Curr. Opin. Plant Biol.* **38**, 155–163 (2017).
- 15) Sugiyama, A. Application of plant specialized metabolites to modulate soil microbiota. *Plant Biotechnol.* **40**, 123–133 (2023).
- 16) Nakayasu, M. *et al.* Tomato root-associated *Sphingobium* harbors genes for catabolizing toxic steroidal glycoalkaloids. *MBio* **14**, e0059923 (2023).
- 17) Huang, A. C. *et al.* A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota. *Science (80-.)*. **364**, (2019).
- 18) Wang, C. M., Li, T. C., Jhan, Y. L., Weng, J. H. & Chou, C. H. The Impact of microbial biotransformation of catechin in enhancing the allelopathic effects of *Rhododendron formosanum*. *PLoS One* **8**, 1–14 (2013).
- 19) Nakayasu, M., Yamazaki, S., Aoki, Y., Yazaki, K. & Sugiyama, A. Triterpenoid and steroidal saponins differentially influence soil bacterial genera. *Plants* **10**, 1–13 (2021).
- 20) Poppeliers, S. W., Sánchez-Gil, J. J. & de Jonge, R. Microbes to support plant health: understanding bioinoculant success in complex conditions. *Curr. Opin. Microbiol.* **73**, 102286 (2023).
- 21) Gfeller, V. *et al.* Plant secondary metabolite-dependent plant-soil feedbacks can improve crop yield in the field. *Elife* **12**, 1–20 (2023).

- 22) Li, H., Kang, Z., Hua, J., Feng, Y. & Luo, S. Root exudate sesquiterpenoids from the invasive weed *Ambrosia trifida* regulate rhizospheric Proteobacteria. *Sci. Total Environ.* **834**, 155263 (2022).
- 23) Callaway, R. M. & Ridenour, W. M. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.* **2**, 436–443 (2004).
- 24) Nakamura, N. & Sugiyama, A. Developmental stage-specific triterpenoid saponin accumulations in *Ardisia crenata* rhizosphere and its influence on rhizosphere microbial communities. *Plant Biotechnol. advpub*, (2025).
- 25) Macel, M., Vos, R. C. H. De, Jansen, J. J., Putten, W. H. Van Der & Dam, N. M. Van. Novel chemistry of invasive plants : exotic species have more unique metabolomic profiles than native congeners. 2777–2786 (2014). doi:10.1002/ece3.1132
- 26) Roche, M. D. *et al.* Invasion-mediated mutualism disruption is evident across heterogeneous environmental conditions and varying invasion intensities. *Ecography (Cop.)*. **2023**, 1–11 (2023).
- 27) Tian, B. *et al.* Gene expression controlling signalling molecules within mutualistic associations of an invasive plant: An evolutionary perspective. *J. Ecol.* **112**, 1818–1831 (2024).
- 28) Tian, J. *et al.* Soil bacteria with distinct diversity and functions mediates the soil nutrients after introducing leguminous shrub in desert ecosystems. *Glob. Ecol. Conserv.* **31**, e01841 (2021).
- 29) Aoki, N. *et al.* An isoflavone catabolism gene cluster underlying interkingdom interactions in the soybean rhizosphere. *ISME Commun.* **4**, (2024).
- 30) Shimasaki, T. *et al.* Tobacco Root Endophytic *Arthrobacter* Harbors Genomic Features Enabling the Catabolism of Host-Specific Plant Specialized Metabolites. *MBio* **12**, 10.1128/mbio.00846-21 (2021).
- 31) Foster, K. R., Schluter, J., Coyte, K. Z. & Rakoff-Nahoum, S. The evolution of the host microbiome as an ecosystem on a leash. *Nature* **548**, 43–51 (2017).