

# 植物感染生理の新展開

東北大学農学部植物病理学講座 **は** **し** **て** **よ**  
**羽** **柴** **輝** **良**

## はじめに

除草剤耐性遺伝子（グリホサート耐性遺伝子）を組み込んだダイズ、ナタネや、耐虫性遺伝子（BT 産生殺虫タンパク質遺伝子）を組み込んだトウモロコシなどが日本に輸入され、食卓に上るようになってきた。さらには、BT 遺伝子を組み込んだ耐虫性ジャガイモ、1996年には鱗翅類に対する耐虫性のワタが作出されている。これからは形質転換作物の時代から、第二世代バイオ、すなわち、植物体内で有用物質を作らせる時代へと移行しようとしているといわれている。日本ではまだ遺伝子組換え作物は圃場で実験中であり、少なくとも5年は遅れているといわれる。

ここで注目したいのは、遺伝子組み換え作物で実際に栽培に至っているものは、除草剤耐性の作物と、害虫耐性の作物がほとんどで、病原菌に対して、耐性の作物はウイルス抵抗性カボチャを除いてまだ市場に出していない。これは何を意味しているのだろうか。害虫に対する殺虫機構、雑草に対する殺草機構のほうが病原菌に対する殺菌機構よりも詳細に解明されていることを意味しているのではないだろうか。言い変えると、病原菌に対する感染機構は前二者よりも複雑で、解明が遅れていることを意味している。しかし、近年病原菌の宿主特異性の分子レベルでの研究は驚異的な発展を遂げ、わが国は世界のトップレベルにまで達した。さらに、植物病原体の宿主と病原菌間に起こる相互反応の分子レベルでの解明は、生命の本質の解明にもつながり、医学分野への貢献の可能性も示されるようになり、分子生物学者の興味の的にもなってきた。

本序文では、前にもどり、病害耐性作物の作出がなぜ他より遅れているのかについて、二、三考えてみたい。次に“植物感染生理の新展開”という本題に入り、宿主と病原菌間に起こる相互反応の分子レベルでの研究を、次の3段階、すなわち、(1)宿主と病原菌遺伝子の相互反応の解明、(2)病原菌の信号分子（レース特異的エリシター、構造遺伝子、レース非特異的エリシター）の解

明、(3)宿主の認識分子（抵抗性遺伝子、レセプターによるエリシターの認識、シグナル伝達、防御遺伝子の発現）に分けて、第一線の若手研究者に特集していただくことにした。

## I 作物保護の戦略と発展方向

図-1は道家氏の原因を一部改変したものである。この図を借用して、現在作物保護の戦略が分子生物学面からどのように進められているのかを見ることによって、今後作物保護の発展方向が見えてくるものと思ひ、順を追って見ることにした。

### 1 真性抵抗性の利用

抵抗性品種を育種する場合、その遺伝子源を野生種に求める場合が多く、このことは野生種には多くの真性抵抗性遺伝子が含まれていることを意味している。近年、ゲノム解析、特にイネゲノム解析の急速な進展によって、真性抵抗性遺伝子が同定されてきた。これらの抵抗性遺伝子が作物に導入されると強い抵抗性を発揮するが、病原菌が変異することによって病原性を獲得する確率が高く、罹病化しやすい。抵抗性品種の育種には圃場抵抗性遺伝子を持った品種に真性抵抗性遺伝子を導入することが重要であるとされている。それでは、圃場抵抗性遺伝子はどうなのか。

### 2 圃場抵抗性の利用

圃場抵抗性は、真性抵抗性と異なり、通常ポリジーン系に支配され、病原体のレースに対して非特異的に働くと考えられている。ポリジーンであるために病原菌の病原性の変異に対しても安定している。イネゲノムの勢力的な解析によって、圃場抵抗性遺伝子が見つかった（STAFF、日野氏私信）。圃場抵抗性遺伝子が同定・単離されたならば、この圃場抵抗性遺伝子を、既に確立されている細胞融合、組換えDNA、組織培養系を用いて、抵抗性作物が作出できれば素晴らしいことである。

### 3 拮抗微生物の利用

微生物が他の微生物の生存に対して拮抗的に働く作用を利用して、病原菌の個体数を減少させたり、その活性を低下させる。拮抗的に働く作用として、寄生、捕食、抗生、競争、溶菌などがある。しかし、多くの拮抗微生物がスクリーニングされてきたが、日本で圃場レベルで使用されているものはほんのわずかである。この理由と

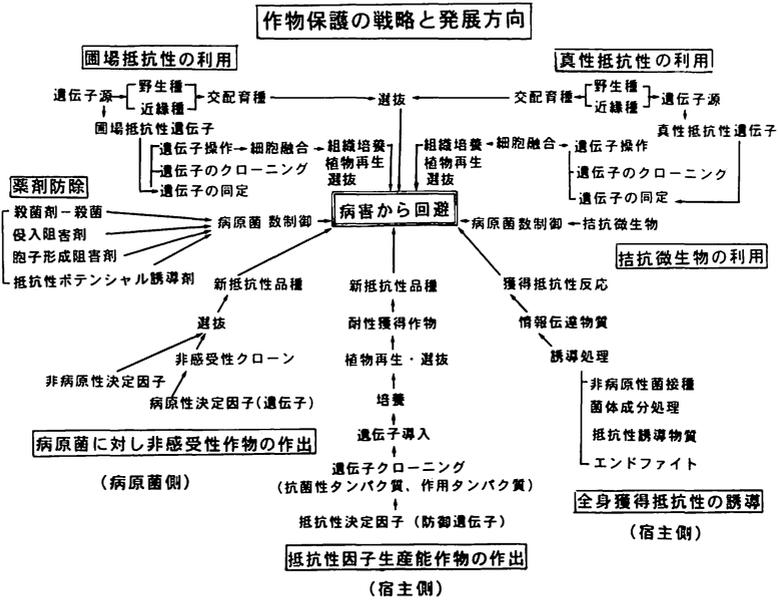


図-1 作物保護の戦略と発展方向 (道家氏の図を一部改変)

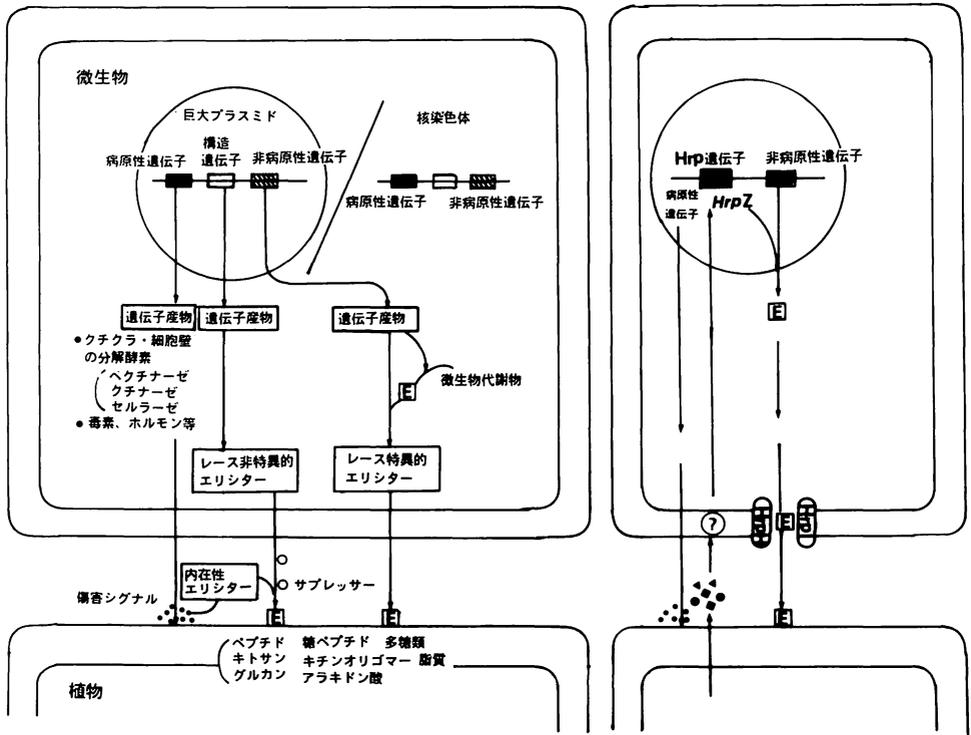


図-2 植物-病原菌の相互作用におけるシグナル伝達 (1) 病原菌の信号分子

して、使用方法、施用時期、土壌条件などにより効果が一定しないことが挙げられている。さらに重要なことは、拮抗作用のメカニズムが十分に解明されていないことにもよる。病害の回避の面からは拮抗微生物の範疇に入らないかもしれないが、氷核活性を持つ *Pseudomonas syringae* などの細菌によって凍霜害は引き起こされる。ところが、氷核活性細菌を同種の非氷核活性細菌が葉面に増殖していると、凍霜害が軽減される。このために、氷核細菌に対して拮抗性の優れた菌株を作出するため、*P. syringae* 等の氷核遺伝子を欠失させた株、あるいは拮抗抵抗力遺伝子を導入した細菌を作出した例はあまりにも有名である。このことは、拮抗作用のメカニズムが突きとめられた結果、生まれた成果である。

#### 4 薬剤防除

新規農薬を開発する場合、一般に供試化合物をランダ

ム・スクリーニングし、実用化試験を経て、実用化されていく。実用化された農薬は作用機構の面から菌体の生体成分の合成を阻害するもの、胞子発芽を阻害するもの、植物体への侵入阻止、植物体に抵抗性を付与するもの、などに分類されるが、最初から菌の感染生理面よりデザインされた薬剤はほとんどない。このようなことから、菌と植物とのインターアクションは複雑であり、難しいことを物語っている。

#### 5 病原菌に対して非感染性作物の作出

ウイルスは、ゲノム構成が簡単なことから、宿主細胞との相互関係が塩基配列のレベルで明らかにされている。非病原性遺伝子の機能解析も行われ、外被タンパク質遺伝子、レプリカーゼ遺伝子などが、塩基配列ならびにアミノ酸配列のレベルで論じられ、ウイルス由来の遺伝子、特に外被タンパク質遺伝子 (CP)、サテライト

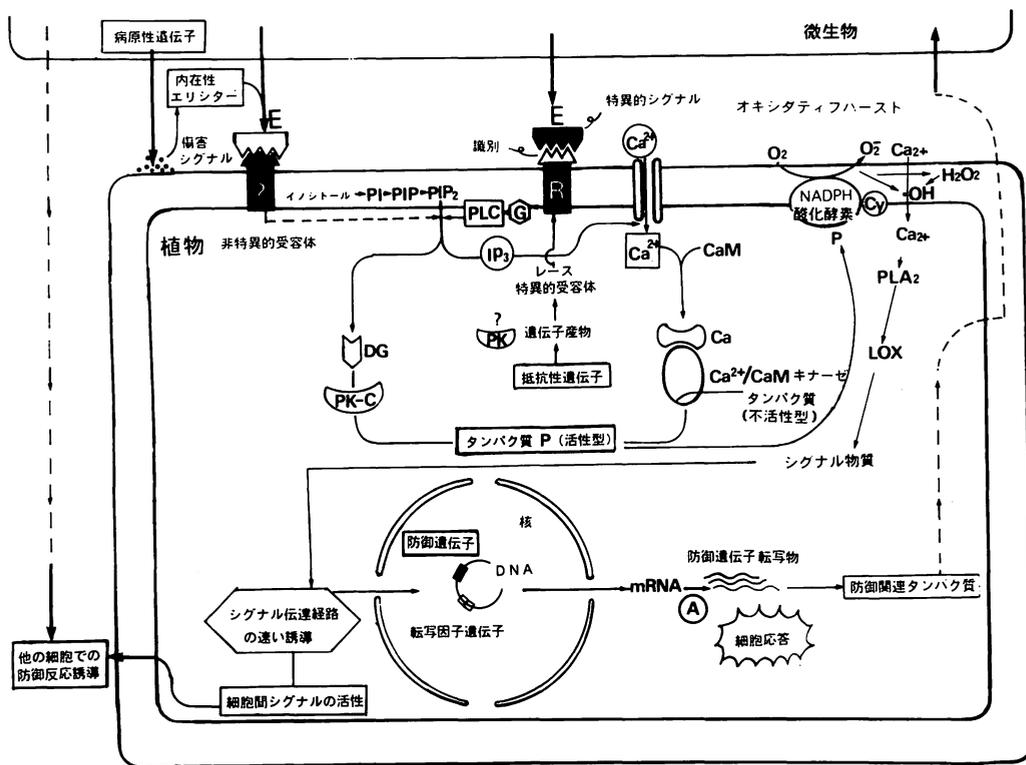


図-3 植物-病原菌の相互作用におけるシグナル伝達

#### (2) 植物側の信号分子

E: エリシター, R: レセプター, PIP<sub>2</sub>: ホスファチルイノシトール二リン酸, PLC: ホスホリパーゼ C, G: Gタンパク, CaM: カルモジュリン, IP<sub>3</sub>: イノシトール三リン酸, DG: ジアシルグリセロール, PK-C: プロテインキナーゼ C, Ca<sup>2+</sup>/CaMキナーゼ: カルシウムカルモジュリンキナーゼ, O<sub>2</sub><sup>-</sup>: スーパーオキシドアニオン, •OH: ヒドロキシラジカル, LOX: リポキシゲナーゼ, Cy: シトクロム b, PLA<sub>2</sub>: ホスホリパーゼ A<sub>2</sub>

RNA, 細胞間移行タンパク質が多く植物に導入され、様々なウイルスに対する抵抗性が付与されている (口絵写真①参照)。このようにウイルスゲノムの一部分を導入することにより、植物はウイルスに対して抵抗性を示すようになる。この現象は病原体由来抵抗性 (Pathogen-derived resistance: PDR) と呼ばれ、一般に特異性が高い。なぜウイルス遺伝子の一部分を導入することで PDR が生じるのか、大変興味深い。

遺伝子対遺伝子説から品種・レース相互反応を説明する分子機構として、非病原菌も含め多くの菌類からペプチド、糖ペプチド、多糖類、キトサン、キチンオリゴマー、脂質、グルカン、アラキドン酸など多種にわたる誘発物質 (エリシター) が分離されてきた (図-2, 3)。これらの物質を用いて生体防御反応が誘導される様子を解析した研究の数も増加しているが、エリシターの化学構造、特に植物側での認識についての知見は限られている。さらに、これらエリシターの作用は非特異的である場合が多いこともあり、分離した非病原性遺伝子がどのような機能を持つタンパク質をコードしているかも明らか

かではなく、エリシターと遺伝子との関係について不明な点が多い。このようなことから、病原菌側からの遺伝子を用いて抵抗性植物を作出するまでには至っていない。

## 6 抵抗性因子生産能作物の作出

感染によって、健全植物では検出されない感染特異性 (PR) タンパク質が誘導されてくる。これらの物質は植物の病害抵抗性に関与していると考えられるようになった。表-1にも示したように、外来遺伝子の導入によって作出された糸状菌病抵抗性植物の導入遺伝子はほとんどが PR-1~PR-5 である。PR-2 はグルカナーゼ活性を、PR-3 はキチナーゼ活性を持っている。糸状菌はキチンや $\beta$ -1, 3-グルカンが細胞壁の主要骨格であるために、キチナーゼ、グルカナーゼのような溶菌酵素を植物に導入することは、病原菌類の防除に有効であると考えた。

ところで、このような溶菌酵素は、病原菌側のエリシターによる防御遺伝子の誘導および、感染に対する抵抗性の発現によって生じてきたものである。図-3, 4 は防

表-1 外来遺伝子の導入によって作出された糸状菌病抵抗性植物

導入遺伝子	導入植物	対病原菌	研究者	年
マメキチナーゼ (塩基性 PR-3)	タバコ	<i>Rhizoctonia solani</i>	BROGLIE et al.	1991
イネキチナーゼ (酸性 PR-3)	タバコ	<i>Sphaerotheca humuli</i>	西澤ら	1992
タバコキチナーゼ (塩基性 PR-3)	タバコ	<i>Peronospora tabacina</i> <i>Phytophthora infestans</i>	VIERHEILIG et al.	1993
タバコ PR-1 a (酸性 PR-1)	タバコ	<i>Phytophthora parasitica</i>		
タバコオスモチン (塩基性 PR-5)	タバコ	<i>Phytophthora</i> sp.	LIU et al.	1994
イネキチナーゼ (塩基性 PR-3)	タバコ	<i>Cercospora nicotianae</i>	ZHU et al.	1994
アルファルファグルカナーゼ (酸性 PR-2)	タバコ	<i>Cercospora nicotianae</i>	ZHU et al.	1994
イネキチナーゼ (酸性 PR-3)	イチゴ	<i>Sphaerotheca humuli</i>	浅尾ら	1994
オオムギ PIP	タバコ	<i>Rhizoctonia solani</i>	JACH et al.	1994
オオムギキチナーゼ (塩基性キチナーゼ)	タバコ	<i>Rhizoctonia solani</i>	JACH et al.	1994
オオムギグルカナーゼ	タバコ	<i>Rhizoctonia solani</i>	JACH et al.	1994
細菌 RNase	ジャガイモ	<i>Phytophthora infestans</i>	STRITTMATTER et al.	1995
RNase 阻害タンパク質	ジャガイモ	<i>Phytophthora infestans</i>	STRITTMATTER et al.	1995
イネキチナーゼ (酸性 PR-3)	イネ (インディカ)	<i>Rhizoctonia solani</i>	LIN et al.	1995
トマトキチナーゼ (塩基性 PR-3)	アブラナ	<i>Coniothyrium concentricum</i> <i>Phoma lingam</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	GRISON et al.	1996

