

## 大学研究室紹介

リレ一随筆

## キャンパスだより(31)

## 愛媛大学 農学部植物病学研究室

やま おか なお と  
山 岡 直 人

所在地：愛媛県松山市樽味3-5-7

Laboratory of Plant Pathology, Faculty of Agriculture, Ehime University. By Naoto YAMAOKA

(キーワード：オオムギうどんこ病菌，絶対寄生菌，形態形成，感染戦略)



農学部棟

## はじめに

羽田空港を飛び立ち、眼下に雪を抱いた富士山の頂上や、太平洋に沿った美しい海岸線を見下ろしながら機上の時間を過ごすこと約一時間、飛行機は広島上空で左に90度旋回し、やがて瀬戸内に浮かぶ島々を縫うように高度を下げ、海面上から伸びた滑走路に静かに着陸する。

そこが我が松山の空からの玄関口、松山空港である。飛行機を降りると坊ちゃんとマドンナが出迎えてくれ、脇に目をやると水道の蛇口が場違いに備え付けられているのが目にとまる。ひねった蛇口から流れ出る黄金色の液体をコップに受けて口に含むと、何とも言えない甘みと程良い酸味が旅の疲れを癒してくれる。この黄金色の液体こそかの有名な「ボンジュース」なのだ。「松山では蛇口をひねるとボンジュースが出てくる」という噂は本当だった、そんな思いも束の間、乗ったリムジンバスは20分たらずで市の中心、松山駅に到着する。

愛媛大学農学部は、松山駅前から車で15分ほど、周りの住宅と田圃に上手く調和しながら市内の一面に、こぢんまりと静かに佇んでいる。そう、農学部は独立したキャンパスに建っており、愛媛大学は城北キャンパス、医学部のある重信キャンパスと三つのキャンパスにわかれて存在しているのである。農学部に通う学生達は「愛媛」という穏和なイメージそのままの環境の下で、のびのびと学問や研究にいそしんでいる。

愛媛大学農学部・植物病学研究室は2009年3月現在、松本 勲(教授：3月退職予定)、山岡直人(教授)を筆頭に大学院生、学部生(4回生・3回生)十数人が、「オオムギうどんこ病菌の形態形成ならびにその

形態形成と本菌の感染戦略との関わり」について、細胞学的な側面からのアプローチを試みている(図-1)。

## I オオムギうどんこ病菌

我々の研究の根幹を作り上げているものは、俗に言う“Science”である。“Science”とは、「なぜ？」という疑問に答えることに他ならない。自然科学の分野においては、数学をはじめとして、物理、化学、生物、地学など、いずれにおいても、「どういった mechanism でそれはそのようになっているのか」という「なぜ」を解明するために日々研究を行っていると言っても過言ではない。「なぜ空は青いのか?」「なぜ飛行機は飛ぶのか?」などにおける「なぜ」を解明することがその例としてあげられる。しかし我々の植物病学が属するところの生物学には、他の自然科学の分野には見られないもう一つの「なぜ」が存在していることを見落としがちである。それは「なぜキリンの首は長いのか?」「なぜヘビには足がないのか」などに代



図-1 研究室のメンバー

表されるように、「進化の過程でどのような力が働いた結果として、今現在の形態や行動様式を備えた生物として存在しているのか？」という意味での「なぜ」である。すなわち生物学の研究には「この現象や形態は、どういう仕組みでそうなっているのか？」と同時に「それは進化的にどういう意味があるのか？」という二つの「なぜ」が存在し、他の自然科学の分野における研究とは一線を画している。植物病学の分野においても、常にこの二つの「なぜ」を念頭に置いて研究して行くことができれば、生物学的にも意義のある研究となりうるであろう。そのような意味で、植物病学を志す研究者にとって、対象微生物の選択には慎重にならざるを得ないが、植物病原糸状菌の中でもうどんこ病菌は、数少ない絶対寄生菌のうちの一つであり、宿主範囲も厳格であるものが多く、二つの「なぜ」を考えていく上でこの上ない材料を提供してくれる糸状菌である。

絶対寄生菌とは平たく言えば、宿主植物が生存していなければ自らも死んでしまう菌類のことである。したがってうどんこ病菌は、植物にダメージをもたらす植物病原微生物でありながら宿主植物の種の存続に大きく依存しており、宿主植物との共進化を考える上で極めて興味深い糸状菌類である。さらにうどんこ病菌は絶対寄生菌でありながら、植物表面の損傷を伴う角皮侵入を行う。このような侵入形態をとりながらなおかつ生きた植物細胞から養分を摂取するという、極めて非効率な戦略をなぜとるようになったのかを考えると極めて興味深い。さらにうどんこ病菌の中でも、オオムギうどんこ病菌のようなムギ類に感染する菌類は、感染の初期に第一次発芽管 (Primary Germ Tube : PGT) (図-2) の出現が認められ、付着器発芽管だけしか認められない他のうどんこ病菌とは、形態上明らかに区別できる特徴を有している。

このように、糸状菌の中でも魅力ある研究材料を備えたオオムギうどんこ病菌を用いて、その形態形成過程と感染過程において、宿主であるオオムギをどのように利用し、自らのライフサイクルを全うするように進化してきたのかについて、その端緒だけでもこの場を借りて紹介できるとすれば幸いである。

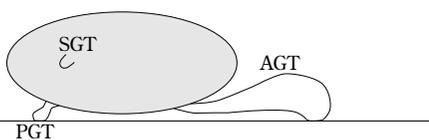


図-2 オオムギうどんこ病菌の形態

## II 分生子の宿主表面への接触と認識

オオムギうどんこ病菌の分生子においては PGT の出現が発芽の第一歩であるが、この PGT の出現位置と、分生子の接触部位との間に深い関係があると言われている。すなわち PGT は、分生子のあらゆる方向から at random に出現するのではなく、基質と分生子の接触面にほど近い部位から出現し、その結果として PGT のほとんどが宿主表面と接触する。オオムギうどんこ病菌の感染戦略として、分生子表面からは宿主の基質と接触後速やかにある種の酵素活性を持つ細胞外物質 (extracellular material : ECM) が分泌され、それが宿主表面の基質を分解し、分解産物を未発芽の分生子が取り込むことによって PGT の出現部位が決定されると推測されているように、宿主表面のクチクラなどのような化学物質を積極的に利用しているという可能性も考えられる。しかし ECM は酵素分解を受けないスライドガラス上などのような人工基質上においても分泌され、発芽管の出現部位はその ECM の分泌と深く関わっていることから、発芽管の出現部位は、分生子本体の基質表面の堅さの認識によって決定されているのであって、ECM の分泌はその認識後の非特異的な反応であろうとの見方もある。

物理的な感染戦略として考えられることは、宿主表面の疎水的な性質を利用した分生子自身の付着である。ここで十分に注意すべきことは、感染場における分生子の宿主表面への接触と付着は区別しなくてはならないということである。植物病原糸状菌の胞子が分散を遂げ、運良く自らの宿主植物に到達した場合でも、単に接触したままの状態が発芽し宿主に侵入するわけではない。発芽前の大きな事象は胞子自らが宿主表面に付着することであり、それが感染の第一歩となることがこれまでにいくつか報告されている。宿主表面への付着の意味は、宿主植物の揺れなどの間接的な力、雨滴や風それに他の微生物などの直接的な力による感染部位からの離脱を防ぐための錨の役割を持つものであるとされている。しかしながら、付着の意味はもっと複雑で、菌の感染前の形態形成に、胞子自身の宿主表面への付着による認識が極めて重要であるという報告が多数なされている。

オオムギうどんこ病菌においても、接種後分生子は速やかに宿主表面に付着する。この付着の力は、風などによる分生子の付着部位からの離脱を防ぐには十分な強さであるといわれているが、オオムギ葉の上では比較的弱く、さらなる付着は PGT 出現の後で起こる。すなわち PGT が宿主に侵入することで、宿主表面にしっかりと付着するのである。PGT による宿主表面

への物理的な付着の意味については、侵入による宿主からの水分摂取以外明らかではないが、PGTも含めた分生子の付着が、付着器形成に重要であるということも明らかになっている。この報告においては、本菌を接種後水中において培養した場合に、形態形成の過程で分生子が宿主表面に付着していないと、その後の付着器の形が異常になることが示されており、付着に際してオオムギうどんこ病菌の分生子は宿主表面のクチクラなどの疎水的な性質を物理的に利用して、自らの形態形成を遂行していると考えられる。本菌の付着には、分生子本体ではなく、PGTのみが関与している可能性も否定できないが、ある割合でPGTが形成されない水中での形態形成においても、分生子の付着がその後の正常な付着器形成に大きな影響を及ぼすことから、PGTを伴わない分生子自身の付着についても考慮しなくてはならないだろう。

### III PGTの役割

オオムギうどんこ病菌をはじめ、ムギ類を宿主とするうどんこ病菌は、付着器に分化する発芽管 (appressorium germ tube: AGT) の他に、先に述べたようなPGTの形成が認められる。双子葉植物などを宿主とする他のうどんこ病菌においては、PGTの存在は認められていないので、本菌のライフサイクルにおけるPGTの役割とその意味を知ることは、ムギ類との共進化を考えていく上で、極めて興味深い。これまでの報告によると、PGTの役割としては前章で述べた付着の働き以外に、乾燥時における宿主からの水分摂取や、宿主表面の認識などが知られている。乾燥時において宿主に侵入し水分を摂取することで自らの生存率を高めていることは、次のような報告からも支持される。すなわちオオムギうどんこ病菌を水中で培養するとPGTの出現頻度が減少することや、相対湿度100%の条件下で培養した場合には、PGTの形成率は通常の実験室内での条件下と比較して下がるもの、その侵入率が著しく低くなることである。

PGTによる宿主表面の認識に関する現象については以下のように理解されている。分生子から初めに形成された発芽管が接触できないとその伸長はすぐに停止し、無意味なものになってしまう。そのような発芽管は付随的な発芽管 (subsidiary germ tubes: SGT) といわれている。SGTはその形が丸みを帯びた先細状態でしかも宿主表面などのような基質に接触していないことから、明らかにPGTとは区別される。もし、最初の発芽管がSGT状態になると、2番目の発芽管が生じ、適当な基質に接触することでPGTの役割を持つ発芽管となり、その結果としてAGT出現が誘導

される。しかし第2の発芽管もPGTに分化できなかった場合にはまたSGTとなり、それが繰り返されることで多数のSGTを生じることになる。PGTが形成されるとその後にAGTの出現が誘導されるわけであるが、AGTが付着器になることができるかどうかはその下の基質の性質に依存しており、寒天表面などのような基質であればAGTは付着器に分化せず機能を持たない菌糸状の形態となる。

最近、我々の研究で明らかになったことは、PGTの伸長がストップしないとAGTの出現が起こらないということである。通常、PGTは発芽後、疎水的な表面上に付着した後にその伸長を速やかに止める。ところが、宿主表面上のクチクラを予め除去し、親水的な表面状態にしておくと、PGTは伸長が停止せず、そのまま一定の時間まで延び続ける。細胞境界面などのような大きな凹凸が存在すると、物理的に伸長が妨げられ、そこで初めてPGT伸長が停止するのであるが、その停止が完了するまでにAGTは決して出現しない。

さらに興味深いことは、PGTが存在している細胞においては、感染率の上昇が認められるという点である。すなわち、PGTが存在することでその直下の細胞が何らかの影響を受け、ある種の感受性誘導が起こるのである。PGTはこれまで細胞に侵入を試みて、パピラ形成を誘導することも報告されており、感受性誘導にはPGTの侵入行動が深く関わっているらしいということまで明らかになりつつある。

以上述べたようにPGTはその後のAGTの出現の引き金となること、直下の細胞の抵抗性を抑制することなど重要な役割を担っているが、どのようなメカニズムでそのような現象を引き起こしているのかについては明らかではない。しかしながら、PGTを通じて、宿主からの水分摂取の他に何らかの化学的成分が分生子に取り込まれている可能性や、PGT先端における酵素活性の存在なども示唆されており、さらなるPGTの役割解明が期待される。

### IV 本菌の付着器形成、ならびに生存と感染における宿主表面のクチクラの利用

前章までに述べたように、本菌の付着器形成に関して、PGTをprobeとした宿主表面の認識、その後のAGTの出現という可能性が報告されているが、この付着器形成に関して興味深い報告がある。それによると、種々の植物、例えば本菌の宿主であるオオムギや、非宿主であるタバコ、トマト、キャベツなどの表皮系を用いて本菌の形態形成率を比較すると、AGT出現ならびに付着器形成率は、オオムギ表皮上で最も

高く、他の非宿主の植物表皮上においては有意に低くなる。さらに、オオムギ葉の表面に存在するクチクラの構成成分と、それぞれの付着器誘導能を調べてみると、アルデヒドの中に付着器誘導活性が存在し、そのアルデヒドは主に炭素数 26 で構成されていた。しかし、他の植物のクチクラには、アルデヒド量がオオムギに比べて極端に少ないか、またキャベツの場合のように、単位重量あたりのアルデヒドがオオムギよりも多く存在するもの、その組成は炭素数が 28 と 30 のものが大半であり、質的にオオムギのそれとは異なることも明らかにされた。この化学的組成の違いを PGT が認識してその後の AGT 出現に反映させているのかについては明らかではないが、このようにオオムギうどんこ病菌は、宿主であるオオムギの表皮に存在する化学的成分を利用して、感染成立に必要な自らの形態形成を成し遂げているものと思われる。

上述した形態形成のみでなく、本菌の生存と侵入行動に、オオムギ表面上のクチクラが深く関与しているとする報告もある。その報告によると、オオムギうどんこ病菌を子葉鞘に接種する前に、綿棒などで子葉鞘表面を軽くこすり、クチクラの一部を物理的に除去したり、エーテルなどで化学的に除去したりすると、分生子本体や付着器の先端が高率で **burst** するという現象が認められるが、クチクラは、植物内部からの水分の蒸発を防ぐ働きがあるため、それを取り除くことにより植物内部からの水分の透過量が増加し、子葉鞘表面の湿度が高くなり、付着器を **burst** に導くのではないかと推論された。実際にクチクラ除去後の子葉鞘表面の水分量を測定してみると、除去前と比較して多いことが判明し、また本菌は自然界において空気中で形態形成を行うことから、過度の水分は本菌にとっては有害で、付着器の周りの湿度が高いときに付着器の先端の **burst** が頻繁に認められるのではないかと結論づけられた。ところがこの報告では、エーテルなどで子葉鞘表面を何回も洗浄し、クチクラを徹底的に除去する操作を行うと、子葉鞘表面の水分量は多いにも関わらず、形成された付着器は全く **burst** しなくなるという矛盾した現象も認められている。このような矛盾を解決するために、本菌の侵入行動の有無と、付着器内の膨圧の測定が行われ、クチクラを徹底的に除去した場合には、本菌は侵入行動をとらず、それに伴う付着器内の膨圧も上がらないという事実が明らかになった。

すなわち、侵入行動に伴って付着器内の膨圧が上昇した時にまわりに過剰な水分が存在すると本菌の付着器は高率に **burst** するのである。これらの総合的な判断により、本菌は宿主表面に存在するクチクラの疎水的性質を利用して自らの生存を計り、またクチクラを構成するある化学的性質を利用して、宿主への侵入行動を引き起こすように進化してきたのではないかという可能性が示唆されている。

## おわりに

これまで述べたように、オオムギうどんこ病菌は、宿主であるオオムギの物理的、化学的性質を利用して、それに上手く適合し、自らの種を維持するようにオオムギと共に進化してきたものと思われる。現在までの多くの研究者の精力的な研究により、興味深い多くのことが明らかとなつてはきたものの、それぞれの現象を比較してみると、まだまだ整合性の取れていないものもいくつか認められる。具体的な例はここでは避けるが、研究を行えば行うほど、それぞれの研究レベルに相当する疑問が生じてくるのは当然のことである。というのは、生物はそれぞれの「種」レベルにおいて完璧であり、“consistency (一貫性)”を保っており、我々の研究はこの“consistency”を人為的に崩したときに発せられる生物の「声」を聞いて、その生物を理解しようとしているわけであるが、それぞれの実験手法に応じて、発せられる声色も一つとは限らないからである。それほど生物は一個体レベルにおいても多様性に富んでおり、謎に満ちている。さらに自然界の生物というのは同じ種であってもその行動は時間的にも多様性に富んでいる。例えば野生植物の種子の発芽などで、一斉に発芽せず何年もかけてぼつぼつと発芽する植物などが存在しているのもその例である。このように、生物の発する声を聞き分けることは難しく、集めるデータにもばらつきがある場合が少なくないため、生物を対象として研究する場合には慎重にならざるを得ないが、同時にその研究対象としての難しさが生物の生物たるしたたかさであり、今日まで生き残ってきた所以であると言っても過言ではないだろう。

## 参考文献

- 1) 山岡直人 (2004): 植物病の探求, 植物病の探求出版会, 三重, p.88 ~ 91.