

ウドンコカビの進化を考える

三重大学大学院 生物資源学研究所 ^{たか}高 ^{まつ}松 ^{すすむ}進

はじめに

ウドンコカビは世界で約1万種の植物にうどんこ病と呼ばれる病害を引き起こす植物寄生菌である。2012年に刊行されたモノグラフ (BRAUN and COOK, 2012) では16の完全世代属と11の不完全世代属が記載され、種数は872種にのぼる。これらのウドンコカビは例外なくすべて植物の絶対寄生菌であり、絶対寄生菌以外のウドンコカビはいない。分子系統樹を作ってみると明瞭な単系統群を形成し、この系統群内にウドンコカビ以外の菌類が入ることはない。すなわち、ウドンコカビはその祖先において絶対寄生性という寄生様式を獲得し、その後現在までその寄生様式を維持してきた生物集団であるということが出来る (TAKAMATSU, 2013 a; 2013 b)。

ウドンコカビの起源について考えるためにはウドンコカビに最も近い菌が何かを知ることが重要である。SUGIYAMA et al. (1999) はミキソトリカム科 (Myxotrichaceae) に所属する菌類がウドンコカビに近縁であることを報告し、その後 MORI et al. (2000) はより多くのウドンコカビのDNA塩基配列を用いて彼らの報告を追認した。ミキソトリカム科はセルロース分解菌であり、通常は土壤中に生息し、落葉を分解して生活している。これらの落葉分解菌の一部が未利用資源を優先的に獲得できるように寄生菌として進化したのかもしれない。一方、WANG et al. (2006) の解析ではミキソトリカム科だけでなく、*Chlorociboria* 属菌 (ビョウタケ科 Helotiaceae) や *Cyttaria* 属菌 (キッターリア科 Cyttariaceae) もウドンコカビと姉妹群を形成した。*Cyttaria* 属菌は南半球でナンキョクブナに寄生する絶対寄生菌で、もし本当にウドンコカビと直近の祖先を共有するとしたら面白いだろう。また、ウドンコカビの直接的な祖先は葉面菌類ではないかとの考えもあり (R. T. A. COOK, 私信), ウドンコカビの起源についてはまだ混沌とした状態にある。

ウドンコカビの系統や進化についてこれまでにいくつかの総説を書いてきた (TAKAMATSU, 2004; 2013 a; 2013 b)。最近、次世代型シーケンサーを用いたゲノム解析がウドンコカビなどの絶対寄生菌でも可能になってお

り、本菌の進化についてこれまでとは異なる角度からの考察が可能になりつつある。本稿ではこれらの最近の知見を盛り込みながらウドンコカビの進化について考えてみたい。

I ゲノム解析によって何がわかってきたのか

2010年にオオムギに寄生するウドンコカビ *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* (*B. g. hordei*) の全ゲノム解析に関する論文 (SPANU et al., 2010) が発表されて以来、ウドンコカビのゲノム構造について興味深いいくつかの知見が明らかにされつつある。まず最初に目につくのは大きなゲノムサイズである (図-1)。*B. g. hordei* のゲノムサイズは約120 Mb、さらにそれ以外のウドンコカビである *Golovinomyces orontii* (宿主: シロイヌナズナ) と *Erysiphe pisi* (宿主: エンドウ) のゲノムサイズはそれぞれ160 Mbと151 Mbであった。他の子のう菌の平均ゲノムサイズは36.7 Mbなので、ウドンコカビは他の子のう菌の4倍以上大きいゲノムを持っていることになる。さらに面白いことに、全ゲノム配列の半分以上にあたる64%が転移因子 (トランスポゾン) 様配列で占められていた。このような大きいゲノムサイズおよびゲノムの大部分を占める転移因子様配列は、ウドンコカビほど顕著ではないが、同じ絶対寄生菌であるサビキンでも同様に認められた (DUPLESSIS et al., 2011)。ウドンコカビは子のう菌に、サビキンは担子菌に属し、両者の分岐は4億年前以前に遡ると考えられている。したがって、このようなゲノムサイズの拡大が両菌の共通祖先で起こり、それがそのまま両菌にのみ伝わったとは考えにくい。ゲノムサイズの拡大と転移因子様配列の増殖が絶対寄生性という寄生様式の獲得に伴ってこれらの絶対寄生菌で別々に起こったと考えるほうが妥当であろう。

病原性因子である、分泌シグナルを有するエフェクタータンパク候補遺伝子は *B. g. hordei* およびコムギウドンコカビ *B. graminis* f. sp. *tritici* (*B. g. tritici*) の両方でそれぞれ437個見つかると、さらに分泌シグナルを持たないものを合わせると *B. g. tritici* で600個以上のたくさんのエフェクター候補遺伝子が見つかった (WICKER et al., 2013)。また、これらのエフェクター候補遺伝子の多くが吸器で発現することが明らかになった。*B. g. hordei* や *B. g. tritici* を含む大多数のウドンコカビは表皮寄生

Evolution of the Powdery Mildew Fungi. By Susumu TAKAMATSU

(キーワード: ゲノム, 系統, 絶対寄生菌, *Blumeria*, *Golovinomyces*)

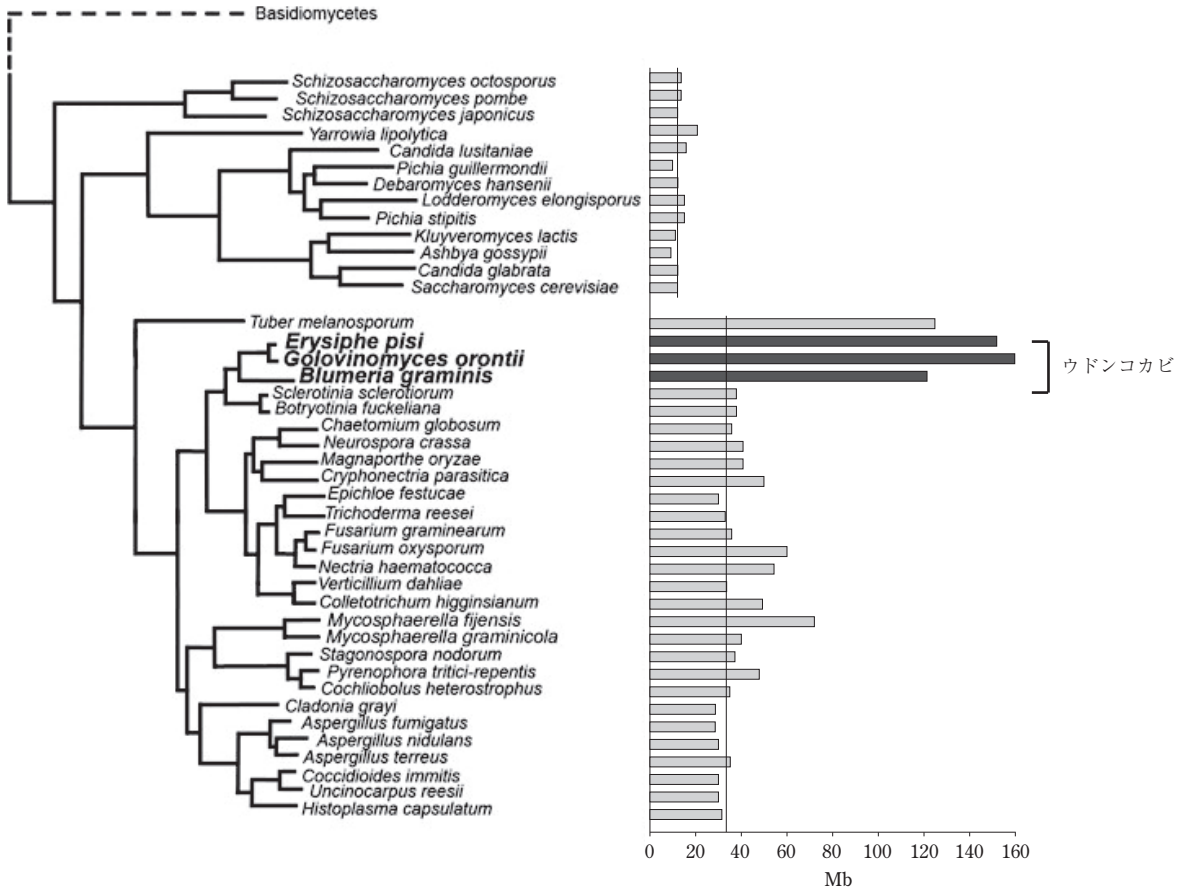


図-1 主要な子の菌類のゲノムサイズ
SPANU et al. (2010) より許可を得て転載。

性であり、菌糸、分生子柄、閉子のう殻など器官のほぼすべては植物の表皮外に形成され、植物細胞と直接接することはない。吸器はウドンコカビが唯一植物細胞内に挿入し、植物細胞から栄養分を吸収する役割をしていると考えられる。したがって吸器はウドンコカビの器官のなかで唯一植物細胞と直接接しており、植物細胞との間に何らかの相互作用を持っているのではないかと古くから推察されてきた。ゲノム解析の結果はこの推察を支持するもので、これらのエフェクタータンパクの発現様式や機能がより明らかになれば、ウドンコカビと宿主植物との間の相互作用が明らかになると期待される。エフェクター候補遺伝子は他の遺伝子よりも非同義置換の割合が有意に高かった (HACQUARD et al., 2013; WICKER et al., 2013)。このことはエフェクター候補遺伝子が正の制御を受けて進化していることを示唆している。エフェクター遺伝子は植物病原菌の病原性因子であるとともに、宿主に認識されると非病原性遺伝子となって宿主の

抵抗性反応発現を誘導し、その結果その病原菌は宿主に感染することができなくなる。エフェクター候補遺伝子の進化が正の制御を受けていることは、ウドンコカビと宿主との間に強い軍拡競争が起きていることを意味している。もう一つ興味深いのは、エフェクター候補遺伝子がしばしば転移因子の中あるいは近傍に位置していることである (PEDERSEN et al., 2012)。このことはエフェクター候補遺伝子が宿主の変異に適応して点変異するだけではなく、転移因子とともにゲノム内を動き回ることにより大規模な組換えが起り、新たな宿主獲得などを含む環境適応に寄与している可能性を示唆する。

ゲノムサイズが大きいかかわらず *B. g. hordei* と *B. g. tritici* で検出された遺伝子数はそれぞれ 5,854 個と 6,540 個で、菌類の中では最小レベルであった。特に、植物細胞壁の分解酵素を含む糖質加水分解酵素群、二次代謝に関係する酵素、トランスポーター遺伝子の大規模な欠落が見られた。同様の遺伝子の欠落はサビキンでも

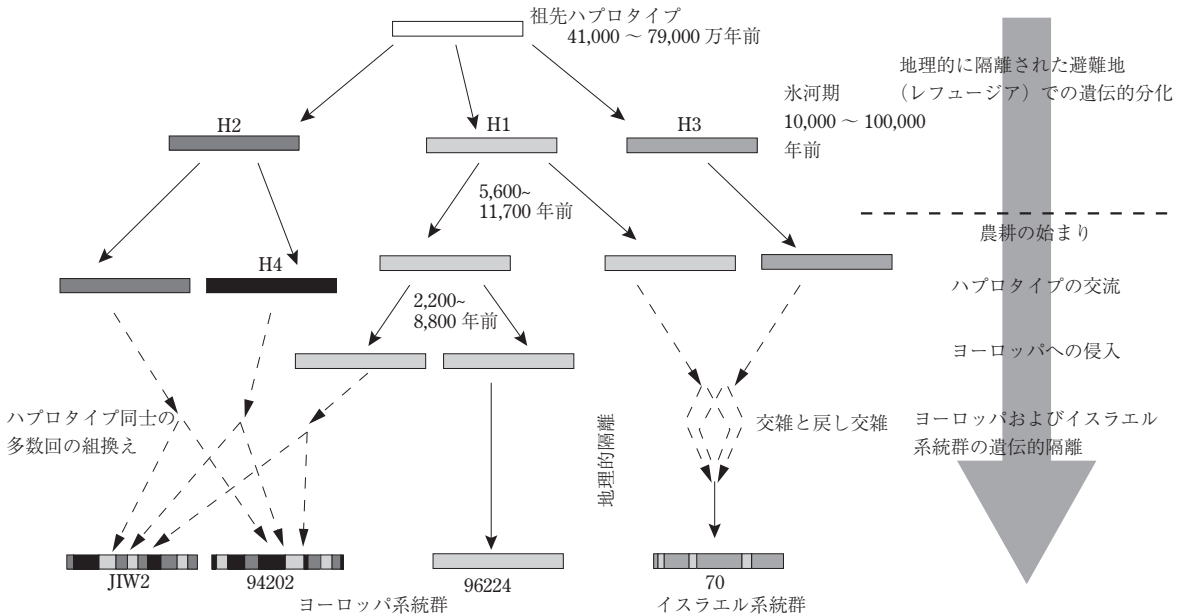


図-2 コムギのウドンコカビ *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* のハプロタイプの分化と組換えモデル
WICKER et al. (2013) より許可を得て転載。

認められており、栄養摂取を植物に全面的に依存する絶対寄生菌に共通して見られる現象のようである。このことはウドンコカビやサビキンが植物に依存することにより、不必要な遺伝子群を欠落させてきたことを示すのであろう。

B. g. hordei と *B. g. tritici* の各菌株間の一塩基多型 (SNPs) を見ると、SNPs が密に分布している領域と疎らにしか分布していない領域とがモザイク状に存在していることが明らかになった (HACQUARD et al., 2013; WICKER et al., 2013)。このような SNPs のモザイク状分布が成立した要因として次のような仮説が立てられている (図-2)。4 ~ 8 万年前に存在した *B. g. tritici* の祖先的ハプロタイプが氷河期にいくつかのレフュージア (避難地) に分割され、遺伝的に隔離されたために地域ごとに異なるハプロタイプが生じた。コムギやオオムギの栽培化 (約 1 万年前) に伴い、地域菌株の地理的な移動が起こり、遺伝的な交雑と相同組換えが起こった結果 SNPs のモザイク状分布が成立した。

ウドンコカビを含む植物の絶対寄生菌は人工培養ができないため、これまでゲノム解析には不向きな生物群と考えられてきた。しかし、次世代型シーケンサーなどの開発によってこれらの生物でもゲノム解析が比較的容易にできるようになっており、その結果絶対寄生菌はなぜ絶対寄生菌になったのかというこれまで答えようのな

かった命題にも新たな光が当てられようとしている。しばらくはウドンコカビのゲノム解析研究から目が離せなくなりそうだ。

II ウドンコカビの進化年代を考える

生物進化を絶対年代で語ることは、進化を考えるうえでは絶対条件と言える。通常、生物進化の絶対年代は化石試料に基づいて推察されてきた。骨格など化石として残りやすい動物については化石記録が多いが、植物では比較的少なく、まして菌類では化石試料は極めて少ない。ウドンコカビに至っては信頼できる化石試料は皆無と言っていい状況にある。このような状況の中でどのようにしてウドンコカビの進化年代を考えていけばよいのだろうか。筆者らが考えたのは分子時計の利用である。ウドンコカビの分子時計を作ることができれば化石試料がなくても進化を絶対年代で語るができる。しかし、分子時計を作るためにはその基準点としての年代が少なくとも一つは必要である。この基準点をどうやって得ることができるのだろうか。

これに光明を与えたのは *Golovinomyces* 属菌とキク科植物との関係だった。*Golovinomyces* 属菌はその初期進化段階でキク科植物との関係が深く、共種分化した可能性もある (MATSUDA and TAKAMATSU, 2003)。キク科は南米原産で、後に北半球に分布を拡大した植物科である。も

し *Golovinomyces* 属菌とキク科植物との関係がその起源地から始まっていたとすると *Golovinomyces* 属菌の起源地も南米に求めることが可能だろう。そのような期待を抱いて南米のキク科植物に発生する *Golovinomyces* 属菌の解析を行った結果、*Golovinomyces* 属菌南米起源説は見事に否定された (TAKAMATSU, 2006)。すなわちキク科が北半球に分布を上げたあとに、もともと北半球に分布していた *Golovinomyces* 属菌の祖先がキク科植物に感染したと考えられた。しかも、北半球で最初に分化したアザミ連に寄生する *Golovinomyces* 属菌が菌の系統樹上でも一番最初に分岐するのである。すなわち、キク科への *Golovinomyces* 属菌の感染時期を、キク科植物の北半球への分布拡大からアザミ連分化までの時期に限定することができる。これによって進化年代の基準点を作ることができ、ウドンコカビの分子時計を作ることができた (TAKAMATSU and MATSUDA, 2004)。この分子時計を用いて計算した結果、ウドンコカビの誕生は白亜紀後期 (10~7千万年前) にまで遡ることができ、古第三紀始め (6~4千万年前) には最初の大規模な放散が起こって現在の五つの大きなグループ (分類群としては連として位置づけられている) が成立したと考えられた (TAKAMATSU, 2004; TAKAMATSU and MATSUDA, 2004)。

B. g. hordei と *B. g. tritici* の分岐時期は 28S rDNA 領域と ITS 領域での計算結果がやや異なり、28S rDNA 領域では約 1 千万年前 (TAKAMATSU and MATSUDA, 2004)、ITS 領域では 460 万年前 (INUMA et al., 2007) という結果になった。一方、最近のゲノム情報によって異なる領域を使った年代推定が可能になってきた。OBERHAENSLI et al. (2011) は中立的に進化すると考えられる非コード領域の分子時計を用いて *B. g. hordei* と *B. g. tritici* の分岐時期を約 1 千万年前と推定した。彼らはこの分子進化速度として植物の非コード領域の分子時計をそのまま用いた。1 世代の長さが全く異なる植物と菌類の DNA が本当に同じ速度で進化するのかなり疑問があるが、彼らの計算結果は 28S rDNA を使った結果 (TAKAMATSU and MATSUDA, 2004) とよく一致した。また、WICKER et al. (2013) は同義置換数を用いて *B. g. hordei* と *B. g. tritici* の分岐時期を 630 万年前と推定した。彼らがどのような分子時計を使ったのか明記していないので、この計算の信頼性は明らかでない。しかし、いずれの計算でも *B. g. hordei* と *B. g. tritici* の分岐時期は 1,000~500 万年前の範囲にほぼ収まった。オオムギとコムギの分岐年代は約 1,200 万年前と考えられているので、この結果はウドンコカビの分岐が宿主植物の分岐よりも遅く始まったことを示唆している。

コムギ、ライムギ、カモジグサは植物としては別属であり、これらの植物に寄生するウドンコカビはそれぞれ *B. g. tritici*, *B. g. secalis*, *B. g. secalis* として別の分化型に分類される。しかし、これらの分化型は互いに交雑することが可能であり、稔性のある後代を残すことができる (HIURA, 1978)。これらの分化型の ITS, 28S rDNA, chitin synthase 遺伝子および β -tubulin 遺伝子の塩基配列は全く同じで、これら三つの分化型を区別することができなかった (INUMA et al., 2007)。このことは、植物が遺伝的に分化してしまってもしばらくの間ウドンコカビは相互の植物に感染可能で、時間がたつに従って徐々にウドンコカビに遺伝的な隔離が生じることを示唆している。すなわち、ウドンコカビの分岐は常に宿主植物の分岐のあと、ある程度のタイムラグがあって起こることを示しているのかもしれない。

III ウドンコカビと宿主との関係

ウドンコカビは絶対寄生菌なので宿主植物との関係が厳密で、1 種類の菌は狭い範囲の少数の植物にのみ寄生すると言われてきた。これはある意味本当で、ある意味嘘であろう。1 例として *Golovinomyces* 属の最近の系統解析結果 (TAKAMATSU et al., 2013) を挙げたい。この研究では 183 個の *Golovinomyces* 属のシークエンスを使って系統解析を行った。その結果、この 183 個のシークエンスは 11 の明瞭な単系統群に分かれた (図-3)。基部側の 10 個の系統群はキク科の連や植物科ごとに分かれており、*Golovinomyces* 属と宿主との厳密な関係がうかがえる。特に最も基部側の五つの系統群はすべてキク科の連ごとに区分され、*Golovinomyces* 属の初期進化にキク科が深くかかわったことが示された。ところが、最も派生的な場所に位置する系統群 XI には 17 科 41 属 50 種という多種類の植物上のウドンコカビから得られた 85 のシークエンスが属した。しかも、この系統群の最も先端部には複数の植物科上のウドンコカビのシークエンスがほぼ 100% の相同性で並んでいた。これらの菌は *G. orontii* という種で、広い範囲の植物に寄生性を持つことが接種試験の結果からわかっている。この結果は、ウドンコカビは時間がたつにつれてそれぞれの植物に適応し、遺伝的にも分化していくという従来から考えられている進化パターンを忠実にたどっていることを示している。しかし一方、系統樹の先端部に位置するウドンコカビは複数の植物科に同時に寄生することができる多犯性を示す。

これは *Golovinomyces* 属菌だけではなく、ウドンコカビ一般に見られる現象である。例えば、カバノキ科シデ属のクマシデ、アカシデ、イヌシデに寄生する *Erysiphe*

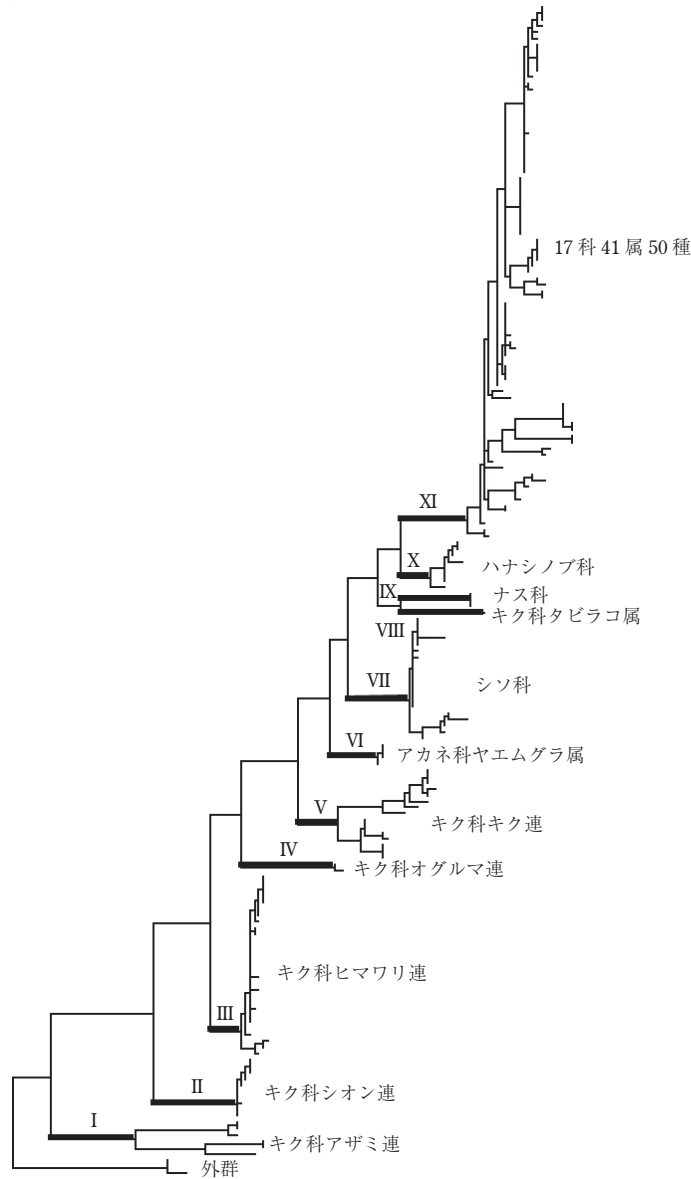


図-3 *Golovinomyces* 属の系統樹

28S rDNA と ITS 領域の *Golovinomyces* 属の塩基配列 183 個を用いて最大節約法で作成した。各枝上のローマ数字は系統群名、各系統群の右側ラベルは宿主植物の種類を示す。

TAKAMATSU et al. (2013) をもとに作図。

属ウドンコカビは従来 *E. carpnicola* 1種とされてきたが、系統解析の結果それぞれ遺伝的に異なることが明らかになり、現在では宿主の種ごとに別種とされている (BRAUN et al., 2006)。また、*Phyllactinia* 属菌は、各種宿主植物科に発生し形態的に区別できない菌があり、この菌は *P. guttata* 1種とされてきた。しかし DNA 解析の結

果、宿主植物科が異なると遺伝的にも異なることが明らかになり (TAKAMATSU et al., 2008)、現在では宿主植物科ごとに別種とされている (BRAUN and COOK, 2012)。以上の例を見ると、確かにウドンコカビの大部分は宿主特異性が厳密であるように思われる。一方で、ウリ類に発生する *Podosphaera xanthii* (我孫子, 1978) やピーマンに

発生する *Leveillula taurica* (PALTI, 1988) は実際に複数の植物科にまたがって寄生できる多犯性の菌であることが知られている。

このように同じウドンコカビであっても、狭い範囲の特定の宿主に適応して生活している菌と、広い宿主範囲を持ち現在でも盛んに宿主を拡大しつつある菌がいるようなものである。このような違いをもたらすメカニズムはどのようなものなのだろうか。ゲノム解析がさらに多くのウドンコカビで行われるようになればその謎もいずれは解明されるかもしれない。

引用文献

1) 我孫子和雄 (1978) : 日植病報 44 : 612 ~ 618.
 2) BRAUN, U. et al. (2006) : Mycol. Progr. 5 : 139 ~ 153.
 3) ——— and R. T. A. Cook (2012) : Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews), CBS-KNAW, Utrecht, Netherlands. 707 pp.
 4) DUPLESSIS, S. et al. (2011) : Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108 : 9166

~ 9171.
 5) HACQUARD, S. et al. (2013) : ibid. 110 : E2219 ~ E2228.
 6) HIURA, U. (1978) : The Powdery Mildews, D. M. Spencer (ed.), Academic Press, London, UK. p. 101 ~ 128.
 7) INUMA, T. et al. (2007) : Mol. Phylogenet. Evol. 44 : 741 ~ 751.
 8) MATSUDA, S. and S. TAKAMATSU (2003) : ibid. 27 : 314 ~ 327.
 9) MORI, Y. et al. (2000) : Mycoscience 41 : 437 ~ 447.
 10) OBERHAENSLI, S. et al. (2011) : Fungal Genet. Biol. 48 : 327 ~ 334.
 11) PALTI, J. (1988) : Bot. Rev. 54 : 424 ~ 535.
 12) PEDERSEN, C. et al. (2012) : BMC Genomics 13 : 694.
 13) SPANU, P. D. et al. (2010) : Science 330 : 1543 ~ 1546.
 14) SUGIYAMA, M. et al. (1999) : Mycoscience 40 : 251 ~ 258.
 15) TAKAMATSU, S. (2004) : ibid. 45 : 147 ~ 157.
 16) ——— (2013 a) : ibid. 54 : 75 ~ 86.
 17) ——— (2013 b) : J. Gen. Plant Pathol. 79 : 218 ~ 226.
 18) ——— and S. MATSUDA (2004) : Mycoscience 45 : 340 ~ 344.
 19) ——— et al. (2006) : Mycol. Res. 110 : 1093 ~ 1101.
 20) ——— et al. (2008) : ibid. 112 : 299 ~ 315.
 21) ——— et al. (2013) : Mycologia 105 : 1135 ~ 1152.
 22) WANG, Z. et al. (2006) : Mol. Phylogenet. Evol. 27 : 314 ~ 327.
 23) WICKER, T. et al. (2013) : Nat. Genet. 45 : 1092 ~ 1096.

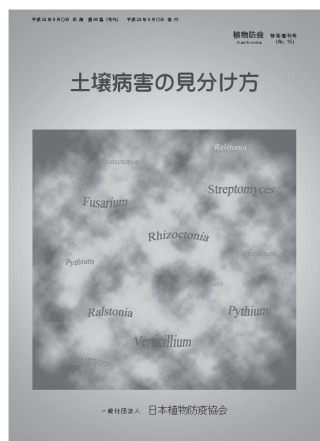
植物防疫 特別増刊号 No.15

土壌病害の見分け方

発売中!

B5判 129ページ 口絵カラー 9ページ
 定価 本体 2,400円+税
 送料 実費

◆麦類、いも類、豆類、野菜類、果樹類、花き類、花木類に発生する土壌病害の見分け方を分かり易く解説。



【掲載内容】

§ 1 小麦	相馬 潤	(北海道中央農試)
§ 2 ジャガイモ	田中 文夫	(北海道中央農試)
§ 3 さつまいも	渡邊 健	(茨城県防除所)
§ 4 だいず	仲川 晃生	(独)農研機構
§ 5 メロン	小河原 孝司	(茨城県園研)
§ 6 ビーマン	森田 泰彰	(高知県農技セ)
§ 7 トマト	新村 昭憲	(北海道中央農試)
§ 8 キャベツ	漆原 寿彦	(群馬県農政部)
§ 9 はくさい	小木曾 秀紀	(長野県野菜試)
§ 10 レタス(夏秋作)	藤永 真史	(長野県野菜試)
§ 11 レタス(越冬作)	相野 公孝	(兵庫県農技セ)
§ 12 しょうが	矢野 和孝	(高知県農技セ)
§ 13 てん菜	清水 基滋	(北海道中央農試)
§ 14 果樹類	中村 仁	(独)果樹研
§ 15 きく	築尾 嘉章	(独)花き研
§ 16 ばら	渡辺 秀樹	(岐阜県農技セ)

お問合せ

〒114-0015 東京都北区中里 2-28-10

一般社団法人日本植物防疫協会 支援事業部 出版担当

TEL 03-5980-2183, FAX 03-5980-6753