今日の話題

植物病原性カビの新たな侵入戦略 メラニン化した付着器をつくらずに植物を攻撃する

植物病害による世界の農業生産被害は全収量の約15%と言われており、その病害の多くは糸状菌（カビ）が犯人である。したがって、植物病原性カビの攻撃から作物を保護することは、農業上非常に重要であることは明白である。

カビが植物に感染するためには、植物表層に降り立ったカビの胞子が発芽した後、なんらかの方法で植物組織内へと侵入していく必要がある。では、病原性カビはどのようにして植物内に侵入していくのであろう？ ある種のカビは胞子を発芽させ、その発芽管を伸ばしながら植物表層にある気孔を探り当て、そこから潜り込んでいくことが知られている。きわめて洗練された技である。しかし、多くの植物病原性カビはもう少し手荒い手段をとる。胞子は発芽した後、付着器と呼ばれるドーム状の特殊細胞を形成し、この付着器を用いて植物細胞壁を突き破り、侵入菌糸を形成していく。

炭疽病菌（*Colletotrichum* 属菌）は様々な作物に病害をひき起こす植物病原性カビであるが、このカビが形成する付着器はメラニンと呼ばれる色素によって着色する（図1）。イネいもち病菌は稲作に甚大な被害をもたらすが、この病原性カビもやはりメラニン化した付着器を形成する。この付着器のメラニン化は炭疽病菌、いもち病菌の両方においてその宿主植物への侵入に必須であり、これを裏付けるように、メラニン合成を阻害する化合物は有効性の高い農薬として現在まで広く利用されている⁽¹⁾。

しかし最近、筆者らは、メラニン化した付着器に依存

しない、新たな侵入様式を炭疽病菌がもっていることを発見した⁽²⁾。この新たな侵入様式では、カビは発芽後、メラニン化した付着器を形成することなく植物組織内に侵入菌糸を形成する（図1）。そのため、炭疽病菌に本来有効であるはずのメラニン合成阻害型の農薬はこの攻撃をブロックすることはできない。この発見は、「炭疽病菌の侵入はメラニン化した付着器に依存する」という、これまでの常識を覆すものであった。この新たに発見した侵入様式を、発芽管あるいは菌糸状構造の先端から侵入菌糸が形成される様子から、筆者らはHTE様式（Hyphal Tip-based Entry）と名付けた。

HTE様式は、クワに感染する炭疽病菌をモデル植物であるシロイヌナズナに接種し、その侵入行動を観察することによって発見された。クワ炭疽病菌にとっては、アブラナ科のシロイヌナズナは宿主ではなく、感染することはない。しかし、インドール系抗菌物質の生合成に必要な *PEN2* 遺伝子が欠損したシロイヌナズナ変異体ではクワ炭疽病菌は若干ではあるが侵入することが見いだされた。そして、本菌をグルコースとともに *pen2* 変異体に接種した結果、菌は非常に高い頻度で侵入することが偶然見いだされた。このとき、グルコースは付着器形成を阻害しており、驚くべきことにカビはメラニン化した付着器を形成することなく侵入菌糸を形成していた。これがHTE発見の瞬間であった。

興味深いことに、さらなる研究の結果、HTE様式は植物体表面の傷口周縁部において強く誘導されることが判明した（図1）。これらの結果を総合すると、炭疽病菌は

図1 ■ 植物病原性カビである炭疽病菌における従来の侵入様式および新たに発見された侵入様式 (HTE)

炭疽病菌の孢子は、発芽後、メラニン化した付着器を形成し、そこから植物内へと侵入菌糸を形成する。一方で、植物の傷口の周縁部においては、その傷をなんらかの方法で感知し、そしてメラニン化した付着器を形成することなく侵入菌糸を形成する。

植物が傷ついているかどうかを傷口からの漏出液を感知することで認識し、HTE 様式へと切り替えを行なっていることが推察された。傷口周辺での HTE 様式への切り替えは、クワ炭疽病菌だけではなく、ウリ類炭疽病菌という別の炭疽病菌においても観察された。このウリ類炭疽病菌において、付着器形成を正に制御する MAP キナーゼ遺伝子 *MAF1* を筆者らは以前に同定している⁽³⁾。HTE 様式と *MAF1* の関連を検討するために、シロイヌナズナ上での *maf1* 破壊株の感染行動を観察した結果、破壊株は傷がない場合でも HTE 様式を示すことが判明した。このことより、炭疽病菌は（少なくともウリ類炭疽病菌においては）植物の傷を感知した場合、*MAF1* の機能を抑制し、HTE 様式へ移行している可能性が考えられた⁽²⁾。

一方で、ウリ類炭疽病菌においては、クワ炭疽病菌とは異なり、グルコース添加だけでは HTE は誘導されない。このことは、ウリ類炭疽病菌は植物の傷によって生じた漏出糖分以外のなんらかのシグナルを認識し、HTE への切り替えを行なっていることを示唆している。この漏出糖分以外のシグナルが一体何であるかを明らかにすることは、今後の課題である。

また興味深いことに、イネいもち病菌が宿主植物の根に対する侵入において、メラニン化した付着器に依存しない侵入様式をとることが報告されている⁽⁴⁾。この根における侵入様式は、その誘導条件、形態など、HTE 様式と一致しない点が多く、実は植物病原性カビはこれまで考えられてきたよりも多様な侵入戦略を潜在的に有している可能性が浮かび上がってきている⁽⁵⁾。今のところそ

の多様性の意義は不明である。なぜ、通常の感染場面ではメラニン化した付着器を形成するのに、傷口周辺では HTE 様式をとるのか？ 両戦略はそれぞれその場面に対応した利点を有しているのか？ 今後、解明していくべき問題である。

HTE 様式に対しては、上述した通り、メラニン合成阻害剤は効果がない。さらに、シロイヌナズナの *PEN2* 経路が欠落した場合には、従来の侵入様式に比べ HTE 様式がより強い侵入力を示すことが明らかになっている。農産物には収穫の前後にかかわらず、様々な原因（虫による加害、収穫などの人為的作業など）によって傷が生じる。HTE 様式はこのような傷を原因とする病気の発生に関与している可能性があり、今後、この新たに発見された侵入様式の分子メカニズム、およびその防除方法について、さらに研究を推進していく必要がある。

- 1) Y. Kubo & I. Furusawa: in "The Fungal Spore and Disease Initiation in Plants and Animals", ed. by G. T. Cole and H. C. Hoch, Plenum Publishing, New York, 1991, p. 205.
- 2) K. Hiruma, M. Onozawa-Komori, F. Takahashi, M. Asakura, P. Bednarek, T. Okuno, P. Schulze-Lefert & Y. Takano: *Plant Cell*, **22**, 2429 (2010).
- 3) K. Kojima, T. Kikuchi, Y. Takano, E. Oshiro & T. Okuno: *Mol. Plant Microbe Interact.*, **15**, 1268 (2002).
- 4) A. Sesma & A. Osbourn: *Nature*, **431**, 582 (2004).
- 5) S. L. Tucker, M. I. Besi, R. Galhano, M. Franceschetti, S. Goetz, S. Lenhert, A. Osbourn & A. Sesma: *Plant Cell*, **22**, 953 (2010).

（晝間 敬, 吉野香絵, 高野義孝, 京都大学大学院農学研究科）