

土壌伝染性子囊菌 *Fusarium oxysporum* の発病・病原性分化機構解析の現状

東京農工大学 大学院農学研究院 有江 力

Fusarium oxysporum は環境中に普遍的に生息する子囊菌である。一方で *F. oxysporum* は、土壌伝染性植物病原菌としても知られ、多種の植物に重篤な萎凋性病害を引き起こす。多植物性に病気を起こすため多犯性（多様な植物に感染する）と理解されがちであるが、1株ごとの宿主特異性がとても高く、宿主範囲に基づく 120 以上の分化型（form ; forma specialis）が置かれているのが特徴である。例えば、f. sp. *lycopersici* はトマト (*Solanum lycopersicum*)、f. sp. *conglutinans* はキャベツ (*Brassica oleracea*)、f. sp. *crypti* はミツバ (*Cryptotaenia japonica*)、f. sp. *cubense* はバナナ (*Musa spp.*) のみに感染する。分化型の下位に、感染できる植物品種の範囲に基づくレース (race) が分化している場合も多い。

F. oxysporum の発病機構は、Beckman (1987) に生物学・生化学観点からまとめられている。その後の分子生物学の進歩は、病原性の分子レベルでの解明に寄与した。Arie (1998) は、Di Pietro (1998) と時を同じくして、*F. oxysporum* 初の病原性関連遺伝子として、植物組織構成成分であるペクチンを分解するポリガラクトナーゼをコードする遺伝子をクローニングした。その後現在までの 25 余年間に、遺伝子の REMI 法等によるランダム破壊や標的破壊、発現解析、プロテオーム解析等によって 50 以上の病原性関連遺伝子が報告されてきた。例えば、膜貫通タンパク質遺伝子 *FPD1*、セロビオース：キノン酸化還元酵素遺伝子 *FCD1*、アスパラギン酸プロテイナーゼ遺伝子 *sap1*、ピルビン酸脱炭酸酵素遺伝子 *pdcl* 等である。また、*Aspergillus nidulans* で分生子形成制御に関与する *abaA* のホモログ *FoabaA* 破壊株は、維管束内で胞子 (bud cell) を形成できなくなり、トマト地上部への進展が遅れ、その結果萎凋病の発病も遅延した。すなわち、*F. oxysporum* の道管内での転移や上部への進展に bud cell が重要な役割を果たすことを示した。ペクチン分解酵素等の植物組織構成成分分解や基礎代謝に関わる酵素をコードする遺伝子の単独の破壊は病原性の喪失につながらない場合が多く、*F. oxysporum* が補完的機能を有する酵素を複数保持しているためと考えられている。

その後、トマト萎凋病菌のレース決定因子として、小型染色体に座乗する *Six4* 等のエフェクター遺伝子が見いだされた (Rep 2004 ; Houterman 2008, 2009)。著者らは、2008 年に高知県で発生したトマト萎凋病菌の新型レース 3 において、*Six4* が転移因子 *hormin* の挿入によって破壊されていることを発見、これが新たな病原性を有する株出現のドライビングフォースであることを示した (Inami 2012)。我が国の国菌とされる *A. oryzae* のゲノム解読 (2005) に続き、*F. oxysporum* でもゲノム解読・比較が行われ (Ma 2010)、以降、発病・病原性分化機構の理解に大きな変革を及ぼした。すなわち、*F. oxysporum* が、生育

に必要ないわゆるコア染色体と、生育に不要で *dispensable* なアクセサリ染色体（領域）を持つこと、アクセサリ染色体の欠損や転移が病原性に影響すること、前出のエフェクター遺伝子がアクセサリ染色体に乗ること、アクセサリ染色体に転移因子が多いこと等が明らかになった。紡錘糸形成阻害剤であるベノミルの処理で、キャベツ萎黄病菌、バナナ萎凋病菌やミツバ株枯病菌のアクセサリ染色体欠損株が作出され、それぞれの病原性に関わる染色体上の病原性関連遺伝子の解析が行われている（戸畑 2023）。

近年、多様な病原のエピデミック（感染拡大）に注目が集まっている。筆者らは、トマト萎凋病菌の起源を探るため、トマトの原産地である南米（ペルー等）および二次的分化の中心地であるメキシコにおいて、野生種および移行期トマトの採集を実施、それらから分子系統学的に萎凋病菌にとっても近縁の *F. oxysporum* を分離した。これらの株はトマトに病原性を持たず、さらに、上述のアクセサリ染色体を持たなかった。これに基づき、トマト萎凋病菌は、トマト栽培化の過程で、トマトに定着能を持つ非病原性 *F. oxysporum* から生じたものと推察した（Inami 2014）。病原性株の出現や病原性進化には、アクセサリ染色体の水平移動や、転移因子の働きが関与していると考えられる。バナナ萎凋病（パナマ病）菌も拡大が懸念される病原の一つである。70 年ほど前、この病原が世界のバナナ生産地で拡大し、当時主流の系統であった *Gros Michel* を壊滅状態に追い込んだ。この品種に代わる抵抗性を有する系統 *Cavendish* が世界の輸出入市場を席巻していたが、近年 *Cavendish* を犯すレースである TR4 がアジアから豪州、アフリカ、そして 2019 年には南米に拡大、世界市場に及ぼす影響が懸念されている。分子系統樹上で、世界各国から分離されたレース TR4 菌株は 1 つのクラスターを成し、レース TR4 が人為的に移動していることが示唆されている。実際の栽培者は、例えばバナナ *Cavendish* を圃場に植える時、*Cavendish* に *F. oxysporum* による病害が発生するかを知りたがる。筆者らは栽培者の要望にも応えるべく、上述の基礎的データに基づき、植物体や土壌から *F. oxysporum* の分化型やレースを識別するための PCR や LAMP 検出系の構築にも取り組んでいる。

Arie T et al. (1998) *Ann Phytopathol Soc Jpn* **64**:7–15 ; Beckman CH (1987) The Nature of Wilt Diseases of Plants. APS、 MN、 USA ; Di Pietro A、 Roncero MI (1998) *Mol Plant-Microbe Interact* **11**:91–98 ; Houterman PM et al. (2008) *PLoS Pathog* **58**:970–978 ; Houterman PM et al. (2009) *Plant J* **58**:970–978 ; Inami K et al. (2012) *PLoS One* **7**:e44101 ; Inami et al. (2014) *Microb Environ* **29**:200–210 ; Ma LJ et al. (2010) *Nature* **464**:367–373 ; 戸畑幸治ら(2023) 第 22 回糸状菌分子生物学コンファレンス ; Rep M et al. (2004) *Sci Rep* **7**:9042

略歴

(主な学歴)

昭和 61 年 3 月 東京大学農学系研究科修士課程修了
平成元年 3 月 東京大学農学系研究科博士課程修了 農学博士

(主な職歴)

平成元年 3 月 日本学術振興会博士特別研究員 (東京大学)
平成元年 6 月 理化学研究所 研究院
平成 12 年 4 月 東京農工大学助教授農学部
平成 16 年 4 月 国立大学法人東京農工大学助教授大学院共生科学技術研究部
平成 22 年 4 月 国立大学法人東京農工大学教授大学院農学研究院
平成 31 年 4 月 国立大学法人東京農工大学副学長
令和 2 年 4 月 国立大学法人東京農工大学理事・副学長 現在に至る

(その他、学会関係)

平成 22 年度 日本植物病理学会 学会賞「土壌伝染性フザリウム菌の発病機構と分子系統解析に関する研究」
平成 29 年 7 月 糸状菌分子生物学研究会 会長 (令和 3 年 6 月まで)
平成 31 年度 日本農薬学会 業績賞 (研究)「フザリウムによる植物病害の防除と検診, 分子遺伝学に関する研究」
令和 2 年度 日本植物病学会 会長