

## 微生物の拮抗作用と共進化

誌名	農林水産技術研究ジャーナル
ISSN	03879240
著者	鳥山, 重光
巻/号	12巻7号
掲載ページ	p. 17-21
発行年月	1989年7月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



# 微生物の拮抗作用と共進化

—微生物制御技術の高度化—

鳥山 重光

## はじめに

耕地生態系における病原微生物の生態と制御に関する課題として「葉上病原微生物の拮抗作用」と「病原微生物の共進化機構」の2つがとり挙げられる。前者は、2種の微生物集団間の競合、拮抗作用を利用した作物の病害防除法を探ろうとするものである。難防除病害の多い土壌病害では研究の蓄積も莫大なものがあるが、地上部病害は農薬防除にたよりすぎてきた。葉面微生物の生態的特性をうまく利用した生物防除法を開発し、21世紀に向けて活発化している生物農薬の開発につなげようということである。

2つ目の課題は、病原微生物の遺伝的変異と宿主の相互作用、すなわち、両生物種の寄生関係を生態的、進化的観点から解明しようというものである。新抵抗性品種はまたたく間に罹病化するという多くの苦い経験をもっている。寄生菌に対する宿主側の防御機構の変遷を分子レベルで解明することにより、安定した抵抗性遺伝子利用技術の開発は出来ないのだろうか。新しい挑戦でもある。

## I. 微生物間の拮抗作用と生物防除

土壌病害は、土壌という複雑な生態系の中で起こっている病原菌と宿主間の関係で、農薬に

Shigemitsu TORIYAMA: Biological control of pathogens - Antagonism in microorganism and coevolution in host-parasite relationship

よる防除の困難な病害が多い。このため、拮抗微生物を利用した生物防除の試みは多く、最近では、圃場試験でも効果をあげている例が多数報告されている<sup>1, 2)</sup>。根頭がん腫病に対する *Agrobacterium radiobacter* strain 84 の利用、苗立枯病の病原 *Rhizoctonia solani* に対する *Pseudomonas fluorescens*、ナス半身萎凋病菌 *Verticillium dahliae* の発病抑制に有効な *Pseudomonas cepacia* RB 425、サツマイモつる割病に対する非病原性 *Fusarium oxysporum* の利用などがその例である。これらは拮抗微生物が分泌する抑制作用物質によるものが多いが、古くから微生物農薬として利用されている、*Trichoderma* 菌は土壌病原菌の菌糸に侵入して菌糸を溶解する例である。拮抗微生物を利用した病害防除は、生物農薬という用語まで生み、人畜に無害な21世紀の新しい防除体系の開発のため関連企業も参画して活発に研究が行なわれている。詳細は鈴井氏の総説<sup>1, 2)</sup>を参照いただきたい。

地上部の病害防除に拮抗微生物を利用した例は外国では多いが、わが国では積極的に行なわれてこなかった。最近の例で、タバコの斑点病の防除に *Bacillus cereus* var *mycoides* を利用した例<sup>3, 4)</sup>、トマトかいよう病の防除に、トランスポゾン (Tn 5) を導入して作った非病原性株を用いた防除の例<sup>5)</sup>がある。しかし実際の圃場で顕著な防除効果をあげた例はみあたらない。

病害防除ではないが、葉面の拮抗微生物の生態と微生物の特性をうまく利用した凍霜害防除

の Lindow 氏らの一連の研究<sup>6-9)</sup> は非常に示唆に富む研究である。凍霜害の原因となる氷核活性細菌 *Pseudomonas syringae* に対して、葉面に生息する拮抗作用をもつ微生物を利用して凍霜害を防除しようというわけである。まず葉面の微生物生態の徹底した調査から始められた。葉面から分離される1500以上の菌株について、*P. syringae* に対する拮抗作用を調べた結果、58%の菌株は抗生物質を産生し、残りの42%は抗生物質を産生していないことが分った。しかし、抗生物質を産生していない42%の菌株も、調べてみると、拮抗作用はもっていたのである。また、抗菌物質産生系統から人為的に非産生系統をつくり、霜害防止効果をみた結果、親株と同様の効力を示した。さらに、氷核活性細菌と同種の非氷核活性細菌が高い拮抗性をもつことが分かり、*P. syringae* に対する拮抗作用は、抗生物質の分泌によるよりも、定着性や増殖場所の競合が重要な因子であることが示された。

これらの実験成果に基づき、Lindow 氏らの研究は、さらに氷核活性をもつ *P. syringae* や *Erwinia harbicola* から遺伝子操作技術を使って氷核遺伝子を除去した非氷核性細菌をつくり、圃場散布試験までこぎつけ、凍霜害防止効果をあげることに成功し、世間の注目をあびた<sup>9)</sup>。

Lindow 氏らの研究方法、すなわち葉面微生物の生態の徹底した解明、氷核活性の特性の遺伝子レベルでの解明、遺伝子操作による有害遺伝子の除去による微生物の改良とその利用は、現在の微生物利用のモデルともいえる。

## II 病原微生物の変異と共進化機構

加藤氏<sup>10)</sup> はシコクビエのいもち菌の研究がイネのいもち菌の寄生性分化、疫学的研究において如何に重要であるか、すなわち病原菌と宿主の相互作用を時間的、空間的な進化の過程の中で捉えることの重要性を強調した。免疫で著名な F. M. バーネット氏<sup>11)</sup> は、その著書「伝染病の生態学」の中で、寄生者の侵入に対する

宿主の防衛機構の進化について相当のページを割いて述べている。現存している寄生者は、糸状菌であれ、ウイルスであれ、宿主との長い生存競争の中で勝ち残ってきたものであり、寄生される植物側もこうした進化の産物である。宿主と寄生者との間には、絶えず喰うか喰われるかの生物間の本質としての関係、それが長い進化の中でバランスのとれた関係が築かれてきたのである。病気の大流行はこうしたバランスの一時的な崩壊による1つの過程にすぎないとみることができるからである。ニレ立枯病の発生がヨーロッパのニレの木を絶滅に追いやり、またアジアから入ったといわれるクリ胴枯病により、アメリカのクリの一種、*Castanea dentata* は完全に滅んでしまった例は有名である。Harlan 氏<sup>12)</sup> は植物の進化における重要な一因子として病気の重要性を実例をあげて述べているが、植物の種の絶滅をまねく病気の大流行は、処女地に外部から侵入した病原菌によるのがほとんどである。

### 1 抵抗性品種の罹病化

農業という人為的環境で栽培される作物は病原菌の侵入に対して概して弱体である。抵抗性遺伝子の導入により、数々の新品種が育成され農業生産を支えてきたことは事実であるが、新抵抗性品種の導入はその抵抗性遺伝子を打ち負かさず新レースの出現によって、たちまち、弱品種になってしまうのである。わが国のいもち病抵抗性イネの例では、育成当初圃場で高度の抵抗反応を示したクサブエやユウカラが農家に出して2~4年後に急激に罹病性になってしまった。1960年代の他の8品種についても3~5年で罹病化になっている<sup>13)</sup>。カナダやアメリカのコムギさび病の例でも、やはり3~6年で罹病化している<sup>13)</sup>。またイギリスのうどんこ病抵抗性コムギの例<sup>14)</sup> では、新しい抵抗性遺伝子を導入して次々と育成した抵抗性品種は、うどんこ病菌側の病原性遺伝子の変異による新レースの出現で、2年後には罹病化するという繰り返りであった。宿主と病原の共進をみるよい例で

ある。

ウイルス病でも同じことがみられる。最近の例で、イネ縞葉枯ウイルスグループのイネグラッシースタントウイルスはフィリッピンや東南アジアで被害が大きいが、*Oryza nivera* の抵抗性遺伝子を導入した品種の栽培で発生が抑制されていた。1980年、新しい系統が発生し、再び被害が拡大するにいたったのである。抵抗性品種の栽培から約6年後である<sup>15)</sup>。

## 2 微生物の変異の遺伝分析

いもち病菌、さび病菌、ウイルスの寄生性の変異と宿主との相互作用、共進化に関連した例をみてみよう。

### (1) シコクビエのいもち菌<sup>10)</sup>

いもち病の研究者達はだれもがいもち菌の有性生殖器官はどんなものかに興味をもち、イネ菌間相互の交配により、その形成のため実験を繰り返してきた。しかし、成功したひとはいなかった。しかし、シコクビエのいもち菌は、交配実験で有性生殖器官を簡単に形成したのである。またシコクビエ菌はイネ菌とも交配可能で、予想以上の高率で子う殻を形成し、発芽する子う殻さえ見つかっている。

シコクビエはサハラ砂漠以南の雑穀農業地帯からエチオピア、インド、東南アジア、中国、日本にいたる地域に分布している。とくに雑穀栽培農耕文化の影響のもとで淘汰されてきたもので、シコクビエに寄生しているいもち菌は雑穀および近縁の野生植物に寄生しているいもち菌とその起源において密接な関係をもっていると考えられるのである。イネ栽培の拡大にともない、シコクビエはマイナーな作物となり、地理的にも隔離され、イネとシコクビエ各々のうえでいもち菌はイネ菌とシコクビエ菌とに進化していったと考えることができる。世界各地に分布するいもち菌の交配能力や染色体DNAの相同性の研究により、いもち菌の寄生性分化もその根源において解明され、より高度な防除技術の開発が可能になると思われる。

### (2) ムギさび病菌の変異と生態

絶対寄生菌であるさび病菌とその宿主間の共進化を示す Burdon 氏グループの最近の研究結果<sup>16-18)</sup> は興味深い。さび病菌の有性生殖は、ムギ類の上ではなく、メギ属のメギという植物でのみ起る。アメリカでは、さび病の防除のため、1920~1930年にかけて、ロッキー山脈の東部 (Great Plane 地区) のメギの撲滅を行なった。一方、西部の山地はメギの撲滅が出来なかった地区である。最近 Burdon 氏グループは、この両地区の1980年代におけるさび病菌の変異の分析の結果を発表した。両地区のさび病菌の間には、明らかな差異がみられ、有性生殖の可能だったロッキー山脈西部地区のイソ酵素パターンの変異度合が著しく、有性生殖が菌類の進化圧として、非常に重要であることが示された。

もう1つの例は、オーストラリアにおけるさび病の発生生態である<sup>19)</sup>。1925~1955年はさび病の発生の少なかった時代である。1954年以降の大発生の時期とのさび病菌の変異は大変に興味もたれた。イソ酵素パターンの分析から1954年以降のレースは、新しい3種 (レース21, 34, 326) で、それ以前の主な系統はレース126であった。さらに分析結果は、1954年以降の大発生を起こした新レースは、アフリカ起源のさび病菌がオーストラリアに入りこんだことを如実に示していたのである。

### (3) RNAウイルスの進化とイネ縞葉枯ウイルス

植物ウイルスは、一本鎖RNAをゲノムとするウイルスがほとんどであるが、これまで塩基配列が決定されたウイルスのデーターを比較した結果によると、一本鎖RNAウイルスは非常に相同性の高い共通の塩基配列部分が保存されていることが明らかにされた<sup>19, 20)</sup>。さらに、Goldbach 氏<sup>19, 20)</sup> によると、一本鎖RNAウイルスはゲノムの5'末端にc a p構造のあるタバコモザイクウイルスグループと5'端に蛋白(V p g)のあるポリオウイルスやササゲモザイクウイルスグループの2大グループに分けら

れるという。しかもウイルス粒子の形態、RNA が分節かどうか、動、植物ウイルスに拘らず、予想以上の共通配列がみられたのである。このことはRNAウイルスは、共通の先祖から進化してきたものであることを物語るもので、今後ウイルスゲノムと宿主の相互作用を解明していくうえにも非常に興味深いものがある。

ウンカ類で媒介される、わが国のイネの重要ウイルスであるイネ縞葉枯ウイルスは、奇妙な糸状粒子で、そのうえRNAポリメラーゼ活性を伴っているなど、これまでに類のないウイルスである<sup>22, 23</sup>。東南アジアで発生の多いグラッシースタント病、中南米で大発生したことのあるオーハブランカ病も、同じグループのウイルスであることが最近になって明らかにされた。

日本型水稻品種はイネ縞葉枯ウイルスに対して非常に罹病性が高く、大きな被害を蒙ってきた。これに対してインド型品種は強い抵抗性を示し、免疫である。現在わが国で栽培されている抵抗性品種はインド型品種 modan と農林8号の交配から得られた St-1 や中国31号を母本として育成されたものである。1950年代コロンビア、キューバなどで大発生したオーハブランカ病の場合は、ほとんどのアメリカの品種、インド型品種は罹病性で、むしろ日本型イネの中に抵抗性を示す品種が多数見出された。

イネ縞葉枯ウイルスグループの3種のウイルスは類似の性状をもつが、血清学的にも異なり、媒介昆虫の種類も異なるなど別種のウイルスとして分類される。しかし、その起源においてどうだったのだろうか。同じ起源をもつウイルスが地理的に隔離された各々の生態型のイネに寄生し、その中での変異と淘汰をくり返し、進化していったと考えることが出来ないのだろうか。

分節一本鎖RNAをゲノムとするインフルエンザウイルスの遺伝子の変異は宿主の高等動物の核遺伝子の変異に比べ200万倍の速さで起っているといわれる<sup>24</sup>。同じ分節ゲノムをもつイネ縞葉枯ウイルスグループの各ウイルスの変異も同程度の速さですすみ、栽培イネの生態型や

品種に適應してきたことは想像にかたくない。既述のようにフィリピンにおけるイネのグラッシースタント病抵抗性品種は、わずか6年で、新しいウイルス系統の出現によって再び被害をうけるにいたっている。

### 3 病原の遺伝子と宿主の抵抗性と罹病性遺伝子との相互作用

核酸と蛋白からなる単純な病原であるウイルスは、病原と宿主の相互関係の研究に格好の材料として使われて四半世紀になる。しかし、研究の進展はみられなかった。遺伝子操作技術が使われるようになっても事情は変らなかった。この遅れは、植物ウイルスがほとんどRNAウイルスであるため、遺伝子操作ができなかったことが最大の理由である。Alquist氏や岡田氏グループが開発したウイルスRNAのc-DNAを介したRNAの試験管内転写系は、RNAの遺伝子操作を可能にしたのである。

植物ウイルスの中で最もよく研究されているタバコモザイクウイルス(TMV)では、ゲノムの全塩基配列が決定され、またRNAゲノムのc-DNAを利用したTMV-RNA転写システムの確立に及んで、RNAの変異を自在につくり出すことが可能になった<sup>25</sup>。このことで、ウイルスゲノムの変異と病原性との対応の解明が可能になり、さらに最近では、トマトの抵抗性遺伝子(Tm-1, Tm-2)の作用とTMVゲノムの構造との対応が明らかになりつつある。

ウイルス遺伝子の解明が、植物の遺伝子構造を知る手がかりとなり、抵抗性遺伝子の解明も急速に進みつつある<sup>25</sup>。

### おわりに

Cooks氏<sup>26</sup>は生物防除を必要とする理由として、作物の生産性を拡大する、化学物質に対する薬剤耐性菌の発生を回避する、公害のない防除、農業環境の長期的保全をあげている。鈴井氏は、Cooks氏の見解に対して、微生物の抗生作用に対する耐性菌の出現、微生物の大量

散布によるバイオハザードの恐れ、生物バランスの問題など、生物防除における問題点を指摘している。そのうえで、拮抗微生物の利用の主たる目的を、作物の病害防除としている。しかしながら、生産第一主義の一環として生物防除を考えたとき、その研究の過程で、微生物が本来もっている大事な特性の発見を見失うことにならないだろうかと危惧するのである。

同様のことが、「共進化機構」の課題についてもいえるのである。Mode 氏<sup>27)</sup>は、宿主—寄生者関係の集団遺伝学的研究から、病原菌集団と宿主集団の間には共有関係があり、長い期間の間に共進化を続けてきたという考えにたち、両集団の共有関係を永続させる条件が、宿主集団に安定した抵抗性を与えるのに役立つであろうという考えを提起した。これに対し、Mode 氏が研究対象としている宿主は自然集団であり、限定された栽培作物としての宿主集団を考えたとき、単純にあてはまらないという批判である。

生態系における生物種間の特性の解明が最大の生産性を追求する技術開発にあることは否定しないとしても、バランスのとれた自然生態系の永劫にわたる利用をめざす研究開発であることを強調したい。

生物進化や生態系における生物現象の単なる思弁的な解釈でなく、生体高分子の運動の解明を基盤とした研究開発こそ新しい技術開発につながると思うからである。

(農業環境技術研究所 土壤微生物分類研究室長)

#### 参 考 文 献

- 1) 鈴井孝仁 (1987) 農林水産技術研究ジャーナル 10 : 11-15
- 2) 鈴井孝仁 (1988) バイオインダストリ 5 : 70-76
- 3) Fravel, D. R. and Spurr, H. W. Jr. (1977) *Phytopathology* 67 : 930-932
- 4) Knudsen, G. R. and Spurr, H. W. Jr. (1987) *Plant Disease* 71 : 442-445
- 5) Cooksey, D. A. (1988) *Phytopathology* 78 : 601-603
- 6) 佐藤 守 (1988) 遺伝 42 : 30-34
- 7) Lindow, S. E. (1985) *Biological control on the Phyloplane* (ed. Windels & Lindow), 83-115
- 8) Lindow, S. E., Arny, D. C. and Upper, C. D. (1983) *Phytopathology* 73 : 1102-1106
- 9) Panopoulos, N. J. and Lindow, S. E. (1988) *Abst. Papers of 5th Int. Congr. Plant Pathol.* p.11
- 10) 加藤 肇 (1983) *Blast Review* 8 : 24-29
- 11) バーネット, F. M. (1966) 感染とその防衛の進化「新井訳, 伝染病の生態学」, 紀伊国屋書店, p. 23-35
- 12) Harlan, J. R. (1976) *Ann. Rev. Phytopath* 14 : 31-51
- 13) 清沢茂久 (1978) 農業及び園芸 53 : 709-713
- 14) デッキンソン C. H., ルーカス J. A. (1982) 病害防除 (寺中訳, 植物病理学), 培風館, p. 198-232
- 15) Cabautan, P. Q., Hibino, H., Lapis, D. B., Omura, T. and Tsuchizaki, T. (1985) *IRRI Research Paper Series No 106*
- 16) Burdon, J. J., Marshall, D. R. and Luig, N. H. (1981) *Nature* 293 : 565-566
- 17) Burdon, J. J. and Roelfs, A. P. (1985) *Phytopathology* 75 : 907-913
- 18) Burdon, J. J., Marshall, D. R., Luig, N. H. and Gow, D. J. S. (1982) *Aust. J. Biol. Sci.* 35 : 231-238
- 19) Goldbach, R. (1987) *Microbiological Sci.* 4 : 197-202
- 20) Goldbach, R. and Wellink, J. (1988) *Intervirology* 29 : 260-267
- 21) Strauss, J. H. and Strauss, E. G. (1988) *Ann. Rew. Microbiol.* 42 : 657-683
- 22) Toriyama, S. (1986) *J. gen. Virol.* 67 : 1247-1255
- 23) Toriyama, S. (1986) *Microbiological Sci.* 3 : 347-351
- 24) 宮田 隆 (1984) DNAの進化 (木村編 分子進化学入門), 培風館, p. 63-65
- 25) 岡田吉美 (1989) ウイルス遺伝子の植物育種への利用 (高橋監修, 植物遺伝子情報の変換), 秀潤社, p. 238-260
- 26) Cook, R. J. and Baker, K. F. (1983) *The nature and practice of biological control of plant pathogens.* APS Minnesota, p. 539
- 27) 岡部四郎, 清沢茂久 (1980) (山崎, 高坂編, イネのいもち病と抵抗性育種), 博友社, p. 440-472