

いもち病菌の分類と寄生性分化

誌名	日本植物病理學會報 = Annals of the Phytopathological Society of Japan
ISSN	00319473
著者名	土佐,幸雄 中馬,いづみ
発行元	日本植物病理學會
巻/号	80巻
掲載ページ	p. 32-39
発行年月	2014年11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



いもち病菌の分類と寄生性分化

土佐 幸雄^{1*}・中馬いづみ¹

TOSA, Y.^{1*} and CHUMA, I.¹ (2014). Classification and parasitic specialization of blast fungi.

Key words: *Pyricularia oryzae*, *Magnaporthe oryzae*, resistance gene, avirulence gene, gene-for-gene

緒言

Pyricularia 属菌は、主としてさまざまな単子葉植物にいもち病を引き起こす植物病原糸状菌で、3細胞洋梨型の分生子形成という共有形質によって特徴づけられる。そのなかで最もなじみの深い種は *Pyricularia oryzae* (異名: *Magnaporthe oryzae*) で、一般にはイネいもち病の病原体として知られている。本菌の研究は、1970年代までは主としてイネを主食とするアジアで行われてきたが、1970年代における完全世代の発見 (Kato *et al.*, 1976; Ueyama and Tsuda, 1975; Yaegashi and Nishihara, 1976) は、その植物病理学における位置づけを一変させた。完全世代の発見により交配系が確立され、本菌の遺伝分析が可能となった。さらに、DNA 解析技術の確立により本菌の分子生物学的解析が可能となった (Valent and Chumley, 1991)。2005年にはその全ゲノムシーケンスが発表され (Dean *et al.*, 2005)、本菌は生粋の分子生物学者にとっても、情報の整備された魅力的な実験材料となった。現在、*P. oryzae* は、分子植物病理学研究において用いられる糸状菌の No. 1 の位置を占めている (Dean *et al.*, 2012)。近年、本菌に関する研究の多くは、感染過程における形態形成やシグナル伝達に集中している傾向があるが、そのような中で基本に立ち返り、その分類・寄生性分化に関する最近の知見・展開を把握しておくことは極めて重要である。本総説では、これらの基本的トピックスに関する最近の知見について概説する。

分類と学名

Pyricularia として最初に記載された種は、メヒシバいも

ち病菌 *P. grisea* (Cooke) Sacc. (1880年) である。*P. oryzae* Cavara は、その約10年後の1892年、イネいもち病菌として記載された。それ以来、本属菌として多くの種が記載されてきたが (www.indexfungorum.org)、それらのなかには、形態的に相互識別不可能なものがかかり含まれていた。また、多くの研究者の精力的な研究にも拘わらず、本属菌の完全世代は長い間不明であった。

1971年、Hebert (1971) は、メヒシバいもち病菌を培地上で交雑してテレオモルフを形成させることに成功し、これを *Ceratosphaeria grisea* Hebert と名付けた。しかしながら、イネ菌を交配親として含む交雑はなかなか成功しなかった。突破口となったのは、*Eleusine* 属植物 (シコクビエおよびオヒシバ) から分離されたいもち病菌が高い交配能を持つという発見であった (Kato, 1978; 八重樫, 1981)。1970年代半ばには、日本人研究者の3グループが、イネ菌をシコクビエ菌と交雑することによってテレオモルフを形成させることに成功した (Kato *et al.*, 1976; Ueyama and Tsuda, 1975; Yaegashi and Nishihara, 1976)。その形態を検討した結果、Yaegashi and Udagawa (1978) は、*C. grisea* を *Magnaporthe* 属に移すことを提案し、これを *M. grisea* と命名した。Barr (1977) も、独立に同じ結論に到達した。Yaegashi and Udagawa (1978) は、メヒシバ菌×メヒシバ菌、シコクビエ菌×シコクビエ菌、イネ菌×オヒシバ菌等、さまざまな組み合わせの交雑から得られたテレオモルフを観察していたことから、*M. grisea* は、これらすべての菌のテレオモルフ名であると解釈された。

1990年、Rossman *et al.* (1990) は、さまざまなイネ科植物から分離されたいもち病菌をまとめて、*Magnaporthe grisea*

¹ 神戸大学大学院農学研究科 (〒657-8501 兵庫県神戸市灘区六甲台町1-1) Graduate School of Agricultural Sciences, Kobe University, Kobe 657-8501, Japan

* Corresponding author (E-mail: tosayuki@kobe-u.ac.jp)

この総説は先に Journal of General Plant Pathology の 80 巻 3 号の pp. 202 ~ 209 に掲載された総説 (<http://dx.doi.org/10.1007/s10327-014-0513-7>) の抄訳です。報文としてのプライオリティーは JGPP 掲載の総説にありますので、引用の際には本総説ではなく JGPP の総説を用いるようにご注意ください。

(テレオモルフ) または *Pyricularia grisea* (アナモルフ) と呼ぶことを提案した。この提案は、イネ科植物から分離されたいもち病菌は、イネ菌・メヒシバ菌も含め単一種とすべきであると主張するものであった。この考え方は、テレオモルフ名 *Magnaporthe* とともにいもち病研究者、とくにいもち病菌をモデル植物病原菌として扱う分子生物学者の間に浸透し、1990年代には、*M. grisea* がイネ菌を含むイネ科植物いもち病菌の学名として広く使われるようになった。津田・上山 (1982) は、いもち病菌のテレオモルフは子嚢の先端構造、子嚢胞子の形態・発芽様式等において本来の *Magnaporthe* と異なっており、したがって *Magnaporthe* に含めるべきではなく新属を創設すべきである主張したが、分類学的変更にはつながらなかった。

2000年、いもち病菌の種構成に関する新しい考え方が提示された。Kato *et al.* (2000) は、イネ科の主要栽培植物 (イネ、キビ、アワ、シコクビエ、コムギ等) から分離したいもち病菌 (CC グループと仮称) が相互に交雑可能で遺伝学的に閉じた集団を形成していること、そしてこれはメヒシバ菌 (DS グループと仮称) とは交雑稔性がなく分子系統学的にも区別できることを見出した。彼らはこの事実をもとに、CC グループを *P. oryzae* と呼称することを提案した。この提案は、次の3つの主張を含んでいる。(i) イネ菌とメヒシバ菌は別種である。(ii) 種名 *P. grisea* は、*Digitaria* 属植物 (メヒシバを含む) から分離された菌のみに限定すべきである。(iii) *P. oryzae* は、イネ菌だけでなく、コムギ菌・アワ菌等栽培植物寄生菌を包含する種名とすべきである。Couch and Kohn (2002) は、複数のハウスキーピング遺伝子を用いた系統解析の結果同じ結論に到達し、イネ菌・コムギ菌・アワ菌等 (CC グループ) のテレオモルフ名を *Magnaporthe oryzae* とすることを提案した。ここにおいて、*P. oryzae* のテレオモルフが *M. oryzae*、*P. grisea* のテレオモルフが *M. grisea* となり、アナモルフ名とテレオモルフ名の境界が完全に一致する体系が確立した。現在、*P. oryzae* や *P. grisea* と形態的に区別できない潜在種が少なくともあと2種存在することが知られている (Hirata *et al.*, 2007)。これらの形態的に区別のできない集団は、species complex (種複合体・複合種) と理解されている。

2011年、メルボルンで開催された国際植物会議において、新しい命名規約が採択された (Hawksworth, 2011; Wingfield *et al.*, 2012)。これは、2013年1月以降、各菌種の正式学名は一つのみとするもので、これまでの二重命名法を破棄する大変革であった。これにより、各菌において、既存のテレオモルフ名とアナモルフ名のどちらを今後の正式学名とするか選択しなければならなくなった。その選択は基本的

には先名権に従うが、後発の学名が広く使われ、変更による実際面への影響が大である場合には考慮するという例外規定も設けられた。これを受け、いもち病菌の属名を *Magnaporthe* にするか *Pyricularia* にするかについて、菌学者・病理学者・分子生物学者を巻き込んだ激しい論争が起こった。Luo and Zhang (2013) は、いもち病菌を *Magnaporthe* のタイプ種 (*M. salvinii*) と同属とするには無理があり、従って *Pyricularia* とするのが妥当であると論じたが、多くの賛同者を得るには至っていなかった。

そこで、Murata *et al.* (2014) は、8種をカバーするいもち病菌 39 菌株を用いて、それらの Magnaporthaceae における位置づけを検討した。それらの rDNA-ITS 領域と *RPB1* の塩基配列を解読するとともに、データベースから取得した Magnaporthaceae の他属菌系の遺伝子配列も用いて、系統樹を作成した。その結果、Magnaporthaceae の菌系は、大きく2つのクラスターに分けられることが判明した。一つは、*Pyricularia* 属菌すなわちいもち病菌で構成されており、他方は *Magnaporthe salvinii*, *M. rhizophila*, *M. poae*, *Gaeumannomyces graminis*, *G. incrustans* から構成されていた (Fig. 1)。このことは、いもち病菌は *Magnaporthe* 属のタイプ種である *M. salvinii* と同属ではないことを示唆している。この結果は、いもち病菌のテレオモルフは *Magnaporthe* とは異なるとした津田・上山 (1982) の主張と一致している。いもち病菌と *Magnaporthe salvinii* は、アナモルフの形態や感染様式においても明瞭に異なり (Luo and Zhang, 2013; Zhang *et al.*, 2011)、その違いは、同属種間の相違をはるかに超えるものである。以上のことを総合すると、それら2つのクレードには、異なる属名をあてるべきであると判断される。従って、仮に *Magnaporthe* をいもち病菌の属名として採用するならば、*Magnaporthe* のタイプ種を *M. salvinii* からいもち病菌のいずれかの種に変更する必要性が生じる。さらに、タイプ種を変更するとドミノ式に影響が波及し、分類学的に *Magnaporthe* 属から除外されることになる *M. salvinii*, *M. poae*, *M. rhizophira* 等に新属名を与える必要性が生じる。このことは、いもち病菌の属名の選択は、いもち病研究者だけの問題にとどまらないことを示している。いもち病菌の属名は、Magnaporthaceae のすべての分類群を俯瞰した総合的見地から決定されるべきものであると考える。

上記のようなドラスティックな学名変更は、単純に先名権に従い、いもち病菌の属名として *Pyricularia* を採用すれば避けることができる。系統樹上における分布を見ても、現在の *Magnaporthe* は Magnaporthaceae の中で散在しているのに対し、*Pyricularia* は単一クレードにまとまっている (Fig. 1)。また、Fig. 1 に示した *Pyricularia* spp. が例外なく3細胞

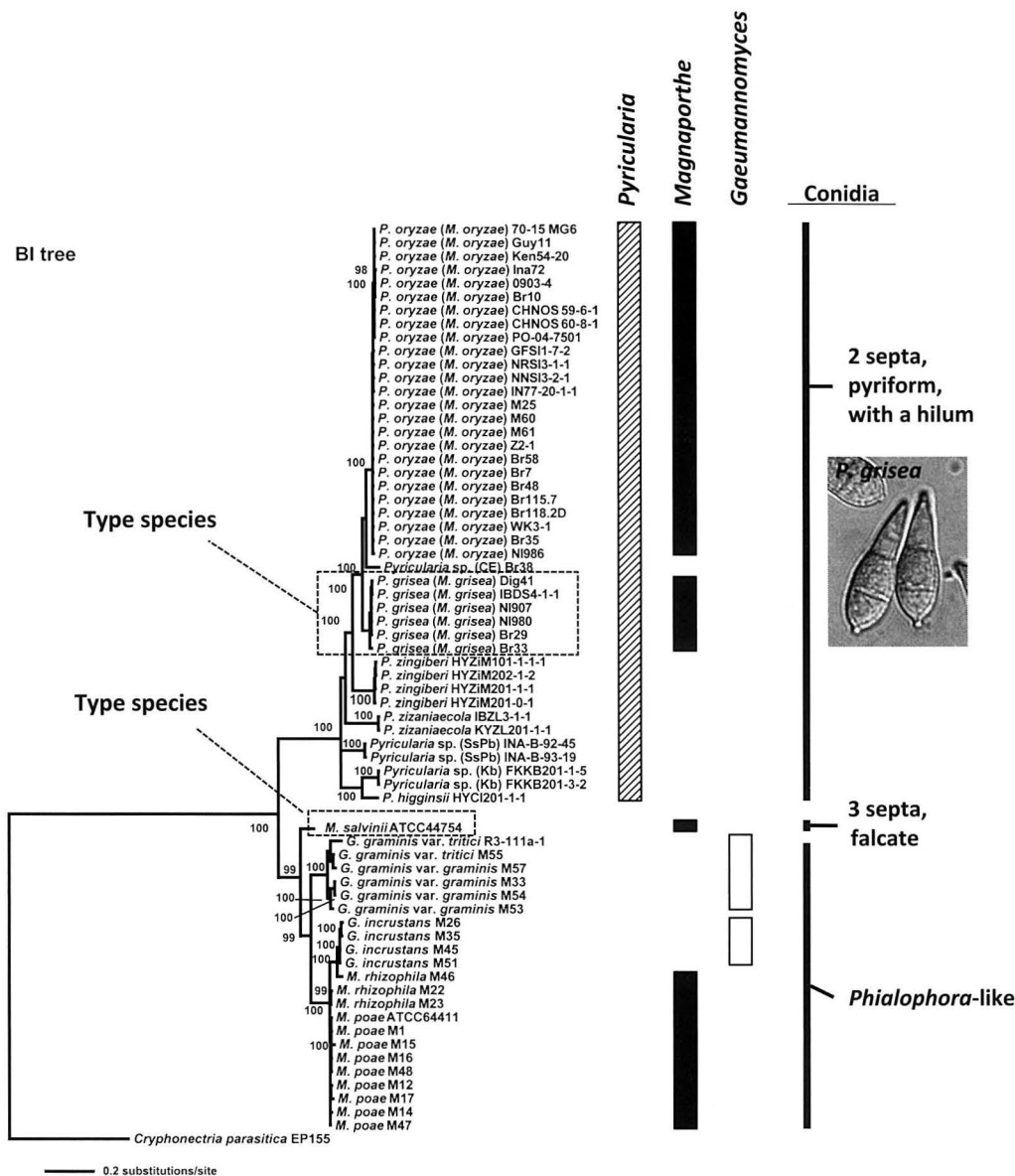


Fig. 1. Distribution of *Pyricularia* spp., *Magnaporthe* spp., and *Gaeumannomyces* spp. on a Bayesian 50% majority-rule consensus tree constructed using rDNA-ITS (ITS1, 5.8S and ITS2) and *RPB1* nucleotide sequences of Magnaporthaceae isolates. The tree was rooted with *Cryphonectria parasitica* EP155 as an outgroup. Bayesian posterior probability >90% are shown at nodes. *P. grisea* and *M. salvinii*, type species of *Pyricularia* and *Magnaporthe*, respectively, are indicated with dotted rectangles. Characteristics of conidia are shown on the right. (Adapted from Murata *et al.*, 2014).

洋梨型の分生子を形成することは確認されている (Murata *et al.*, 2014). これらの結果は、3細胞洋梨型の分生子形成で特徴づけられる *Pyricularia* spp. の集団は単系統であり、属名を与える一集団としての必要条件を満たすことを示唆している。Index Fungorum (www.indexfungorum.org) には、*Pyricularia* として 75 レコード 50 種以上がリストアップされている。これらのさまざまな種がすべて、Fig. 1 の *Pyricularia* クレードに含まれるかどうか、さらなる系統解析が必要である。注意すべき点は、上記 75 レコードの中には、分生子の

形態が典型的でないもち病菌のもの (3細胞洋梨型) と異なる種が含まれていることである。例としては、*P. aquatica*, *P. caudata*, *P. dubiosa*, *P. lauri*, *P. parasitica*, *P. scripta*, *P. sphaerulata*, *P. submersa* 等が挙げられる。系統解析をすれば、これらが *Pyricularia* クレードに含まれない可能性もある。しかし、それは、*Pyricularia* が単系統でないことを示すものではなく、むしろ、*Pyricularia* 属の種はタイプ種の *P. grisea* と同じ3細胞洋梨型の分生子を形成するものに厳密に限定すべきであることを示すものとする。

宿主属特異的新菌群の進化

いもち病菌は複雑な寄生性分化を示す。ここでは、上述の *P. grisea/oryzae* species complex に焦点を絞り、その寄生性分化機構について考察してみたい。*P. oryzae* は、宿主植物属の異なるいくつかの菌群に分けられる。代表的な菌群は、イネ菌群、アワ菌群、キビ菌群、シコクビエ菌群、コムギ菌群、エンバク菌群で、それぞれ *Oryza* 属、*Setaria* 属、*Panicum* 属、*Eleusine* 属、*Triticum* 属、*Avena* 属植物を宿主とする (Kato *et al.*, 2000; Oh *et al.*, 2002; Urashima *et al.*, 1993)。*P. grisea* は、*Digitaria* 属植物を侵すメヒシバ菌群のみから成る。一方、*P. grisea/oryzae* species complex の潜在種 *Pyricularia* sp. (LS) は、*Leersia oryzoides* や *Setaria geniculata* から、別の潜在種 *Pyricularia* sp. (CE) は *Cenchrus* spp. や *Echinochloa colonum* から分離されている (Hirata *et al.*, 2007)。

ここで生じる大きな疑問の一つは、なぜ主要穀物(栽培植物)の病原菌がすべて *P. oryzae* という単一種に属するのか、ということである。*P. oryzae* は、どのようにして栽培植物を含む植物属に選択的に病原性を獲得してきたのであろうか? 作物栽培は人間の活動であって、人間がどの植物を栽培化するかは、植物の系統関係とは無関係である。たとえば、イネ、シコクビエ、アワという栽培植物は異なる亜科に属する一方で、雑草メヒシバはアワと同じ亜科に属する。それにもかかわらず、*P. grisea* がメヒシバを宿主とする一方で、*P. oryzae* は亜科をまたがって栽培植物を宿主として選択している。Kato *et al.* (2000) は、この現象を説明するために、一つの仮説を提唱した。彼らはまず、シコクビエ菌群が極めて高い交配能を示すことから、これが *P. oryzae* の祖先型に最も近い菌であると仮定した。つぎに、アワ、キビ、イネが栽培化された地域は、シコクビエが東アフリカから極東まで伝播するルート上にあつたと考えた。そして、シコクビエに病原性をもつ祖先型 *P. oryzae* がシコクビエ(の種子)とともに極東へ移動する中で(加藤ら, 1977)、アワ・キビ・イネ等の作物に遭遇した時、それらに対する病原性を獲得し、それらからアワ菌群・キビ菌群・イネ菌群等が分化したと推論した。

イネ菌群の直接的祖先はどの菌群であろうか。それはアワ菌群であることを示す証拠がいくつかある。たとえば、これら二つの菌群は、レトロトランスポゾン MAGGY を多コピー持つという共通の特徴を有している (Eto *et al.*, 2001; Tosa *et al.*, 1995)。Couch *et al.* (2005) は、複数の遺伝子座の解析結果から、現在世界中に分布しているイネ菌は、アワからイネへのわずか1回のホストシフトに由来すると考えた。さらに彼らは、アワとイネが中国で栽培化され、ア

ジアにおける農業の初期段階においてお互いに密接に関わりあつてきたことを考慮し、そのホストシフトは中国で起こつたと推論した。

P. oryzae は、今もなお新しい菌群を生み出し続けている。上述のコムギ菌群は、1980年代にブラジルでコムギの新しい病原菌として出現したもので、その後南米の周辺国に広がった (Urashima *et al.*, 1993)。1990年代には、米国と日本においてゴルフ場のペレニアルライグラスにいもち病が発生し、大きな問題となった (Farman, 2002; Landschoot and Hoyland, 1992; Tosa *et al.*, 2004)。この太平洋を挟んだ2国における新病害の同時発生は、*P. oryzae* 新菌群(ペレニアルライグラス菌群)の出現によって引き起こされたものであった (Tosa *et al.*, 2004)。最近、米国ケンタッキー州で、コムギにいもち病斑が発見された。病原菌を分離して調べたところ、それは南米に広がっているコムギ菌とは別系統で、北米に以前から存在していたイタリアンライグラス菌と極めてよく似ていることが判明した。このことから、本菌は、イタリアンライグラス菌がコムギへホストジャンプを起こして出現したと推定された (<http://news.ca.uky.edu/article/uk-researchers-find-important-new-disease>)。

1970年代における *P. oryzae* の完全世代の発見 (Kato *et al.*, 1976; Ueyama and Tsuda, 1975; Yaegashi and Nishihara, 1976) は、本菌の植物属レベルにおける寄生性分化機構の遺伝解析を可能にした。その最初の報告は、Yaegashi (1978) によるものである。彼は、シコクビエ菌とウィーピングラググラス菌を交雑し、その F₁ 菌系をそれぞれの宿主植物に接種して分離分析を行った。その結果、それら親菌のシコクビエ・ウィーピングラググラスに対する特異的寄生性にはそれぞれ1つの遺伝子が関与していることが示唆された。一方、Valent とその共同研究者は、シコクビエ菌ならびにイネ菌のウィーピングラググラスに対する(非)病原性に関与する遺伝子を同定し、それぞれ *PWL1*, *PWL2* と命名した (Valent and Chumley, 1991)。クローニングの結果、それらはクラシカルな非病原力遺伝子と同じ性質を持つことが明らかとなった (Kang *et al.*, 1995; Sweigard *et al.*, 1995)。

ウィーピングラググラスはさまざまな菌群・菌系に感受性で、それに特化した菌群は認められていない (Kato *et al.*, 2000)。一方、主要栽培植物を含む植物属とそれらを宿主とする菌群との間の特異性は、明瞭かつ安定である。この特異性遺伝的機構を解明するため、我々は各菌群の代表菌系を用いて、交配とその後代における分離分析を行った (Murakami *et al.*, 2000; Takabayashi *et al.*, 2002; Tosa *et al.*, 2006)。その結果、*P. oryzae* における菌群-属間特異性は、Gene-for-gene 相互作用によって支配されていることが判明した (Tosa and

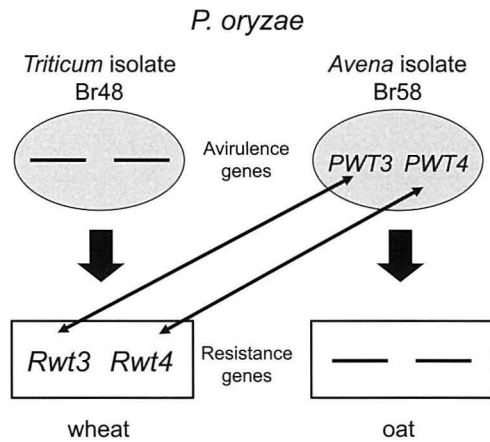


Fig. 2. Gene pairs involved in the incompatibility between *Avena* isolate Br58 and wheat cultivars.

Chuma, 2011). たとえば、エンバク菌はコムギに非病原性であるが、これは本菌がコムギに基本的親和性 (Basic compatibility) を持たないからではなく、コムギに認識される非病原力遺伝子 *PWT3*, *PWT4* を持っているからである (Fig. 2) (Takabayashi *et al.*, 2002). また、コムギはエンバク菌に抵抗性であるが、これはコムギが *PWT3*, *PWT4* に対応する抵抗性遺伝子 *Rwt3*, *Rwt4* を保有しているからである。一方、コムギ菌はコムギに病原性であるが、これは本菌が *PWT3*, *PWT4* を持たないので、*Rwt3*, *Rwt4* による認識を回避できるからである。これらのことは、エンバク菌の *PWT3*, *PWT4* に突然変異が起これば、コムギに対して病原性になり得ることを示唆している。*P. oryzae* が *Triticum*, *Avena*, *Lolium* のようなイチゴツナギ亜科の植物属にホストジャンプを起こすことは、比較的容易なのかもしれない。

これらの菌群-属間特異性の解析結果は、抵抗性育種に関する一つの示唆を与えてくれる。たとえば、イネの育種のためにイネいもち病菌に対する新しい抵抗性遺伝子を探すとき、必ずしも栽培イネの起源地の在来種や *Oryza* 属野生種等を探索する必要はない。それらの抵抗性遺伝子は、コムギ・エンバク・アワ・シコクビエ等、身近な栽培植物の中に広く存在するのである。

新レースの出現

イネ菌は、イネ品種に対する病原性の異なるレースに分化している。いもち病抵抗性品種を育成するために、明治以来抵抗性遺伝子の探索とその導入が試みられてきた。しかしながら、長い年月をかけて育成した主働抵抗性遺伝子を持つ新品種が、農家圃場にリリースされてわずか数年後に感受性に転落するという「抵抗性の崩壊」が次々と起こった (Kiyosawa, 1982)。この抵抗性崩壊は、病原菌の素早い

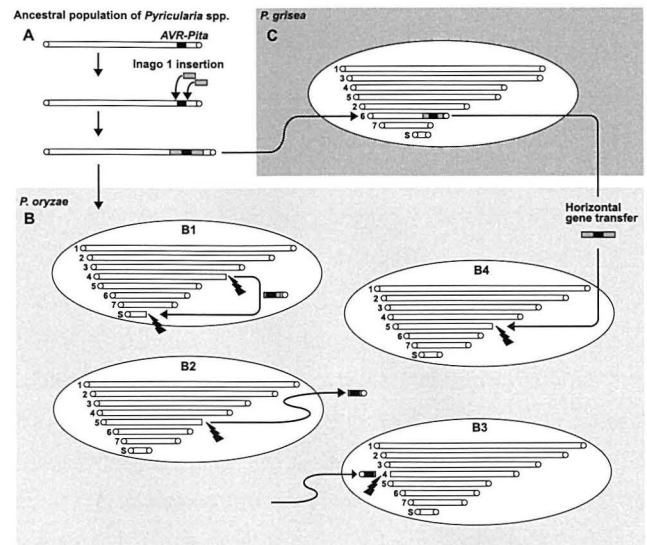


Fig. 3. Hypothetical processes of multiple translocation. Insertion of *Inago1* into flanks of ancestral *AVR-Pita* homolog(s) produced a basic structure associated with the *AVR-Pita* mobility (A). Then, the ancestral species differentiated into *Pyricularia oryzae* (B), *Pyricularia grisea* (C), and other cryptic species. In *P. oryzae* *AVR-Pita* was translocated within individuals (B1), or through loss (B2) and gain (B3) processes. Sometimes *AVR-Pita* was horizontally transferred beyond the species boundary (B4).

適応、すなわち導入された抵抗性遺伝子を侵す新レースの出現によるものであった。植物病原菌はどのようにして、新規抵抗性遺伝子にそれほど素早く適応できるのであろうか。

イネ菌レースとイネ品種の間の特異性は、Gene-for-gene 相互作用に支配されている (Silué *et al.*, 1992)。従って、上述の問いは、「植物病原菌はどのようにして、新規抵抗性遺伝子に対応する非病原力遺伝子の機能をそれほど素早く失うことができるのであろうか」と言い換えることができる。レース-品種間特異性に関与する非病原力遺伝子としては、すでに *AVR-Pita* (Orbach *et al.*, 2000), *ACE1* (Böhnert *et al.*, 2004), *AvrPiz-t* (Li *et al.*, 2009), *AVR-Pia* (Miki *et al.*, 2009; Yoshida *et al.*, 2009), *AVR-Pii* (Yoshida *et al.*, 2009), *AVR-Pik/km/kp* (Yoshida *et al.*, 2009) 等がクローニングされている。我々は、このなかから *AVR-Pita* をとりあげ、その変異機構を解析することにした。

AVR-Pita は、抵抗性遺伝子 *Pita* に対応する非病原力遺伝子で、サブテロメアに座乗し、メタロプロテアーゼの特徴をもつタンパク質をコードする (Orbach *et al.*, 2000)。Chuma *et al.* (2011) は、*AVR-Pita* (*Pita* に認識されるファミリーメンバー *AVR-Pita1*, *AVR-Pita2*) の染色体上の位置が、特にイネ菌において非常に多様で、第1, 3, 4, 5, 6, 7染色体から過剰染色体にわたることを見出し、この現象を「multiple

translocation」と呼んだ。*P. oryzae* では、*AVR-Pita* ホモログはさまざまな転移因子やその部分配列、とくにレトロトランスポゾン *Inago1*, *Inago2* (Sanchez Jr. *et al.*, 2011) の solo-LTR に挟まれていた。また、*P. grisea* では、*AVR-Pita* ホモログは完全長の *Inago1* に挟まれていた。一方、潜在種 *Pyricularia* sp. (CE) においては、*AVR-Pita* ホモログ周辺に *Inago1* もその他の転移因子も存在しなかった。転移因子の痕跡がないことから、その領域は *Inago1* の挿入をこれまでに受けたことがないと考えた。これらのホモログの系統樹を作成した結果、*Pyricularia* sp. (CE) におけるホモログ構造が祖先型であり、その祖先型 *AVR-Pita* ホモログ両サイドへの *Inago1* の挿入が、その可動化と密接に関わっていることが示唆された (Fig. 3)。

2つのファミリーメンバー *AVR-Pita1*, *AVR-Pita2* のいもち病菌集団における分布を調べると、一般的に前者は *P. oryzae* に、後者は *P. grisea* に分布するが、一つ例外が認められた。それは、キビ菌が、*P. oryzae* に属するにも拘わらず *AVR-Pita2* を保有していたことである。これは、*AVR-Pita2* が種の境界を越えて水平移動したことを示唆している。もし、*AVR-Pita* が種の境界を越えて移動し得るならば、その同種内、あるいは同一菌群内での移動はより容易かつ頻繁に起こり得るであろう。*AVR-Pita* は、自然界における *Pyricularia* spp. とイネ科植物の相互作用の歴史の中で、個体間移動を繰り返してきた可能性がある (Chuma *et al.*, 2011)。

興味深いことに、いもち病菌が抵抗性遺伝子 *Pita* に対する病原性を獲得するメカニズムを分子レベルで解析すると、点突然変異やトランスポゾンの挿入などによる場合も稀にあるものの、多くの場合は *AVR-Pita* 全体の欠失によることが明らかとなっている (Dai *et al.*, 2010; Kang *et al.*, 2001; Orbach *et al.*, 2000; Takahashi *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2007)。以上のことを総合し、Chuma *et al.* (2011) は、*AVR-Pita* の multiple translocation はその欠失 (*Pita* への適応) と個体間移動

による再獲得の結果であり、この高い可動性がいもち病菌の *Pita* に対する素早い適応ならびにその集団内維持を可能にしていると考えた (Fig. 4)。他の非病原力遺伝子 *AVR-Pia*, *AVR-Pik*, *AVR-Pii* についても、同様のことが示唆されている (未公表データ)。

植物とその病原糸状菌の間の相互作用は、集団間の闘いのように思われる (Chuma *et al.*, 2011)。植物1個体がある病原菌に対して持っている抵抗性遺伝子はわずかである。しかし、集団としてみると、植物は多くの多様性に富んだ抵抗性遺伝子を保持している。同様に、植物病原糸状菌1個体 (菌系) が持つ非病原力遺伝子の数はわずかで、それらは容易に失われ得る。しかし、集団としてみると、植物病原糸状菌はさまざまな染色体上にさまざまな非病原力遺伝子を保持しており、それらは再獲得のためのリザーバーとなり得る。植物病原糸状菌は、集団を適応単位として使うことによって宿主抵抗性に適応しているのかもしれない。

将来の方向性

抵抗性育種は、農家にとっては極めて安価かつ労働節約型の病害防除戦略である。この育種に、宿主-寄生者相互作用の研究はどのように貢献できるであろうか。抵抗性育種の最初のステップは、新規抵抗性遺伝子を見出すことである。本稿において筆者らは、たとえばイネいもち病菌に対する新規抵抗性遺伝子が、コムギ・エンバク・アワ・シコクビエ等の身近な作物の中に存在することを指摘してきた。それらは、新規抵抗性遺伝子の宝庫のように思われる。それらの作物に新規抵抗性遺伝子が同定できれば、それをクローニングし、イネに導入して利用することができる。

抵抗性育種において次に重要なステップは、持続性のある抵抗性遺伝子を選抜することである。これまでに新品種に導入された抵抗性遺伝子の多くは新レースの出現によってその効力を失ってきたが、稀に長期間その効力を持続し続けている抵抗性遺伝子も存在する。たとえば、*Puccinia graminis* f.sp. *tritici* に対するオオムギの抵抗性遺伝子 *Rpg1* は、1988年に新レースが出現するまでの50年以上、北アメリカにおいてその効果を維持し続けた (Fetch *et al.*, 2009)。問題は、どの遺伝子が持続性を持つかが結果論としてしかわからないことである。もし、育種開始前に候補抵抗性遺伝子それぞれの持続性を予測することができれば、大きな助けとなるであろう。我々は、抵抗性遺伝子の持続性は、それに対応する非病原力遺伝子の安定性を評価することによって予測できると考える。非病原力遺伝子の安定性を評価する際のチェックポイントは、染色体上の座乗位置、周辺構造 (転移因子の有無や数)、その突然変異の菌の適応度

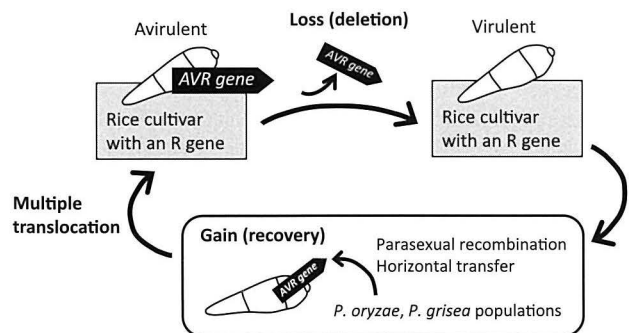


Fig. 4. A model of adaptation of *Pyricularia oryzae* to resistance genes through deletion and recovery of their corresponding avirulence genes.

に対する影響等である。我々は、今後そのような予測システムを確立したいと考えている。

謝 辞

本稿を執筆するにあたり、有益なご助言を賜った元神戸大学農学部教授加藤肇博士、独立行政法人農業生物資源研究所青木孝之博士、佐賀大学農学部草場基章博士、系統解析ならびに作図に際して御助力頂いた神戸大学大学院農学研究科村田暢明氏、井上喜博博士に、心より感謝の意を表す。

引用文献

- Barr, M.E. (1977). *Magnaporthe*, *Telimenella*, and *Hyponectria* (Physosporiaceae). *Mycologia* 69: 952–966.
- Böhnert, H.U., Fudal, I., Dioh, W., Tharreau, D., Nottéghem, J.-L. and Lebrun, M.-H. (2004). A putative polyketide synthase/peptide synthetase from *Magnaporthe grisea* signals pathogen attack to resistant rice. *Plant Cell* 16: 2499–2513.
- Chuma, I., Isobe, C., Hotta, Y., Ibaragi, K., Futamata, N., Kusaba, M., Yoshida, K., Terauchi, R., Fujita, Y., Nakayashiki, H., Valent, B. and Tosa, Y. (2011). Multiple translocation of the *AVR-Pita* effector gene among chromosomes of the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* and related species. *PLoS Pathogens*: e1002147.
- Couch, B.C. and Kohn, L.M. (2002). A multilocus gene genealogy concordant with host preference indicates segregation of a new species, *Magnaporthe oryzae*, from *M. grisea*. *Mycologia* 94: 683–693.
- Couch, B.C., Fudal, I., Lebrun, M.-H., Tharreau, D., Valent, B., van Kim, P., Nottéghem, J.-L. and Kohn, L.M. (2005). Origins of host-specific populations of the blast pathogen *Magnaporthe oryzae* in crop domestication with subsequent expansion of pandemic clones on rice and weeds of rice. *Genetics* 170: 613–630.
- Dai, Y., Jia, Y., Correll, J., Wang, X. and Wang, Y. (2010). Diversification and evolution of the avirulence gene *AVR-Pita1* in field isolates of *Magnaporthe oryzae*. *Fun. Genet. Biol.* 47: 973–980.
- Dean, R.A., Talbot, N.J., Ebbole, D.J., Farman, M.L., Mitchell, T.K., Orbach, M.J., Thon, M., Kulkarni, R., Xu, J.-R., Pan, H., Read, N.D., Lee, Y.-H., Carbone, I., Brown, D., Oh, Y.Y., Donofrio, N., Jeong, J.S., Soanes, D.M., Djonovic, S., Kolomiets, E., Rehmeier, C., Li, W., Harding, M., Kim, S., Lebrun, M.-H., Bohnert, H., Coughlan, S., Butler, J., Calvo, S., Ma, L.-J., Nicol, R., Purcell, S., Nusbaum, C., Galagan, J.E. and Birren, B.W. (2005). The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Nature* 434: 980–986.
- Dean, R., Van Kan, J.A.L., Pretorius, Z.A., Hammond-Kosack, K.E., Pietro, A.D., Spanu, P.D., Rudd, J.J., Dickman, M., Kahmann, R., Ellis, J. and Foster, G.D. (2012). The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Mol. Plant. Pathol.* 13: 414–430.
- Eto, Y., Ikeda, K., Chuma, I., Kataoka, T., Kuroda, S., Kikuchi, N., Don, L.D., Kusaba, M., Nakayashiki, H., Tosa, Y. and Mayama, S. (2001). Comparative analyses of the distribution of various transposable elements in *Pyricularia* and their activity during and after the sexual cycle. *Mol. Gen. Genet.* 264: 565–577.
- Farman, M.L. (2002). *Pyricularia grisea* isolates causing gray leaf spot on perennial ryegrass (*Lolium perenne*) in the United States: Relationship to *P. grisea* isolates from other host plants. *Phytopathology* 92: 245–254.
- Fetch Jr, T., Johnston, P.A. and Pickering, R. (2009). Chromosomal location and inheritance of stem rust resistance transferred from *Hordeum bulbosum* into cultivated barley (*H. vulgare*). *Phytopathology* 99: 339–343.
- Hawksworth, D.L. (2011). A new dawn for the naming of fungi: impacts of decisions made in Melbourne in July 2011 on the future publication and regulation of fungal names. *IMA Fungus* 2: 155–162.
- Hebert, T.T. (1971). The perfect stage of *Pyricularia grisea*. *Phytopathology* 61: 83–87.
- Hirata, K., Kusaba, M., Chuma, I., Osue, J., Nakayashiki, H., Mayama, S. and Tosa, Y. (2007). Speciation in *Pyricularia* inferred from multilocus phylogenetic analysis. *Micol. Res.* 111: 799–808.
- Kang, S., Sweigard, J.A. and Valent, B. (1995). The *PWL* host specificity gene family in the blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 8: 939–948.
- Kang, S., Lebrun, M.H., Farrall, L. and Valent, B. (2001). Gain of virulence caused by insertion of a Pot3 transposon in a *Magnaporthe grisea* avirulence gene. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 14: 671–674.
- Kato, H., Yamaguchi, T. and Nishihara, N. (1976). The perfect state of *Pyricularia oryzae* Cav. in culture. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 42: 507–510.
- 加藤 肇・山口富夫・西原夏樹 (1977). シコクビエいもち病菌の種子伝染と病原性ならびにシコクビエのいもち病感受性. *日植病報* 43: 392–401.
- Kato, H. (1978). Biological and genetic aspects in the perfect state of rice blast fungus, *Pyricularia oryzae* Cav. and its allies. *Gamma Field Symposia* 17: 1–22.
- Kato, H., Yamamoto, M., Yamaguchi-Ozaki, T., Kadouchi, H., Iwamoto, Y., Nakayashiki, H., Tosa, Y., Mayama, S. and Mori, N. (2000). Pathogenicity, mating ability and DNA restriction fragment length polymorphisms of *Pyricularia* populations isolated from Gramineae, Bambusideae and Zingiberaceae plants. *J. Gen. Plant Pathol.* 66: 30–47.
- Kiyosawa, S. (1982). Genetics and epidemiological modeling of breakdown of plant disease resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 20: 93–117.
- Landschoot, P.J. and Hoyland, B.F. (1992). Gray leaf spot of perennial ryegrass turf in Pennsylvania. *Plant Dis.* 76: 1280–1282.
- Li, W., Wang, B., Wu, J., Lu, G., Hu, Y., Zhang, X., Zhang, Z., Zhao, Q., Feng, Q., Zhang, H., Wang, Z., Wang, G., Han, B., Wang, Z. and Zhou, B. (2009). The *Magnaporthe oryzae* avirulence gene *AvrPiz-t* encodes a predicted secreted protein that triggers the immunity in rice mediated by the blast resistance gene *Piz-t*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 22: 411–420.
- Luo, J. and Zhang, N. (2013). *Magnaporthiopsis*, a new genus in Magnaporthaceae (Ascomycota). *Mycologia* 105: 1019–1029.
- Miki, S., Matsui, K., Kito, H., Otsuka, K., Ashizawa, T., Yasuda, N., Fukiya, S., Sato, J., Hirayae, K., Fujita, Y., Nakajima, T., Tomita,

- F. and Sone, T. (2009). Molecular cloning and characterization of the *AVR-Pia* locus from a Japanese field isolate of *Magnaporthe oryzae*. *Mol. Plant Pathol.* 10: 361–374.
- Murakami, J., Tosa, Y., Kataoka, T., Tomita, R., Kawasaki, J., Chuma, I., Sesumi, Y., Kusaba, M., Nakayashiki, H. and Mayama, S. (2000). Analysis of host species specificity of *Magnaporthe grisea* toward wheat using a genetic cross between isolates from wheat and foxtail millet. *Phytopathology* 90: 1060–1067.
- Murata, N., Aoki, T., Kusaba, M., Tosa, Y. and Chuma, I. (2014). Various species of *Pyricularia* constitute a robust clade distinct from *Magnaporthe salvinii* and its relatives in Magnaporthaceae. *J. Gen. Plant Pathol.* 80: 66–72.
- Oh, H.S., Tosa, Y., Takabayashi, N., Nakagawa, S., Tomita, R., Don, L.D., Kusaba, M., Nakayashiki, H. and Mayama, S. (2002). Characterization of an *Avena* isolate of *Magnaporthe grisea* and identification of a locus conditioning its specificity on oat. *Can. J. Bot.* 80: 1088–1095.
- Orbach, M.J., Farrall, L., Sweigard, J.A., Chumley, F.G. and Valent, B. (2000). A telomeric avirulence gene determines efficacy for the rice blast resistance gene *Pi-ta*. *Plant Cell* 12: 2019–2032.
- Rossmann, A.Y., Howard, R.J. and Valent, B. (1990). *Pyricularia grisea*, the correct name for the rice blast disease fungus. *Mycologia* 82: 509–512.
- Sanchez Jr, E., Asano, K. and Sone, T. (2011). Characterization of *Inago1* and *Inago2* retrotransposons in *Magnaporthe oryzae*. *J. Gen. Plant Pathol.* 77: 239–242.
- Silué, D., Nottoghem, J.L. and Tharreau, D. (1992). Evidence of a gene-for-gene relationship in the *Oryza sativa* – *Magnaporthe grisea* pathosystem. *Phytopathology* 82: 577–580.
- Sweigard, J.A., Carroll, A.M., Kang, S., Farrall, L., Chumley, F.G. and Valent, B. (1995). Identification, cloning, and characterization of *PWL2*, a gene for host species specificity in the rice blast fungus. *Plant Cell* 7: 1221–1233.
- Takabayashi, N., Tosa, Y., Oh, H.S. and Mayama, S. (2002). A gene-for-gene relationship underlying the species-specific parasitism of *Avena/Triticum* isolates of *Magnaporthe grisea* on wheat cultivars. *Phytopathology* 92: 1182–1188.
- Takahashi, M., Ashizawa, T., Hirayae, K., Moriwaki, J., Sone, T., Sonoda, R., Noguchi, M.T., Nagashima, S., Ishikawa, K. and Arai, M. (2010). One of two major paralogs of *AVR-Pita1* is functional in Japanese rice blast isolates. *Phytopathology* 100: 612–618.
- Tosa, Y., Nakayashiki, H., Hyodo, H., Mayama, S., Kato, H. and Leong, S.A. (1995). Distribution of retrotransposon MAGGY in *Pyricularia* species. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 61: 549–554.
- Tosa, Y., Hirata, K., Tamba, H., Nakagawa, S., Chuma, I., Isobe, C., Osue, J., Urashima, A.S., Don, L.D., Kusaba, M., Nakayashiki, H., Tanaka, A., Tani, T., Mori, N. and Mayama, S. (2004). Genetic constitution and pathogenicity of *Lolium* isolates of *Magnaporthe oryzae* in comparison with host species – specific pathotypes of the blast fungus. *Phytopathology* 94: 454–462.
- Tosa, Y., Tamba, H., Tanaka, K. and Mayama, S. (2006). Genetic analysis of host species specificity of *Magnaporthe oryzae* isolates from rice and wheat. *Phytopathology* 96: 480–484.
- Tosa, Y. and Chuma, I. (2011). Genetic analyses of “host species specificity” of *Magnaporthe oryzae/grisea*. In *Genome-enabled Analysis of Plant-Pathogen Interactions* (Wolpert, T., Shiraishi, T., Collmer, A., Akimitsu, K. and Glazebrook, J., eds.). pp. 93–99, APS Press, St. Paul, MN.
- 津田盛也・上山昭則 (1982). いもち病菌完全世代の分類学的考察. *日植病報* 48: 340. (講要)
- Ueyama, A. and Tsuda, M. (1975). Formation of the perfect state in culture of *Pyricularia* sp. from some graminaceous plants (preliminary report). *Trans. Mycol. Soc. Japan* 16: 420–422.
- Urashima, A.S., Igarashi, S. and Kato, H. (1993). Host range, mating type, and fertility of *Pyricularia grisea* from wheat in Brazil. *Plant Dis.* 77: 1211–1216.
- Valent, B. and Chumley, F.G. (1991). Molecular genetic analysis of the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 29: 443–467.
- Wingfield, M.J., De Beer, Z.W., Slippers, B., Wingfield, B.D., Groenewald, J.Z., Lombard, L. and Crous, P.W. (2012). One fungus, one name promotes progressive plant pathology. *Mol. Plant Pathol.* 13: 604–613.
- Yaegashi, H. and Nishihara, N. (1976). Production of the perfect stage in *Pyricularia* from cereals and grasses. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 42: 511–515.
- Yaegashi, H. (1978). Inheritance of pathogenicity in crosses of *Pyricularia* isolates from weeping lovegrass and finger millet. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 44: 626–632.
- Yaegashi, H. and Udagawa, S. (1978). The taxonomical identity of the perfect state of *Pyricularia grisea* and its allies. *Can. J. Bot.* 56: 180–183.
- 八重樫博志 (1981). いもち病菌の完全世代に関する研究. *東北農試研報* 63: 49–125.
- Yoshida, K., Saitoh, H., Fujisawa, S., Kanzaki, H., Matsumura, H., Yoshida, K., Tosa, Y., Chuma, I., Takano, Y., Win, J., Kamoun, S. and Terauchi, R. (2009). Association genetics reveals three novel avirulence genes from the rice blast fungal pathogen *Magnaporthe oryzae*. *Plant Cell* 21: 1573–1591.
- Zhang, N., Zhao, S. and Shen, Q. (2011). A six-gene phylogeny reveals the evolution of mode of infection in the rice blast fungus and allied species. *Mycologia* 103: 1267–1276.
- Zhou, E., Jia, Y., Singh, P., Correll, J.C. and Lee, F.N. (2007). Instability of the *Magnaporthe oryzae* avirulence gene *AVR-Pita* alters virulence. *Fungal Genet. Biol.* 44: 1024–1034.