

解 説

子のう菌の交配型遺伝子

有 江 力

理化学研究所 微生物制御研究室

(平成 11 年 11 月 20 日受理)

Mating Type Genes of Ascomycetes

Tsutomu ARIE

Microbial Toxicology Laboratory, RIKEN, Wako 351-0198, Japan

Kew words: 子のう菌 (Ascomycetes), 交配型遺伝子 (mating type gene: *MAT*), *MAT*-1, *MAT*-2, ヘテロタリック (heterothallic), ホモタリック (homothallic), 交配不完全性 (asexuality), 病原性進化, 交配群 (mating population).

はじめに

食用植物生産の歴史は、糸状菌等に起因する病害との戦いの歴史でもあった。優れた農薬や病害抵抗性品種が開発されるようになった近代においてもなお、「新規殺菌剤開発 vs. 薬剤抵抗性病原菌出現」、「病害抵抗性品種育種 vs. 病原菌新レース出現」に代表される人間と病原菌の戦いは継続している。

生物は一般的に有性生殖 (sexual reproduction) によって遺伝子を組み換え、新たな性状を獲得・集積することで環境適応性の高い次世代を作り上げてきたと理解されている¹⁾。糸状菌もちろん例外ではなく、有性生殖すなわち交配 (cross または mating) が薬剤抵抗性あるいは新レース出現に係わる遺伝子を獲得する「場」として機能すると考えられている。ところが、興味深いことに、重要植物病原糸状菌の中には交配しない (あるいは交配が未だに観察されていない) いわゆる不完全性 (asexual) の菌がたくさん存在することが知られている¹⁾。例えば、萎ちょう病等の導管病を引き起こす *Fusarium oxysporum*, ナシ黒斑病等を引き起こす *Alternaria alternata*, かんきつ類緑かび病菌 *Penicillium digitatum* 等をあげることができる。さらに、我が国の最重要植物病原菌とも言われるイネいもち病菌 *Magnaporthe grisea* (不完全世代: *Pyricularia oryzae*) でも、これまでに我が国で分離された菌株は全て asexual である²⁾。

子のう菌類に属する糸状菌 (以下「子のう菌」) の交配メカニズムあるいは交配能喪失の過程の解析が植物病原菌の病原性や薬剤抵抗性獲得メカニズムの解明に大きなヒントとなり、将来的には効率的な病害防除法の確立に結びつくことが期待される。近年、子のう菌の交配の初期の調節因子 (master regulator) と考えられる遺伝子をコードする領域が *Neurospora crassa*^{3,4)}, *Podospora anserina*⁵⁾, *Cochliobolus heterostrophus*⁶⁾ 等で取得され、また、その結果判明した交配型遺伝子領域 (mating type locus) にコードされているタンパク質に特有に存在する DNA 結合ドメインの保存性の高さを利用した PCR 法により多種の子のう菌から交配型遺伝子 (mating type gene) が容易に取得できるようになった⁷⁾。このように、交配メカニズムに関する分子生物学的解析が可能になりつつある。本稿では、子のう菌の交配の概要、交配型遺伝子領域の構造、asexual な子のう菌の交配型遺伝子の解析等について筆者らがコーネル大学 B. G. Turgeon 教授および O. C. Yoder 教授と共同で得た成果を含めて最近の研究例を紹介し^{8,9)}、最後に、不完全性と病原性進化の関連について、筆者の考察を述べさせていただきたい。

子のう菌の生活環と完全世代

子のう菌類 (Ascomycetes) は有性生殖の結果、子のう胞子 (ascospore) を形成するステージ、すなわち完全世代をその生活環の一部に持つ菌類によって構成されるグループ

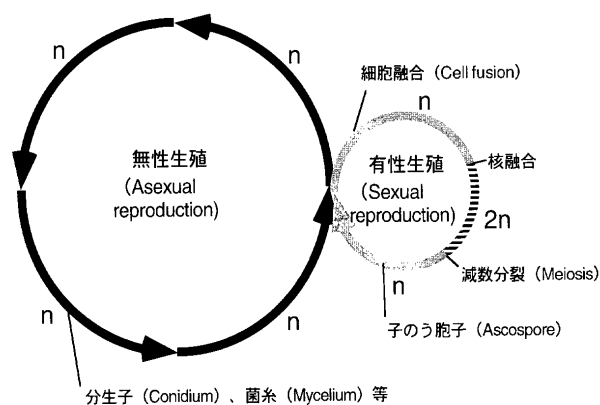


図1 子のう菌の生活環 (模式図)

無性生殖：菌糸伸長や分生子の形成により次世代をつくる。有性生殖：細胞融合、核融合に引き続いて起こる減数分裂により子のう胞子を形成し、次世代をつくる。子のう菌の場合、無性生殖のサイクルが長く、条件が整った場合等に有性生殖のステージへ移行する。交配不完全性 (asexual) 子のう菌は、有性生殖へ移行しないあるいはそれが未発見であるため、現在まで無性生殖のステージのみが観察されている。図中の n は核相が単相であること、 $2n$ は複相であることを示す。

である。その生活環を模式図で示すと図1のようになる。すなわち、生活環の多くの部分が分生子 (conidium) や厚膜胞子 (chlamydospore) の形成・発芽、菌糸の伸長による、核相が単相 (n) の無性生殖 (asexual reproduction) の繰り返し (imperfect stage) であり、条件が整った場合に交配を伴う有性生殖へ移行する¹⁰⁾。交配はまず、交配型の異なるペアの菌株間で細胞融合が起こり、その後核融合により複相 ($2n$) となり、減数分裂で再び n となる (図1)。こうして形成される n の子のう胞子は、前世代由来の器官である子のう殻の内部に形成される子のうの中に存在する。子のう胞子は子のうより放出され、以降、菌糸伸長・分生子の形成といった無性生殖のサイクルを再び繰り返す。

実験室内での交配は、例えばトウモロコシごま葉枯病菌 *C. heterostrophus* (不完全世代: *Bipolaris maydis*) の場合は、異なる交配型 MAT-1 および MAT-2 の菌株を、乾燥トウモロコシ葉を置いた Sach's 培地上で対峙培養することにより、イネ馬鹿苗病菌 *Gibberella fujikuroi* (不完全世代: *F. moniliforme*) では V-8 寒天培地上で生育させた菌糸上に異なる交配型の菌株由来の分生子懸濁液をかけることにより可能である^{11,12)}。

雌性と雄性

子のう菌は、基本的に雌雄同体 (両性: hermaphroditic) であると考えられており、雌性は「完全世代を形成する能力」、雄性は「相手に完全世代を形成させる能力」と理解することができる。

図2に、対峙培養 (A~D) および単独培養 (E~H) した場合の完全世代形成様式の模式図を示した。図2中の A

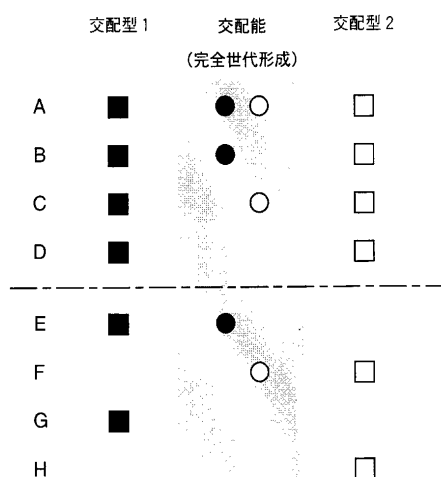


図2 子のう菌の交配様式 (模式図)

A-D: 対峙培養を行った場合の完全世代の形成様式を示す。E-H: 単独培養を行った場合の完全世代の形成様式を示す。■, □: 各交配型の菌株を置床したことを示す。●, ○: 完全世代が形成されたことを示す。

のように、交配型が異なる2菌株を交配すると両者が完全世代を形成する場合は、交配型1および2の両菌株とも雌性・雄性の機能ともに完全稔性 (male fertile かつ female fertile) であると考えられる。このような菌のうち、図2-GおよびHのようにそれぞれの株が単独培養では完全世代を形成しない (パートナーを必要とする: self sterile) 場合を異体性 (ヘテロタリック: heterothallic) と呼び、前出の *C. heterostrophus* や *G. fujikuroi* のように子のう菌の基本的な交配様式と考えられる。一方、対峙培養で図2-Aのように完全世代を形成し、単独培養でも図2-EおよびFのように完全世代を形成できる (パートナーを必要としない: self fertile) 場合、同体性 (ホモタリック: homothallic) と呼ぶ。ホモタリックな菌の例としては、*C. homomorphus*⁹⁾ や *Nectria haematococca* (不完全世代: *F. solani*) の一部菌株、*G. zeae* (*F. graminearum*)¹³⁾ 等をあげることができる。

一方、図2-Bでは、交配型1の株のみに完全世代の形成が見られるが、これは、交配型2の株の雌性不稔 (female sterile) あるいは交配型1の株の雄性不稔 (male sterile) に原因があると考えられる。同様に、図2-Cでは、交配型1の株の雌性不稔あるいは交配型2の株の雄性不稔が示唆される。どちらの機能が不全であるかは、雌性稔性の交配型の異なる株が存在する場合にはこれと交配することで確認することが可能である。現在まで、子のう菌において雌性不稔の株は見いだされていないため、図2-BやCの場合は片方のパートナーの雌性不稔に原因があると考えられている。

交配型遺伝子および交配型遺伝子領域

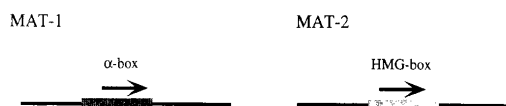
ヘテロタリックな子のう菌には、ペアとなる二つの交配

表1 子のう菌の交配型, 交配型遺伝子の識別名

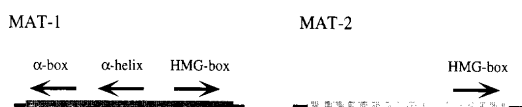
交配型および 交配型遺伝子 ^{a)}	従来の交配型および交配型遺伝子の識別名						遺伝子の特徴
	Loculoascomycetes	Pyrenomycetes				Discomycetes	
	<i>C. heterostrophus</i> ^{b)}	<i>N. crassa</i> ^{c)}	<i>P. anserina</i> ^{d)}	<i>M. grisea</i> ^{e)}	<i>G. fujikuroi</i> ^{f)}	<i>P. brassicae</i> ^{g)}	
MAT-1	MAT-1	mat A	mat ⁻	MAT1-2	—	MAT1-2	α -box amphipathic alpha helix HMG-box ^{h)}
<i>MAT-1-1</i>	<i>MAT-1</i>	<i>mat A-1</i>	<i>FMR1</i>	? ^{e)}	<i>MAT-1-1</i>	<i>PAD1</i>	
<i>MAT-1-2</i>	無し	<i>mat A-2</i>	<i>SMR1</i>	?	<i>MAT-1-2</i>	<i>PMT1</i> ^{h)}	
<i>MAT-1-3</i>	無し	<i>mat A-3</i>	<i>SMR2</i>	?	<i>MAT-1-3</i>	<i>PHB2</i>	HMG-box ^{h)}
MAT-2	MAT2	mat a	mat ⁺	MAT1-1	+	MAT1-1	HMG-box
<i>MAT-2</i>	<i>MAT-2</i>	<i>mat a-1</i>	<i>FPR1</i>	?	<i>MAT-2</i>	<i>PHB1</i>	

^{a)} 保存領域の存在に基づいた交配型および交配型遺伝子の識別名 (Turgeon, 1998). ^{b)} *Cochliobolus heterostrophus*. 当初は MAT1-1 and MAT1-2 とされていた (Yoder, 1986; Turgeon, 1993; 1998). ^{c)} *Neurospora crassa*. 当初は mt A and mt a とされていた (Glass, 1990; 1997; Staben, 1990). ^{d)} *Podospora anserina* (Debuchy, 1992). ^{e)} *Magnaporthe grisea* (Kang, 1994). 遺伝子情報は公開されていない. ^{f)} *Gibberella fujikuroi*. 交配群 A-E. 交配群 F では, 交配型+: MAT-1, -: MAT-2 (Arie, 1999; Yun, 1999). *Fusarium oxysporum* も相同. ^{g)} *Pyrenopeziza brassicae* (Singh, 1998). ^{h)} alpha helix モチーフは見られず, metallothionein 様タンパク質をコードしている (Singh, 1998). ⁱ⁾ Pyrenomycetes, Discomycetes では *MAT-1-3* も HMG-box モチーフを持つ.

Loculoascomycetes



Pyrenomycetes



Discomycetes

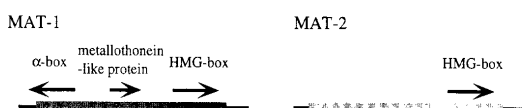


図3 子のう菌の各綱の交配型遺伝子領域の構造 (模式図) 網掛け太線部がイディオモルフ, 細黒線は共通領域を示す. 矢印は各領域にコードされている遺伝子を表し, コードされている特徴的なモチーフ情報を併記した. 遺伝子の情報は Turgeon (1998) および Singh & Ashby (1998) を参考にした. また, 交配型識別名は保存領域の存在に基づいた識別名で示した (Turgeon, 1998).

型 (例えば MAT-1 と MAT-2) の菌株が存在する. それぞれの菌株の交配型は, 染色体上の交配型遺伝子座 (mating type gene locus) に存在する交配型遺伝子 (mating type gene: *MAT*) によって決定される. 子のう菌類 Loculoascomycetes 綱に属する *C. heterostrophus* を例にとると, 交配

型 MAT-1 および MAT-2 の株は, それぞれ, 約 1.2 kb の, DNA 塩基配列で相同性の低い領域 (イディオモルフ: idiomorph) を持つ (図3)^{6,10)}. *MAT-1* イディオモルフ上には α -box タンパク質と呼ばれる DNA 結合部位を持つことが特徴である約 1.2 kb の *MAT-1* 遺伝子が, *MAT-2* イディオモルフ上には HMG (high mobility group)-box タンパク質と呼ばれる DNA 結合部位を持つことを特徴とする約 1 kb の *MAT-2* 遺伝子が存在する (表1)¹⁴⁾. 近縁のヘテロタリックな *Cochliobolus* 属他種でもほぼ同様の構造を持つことが示されている¹⁵⁾. 一方, 子のう菌類 Pyrenomycetes 綱に属する *Neurospora crassa* や *Podospora anserina* では, 両イディオモルフがより長く, *MAT-1* 相同イディオモルフ上に三つの遺伝子 (*N. crassa*: *mat A-1*, *mat A-2*, *mat A-3*; *P. anserina*: *FMR1*, *SMR1*, *SMR2*) が, *MAT-2* 相同イディオモルフ上に HMG-box タンパク質を持つ遺伝子 (*N. crassa*: *mat a-1*; *P. anserina*: *FPR1*) が存在することが示されている (図3, 表1)^{16,17)}. また, 最近, Discomycetes 綱に属する *Pyrenopeziza brassicae* の交配型遺伝子領域の構造も明らかにされた (図3, 表1)¹⁸⁾.

交配型遺伝子領域の機能

ヘテロタリックな子のう菌は交配に先立ってパートナー, すなわち異なる交配型の菌株を認識しなくてはならない. また, これまでに交配型遺伝子が確認されたすべての子のう菌において, 交配型は一つの遺伝子座で決定されていることが遺伝学的解析により明らかになっている.

Podospora anserina において, 交配型遺伝子領域が交配初期の細胞融合およびその後の完全世代形成をコントロールしていること, *MAT-1* 相同遺伝子領域上にコードされる三つの遺伝子が雌性稔性に必要であることが明らかにされている^{16,19)}. また, *C. heterostrophus* では, 交配型遺伝子領

域を部分的に除去した、あるいは、交配型遺伝子領域欠損株へ部分的に同領域を挿入した株を用い、テスターとの交配により領域各部分の機能が調査されており、その結果、*MAT-1* あるいは *MAT-2* 遺伝子を含む約 1.5 kb の領域が交配型の認識と子のう胞子の形成に関与していること、その下流の約 160 bp が子のう胞子の形成つまり完全稔性に関与していることが Wirsal ら (1996; 1998) によって示されている^{20,21)}。

さらに、Turgeon ら (1993) は、ヘテロタリックな *C. heterostrophus* の *MAT-1* 菌株の染色体に *MAT-2* 遺伝子領域を挿入すると、ホモタリックに完全世代を形成する (*MAT-2* 菌株に *MAT-1* を入れても同様) こと⁹⁾、また、他種で発現させた (heterologous expression) 場合でも交配型遺伝子として機能する場合があることを報告している。

交配型および交配型遺伝子の識別名

子のう菌の交配型は、実際の交配実験における組み合わせに基づいて、種毎の識別名がつけられており、各交配型遺伝子の識別名もこれに準じた形で種毎に独自のものを与えられている (表 1)^{4~6,18,22~24)}。ところが、複数の子のう菌から交配型遺伝子領域がクローニングされ、これらの DNA・アミノ酸レベルの比較を行ってみると、二つの交配型遺伝子それぞれに種を超えて相同性の高い保存領域があることが判明した。これが、前述の α -box および HMG-box タンパク質コード領域である (図 3, 表 1)。子のう菌においては、一つの遺伝子座によって交配型が決定されているため、 α -box を含む交配型遺伝子領域を持つものを *MAT-1*、HMG-box を含む交配型遺伝子領域をもつものを *MAT-2* と、遺伝子領域の構造を基にした交配型の識別名を与えること、さらにこれに基づいて統一的な交配型遺伝子の識別名を設定することが Turgeon ら (1998) により提案されている⁹⁾ (表 1)。これにより、異種間における交配型遺伝子の構造や機能の比較の際により便利になることが期待されている。

交配型遺伝子のクローニングの新技术

従来、交配型遺伝子領域の取得は容易でなく、特に、ヘテロタリックな菌以外からの取得は不可能であった。ヘテロタリックな *C. heterostrophus* の交配型遺伝子領域は、一方の交配型 (例えば *MAT-1*) の菌株のコスミドライブラリーを作製し、これの一つずつもう一方の交配型 (*MAT-2*) の菌株のゲノムに挿入し、レシピエントのホモタリックな完全世代形成を指標にスクリーニングし、さらにサブクローニングとスクリーニングを繰り返すことで取得されたように、非常に時間および手数のかかる研究であった⁹⁾。

最近、筆者らは保存性が高い *MAT-2* 上の HMG-box 領域の塩基配列情報をベースに縮重プライマー (degenerate

primer) を設計した⁷⁾。このプライマーを用いて PCR 法により、ヘテロタリック、ホモタリック、asexual の如何を問わず多くの子のう菌から HMG-box 領域の約 270 bp のフラグメントを取得できた。得られたフラグメントを基に、TAIL-PCR 法や Inverse-PCR 法により、*MAT-2* イディオモルフ全長とそれを挟む両側の両交配型に共通の領域 (フランキングリジョン: flanking region) をクローニング、さらにヘテロタリックな菌においてはこの両側の共通領域上に設計したプライマーを用いた PCR により、*MAT-1* イディオモルフ全長をも取得することができるようになった⁷⁾。

ホモタリックな子のう菌の交配型遺伝子領域

すでに述べたように、ホモタリックな子のう糸状菌は、他の交配型の菌株と交配することなく、自ら完全世代を形成することができる。前述の PCR ベースの方法を用いて Turgeon らのグループは、ホモタリックな子のう菌から交配型遺伝子領域のクローニングを試み、取得に成功した⁹⁾。その結果、*Cochliobolus homomorphus*, *C. luttrellii*, *C. kusanoi* や *Mycosphaerella zeae-maydis*, *Neurospora tericola* 等のホモタリックな子のう菌が、同一染色体上に両方の交配型遺伝子 (すなわち *MAT-1* および *MAT-2* に相当する) を含む領域を持っていること、しかも、両交配型遺伝子が通常近接して存在し、種によっては融合していることを明らかにしたのである^{9,25,26)}。子のう菌の進化の過程において、「ヘテロタリックな菌からホモタリックな菌が誕生した」のか、あるいはその逆なのかについては興味を持たれるところであり、今後の研究の進展が期待される。

交配不完全性 (asexuality)

「asexual な子のう菌は何故交配しないか?」は、興味深い疑問である。この疑問に答える仮説として、「交配型遺伝子領域を欠く」、「交配型遺伝子の機能不全」、「交配可能な個体群 (交配群: mating population) 中に片方の交配型の株のみが存在する」、「交配型遺伝子の下流で機能する完全世代形成に関与する遺伝子 (群) の不全」が想定されてきた。

図 2 において、交配不完全性は、D および G・H で示されている。この場合、交配型 1 および 2 の菌株とも雌性不稔である (双方が雄性不稔であることも否定できないが、前述のように雄性不稔の株はこれまで見いだされていない)。あるいは、雌性・雄性共に稔性でありながら交配群中に片方の交配型を持つ菌株だけが存在する (すなわち、D の状態になり得ず、常に G あるいは H のような状態に陥っている) ため、交配の可能性が無いことで説明される。

asexual な子のう菌の交配型遺伝子領域

筆者らは、PCR ベースの交配型遺伝子のクローニング

法⁷⁾を用いて、これまでに2種の asexual な子のう菌から交配型遺伝子領域を取得した。 *F. oxysporum* および *A. alternata* で、共に *MAT-1* あるいは *MAT-2* イディオモルフを持つ菌株が存在することを確認した²⁷⁾。従って、これらの菌については、asexual である理由として想定された「交配型遺伝子領域を欠く」が否定されたことになる。

F. oxysporum の交配型遺伝子領域の構造は、その後取得された近縁のヘテロトリック種である *G. fujikuroi* と酷似していることが判明した^{28,29)}。同様に、*A. alternata* の交配型遺伝子領域の構造はヘテロトリックな *C. heterostrophus* と類似していた²⁷⁾。従って、今後 asexual な菌とヘテロトリックな菌の交配型遺伝子の機能の比較・解析を進める必要があると考えられる。

ところで、asexual な *A. alternata* や *F. oxysporum* が両交配型遺伝子領域を持つことが明らかになったため、筆者らは試みに、それぞれの種内で、異なる交配型の菌株同士を交配させてみた。例えば、*A. alternata* No. 15A (*MAT-1*) × O-276 (*MAT-2*) を *C. heterostrophus* の交配条件に、*F. oxysporum* 880621a-1 (*MAT-1*) × SUF959 (*MAT-2*) を *G. fujikuroi* の交配条件に置いてみたわけであるが、残念ながらこれまでに完全世代の形成は認められていない。

asexual な子のう菌の交配型遺伝子の機能

筆者らは、asexual な *A. alternata* よりクローニングした *MAT-1* および *MAT-2* 遺伝子領域 (プロモーター領域を含む) を、交配型遺伝子領域を除去した *C. heterostrophus* (以下 *MAT-0* と表記する) にそれぞれ挿入し、得られた形質転換体 *C. heterostrophus* *MAT-0* [*A. alternata* *MAT-1*] および *C. heterostrophus* *MAT-0* [*A. alternata* *MAT-2*] の交配能を *C. heterostrophus* の交配条件 (前述) で検定した。その結果、*C. heterostrophus* *MAT-0* [*A. alternata* *MAT-1*] × *C. heterostrophus* *MAT-2*, *C. heterostrophus* *MAT-0* [*A. alternata* *MAT-2*] × *C. heterostrophus* *MAT-1*, *C. heterostrophus* *MAT-0* [*A. alternata* *MAT-1*] × *C. heterostrophus* *MAT-0* [*A. alternata* *MAT-2*] で子のう殻の形成が認められ、*A. alternata* の両交配型遺伝子の機能が正常であることが判明した³⁰⁾。

これは、ヘテロトリックな *C. heterostrophus* の近縁 asexual 種 *Bipolaris sacchari* の *MAT-2* が *C. heterostrophus* 上で機能を持つという観察結果^{31,32)} と類似であり (*B. sacchari* の *MAT-1* の機能性は調べられていない)、asexual である理由の二つ目として想定された「交配型遺伝子の機能不全」を否定する結果となった。ところが、逆に、*C. heterostrophus* の交配型遺伝子を *B. sacchari* に導入しても *B. sacchari* はヘテロトリックに、あるいはホモトリックに完全世代を形成しないことがすでに報告されており³¹⁾、この結果は「交配型遺伝子の下流で機能する完全世代形成に関

与する遺伝子 (群) の不全」が asexual の原因であることを示唆している。

一方、筆者らは、RT-PCR により、asexual な *A. alternata* や *F. oxysporum* の交配型遺伝子領域に存在する全ての遺伝子 (*A. alternata*: *MAT-1*, *MAT-2*; *F. oxysporum*: *MAT-1-1*, *MAT-1-2*, *MAT-1-3*, *MAT-2*) が、近縁ヘテロトリック種と同様に発現していることを確認している³⁰⁾。

病原菌出現の進化学的考察と交配の関連

Leslie & Klein (1996) は、遺伝統計学的見地から、遺伝子組換えの重要な「場」である交配の能力を失った菌は世代を重ねるにつれ淘汰されるはずであると考えた³³⁾。しかしながら、植物病原子のう菌等には asexual な株が多く存在している。彼らの解析によれば、「交配することが次世代にとって不利になる場合」があった場合にだけ asexual な菌がヘテロトリックな菌より優性になり得、多数を占めることが可能になる³³⁾。

ところで、筆者らは、asexual な *F. oxysporum* の多数の菌株について交配型を識別した結果、興味深い結果を得た。例えば、トマト萎凋病の病原菌 *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* には、進化学的に異なる祖先をもつ二つのグループ (多分、異なる交配群を構成していると考えられている) が存在することが示されている。リボゾーム DNA の IGS 領域等の塩基配列を元に作製した系統樹上で、両グループに属する菌株はそれぞれ別のクラスターを成して存在する^{34,35)}。このうちの一つのグループに属する (表2中にCKで示した) 菌株は、米国フロリダ州やイタリアで少数の分離例があるにすぎず、我が国で分離されたすべての菌株を含めてその他世界各地より分離された菌株はもう一つのグループ (表2中に一で示した) に属すると考えられる。これら菌株について交配型をPCR法で識別したところ、前者のグループに属する菌株はすべて *MAT-2*、後者に属する株はすべて *MAT-1* であることが判明した (表2)³⁶⁾。以上の結果は、トマトに対する病原性を獲得した二つの祖先より asexual な増殖を独立に繰り返し、イタリアとフロリダに分布した群と世界的に分布した群の2群が現存することを示唆している。

さらに著者の推測を重ねさせていただくと、「トマトに対する病原性を獲得した」ことは、「トマト」という有利な増殖の場を見いだしたことになる。他の菌株に対する優位性を持っていると考えられる。逆に言うと、トマトに病原性を持たない株と交配することは、次世代の一部の菌株が有利な増殖の場をみすみす失うことになる。すなわち、「交配が次世代にとって不利になりうる」ため、asexual な増殖を繰り返すようになったのではないかと考えている。

表2 *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* 野生株の交配型識別

菌株番号	由来 ^{a)}	レース	原産地	グループ ^{b)}	交配型 ^{c)}
6531	IFO	1	九州	—	MAT-1
16417	ATCC	1	アメリカ	—	MAT-1
103036	MAFF	1	三重	—	MAT-1
103038	MAFF	1	茨城	—	MAT-1
305121	MAFF	1	日本	—	MAT-1
305559	MAFF	1	静岡	—	MAT-1
727501	MAFF	1	日本	—	MAT-1
744006	MAFF	1	福岡	—	MAT-1
73	Kistler	1	イタリア	CK	MAT-2
880621a-1	Arie	2	今市 (栃木)	—	MAT-1
103042	MAFF	2	宇都宮 (栃木)	—	MAT-1
103043	MAFF	2	市貝 (栃木)	—	MAT-1
1330	SUF	2	日本	—	MAT-1
16605	ATCC	2	アメリカ	—	MAT-1
46933	ATCC	2	南アフリカ	—	MAT-1
GD-40	Kistler	2	フロリダ (アメリカ)	CK	MAT-2
MN-60	Kistler	2	フロリダ (アメリカ)	CK	MAT-2

^{a)} IFO: 発酵研究所, ATCC: American Type Culture Collection, MAFF: 農林水産省農業環境技術研究所, Kistler: Prof. H. C. Kistler, USDA, SUF: 信州大学. ^{b)} CK で示した株は系統進化学的研究³⁵⁾により, 系統樹上で他株と別のクラスターを形成すると考えられる. ^{c)} 交配型識別用プライマー^{28,36)}を用いて PCR 法により検定した結果.

おわりに

これまでに得られている研究成果を総合すると, asexual な子のう菌が交配能を示さない原因としては, 「交配可能なポピュレーション中の交配型が片方のみである」, 「交配型遺伝子の下流で機能する完全世代形成に関与する遺伝子(群)の不全」の二つが候補として現在のところ残っている.

最後の項で示したように, 進化学的考察からは前者がその原因であることが示唆される. しかし一方で, *C. heterostrophus* の交配型遺伝子を導入しても *B. sacchari* に完全世代を形成させることができなかった実験例は, 後者の可能性を示唆している³¹⁾. 今後は, 交配型遺伝子の下流で機能する遺伝子(群)の解析が, すでにかなり解析が進んでいる酵母の例を参考に進められていくと考えられる. その過程で, 子のう菌の自他認識・シグナル伝達・形態形成等のメカニズムに関する基礎的知見が得られると思われるが, 「子のう菌は真核生物の理想的なモデル系である」とも言われるように, 動植物を含めた生物学的に興味深い情報が集積されることが期待される.

ところで, *F. oxysporum* の様に交配を行わない asexual な子のう菌は, 交配によって代わる遺伝子組み換えの「場」を持っているのであろうか. 無性的な菌糸融合がその「場」としての最も高い可能性を持つと考えられる. 事実, *F. oxysporum* は同じ菌糸融合群 (vegetative compatibility group: VCG) に属する菌株間で菌糸融合し, 安定な二核体を形成することが報告されている^{37,38)}. VCG は, 交配型と異なる遺伝子領域 *vc* や *het* によって決定されていると言

われているが, これらと交配型遺伝子の構造的, あるいは情報伝達における関連についても興味を持たれるところである.

なお, 最後にコーネル大学 (B. G. Turgeon 教授, O. C. Yoder 教授) における子のう菌の交配型遺伝子に関するプロジェクトに筆者とほぼ同時期に携わった S. H. Yun 博士 (現, 韓国 Soonchunhyang 大), S. Wirsal 博士 (現, ドイツ Konstanz 大), 山口健一博士 (現, 三井化学), 寺岡 徹博士 (東京農工大学), および現在, 理化学研究所において *F. oxysporum* および *A. alternata* の交配型遺伝子の研究を行っている金子 功博士, 吉田隆延氏 (農林水産省東北農業試験場), 野口雅美氏 (農林水産省農薬検査所) を紹介させていただくとともに, 今回本稿を記すに当たって数多くの情報をいただいたことに対して感謝の意を示したい. また, 本文中あるいは表中で使用した菌株の一部は, 鳥取大学 児玉基一郎博士, 信州大学 下坂 誠博士, USDA H. C. Kistler 博士のご厚意により分譲いただいたもので, この場をお借りして御礼申し上げる.

引用文献

- 1) I. R. Sanders: *Naure* **399**, 737 (1999)
- 2) 加藤 肇: いもち病—研究と防除, 日本バイエルアグロケム, 東京, p. 14, 1997
- 3) N. L. Glass, J. Grotelueschen & R. L. Metzberg.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **87**, 4912 (1990)
- 4) C. Staben & C. Yanofsky: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **87**, 4917 (1990)

- 5) R. Debuchy & E. Coppin: *Mol. Gen. Genet.* **233**, 113 (1992)
- 6) B. G. Turgeon, H. Bohlmann, L. M. Ciuffetti, S. K. Christiansen, G. Yang, W. Schafer & O. C. Yoder: *Mol. Gen. Genet.* **238**, 270 (1993)
- 7) T. Arie, S. Christiansen, O. C. Yoder & B. G. Turgeon: *Fungal. Genet. Biol.* **21**, 118 (1997)
- 8) E. Coppin, R. Debuchy, S. Arnaise & M. Picard: *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **61**, 411 (1997)
- 9) B. G. Turgeon: *Annu. Rev. Phytopathol.* **36**, 115 (1998)
- 10) M. A. Nelson: *TIG* **12**, 69 (1996)
- 11) J. Leach, B. R. Lang & O. C. Yoder: *J. Gen. Microbiol.* **128**, 1719 (1982)
- 12) H. D. VanEtten: *Phytopathology* **68**, 1552 (1978)
- 13) R. L. Bowden & J. F. Leslie: *Phytopathology* **89**, 182 (1999)
- 14) G. Leubner-Metzger, B. A. Horwitz, O. C. Yoder & B. G. Turgeon: *Mol. Gen. Genet.* **256**, 661 (1997)
- 15) S. K. Christiansen, S. Wirsal, S.-H. Yun, O. C. Yoder & B. G. Turgeon: *Mycol. Res.* **102**, 919 (1998)
- 16) R. Debuchy, S. Arnaise & G. Lecellier: *Mol. Gen. Genet.* **241**, 667 (1993)
- 17) A. V. B. Ferreira, S. Saupe & N. L. Glass: *Mol. Gen. Genet.* **250**, 767 (1996)
- 18) G. Singh & A. M. Ashby: *Mol. Microbiol.* **30**, 799 (1998)
- 19) E. Coppin, S. Arnaise, V. Contamine & M. Picard: *Mol. Gen. Genet.* **241**, 409 (1993)
- 20) S. Wirsal, B. G. Turgeon & O. C. Yoder: *Curr. Genet.* **29**, 241 (1996)
- 21) S. Wirsal, B. Horwitz, K. Yamaguchi, O. C. Yoder & B. G. Turgeon: *Mol. Gen. Genet.* **259**, 272 (1998)
- 22) O. C. Yoder, B. Valent & F. Chumley: *Phytopathology* **76**, 383 (1986)
- 23) S. Kang, F. G. Chumley & B. Valent: *Genetics* **138**, 289 (1994)
- 24) N. L. Glass & C. Staben: *Fungal Genetics Newsletter* **44**, 64 (1997)
- 25) N. P. Beatty, M. L. Smith & N. L. Glass: *Mycol. Res.* **98**, 1309 (1994)
- 26) S.-H. Yun, M. L. Berbee, O. C. Yoder & B. G. Turgeon: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**, 5592 (1999)
- 27) 吉田隆延・有江 力・野口雅美・野村良邦・O. C. Yoder・B. G. Turgeon・山口 勇: 日植病報 **64**, 373 (1998)
- 28) T. Arie, T. Yoshida, T. Shimizu, M. Kawabe, K. Yoneyama & I. Yamaguchi: *Mycoscience* **40**, 311 (1999)
- 29) S.-H. Yun, T. Arie, M. Klein, S.-H. Lee, O. C. Yoder & B. G. Turgeon: "Abstract Book for 20th Fungal Genetics Conference," Pacific Grove, CA, USA, p. 93, 1999
- 30) I. Kaneko: personal communication
- 31) A. Sharon, K. Yamaguchi, S. Christiansen, B. A. Horwitz, O. C. Yoder & B. G. Turgeon: *Mol. Gen. Genet.* **251**, 60 (1996)
- 32) 山口健一: 化学と生物 **36**, 285 (1998)
- 33) J. F. Leslie & K. K. Klein: *Genetics* **144**, 557 (1996)
- 34) K. O'Donnell, C. Kistler, E. Cigelnik & R. C. Ploetz: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**, 2044 (1998)
- 35) C. Kistler: personal communication
- 36) T. Arie, T. Yoshida, S. Gouthu, T. Shimizu, K. Iizuka, K. Yoneyama, O. C. Yoder, B. G. Turgeon & I. Yamaguchi: "Abstract Book 2 for 7th International Congress of Plant Pathology," Edinburgh, UK, p. 1.10.8, 1998
- 37) H. C. Kistler, C. Alabouvette, R. P. Baayen, S. Bentley, D. Brayford, A. Coddington, J. Correll, M.-J. Daboussi, K. Elias, D. Fernandez, T. R. Gordon, T. Katan, H. G. Kim, J. F. Leslie, R. D. Martyn, Q. Migheli, N. Y. Moore, K. O'Donnell, R. C. Ploetz, M. A. Rutherford, B. Summerell, C. Waalwijk & S. Woo: *Phytopathology* **88**, 30 (1998)
- 38) A. Molnar, L. Sulyok & L. Hornok: *Mycol. Res.* **94**, 393 (1990)

略 歴

有江 力

Vol. 23, No.3, p.355 参照