

第三章 植物の病害防御機構 (2)

動的抵抗性で観察される植物特有の現象

非親和性の組合せで病原菌が宿主に感染しようとするときに、宿主内で多くの植物特有の生理・生化学的な反応や形態的变化が進行します。これらの反応は、どれかひとつだけが個別に進行するのではなく、常にいくつもの反応が複合的に進行します。また、活性酸素の生成のように感染後に秒～分単位で開始される反応から、抗菌性物質の産生や細胞壁の硬化のように数時間から日単位を要する反応もあります。その過程では多大なエネルギーの消費と一部の細胞の犠牲をとまいません。しかし、そのことにより、抵抗反応は強固なものとなり、植物は病原菌の感染から身を護ることができます。以下に、主要な生理・生化学的な反応や形態的变化について紹介します（図3-2を参照してください）。

1. 過敏感反応

過敏感反応 (hypersensitive reaction ; HR) とは、非親和性の関係にある病原菌が侵入しようとするときに宿主植物が示す急激な生理・生化学的、形態的な変化のことです。病原菌が侵入を開始すると間もなく原形質流動が停止し、続いて被侵入細胞が死亡するとともに侵入した病原菌も生育を停止します。このときに、細胞内容物の顆粒化、褐変化が観察される場合があります。過敏感反応に含まれる急激な細胞死を「**過敏感細胞死**」と称します。過敏感細胞死に先立って、主に原形質膜に存在するNADPHオキシダーゼに依存する活性酸素（スーパーオキシドなど）が生成することが知られています。活性酸素は、宿主細胞と病原菌の両方に細胞毒性を示すとともに、防御遺伝子の活性化のメッセンジャー(情報伝達物質)として機能することが報告されています。活性酸素種の生成には急激な酸素消費をとまなうことから、この現象は「オキシダティブバースト」とよばれています。過敏感細胞死は、感染を受けた局部の細胞が病原体を道連れに自発的に細胞死するものです。過敏感細胞死は、移動という危機回避手段をもっていない植物が体の一部を犠牲にすることで個体全体を護るといふ、進化の過程で獲得したすぐれた戦略といえましょう。

2. パピラの形成

クチクラから侵入（角皮侵入）した病原菌の侵入菌糸の回りを取り囲むように、宿主細胞内に乳頭状の構造物がつくられることがあります。これを「パピラ（papilla）」といいます。パピラとは乳頭状の突起という意味です。パピラは、宿主細胞の細胞壁と細胞膜の間に、カロース（グルコースが重合した多糖）、フェノール類、珪酸などが沈着してできたもので、非親和性の関係にある病原菌が侵入するときに急速に成熟することから病原菌の侵入に対する物理的な防御壁と考えられています。パピラは、細い針などの刺し傷によっても形成されます。

3. 感染特異的蛋白質の産生

病原菌の感染にともなって宿主植物では非常に多くの遺伝子の発現が誘導され、誘導された遺伝子に対応する蛋白質が合成されます。これらの中に、感染特異的蛋白質（pathogenesis-related protein；略して「PR蛋白質」という）とよばれる一群の蛋白質があります。PR蛋白質は、現在17グループに分けられていて、それらのグループは発見された順にPR-1、PR-10などと命名されています。PR蛋白質には、糸状菌に抗菌的に作用すると考えられるグルカナーゼ、キチナーゼ、タウマチンのほかリグニン化（木化；「細胞壁の硬化」の項で解説）に関与するパーオキシダーゼなどが含まれています。まだ機能が不明な蛋白質もありますが、一般的には、PR蛋白質は病原菌感染に対する抵抗性の一部として機能していると考えられています。また、一部のPR蛋白質の遺伝子は、抵抗性が誘導されているかどうかを知るためのマーカーとして用いられています。

4. 抗菌物質（ファイトアレキシン）の産生

多くの植物は、病原菌が感染するときや感染した後に新たに低分子の抗菌性物質を合成しそれを植物体内に蓄積させます。この抗菌物質のことを、「ファイトアレキシン」といいます。ファイトアレキシンは、健全な植物には含まれていないという特徴があります。これまでに、テルペン類、フラボノイド類、フラン誘導體など植物特有の多様な化合物がファイトアレキシンとして感染植物から単離されています。植物体内で合成されるファイトアレキシンの種類は植物種で決まっており、イネでは、モミラクトン2種、オリザレキシン7種、ファイトカサン5種にサクラネチンを加えた15化合物が報告されています。サクラネチン以外は植物ホルモンのひとつであるジベレリンと同じジテルペンに属する物質であり、ジベレリンを含めたそれぞれの化学構造と推定生合成経路は類似しています。

ファイトアレキシンは、親和性の関係にある病原菌が感染しても合成され蓄積しますが、非親和性の組合せの方がより早く蓄積します。イネでは、親和性の組み合わせで生じた病斑の周囲でもファイトアレキシンが高濃度で蓄積していることから、ファイトアレキシンは侵入した病原菌の生育を阻害するとともに、病斑がある程度以上に拡大するのを抑制する作用ももっているものと思われます。

5. 細胞壁の硬化

植物に病原菌が感染すると細胞壁が、リグニン (lignin) 化や糖蛋白質の架橋形成により硬くなります。硬くなった細胞壁は、物理的な防御壁となって病原菌の菌糸伸展を防ぎます。

リグニンは、アミノ酸のフェニルアラニンやチロシンからつくられたフェノール性化合物（フェニルプロパノイド）が重合して複雑な3次元状網目構造を形成している高分子物質で、高等植物の細胞壁に沈着すると組織を木化させます。よく知られているように通常の植物は、木化によって強固な木部組織を形成し、それが植物体を物理的に支えます。病原菌の攻撃を受けると、病斑部の柔組織細胞壁にリグニンが沈着することがしばしば観察されています。非親和性の関係にある病原菌が感染したときは、菌糸の伸展に先立った位置の細胞でリグニン化の進行が観察されています。逆に、親和性の組み合わせでは菌糸の伸展より遅れてリグニン化される（防御壁の役割を果たせない）ことから、リグニン化は抵抗反応のひとつと考えられています。リグニンの原料となるフェノール性化合物の生成にはフェニルアラニンアンモニアリアーゼ（PAL；パルという）が鍵酵素となり、フェノール性化合物が重合するときにはパーオキシダーゼやポリフェノールオキシダーゼが関与します。これらの酵素は、病原菌の感染にともなって活性化されたり新たに合成されたりします。

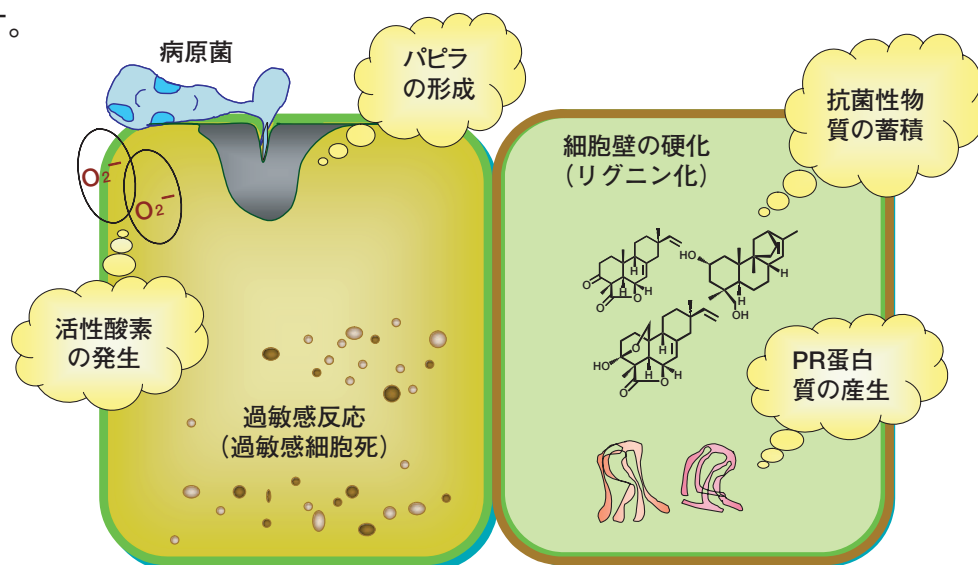


図3-2 動的抵抗性で観察される植物特有の防御反応

全身に伝わる感染緊急シグナル

植物は、一部の組織で病原菌の感染を受けると緊急シグナルを全身 (systemic) に発信し、未感染組織に防御態勢を準備 (誘導) させることができます。感染シグナルを全身に伝える伝達経路は、複数あることが知られており、代表的な経路を図3-3に示しました。

最もよく研究されているのが全身獲得抵抗性 (systemic acquired resistance ; SAR) シグナル伝達経路です。SARは、過敏反応をひきおこすような病原菌が感染すると、感染の局所で生じたシグナル物質が篩管組織を経由して全身に移動し、結果として植物がさまざまな病原菌に対して全身で抵抗性になる現象です。SARでは、植物ホルモン的な成分であるサリチル酸が重要な役割を果たします。図3-4に示したように、サリチル酸は、感染部位で蓄積するほかシグナルが伝えられた先の細胞でも蓄積します。サリチル酸が蓄積すると、*NPR1* (PR蛋白質産生制御因子)、*WRKY* (転写制御因子)、*PR-1*、*-2*、*-5*蛋白質などの遺伝子が順次誘導され、抵抗性が発現すると考えられています。

SARにおける全身移動性シグナル物質の正体は長い間ナゾでしたが、2007年にそれがサリチル酸メチル (MeSA) であることが分かりました。感染部位でサリチル酸がメチルエステル化されてMeSAとなり、移動先ではエステラーゼの働きによりMeSAが再びサリチル酸に戻るとい仕組みも明らかとなりました (図3-4)。MeSAには消炎作用があり、スポーツ後の筋肉痛を和らげるための鎮痛消炎剤「サロメチール®」などにも配合されています。MeSAは、植物の感染防御だけでなく私たちの肉体的ストレス解消にも役に立っている物質ということになります。その後、MeSAは揮発性であるため植物体内移動性の伝達物質としては不適當であり、実際のシグナル物質は脂肪酸の仲間のアゼライン酸であるとの論文が発表されました。また、SARについての研究は主としてナス科 (タバコやトマト) やアブラナ科 (アラビドプシス ; シロイヌナズナの学名) 植物を用いて行われたものですが、イネでは類似しているが少し異なったシグナル伝達系が機能していることも示唆されています。いずれも今後の検証が必要です。

SAR以外の抵抗性誘導シグナル伝達経路としては、抗菌性蛋白質ディフェンシン (PDF1.2) の蓄積をともなうものや、根における感染刺激が全身に伝えられる誘導全身抵抗性 (induced systemic resistance ; ISR) が知られています (図3-3)。これらの抵抗性誘導では、サリチル酸の蓄積は認められず、エチレンとジャスモン酸が関与するという共通点があります。ジャスモン酸は、傷害シグナルの伝達にも関与する植物ホルモンです。

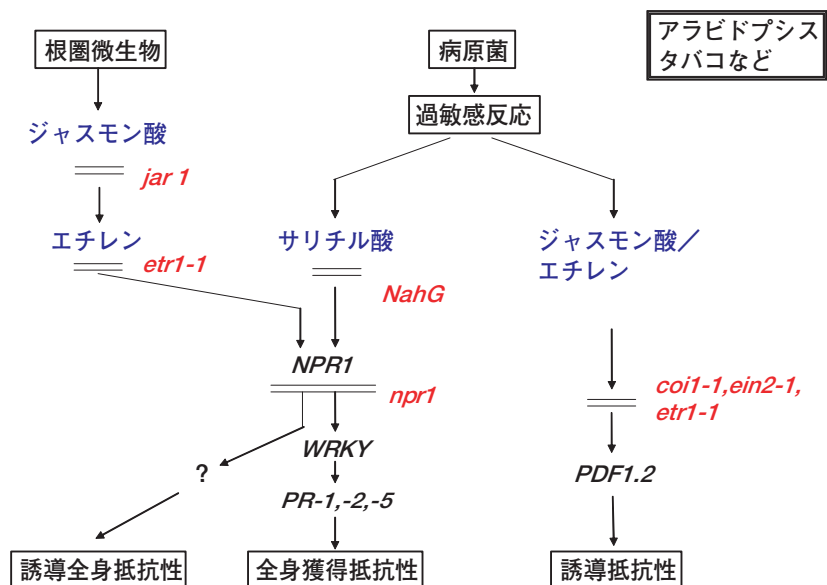


図3-3 抵抗性反応誘導におけるシグナル伝達経路の概略
 (赤字は、シグナル伝達経路が機能しなくなった変異植物体を示す。
 これらの変異体を用いることでシグナル伝達経路が解明された)

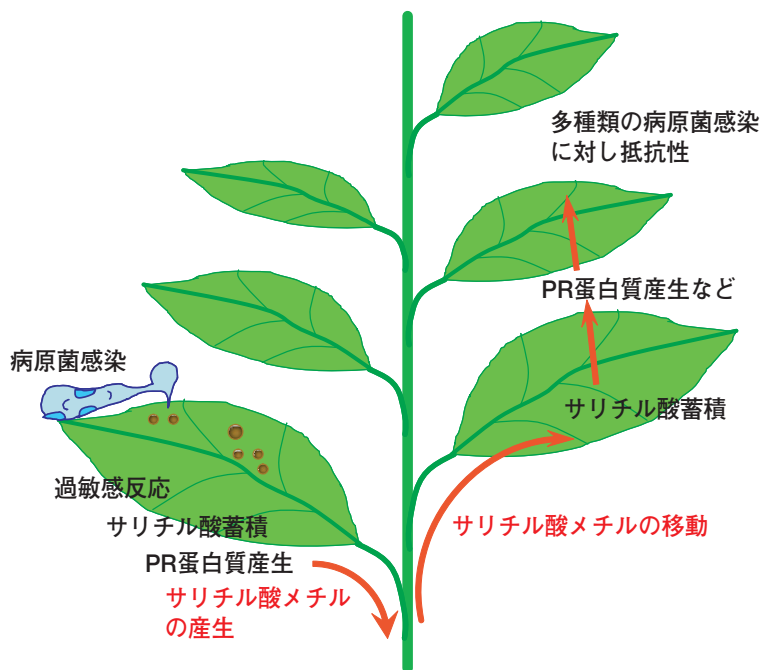


図3-4 サリチル酸メチル説による全身獲得抵抗性 (SAR) の概要