

疫病菌はどのようにして出現したのか

大阪府立大学 ^{とう}東 ^{じょう}條 ^{もと}元 ^{あき}昭
和歌山県農業試験場 ^{おお}大 ^{たに}谷 ^{よう}洋 ^こ子

はじめに

疫病菌がどのように出現し現在のように多様な種に分化して地球上に広く分布するに至ったのか。また類縁生物とはどのような系統関係にあるのか。疫病菌が属する卵菌についての最近の分子生物学的解析や化石証拠からその答えが徐々に明らかになってきている。疫病菌の進化の道筋を知ることは、この菌の生物学的理解につながるだけでなく防除技術の開発など実用面でも有用である。疫病菌とその近縁生物と進化過程の違いがわかれば、それらが互いに異なった生態や薬剤反応を示す理由を説明しやすくなる。例えば殺菌剤として世界中で使われているメタラキシル剤は疫病菌等に卓越した効果を示す一方で、同じ卵菌のアファノミセス菌にはほとんど効果を示さない。また両者は形態とくに遊走子のうの形成過程が大きく異なる（図-1、およびURL: <http://www.jppa.or.jp/shuppan/tosho.html>）。疫病菌とアファノミセス菌の進化過程の違いを知れば、このような違いが理解できるかもしれない。また殺菌剤や生態的防除などの対策を考える上でも、病原の進化過程や互いの類縁関係の理解は役立つだろう。

ここでは現在のような多様な疫病菌が現れるまでの道筋を、最近の化石研究や分子生物学的解析の資料に基づいて、祖先生物の出現にまで遡って概観したい。

I 卵菌の出現

卵菌は不等毛植物 (heterokontophyta, クロミスタ, ストラメノパイル, 黄色藻類とほぼ同義) に属する。不等毛植物は珪藻, ワカメ, コンブなどの藻類を含み, 繊毛虫類や渦鞭毛植物からなるアルベオラータと共通の祖先から進化したと考えられている (図-2)。不等毛植物は生活環の一部で2本の鞭毛をもつ遊泳性細胞を形成し, 鞭毛の一方のみが管状の小毛を持つことから「不等毛」と名付けられた。この小毛は珪藻の精子, ワカメの遊走子, 卵菌の遊走子などとして見られる。不等毛植物はその名の通り, 基本的には細胞中に葉緑体が存在す

る。卵菌は進化の過程で葉緑体を失った不等毛植物の1つとして位置づけられる (図-2)。最初の不等毛植物が地球上に現れたのは7億3500万~4億3400万年前と推定されている (BROWN and SORHANNUS, 2010)。葉緑体や不等毛をもつ単細胞生物で, 無機物・有機物の両方をエネルギー源にする混合栄養生物 (mixotrophic) であったと考えられている。この生物を起源として, いくつかの群が葉緑体を失って完全な従属栄養性になり, その1つが卵菌へと進化した。

地球上に最初に現れた卵菌は海中に生息し全実性 (holocarpic) の殺菌菌 (necrotroph) であったと考えられている。全実性とは, 単細胞または少数の複数細胞からなる体制をもち, 細胞全体が遊走子のうとなり, 菌糸や栄養吸収のための構造を発達させない性質をいう。また殺菌菌とは, 生きた宿主組織に寄生するが毒素または酵素的作用によって宿主細胞を殺しながら, その死んだ原形質を栄養として摂取する性質をもつ菌類を指す。誕生初期の卵菌は, 海中の線虫, 節足動物, 藻類などから栄養を得ていたと考えられる。陸上性の節足動物が5~4億5千万年前に, また昆虫類が約4億8000年前に出現するのにともない (MISOFF et al., 2014), それらの幼体に寄生する形で卵菌が陸上に進出したのだろう (BEAKES et al. 2014)。同時期に淡水性藻類や陸上植物 (コケ類) に宿主を転換した卵菌が存在し, 最初の植物寄生性卵菌になった。またこの過程で分実性 (eucarpic), つまり多細胞性で菌糸や栄養吸収のための構造を発達させた。なお植物寄生性卵菌が動物や藻類寄生性の卵菌から進化したとする説については議論の余地がある。病原性に関わる因子が動物と藻類と陸上植物の間で大きく異なるためである (JIANG and TYLER, 2012 ほか)。

このように卵菌は不等毛植物から分化して以降, 進化傾向としては, 海中生活・全実性・動物寄生から陸上生活・分実性・植物寄生へと変化した。その結果現れた陸上生活性の卵菌は, 大きく2つのグループ, ツユカビ類 (Peronosporales) とミズカビ類 (Saprolegniales) に分かれた (図-3)。これらのほとんどが分実性であり, 植物寄生性種が数多く含まれる。ツユカビ類とミズカビ類以外の卵菌には海中生活性で全実性のものが多い。化石証拠と分子生物学的解析から, 約3億年前には現在のツ