

持つ孢子形成遺伝子の発現システムとは別に様々なストレスによって誘発されるもので、その発現の転写レベルでの制御にはやはり σ 因子の σ^B が関わっている(表-1)²⁾。枯草菌では通常の増殖型の σ 因子は σ^A であるが、ストレスがかかると σ^B が活性化して100以上の遺伝子が発現し、一般ストレス応答が誘起する。枯草菌における一般ストレス応答に関係する主な遺伝子を表-2に示した²⁾。この σ^B 活性化機構はいくつかの Rsb タンパク質のリン酸化-脱リン酸化を中心とするカスケード調節システムで構成されており、そのストレスシグナル伝達経路はエネルギーストレスの場合と環境ストレスによる場合とで異なっているが、最終的には合流して、RsbV タンパク質の脱リン酸化が起こり、これがそれまで σ^B の活性を抑制していた抗 σ 因子の RsbW に結合して σ^B を遊離させる。遊離した σ^B はそれが認識する共通配列のプロモーターを

持つ一般ストレス応答の遺伝子群を発現させることになる(表-1)²⁾。

その他の細菌については、大腸菌と類似した σ 因子依存システムが他の腸内細菌や *Pseudomonas* 属細菌でも同定されており、枯草菌と類似した σ^B 活性化システムは *Listeria monocytogenes* や *Staphylococcus aureus* でも確認されている²⁾。

2. 一般ストレス応答と細胞抵抗性化

一般ストレス応答に関与する遺伝子には多くのものがある¹⁾。大腸菌の σ^S に制御されるストレス抵抗性関連の遺伝子として、酸化ストレス関係では、カタラーゼ遺伝子の *katG* と *katE*、ペリプラズム局在の SOD 遺伝子である *sodC*、DNA 修復に働くエキソヌクレアーゼIIIをコードする *xth*、DNA 結合タンパク質をコードする *dps* などがあり、浸透圧ストレスと熱ストレス関係では、トレハロース合成遺伝子の *otsBA* オペロンが代表的な例である(表-2)。酸ストレスに関わるものやその他のストレスについても多くのものが示唆されているが、他の調節システムも絡んでいて複雑であり、全貌を把握できていない。これらのストレス応答の遺伝子が発現することによってストレス下での細胞の不都合な状況が改善されたり、消滅することになる。

この一般ストレス応答の発現が細胞のストレス抵抗性にどれくらいの貢献をしているのかを知るには、この調節因子である σ^S や σ^B を欠失する大腸菌と枯草菌それぞれの変異株のストレス

表-2 枯草菌の一般ストレス応答に関係する主な遺伝子²⁾

遺伝子	機能
<i>clpC</i>	ATP 依存プロテアーゼ
<i>clpP</i>	ATP アーゼ調節ユニット
<i>ctsR</i>	クラスIII熱ショック遺伝子リプレッサー
<i>dps</i>	酸化ストレス抵抗性
<i>gtatB</i>	UDP-グルコースピロフォスホリラーゼ
<i>katB</i>	カタラーゼ (定常期)
<i>katX</i>	カタラーゼ (孢子)
<i>nadE</i>	NAD 合成酵素
<i>opuE</i>	プロリン輸送 (浸透圧調節)
<i>rsbV</i>	σ^B に対する抗 σ 因子
<i>rsbW</i>	σ^B に対する抗 σ 因子
<i>rsbX</i>	リン酸化型 RsvS のフォスファターゼ
<i>sigB</i>	σ^B の構造遺伝子

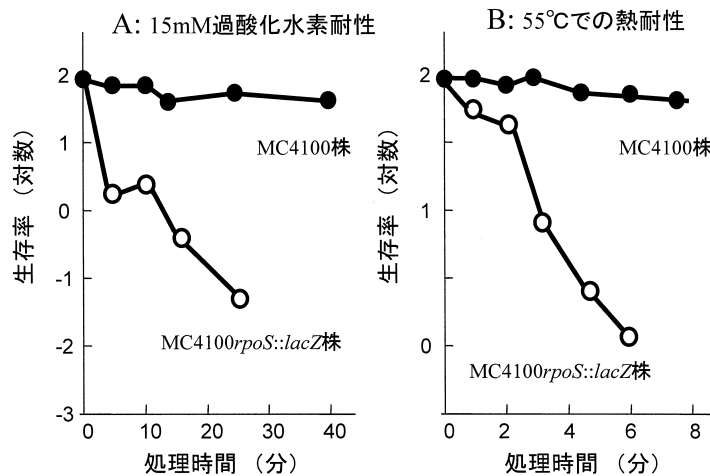


図-1 大腸菌 σ^S 欠損株 MC4100rpoS::lacZ の定常期細胞における過酸化水素耐性(A)と 55°C での熱耐性(B)³⁾