

令和元年6月11日現在

機関番号：12605

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H02536

研究課題名(和文) 小型染色体の構造・機能解析によるフザリウム菌の病原性分化機構の解明

研究課題名(英文) Study on mechanisms of pathogenicity divergence in *Fusarium oxysporum* by structural and functional analyses of small chromosomes

研究代表者

有江 力 (ARIE, Tsutomu)

東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：00211706

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 31,500,000円

研究成果の概要(和文)：植物病原性 *Fusarium oxysporum* には、宿主にし得る植物種の範囲に基づく分化型、さらに、宿主にできる品種に基づくレースの様に病原性が分化している。この分化は非常に明瞭かつ厳密であるにもかかわらず、その分化機構は未詳である。近年、*F. oxysporum* が生育に必須でない小型染色体を持つ場合があること、この小型染色体が病原性に関与することが報告された。本研究では、病原性を異にする *F. oxysporum* 菌株の小型染色体上の遺伝子や構造を解析・比較、病原性、宿主特異性決定、レース決定等に関与しているものがあることを示唆、未詳の分化型やレース等病原性分化機構解明のための基礎的知見を得た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物病原性 *Fusarium oxysporum* の分化型やレースの未詳な分化機構を、小型染色体の解析を通して明らかにすることができる可能性を示した。これは、これまでの病原と植物(抵抗性品種)のいたちごっこのメカニズム解析および小型染色体の寄与の解明につながり、植物病理学的に興味深いばかりでなく、今後の育種などによる病害防除のヒントになり、社会的意義がある。

研究成果の概要(英文)：Phytopathogenic *Fusarium oxysporum* is differentiated in virulence like formae speciales based on a range of plant species which can be the host, and races based on a range of cultivars which can be the host. Although this differentiation is very clear, the mechanism of differentiation has been unknown. Recently, it has been reported that *F. oxysporum* may have a small chromosome that is not essential for growth, and this small chromosome is involved in virulence. In this study, analyses and comparison of genes and structures on small chromosomes of *F. oxysporum* isolates with different virulence, suggesting that some genes may be involved in virulence, host specificity determination, race determination, etc. We obtained basic knowledge for elucidating pathogenic differentiation mechanisms such as forms and races.

研究分野：植物病理学

キーワード：フザリウム 小型染色体 宿主特異性 病原性分化 トマト萎凋病

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

人類は長い歴史の中で植物の栽培化を行い、耕作による安定した食料生産を実現してきた。しかし、その過程において、多様な植物病原菌に起因する病害に見舞われ、飢饉など多大な影響を受けてきた。植物病害に対抗するために、抵抗性を保持する植物品種が育種され、利用されてきているが、それを犯す病原菌の新レース出現との‘いたちごっこ’は今も続いている。植物病原菌-植物の相互関係には未詳な点が多く、特に、病原性分化による病原菌の多様化機構を解明することによって、病害制御の確実化に結びつくことが期待される。

糸状菌 *Fusarium oxysporum* は難防除土壌伝染性病原菌として知られる。*F. oxysporum* による病害は、120種を超える多様な植物で報告されているため、*F. oxysporum* は一見多犯性に見えるが、1つの菌株に注目するとその宿主範囲は限定され、‘分化型’に分化している。例えば、トマト萎凋病菌 (*FOL*) はトマトだけに、キャベツ萎黄病菌 (*FOC*) はキャベツのみに病害を引き起こす。

申請者らは、食用トマトの原産地であるアンデス地域、および、栽培化地とされるメキシコにおいて、野生種や移行期トマトに付随する *F. oxysporum* 菌株を収集、分子系統解析によって *FOL* の祖先にあたる非病原性 *F. oxysporum* がペルーの野生種トマトに既に付随していたことを、さらに、メキシコでの栽培化以降に、それが小型染色体を獲得した結果、病原菌 *FOL* が出現したことを推論した (Inami 2014)。しかし、小型染色体の由来や座乗遺伝子の機能は未詳のままであった。

‘分化型’の下位に、宿主とし得る品種を異にする‘レース’が分化している。Houterman (2007) が *FOL* のレース決定に関わる因子の存在を示して以来世界的に研究が進展しつつあり、*FOL* のレース決定因子が *FOL* の小型染色体に集中的に座乗すること、この小型染色体がトマト品種に対する病原力を支配する (通常の生育には不要) とともに、菌株間を水平移動する可能性を Ma (2010) が示唆した。申請者らも、小型染色体へのトランスポゾン挿入が、*FOL* レース決定因子の変異、ひいては、新レース出現の原動力であることを世界に先駆けて示す (Inami 2012) とともに、*FOL* 病原性関連因子のホモログを *FOC* が持つこと、および、その遺伝子が *FOC* でも小型染色体に座乗していることを発見、報告した (Kashiwa 2013)。この小型染色体は、菌の生存には必須でなく、細菌のプラスミドの様に、様々な病原性関連遺伝子を載せる、変異する、あるいは失うことによって、病原性の分化が起こり得る。このような小型染色体は、近縁の *Fusarium* 属菌や他属の植物病原菌でも報告されつつあった。

以上の背景は、解析技術の進歩も相まって、小型染色体を解析することでこれまで未詳である *F. oxysporum* の病原性分化機構の解明に肉薄可能なことを示唆しており、まさに研究の適期であると考えられた。

上記をふまえ、申請者らは、多様な病原型の *F. oxysporum* の小型染色体を分離、シーケンシングし、染色体構造の比較解析や遺伝子機能解析等を行なうことを着想した。申請者らは、パルスフィールドゲル電気泳動で分離した染色体を個別に回収してシーケンシングに供する方法 (Kashiwa 2014)、さらには、糸状菌の染色体再編技術 (Arazoe 2015 ; Arazoe 2015) 等、研究推進に直ちにつながる独自技術を確立・報告しており、これを活用することとした。

2. 研究の目的

植物病原性 *Fusarium oxysporum* には、宿主にし得る植物種の範囲に基づく‘分化型’、さらに、宿主にできる品種に基づく‘レース’の様に病原性が分化している。この分化は非常に明瞭かつ厳密であるにもかかわらず、その分化機構は未詳である。近年、*F. oxysporum* が生育には必須でない小型染色体を持つ場合があること、この小型染色体が病原性に関与することが報告された。本研究は、病原性を異にする *F. oxysporum* を対象に、申請者らが開発した染色体切出法を用いて小型染色体を抽出、構造を比較解析、独自の染色体再編技術等をも用いて小型染色体座乗遺伝子の機能を解明することを目的として行った。その結果、小型染色体上の遺伝子の機能や由来に関する情報を集積でき、未詳の分化型やレース等病原性分化機構の解明の一步となることが最終目的とした。

3. 研究の方法

Fusarium oxysporum のうち、宿主範囲や病原力が異なる分化型・レース 10 菌株を対象に、パルスフィールドゲル電気泳動で染色体を分離、小型染色体を独自技術で回収、シーケンシングを行う。各菌株の小型染色体の構造、座乗遺伝子やその周辺の転移因子等の比較によって、各菌株に特有な遺伝子を抽出する。抽出した遺伝子の構造解析・発現解析・遺伝子破壊・遺伝子補完・独自の染色体再編技術を用い、各遺伝子の機能および病原性と宿主特異性への関連を明らかにする。これに基づき、*F. oxysporum* における病原性・寄主特異性決定・レース分化の機構の解明を目論んだ。なお、研究期間中に、次世代シーケンサーが急速に革新したため、SMRT シーケンシングによるゲノム解析を実施、そのデータも用いることとした。

4. 研究成果

(1) *Fusarium oxysporum* の病原性関連小型染色体のシーケンシング

平成 28 年度 *F. oxysporum* のうち、宿主範囲や病原力が異なる分化型・レースとして、トマト萎凋病菌 (3 株)、キャベツ萎黄病菌 (2 株) の染色体を PFGE (CHEFF) で分離、小型染色体を

切り出し、シーケンシングした。チューリップ球根腐敗病菌（2株）のシーケンシングを試み、1株が *SIX11* を保持することを見出した。

平成 29 年度 *F. oxysporum* のうち、宿主範囲等が異なる分化型・レース複数株（トマト萎凋病菌 1 株、キャベツ萎黄病菌 2 株（小型染色体喪失株）、バナナパナマ病菌 1 株、エンドウ萎凋病菌 2 株、非病原性株 2 株の計 8 株）を対象に、SMRT シーケンシングによる全ゲノム解析を行った。得られたコンティグ中から病原性関連小型染色体の検索法を確立した。ウリ科に感染する菌株について *SIX* の分布と SNPs 解析を行った。

（2）*F. oxysporum* の病原性関連小型染色体の比較構造解析

平成 28 年度 PFGE および PFGE サザンに加え、発芽管破裂法による染色体の可視化を *F. oxysporum* で初めて可能とした。トマト萎凋病菌 Chiba-5 と 18-1 株の～1.7 Mb の小型染色体を PFGE 後に切り出し、*Not I* 消化し、RFLP 解析した。トマト萎凋病菌 IB-3 と 41-1 株の *AVR1* (= *SIX4*) 遺伝子の発現解析を行った。また、トマト萎凋病菌 4 株の小型染色体上の *AVR* 遺伝子の変異解析を行い、圃場分離株の *AVR* 遺伝子の変異様式が多様であることを示した。これに基づき、トマト萎凋病菌のレース簡易検定用の LAMP 法を確立した。チューリップ球根腐敗病菌は菌株によって *SIX11* の保持の有無に差があった。Tu:5-1 株の *SIX11* はエンドウ萎凋病菌の *SIX11* と DNA レベルで 98% 相同で、周辺の構造もエンドウ萎凋病菌に類似していた。

平成 29 年度 小型染色体座乗遺伝子（エフェクター等病原性関連遺伝子）の保持、シーケンスを比較した。トランスポゾンが存在および分布を考察した。病原性に関連する可能性が示唆された *SIXs*、*FoQde-2*、*RecQ*、*SMS-2* 遺伝子等の機能解析を行うこととした。

平成 30 年度 *F. oxysporum* のうち、宿主範囲や病原力が異なる分化型・レース複数菌株（トマト萎凋病菌、キャベツ萎黄病菌、バナナパナマ病菌、エンドウ萎凋病菌およびキャベツ萎黄病菌ゲノム喪失株等計 10 菌株）の SMRT シーケンシングによるゲノム解析データを解析、比較することで、各株の小型染色体（アクセサリ染色体）のシーケンスを確定、小型染色体の構造と座乗遺伝子について、解析した。その結果、アクセサリ染色体上にエフェクター関連因子が座乗すること、そのような遺伝子の周囲に、トランスポゾンが多いことが判明した。トマト萎凋病菌と非病原性 *F. oxysporum* のゲノム比較によって、トマト萎凋病菌が特異的に持つアクセサリ染色体あるいは領域が確認されたばかりか、非病原性 *F. oxysporum* も小型染色体を保持することが判明、アクセサリ染色体のプロトタイプであることが示唆された（図 1）。

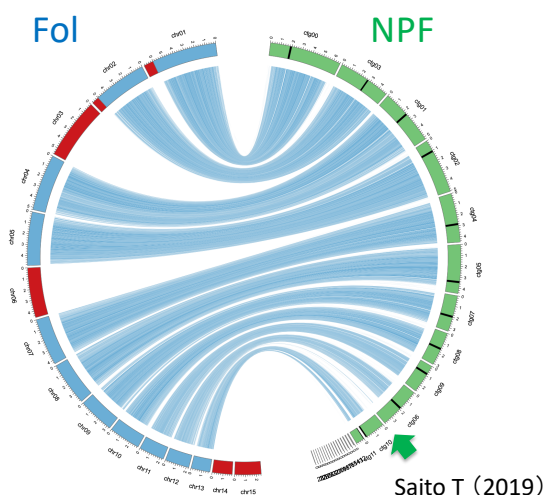


図 1 トマト萎凋病菌 *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici* 4287 (Fol) と非病原性 *F. oxysporum* (NPF) のゲノム比較。赤がトマト萎凋病菌のアクセサリ染色体領域、緑矢印が非病原性 *F. oxysporum* の小型染色体領域

（3）*F. oxysporum* の病原性関連小型染色体に座乗する遺伝子（群）の機能解析

平成 28 年度 ベノミル処理による小型染色体喪失株の作出および小型染色体の菌株間水平移動による機能解析を可能とした。トマト萎凋病菌のエフェクターのうち、*SIX2*, 6～11, 13, 14 について一過的発現系を用いた機能解析のため、各遺伝子を PVX ベクターに導入、トマト近縁野生種でアグロインフィルトレーションによる強制発現系を構築した。

平成 29 年度 *FoQde-2*、*RecQ*、*SMS-2* の機能および病原性や宿主特異性との関連を明らかにするため、トマト萎凋病菌で、二回相同組換え法によって破壊株を作出、形質の調査を開始した。*F. oxysporum* 用に新構築した CRISPR/Cas9 システムを用い、キャベツ萎凋病菌の *SIX4* の高効率破壊（～100%）に成功した。構築した CRISPR/Cas9 システムをベースに、既に機能が明らかになっている *SIX1* および *SIX4* 遺伝子近傍にマーカー遺伝子をノックインするための CRISPR ベクター、機能未知である *SIX8* および *SIX9* 遺伝子を破壊するための CRISPR ベクターならびに *SIX8* および *SIX9* 遺伝子近傍にマーカー遺伝子をノックインするための CRISPR ベクターを構築した。トマト近縁野生種で *SIX2*, 6, 7, 8, 9, 13 を一過的発現系で強制発現させ、抵抗性誘導能を解析した。

平成 30 年度 エンドウは、病原微生物などを認識すると、ピサチンという抗菌性物質（ファイトアレキシン）を生産する。複数の *F. oxysporum* 菌株のゲノムシーケンシング、比較の結果、エンドウを宿主とするエンドウ萎凋病菌（f. sp. *pisi*）のみが、ピサチンを分解する酵素（PDA）を持つことが判明、これが萎凋病菌のエンドウへの特異的病原性を司っていることが推察された。この他にも、多くの植物病原性株で *SIX* 遺伝子が小型染色体に座乗していることを見出した。これらの遺伝子の機能および病原性や宿主特異性との関連を明らかにするため、遺伝子破壊解析、過剰発現体解析、他家発現解析、加えて申請者らが確立した染色体解析等を適用した。

結果のまとめ

植物病原性 *Fusarium oxysporum* には、宿主にし得る植物種の範囲に基づく分化型、さらに、宿主にできる品種に基づくレースの様に病原性が分化している。この分化は非常に明瞭かつ厳密であるにもかかわらず、その分化機構は未詳である。近年、*F. oxysporum* が生育に必須でない小型染色体を持つ場合があること、この小型染色体が病原性に関与することが報告された。本研究では、病原性を異にする *F. oxysporum* 菌株の小型染色体上の遺伝子や構造を解析・比較、病原性、宿主特異性決定、レース決定等に関与しているものがあることを示唆、未詳の分化型やレース等病原性分化機構解明のための基礎的知見を得た。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 15 件)

1. Yamato T, Handa A, Arazoe T, Kuroki M, Nozaka A, Kamakura T, Ohsato S, Arie T, Kuwata S. (2019) Single crossover-mediated targeted nucleotide substitution and knock-in strategies with CRISPR/Cas9 system in the rice blast fungus. *Sci Rep* 9:7427 査読あり DOI:10.1038/s41598-019-43913-0
2. Kawakami D, Yoshida T, Kanemaru Y, Heidi M, Zaquinaula H, Mizukami T, Arimoto M, Shibata T, Goto A, Enami Y, Amano H, Teraoka T, Komatsu K, Arie T (2019) Induction of resistance to diseases in plant by aerial ultrasound irradiation. *J Pestic Sci* 44:41–47 査読あり DOI:10.1584/jpestics.D18-064
3. Jo S-M, Ayukawa Y, Yun S-H, Komatsu K, Arie T (2018) A putative RNA silencing component protein *FoQde-2* is involved in virulence of the tomato wilt fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *J Gen Plant Pathol* 84:395–398 査読あり DOI:10.1007/s10327-018-0800-9
4. Ayukawa Y, Komatsu K, Taga M, Arie T (2018) Cytological karyotyping of *Fusarium oxysporum* by the germ tube burst method (GTBM). *J Gen Plant Pathol* 84:254–261 査読あり DOI:10.1007/s10327-018-0784-5
5. Moriyama H, Urayama SI, Higashiura T, Le TM, Komatsu K (2018) Chrysovirus in *Magnaporthe oryzae*. *Viruses* 10:697–710 査読あり DOI:10.3390/v10120697
6. 飯田祐一郎 (2018) 分解酵素とインヒビターを介した植物と病原菌の攻防-植物病原菌の矛と盾. *化学と生物* 56:244–245 査読なし
7. Itoh H, Miura A, Matsui M, Arazoe T, Nishida K, Kumagai T, Arita M, Tamano K, Machida M, Shibata T (2018) Knockout of the SREBP system increases production of the polyketide FR901512 in filamentous fungal sp. No. 14919 and lovastatin in *Aspergillus terreus* ATCC20542. *Appl Microbiol Biotech* 102:1393–1405 査読あり DOI: 10.1007/s00253-017-8685-7
8. van Dam P, Fokkens L, Ayukawa Y, van der Gragt M, ter Horst A, Brankovics B, Houterman Petra M., Arie T, Rep M (2018) A mobile pathogenicity chromosome in *Fusarium oxysporum* for infection of multiple cucurbit species. *Sci Rep* 7:9042 査読あり DOI:10.1038/s41598-017-07995-y
9. Nitani T, Akai K, Hasegawa R, Ayukawa Y, Garcia RR, Chitose A, Komatsu K, Kikuno H, Natsuaki KT, Arie T (2018) Panama disease of banana occurred in Miyakojima Island, Okinawa, Japan. *J Gen Plant Pathol* 84:165–168 査読あり DOI:10.1007/s10327-018-0769-4
10. Ayukawa Y, Hanyuda S, Fujita N, Komatsu K, Arie T (2017) Novel loop-mediated isothermal amplification (LAMP) assay with a universal QProbe can detect SNPs determining races in plant pathogenic fungi. *Sci Rep* 7:4253 査読あり DOI:10.1038/s41598-017-04084-y
11. Kashiwa T, Kozaki T, Ishii K, Turgeon BG, Teraoka T, Komatsu K, Arie T (2017) Sequencing of individual chromosomes of plant pathogenic *Fusarium oxysporum*. *Fungal Genet Biol* 98:46–51 査読あり DOI:10.1016/j.fgb.2016.12.001
12. 齋藤まどか・中島 雅己・有江 力・阿久津克己 (2016) L-メチオニンとはトマト植物に対して萎凋病抵抗性を誘導する. *日植病報* 83:3–9 査読あり DOI: 10.3186/jjphytopath.83.3
13. Kashiwa T, Inami K, Teraoka T, Komatsu K, Arie T (2016) Detection of cabbage yellows fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* in soil by PCR and real-time PCR. *J Gen Plant Pathol* 82:240–247 査読あり DOI:10.1007/s10327-016-0668-5
14. Ayukawa Y, Komatsu K, Kashiwa T, Akai K, Yamada M, Teraoka T, Arie T (2016) Detection and differentiation of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race 1 using loop-mediated isothermal amplification with three primer sets. *Lett Appl Microbiol* 63:202–209 査読あり DOI: 10.1111/lam.12597
15. Kashiwa T, Suzuki T, Sato A, Akai K, Teraoka T, Komatsu K, Arie T (2016) A new biotype of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race 2 emerged by a transposon-driven mutation of avirulence gene *AVR1*. *FEMS Microbiol Lett* 77:371–383 査読あり DOI: 10.1093/femsle/fnw132

[学会発表] (計 26 件)

1. 酒井美沙・宮本拓也・中島雅己・小松 健・有江 力 (2019) キョウナ萎凋病から分離した *Fusarium oxysporum* 株とアブラナ科を宿主とする分化型菌株の比較. 平成 31 年度日本植物病理学会大会
2. 加藤有紀子・小松 健・有江 力 (2019) ミツバおよびコリアンダーから分離した *Fusarium*

- oxysporum* の病原性および分子系統解析. 平成 31 年度日本植物病理学会大会
3. 有江 力 (2019) フザリウムによる植物病害の防除と検診, 分子遺伝学に関する研究. 第 44 回日本農薬学会大会 (招待講演)
 4. Arie T, Nitani T, Kotera S, Tsuzuki R (2018) Study on *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* in Japan. International banana wilt disease workshop at Piura (招待講演) (国際学会)
 5. 齊藤大幹・浅井秀太・小寺俊丞・小松 健・有江 力 (2018) 生物防除資材候補である非病原性 *Fusarium oxysporum* W5 のゲノム解析. 平成 30 年度日本植物病理学会関東部会
 6. 小寺俊丞・小松 健・有江 力 (2018) キャベツ萎黄病菌 *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* の複数菌株がホウレンソウに病原性を示す. 平成 30 年度日本植物病理学会関東部会
 7. 有江 力・小寺俊丞 (2018) *Fusarium oxysporum* の分子生物学的・ゲノム科学的特徴とそれに基づく エンドウ萎凋病菌の特異識別. 植物防疫官技術研修会ゼミナール (招待講演)
 8. 齊藤大幹・浅井秀太・小松 健・有江 力 (2018) 非病原性 *Fusarium oxysporum* W5 ゲノムはコア染色体でない領域を有する. 第 18 回糸状菌分子生物学コンファレンス
 9. 有江 力 (2018) 土壌伝染性 *Fusarium oxysporum* の病原性進化・分化のメカニズムと多様性: その知見を土壌検診に活かす. 日本土壌微生物学会 2018 年度広島大会 (招待講演)
 10. Jo S-M, Komatsu K, Yun S-H, Arie T (2018) Functional analyses of RecQ helicase and SMS-2 protein genes in *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. 14th European Fusarium Seminar (国際学会)
 11. Arie T, Hanyuda S, Masuko R, Ayukawa Y, Akai K, Komatsu K (2018) Diversity in the tomato wilt fungus, *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*: variation of mutations in AVR genes in the field isolates. 14th European Fusarium Seminar (国際学会)
 12. Saito H, Komatsu K, Arie T (2018) Spraying rice flowers with a non-pathogenic *Fusarium oxysporum* W5 effectively controls “Bakanae” by competition with the pathogen in planta. 14th European Fusarium Seminar (国際学会)
 13. 小寺俊丞・菱池政志・小松 健・有江 力 (2018) エンドウ萎凋病菌 *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* の分子系統解析と特異検出法の検討. 平成 30 年度日本植物病理学会大会
 14. 羽生田冴莉・鮎川 侑・森田泰彰・山崎睦子・小松 健・有江 力 (2018) 高知県の圃場におけるトマト萎凋病制御後の萎凋病菌の経時的消長. 平成 30 年度日本植物病理学会大会
 15. Jo S, Komatsu K, Yun SH, Arie T (2018) Functional analyses of RecQ helicase and SMS-2 protein genes in *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. 平成 30 年度日本植物病理学会大会
 16. 鮎川 侑・小松 健・有江 力 (2018) キャベツ萎黄病菌 Cong:1-1 株のキャベツ, シロイヌナズナ, ストックに対する病原性を司る小型染色体は異なる. 平成 30 年度日本植物病理学会大会
 17. 川部眞登 (2018) チューリップ球根腐敗病菌の病原性関連 SIX 遺伝子群の検出. 平成 29 年度関東東海北陸農業試験研究推進会議北陸・水田農業部会病害虫害技術研究会
 18. 川部眞登・有江 力 (2017) チューリップ球根腐敗病菌の SIX 遺伝子群の検出. 第 17 回糸状菌分子生物学カンファレンス
 19. 川部眞登 (2017) チューリップ球根腐敗病菌の系統と薬剤抵抗性・病原性に関して. 第 11 回フザリウム研究会
 20. 増子諒一・鮎川 侑・小松 健・有江 力 (2017) トマト萎凋病菌レース 1 MAFF 103036 株の小型染色体喪失株のトマトへの病原性. 平成 29 年度日本植物病理学会関東部会
 21. 鮎川 侑・小松 健・Martijn R・有江 力 (2017) *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* の小型染色体は宿主植物によって病原的機能が異なる. 平成 29 年度日本植物病理学会植物感染生理談話会
 22. Arie T, Akai K, Tamura S, Kikuchi, S, Ayukawa Y, Akagi Y, Komatsu K, Kodama M (2017) Diversity of mutations in AVR1 and AVR2 genes in the field isolates of tomato wilt fungus, *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. 29th Fungal Genetics Conference (国際学会)
 23. 鮎川侑・小松 健・多賀正節・有江 力 (2016) 発芽管破裂法 (GTBM) による *Fusarium oxysporum* の細胞学的核型解析. 第 16 回糸状菌分子生物学コンファレンス
 24. Jo S-M, Yun S-H, Komatsu K, Arie T (2016) Functional analysis of an Argonaute-like protein FoQDE in *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. 第 16 回糸状菌分子生物学コンファレンス
 25. Arie T (2016) Diversity of pathogenicity of the tomato wilt fungus. Amsterdam University Seminar (招待講演) (国際学会)
 26. Arie T (2016) Variations in avirulence genes on small chromosomes in the tomato wilt fungus, *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*; emergence of new biotypes, rapid race determination methods, and control of the disease. The 2016 KSPP Spring Meeting and International Conference (招待講演) (国際学会)

[図書] (計 1 件)

1. 有江 力 (2016) 図解でよくわかる 病害虫のきほん: 病害虫発生メカニズムから、栽培管理、農薬・肥料の使い方、防除法まで (すぐわかるすぐわかる!). 誠文堂新光社

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：飯田 祐一郎
ローマ字氏名：IIDA, Yuichiro
所属研究機関名：国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構
部局名：野菜花き研究部門
職名：主任研究員
研究者番号（8桁）：00456609

研究分担者氏名：小松 健
ローマ字氏名：KIMATSU, Ken
所属研究機関名：東京農工大学
部局名：連合農学研究科
職名：准教授
研究者番号（8桁）：60451837

研究分担者氏名：川部 眞登
ローマ字氏名：KAWABE, Masato
所属研究機関名：富山県農林水産総合技術センター
部局名：富山県農林水産総合技術センター園芸研究所
職名：主幹研究員
研究者番号（8桁）：60462678

研究分担者氏名：赤木 靖典
ローマ字氏名：AKAGI, Yasunori
所属研究機関名：鳥取大学
部局名：連合農学研究科
職名：プロジェクト研究員
研究者番号（8桁）：60626589

研究分担者氏名：荒添 貴之
ローマ字氏名：ARAZOE, Takayuki
所属研究機関名：東京理科大学
部局名：理工学部応用生物科学科
職名：助教
研究者番号（8桁）：40749975

(2)研究協力者

柏 毅 (KASHIWA, Takeshi)
鮎川 侑 (AYUKAWA, Yu)
齊藤 大幹 (SAITO, Hiroki)
小寺 俊丞 (KOTERA, Syunsuke)
赤井 浩太郎 (AKAI, Kotaro)
Seong-Mi Jo (JO, Seong-Mi)
羽生田 冴莉 (HANYUDA, Saeri)
加藤 有紀子 (KATO, Yukiko)
酒井 美沙 (SAKAI, Misa)
鎌倉 高志 (KAMAKURA, Takashi)
B Gillian Turgeon (TURGEON, B Gillian)
Sung-Hwan Yun (YUN, Sung-Hwan)
Martijn Rep (REP, Martijn)

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。