

令和 4 年 6 月 16 日現在

機関番号：82401

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2017～2021

課題番号：17H06172

研究課題名(和文)植物と病原体の攻防における分子機構

研究課題名(英文)Molecular elucidation of plant-pathogen interactions

研究代表者

白須 賢 (Shirasu, Ken)

国立研究開発法人理化学研究所・環境資源科学研究センター・グループディレクター

研究者番号：20425630

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 193,640,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題は植物の免疫システムとそれを抑制する病原体の攻撃システムの分子機構を解明することである。変異体スクリーニングと生化学的・遺伝学的解析により、キノンおよび過酸化水素のセンサーとして新規の受容体様キナーゼを同定し、植物免疫における重要因子であることを明らかにした。また、免疫制御因子の同定、およびゲノム解析等による病原体エフェクターの同定に成功し、植物と病原体の攻防の分子実態が明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

90億とも予測される世界人口の需要に対応するためには、食糧生産量を大幅に増加させる必要があり、これまでの病原体の管理によって、食糧生産の安定供給を達成してきているものの、病原体による被害は依然として世界の収穫量の10～16パーセントに達するといわれている。病原体に対する植物が本来もつ免疫システムを理解して利用すること、そして病原体が如何に進化してそれを破っていくかを解明することで、新しい防除システムの基礎を確立し、食糧安全保障に貢献する。

研究成果の概要(英文)：This research project aims to elucidate the molecular mechanisms of the plant immune system and the pathogen attack system that suppresses it. Through mutant screening and biochemical and genetic analyses, we identified novel receptor-like kinases as sensors of quinone and hydrogen peroxide, which are important factors in plant immunity. We also succeeded in identifying immunoregulators and pathogen effectors by genomic and other analyses, and clarified the molecular nature of the attack and defense between plants and pathogens.

研究分野：農学

キーワード：植物病原体相互作用 免疫受容体 過酸化水素 キノン シグナル伝達 ゲノム プロテオーム エフェクター

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、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

植物や動物は“自然免疫系”と総称される高度に発達した細胞ベースの防御システムを進化させ、非自己であるウイルス、細菌、カビ、線虫など多種多様な病原体由来の物質を感知し、身を守っている。これに対し病原体は、様々な低分子化合物やタンパク質を宿主細胞内に多数注入することにより、この自然免疫系を抑制し感染の確立を狙う。これらの複雑な免疫機能に關与する多くの因子が明らかになってきているものの、それぞれの因子が必ずしも生化学的な機能として繋がってはならず、植物免疫システムは依然として不明な部分が多い。また、この植物免疫システムを凌駕するために多種多様に進化した病原体は、ユニークな攻撃戦略を確立しているはずだが、その理解はごく一部に限られていた。

2. 研究の目的

本課題では、植物免疫における重要タンパク質、およびその複合体の同定、そしてその構造決定をし、植物免疫システムの分子メカニズムを解明する。最重要ターゲットとしては過酸化水素・キノンのセンサー候補とその複合体の同定とその遺伝学的・生化学的機能解析により、レドックスシグナルの本質的な理解を目標とする。さらに免疫レセプター複合体、オキシダーゼ複合体、スーパーオキシドディスムターゼ等、申請者の研究室において単離された生化学的機能の不明なものを中心にその機能の関連性を理解し、伝達系を理解する。植物免疫関連タンパク質はこれを抑制して病原性を確立する必要がある病原体のターゲットになっているはずである。病原体から病原体因子を単離し、その植物ターゲットを同定することで、新規の植物免疫因子が同定出来る可能性が高い。しかしながら、糸状菌や線虫等の真核生物である病原体のゲノム解析は遅れており、各属におけるリファレンスゲノムの確立に止まっている。本課題では、病原体ゲノムを多数解析し、植物免疫システム等をターゲットとする病原エフェクターの単離をめざし、その免疫抑制機構を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) カルシウムセンサーを発現させたシロイヌナズナを用いた実験で、キノンあるいは過酸化水素を添加すると細胞質内のカルシウム濃度が急激に上昇することを確認したことから、変異体スクリーニングをおこない、キノンおよび過酸化水素の添加時にカルシウム濃度が上昇しない変異体を12系統獲得した。次世代シーケンサーを用いた解析で、原因遺伝子がコードするタンパク質は膜貫通ドメインを持つLRR-RLKであることから、細胞膜タンパク質である可能性が高い。これを検証するため、GFP等の蛍光マーカーをタンパク質のC末にタグし、変異体の相補実験をおこない機能性を確認した後、共焦点顕微鏡等でその細胞内局在を明らかにする。また本タンパク質に対する特異的抗体を作成する。このクラスのLRR-RLKに特異的なシステイン残基が過酸化水素・キノンのセンシングに關与しているかを調べるために、システイン残基をアラニンに変換し、センシング能が損なわれるかを検証する。また変異体を用いて、植物免疫シグナルにどのような影響を与えるかを検証する。具体的には、病原体の分子パターンである鞭毛ペプチドflg22やカビ細胞壁由来のキチン等を処理した変異体において、細胞質内Ca²⁺の上昇が変化するかどうかの定量解析をおこなう他、下流のMAPキナーゼの活性化をウエスタンブロットと特異的抗体を用いて定量する。また、RNA-seq解析から、誘導される遺伝子群を同定しシグナル伝達系を明らかにする。トマト斑葉細菌を接種して、その病原性を定量する。

(2) 本研究室においてこれまでに解析をおこなってきた植物免疫における重要タンパク質を中心に、これらタンパク質の複合体構成因子の同定をいくつかの相補的な手法を用いて試みる。主には免疫沈降法で精製した複合体を高感度質量分析し、その複合体構成因子候補の同定を進める。同定された因子は、シロイヌナズナやベンサミアーナタバコ等の植物内で発現させて、免疫沈降法や蛍光タンパク質をつかってその結合を細胞内で確認し、シロイヌナズナにおけるT-DNA KO体やCRSIPR/CAS9の変異体解析や、ベンサミアーナタバコにおけるサイレンシングシステム・相補実験等を用いて機能解析を進める。植物免疫の表現型の解析としては、上記のように、各病原体への抵抗性の変化や、病原体分子パターンへの応答(活性酸素の蓄積、MAPキナーゼの活性化、カルスの蓄積、防御遺伝子群の活性化、植物免疫関連タンパク質の安定性)の変化を詳細に解析して、植物免疫応答の全体像を得る。

(3) 病原体の多様性から病原体因子を同定するため、各種病原体のゲノム・トランスクリプトームをおこない、病原体解析の分子解析基盤確立を推進する。炭疽病菌は10菌以上の他、病原細菌、フザリウム、線虫、および寄生植物のゲノム解析し、高度に保存され感染時に発現している分泌性の小型タンパク質(コアエフェクター候補)を同定する。GFP等のタグを付け、ベンサミアーナタバコにおける発現をおこない、その機能を詳細に解析する。特定した因子については植物のターゲットを同定するため、GFPのタグを付け植物内で発現して共免疫沈降法・高感度質量

分析等をおこなう。特定されたターゲットについては上記のように機能解析をおこない、病原体がどのようにして植物免疫機構を抑制して病原性を発揮するか解明する。また、同様な解析を他病原体にも応用し、病原体因子とその植物ターゲットの同定を推進する。

4. 研究成果

(1) シロイヌナズナを用いて遺伝学的スクリーニングおよび機能解析をおこない、植物におけるキノンおよび過酸化水素のセンサーが LRR-RLK(ロイシンリッチリピート・レセプター様キナーゼ)であることを発見した(図1)。これをコードする遺伝子(CARD1と命名)が、陸上植物で高度に保存されていることから、その機能も陸上植物で重要であることが示唆された。蛍光マーカーである GFP を C 末にタグし、変異体の相補実験をおこない、共焦点顕微鏡によって細胞膜に局在することを明らかにした。さらに、抗体を作成、局在を生化学的にも確認した。また、このファミリーの受容体に特異的なシスチン残基を変異させたタンパク質を発現させ、キノン及び過酸化水素機能に重要なシスチン残基 C345 および C405 を同定した(図1)。また、下流の MAP キナーゼの活性化にこのタンパク質が必要であることが明らかになった。変異体においてキノンおよび過酸化水素の添加時にトランスクリプトーム解析をおこなったところ、野生株に対して植物免疫関連の遺伝子群の発現が特異的に減少していた。さらに変異体に植物病原菌であるトマト斑様細菌を接種したところ、免疫レベルが減少していた。また、キノンの添加時に気孔が締まることが観察され、この現象が変異体では見られないことから、気孔を介して植物免疫を発現させるのに、キノンが重要であることが示唆された。この発見は *Nature* 誌に発表し、新聞報道等でも紹介された(10)。これまでに、植物免疫システムにキノンが関与しているという報告はなく、非常に新規性の高い発見となった。今後の展望としては、ベンサミアナタバコにおいて強発現させる系を確立したことで、mg 単位の細胞外部部位のタンパク質を得て結晶化に成功しており、認識機構の解明が期待される。

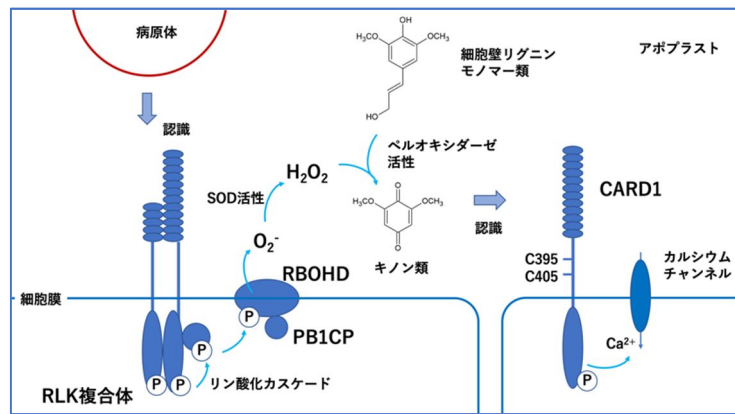


図1: 本課題で明らかになった植物免疫システムにおけるキノン・過酸化水素のシグナル伝達系概念図

(1) 病原体由来物質が認識され植物免疫が活性化される際に、受容体キナーゼの複合体が形成される。その後、リン酸化カスケードが活性化されるが、この際のリン酸化プロテオーム解析をおこなってセンサー下流のシグナル伝達系においてリン酸化されるタンパク質群および各リン酸化部位(109箇所)を同定した(15、図2)。この中には細菌の鞭毛を与えたときにリン酸化されるタンパク質である NADPH オキシダーゼ(図1)、ABC トランスポーターである PEN3、カルシウム ATPase ACA8 等が含まれており、リン酸化部位が共通していた。このことは病原性エフェクター侵入によって活性化されるシグナル伝達系と鞭毛等の分子パターンを認識して活性化するシグナル伝達系がエフェクターを認識して活性化されるものと一部重複していることが明らかになった。この結果は *New Phytologist* 誌に発表した(15、図2)。また、本研究室においてこれまでに解析をおこなってきた植物免疫における重要タンパク質である活性酸素発生酵素群と PAMP 受容体群を中心に、これらタンパク質の複合体構成因子およびリン酸化タンパク質の同定を試みた。主には免疫沈降法で精製した複合体およびリン酸化ペプチドを高感度質量分析器した。同定された因子を PAMP 受容体の結合因子と比較した所、両者のリストに含まれる LRR 型受容体型キナーゼ(LRR-RLK)および新規タンパク

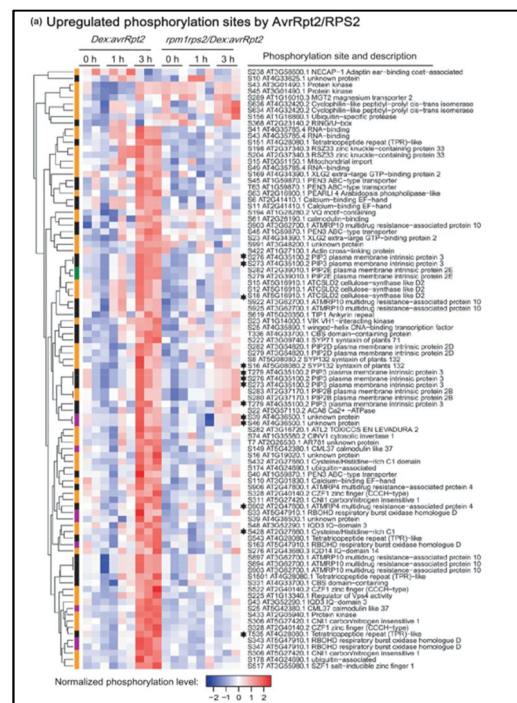


図2 植物免疫活性化時に特異的にリン酸化レベルが上昇するタンパク質群

質群 (LRR-RLK) および新規タンパク

質 PB1CP(図 1)を同定した。シロイヌナズナにおける欠損変異体では PAMP 誘導性の活性酸素生成、MAPK リン酸化、及び病原細菌に対する抵抗性が亢進していた。一方で過剰発現体では、PAMP 誘導性の活性酸素生成、MAPK のリン酸化、及び病原細菌に対する抵抗性が抑制されていた。これらの結果はこの LRR-RLK が PAMP 誘導性の活性酸素生成、MAPK 活性化、及び病原細菌に対する抵抗性を負に制御することを示している。論文は、一部 bioRxiv に発表(原著は *New Phytologist* に Revision 中)した他、さらにもう 1 報投稿準備中である。さらに、ケミカルバイオロジー的手法によって同定された免疫阻害剤が、植物免疫のマスターレギュレーターである NPR1 の核内蓄積を阻害することで機能することを発見した(1, 27)。この発見は *Nature Communications* 誌に掲載され、国内外で高い評価を得ている(1)。今後の展望としては、この阻害剤のターゲットがスーパーオキシドディスムターゼ(SOD, 図 1)であることをスクリーニングおよび結晶解析から発見しており、新規の免疫制御機構の発見が期待される。

(3) 病原体のデノボゲノム解析としては、ロングリードシーケンサー等を用いて、サトイモ疫病菌(卵菌, *Phytophthora colocasiae*) (2)、炭疽病菌(カビ, *Colletotrichum fructicola*, *C. siamense*, *C. aenigma*, *C. tropicale*, *C. viniferum*, *C. higginsianum*, *C. shiso*, *C. trifolii*, *C. spinosum*, *C. sidae*, *C. orbiculare*) (3, 16, 17, 19, 21)、フザリウム(カビ, *Fusarium oxysporum* f. sp. *raphani*, *F. oxysporum* f. sp. *rapae*, *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans*, *F. oxysporum* f. sp. *cubense*) (7, 8, 22)、タバコ野火病菌 *Pseudomonas amygdali* pv. *tabaci*、ストライガ(寄生植物, *Striga asiatica*) (4, 14)、コシオガマ(寄生植物 *Phtheirospermum japonicum*) (12)、ネコブセンチュウ(線虫, *Meloidogyne arenaria*) (5, 20, 25) のゲノムを論文として発表した。ロングリードシーケンシングによる染色体レベルでのゲノムアセンブリの成功より、全染色体レベルでの比較ゲノム解析が可能となった(図 3)。例えば、染色体の欠損や置換などの詳細解析が可能となった他、遺伝子同定が迅速におこなえるようになった。さらに、真菌の病原菌はミニ染色体に病原性遺伝子を座乗させていることを報告した(3, 6, 8)。ゲノムシーケンシングによりミニ染色体が同定できたことは大きな進歩と言える。同時に、機能的に重複するエフェクターを研究するために、複数の遺伝子破壊がしばしば必要とされるが、遺伝子ターゲティングに使用できる選択マーカーの数は限られている。そこで、連続的な形質転換を可能にするマーカーリサイクルシステムを確立した(24)。さらに、エフェクターをコードする遺伝子を単離し、宿主植物の免疫をどのようにしてかいくぐるのかを解明した(26)。寄生植物に関しても全ゲノム詳細解析をおこない、宿主からのシグナル受容体の進化(10)、寄生器官の発生機構(11, 13, 23)、遺伝子の水平伝播など(14)、寄生植物ならではの重要知見を明らかにした他、新規トランスクリプトーム解析法を開発し、宿主側の免疫機構も解析し、特に寄生植物ストライガへの抵抗性は宿主のリグニン組成に大きく依存することが解った(18)。炭疽病菌に関してはエフェクターとして CEC3 が植物の核を肥大させる機能を持つこと(6)、NLP1 がメロンで細胞死を誘導すること(9)、フザリウムエフェクターがペアとして機能して、シロイヌナズナ特異的な免疫を阻害すること(8)、ベト病菌のエフェクターが、シロイヌナズナの抵抗性遺伝子産物である NLR 型センサーをかいくぐる進化をしてきたこと(26)等を論文発表しており、研究目的は達成されたと判断する。今後の展望としては、確立できたデノボ解析法を駆使して、さらに多くの病原体のゲノムを解析していくこととインフォマティクス技術で予測したエフェクター候補の機能スクリーニングをおこない、病原性の本質とその進化を明らかにして行くことが期待される。

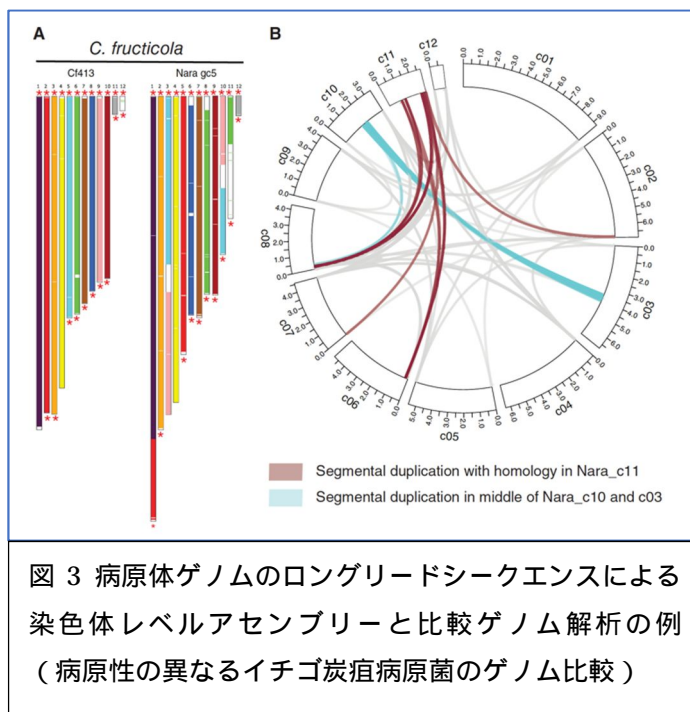


図 3 病原体ゲノムのロングリードシーケンシングによる染色体レベルアセンブリと比較ゲノム解析の例(病原性の異なるイチゴ炭疽病原菌のゲノム比較)

引用文献

1. Ishihama, N., et al. Oxycam-type nonsteroidal anti-inflammatory drugs inhibit NPR1-mediated salicylic acid pathway. (2021) *Nature Communications* 12: 7303. doi: 10.1038/s41467-021-27489-w
2. Masuda, S., et al. High-quality genome sequence resource of the taro pathogen *Phytophthora colocasiae*. (2022) *MPMI*. doi: 10.1094/MPMI-05-21-0120-A
3. Gan, P., et al. Subtelomeric regions and a repeat-rich chromosome harbor multicopy effector gene

- clusters with variable conservation in multiple plant pathogenic *Colletotrichum* species. (2021) *Env Microbiol.* 23: 6004-6018. doi: 10.1111/1462-2920.15490
4. Mutuku, J.M., et al. Orobanchaceae parasite-host interactions. (2021) *New Phytologist.* 230:46-59. doi: 10.1111/nph.17083.
 5. Sato, K., et al. Transcriptomic analysis of resistant and susceptible responses in a new model root-knot nematode infection system using *Solanum torvum* and *Meloidogyne arenaria*. (2021) *Front Plant Sci.* 12:680151 doi: 10.3389/fpls.2021.680151
 6. Tsushima, A., et al. The conserved *Colletotrichum* spp. effector candidate CEC3 induces nuclear expansion and cell death in plants. (2021) *Front. Microbiol.* 12: 682155. doi: 10.3389/fmicb.2021.682155
 7. Asai, S., et al. Draft genome resources for Brassicaceae pathogens *Fusarium oxysporum* f. sp. *raphani* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *rapae*. (2021) *MPMI* 34: 1316-1319. doi: 10.1094/MPMI-06-21-0148-A
 8. Ayukawa, Y., et al. A pair of effectors encoded on a conditionally dispensable chromosome of *Fusarium oxysporum* suppress host-specific immunity. (2021) *Comm. Biol.* 4:707. doi: 10.1038/s42003-021-02245-4
 9. Chen, J., et al. Comparative transient expression analyses on two conserved effectors of *Colletotrichum orbiculare* reveal their distinct cell death-inducing activities between *Nicotiana benthamiana* and melon. (2021) *Mol Plant Path.* 22:1006-1013. doi: 10.1111/mpp.13078
 10. Laohavisit A, et al. Quinone perception in plants via leucine-rich repeat receptor-like kinases. (2020) *Nature* 587: 92-97. doi: 10.1038/s41586-020-2655-4
 11. Wakatake T, et al. Auxin transport network underlies xylem bridge formation between the hemiparasitic plant *Phtheirospermum japonicum* and host Arabidopsis. (2020) *Development.* dev.187781 doi: 10.1242/dev.187781
 12. Cui, S., et al. Ethylene signaling mediates host invasion by parasitic plants. (2020) *Sci. Adv.* 6: eabc2385. doi: 10.1126/sciadv.abc2385
 13. Kurotani, K.-I., et al. Host-parasite tissue adhesion by a secreted type of β -1,4-glucanase in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum*. (2020) *Comm Biol.* 3: 407. doi: 10.1038/s42003-020-01143-5
 14. Yoshida, S., et al. Genome sequence of *Striga asiatica* provides insight into the evolution of plant parasitism. (2019) *Curr. Biol.* 29: 3041-3052.E4. doi: 10.1016/j.cub.2019.07.086
 15. Kadota, Y., et al. Quantitative phosphoproteomic analysis reveals common regulatory mechanisms between effector- and PAMP-triggered immunity in plants. (2018) *New Phytol.* 221:2160-2175. doi: 10.1111/nph.15523
 16. Tsushima, A., et al. Genomic plasticity mediated by transposable elements in the plant pathogenic fungus *Colletotrichum higginsianum* (2019) *Genome Biology and Evolution*, evz087 doi: 10.1093/gbe/evz087
 17. Gan P., et al. *Colletotrichum shioi* sp. nov., an anthracnose pathogen of *Perilla frutescens* in Japan: molecular phylogenetic, morphological and genomic evidence. (2019) *Sci. Rep.* 9:13349. doi: 10.1038/s41598-019-50076-5
 18. Mutuku, J. M., et al. (2019) The structural integrity of lignin is crucial for resistance against *Striga hermonthica* parasitism in rice. *Plant Physiol.* 179: 1796-1809. doi: 10.1104/pp.18.01133
 19. Gan, P., et al. Genome sequence resources for four phytopathogenic fungi from the *Colletotrichum orbiculare* species complex (2019) *MPMI.* 32: 1088-1090. doi: 10.1094/MPMI-12-18-0352-A
 20. Sato, K., et al. Plant immune responses to parasitic nematodes. (2019) *Front Plant Sci* 10:1165. doi: 10.3389/fpls.2019.01165
 21. Tsushima, A., et al. Method for Assessing virulence of *Colletotrichum higginsianum* on *Arabidopsis thaliana* leaves using automated lesion area detection and measurement. (2019) *Bio-protocol.* 9: e3434. doi: 10.21769/BioProtoc.3434
 22. Asai, S., et al. A high-quality draft genome sequence of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* strain 160527, a causal agent of Panama disease. (2019) *Microbiol Resource Announcement.* 8: e00654-19. doi: 10.1128/MRA.00654-19
 23. Wakatake, T., et al. Induced cell fate transitions at multiple cell layers configure haustorium development in parasitic plants (2018) *Development.* 145: dev164848 doi: 10.1242/dev.164848
 24. Kumakura, N., et al. (2018) Establishment of a selection marker recycling system for sequential transformation of the plant pathogenic fungus *Colletotrichum orbiculare*. *Molecular Plant Pathology.* 20: 447-459. doi: 10.1111/mpp.12766
 25. Sato, K., et al. High-quality genome sequence of the root-knot nematode *Meloidogyne arenaria* genotype A2-O. (2018) *Genome Announcement.* 6: e00519-18. doi: 10.1128/genomeA.00519-18

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計64件（うち査読付論文 60件 / うち国際共著 29件 / うちオープンアクセス 50件）

1. 著者名 Masuda Sachiko, Yaeno Takashi, Shibata Hideaki, Yorozu Shuuhei, Yamamoto Satoki, Shirasu Ken	4. 巻 35
2. 論文標題 High-Quality Genome Sequence Resource of the Taro Pathogen <i>Phytophthora colocasiae</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Plant-Microbe Interactions	6. 最初と最後の頁 297 ~ 299
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1094/MPMI-05-21-0120-A	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Ishihama Nobuaki, Choi Seung-won, Noutoshi Yoshiteru, Saska Ivana, Asai Shuta, Takizawa Kaori, He Sheng Yang, Osada Hiroyuki, Shirasu Ken	4. 巻 12
2. 論文標題 Oxicam-type non-steroidal anti-inflammatory drugs inhibit NPR1-mediated salicylic acid pathway	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-021-27489-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Gan Pamela, Hiroyama Ryoko, Tsushima Ayako, Masuda Sachiko, Shibata Arisa, Ueno Akiko, Kumakura Naoyoshi, Narusaka Mari, Hoat Trinh Xuan, Narusaka Yoshihiro, Takano Yoshitaka, Shirasu Ken	4. 巻 23
2. 論文標題 Telomeres and a repeat rich chromosome encode effector gene clusters in plant pathogenic <i>Colletotrichum</i> fungi	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 6004 ~ 6018
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1462-2920.15490	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Mutuku J. Musembi, Cui Songkui, Yoshida Satoko, Shirasu Ken	4. 巻 230
2. 論文標題 Orobanchaceae parasite-host interactions	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 46 ~ 59
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17083	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Sato Kazuki, Uehara Taketo, Holbein Julia, Sasaki-Sekimoto Yuko, Gan Pamela, Bino Takahiro, Yamaguchi Katsushi, Ichihashi Yasunori, Maki Noriko, Shigenobu Shuji, Ohta Hiroyuki, Franke Rochus B., Siddique Shahid, Grundler Florian M. W., Suzuki Takamasa, Kadota Yasuhiro, Shirasu Ken	4. 巻 12
2. 論文標題 Transcriptomic Analysis of Resistant and Susceptible Responses in a New Model Root-Knot Nematode Infection System Using <i>Solanum torvum</i> and <i>Meloidogyne arenaria</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2021.680151	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Tsushima Ayako, Narusaka Mari, Gan Pamela, Kumakura Naoyoshi, Hiroyama Ryoko, Kato Naoki, Takahashi Shunji, Takano Yoshitaka, Narusaka Yoshihiro, Shirasu Ken	4. 巻 12
2. 論文標題 The Conserved Colletotrichum spp. Effector Candidate CEC3 Induces Nuclear Expansion and Cell Death in Plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmicb.2021.682155	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Asai Shuta, Ayukawa Yu, Gan Pamela, Shirasu Ken	4. 巻 34
2. 論文標題 Draft Genome Resources for Brassicaceae Pathogens <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. raphani and <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. rapae	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Plant-Microbe Interactions	6. 最初と最後の頁 1316 ~ 1319
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1094/MPMI-06-21-0148-A	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Ayukawa Yu, Asai Shuta, Gan Pamela, Tsushima Ayako, Ichihashi Yasunori, Shibata Arisa, Komatsu Ken, Houterman Petra M., Rep Martijn, Shirasu Ken, Arie Tsutomu	4. 巻 4
2. 論文標題 A pair of effectors encoded on a conditionally dispensable chromosome of <i>Fusarium oxysporum</i> suppress host-specific immunity	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-021-02245-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Chen Jinlian, Inoue Yoshihiro, Kumakura Naoyoshi, Mise Kazuyuki, Shirasu Ken, Takano Yoshitaka	4. 巻 22
2. 論文標題 Comparative transient expression analyses on two conserved effectors of <i>Colletotrichum orbiculare</i> reveal their distinct cell death inducing activities between <i>Nicotiana benthamiana</i> and melon	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Molecular Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 1006 ~ 1013
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mpp.13078	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Laohavisit Anuphon, Wakatake Takanori, Ishihama Nobuaki, Mulvey Hugh, Takizawa Kaori, Suzuki Takamasa, Shirasu Ken	4. 巻 587
2. 論文標題 Quinone perception in plants via leucine-rich-repeat receptor-like kinases	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 92 ~ 97
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41586-020-2655-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Wakatake Takanori, Ogawa Satoshi, Yoshida Satoko, Shirasu Ken	4. 巻 17
2. 論文標題 Auxin transport network underlies xylem bridge formation between the hemi-parasitic plant <i>Phtheirospermum japonicum</i> and host <i>Arabidopsis</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.187781	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Yoshida Satoko, et al.	4. 巻 29
2. 論文標題 Genome Sequence of <i>Striga asiatica</i> Provides Insight into the Evolution of Plant Parasitism	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 3041 ~ 3052.e4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2019.07.086	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Tsushima Ayako, Gan Pamela, Kumakura Naoyoshi, Narusaka Mari, Takano Yoshitaka, Narusaka Yoshihiro, Shirasu Ken	4. 巻 11
2. 論文標題 Genomic Plasticity Mediated by Transposable Elements in the Plant Pathogenic Fungus <i>Colletotrichum higginsianum</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1487 ~ 1500
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evz087	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Gan P., Tsushima A., Hiroshima R., Narusaka M., Takano Y., Narusaka Y., Kawaradani M., Damm U., Shirasu K.	4. 巻 9
2. 論文標題 <i>Colletotrichum shioi</i> sp. nov., an anthracnose pathogen of <i>Perilla frutescens</i> in Japan: molecular phylogenetic, morphological and genomic evidence	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-50076-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Mutuku J. Musembi, Cui Songkui, Hori Chiaki, Takeda Yuri, Tobimatsu Yuki, Nakabayashi Ryo, Mori Tetsuya, Saito Kazuki, Demura Taku, Umezawa Toshiaki, Yoshida Satoko, Shirasu Ken	4. 巻 179
2. 論文標題 The Structural Integrity of Lignin Is Crucial for Resistance against <i>Striga hermonthica</i> Parasitism in Rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1796 ~ 1809
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.01133	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sato Kazuki, Kadota Yasuhiro, Shirasu Ken	4. 巻 10
2. 論文標題 Plant Immune Responses to Parasitic Nematodes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01165	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Tsushima Ayako, Gan Pamela, Shirasu Ken	4. 巻 9
2. 論文標題 Method for Assessing Virulence of Colletotrichum higginsianum on Arabidopsis thaliana Leaves Using Automated Lesion Area Detection and Measurement	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BIO-PROTOCOL	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21769/BioProtoc.3434	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Asai Shuta, Ayukawa Yu, Gan Pamela, Masuda Sachiko, Komatsu Ken, Shirasu Ken, Arie Tsutomu	4. 巻 8
2. 論文標題 High-Quality Draft Genome Sequence of Fusarium oxysporum f. sp. cubense strain 160527, a Causal Agent of Panama Disease	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Microbiology Resource Announcements	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/MRA.00654-19	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kurotani Ken-ichi, Wakatake Takanori, Ichihashi Yasunori, Okayasu Koji, Sawai Yu, Ogawa Satoshi, Cui Songkui, Suzuki Takamasa, Shirasu Ken, Notaguchi Michitaka	4. 巻 3
2. 論文標題 Host-parasite tissue adhesion by a secreted type of α -1,4-glucanase in the parasitic plant Phtheirospermum japonicum	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-020-01143-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kadota Yasuhiro, Liebrand Thomas W. H., Goto Yukihiisa, Sklenar Jan, Derbyshire Paul, Menke Frank L. H., Torres Miguel Angel, Molina Antonio, Zipfel Cyril, Coaker Gitta, Shirasu Ken	4. 巻 221
2. 論文標題 Quantitative phosphoproteomic analysis reveals common regulatory mechanisms between effector and PAMP triggered immunity in plants	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 2160 ~ 2175
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.15523	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Kumakura Naoyoshi, Ueno Akiko, Shirasu Ken	4. 巻 20
2. 論文標題 Establishment of a selection marker recycling system for sequential transformation of the plant-pathogenic fungus <i>Colletotrichum orbiculare</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Molecular Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 447 ~ 459
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mpp.12766	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Sato Kazuki, Kadota Yasuhiro, Gan Pamela, Bino Takahiro, Uehara Taketo, Yamaguchi Katsushi, Ichihashi Yasunori, Maki Noriko, Iwahori Hideaki, Suzuki Takamasa, Shigenobu Shuji, Shirasu Ken	4. 巻 6
2. 論文標題 High-Quality Genome Sequence of the Root-Knot Nematode <i>Meloidogyne arenaria</i> Genotype A2-0	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genome Announcements	6. 最初と最後の頁 00519-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/genomeA.00519-18	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計30件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 11件)

1. 発表者名 白須賢
2. 発表標題 根圏の生化学
3. 学会等名 第94回日本生化学大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石濱 伸明、崔 勝媛、能年義輝、 Ivana Saska、浅井秀太、瀧澤香、長田裕之、白須 賢
2. 発表標題 オキシカム系NSAIDsはNPR1を介したサリチル酸情報伝達を阻害する
3. 学会等名 令和3年度 日本植物病理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Satoshi Ogawa, Takanori Wakatake, Thomas Spallek, Juliane K. Ishida, Ryosuke Sano, Tetsuya Kurata, Taku Demura, Satoko Yoshida, Yasunori Ichihashi, Andreas Schaller, Ken Shirasu
2. 発表標題 Role of the subtilases in the haustorial formation in the parasitic plant <i>Phtheirospermum japonicum</i>
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Naoyoshi Kumakura, Katsuma Yonehara, Pamela Gan, Nobuaki Ishihama, Ken Shirasu
2. 発表標題 Identification of secondary metabolite synthesis key genes that are involved in virulence of phytopathogenic fungi using a multiplex gene disruption system
3. 学会等名 第62回植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 白須 賢
2. 発表標題 植物が他者を認識する分子機構
3. 学会等名 日本植物学会 第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ken Shirasu
2. 発表標題 How do parasitic plants perceive host plants?
3. 学会等名 IS-MPMI XV Congress (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nobuaki Ishihama, Yoshiteru Noutoshi, Seung-won Choi, Ivana Saska, Shuta Asai, Kaori Takizawa, Yasumitsu Kondoh, Yuko Nomura, Hirofumi Nakagami, Hiroyuki Osada, Ken Shirasu
2. 発表標題 Identification and characterization of small-molecular compounds that inhibit salicylic acid-mediated signaling pathway in Arabidopsis
3. 学会等名 IS-MPMI XVII Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yukihisa Goto, Noriko Maki, Yasunori Ichihashi, Daisuke Kitazawa, Daisuke Igarashi, Yasuhiro Kadota, Ken Shirasu
2. 発表標題 Exogenous treatment with glutamate induces the immune responses in Arabidopsis”
3. 学会等名 IS-MPMI XVII Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Anuphon Laohavisit, Takanori Wakatake, Nobuaki Ishihama, Hugh Mulvey, Kaori Takizawa, Takamasa Suzuki, Ken Shirasu
2. 発表標題 Plants perceive quinones via a receptor-like kinase
3. 学会等名 18th International Workshop on Plant Membrane Biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Anuphon Laohavisit, Takanori Wakatake, Nobuaki Ishihama, Hugh Mulvey, Kaori Takizawa, Takamasa Suzuki, Ken Shirasu
2. 発表標題 Leucine-rich repeat receptor-like kinases mediate quinone perception in plants
3. 学会等名 第61 回日本植物生理学会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石濱信明, 崔 勝媛, 能年義輝, Ivana Saska, 瀧澤香, 浅井秀太, 長田裕之, 白須 賢
2. 発表標題 シロイヌナズナのサリチル酸応答を抑制する低分子阻害剤の作用機作解析
3. 学会等名 令和2 年度日本植物病理学会大会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 後藤幸久, 門田康弘, 松井英謙, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神弘史, Darrell Desveaux, Cyril Zipfe, 白須 賢
2. 発表標題 新規PRR複合体構成因子REAL1を介したPAMP情報伝達系の抑制機構
3. 学会等名 令和2 年度日本植物病理学会大会 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 門田 康弘, 佐藤 一輝, 植原 健人, Pamela Gan, 尾納 隆大, 山口 勝司, 市橋 泰範, 岩堀 英晶, 榎 紀子, 鈴木 孝征, 重信 秀治, 白須 賢
2. 発表標題 植物と線虫の戦いを分子レベルで紐解く
3. 学会等名 第53回感染生理談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 門田 康弘, 佐藤 一輝, Pamela Gan, 植原 健人, 尾納 隆大, 山口 勝司, 市橋 泰範, 岩堀 英晶, 榎 紀子, 鈴木 孝征, 重信 秀治, 白須 賢
2. 発表標題 植物と線虫の戦いを分子レベルで紐解く
3. 学会等名 2018 年度 日本線虫学会定期大会 (第 26 回大会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石濱 伸明, 能年 義輝, 崔 勝媛. Ivana Saska, 浅井 秀太, 瀧澤 香, 野村 有子, 中神 弘史, 近藤 恭光, 長田 裕之, 白須 賢
2. 発表標題 植物免疫阻害剤を用いた植物免疫応答制御因子の探索
3. 学会等名 平成30年度 日本植物病理学会関東部会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 後藤幸久, 門田康弘, 松井英謙, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神弘史, Cyril Zipfel, 白須賢.
2. 発表標題 受容体キナーゼREAL1はPAMP受容体のタンパク質量を調節することで免疫応答を負に制御する
3. 学会等名 新学術領域研究「植物の成長可塑性を支える環境認識と記憶の自律分散型統御システム」第4回 若手の会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 鮎川 侑
2. 発表標題 植物病原菌の小型染色体について
3. 学会等名 農学中手の会 第4回研究集会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yu Ayukawa, Shuta Asai, Ken Komatsu, Petra M. Houterman, Martijn Rep, Ken Shirasu, Tsutomu Arie
2. 発表標題 Dispensable chromosomes involved in vegetative growth and virulence in <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>conglutinans</i>
3. 学会等名 Fusarium Workshop (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 u Ayukawa, Shuta Asai, Ken Komatsu, Petra M. Houterman, Martijn Rep, Ken Shirasu, Tsutomu Arie
2. 発表標題 Dispensable chromosomes involved in vegetative growth and virulence in <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>conglutinans</i> .
3. 学会等名 30th Fungal Genetics Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Naoyoshi Kumakura, Suthitar Singkaravanit-Ogawa, Pamela Gan, Ayako Tsushima, Mari Narusaka, Yoshihiro Narusaka, Yoshitaka Takano and Ken Shirasu
2. 発表標題 Fungal phytopathogen-secreted ribonucleases are virulent effectors that potentiate host immune responses
3. 学会等名 The 30th Fungal Genetics Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 津島綾子, Pamela Gan, 熊倉直祐, 鳴坂真理, 高野義孝, 鳴坂義弘, 白須
2. 発表標題 Colletotrichum higginsianumにおけるゲノム構造の区画化
3. 学会等名 平成31年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tsushima A, Gan P, Kumakura N, Narusaka M, Takano Y, Narusaka Y, Shirasu K
2. 発表標題 Comparative Genomics Reveals Genomic Plasticity Mediated by Transposable Elements in the Fungal Phytopathogen <i>Colletotrichum higginsianum</i>
3. 学会等名 第60回植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Gan P, Hiroyama R, Tsushima A, Kumakura N, Ueno A, Masuda S, Shibata A, Narusaka M, Narusaka Y, Takano Y, Shirasu K
2. 発表標題 Colletotrichum gloeosporioides species complex comparative genomics provides insights into mechanisms of effector evolution
3. 学会等名 平成31年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤 一輝, 門田 康弘, Gan Pamela, 植原 健人, 尾納 隆大, 山口 勝司, 市橋 泰範, 岩堀 英晶, 榎 紀子, 重信 秀治, 鈴木 孝征, 白須 賢
2. 発表標題 アレナリアネコブセンチュウによる線虫抵抗性植物Solanum torvumの免疫応答抑制
3. 学会等名 平成31年度 日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kazuki Sato, Yasuhiro Kadota, Pamela Gan, Taketo Uehara, Takahiro Bino, Katsushi Yamaguchi, Yasunori Ichihashi, Hideaki Iwahori, Noriko Maki, Shuji Shigenobu, Takamasa Suzuki, Ken Shirasu
2. 発表標題 The suppression of immune responses in nematode-resistant plant Solanum torvum by root-knot nematode, Meloidogyne arenaria
3. 学会等名 第60回 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 後藤幸久, 門田康弘, 松井英謙, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神弘史, Cyril Zipfel, 白須賢
2. 発表標題 新規PRR複合体構成因子REAL1によるPAMP誘導性免疫の制御機構
3. 学会等名 平成31年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yukihisa Goto, Yasuhiro Kadota, Hidenori Matsui, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, Hirofumi Nakagami, Cyril Zipfel, Ken Shirasu
2. 発表標題 Regulatory mechanism of PAMP-triggered immunity by REAL1, a novel component of PRR complex
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Anuphon Laohavisit, Takanori Wakatake, Nobuaki Ishihama, Takamasa Suzuki, Ken Shirasu
2. 発表標題 Molecular Identification of a Quinone Receptor in Arabidopsis
3. 学会等名 59th Japanese Society of Plant Physiologists Annual Meeting
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石濱 伸明、能年 義輝、崔 勝媛、Ivana Saska、浅井 秀太、瀧澤 香、野村 有子、中神 弘史、近藤 恭光、長田 裕之、白須 賢
2. 発表標題 植物免疫応答を抑制する低分子阻害剤の標的因子の探索とその機能解析
3. 学会等名 平成30年度 日本植物病理学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ken Shirasu
2. 発表標題 Signaling in Parasitic Plant-Host Interactions
3. 学会等名 Keystone Symposium on Molecular and Cellular Biology. Plant Signaling: Molecular Pathways and Network Integration (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計1件

産業財産権の名称 病原ゲノミクスによるフザリウム菌土壌診断法	発明者 浅井秀太、ガン・バ メラ、増田幸子、鮎 川侑、白須賢	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、2020-188346	出願年 2020年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔その他〕

ホームページ等 http://plantimmunity.riken.jp/index_ja.html ツイッター @Shirasulab
--

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
ドイツ	マックスプランク研究所			
英国	セインズベリー研究所			
米国	カリフォルニア大学デービス校	ミシガン大学		