

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 2 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K05645

研究課題名(和文)植物細胞壁を介する病原体認識・応答のダイナミズム

研究課題名(英文) Dynamism on pathogen recognition and subsequent responses through the plant cell wall

研究代表者

豊田 和弘 (TOYODA, Kazuhiro)

岡山大学・環境生命科学研究所・教授

研究者番号：50294442

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：パターン認識レセプターを介する植物免疫(PTI)についての研究は急速に進んだが、細胞壁を起点とする情報伝達・応答との関連(相互作用)については依然不明な点が多い。研究実施者はこれまで、植物細胞壁が病原菌を認識し、構成分子を通して細胞内外の防御応答を開始させることを示してきた。一方で、病原体が分泌するサプレッサーやこれと類似の作用をもつ物質(内生サプレッサーと命名)をプローブとしてこれらの制御機構についても解析を進めた。本課題研究では、植物細胞壁における免疫応答と PTI 応答の関連を強く示唆する知見を提供するとともに、既知の免疫分子を必要としない未知の情報伝達機構の存在を示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の病原体感染時における認識と応答についての一連の研究から、植物細胞壁の重要性が改めて明らかとなった。特に細胞壁に分泌されるペルオキシダーゼが活性酸素種(ROS)生成だけでなくカビなどによる侵入の障壁となるカロース生成・蓄積に必須であることが示された。事実、ペルオキシダーゼ欠損個体では病原菌に対する罹病性は増加し、逆に過剰発現個体には抵抗性が付与された。本知見はペルオキシダーゼ(遺伝子)が植物の耐病性品種作出の上で新たなターゲット分子となることを示しており、学術的意義に留まらず応用的にも価値がある。

研究成果の概要(英文)：In recent years, research on plant immunity (PTI) through pattern recognition receptors (PRRs) has progressed, but its relationship (interaction) with signal transduction originating from the plant cell wall remains unknown. We have previously shown that the plant cell wall directly recognizes pathogens through constituent(s) and initiates intracellular and extracellular defense responses. We also made efforts on a molecular mechanism by which pathogen- and plant-derived suppressors attenuate elicitor/MAMP-induced defense responses. In this study, we found a role of the plant cell wall during the PTI response, and demonstrated the existence of an unknown signaling pathway that does not require known molecules.

研究分野：植物病理学

キーワード：植物免疫 植物細胞壁 エリシター サプレッサー オキシダティブバースト 防御応答

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

細胞膜のパターン認識レセプター (PRR) を介する植物免疫 (PTI) についての研究は急速に進んだが、細胞壁を起点とする病原体認識や情報伝達・応答やそれらの PTI 応答との関連 (相互作用) については依然不明な点が多い。申請者は作物病害の 8 割を占める糸状菌病の研究から、植物細胞壁が病原菌を認識し、構成的に存在するタンパク質を通して速やかに情報を伝達して細胞内外の防御応答を開始させることを示してきた。実際、エンドウ褐紋病菌をモデルとした研究から、同菌が分泌するサプレッサーに対する第一義的作用点 (ターゲット分子) を宿主植物の細胞壁から見出した。これらの知見から、「植物細胞壁は PTI とは異なる独自の防御システムを備えており、一部の病原菌は宿主植物の細胞壁を標的として適応している」という考えを示した。一方で、病原体が分泌するサプレッサーと類似の作用を示す物質 (内生サプレッサーと呼ばれる) が健全な植物体に存在することを突き止め、これらの作用機構についても解析を進めてきている。本研究課題では、これまでの研究を発展させて植物細胞壁を介する免疫応答と病原体による制御機構の全体像について明らかにすることを目的としている。

2. 研究の目的

病原体による宿主植物への侵入と定着は、PTI を始めとする防御応答の効果的な抑制に依存する。申請者らがこれまでに実施してきたエンドウ褐紋病菌の研究例では、同菌が分泌する 2 種のサプレッサーとエリシターの構造がすでに決定され、これらの第一義的作用点がともに宿主植物の細胞壁に結合したエクト型 ATPase (アピラーゼ) であることを示してきた。すなわち、エリシターはエンドウ (宿主) のエクト型 ATPase に直接結合して活性化させるが、逆にサプレッサーはこれを著しく抑制する。興味深いことに、ATPase はペルオキシダーゼや銅アミン酸化酵素による活性酸素種 (ROS) の生成と同調しており、いずれもエリシターの処理で活性化するが、サプレッサーで抑制される。また、ビオチン標識したエリシターとサプレッサーによる結合試験によれば、エンドウの ATPase (*PsAPY1*) のサプレッサーに対する結合親和性 (K_d 値) はエリシターよりも約 3 倍高く、両者の結合部位はそれぞれ異なることが示されている。事実、ATPase 遺伝子 (*PsAPY1*) を抑制したエンドウ葉では、ペルオキシダーゼを介した O_2^- 生成は抑制され、褐紋病菌に対する罹病性が増加する。また抑制個体では、エンドウに感染しない不適応型病原菌による侵入が成立するようになった。また、細胞壁の機能を抑制した個体 (*PsAPY1* 抑制個体) では既知の PRR を介した応答が部分的に阻害されることから、細胞壁から PTI を調節する仕組みも明らかになりつつある。したがって、植物細胞壁は (全ての病原体ではないが) 基礎的抵抗性だけに留まらず非宿主抵抗性を担う重要な因子であり、一部の病原菌は宿主植物の細胞壁を標的としていると考えられるようになった。しかしながら、申請者が考えた情報伝達の流れは未だ点と点を繋いだ部分が多く、その全体の理解には至っていない。したがって、今回の課題研究は申請者らのこれまでの概念をさらに確かなものにしようとするものである。

3. 研究の方法

植物細胞壁を起点とする免疫機構やそれらの細胞膜との関連 (相互作用) を理解する上で、本研究では細胞壁に存在するペルオキシダーゼに着目した。特にノックアウト変異体や過剰発現システムを用いてこれらの活性酸素種 (ROS) の生成や下流で誘導される防御応答 (遺伝子応答、カロール生成など) について詳細に解析するとともに、それらの防御応答の誘導の成否については適応型・不適応型病原菌に対する罹病性 (抵抗性) を調べることによって評価することとした。同時に、ROS 生成に関与する *rbohD* 変異体や既知の関連変異体を使用して細胞表層での病原体認識や応答についての知見を得ることとした。

4. 研究成果

(1) シロイヌナズナの防御応答における細胞外ペルオキシダーゼ PRX34 の役割

H30 年度には、シロイヌナズナを材料として、クラス III 型ペルオキシダーゼに着目し、防御応答への関与について調べた。予備的な解析から、73 種の分子種のうち PRX34 をコードする遺伝子が顕著な PAMP (キチンオリゴ糖、flg22 ペプチドなど) 応答性を示したことから、当該遺伝子の T-DNA 挿入変異体を選抜した。その結果、選抜した 3 系統のうち、*prx34-1* は hypomorphic mutant であり、他の 2 系統 (*prx34-2*, *prx34-3*) は mRNA およびタンパク質の蓄積が全く認められない null mutant であった。このことは、PRX34 が植物体の成熟葉において主要な分子種であることを示している。そこで、*prx34-2* 及び *prx34-3* を使って、flg22 誘導性の ROS 生成とカロース生成について調べたところ、いずれの応答も著しく抑制され、さらに接種実験の結果、病原細菌や糸状菌に対する罹病性が促進されることが明らかとなった。実際、PAMP 応答性の遺伝子発現を指標に調べたところ、同変異体では PAMP 応答性の遺伝子発現が大きく抑制されていた。一方、PRX34 過剰発現体では、ジフェニレンヨードニウム (DPI; NADPH オキシダーゼ阻害剤) 非感受性の ROS 生成が観察されるとともに、同植物体は病原細菌や糸状菌に対して抵抗性を示した。以上から、PRX34 は細胞壁における防御応答を正に調節する因子の 1 つであり、細胞外 ROS 生成だけでなく下流のカロース生成と深く関連していることが明らかとなった。

(2) 細胞壁ペルオキシダーゼと細胞膜 NADPH オキシダーゼ間の相互作用

活性酸素種 (ROS) の主要な産生酵素として、細胞壁ペルオキシダーゼや細胞膜 NADPH オキシダーゼがよく知られているが、MAMP 誘導性の ROS バーストにおけるそれらの貢献度や相互作用などについては依然不明の部分が少ない。H31 年度には、細菌由来の flg22 以外に elf18、ペプチドグリカン、リポ多糖、さらに病原糸状菌由来のキチンやキトサンで誘導される ROS バーストについて調べた。その結果、いずれの MAMP の場合にも *prx34-3* の ROS 生成は野生型植物と比べて 60~80% 低下し、残存する発光は DPI 感受性であった。同様の結果は、傷害関連分子パターン Pep1 の処理でも認められたことから、MAMP/DAMP 誘導性の ROS バーストにおいて細胞壁ペルオキシダーゼも NADPH オキシダーゼと同様にパターン認識受容体 (PRR) の制御下にあり、両酵素が同調して ROS バーストが誘導されていることが明らかとなった。なお、両酵素間の相互作用については、NADPH オキシダーゼが構成的に生成する ROS を介したペルオキシダーゼ分子のスルフェン酸化の関与を示す実験結果が得られており、今後詳細な解析を進めていく必要があると考えられる。

(3) 既知の PRR や免疫因子を介さない情報伝達機構

エンドウ褐紋病菌を不適応型病原菌としてシロイヌナズナの基礎的抵抗性について研究する中で、本菌の柄孢子発芽液中に ROS 生成を誘導する強いエリシター活性を見出した (以下、本画分を MpGFE と称す)。MpGFE で処理した野生型植物体には ROS バーストとともにカロース生成が誘導され、適応型病原菌に対する抵抗性が誘導された。興味深いことに、MpGFE 誘導性の ROS バーストやカロース生成は、キチンオリゴ糖に対するパターン認識受容体 CERK1 や ROS 産生酵素 RBOHD の欠損変異体でも同程度に認められた。以上から、MpGFE 誘導性のシロイヌナズナの免疫にキチン以外のエリシターの関与を示すとともに、CERK1 や RBOHD を介さない未知の認識・情報伝達機構の存在が示唆された。

(4)健全シロイヌナズナ葉から分離した内生サプレッサーによる防御応答の抑制

シロイヌナズナ植物体の健全葉を磨碎し、酢酸エチルによる分配抽出後の水溶性画分に不適合型菌に対する感受性を誘導する活性画分を見出した。ゲル濾過クロマトグラフィー、逆相 HPLC などによる精製とそれらの過程で得られた画分の不適合型菌に対する感受性誘導を指標としたバイオアッセイから、ニンヒドリン反応陽性で熱やプロネース K 耐性のペプチド性の活性画分が最終的に得られた。本精製画分はシロイヌナズナの細胞壁から分離した ATPase を強く阻害し、これと同調するペルオキシダーゼ依存性の ROS 生成を著しく抑制した。また、本精製画分で処理されたシロイヌナズナ植物体では不適合型菌の接種や MAMP 処理で誘導される PTI 関連遺伝子の発現が顕著に抑制された。そこで、精製画分の MS/MS 解析から得られた結果を基にペプチドを合成し、合成標品の活性について調べたところ精製画分と同じ作用を示すことを明らかにした。「内生サプレッサー」については、健全なエンドウ葉から免疫抑制作用をもつ物質として初めて分離されて以来、オオムギなどでも確認されているが、それらの構造は長い間不明であったが、本ペプチドがシロイヌナズナの健全葉に含まれる内生サプレッサーの 1 つであり、病原体由来のサプレッサーと同じように細胞壁を含む細胞表層の構成分子に直接作用し、防御応答の誘導を抑制することができることが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Zhao, L., Phuong, L.T., Luan, M.T., Fitrianti, A.N., Matsui, H., Nakagami, H., Noutoshi, Y., Yamamoto, M., Ichinose, Y., Shiraishi, T. and Toyoda, K.	4. 巻 85
2. 論文標題 A class III peroxidase PRX34 is a component of disease resistance in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of General Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 405-412
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10327-019-00863-9	査読の有無 有
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 該当する
1. 著者名 Phuong, L.T., Fitrianti, A.N., Luan, M.T., Matsui, H., Noutoshi, Y., Yamamoto, M., Ichinose, Y., Shiraishi, T. and Toyoda, K.	4. 巻 86
2. 論文標題 Antagonism between SA- and JA- signaling conditioned by saccharin in Arabidopsis renders resistance to a specific pathogen	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of General Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 86-99
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10327-019-00899-x	査読の有無 有
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 該当する
1. 著者名 Mai, T.L., Kawasaki, T., Fitrianti, A.N., Phuong, L.T., Shiokawa, T., Tada, H., Matsui, H., Noutoshi, Y., Yamamoto, M., Ichinose, Y., Shiraishi, T. and Toyoda, K.	4. 巻 86
2. 論文標題 Endogenous suppressor(s) in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of General Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 100-106
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10327-019-00897-z	査読の有無 有
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 該当する
1. 著者名 Phuong, L.T., Zhao, L., Fitrianti, A.N., Matsui, H., Noutoshi, Y., Yamamoto, M., Ichinose, Y., Shiraishi, T. and Toyoda, K.	4. 巻 86
2. 論文標題 The plant activator saccharin induces resistance to wheat powdery mildew through activation of multiple defense-related genes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of General Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 107-113
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10327-019-00900-7	査読の有無 有
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 該当する

〔学会発表〕 計21件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Mai Thanh Luan, Tatsuhiro Kawasaki, Aprilia Nur Fitrianti, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 Endogenous suppressor(s) in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 Vietnam-Japan Science and Technology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 Aprilia Nur Fitrianti, Mai Thanh Luan, Le Thi Phuong, Lei Zhao, Hiyori Monden, Norika Shiiba, Tsugumi Shiokawa, Hiroko Tada, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 Study on the mode of action of CEP peptide in Arabidopsis
3. 学会等名 Kansai-area Meeting of the Phytopathological Society of Japan
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 Le Thi Phuong, Mai Thanh Luan, Aprilia Nur Fitrianti, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi, and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 The mode of action of saccharin as a plant activator of disease resistance
3. 学会等名 Kansai-area Meeting of the Phytopathological Society of Japan
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 佐藤穂高・Le Thi Phuong・市成光広・櫻本和生・山田 晶・松井英譲・能年義輝・山本幹博・一瀬勇規・白石友紀・豊田和弘
2. 発表標題 メトミノストロピンの作用機構に関する研究 . コムギにおけるうどんこ病抵抗性のプライミング
3. 学会等名 令和元年度日本植物病理学会関西西部会
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 高須瑞穂・木元菜々子・Zhao Lei・Le Thi Phuong・松井英譲・能年義輝・山本幹博・一瀬勇規・白石友紀・豊田和弘
2. 発表標題 シロイヌナズナの分泌型ペルオキシダーゼ PRX34 は MAMP 誘導性オキシダティブーストに関与する
3. 学会等名 令和元年度日本植物病理学会関西支部会
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 矢野裕奈・アプリリアヌ フィランティ・松井英譲・能年義輝・山本幹博・一瀬勇規・白石友紀・豊田和弘
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける既知の受容体を必要としない病原系状菌の認識
3. 学会等名 令和2年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 高須瑞穂・木元菜々子・松井英譲・能年義輝・山本幹博・一瀬勇規・白石友紀・豊田和弘
2. 発表標題 シロイヌナズナにおけるオキシダティブースト反応の前提条件：細胞内/細胞外レドックス制御における NADPH オキシダーゼ RBOHD の役割
3. 学会等名 令和2年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 木元菜々子・高須瑞穂・アプリリアヌ フィランティ・ザオレイ・松井英譲・能年義輝・山本幹博・一瀬勇規・白石友紀・豊田和弘
2. 発表標題 シロイヌナズナの MAMP 誘導性オキシダティブースト反応に対する細胞壁ペルオキシダーゼと NADPH オキシダーゼの寄与
3. 学会等名 令和2年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 Le Thi Phuong, Aprilia Nur Fitrianti, Mai Thanh Luan, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 Antagonism between SA- and JA-signaling conditioned by saccharin renders resistance to a specific pathogen in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 The 29th Annual Meeting of the Japanese Plant-Microbe Interactions (19-21 September 2018)
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 Aprilia Nur Fitrianti, Mai Thanh Luan, Le Thi Phuong, Lei Zhao, Tsugumi Shiokawa, Hiroko Tada, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 A Cep peptide acts as an endogenous suppressor in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 The 29th Annual Meeting of the Japanese Plant-Microbe Interactions (19-21 September 2018)
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 松尾実佳、川端真矢、三木紅葉、松井英謙、能年義輝、山本幹博、一瀬勇規、白石友紀、豊田和弘
2. 発表標題 エンドウの細胞壁タンパク質に検出されるキトサン結合タンパク質
3. 学会等名 植物微生物研究会第28回研究交流会（平成30年9月19～21日）
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 Le Thi Phuong, Aprilia Nur Fitrianti, Mai Thanh Luan, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda,
2. 発表標題 Antagonism between SA- and JA-signaling conditioned by saccharin renders resistance to a specific pathogen in <i>Arabidopsis thaliana</i>
3. 学会等名 Kansai-area Meeting of the Phytopathological Society of Japan (27-28 September 2018)
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 松尾実佳、川端真矢、三木紅葉、松井英謙、能年義輝、山本幹博、一瀬勇規、白石友紀、豊田和弘
2. 発表標題 エンドウの細胞壁タンパク質に検出されるキトサン結合タンパク質
3. 学会等名 平成30年度日本植物病理学会関西支部会（平成30年9月27～28日）
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 高須瑞穂、吉岡美樹、吉岡博文、松井英謙、能年義輝、山本幹博、一瀬勇規、白石友紀、豊田和弘
2. 発表標題 細胞外オキシダティブースト反応の分子機構：ペルオキシダーゼのスルフェン酸化とその役割
3. 学会等名 平成30年度日本植物病理学会関西支部会（平成30年9月27～28日）
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 Aprilia Nur Fitrianti, Mai Thanh Luan, Le Thi Phuong, Lei Zhao, Tsugumi Shiokawa, Hiroko Tada, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 A CEP peptide acts as an endogenous suppressor in Arabidopsis
3. 学会等名 Kansai-area Meeting of the Phytopathological Society of Japan (27-28 September 2018)
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 佐藤穂高、市成光広、櫻本和生、山田 晶、松井英謙、能年義輝、山本幹博、一瀬勇規、白石友紀、豊田和弘
2. 発表標題 メトミノストロピンの作用機構に関する研究
3. 学会等名 平成30年度日本植物病理学会関西支部会（平成30年9月27～28日）
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 Lei Zhao, Le Thi Phuong, Mai Thanh Luan, Aprilia Nur Fitrianti, Hidenori Matsui, Hirofumi Nakagami, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 A class III peroxidase PRX34 is a component of disease resistance in Arabidopsis
3. 学会等名 Jilin University-Okayama University Joint Sakura Science Workshop (18 December 2018)
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 松尾実佳、三木紅葉、松井英謙、能年義輝、山本幹博、一瀬勇規、白石友紀、豊田和弘
2. 発表標題 エンドウの細胞壁画分に見出されたキトサンと結合するタンパク質複合体
3. 学会等名 平成31年度日本植物病理学会大会（平成31年3月18～20日）
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 Aprilia Nur Fitrianti, Mai Thanh Luan, Le Thi Phuong, Lei Zhao, Hiori Monden, Norika Shiiba, Tsugumi Shiokawa, Hiroko Tada, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 AtCEP peptide promotes disease susceptibility towards non-adapted pathogens in Arabidopsis thaliana
3. 学会等名 2019 Annual Meeting of the Phytopathological Society of Japan (18-20 March 2019)
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 Lei Zhao, Le Thi Phuong, Mai Thanh Luan, Aprilia Nur Fitrianti, Hidenori Matsui, Hirofumi Nakagami, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 A class III peroxidase PRX34 is a component of disease resistance in Arabidopsis
3. 学会等名 2019 Annual Meeting of the Phytopathological Society of Japan (18-20 March 2019)
4. 発表年 2018年～2019年

1. 発表者名 Le Thi Phuong, Mai Thanh Luan, Lei Zhao, Aprilia Nur Fitrianti, Hidenori Matsui, Yoshiteru Noutoshi, Mikihiro Yamamoto, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda
2. 発表標題 Saccharin induces wheat resistance to powdery mildew fungus through activation of defense genes
3. 学会等名 2019 Annual Meeting of the Phytopathological Society of Japan (18-20 March 2019)
4. 発表年 2018年～2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Tomoko Suzuki, Aya Maeda, Masaya Hirose, Yuki Ichinose, Tomonori Shiraishi and Kazuhiro Toyoda (分担)	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Frontiers Media SA, Switzerland	5. 総ページ数 193 (担当分 20 ページ)
3. 書名 Ultrastructural and cytological studies on Mycosphaerella pinodes infection of the model legume Medicago truncatula (doi: 10.3389/978-2-88945-634-5), In Advances in Ascochyta Research	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
---------	---------