

令和 5 年 6 月 19 日現在

機関番号：23401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18K05656

研究課題名(和文) 共生微生物が植物に誘導するプライミングの分子メカニズムの解明

研究課題名(英文) Priming induced by symbiotic interaction between plant and microbes

研究代表者

仲下 英雄 (Hideo, Nakashita)

福井県立大学・生物資源学部・教授

研究者番号：70280724

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：共生微生物の定着によって植物に誘導されるプライミングについて、トマトやシロイヌナズナを用いて、生育に影響を与えずに病害抵抗性を発揮する分子機構を解析した。トマトにおいてアーバスキュラー菌根菌の定着するプライミングでは、病原性細菌および非病原性細菌の感染に対してサリチル酸およびジャスモン酸シグナルの両方のシグナルの活性化が増強されることが明らかになった。シロイヌナズナにおいて、ストリゴラクトンシグナルの活性化によってプライミングが誘導され、サリチル酸を介した抵抗性シグナルが増強されることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の全身獲得抵抗性はサリチル酸を介して誘導されるが、これを活性化する化合物の開発を通して実用的にも利用されているが、生育を抑制するためイネ以外では使用できていない。そのため、生育と両立可能な抵抗性としてプライミングが注目されているが、プライミングのメカニズムには未解明な部分が多い。共生微生物によるプライミングのメカニズムおよび効果の範囲について本研究で示された植物生理学および植物病理学な新知見は、今後の作物の病害防除技術の開発にとっても大きな意義がある。

研究成果の概要(英文)：Tomato plants colonized by *Gigaspora margarita* acquired resistance not only against the fungal pathogen, *Botrytis cinerea*, but also against a virulent bacterial pathogen, *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (Pst). In *G. margarita*-colonized tomato, salicylic acid (SA)- and jasmonic acid (JA)-related defense genes were expressed more rapidly and strongly compared to those in the control plants when challenged by Pst, indicating that the plant immunity system was primed by mycorrhizal colonization. Gene expression analysis indicated that primed tomato plants responded to the avirulent pathogen, *Pseudomonas syringae* pv. *oryzae*, more rapidly and strongly compared to the control plant. We found that the resistance induced by mycorrhizal colonization was effective against both fungal and bacterial pathogens including virulent and avirulent pathogens. Moreover, the activation of both SA- and JA-mediated signaling pathways can be enhanced in the primed plant by mycorrhizal colonization.

研究分野：植物微生物相互作用

キーワード：植物ホルモン 病害抵抗性 プライミング

1. 研究開始当初の背景

植物は独自の自己防御機構を持ち、病原体侵入部位での防御応答の他に、外界からの刺激を契機に全身に誘導される誘導抵抗性を複数活用して身を守る。誘導抵抗性の中で、病原菌感染を契機としてサリチル酸を介して誘導される全身獲得抵抗性 (Systemic acquired resistance; SAR) は最も解析が進み、また、化学物質による誘導技術が実用化されている。また、害虫による食害等によって、ジャスモン酸を介して誘導される誘導抵抗性も解析が進んでいる。これらは病害抵抗性に働くタンパク質や化学物質の蓄積を伴い、自己防御に大きな役割を果たしているが、いずれも生育を抑制する。その抑制にはエネルギー消費や植物ホルモンシグナルが影響すると考えられているが、そのメカニズムの詳細は不明である。

一方、近年、アーバスキュラー菌根菌 (以降、菌根菌) や細菌エンドファイトなどの植物共生微生物の中には、定着した宿主植物に病害抵抗性を誘導するものがあることが、分子レベルで実証されてきている。これらの抵抗性では、病原菌の感染前には防御関連遺伝子の発現を伴う病害抵抗性は誘導されないが、病原菌が感染した後に防御関連遺伝子の発現を含めて病害抵抗性が通常より強くあるいは早く誘導される状態になっている。これはプライミングと呼ばれ、生育に対して影響がなく、共生微生物の種類によっては生育を促進することが知られている。

以上のような外界からの刺激を契機とする全身性の誘導抵抗性は、植物の環境適応と生存戦略の上で非常に重要な能力と考えられるが、生育への影響の有無が異なる複数のメカニズムが働いている理由は不明である。この疑問は、(A) 生育を抑制するメカニズムの解明、(B) 生育に影響しない、または促進するタイプの病害抵抗性 (プライミング) のメカニズムの解明によって明らかになると考えられる。(A) については、過去 20 年以上の間にサリチル酸やジャスモン酸シグナルについて多くの研究がなされているが、生育抑制については本質的な解明には至っていない。一方、プライミングについての研究も 15 年程経過したが、多数の共生微生物について解析が進められたものの、個別の研究に留まっており、植物内の共通のシグナルは未だ明らかになっていない。プライミングのメカニズムを解明することにより、病害抵抗性の生育への影響の有無の意義について分子レベルで解析することが可能となり、その結果、植物の環境適応と生存戦略のうち、病害虫に関わる部分の理解の飛躍的な進展に貢献できる。

2. 研究の目的

共生微生物の定着によって植物に誘導されるプライミングについて、トマトやシロイヌナズナを用いて、生育に影響を与えずに病害抵抗性を発揮する分子機構を明らかにする。さらに、得られた知見から、病害抵抗性と生育の間の拮抗・両立関係のメカニズムの解析を進めて、植物の環境応答と生存戦略における生物学的意義の一端を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) アーバスキュラー菌根菌 *Gigaspora margarita* の感染方法と定着の確認

播種 6 日目のトマト幼苗の根元付近の 4ヶ所の土に穴を開けて、そこへ分離した *G. margarita* 胞子を 5 個ずつ注入し、植物 1 個体あたり合計 20 個の胞子を処理し、栽培を継続した。胞子の処理から 15 日後のトマトの根をサンプリングした。試験管内で 10% KOH 溶液 10 mL に根部サンプルを浸漬して 90°C 中に 10 分間静置した後、10% KOH を流水で洗い流した。氷酢酸を用いて弱酸性に調製した後に 3 分間静置した。中和した根部サンプルを 0.1% トリパンブルー溶液に浸して、90°C 湯浴中に 30 分間静置して染色した。染色した根部サンプルをシャーレに中のラクタグリセロールに浸漬し、一晚放置して余分な染色液を除いた後、実体顕微鏡を用いて観察した。

(2) 斑葉細菌病菌 *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst*) の接種方法

トマトの第 3 本葉に *Pst* 懸濁液 (1×10^3 cfu/mL) を 1 mL シリンジを用いて浸潤接種した。接種 2 日後に、*Pst* を接種した葉をサンプリングして磨砕した後、希釈した溶液 10 μ L をリファンピシン 50 μ g/mL を含む NB プレートに塗布した。28°C で 2 日間培養した後、プレート上に形成されたコロニーをカウントして生菌数を測定し、葉組織中での *Pst* の増殖を評価した。

(3) 病原菌感染後の遺伝子発現解析

トマトの第 3 本葉に *Pst* 懸濁液 (1×10^3 cfu/mL) またはイネかさ枯病菌 *Pseudomonas syringae* pv. *oryzae* (*Pso*) (1×10^4 cfu/mL) 浸潤接種した。接種から 12, 16, 20 時間後に、接種された組織のみをサンプリングして、RNA を抽出後、リアルタイム PCR により防御関連遺伝子の発現量を解析した。

(4) 灰色かび病菌 *Botrytis cinerea* の接種方法

トマトまたはシロイヌナズナの葉を植物体から切り取って接種箱の中に並べ、*Botrytis*

cinerea 孢子懸濁液を 3 μ L を葉の中心部に載せた。暗所、湿度 100%、25°C の条件下で接種箱を保温し、54~72 時間後に出現した病斑の面積を測定した。

4. 研究成果

(1) アーバスキュラー菌根菌 *G. margarita* の定着によって誘導されるプライミングの解析

トマトにアーバスキュラー菌根菌 *G. margarita* が共生して誘導されるプライミングの特性について、病害抵抗性の解析および遺伝子発現解析による詳細な解析を行った。*G. margarita* を定着させたトマトでは、病原細菌 *Pst* および病原糸状菌 *B. cinerea* の感染に対する抵抗性が増強されていた。*G. margarita* の孢子の表面および内部に多種の細菌が生息しており、これらの細菌の中には植物に病害抵抗性を付与するものもあることが知られている。そこで、本研究では、孢子を磨砕してからトマトの根部に処理した場合には *Pst* に対する抵抗性が誘導されず、*Pst* および *B. cinerea* に対して示した抵抗性は *G. margarita* の定着によることを確認した。また、*G. margarita* が定着したトマトの葉においては、サリチル酸およびジャスモン酸シグナルによって誘導される防御応答遺伝子の発現もサリチル酸の蓄積も誘導されておらず、この植物が示す抵抗性はプライミングによるものである可能性を示した。(引用文献 1)

G. margarita を定着させたトマトが示す抵抗性はプライミングによることを明らかにするため、病原菌感染後の遺伝子発現解析によって防御応答シグナルの活性化を解析した。病原細菌 *Pst* に対する抵抗性ではサリチル酸シグナルが重要であるため、*Pst* 感染後のサリチル酸シグナルの活性化について解析した。その結果、*G. margarita* を定着させたトマトでは通常の植物よりも、*PR1b* および *PR2a* が早期に誘導されることが明らかとなった。また、ジャスモン酸の生合成およびシグナルについても解析した結果、応答性遺伝子 *PI2* および生合成酵素遺伝子 *LOXd* の誘導が早期化していた。これらの結果から、*G. margarita* の共生によるプライミングは、病原細菌を認識した際のサリチル酸およびジャスモン酸の両植物ホルモンを介する防御応答シグナルの活性化を早期化して強めていることが明らかになった。更に、非病原性細菌であるイネかさ枯病菌 *Pso* を用いた解析を行ったところ、病原性細菌と同濃度を接種した場合には、*G. margarita* の共生の有無の影響はなく接種後 12 時間で過敏感細胞死が生じ、プライミングの効果は認められなかった。しかし、低濃度の非病原性細菌を接種した場合には、病原細菌の場合と同様に、サリチル酸およびジャスモン酸シグナルの活性化が早期化されることが示された。これらの解析結果から、アーバスキュラー菌根菌により誘導されるプライミングは、病原性細菌および非病原性細菌のいずれを認識して起こる応答においても働いており、また、いずれの場合においてもサリチル酸およびジャスモン酸シグナルの両方の活性化が強化されることが明らかとなった。これらのことから、プライミングでは微生物細胞の構成成分に対する認識と応答の全般が何らかのメカニズムにより強化されていると考えられた。病原細菌の鞭毛タンパク質であるフラジェリタンパク質を欠失させた *Pso* Δ *fliC* を感染させた場合にも、野生型 *Pso* を感染させた場合と同様に、*G. margarita* の共生によるプライミングではサリチル酸およびジャスモン酸シグナルの両方の活性化が強化された。したがって、フラジェリンは植物の病原菌認識では重要な分子であるが、プライミングによって強化される応答シグナルはフラジェリタンパク質のみによるものではないことが示された。(引用文献 1)

(2) プライミングにおけるストリゴラクトンの機能の解析

プライミングにおける植物ホルモンの機能を解析することを目的とした解析を行った。シロイヌナズナ病害抵抗性におけるストリゴラクトン(SL)の機能について、各種の SL 変異体およびサリチル酸関連変異体、SL 活性アナログである GR24 を組み合わせて解析した結果、SL がプライミングを誘導することによって、サリチル酸シグナルの活性化と *Pst* 抵抗性を増強することを明らかにした。この効果は SL シグナル欠損株 *max2* では認められず、また、*max2* は野生型に比較して *Pst* 抵抗性が低下していた。野生株に SL 生合成阻害剤 TIS108 を処理して SL 内生量を減少させた場合には、サリチル酸を介した *Pst* 抵抗性および防御応答シグナルの活性化が低下した。これらの結果から、サリチル酸を介した病害抵抗性の強さは内生 SL 濃度に依存していることが示され、SL が病害抵抗性全体の基本的な部分で働いていることを明らかにした。(引用文献 2)

(3) サリチル酸シグナル活性時のトコフェロール合成活性化の解析

本課題の最終的な目的でもある「病害抵抗性と生育の間の拮抗・両立関係のメカニズムの解析」について、シロイヌナズナを用いたサリチル酸生合成系の活性化に着目した解析を進めた。サリチル酸とトコフェロール(ビタミン E;VE)の合成経路では、ともにシキミ酸経路から原料が供給され、それらの代謝経路はコリスミ酸で分岐する。そのため、病原菌感染や抵抗性誘導剤処理および熱ショック処理によってサリチル酸生合成が活性化される際には、VE 合成も同時に誘導される可能性があると考えられた。そこで、サリチル酸生合成の活性化を熱ショックによって行い、トコフェロール合成系の活性化およびトコフェロールの蓄積を解析した。その結果、熱ショック処理によってトコフェロール生合成遺伝子の発現が速やかに誘導された。また、 γ -トコフェロールおよび α -トコフェロールの蓄積も増加した。VE は非常に強い抗酸化活性を有していることから、植物体内でサリチル酸と同時に VE を合成することによって、サリチル酸シグナルによる活

性酸素種生成を抑制し、SA による生育抑制を制御している可能性が示唆された。(引用文献 3)

(4) プライミングの灰色かび病に対する効果の解析

シロイヌナズナにおいて、SL を介したシグナルがプライミングを誘導し、サリチル酸シグナルを介した *Pst* 抵抗性を増強することを明らかにしている。このプライミングの効果の範囲を明らかにすることを目的として、病原糸状菌である灰色かび病菌 *Botrytis cinerea* の感染に対する抵抗性を解析した。SL アナログである GR24 を処理をした植物を用いて灰色かび病菌接種試験を行った結果、*B. cinerea* の感染によって生じる病斑サイズが有意に小さくなり、プライミングによって灰色かび病菌抵抗性も増強されることが明らかになった。*B. cinerea* 抵抗性においてはファイトアレキシンの一つであるカマレキシンが重要であるため、カマレキシン生合成欠損変異体 *pad3* を用いて解析した結果、GR24 処理区における *B. cinerea* 抵抗性の増強は認められなかった。*B. cinerea* 抵抗性に対するプライミングの効果においてもカマレキシンが重要であることが示されたため、次に、*B. cinerea* 感染前後の葉組織中のカマレキシン合成及び蓄積量を解析した。GR24 の処理・非処理のいずれの場合も、*B. cinerea* 感染前のカマレキシン蓄積量は微量であった。*B. cinerea* 感染から 18 または 24 時間後には、いずれの植物でもカマレキシン蓄積量は増加したが、この増加量は GR24 処理区の方が 2 倍以上多かった。また、*B. cinerea* 感染後の経時的遺伝子発現解析の結果、カマレキシン生合成遺伝子 PAD3 の発現は GR24 処理区において強く誘導されていることが示された。これらの結果から、*B. cinerea* 抵抗性に対するプライミング効果では、カマレキシンを介する抵抗性機構が増強されていることが明らかになった。したがって、SL シグナルによるプライミングは、サリチル酸シグナルのみではなく、複数の抵抗性シグナルに対して増強効果を示すことが明らかになった。

<引用文献>

- 1 Fujita Moeka, Kusajima Miyuki, Fukagawa Masatomo, Okumura Yasuko, Nakajima Masami, Akiyama Kohki, Asami Tadao, Yoneyama Koichi, Kato Hisaharu, Nakashita Hideo, Response of tomatoes primed by mycorrhizal colonization to virulent and avirulent bacterial pathogens, *Scientific Reports*, 12, 2022, 4686
- 2 Kusajima Miyuki, Fujita Moeka, Soudthelath Khamsalath, Nakamura Hidemitsu, Yoneyama Koichi, Nomura Takahito, Akiyama Kohki, Maruyama-Nakashita Akiko, Asami Tadao, Nakashita Hideo, Strigolactones Modulate Salicylic Acid-Mediated Disease Resistance in *Arabidopsis thaliana*, *International Journal of Molecular Sciences*, 23, 2022, 5246
- 3 Miyuki Kusajima, Moeka Fujita, Takumi Nishiuchi, Hideo Nakashita, Tadao Asam, Induction of tocopherol biosynthesis through heat shock treatment in *Arabidopsis*, *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 85, 2021, 502-509

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Fujita Moeka, Kusajima Miyuki, Fukagawa Masatomo, Okumura Yasuko, Nakajima Masami, Akiyama Kohki, Asami Tadao, Yoneyama Koichi, Kato Hisaharu, Nakashita Hideo	4. 巻 12
2. 論文標題 Response of tomatoes primed by mycorrhizal colonization to virulent and avirulent bacterial pathogens	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 4686
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-022-08395-7	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 Nakashita Hideo	4. 巻 46
2. 論文標題 Studies on regulation of plant physiology by pesticides	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Pesticide Science	6. 最初と最後の頁 393 ~ 398
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1584/jpestics.J21-06	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 仲下 英雄	4. 巻 46
2. 論文標題 植物生理機能を制御する農薬の作用機構に関する研究	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Pesticide Science	6. 最初と最後の頁 75 ~ 76
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1584/jpestics.W21-26	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 Miyuki Kusajima, Moeka Fujita, Takumi Nishiuchi, Hideo Nakashita, Tadao Asami	4. 巻 85
2. 論文標題 Induction of tocopherol biosynthesis through heat shock treatment in Arabidopsis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 502-509
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/bbb/zbaa053	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 -

1. 著者名 Tomoya Asano, Thi Hang-Ni Nguyen, Michiko Yasuda, Yasir Sidiq, Kohji Nishimura, Hideo Nakashita, Takumi Nishiuchi	4. 巻 71
2. 論文標題 Arabidopsis MAPKKK -1 is required for full immunity against bacterial and fungal infection	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 2085-2097
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erz556	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 Miyuki Kusajima, Moeka Fujita, Hiromoto Yamakawa, Tsukasa Ushiwatari, Takamasa Mori, Kazuki Tsukamoto, Hiroshi Hayashi, Akiko Maruyama-Nakashita, Fang-Sik Che, Hideo Nakashita	4. 巻 84
2. 論文標題 Characterization of Plant Immunity-Activating Mechanism by a Pyrazole Derivative	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 1427-1435
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2020.1750341	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 Kusajima Miyuki, Fujita Moeka, Soudthelath Khamsalath, Nakamura Hidenitsu, Yoneyama Koichi, Nomura Takahito, Akiyama Kohki, Maruyama-Nakashita Akiko, Asami Tadao, Nakashita Hideo	4. 巻 23
2. 論文標題 Strigolactones Modulate Salicylic Acid-Mediated Disease Resistance in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 5246
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms23095246	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23件(うち招待講演 4件/うち国際学会 3件)

1. 発表者名 草島 美幸, 高橋 郁夫, 仲下 英雄, 森 昌樹, 西ヶ谷 有輝, 浅見 忠男
2. 発表標題 アシルスベルミジンがシロイヌナズナの病害抵抗性に及ぼす影響の解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第56回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 藤田 萌香, 堀田 里奈, 草島 美幸, 牛渡 司, 井上 真依, 一瀬 智美, 山口 千仁, 西内 巧, 丸山 明子, 仲下 英雄
2. 発表標題 HS 処理によって npr1 株特異的に誘導される OZF2 遺伝子の病害抵抗性における機能の解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第56回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 仲下 英雄
2. 発表標題 植物生理機能を制御する農薬の作用機構に関する研究
3. 学会等名 日本農薬学会第46回大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 藤田萌香, 堀田里奈, 草島美幸, 伊藤瑛子, 森昌樹, 中村英光, 浅見忠男, 仲下英雄
2. 発表標題 植物の病害抵抗性におけるストリゴラクトンシグナルの機能解析
3. 学会等名 日本農薬学会第45回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 藤田萌香, 堀田里奈, 草島美幸, 伊藤瑛子, 森昌樹, 中村英光, 浅見忠男, 仲下英雄
2. 発表標題 ストリゴラクトンシグナルが関与する病害抵抗性の解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第55回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Moeka Fujita, Miyuki Kusajima, Kohki Akiyama, Koichi Yoneyama, Tadao Asami, Hideo Nakashita.
2. 発表標題 Effects of strigolactone signaling on disease resistance in Arabidopsis.
3. 学会等名 MPMI 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hideo Nakashita, Miyuki Kusajima, Mai Inoue, Tomomi Ichinose, Moeka Fujita, Chisato Yamaguchi, Takumi Nishiuchi, Akiko Maruyama
2. 発表標題 heat-shock treatment induces SA-dependent NPR1-independent disease resistance in Arabidopsis.
3. 学会等名 MPMI 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kusajima Miyuk, Nakashita Hideo, Yoneyama Koichi, Akiyama Kohki, Nomura Takahito, Asami Tadao
2. 発表標題 Effects of strigolactone signaling on disease resistance in Arabidopsis
3. 学会等名 MPMI 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤田萌香、草島美幸、仲下英雄
2. 発表標題 イネに対してプライミング機構を誘導するシグナル物質の探索
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 田里奈, 藤田萌香, 牛渡司, 井上真依, 草島美幸, 一瀬智美, 山口千仁, 西内巧, 丸山明子, 仲下英雄
2. 発表標題 ヒートショック処理によるNPR1非依存的な病害抵抗性で働くOZF2遺伝子の機能解
3. 学会等名 日本農薬学会45回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 藤田萌香, 堀田里奈, 草島美幸, 伊藤瑛子, 森昌樹, 中村英光, 浅見忠男, 仲下英雄
2. 発表標題 植物の病害抵抗性におけるストリゴラクトンシグナルの機能解析
3. 学会等名 日本農薬学会45回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 堀田里奈, 井上真依, 草島美幸, 丸山明子, 西内巧, 仲下英雄
2. 発表標題 ヒートショック処理によるNPR1非依存的病害抵抗性誘導機構の解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤田萌香, 草島美幸, 仲下英雄
2. 発表標題 イネの病害抵抗性におけるプライミング機構誘導シグナル物質の探索
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤田萌香、草島美幸、仲下英雄
2. 発表標題 細菌エンドファイトによるプライミング機構の誘導に働くシグナル物質の探索
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤田萌香,草島美幸,仲下英雄
2. 発表標題 イネのプライミング機構を誘導するシグナル物質の探索
3. 学会等名 日本農薬学会第44回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 堀田里奈,草島美幸,藤田萌香,仲下英雄
2. 発表標題 殺菌剤イソプロチオランによるシロイヌナズナ根端メリステムの細胞分裂促進機構の解析
3. 学会等名 日本農薬学会第44回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 仲下英雄
2. 発表標題 抵抗性誘導技術の新展開
3. 学会等名 第71回北陸病害虫研究会(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤田 萌香、草島美幸、仲下英雄
2. 発表標題 細菌エンドファイトによるプライミング機構を誘導するシグナル物質の探索
3. 学会等名 植物化学調節学会第53回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 堀田里奈、草島美幸、藤田萌香、井上真依、仲下英雄
2. 発表標題 殺菌剤イソプロチオランがシロイヌナズナ根端メリステムに及ぼす影響の解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第53回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤田 萌香、草島 美幸、西内 巧、加藤 久晴、秋山 康紀、浅見 忠男、米山 弘一、仲下 英雄
2. 発表標題 <i>Gigaspora margarita</i> が植物に誘導する病害抵抗性メカニズムの解析
3. 学会等名 第36回日本植物細胞分生子物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤田萌香,草島美幸,西内 巧,秋山康紀,浅見忠男,米山弘一,仲下英雄
2. 発表標題 アーバスキュラー菌根菌が植物に誘導する病害抵抗性のメカニズムの解析
3. 学会等名 日本農業学会第43回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 仲下英雄
2. 発表標題 全身誘導性植物免疫の多様な植物ホルモン類による制御機構に関する研究
3. 学会等名 植物化学調節学会第57回大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 仲下英雄
2. 発表標題 植物免疫プライミングの調節機構と活用への展望
3. 学会等名 日本学術会議公開シンポジウム 持続的な食料保障に向けた植物保護の新技术（招待講演）
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 Hideo Nakashita, Miyuki Kusajima, Hisaharu Kato, Moeka Fujita	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Springer, Cham	5. 総ページ数 13
3. 書名 Regulation of SA-Mediated Signal Transduction in Plant Immune System in "Salicylic Acid - A Versatile Plant Growth Regulator"	

1. 著者名 草島美幸、仲下英雄	4. 発行年 2022年
2. 出版社 NTS 出版	5. 総ページ数 12
3. 書名 「生物ストレスに関わる植物ホルモン」バイオスティミュラントハンドブック-植物の生理活性プロセスから資材開発、適用事例まで-	

1. 著者名 藤田萌香、仲下英雄	4. 発行年 2022年
2. 出版社 NTS 出版	5. 総ページ数 6
3. 書名 「植物共生微生物のプライミングによる免疫力獲得メカニズム」バイオスティミュラントハンドブック~植物の生理活性プロセスから資材開発、適用事例まで~	

〔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
研究 分 担 者	加藤 久晴 (Kato Hisaharu) (40281042)	福井県立大学・生物資源学部・准教授 (23401)	

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