

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 6月 5日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2007～2010

課題番号：19108001

研究課題名（和文）

アルタナリア病原菌の植物寄生性を決定するCD染色体の比較ゲノミクス

研究課題名（英文）

Comparative genomics of the conditionally dispensable chromosomes controlling plant infection in *Alternaria alternata* pathogens

研究代表者

柘植 尚志 (TSUGE TAKASHI)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：30192644

研究成果の概要（和文）：糸状菌のCD（Conditionally Dispensable）染色体とは、培地上での成育には必要ではないが、植物寄生など特定の生活環にのみ必要な染色体である。本研究では、異なる作物に感染する3つの *Alternaria alternata* 病原菌について、それらの植物寄生性を決定するCD染色体の構造と機能を比較解析した。その結果、これら病原菌のCD染色体は、共通領域と各病原菌特異的な領域からなることが明らかとなり、共通な起源染色体に宿主特異性を決定する病原性遺伝子群が組み込まれてそれぞれ成立したことが示唆された。

研究成果の概要（英文）：The CD (Conditionally Dispensable) chromosomes of plant pathogenic fungi are essential for the disease-causing capacity on host plants, but not for growth on media. We performed the comparative genomics analysis of CD chromosomes essential for host-specific pathogenicity of three pathogens of *Alternaria alternata*. The CD chromosomes were found to consist of large syntenic regions among the three chromosomes and pathogen-specific regions determining host-specific pathogenicity. This result suggests that the syntenic regions are the core of the original, dispensable chromosome, and that pathogenicity genes were integrated into the original chromosome.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	23,900,000	7,170,000	31,070,000
2008年度	18,000,000	5,400,000	23,400,000
2009年度	13,400,000	4,020,000	17,420,000
2010年度	13,000,000	3,900,000	16,900,000
総計	68,300,000	20,490,000	88,790,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学・植物病理学

キーワード：植物病原糸状菌、宿主特異的毒素、病原性、CD染色体、寄生性進化

1. 研究開始当初の背景

糸状菌のCD（Conditionally Dispensable）染色体とは、培地上での生存・成育には必要ではないが、植物寄生など特定の生活環に不可欠な染色体を意味する。先に研究代表者らは、*Alternaria alternata* 病原菌群の植物寄生性がCD染色体によって決定されていることを見出した。CD染色体が最初に報告された生物

は、エンドウ根腐病菌 (*Nectria haematococca*) であり、*A. alternata* は2例目である。

A. alternata は自然界に広く生息する本来腐生的な糸状菌であるが、本菌にはそれぞれ異なる作物に病気を引き起こす7つの病原性系統（病原型、pathotype）が存在する。これら病原型の病原性は、宿主植物にのみ毒性を示す菌の第2次代謝産物（宿主特異的毒素）に

よって決定されている。したがって、7つの病原型は、腐生的 *A. alternata* がそれぞれ固有の毒素生産能を獲得することによって病原菌化したと考えられ、病害発生の根本現象である“腐生菌からの病原菌誕生(寄生性進化)”を研究するための好適なモデルである。

研究代表者らは、5つの病原型(ナシ黒斑病菌、イチゴ黒斑病菌、タンゼリン brown spot 菌、リンゴ斑点落葉病菌およびトマトアルターナリア茎枯病菌)から毒素生成遺伝子(*TOX*)クラスターを単離するとともに、それらクラスターが各病原型の1.8 Mb以下の小型染色体に分布することを見出した。さらに、イチゴ菌(AF毒素生産菌)、リンゴ菌(AM毒素生産菌)、トマト菌(AAL毒素生産菌)から、主要染色体(>2 Mb)は保持しているが、小型染色体のみが欠落した変異株を分離し、これら変異株が毒素生産性と病原性を完全に失うことを観察した。しかしながら、染色体欠落株の各種培地上での成育、胞子形成などは正常であることから、これら染色体がCD染色体であることが明らかとなった。非病原性の *A. alternata* 菌株には小型染色体が存在しないことから、本菌の寄生性進化にはCD染色体の水平移動が関与した可能性が考えられた。

生存上は不要な“余分な染色体”が宿主選択的な寄生性を決定するという事実は、植物病原菌研究の歴史のなかでも重要な発見である。そこで本研究では、*A. alternata* 病原菌群のCD染色体の構造と機能を植物病理学的、分子系統学的視点から比較解析し、その実体解明を目指した。

2. 研究の目的

本研究では、7つの *A. alternata* 病原菌のうち、*TOX* クラスターがCD染色体にコードされていることがすでに実証されているイチゴ菌、リンゴ菌、トマト菌を対象とした。イチゴ菌、リンゴ菌、トマト菌は、それぞれデカトリエン酸エステル毒素(AF毒素)、環状ペプチド毒素(AM毒素)、ポリケチド毒素(AAL毒素)を生産し、毒素感受性の作物品種にのみ病気を引き起こす(図1)。基本構造が異なる毒素を生産するこれら3病原菌は、CD染色体の起源、成立機構を研究する上で有効な材料と考えられた。本研究では、3病原菌のCD染色体の塩基配列の決定と構造比較、毒素生成遺伝子群の同定、CD染色体遺伝子群の分子系統解析、CD染色体遺伝子群の発現解析と7つの病原型と非病原性菌株における分布調査などによってCD染色体の構造と機能を総合的に解析し、CD染色体の実体解明を目指した。さらに、プロトプラスト融合、菌糸融合によるCD染色体の種内移動の実験室レベルでの再現を試みた。

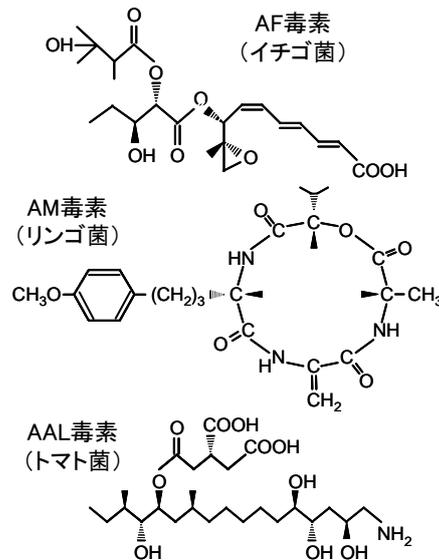


図1. 3病原菌の宿主特異的毒素の化学構造。

3. 研究の方法

本研究を開始する時点で、イチゴ菌 NAF8株のCD染色体(1.0 Mb)の構造決定とAF毒素生成遺伝子(*AFT* 遺伝子)領域の同定をほぼ完了していた。また、リンゴ菌とトマト菌については、*TOX* クラスターの一部の塩基配列を決定していた。なお、供試したリンゴ菌 IFO8984株のAM毒素生成遺伝子(*AMT* 遺伝子)とトマト菌 As-27株のAAL毒素生成遺伝子(*ALT* 遺伝子)は、それぞれ1.3 Mb、1.0 MbのCD染色体にコードされている。本研究では、以下の研究を実施した。

(1) リンゴ菌 IFO8984株とトマト菌 As-27株の染色体DNAをパルスフィールドゲル電気泳動によって分画し、それぞれのCD染色体を回収した。回収したCD染色体の配列をロッショFLXによって解析するとともに、CD染色体DNAを含むBACクローンの選抜と配列解析、Optical Mapping法による染色体制限酵素地図の作成を組み合わせ、各染色体の全長をカバーするコンティグを同定した。

(2) 各染色体の配列から、100アミノ酸以上をコードする遺伝子を推定した。また、すでに同定していた*TOX*をCD染色体にマップするとともに、コードされる遺伝子群の毒素生産時と非生産時における転写レベルのリアルタイムRT-PCR解析、他の *A. alternata* 病原菌における分布調査などによって、それぞれの*TOX*領域を推定した。さらに、遺伝子破壊法、遺伝子サイレンシング法を用いて、推定*TOX*の機能を解析し、*TOX*領域を同定した。

(3) 3病原菌のCD染色体の全長構造をバイオインフォマティクス手法を用いて詳細に比較した。データベース相同性検索によって、

CD 染色体にコードされる遺伝子群の相同遺伝子を探査し、分子系統解析によって CD 染色体遺伝子群の起源を推定した。

(4) トマト菌とリンゴ菌、トマト菌とイチゴ菌のプロトプラスト融合によって、ダブル毒素生産株を作出し、CD 染色体の種内移動の可能性を検証した。

4. 研究成果

先に、イチゴ菌 NAF8 株の *AFT* クラスタをコードする 1.0 Mb 染色体の塩基配列を決定し、セントロメアを挟んだ両腕に対応する 2 つのコンティグ (449 kb および 554 kb) を同定した。本研究では、リンゴ菌 IFO8984 株とトマト菌 As-27 株の CD 染色体の構造を決定するとともに、3 病原菌の CD 染色体の機能、進化に関する以下の研究成果を得た。

(1) リンゴ菌 IFO8984 株の 1.3 Mb 染色体の塩基配列をロッッシュ FLX によって解読した。得られたコンティグの総塩基数は 1.3 Mb の約 60% と染色体サイズを大きく下回り、反復領域の存在が示唆された。そこで、本菌の BAC ライブラリーから 1.3 Mb 染色体断片を含む 78 クローンを選抜し、両末端配列を決定、コンティグにマップした。その結果、ほとんどのクローンの末端配列がいずれかのコンティグにマップされ、反復領域の存在がさらに示唆された。コンティグ間をつなぐ BAC クローン、ユニーク配列を含む BAC クローンを選抜と配列解析、Optical Mapping 法による染色体制限酵素地図の作成などによって、最終的にセントロメアを挟んだ両腕に対応する 2 つのコンティグ (493 kb および 792 kb) を同定した。なお、後述するように、792 kb コンティグには複数セットの *TOX* 領域が反復して存在することが明らかとなった。

(2) トマト菌 As-27 株の 1.0 Mb 染色体の塩基配列をロッッシュ FLX によって解読した。得られたコンティグの総塩基数は 1.0 Mb の約 45% と染色体サイズを大きく下回り、リンゴ菌の CD 染色体と同様に、反復領域の存在が示唆された。そこで、本菌の BAC ライブラリーから 1.0 Mb 染色体断片を含む 67 クローンを選抜し、両末端配列を決定、コンティグにマップした。その結果、ほとんどのクローンの末端配列がいずれかのコンティグにマップされ、反復領域の存在がさらに示唆された。コンティグ間をつなぐ BAC クローン、ユニーク配列を含む BAC クローンの配列解析によって、約 500 kb のひとつのコンティグが得られた。この結果は、1.0 Mb 染色体の両腕が同一配列であることを示唆した。そこで、Optical Mapping 法によって染色体制限酵素地図を作成したところ、本染色体がセントロメ

アを挟んで左右対称構造の同腕染色体であることが明らかとなった。このような構造を持つ糸状菌染色体はこれまで報告がなく、極めてユニークな存在である。

(3) 3 病原菌の CD 染色体の GC 含量は、どれも約 50% と他の糸状菌ゲノムと同様であった。イチゴ菌の 1.0 Mb 染色体について、最新の菌類ゲノム情報を利用して再アノテーションを行い、100 アミノ酸以上をコードする 285 個の遺伝子をマップした。また、リンゴ菌の 1.3 Mb 染色体、トマト菌の 1.0 Mb についても、現在までのところ、それぞれ 330 個、220 個の遺伝子を推定している。推定遺伝子の分布頻度も他の糸状菌ゲノムと同様であった。CD 染色体にコードされる遺伝子のデータベース相同性解析、7 つの病原型と非病原性菌株における分布調査などから、予想通り、house-keeping 遺伝子は存在しないことが確認された。したがって、CD 染色体には生存に不必要な遺伝子と *TOX* のみが分布し、培養条件下だけでなく、宿主植物が存在しない自然条件下でも、*A. alternata* にとって dispensable であることがさらに示唆された。

(4) イチゴ菌の 1.0 Mb 染色体について、すでに同定していた *AFT* 遺伝子群のマッピング、全遺伝子の AF 毒素生産時と非生産時における転写レベルのリアルタイム RT-PCR 解析、ハイブリダイゼーションによる 7 つの *A. alternata* 病原菌における分布調査を行い、554 kb コンティグのうち約 390 kb 領域を *AFT* 遺伝子領域と推定した。この領域には、少なくとも 23 個の酵素と 1 個の転写制御因子をコードする 24 個の遺伝子が 2~7 コピー反復して存在する。イチゴ菌の AF 毒素、ナシ菌の AK 毒素、タンゼリン菌の ACT 毒素には共通な部分構造としてエポキシデカトリエン酸が含まれる。23 個の酵素遺伝子のうち 16 個はナシ菌とタンゼリン菌にも存在し、エポキシデカトリエン酸の生合成に、残り 7 個はナシ菌とタンゼリン菌には分布せず、AF 毒素に特異的な部分構造の生合成にそれぞれ関与すると推定した。

これら *AFT* 候補遺伝子すべてについて、ナシ菌またはタンゼリン菌における機能解析も含め、遺伝子破壊または遺伝子サイレンシングによって毒素生合成における機能を確認した。その結果、転写制御因子遺伝子と 23 個の酵素遺伝子のうち 20 個は、AF 毒素生合成に不可欠であることが確認された。一方、残り 3 個の酵素遺伝子は、遺伝子破壊によって毒素生産性が増加し、毒素生産性の抑制遺伝子であることが明らかとなった。なお、これら遺伝子の破壊株では、エポキシデカトリエン酸の生産量も増加することから、エポキシデカトリエン酸またはその前駆体を他の

物質に変換する酵素をコードすると推定された。

また、エポキシデカトリエン酸生合成に関与する酵素のうち、3 つがペルオキシソームに局在することを見出し、脂肪酸のリサイクル器官であるペルオキシソームが毒素の部分構造の生合成に関与するという、毒素生合成進化を考える上で興味深い結果を得た。

(5) リンゴ菌の 1.3 Mb 染色体の構造解析と平行して、本染色体の発現遺伝子の同定を試みた。1.3 Mb 染色体 DNA をプローブとして、AM 毒素生産時の cDNA ライブラリーを選抜し、それらの毒素生産時と非生産時の転写レベルを比較した。その結果、毒素生産時に 10 倍以上転写が誘導される 11 遺伝子が見出された。さらに、これら遺伝子をコードする BAC クローンを単離し、本クローンのすべての遺伝子について、毒素生産時と非生産時の転写レベルを比較した。その結果、約 70 kb の領域から毒素生産時に転写が誘導される 16 遺伝子が見出された。この領域を 1.3 Mb 染色体にマップしたところ、792 kb コンティグに存在し、さらにその部分配列が同じコンティグの 4 か所に分布していることが明らかとなった。AM 毒素生合成に関与すると推定された 16 個の遺伝子について、遺伝子破壊実験によって機能を解析し、少なくとも 12 個が AM 毒素生合成に不可欠であることを確認した。

また、この領域からは転写制御因子をコードする遺伝子 (*AMTR*) も見出された。*AMTR* の破壊株、高発現株の解析から、予想に反して、*AmtR* が他の *AMT* 遺伝子の発現を抑制、すなわち毒素生産性を抑制する因子であることが明らかとなった。

(6) トマト菌の AAL 毒素は、その構造から、*Fusarium* 属菌が生産するフモニシンの前駆体と考えられている。すでに、16 個のフモニシン生合成遺伝子 (*FUM*) が同定されている。1.0 Mb 染色体から *FUM* 相同遺伝子を検索したところ、テロメア近傍の約 75 kb 領域から 12 個 (*ALT1*~*ALT12*)、その 30 kb 下流からもう一個の相同遺伝子 (*ALT13*) と *ALT10*~*ALT12* の 2 コピー目が見出された。なお、*ALT13* は他の遺伝子の発現を正に制御する転写制御因子を、他の遺伝子は生合成酵素をそれぞれコードする。これら 13 遺伝子について、遺伝子破壊実験によって AAL 毒素生合成における機能を同定した。

(7) 糸状菌の他の第 2 次代謝では、一般に、遺伝子クラスターがゲノム中に 1 セットのみ存在する。一方、3 病原菌の CD 染色体には複数セットの *TOX* 領域が存在する。他の *A. alternata* 病原菌の毒素生合成遺伝子もゲノム

中に複数コピー存在することが明らかにされている。

イチゴ菌、リンゴ菌、タンゼリン菌の毒素生合成遺伝子の機能解析から、安定した病原性を発揮するために必要な毒素量を生産するためには、複数コピーの遺伝子が必要であることが見出された。また、*TOX* 遺伝子の転写レベルの解析から、毒素生産時でもほとんどの遺伝子の転写レベルが著しく低いことが明らかとなった。このような特徴は、*A. alternata* における毒素生産性、さらに植物寄生性の進化には、*TOX* 領域の重複が重要であったことを示している。さらに、イチゴ菌、リンゴ菌、ナシ菌の *TOX* クラスターから、毒素生産を抑制する遺伝子も見出された。以上の結果は、本菌の安定した病原性発現に必要な毒素生産量が、遺伝子の転写レベル、遺伝子コピー数、抑制遺伝子の機能などによって微妙に制御されていることを示している。

他の糸状菌において、第 2 次代謝のエピジェネティックな global regulator として同定されている *LaeA* の相同遺伝子を *A. alternata* から単離した。3 病原菌の *LaeA* 破壊株を作出したところ、破壊株では毒素生産性が低下し、これら病原菌でも *LaeA* が毒素生産性に関与することが明らかとなった。

(8) 3 病原菌の CD 染色体全長の構造をハープロット解析によって比較した。その結果、リンゴ菌の 493 kb コンティグとイチゴ菌の 449 kb コンティグの構造が全長にわたり類似しており、さらに、この領域のセントロメア側約 220 kb がトマト菌の CD 染色体にも保存されていることが明らかとなった (図 2)。これら領域には毒素生合成遺伝子は存在しない。このような特徴は、3 病原菌の CD 染色体が同一起源であることを示しており、起源染色体に異なる *TOX* クラスターがそれぞれ組み込まれたという、予想もしなかった構造的特徴が明らかとなった。

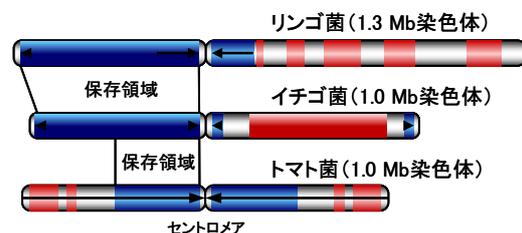


図2. 3病原菌のCD染色体の推定構造. 3病原菌のCD染色体には保存領域(■)が存在し、また、*TOX* クラスター(■)が重複、分散して存在する。トマト菌の 1.0 Mb 染色体の両腕は左右対称構造である。

上述したように、トマト菌の 1.0 Mb 染色体は左右対称構造の同腕染色体である。リンゴ菌の CD 染色体両腕のセントロメア側、イチゴ菌の CD 染色体両腕のセントロメア側とテロメア側にも短いながらも共通配列が左右対称に存在することから、両菌の CD 染色体

も起源染色体は左右対称構造であった可能性が考えられた。

(9) プロトプラスト融合によって、トマト菌とリンゴ菌から AAL 毒素と AM 毒素のダブル毒素生産株、トマト菌とイチゴ菌から AAL 毒素と AF 毒素のダブル毒素生産株の作出に成功した。それぞれのダブル毒素生産株は、トマトとリンゴ、トマトとイチゴの両植物に病原性を示す。さらに、ダブル毒素生産株が 2 倍体ではなく、主要染色体のパターンはどちらかの親株に類似しており、さらに両親株由来の 2 本の CD 染色体が共存していることを見出した。以上の結果は、CD 染色体が宿主特異的な植物寄生性を付与する遺伝因子の実体であることを明確に示した。

以上の成果は、*A. alternata* 病原菌群の宿主特異的な寄生性を決定する CD 染色体の構造と機能、本菌ゲノムの可塑性に関する重要な新知見を提供した。また、プロトプラスト融合実験によって明らかとなった CD 染色体が本菌のゲノム中で付加的に共存できるという特徴は、菌株間の菌糸融合によって CD 染色体が移動し、腐生的菌株の病原菌化を引き起こす可能性を示している。また、宿主植物が存在しない条件下では、CD 染色体欠落によって病原菌の腐生菌化が起こり、自然界では CD 染色体を介して腐生菌⇄寄生菌現象が繰り返されていることが想像される。引き続き、起源染色体の探索、CD 染色体遺伝子の網羅的な分子進化的解析などを実施することによって、CD 染色体の進化的起源と進化過程、さらに *A. alternata* における寄生性分化の軌跡を具体的に追跡することが現実的な課題となった。そこで、本研究をさらに発展させるために、研究計画最終年度前年度公募に応募し、2011 年度から基盤研究(A)「アルタナリア病原菌の植物寄生性を決定する CD 染色体の進化的起源と成立機構」が採択され、さらに研究を進めている。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 13 件)

- ① Kheder, A.A., Akagi, Y., Tsuge, T., and Kodama, M. Functional analysis of the ceramide synthase gene *ALT7*, a homolog of the disease resistance gene *Asc1*, in the plant pathogen *Alternaria alternata*. *J. Plant Pathol. Microbiol.*, 査読有, 2012, S2-001, DOI: 10.4172/2157-7471.S2-001.
- ② Imazaki, A., Tanaka, A., Harimoto, Y., Yamamoto, M., Akimitsu, K., Park, P., and Tsuge, T. Contribution of peroxisomes to

secondary metabolism and pathogenicity in the fungal plant pathogen *Alternaria alternata*. *Eukaryot. Cell*, 査読有, 9, 2010, 682-694, DOI:10.1128/EC.00369-09

- ③ Miyamoto, Y., Masunaka, A., Tsuge, T., Yamamoto, M., Ohtani, K., Fukumoto, T., Gomi, K., Peever, T.L., Tada, Y., Ichimura, K., and Akimitsu, K. *ACTTS3* encoding a polyketide synthase is essential for the biosynthesis of ACT-toxin and pathogenicity in the tangerine pathotype of *Alternaria alternata*. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 査読有, 23, 2010, 406-414, DOI: 10.1094/MPMI-23-4-0406
- ④ Ajiro, N., Miyamoto, Y., Masunaka, A., Tsuge, T., Yamamoto, M., Ohtani, K., Fukumoto, T., Gomi, K., Peever, T.L., Izumi, Y., Tada, Y., and Akimitsu, K. Role of the host-selective ACT-toxin synthesis gene *ACTTS2* encoding an enoyl-reductase in pathogenicity of the tangerine pathotype of *Alternaria alternata*. *Phytopathology*, 査読有, 2010, 100, 120-126, DOI:10.1094/PHYTO-100-2-0120
- ⑤ Akagi, Y., Taga, M., Yamamoto, M., Tsuge, T., Fukumasa-Nakai, Y., Otani, H., and Kodama, M. Chromosome constitution of hybrid strains constructed by protoplast fusion between the tomato and strawberry pathotypes of *Alternaria alternata*. *J. Gen. Plant Pathol.*, 査読有, 2009, 75, 101-109, DOI: 10.1007/s10327-009-0149-1
- ⑥ Akagi, Y., Akamatsu, H., Otani, H., and Kodama, M. Horizontal chromosome transfer: a mechanism for the evolution and differentiation of a plant pathogenic fungus. *Eukaryot. Cell*, 査読有, 8, 2009, 1732-1738, DOI: 10.1128/EC.00135-09
- ⑦ Miyamoto, Y., Isshiki, Y., Honda, A., Masunaka, A., Tsuge, T., Yamamoto, M., Ohtani, K., Fukumoto, T., Gomi, K., Peever, T.L., and Akimitsu, K. Function of genes encoding acyl-CoA synthetase and enoyl-CoA hydratase for host-selective ACT-toxin biosynthesis in the tangerine pathotype of *Alternaria alternata*. *Phytopathology*, 査読有, 99, 2009, 369-377, DOI: 10.1094/PHYTO-99-4-0369
- ⑧ Miyamoto, Y., Masunaka, A., Tsuge, T., Yamamoto, M., Ohtani, K., Fukumoto, T., Gomi, K., Peever, T.L., and Akimitsu, K. Functional analysis of a multi-copy host-selective ACT-toxin biosynthesis gene in the tangerine pathotype of *Alternaria alternata* using RNA silencing. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 査読有, 21, 2008, 1591-1599, DOI: 10.1094/MPMI-21-12-1591
- ⑨ Harimoto, Y., Tanaka, T., Kodama, M.,

Yamamoto, M., Otani, H., and Tsuge, T. Multiple copies of *AMT2* are prerequisite for the apple pathotype of *Alternaria alternata* to produce enough AM-toxin for expressing pathogenicity. *J. Gen. Plant Pathol.*, 査読有, 74, 2008, 222-229, DOI: 10.1007/s10327-008-0089-1

- ⑩ Harimoto, Y., Hatta, R., Kodama, M., Otani, H., and Tsuge, T. Expression profiles of genes encoded by the supernumerary chromosome controlling AM-toxin biosynthesis and pathogenicity in the apple pathotype of *Alternaria alternata*. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 査読有, 20, 2007, 1463-1476, DOI: 10.1094 /MPMI -20-12-1463 (Spotlight paper)

[学会発表] (計 55 件)

- ① 病原性 *Alternaria alternata* における global regulator *LaeA* ホモログの機能と病理学的役割. 高尾和実, 赤木靖典, 柘植尚志, 播本佳明, 尾谷浩, 児玉基一朗. 日本植物病理学会大会, 福岡, 2012 年 3 月 30 日 (学生優秀発表賞受賞)
- ② 植物病原糸状菌における二次代謝産物合成と病原性ーゲノム解析からみた多様性と進化ー. 児玉基一朗. 日本農薬学会第 8 回農薬バイオサイエンス研究会「農薬科学の未来を考えるー植物・微生物研究の最前線」, 京都, 2010 年 12 月 3 日 (招待講演)
- ③ Pathogenicity chromosomes in toxin-dependent necrotrophic plant pathogens. Kodama, M., Akagi, Y., Harimoto, Y., Otani, H., Yamamoto, M., Taga, M. and Tsuge, T. The 9th International Mycological Congress, Edinburgh, Scotland, UK, August 6, 2010 (招待講演)
- ④ Evolution of pathogenic strategies in a toxin-dependent necrotrophic pathogen *Alternaria alternata*. Kodama, M., Akagi, Y., Egusa, M., Otani, H., Tsuge, T., Yamamoto, M. and Taga, M. The 1st Japan-Korea Joint Symposium, Jeju, Korea, October 30, 2009 (招待講演)
- ⑤ 植物寄生菌の病原性を決定する CD 染色体. 柘植尚志, 張 裕介, 間瀬千晶, 新城明久, 八田理恵子, 伊藤 芳, 田中孝欣, 播本佳明, 赤木靖典, 児玉基一朗, 山本幹博, 秋光和也, 尾谷 浩. 日本菌学会シンポジウム「植物寄生菌類における病原性の獲得と多様性」, 鳥取, 2009 年 8 月 20 日 (招待講演)
- ⑥ *Alternaria alternata* 病原菌の植物寄生性を決定する CD 染色体. 柘植尚志, 張 裕介, 間瀬千晶, 新城明久, 八田理恵子, 伊藤 芳, 田中孝欣, 播本佳明, 赤木靖典, 小松龍太, 佐藤昭之, 児玉基一朗, 山本幹博, 秋光和也, 尾谷 浩. 日本植物病理学会大会シンポジウム「植物免疫のゲノミクスとポスト

ゲノミクス」, 山形, 2009 年 3 月 27 日 (招待講演)

- ⑦ A Zn(II)2Cys6-type transcription regulator embedded in the AM-toxin biosynthetic gene cluster negatively controls the toxin biosynthesis in the apple pathotype of *Alternaria alternata*. Harimoto, Y., Kodama, M., Yamamoto, M., Otani, H., and Tsuge, T. The 25th Fungal Genetics Conference, Pacific Grove, CA, USA, March 17-22, 2009 (The "Eukaryotic Cell" Outstanding Young Investigator Award [the American Society for Microbiology] 受賞)
- ⑧ メロンつる割病菌とイチゴ黒斑病菌の病原性を制御する相同な転写制御因子の同定. 倉田智彬, 倉橋 真, 播本佳明, 張裕介, 飯田祐一郎, 柘植尚志. 日本植物病理学会大会, 松江, 2008 年 4 月 27 日 (学生優秀発表賞受賞)
- ⑨ A gene cluster on a conditionally dispensable chromosome controlling AAL-toxin biosynthesis and pathogenicity in the tomato pathotype of *Alternaria alternata*: Kodama, M., Akagi, Y., Akamatsu, H., Otani, H., Yamamoto, M. and Tsuge, T. The 13th International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions, Sorrento, Italy, July 22-26, 2007 (招待講演)

[図書] (計 2 件)

- ① 柘植尚志 第 6 章病原体の病原性発現機構 3. 糸状菌の病原性遺伝子の発現機構. 植物病理学(眞山慈志, 難波成任編), 文永堂出版, 東京, 査読無, 2009, pp. 183-186
- ② Kodama, M., Akagi, Y., Akamatsu, H., Otani, H., Yamamoto, M. and Tsuge, T. A gene cluster on a conditionally dispensable chromosome controlling AAL-toxin synthesis and pathogenicity in the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. In: Biology of Plant-Microbe Interactions Vol. 6 (M. Lorito *et al.*, eds.), International Society of Molecular Plant-Microbe Interactions, St. Paul, MN, USA, Paper No. 18 (CD-Rom), 査読無, 2008

6. 研究組織

(1) 研究代表者

柘植 尚志 (TSUGE TAKASHI)
名古屋大学・生命農学研究科・教授
研究者番号: 30192644

(2) 研究分担者

児玉 基一朗 (KODAMA MOTOICHIROU)
鳥取大学・農学部・教授
研究者番号: 00183343