

令和 5 年 6 月 9 日現在

機関番号：17701

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H02934

研究課題名(和文) イネ人為突然変異白葉枯病抵抗性遺伝子の同定と抵抗性機構の解明

研究課題名(英文) Identification of the mutant genes resistant to bacterial blight in rice, and elucidation of their resistance mechanisms

研究代表者

一谷 勝之 (Ichitani, Katsuyuki)

鹿児島大学・農水産獣医学域農学系・教授

研究者番号：10305162

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：イネ品種IR24は白葉枯病に罹病性であるが、人為突然変異処理により抵抗性系統XM5、XM6、XM14が得られている。各系統は1抵抗性遺伝子を持ち、それぞれxa19、xa20、xa42と命名された。高密度連鎖解析と次世代DNAシーケンサー解析を組み合わせることにより、xa19、xa20、xa42の遺伝子の本体を明らかにすることができた。また、これらの抵抗性遺伝子をもつ新しい育種材料を育成した。xa42がもたらす抵抗性を生理学的に解明した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

私たちが同定した人為突然変異系統に由来するイネ白葉枯病抵抗性遺伝子はいずれも1塩基置換によるもので、2つはアミノ酸の非同義置換、1つはスプライシングの効率低下によると思われるものであった。また、2遺伝子は既知の抵抗性遺伝子とは異なる機能を持っていた。このことは、一般に塩基置換を誘発する化学変異原MNUの「軽度の」変異がもたらす新規突然変異抵抗性遺伝子開発の可能性を示唆している。

研究成果の概要(英文)： We have reported three mutant *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Xoo) resistant lines, XM5, XM6 and XM14, derived from IR24, an indica rice cultivar (Taura et al. 1991a, Busungu et al. 2016). Although IR24 is susceptible to almost all Xoo strains, the three XM lines are resistant to all Xoo races tested (Taura et al. 1992, Busungu et al. 2016, Msami et al. 2021). XM5, XM6 and XM14 carries one pair of respective mutant recessive genes, xa19, xa20 and xa42. Using the combination of high-resolution linkage analysis and use of next generation DNA sequencer, we identified the causal DNA sequences making xa19, xa20 and xa42 resistant to Xoo. We also developed the new breeding material carrying these resistance genes. The physiology of the Xoo resistance conferred by xa42 was elucidated.

Our findings suggest the possibility of creation of new resistance genes by slight mutation caused by a chemical mutagen MNU.

研究分野：植物育種学

キーワード：抵抗性遺伝子

1. 研究開始当初の背景

白葉枯病菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. 以下 *Xoo*)がもたらす白葉枯病は、イネの最重要病害の一つであり、Mansfield *et al.* (2012)の総説によると、細菌病の中で4番目に重要と位置付けられている。その対策には抵抗性遺伝子の活用が効果的である。インド型イネ品種 IR24 はフィリピン白葉枯病6レースと日本の5レースすべてに罹病性であるが、IR24 に化学突然変異原である NMU 処理を施したところ、白葉枯病抵抗性系統 XM5 (Taura *et al.* 1991), XM6 (Taura *et al.* 1992), XM14 (Busungu *et al.* 2018) が得られている。それぞれの系統は劣性の抵抗性遺伝子を持つ。それぞれ *xa19*, *xa20*, *xa42* と命名されている。3 遺伝子とも *Xoo* 6 レースと日本の5レースすべてに対して抵抗性である。研究が進んでいる *xa42* では染色体上の座乗領域が第3染色体の57kb に絞り込まれている (Busungu *et al.* 2018)。本研究は *xa19*, *xa20*, *xa42* を対象として研究を行う。

単離されたイネ白葉枯病抵抗性遺伝子の中で、優性遺伝子は8、劣性遺伝子は3である。劣性遺伝子のうち、*xa5* は Transcription factor IIA をコードしている。*xa13*, *xa25* は MtN3/saliva をコードしている。優性遺伝子は様々なタンパク質をコードしており、統一性はない。

これまでに同定された白葉枯病抵抗性遺伝子は、様々な抵抗性品種や近縁野生種に生じた自然突然変異によるものがほとんどである。これらの遺伝子を同一遺伝的背景下に戻し交雑によって導入することが進められているが、連鎖引きずりや、作用力の強い抵抗性遺伝子によって作用力の弱い抵抗性遺伝子の存在が隠されてしまうなどの問題がある。本研究の対象遺伝子はいずれも IR24 に誘発されており、同一遺伝的背景下で抵抗性の作用機作を比較できるのは、本研究の最大の強みである。一方で、前述の XM5, XM6, XM14 は原品種 IR24 と比較して、少し短稈で、やや分けつが少ない。さらに XM14 では生育途中で葉に褐色の斑点(擬似病斑 lesion mimic)を呈する。抵抗性遺伝子がもたらすこのような性質はコメ生産には負の効果をもたらすため、他の遺伝子の作用で負の効果を抑えることが必要となる。また、IR24 はインド型イネ品種であって、日本で主に栽培される日本型品種とは遺伝的に大いに異なる。*xa42* などの遺伝子を日本イネ品種の改良に用いるには、これら遺伝子を日本型品種に導入した中間母本が有用である。また、育成過程で抵抗性遺伝子の負の作用を抑える遺伝子が見出されることが期待される。

2. 研究の目的

本研究の目的は、(1) *xa19*, *xa20*, *xa42* 遺伝子の単離、抵抗性機構の解明、と(2)遺伝的背景を変えた材料の育成、遺伝的背景が抵抗性発現に及ぼす効果の検証、である。

3. 研究の方法

(1) *xa19*, *xa20*, *xa42* 遺伝子の単離

高密度連鎖解析の手法で3遺伝子の染色体上の座乗位置を絞り込んだ。次いで、原品種 IR24, 突然変異抵抗性系統 XM5, XM6, XM14 の DNA 塩基配列を次世代 DNA シークエンサーで読み、絞り込んだ染色体領域に存在する各突然変異系統固有の塩基配列変異を検出した。変異箇所を認識できるような PCR-RFLP マーカーを作出し、原品種 × 突然変異抵抗性系統の交雑後代の PCR-RFLP マーカー-遺伝子型、白葉枯病菌接種後の病斑長などを調査した。

ゲノム編集による *Xa42* 遺伝子の改変：日本晴を材料にゲノム編集を行い、野生型 *Xa42* 遺伝子を変異型に転換する実験を行った。日本晴は培養室条件下で白葉枯病の病斑が伸びにくいことから、日本晴と同じく日本型で感受性の標準系統とされているトヨニシキに変えて、同様の実験を行った。

(2) RNA-seq による網羅的遺伝子発現解析

IR24, XM5, XM6, XM14 をポット植えし、白葉枯病菌接種直前、接種1日目、2日目の葉から RNA を抽出し(各系統3反復)、RNA-seq を外部委託した。得られたデータの解析には edgeR を用いた。

(3) 遺伝的背景を変えた材料の育成、遺伝的背景が抵抗性発現に及ぼす効果の検証

IR24 はインド型品種である。日本型品種とインド型品種は遺伝的に大きく異なるため、抵抗性遺伝子を日本型品種の改良に用いるのであれば、抵抗性遺伝子を日本型の背景に導入した中間母本が有用である。2018年に XM5, XM6, XM14 を日本型で遺伝学実験に頻繁に用いられる品種 台中65号(T65)と交配した。T65を反復親として戻し交雑を進め、2022年夏に BC₃F₂ 世代を展開した。戻し交雑に用いる個体の選定には、(1)に書いた PCR-RFLP マーカーを用いた。

XM5, XM6, XM14 は原品種 IR24 と比較して、少し短稈で、やや分けつが少ない。これが抵抗性遺伝子の影響によるのかどうかを明らかにするため、原品種 × 突然変異抵抗性系統の交雑後代の PCR-RFLP マーカー-遺伝子型、および稈長、穂数を調査した。並行して、抵抗性遺伝子による負の効果(growth penalty)があるという前提で、IR24 の遺伝的背景下で抵抗性遺伝子と T65 由来の遺伝子を併せもち、生育が元々の突然変異系統よりも良い物が育成できるかどうかを調査した。T65 と各突然変異系統との F₁ にそれぞれの突然変異系統を交配して BC₁F₁ を育成した後、反復親として BC₂F₁, BC₃F₁ の作出には IR24 を用い、2022年夏に BC₃F₂ 世代を展開した。これは

開花期がばらつく戻し交雑個体に対して 常に反復親を用意する際に IR24 1 系統の方が XM5, XM6, XM14 の 3 系統準備するよりも簡便であったことによる。ここでも、戻し交雑に用いる個体の選定には、(1)に書いた PCR-RFLP マーカーを用いた。

(4) 病斑の形態観察

光学顕微鏡、走査電子顕微鏡 (Quanta 400, FEI), X 線解析顕微鏡 (XGT-5000, 堀場製作所) を用いて, XM5, XM6, XM14 の剪葉接種の切り口付近の病斑を観察した。

(5) XM14 に見られる擬似病斑の生理学的解析

XM14 に生じる擬似病斑の誘導条件を明らかにするために通常栽培で播種後 25 日の植物体を材料として, 一酸化窒素(NO)と活性酸素種の量を特異的蛍光試薬と比較した。その後, 擬似病斑が出現する条件で栽培し, *PR1a*, *PR1b*, *PsbA* (PSII の反応中心である D1 タンパク質) 遺伝子の発現を検討した。

(6) 脂肪酸による抵抗性の直接関与の可能性の検証

xa42 が KAS-II 酵素をコードしている(後述)ことから, 抵抗性に対する脂肪酸の直接関与の可能性を検討した。古くから植物由来の脂肪酸及び関連物質が抗菌活性を持つことが知られているので, 阻止円形成法を用いて市販脂肪酸 10 種の抗菌活性を調査した。供試細菌としては *Xoo* に加えて同属の *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* (*Xcv*, トマト細菌斑点病菌)を用いた。

4. 研究成果

(1) *xa19*, *xa20*, *xa42* 遺伝子の単離

XA42 の座乗領域は, 高密度連鎖解析の結果, 約 10kb に絞り込まれ, DNA 塩基配列解読により *xa42* 遺伝子では野生型遺伝子 *Xa42* に対してコード領域の一塩基非同義置換が見出された。Rice Genome Annotation Project の Genome browser によると, XA42 は KAS-II 酵素 (16:0 のパルチミン酸から 18:0 ステアリン酸に脂肪酸を伸長する化学反応を触媒する酵素。: の左側の数字は炭素数を, 右側の数字は不飽和結合の数を示す) をコードすると考えられる。それと符合するように, 抵抗性系統 XM14 の葉の脂肪酸組成は, 原品種 IR24 と比べて 16:0 のパルチミン酸が大きく増加し, 18:2 のリノール酸, 18:3 の リノレン酸が減少し, 18:0 のステアリン酸, 18:1 のオレイン酸では変化しなかった。この 1 塩基置換は制限酵素 *EcoNI* で認識された。そのため, この一塩基置換を挟むようにプライマーを設計した PCR-RFLP マーカーを作成した。IR24 × XM14 の交雑 F₂ 集団を供試し, 上記 PCR-RFLP マーカー遺伝子型および白葉枯病接種後の病斑長, SPAD 値, 稈長, 分げつ数, 脂肪酸組成を調査したところ, PCR-RFLP マーカー遺伝子型と各形質の間には高い関連性が見られた。

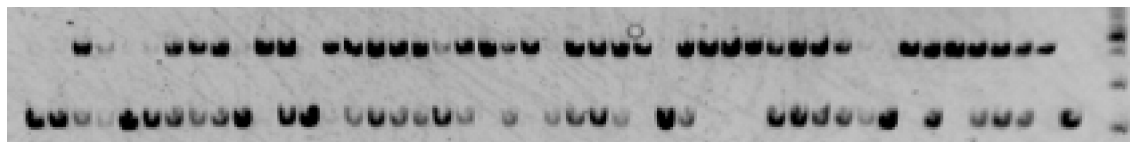


図 1. *xa42* 遺伝子と *Xa42* 遺伝子の 1 塩基置換を検出する PCR-RFLP マーカーによる IR24 と XM14 の交雑 F₂ 集団の遺伝子分析。上のバンドが XM14 由来のバンドを, 下のバンドが IR24 由来のバンドをそれぞれ示す。

以上の結果から, 上記 1 SNP による 1 アミノ酸置換がパルミチン酸からステアリン酸への変換効率を低下させ, 白葉枯病抵抗性に繋がっていると考えられた。ケンタッキー大学の Kachroo の研究グループが脂肪酸と病害抵抗性との関係を精力的に研究しているが(例えば Lim *et al.* 2017), *Kas-II* 遺伝子が関わる病害抵抗性は, 報告者の知る限り知られていない。その理由の一つとして, *Kas-II* の機能を完全に喪失するような変異は致死であることが挙げられる。

‘日本晴’においてゲノム編集を行い野生型 *Xa42* 遺伝子が抵抗性変異型に変換された個体を複数作成することに成功した。しかし, 抵抗性変異型遺伝子保有個体と非保有個体では白葉枯病抵抗性に明瞭な違いは見られなかった。これは, ゲノム編集の材料に用いた品種‘日本晴’が白葉枯病に抵抗性を持っていたことが原因であると考えられた。そこで, 白葉枯菌に罹病性の品種 ‘トヨニシキ’を材料にゲノム編集を行った。その結果 70 個体の独立した形質転換体を得られ, 49 個体で PCR-RFLP 法によるジェノタイプングを行い, 12 個体の変異型のバンドパターンをホモで示した。これらの個体でシーケンスを行ったところ, 抵抗性変異型遺伝子をホモで持つ個体を 3 個体得ることができた。これらの個体の白葉枯病接種後の病斑長は原品種と比較して短くなった。

XA19 の座乗領域は, 高密度連鎖解析の結果, 第 7 染色体の約 150 kb に絞り込まれた。次世代 DNA シークエンサー解析の結果, 当該箇所に IR24 と XM5 の塩基配列の差は 1 箇所の 1 塩基置換のみであった。それは lesion mimic mutant の原因遺伝子のエキソンとイントロンの境目に位置していた。この 1 塩基置換は制限酵素 *HhaI* で認識される。そのため, この一塩基置換を挟むようにプライマーを設計した PCR-RFLP マーカーを作成した。このマーカーがヘテロ接合と判定された XM5 × IR24 の F₂ 個体の自殖 F₃ 系統を展開し, 白葉枯病接種後の病斑長, 稈長, 分げ

つ数を調査したところ、PCR-RFLP マーカー遺伝子型と各形質の間には高い関連性が見られた。

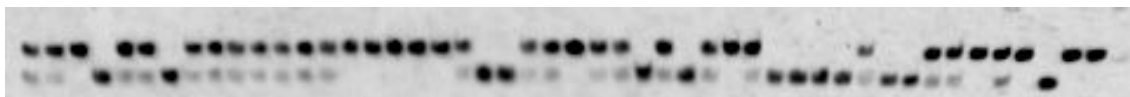


図2. *xa19* 遺伝子と *Xa19* 遺伝子の1塩基置換を検出するPCR-RFLP マーカーによるIR24 とXM5の交雑F₂集団の遺伝子分析. 上のバンドがIR24由来のバンドを, 下のバンドがXM5由来のバンドをそれぞれ示す.

XA20の座乗領域は、高密度連載解析の結果、第3染色体の約175kbに絞り込まれた。次世代DNAシーケンサー解析の結果、当該箇所にIR24とXM6の塩基配列の差は4箇所あったが、遺伝子の機能に影響を与えると考えられたのは1塩基置換のみであった。それは、pentatricopeptide repeat domain containing proteinをコードすると考えられる遺伝子のエキソンに位置しており、1アミノ酸置換をもたらすと考えられた。XM6 × IR24のF₂個体の自殖F₃系統を展開し、白葉枯病接種後の病斑長、稈長、分けつ数を調査したところ、PCR-RFLP マーカー遺伝子型と各形質の間には高い関連性が見られた。

xa19, *xa20* についてもゲノム編集を行い、新規抵抗性遺伝子発見を証明する予定である。

(2) RNA-seqによる網羅的遺伝子発現解析

IR24と3突然変異抵抗性系統との比較において、接種直前段階で3突然変異抵抗性系統共通で発現が高い遺伝子は582あり、GO解析の結果、response to fungus, regulation of salicylic acid biosynthetic process, response to bacteriumなど抵抗性に関連のあるものが見られた。一方で接種直前段階で3突然変異抵抗性系統共通で発現が低い遺伝子は440あったが、EnrichmentしたGO termは検出されなかった。response to bacteriumに属する10遺伝子の発現変化に着目すると、XM5, XM14ではIR24に対する発現量が更に高まる傾向が見られたのに対して、XM6ではそのような傾向が見られなかった。

(3) 遺伝的背景を変えた材料の育成、遺伝的背景が抵抗性発現に及ぼす効果の検証

XM5にT65を連続戻し交雑し、T65の遺伝的背景に*xa19*遺伝子を導入したBC₃F₂世代では、*xa19*遺伝子ホモ接合個体の一部に擬似病斑が見られた。XM14にT65を連続戻し交雑し、T65の遺伝的背景に*xa42*遺伝子を導入したBC₃F₂世代では、*xa42*遺伝子ホモ接合個体に擬似病斑が見られず、IR24背景とは逆の結果が得られた。脂肪酸組成に関してはT65の遺伝的背景であっても*xa42*ホモ接合個体はXM14と同様の特徴的な脂肪酸組成を示した。

IR24の遺伝的背景で*xa19*, *xa20*, *xa42*とT65由来の遺伝子を組み合わせたBC₃F₂世代では、それぞれの抵抗性遺伝子をホモ接合でもつにもかかわらず、元々の抵抗性系統であるXM5, XM6, XM14よりも生育が旺盛な個体が得られた。2022年9月の白葉枯病抵抗性検定の直前に強い台風が襲ったため、抵抗性を評価することができなかった。

(4) 病斑の形態観察

XM5, 6, 14の病斑の組織構造および発達経過を観察した。光学顕微鏡で観察できる葉身の病斑について走査電子顕微鏡(Quanta 400, FEI)で観察したところ表面における異常は観察できなかった。そのため病斑は表皮組織に影響を及ぼす現象でなく、葉身内部で見られるものと考えた。そこで病斑を表皮組織よりも深く分析できるX線解析顕微鏡(XGT-5000, 堀場製作所)で観察したところK, Si, CaおよびClについて分布に粗密が見られる試料が見られた。特にKについて病斑における明瞭な分布が見られた。この結果から葉身内の細胞、組織の構造変化による無機成分の転流が起こった可能性が推察された。

(5) XM14に見られる擬似病斑の生理学的解析

日照条件14h light/10h dark, 温度条件25を通常栽培とした。XM14系統について、擬似病斑の誘導条件を検討した。その結果、播種後1週間は日照条件を14h light/10h dark, 温度条件を25/24hで栽培し、続いて、日照条件はそのまま、温度条件を25/20h/15/4h(暗期のうち明期に入る直前の4時間を15とした)の条件で栽培することにより、播種から25日前後で擬似病斑が出現した。擬似病斑の出現頻度は、低くても60%以上であった。IR24系統では、同じ条件で栽培しても、擬似病斑が出現することはなかった。

抵抗性の分子機構を探るためには、病原応答に関与する分子を定量して比較する必要がある。そこで、イネの葉組織内、及び、組織外で一酸化窒素(NO), 過酸化水素, 活性酸素種(ROS)を検出し、相対量を比較する方法を検討した。その結果、NOについては、4-amino-5-methylamino-2',7'-difluorescein diacetate (DAF-FM DA)と4-amino-5-methylamino-2',7'-difluorescein(DAF-FM)を用いて、それぞれ、組織内と組織外のNOを検出・定量することが可能であった。過酸化水素は3,3'-diaminobenzidine (DAB), ROSはnitro blue tetrazolium (NBT)を用いて、それぞれ組織化学的に検出することが可能であった。また、葉組織内の過酸化水素はAmplex Red試薬で定量することが可能であった。通常栽培で播種後25日の植物体を材料として、NOとROSの量を上記方法で比較した。その結果、NOとROSの両方とも、XM14の方が有意に多かった。擬似病斑が出現する条件で栽培して比較したところ、両系統ともに、NO量は通常栽培より有意に高い値を示した。

擬似病斑が出現する条件でのPR1a, PR1b遺伝子の発現は、低温処理によって擬似病斑が出現

した XM14 で非常に高かった。一方、XM14 の *PsbA* の発現は、IR24 の 40%程度と低かった。

これらの結果から、*KAS-II* 遺伝子の変異による長鎖脂肪酸合成の変異が、イネの低温に対する感受性を変化させた可能性や、NO や ROS の増加が XM14 の抵抗性に関係している可能性が考えられる。また、XM14 は、*PsbA* 遺伝子の発現が低いことから、光障害の回復が悪い可能性も示された。

XM14 は組織内の NO や ROS の量が多く、それを裏付けるように、クラス 1 植物ヘモグロビン遺伝子の発現も高かった。このことは、XM14 は、常に病原抵抗性が誘導された状態にあり、その結果として、イネ白葉枯病抵抗性を示している可能性がある。そこで、パルミチン酸と病原抵抗関連遺伝子の発現との関係を検討した。いもち病抵抗性に関与する遺伝子である *PAL1* と *OsWRKY19* は、*OsRac1* タンパク質とパルミトイル化された Pit (R タンパク質のひとつ) が相互作用することにより、転写が促進される。XM14 では、*PAL1*、*OsWRKY19*、さらに、*OsWRKY76* の転写活性が非常に高かった。一方、*OsRac1* 遺伝子の発現は IR24 と有意差がなかった。これらのことから、XM14 では、*KAS-II* 遺伝子の変異に起因するパルミチン酸の蓄積により、パルミトイル化された Pit タンパク質の量が増加し、その結果として、*PAL1*、*OsWRKY19*、*OsWRKY76* のような病原抵抗関連遺伝子の発現が高くなり、イネ白葉枯病に対しても抵抗性を示すものと考えられる。今後は、パルミチン酸による病原抵抗関連遺伝子発現の誘導の有無、パルミトイル化された Pit タンパク質量の比較などが必要である。

(6)脂肪酸による抵抗性の直接関与の可能性の検証

阻止円形成法を用いて市販脂肪酸 10 種の抗菌活性を調査した。その結果、以下の 4 点が明らかとなった。炭素数 18 (C18) の脂肪酸は不飽和度が高くなるにつれて抗菌性を増す。*Xoo* は *Xcv* に比べて -リノレン酸 (18:3) に対する感受性が高い。*Xcv* に対して C16 のパルミトレイン酸 (16:1) は -リノレン酸並みか、やや弱い程度の抗菌活性を示す。一方、溶解度の問題は残るが飽和脂肪酸であるステアリン酸 (18:0) とパルチミン酸 (16:0) の抗菌活性は不飽和脂肪酸に比べて弱い。

次世代シーケンスによる抵抗性遺伝子座乗領域のシーケンスの結果は、抵抗性の原因がいずれも 1 塩基置換であることを示している。本研究の結果は、一般に塩基置換を誘発する MNU の「軽度の」変異がもたらす新規突然変異抵抗性遺伝子発見の可能性を示唆している。

また *xa42*、*xa20* と同じ遺伝子産物をもつ植物病害抵抗性遺伝子はこれまでに知られていない。本研究を進めることで、病害抵抗性の新たなモデルを提示でき、白葉枯病菌と同じ *Xanthomonas* 属に属し、*Brassica* 属の野菜、コショウ、トマト、ワタに被害をもたらす *Xanthomonas campestris*、キャッサバに被害をもたらす *Xanthomonas axmonopodis* pv. *manihotis* の対策に繋がる可能性がある。

また、抵抗性となる変異をいずれも PCR-RFLP マーカーという形で簡便に検出することができた。これは、抵抗性遺伝子を他品種の遺伝的背景に導入する際に有効である。

引用文献

Lim GH, Singhal R, A. Kachroo A, Kachroo P (2017) Fatty acid- and lipid-mediated signaling in plant defense. Annual Review of Phytopathology 55:1, 505-536

Mansfield *et al.* (2012) Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. Molecular Plant Pathology 13: 614-629.

Busungu C, Taura S, Sakagami JI, Anai T, Ichitani K (2018) High-resolution mapping and characterization of *xa42*, a resistance gene against multiple *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* races in rice (*Oryza sativa* L.). Breeding Science 68: 188-199.

Taura S, Ogawa T, Yoshimura A, Ikeda R, Omura T (1991) Identification of a recessive resistance gene in induced mutant line XM5 of rice to rice bacterial blight. Japan. J. Breed. 41: 427-432.

Taura S, Ogawa T, Yoshimura A, Ikeda R, Iwata N (1992) Identification of a recessive resistance gene to rice bacterial blight of mutant line XM6, *Oryza sativa* L. Japan. J. Breed. 42: 7-13.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 4件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Shah S, Tsuneyoshi H, Ichitani K, Taura S	4. 巻 11
2. 論文標題 QTL Analysis Revealed One Major Genetic Factor Inhibiting Lesion Elongation by Bacterial Blight (Xanthomonas oryzae pv. oryzae) from a japonica Cultivar Koshihikari in Rice	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 867
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants11070867	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 瀧山祐樹, 穴井豊昭, 志水勝好, 田浦悟, 一谷勝之	4. 巻 23
2. 論文標題 xa42によるイネ白葉枯病抵抗性は生殖成長開始後に増強される	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 育種学研究	6. 最初と最後の頁 66
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Umnajkitikorn Kamolchanok, Fukudome Mitsutaka, Uchiumi Toshiki, Teamroong Neung	4. 巻 10
2. 論文標題 Elevated nitrogen priming induced oxinitro-responses and water deficit tolerance in rice	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 381
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants10020381	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 Msami Jessey Anderson, Kawaguchi Yoshiki, Ichitani Katsuyuki, Taura Satoru	4. 巻 71
2. 論文標題 Linkage analysis of rice bacterial blight resistance gene xa20 in XM6, a mutant line from IR24	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Breeding Science	6. 最初と最後の頁 144 ~ 154
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1270/jsbbs.20104	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 瀧山祐樹, ブスング コンスタンティン, 田浦悟, 豊元大希, 穴井豊昭, 鈴木章弘, 内海俊樹, 志水勝好, 岡本繁久, 清水圭一, 一谷勝之	4. 巻 22
2. 論文標題 Kas-II遺伝子の非同義置換がもたらすイネ白葉枯病抵抗性	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 育種学研究	6. 最初と最後の頁 112-112
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 瀧山祐樹, 萩山勇希, 田浦悟, 一谷勝之	4. 巻 22巻別冊1号
2. 論文標題 イネ白葉枯病抵抗性突然変異系統の生育段階の違いによる抵抗性の差異	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 育種学研究	6. 最初と最後の頁 91-91
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Msami Jessey Anderson, 一谷勝之, Shah Shameel Ali, 阿部洋介, 瀧山祐樹, 田浦悟	4. 巻 22巻別冊1号
2. 論文標題 Linkage analysis of bacterial blight resistance gene XA20 in XM6, a mutant from IR24 cultivar	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 育種学研究	6. 最初と最後の頁 89-89
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Taura Satoru, Ichitani Katsuyuki	4. 巻 12
2. 論文標題 Chromosomal Location of xa19, a Broad-Spectrum Rice Bacterial Blight Resistant Gene from XM5, a Mutant Line from IR24	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 602
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants12030602	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9件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 瀧山祐樹, 穴井豊昭, 志水勝好, 田浦悟, 一谷勝之
2. 発表標題 xa42によるイネ白葉枯病抵抗性は生殖成長開始後に増強される
3. 学会等名 日本育種学会第140回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 瀧山 祐樹、田浦 悟、一谷 勝之
2. 発表標題 イオンビーム照射によって誘発されたイネ白葉枯病新規抵抗性系統の作出
3. 学会等名 第16回九州育種談話会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 瀧山祐樹, ブスング コンスタンティン, 田浦悟, 豊元大希, 穴井豊昭, 鈴木章弘, 内海俊樹, 志水勝好, 岡本繁久, 清水圭一, 一谷勝之
2. 発表標題 Kas-11遺伝子の非同義置換がもたらすイネ白葉枯病抵抗性
3. 学会等名 日本育種学会第138回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 瀧山祐樹, 萩山勇希, 田浦悟, 一谷勝之
2. 発表標題 イネ白葉枯病抵抗性突然変異系統の生育段階の違いによる抵抗性の差異
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Msami Jessey Anderson, 一谷勝之, Shah Shameel Ali, 阿部洋介, 瀧山祐樹, 田浦悟
2. 発表標題 イネ白葉枯病抵抗性突然変異系統XM6の持つ抵抗性遺伝子XA20の連鎖解析
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 瀧山祐樹, 田浦悟, 一谷勝之
2. 発表標題 イネ白葉枯病抵抗性突然変異系統の抵抗性発現時期の分析
3. 学会等名 第14回九州育種談話会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岡本 凌太, 瀧山 祐樹, 村中 智明, 田浦 悟, 一谷 勝之, 内海 俊樹
2. 発表標題 イネ白葉枯病抵抗性変異系統XM14の病原抵抗性関連遺伝子の発現
3. 学会等名 植物微生物研究会第31回研究交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 岡本 凌太, 瀧山 祐樹, 村中 智明, 田浦 悟, 一谷 勝之, 内海 俊樹
2. 発表標題 脂肪酸合成酵素 KAS-II の変異とイネ白葉枯病抵抗性の関係
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 高橋龍成, 加藤神成流, 前田幸暉浩, 柴田雪花, 瀧山祐樹, 田浦悟, 一谷勝之
2. 発表標題 イオンビーム照射によって誘発されたイネ白葉枯病新規抵抗性系統の白葉枯病菌複数レースに対する反応
3. 学会等名 第17回九州育種談話会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 福留 光拳, 内海 俊樹	4. 発行年 2022年
2. 出版社 エヌ・ティー・エス	5. 総ページ数 472
3. 書名 第2章第3節「植物ヘモグロビンとその応用展開の可能性」(p375-383), ヘムタンパク質の科学 生理機能の理解とその展開に向けて	

〔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	内海 俊樹 (Uchiumi Toshiki) (20193881)	鹿児島大学・理工学域理学系・教授 (17701)	
研究分担者	岡本 繁久 (Okamoto Shigehisa) (30211808)	鹿児島大学・農水産獣医学域農学系・准教授 (17701)	
研究分担者	清水 圭一 (Shimizu Keiichi) (30305164)	鹿児島大学・農水産獣医学域農学系・准教授 (17701)	

6. 研究組織（つづき）

	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	志水 勝好 (Shimizu Katsuyoshi) (40261771)	鹿児島大学・農水産獣医学域農学系・教授 (17701)	
研究分担者	鈴木 章弘 (Suzuki Akihiro) (50305108)	佐賀大学・農学部・教授 (17201)	
研究分担者	村中 智明 (Muranaka Tomoaki) (50761938)	名古屋大学・大学院生命農学研究科・助教 (13901)	
研究分担者	穴井 豊昭 (Anai Toyoaki) (70261774)	九州大学・農学研究院・教授 (17102)	
研究分担者	田浦 悟 (Taura Satoru) (80216598)	鹿児島大学・総合科学域共同学系・教授 (17701)	

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