

機関番号：15101

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2008～2010

課題番号：20380028

研究課題名(和文) 毒素 vs エリシター：病原菌に由来する細胞死誘導因子の機能と進化に関する比較研究

研究課題名(英文) Toxin vs. elicitor: a comparative analysis of function and evolution of cell death inducers from plant pathogenic fungi

研究代表者：

児玉 基一郎 (Kodama Motoichiro)

鳥取大学・農学部・教授

研究者番号：00183343

研究成果の概要(和文)：

植物-病原体相互作用の場において、菌の生産する毒素は病原性因子として、一方、エリシターは非病原性因子として機能する。両者は植物細胞死(プログラム細胞死)の誘導因子という共通の作用を示すが、その病理学的意義は正反対である。本研究では、宿主特異的 AAL 毒素および INF1 エリシターを用いて、necrotrophic 病原菌 *Alternaria alternata* の感染過程においては、毒素/エリシターの区別なく誘導される細胞死が菌の感染を有利に導き、両者ともに病原性因子として機能することを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：

Toxins and elicitors from plant pathogens appear to function as virulence and avirulence factors, respectively. While, both factors have a common role as an inducer for programmed cell death in plant cells. Here we provide evidence that cell death in a host plant induced by both host-specific AAL-toxin and INF1 elicitor leads to the compatible reaction in the infection process of necrotrophic plant pathogen *Alternaria alternata*. Both the toxin and the elicitor might act as pathogenicity factors in host-necrotrophic pathogen interactions.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	6,900,000	2,070,000	8,970,000
2009年度	3,800,000	1,140,000	4,940,000
2010年度	3,900,000	1,170,000	5,070,000
総計	14,600,000	4,380,000	18,980,000

研究代表者の専門分野：植物病理学

科研費の分科・細目：農学・植物病理学

キーワード：植物病原菌、毒素、エリシター、細胞死

## 1. 研究開始当初の背景

植物-病原体相互作用の場において、感染に対する最も顕著な植物応答は感染組織の細胞死である。この細胞死は、病原が、糸状菌、細菌、またはウイルス等様々であろうとも、普遍的に観察される現象の一つである。さらに細胞死は、親和性あるいは非親和性の関係、すなわち、植物が感受性あるいは抵抗性両者の場合においても認められる。それらの代表的事例は、感受性植物において病原菌毒素により誘導される細胞死であり、抵抗性植物の場合は過敏感細胞死である。細胞死の

病理学的意義は、多種多様な植物-病原体の組み合わせにおいて検討されており、特に近年、プログラム細胞死との関連で議論されることが顕著である。このような細胞死研究の流れにおいて、病理学的に重要な疑問が浮かび上がってきた。それは、「非親和性(抵抗性)と親和性(感受性)の組み合わせそれぞれにおいて現れる細胞死は、機能的、機構的に区別されるのか？」という疑問であり、言い換えれば、「細胞死(プログラム細胞死)が非親和性・親和性両者の関係において誘導されるなら、なぜ前者の場合は、植物の抵抗性

(菌の拒絶化)に、一方後者では、植物の感受性(菌の受容化)という全く正反対のアウトプットに至るのか?という問いかけである。さらに病原菌側にたてば、この質問は、共に細胞死誘導因子である毒素あるいはエリシター(過敏反応誘導因子としてのエリシター)の本質的な意義と機能の比較という点に向かうと考えられる。

*Alternaria* 属菌は殺生菌(necrotroph)あるいは腐生菌として知られ、宿主植物にのみ毒性を示す二次代謝産物(宿主特異的毒素)を生産することが明らかとなっている。一般的に宿主特異的毒素を処理した感受性細胞では、膜電位の脱分極、イオンフラックスの変化など、過敏細胞死によく似た現象が誘起されることは以前より知られていた。また近年、トマトアルターナリア茎枯病菌(*A. alternata* tomato pathotype)が生産するAAL毒素などは、それぞれの宿主細胞に対してプログラム細胞死(アポトーシス)を誘導することが明らかにされている。すなわちこれらの病原菌は、宿主細胞の自殺を促し、最終的に感染を成立させているようにも見なすことができる。一方、さび病菌などに代表される活物寄生菌(biotroph)、あるいはジャガイモ疫病菌(*Phytophthora infestans*)など感染過程において少なくとも一時期は生細胞との相互作用が必要である半活物寄生菌(hemibiotroph)においては、遺伝子対遺伝子説に基づく相互作用の結果として生じる過敏細胞死が抵抗反応の主役となっている。例えば、*Phytophthora* 属菌は、INF1などペプチド性のエリシチンエリシターを生産し、非宿主に過敏細胞死を伴う抵抗反応を誘導する。このようなエリシター誘導性細胞死もまたプログラム細胞死(アポトーシス)であることは広く認識されている。

上述のように、抵抗性/感受性の組み合わせにおいて生じる細胞死が、プログラム細胞死の範疇に含まれるという事実は、植物病理学研究所の歴史の上でも非常に重要な発見であり、その誘導機構、シグナル伝達過程などに関する分子レベルの研究が、世界中で進行している。しかしこれらの検討は、抵抗性あるいは感受性の組み合わせにおける細胞死それぞれに焦点を絞ったものである。本研究課題では、病原菌由来の毒素として宿主特異的AAL毒素、エリシターとして疫病菌由来のINF1を材料として、上記の問いかけに対する決定的な実証的解答を得ることを目指す。得られた成果は、絶対寄生菌(biotroph)から殺生菌(necrotroph)に至る広範な植物病原体と植物の相互作用、また抵抗性と感受性という病理学的には全く正反対な現象を統一的に理解、解釈する手がかりとなることが期待される。

## 2. 研究の目的

申請者らは、すでにAAL毒素の大量純化法を確立している。また、毒素生合成遺伝子クラスター全領域を*A. alternata* トマト菌からクローニングしており、本菌の形質転換系、遺伝子ターゲティング(ノックアウト)系も確立した。一方、*P. infestans* のINF1エリシターに関しては、S. Kamoun博士との共同研究により、*infl* 遺伝子クローンを入手しており、INF1蛋白質の大量調整も可能である。以上を踏まえて本研究では、以下の点について検討する。①INF1エリシターを前処理したタバコ・トマト植物にnecrotroph病原体である*A. alternata* を接種し、エリシター誘導性の過敏細胞死(プログラム細胞死)の影響を調査する。②逆に、AAL毒素処理した毒素感受性トマト植物に、*P. infestans* トマト菌を接種し、毒素の(hemi)biotroph菌に対する影響を検定する。さらに、③それぞれの化合物処理葉、菌接種葉における抵抗反応のマーカージェノ型の発現を調査する。これらの組み合わせにより、エリシター/毒素が互いの機能を相補できるのかどうか明らかとなる。すなわち、エリシター処理組織においてnecrotroph菌の感染が成立すれば、その菌にとってエリシターは毒素と機能的に同義である。しかし、毒素の機能が単に細胞死を誘発することだけでなく、さらに付加的な要因(抵抗反応系の停止など)も包含しているなら、感染は成立しないと考えられる。一方、毒素/(hemi)biotroph菌の組み合わせで感染が抑制されるならば、本来感受性誘導因子であるはずの毒素も、本菌にとってはエリシターと同義であると見なされよう。

以上の検討結果を踏まえ、さらに研究計画の次のステップでは、エリシター/毒素分子自体のヘテロログス発現系を利用した検討を進める。すなわち、④疫病菌由来INF1エリシター遺伝子*infl* を、*A. alternata* 中で高発現させ、INF1生産necrotroph菌を作出する。この場合、非病原性*A. alternata* を用いれば、INF1生産*A. alternata* を、AAL毒素生産菌(トマト茎枯病菌)を用いれば、INF1/AAL毒素ダブル生産菌の創出が可能である。また、⑤AAL毒素生合成系を導入した疫病菌の作出も試みる。以上のストラテジーにより作出した組換え菌を植物に接種し、感染の正否を検定することにより、エリシター/毒素の機能と意義が明確になると考えられる。

## 3. 研究の方法

研究代表者は、これまで宿主特異的毒素研究に携わっており、近年、トマトアルターナリア茎枯病菌などにおいて、毒素生合成遺伝子のクローニングに成功している。さらに、トマト菌においては、毒素生合成遺伝子クラスター全領域の構造および機能解析、さらに毒

素合成を支配する CD 染色体の解析を通して、病原性の進化に関する知見を蓄積している。また、これら研究を通して、*Alternaria* 属菌における遺伝子導入、遺伝子ターゲティングの系を確立している。一方、共同研究者は、疫病菌を材料として、エリシターによる抵抗反応誘導機構、細胞死誘導に至るシグナル伝達系の分子解析において、先端的な研究を展開している。従って、両研究グループの共同研究により、従来、個別の系として扱われてきた毒素とエリシターによる細胞死という生物現象を包括的に取り扱い、比較解析を進めることが可能となった。これは、当該分野における極めて合理的かつ先進的な研究形態であると考えている。これらの成果に基づき、本研究課題では、毒素とエリシター、さらにその作用の結果誘導される細胞死をキーワードとして、正反対の病理現象である抵抗性／感受性両者の接点を見出し、植物-病原体相互作用の統一的理解を目指すものである。研究方法は以下の通りである。

#### (1) エリシターによる過敏感細胞死が necrotrophic 病原体の感染に及ぼす影響

INF1 エリシターに関しては、S. Kamoun 博士の協力により、*infl* 遺伝子クローンを用いた INF1 蛋白質の大量調製が可能である。INF1 を前処理したタバコあるいはトマト植物に *A. alternata* を接種し、エリシター誘導性の過敏感細胞死（プログラム細胞死）の影響を調査する。GFP 発現 *A. alternata* マーカー菌株（作出済み）を用いて、感染行動を詳細に検討する。また、リアルタイム PCR 法を利用した感染組織内における菌のバイオマス定量法を確立して、菌の組織内進展度を正確に評価する。今回、新たなアイデアとして、INF1 および AAL 毒素両者に高度感受性の野生種タバコ *N. umbratica* を材料とすれば、毒素とエリシター両者による壊死の影響を正確に比較することが可能となる。エリシター処理、菌接種した組織における各種抵抗反応関連遺伝子、シグナル伝達関連遺伝子の発現を同時に調査し、感染行動と対比させる。

#### (2) エリシター／毒素分子のヘテロログス発現系を利用した機能解析

上述したエリシター／毒素の比較実験の結果を踏まえ、以下の検討を進める。計画の基本は、遺伝子組換え（導入あるいは KO）系を利用した、自然界には存在しないエリシター（INF1）生産 necrotroph 菌（*A. alternata*）の作出である。

疫病菌由来 INF1 エリシター遺伝子 *infl* を、高発現プロモーターである *Pgpd* 制御下で *A. alternata* (GFP 発現株) 中において発現させ、INF1 生産 necrotroph 菌を作出する。この場合、非病原性 *A. alternata* 由来の INF1 生産 *A.*

*alternata*、また、AAL 毒素生産菌（トマト茎枯病菌）由来の、INF1/AAL 毒素ダブル生産菌の両者を作成する。*infl* 発現 *A. alternata* の INF1 生産能を検定すると共に、タバコ、トマト植物への接種実験を行う。GFP 発現 *A. alternata* マーカー菌株を用いて感染行動を詳細に検討すると同時に、リアルタイム PCR 法を利用した感染組織内の菌バイオマス定量法を利用して、評価を行う。

#### 4. 研究成果

INF1 エリシターおよび病原菌毒素による細胞死が *A. alternata* の感染に及ぼす影響

necrotrophic 病原菌である *A. alternata* 菌群は、細胞死を誘導する宿主異的毒素(HST)生産に依存して感受性植物への感染を成立させる。一方 *Phytophthora* 属は、過敏感反応(HR)細胞死を誘導するエリシチンエリシターにより、非宿主植物に抵抗反応を誘導する。本研究では、感受性あるいは抵抗性という異なる相互作用に関与する細胞死の意義と、それを誘導する毒素／エリシターの病理学的役割を比較検討した。HST 非生産性 *A. alternata* は、非宿主である *Nicotiana benthamiana* 上で HR 細胞死を誘導せず侵入菌糸も形成しない。一方、*N. benthamiana* に HR 細胞死を誘導する INF1 エリシター、あるいは *A. alternata* が生産する非特異的毒素であるテヌアゾン酸を処理後、非病原性 *A. alternata* を接種すると、形成された壊死組織中への菌糸進展および胞子形成が観察された。*A. alternata* の感染は、エリシター／毒素の区別なく形成された壊死により導かれることが示唆されたため、INF1 生産 *A. alternata* を形質転換により作出し、その感染行動を観察した。その結果、*infl* 遺伝子発現形質転換体の培養濾液処理により *N. benthamiana* 上に HR 様細胞死が誘導されたが、胞子接種では *N. benthamiana* への感染は認められなかった。

細胞死誘導型エリシターおよび毒素の *A. alternata* 感染に与える影響

トマトアルターナリア茎枯病菌 (*A. alternata* tomato pathotype, 茎枯病菌) が生産する宿主特異的 AAL 毒素は感受性植物に細胞死を誘起し、菌の感染を成立させる。一方 *Phytophthora* 属が生産するエリシチンエリシターは非宿主に過敏感反応細胞死を伴う抵抗反応を誘導する。本研究では、AAL 毒素とエリシチンエリシター-INF1 を処理した *N. benthamiana* (AAL 毒素非感受性) および *N. umbratica* (AAL 毒素感受性) に茎枯病菌あるいは毒素非生産性 *A. alternata* を接種し、*A. alternata* の感染における細胞死誘導型エリシターと毒素の役割について比較検討した。*N. umbratica* への茎枯病菌接種では壊死を伴う菌の感染が観察された。*N. benthamiana* ある

いは *N. umbratica* 上で *A. alternata* の感染が成立しない組み合わせにおいては、AAL 毒素あるいは INF1 処理で細胞死を誘導すると、壊死組織中への菌の進展が観察された。以上の結果から、necrotrophic 病原菌 *A. alternata* の感染過程においては、エリシター/毒素の区別なく誘導される壊死が菌の感染を有利に導き、毒素・エリシターともに病原性因子として機能することが示唆された。

グルタチオンペルオキシダーゼ NuGPX1 の AAL 毒素による細胞死への関与

AAL毒素は、トマトアルターナリア茎枯病菌の生産する宿主特異的の毒素であり、宿主にプログラム細胞死を誘導する。しかし、細胞死のシグナル伝達経路は明らかになっていない。そこで、AAL毒素や茎枯病菌に感受性である *N. umbratica* を用いて、AAL毒素による細胞死に関与する因子の単離を試みた。ウイルス誘導型ジーンサイレンシング法でランダムに遺伝子をサイレンシングした *N. umbratica* に茎枯病菌を接種し、病徴が抑制されることを指標として約 5,000 遺伝子をスクリーニングした。その結果、Glutathione peroxidase (GPX) 遺伝子 *NuGPX1* が得られた。さらに、*NuGPX1* サイレncing 葉では、AAL毒素による毒素細胞死も抑制された。GPXは、グルタチオンによる  $H_2O_2$  の還元を触媒する酵素である。AAL毒素処理した *N. umbratica* 葉では活性酸素の蓄積が確認されたことから、NuGPX1 の局在する細胞内小器官での活性酸素の蓄積量が毒素細胞死に重要な役割を果たすと考えられる。

エチレンシグナル経路の Fumonisin B1 によるプログラム細胞死への関与

*N. umbratica* において AAL 毒素による細胞死にエチレンシグナル経路が重要な役割を果たすことを明らかにし、AP2/ERF 転写因子である NuERF4 が AAL 毒素細胞死に関与することを示した。さらに、シロイヌナズナにおいてもエチレン経路および *NuERF4* ホモログがプログラム細胞死に関与するか調べるため、AAL 毒素の構造類似体である Fumonisin B1 (FB1) を用いた。FB1 でエチレンシグナル変異体を処理すると野生型の植物と比較して細胞死が遅延した。*NuERF4* の AP2 ドメインとシロイヌナズナの ERF の AP2 ドメインを用いた多重アミノ酸解析の結果、*NuERF4* のシロイヌナズナのホモログであるシロイヌナズナ *ERF4* homolog (*AEH1*) を特定した。FB1 で *aeH1* 変異体を処理したところ、細胞死が遅延した。また、*AEH1* の過剰発現体を作成し、野生型と比較して発現量が変化する遺伝子をマイクロアレイにより探索した結果、候補遺伝子を同定した。

## 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 10 件)

- ① Yoshioka, H., Mase, K., Yoshioka, M., Kobayashi, M. and Asai, S. (2011) Regulatory mechanisms of nitric oxide and reactive oxygen species generation and their role in plant immunity. **Nitric Oxide** 査読有 doi:10.1016/j.niox.2010.12.008
- ② Asai, S., Yoshioka, M., Nomura, H., Tone, C., Nakajima, K., Nakane, E., Doke, N. and Yoshioka, H. (2011) A plastidic glucose-6-phosphate dehydrogenase is responsible for hypersensitive response cell death and reactive oxygen species production. **J. Gen. Plant Pathol.** 査読有 77, 152-162.
- ③ Asai, S., Mase, K. and Yoshioka, H. (2010) A key enzyme for flavin synthesis is required for nitric oxide and reactive oxygen species production in disease resistance. **Plant J.** 査読有 62, 911-924.
- ④ Asai, S., Mase, K. and Yoshioka, H. (2010) Role of nitric oxide and reactive oxide species in disease resistance to necrotrophic pathogens. **Plant Signal. Behav.** 査読有 5, 872-874.
- ⑤ Akagi, Y., Akamatsu, H., Otani, H. and Kodama, M. (2009) Horizontal chromosome transfer: a mechanism for the evolution and differentiation of a plant pathogenic fungus. **Eukaryotic Cell** 査読有 8, 1732-1738.
- ⑥ Egusa M., Akamatsu H., Tsuge T., Otani H., Kodama M. (2009) Induced resistance in tomato plants to the toxin-dependent necrotrophic pathogen *Alternaria alternata*. **Physiol. Mol. Plant Pathol.** 査読有 73, 67-77.
- ⑦ Akagi, Y., Taga, M., Yamamoto, M., Tsuge, T., Fukumasa-Nakai, Y., Otani, H. and Kodama, M. (2009) 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 75, 101-109.
- ⑧ Egusa, M., Ochi, H., Tsuge, T., Otani, H. and Kodama, M. (2009) Identification of putative defense-related genes in Japanese pear against *Alternaria alternata* infection using suppression subtractive hybridization and expression analysis. **J. Gen. Plant Pathol.** 査読有 75, 119-124.
- ⑨ Egusa, M., Ozawa, R., Takabayashi, J., Otani, H. and Kodama, M. (2009) The jasmonate signaling pathway in tomato

regulates susceptibility to a toxin-dependent necrotrophic pathogen. *Planta* 査読有 229, 965-976.

- ⑩ E Harimoto, Y., Tanaka, T., Kodama, M., Yamamoto, M., Otani, H. and Tsuge, T. (2008) 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, 222-229.

[学会発表] (計 34 件)

- ① 赤木靖典・播本佳明・柘植尚志・尾谷 浩・児玉基一朗 (2011) トマトアルターナリア茎枯病菌におけるドラフトゲノム解析に基づいた病原性関連遺伝子の探索. 平成23年度日本植物病理学会大会, 2011年3月28日, 東京農工大学, 東京
- ② 高尾和実・赤木靖典・柘植尚志・尾谷 浩・児玉基一朗 (2011) トマトアルターナリア茎枯病菌のドラフトゲノム解析により見出された *AalaeA* 遺伝子の機能解析. 平成23年度日本植物病理学会大会, 2011年3月28日, 東京農工大学, 東京
- ③ 間瀬圭介・石濱伸明・森 仁志・児玉基一朗・吉岡博文 (2011) エチレンシグナル経路は Fumonisin B1 によるプログラム細胞死に関与する. 平成23年度日本植物病理学会大会, 2011年3月28日, 東京農工大学, 東京
- ④ 藤井孝行・間瀬圭介・浅井秀太・吉岡美樹・野村裕也・児玉基一朗・吉岡博文 (2011) グルタチオンペルオキシダーゼ NuGPX1 は AAL 毒素による細胞死に関与する. 平成23年度日本植物病理学会大会, 2011年3月28日, 東京農工大学, 東京
- ⑤ Kodama, M., Akagi, Y., Takao, K., Harimoto, Y. and Tsuge, T. (2011) Pathogenicity chromosomes in host-specific toxin-producing *Alternaria* species. The 25th Fungal Genetics Conference, 2011年3月18日, Asilomar, CA, USA
- ⑥ 江草真由美・吉岡博文・尾谷 浩・児玉基一朗 (2010) 細胞死誘導型エリシターおよび毒素の *Alternaria alternata* 感染に与える影響. 平成22年度日本植物病理学会関西支部会, 2010年9月30日, 福井市
- ⑦ 赤木靖典・播本佳明・柘植尚志・尾谷 浩・児玉基一朗 (2010) トマトアルターナリア茎枯病菌の AAL 毒素生合成遺伝子 (*ALT*) クラスターをコードする 1.0 Mb conditionally dispensable chromosome (CDC) の構造. 平成22年度日本植物病理学会関西支部会, 2010年9月30日, 福井市
- ⑧ Kodama, M., Akagi, Y., Harimoto, Y., Otani, H., Yamamoto, M., Taga, M. and Tsuge, T.

(2010) Pathogenicity chromosomes in toxin-dependent necrotrophic plant pathogens. 9th International Mycological Congress. 2010年9月5日, Edinburgh, UK

- ⑨ Kodama, M., Egusa, M., Otani, H. (2010) The jasmonate signaling pathway in tomato regulates susceptibility to a toxin-dependent necrotrophic pathogen *Alternaria alternata*. 2010年8月28日, International Symposium on Tomato Diseases, Naples, Italy
- ⑩ Yoshioka, H., Mase, K., Yoshioka, M., Kobayashi, M. and Asai, S. (2010) Regulatory mechanisms of NO and ROS generation and role in plant immunity. 6th International Conference on the Biology, Chemistry, and Therapeutic Application of Nitric Oxide. 2010年6月15日, 京都国際会議場, 京都府
- ⑪ 児玉基一朗・赤木靖典・柘植尚志 (2010) トマトアルターナリア茎枯病菌が保有する AAL 毒素生合成遺伝子 (*ALT*) クラスターの構造および機能解析. 2010年5月30日, 日本農薬学会, 北海道大学, 札幌市
- ⑫ 赤木靖典・中林賢志・高尾和実・中道真由美・柘植尚志・尾谷 浩・児玉基一朗 (2010) トマトアルターナリア茎枯病菌における宿主特異的 AAL 毒素生合成遺伝子 (*ALT*) クラスターの構造および機能解析. 平成22年度日本植物病理学会大会, 2010年4月19日, 国立京都国際会館, 京都市
- ⑬ 高尾和実・赤木靖典・柘植尚志・尾谷 浩・児玉基一朗 (2010) トマトアルターナリア茎枯病菌の AAL 毒素生合成遺伝子 (*ALT*) クラスターに含まれる short-chain dehydrogenase/reductase 遺伝子 (*ALT6*) の機能解析. 平成22年度日本植物病理学会大会, 2010年4月19日, 国立京都国際会館, 京都市
- ⑭ 赤木靖典・中林賢志・高尾和実・中道真由美・柘植尚志・尾谷 浩・児玉基一朗 (2009) トマトアルターナリア茎枯病菌における AAL 毒素生合成遺伝子の機能解析. 平成21年度糸状菌分子生物学コンファレンス. 2009年11月18日, 東京大学, 東京
- ⑮ Kodama, M., Akagi, Y., Egusa, M., Otani, H., Tsuge, T., Yamamoto, M. and Taga, M. (2009) Evolution of pathogenic strategies in a toxin-dependent necrotrophic pathogen *Alternaria alternata*. 1st Japan-Korea Joint Symposium on Plant Pathology. 2009年10月30日, Jeju, Korea

[図書] (計 3 件)

- ① Yoshioka, H., Asai, S., Yoshioka, M., Kobayashi, M. and Doke, N. (2011) Nitric oxide and reactive oxygen species in plant defense responses. *In* Genome-Enabled

Analysis of Plant-Pathogen Interactions. (Wolpert, T., Shiraishi, T., Allen, C., Akimitsu, K. and Glazebrook, J. eds), APS Press, MN, pp. 47-55.

- ② Asai, S. Mase, K. and Yoshioka, H. (2010) Riboflavin synthesis participates in plant immune responses in *Nicotiana benthamiana*. In Biology of Plant-Microbe Interactions Vol. 7. Chapter 28 (Antoun, H., Avis, T., Brisson, L., Prevost, D. and Trepanier, M. eds), IS-MPMI Press, MN
- ③ Kodama, M., Akagi, Y., Akamatsu, H., Otani, H., Yamamoto, M., and Tsuge, T. (2008) A gene cluster on a conditionally dispensable chromosome controlling AAL-toxin biosynthesis and pathogenicity in the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. In Biology of Plant-Microbe Interactions Vol. 6. Chapter 2 (Lorito, M., Woo, S. L. and Scala, F. eds), IS-MPMI Press, MN

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

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

### (2) 研究分担者

吉岡 博文 (YOSHIOKA HIROFUMI)  
名古屋大学・生命農学研究科・准教授  
研究者番号：30240245