

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 15 日現在

機関番号：32682

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2010～2014

課題番号：22248041

研究課題名(和文)パターン認識受容体を介した植物免疫制御機構の解明

研究課題名(英文)Regulation of plant immune responses by pattern recognition receptors

研究代表者

澁谷 直人 (Shibuya, Naoto)

明治大学・農学部・教授

研究者番号：70350270

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,900,000円

研究成果の概要(和文)：キチン受容体を介した植物免疫シグナル伝達機構について検討し、リガンドであるキチンオリゴ糖による受容体2量体形成、活性化機構を明らかにした。また、受容体の自己リン酸化部位とその機能を解析し、キチン応答に重要な部位を見出した。受容体直下でシグナル伝達系を制御する細胞質型受容体キナーゼ(RLK) PBL27を見出すとともに、植物免疫受容体はキナーゼの基質特異性によって異なるRLKを利用していることを示した。構造的に類似したキチン受容体と共生シグナル受容体が下流のシグナル伝達系を切り分けている構造基盤を明らかにするとともに、これらの進化的関連を推測する上で重要な新知見を得た。

研究成果の概要(英文)：Plant immune signaling mediated by chitin receptor was the subject of this project. Molecular mechanism of ligand-induced receptor dimerization and activation was clarified by biochemical and NMR studies. CERK1 autophosphorylation sites required for chitin responses were also identified. A cytoplasmic receptor-like kinase (RLK), PBL27, was shown to regulate chitin-induced gene expression and callose accumulation. It was also suggested that the signaling receptor kinases choose downstream RLKs based on their substrate specificity. Structural basis for the switching of defense and symbiotic responses by the kinase domains of LysM receptors was clarified. Dual function of a LysM receptor, OsCERK1, in defense and mycorrhizal symbiosis was revealed, indicating close evolutionary relationships of LysM receptors serving for these apparently opposite responses.

研究分野：農学・境界農学・応用分子細胞生物学

キーワード：パターン認識受容体 植物免疫 シグナル伝達 エリシター キチン

1. 研究開始当初の背景

植物は動物に見られるような特化した免疫系をもたない。その一方で、植物は自然環境下で多くの潜在的病原菌にさらされているにもかかわらず容易には感染・発病しないことが知られている。こうした植物のもつ基礎的な病害抵抗性の主要な要因として注目されているのが、MAMPs* 認識に基づく生体防御系の存在である。この生体防御系は、細菌の鞭毛タンパク質であるフラジェリンや菌類細胞壁のキチンなどを認識することで微生物の侵入を検出し、さまざまな防御応答を開始することによって侵入微生物を排除する機能をもっている。MAMPs 認識に基づく植物の生体防御系は動物の先天性免疫系とさまざまな点で類似性が認められ、こうした点からも植物の生体防御機構を「植物免疫」として位置づける考え方が一般化しつつある。

(* Microbe-Associated Molecular Patterns、PAMPs ともいう。種々の微生物に共通して存在するが高等動物には存在しないような分子をいう)

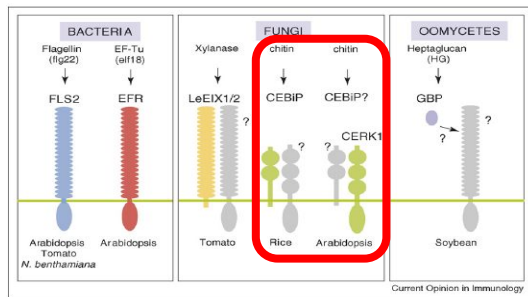


図1. 植物のパターン認識受容体
Zipfel, *Curr. Opin Immunol.*, 20, 10 (2008)

MAMPs 認識に関わる受容体 (パターン認識受容体) に関しては、フラジェリンペプチド受容体 (FLS2) が 2000 年にスイスのグループによって初めて報告された。その後、同じグループによって原核生物特有の翻訳伸長因子 (EF-Tu) の受容体 (EFR) が発見され、この 2 つが細菌に対する代表的なパターン認識受容体となっている。一方、植物病原菌として重要な真菌類を認識する受容体に関しては、ある種の菌類が分泌するキシラナーゼに対する受容体が報告されているものの、広範な菌類をカバーするパターン認識受容体は不明であった。申請者はこれまでに、菌類細胞壁の骨格を形成するキチンの断片 (キチンオリゴ糖) が広範な植物細胞に作用して防御応答を誘導することを報告するとともに、キチンオリゴ糖に対する特異的受容体が植物細胞膜に存在することを報告してきた。申請者は、このキチン受容・伝達に不可欠な 2 種類の受容体分子を世界に先駆けて同定し、それぞれ CEBiP (Kaku et al., *PNAS*, 103, 11086 (2006)) および CERK1 (Miya et al., *PNAS*, 104, 19613 (2007)) と命名した。

CEBiP はそのキチンオリゴ糖に対する特異的な結合性をもとに、イネ細胞膜から生化学的手法によって単離された。CEBiP はそのアミノ酸配列から、細胞外ドメインにキチン結合部位と予想される LysM モチーフを持ち、短い膜貫通ドメインを持つと予測されたが、細胞内ドメインの存在は示されなかった。このことから、細胞内へのシグナル伝達には別の分子が関わっていることが予測され、こうした推測に基づく逆遺伝学的解析からシロイヌナズナ CERK1 が同定された。CERK1 は CEBiP 同様、細胞外ドメインに LysM モチーフをもつ受容体様キナーゼであり、この変異によりキチンオリゴ糖に対する応答性が完全に失われることから、キチンシグナル伝達で中心的な役割を担うことが明らかになった。これらのことから、CEBiP と CERK1 は真菌類の MAMPs を認識する代表的な受容体として位置づけられている (図1)。一方、大変興味深いのは、CEBiP や CERK1 がマメ科植物の根粒形成誘導因子である nod-factor (根粒菌が分泌するキチンオリゴ糖誘導体) 受容体の NFR1 などと非常によく似た構造をもつことである。このことはキチン受容体と nod-factor 受容体が分子進化上で密接な関係をもつことを示しており、類似したリガンド・受容体がどのようにして微生物の排除あるいは共生という正反対の応答を誘導するのかという興味深い問題を提起している。

2. 研究の目的

以上のように植物のパターン認識受容体の同定が急速に進展する一方で、リガンドである MAMPs の結合がどのようにして受容体の活性化につながるのか、また、受容体下流のシグナル伝達系の起動に結びつくのかに関してはほとんど分かっていない。本研究においては、キチンオリゴ糖による CEBiP/CERK1 型受容体の活性化、下流のシグナル伝達系の起動、防御応答誘導の分子機構を明らかにすることを目的とした。また、上に述べたような nod-factor による根粒形成誘導系との分子的接点についても検討することとし、以下の 4 点を当初の目標とした。(1)それぞれの植物において、CEBiP、CERK1 型分子の両方が必要なかを明らかにする。CERK1 型受容体キナーゼ自身がキチンオリゴ糖結合活性をもつかどうかを明らかにする。(2)CEBiP および CERK1 型分子が受容体複合体を形成するか、また、キチンオリゴ糖はどのようにして受容体を活性化するかを明らかにする。(3)受容体直下流を中心にシグナル伝達系の新規因子を探索し、それらの機能解析を行う。また、防御応答制御における MAPK カスケードの位置づけを明らかにする。(4)防御応答誘導と共生に向かう経路の切り替えの機構についての知見を得る。

3. 研究の方法

- (1) CERK1 と CEBiP 型分子の両方の存在がシロイヌナズナのキチン応答に必須かを知るため、シロイヌナズナ CEBiP ホモログの役割を変異体や発現タンパク質のキチン結合性から検討した。CERK1 自身がキチン結合性をもつかを異種発現系を用いて調製したタンパク質を用いて調べた。
- (2) 受容体複合体形成の可能性を種々の相互作用解析手法により検討した。また、キチンオリゴ糖による活性化機構を受容体キナーゼの自己リン酸化を指標として解析した。シグナル伝達における自己リン酸化の意義についても並行して解析した。
- (3) Y2H などにより CERK1 型受容体キナーゼ細胞内ドメインと相互作用する因子を探索し、それらの生化学的、生物学的機能を解析した。MPK3/6 の KO-KD 形質転換体を用いて、防御応答における MAPK カスケードの役割を調べた。
- (3) キチン受容体と nod-factor 受容体の分子進化的関連を調べるため、キメラ受容体を用いた *nfr1* 変異体の相補実験や、*OsCERK1* 欠損イネにおける菌根菌共生への影響などを調べ、防御と共生応答の分子的接点を検討した。

4. 研究成果

- (1) 植物間でのキチン受容体の差異
モデル植物であるイネとシロイヌナズナにおいて、キチン受容・シグナル伝達に CEBiP、CERK1 の 2 つの分子が必要とされるかどうか調べた結果、イネではこれら 2 つの分子が必要であるのに対し、シロイヌナズナでは CEBiP を必要としないことが分かった。さまざまな生化学的実験から、シロイヌナズナでは CERK1 自身がキチン結合性を持つのに対し、イネの *OsCERK1* は結合性を示さないことが明らかになったことから、イネとシロイヌナズナではキチン受容体の分子構成とそれぞれの機能が異なることが示唆された (Shinya et al., 2012)。また、シロイヌナズナの *AtCEBiP* は生化学的性質がイネの CEBiP ときわめて類似しているにもかかわらず CERK1 を介したキチン応答には関与していなかった。その一方で、*AtCEBiP* 欠損変異体では病害抵抗性が優位に低下することから、*AtCEBiP* は通常キチン応答とは異なる形で植物免疫に関わることが示唆された (Narusaka et al., 2013)。
- (2) キチンオリゴ糖による受容体活性化機構
2 種類の LysM 型分子、CEBiP および *OsCERK1* からなるイネキチン受容体の活性化機構を調べた結果、CEBiP へのキチンオリゴ糖の結合により、これら 2 種類の分子が受容体複合体を形成することを明らかにした (Shimizu et al., 2010)。また、CEBiP 細胞外ドメインへのキチンオリゴ糖の結合を、NMR やさまざまな生化学的手法で解析した。その結果、2 分子の CEBiP が細胞外ドメインの中央部に

存在する LysM 構造を通じて、1 分子のキチンオリゴ糖をサンドイッチ状に挟み込むようにして複合体を形成することが受容体活性化の引き金となることを明らかにした (Hayafune et al., 2014)。これらの結果は、リガンドによる受容体活性化のユニークな機構を示すものとして興味深い。

受容体の活性化と下流のシグナル伝達起動には、CERK1 受容体キナーゼの自己リン酸化が必須であることが分かっていることから、自己リン酸化部位とその機能の解析を進めた。その結果、*in vitro* で 30 か所の Ser/Thr および 10 か所の Tyr 残基がリン酸化されることを見出した。また、これらのうちかなりの部分が *in vivo* でもリン酸化されていることを確認した。これらのリン酸化部位を Ala あるいは Phe に置換した CERK1 遺伝子を *cerk1* 変異体に導入し、キチン応答を調べた結果から、複数の自己リン酸化部位がキチン応答に大きな影響を与えることが明らかになった。

(3) キチン受容体下流のシグナル伝達系因子の解析

キチン受容体 CERK1 直下のシグナル伝達機構を明らかにするため、CERK1 と直接相互作用し、キチンシグナル伝達に関わる細胞質型受容体様キナーゼ (RLCK) の探索を行った。イネにおいてキチンシグナル伝達に関わることが示されている RLCK185 のシロイヌナズナホモログ PBL27 の機能解析を行ったところ、PBL27 は原形質膜において CERK1 と相互作用し、キチンシグナル伝達および病害抵抗性に寄与することが明らかになった。PBL27 の MAMP 応答に対する寄与をさらに明らかにするため、キチンオリゴ糖およびフラジェリンペプチド *flg22* による活性酸素生成、カロール蓄積、防御応答関連遺伝子発現を調べた結果、PBL27 ノックアウト変異体ではキチン誘導性のカロール蓄積や防御応答関連遺伝子発現が低下している一方で、*flg22* に対する応答は影響を受けていないことが明らかになった。FLS2/BAK1 を介した *flg22* シグナル伝達では別の RLCK である BIK1 が重要な役割をしていることが知られていることから、これらの結果は異なるタイプのパターン認識受容体 (PRR) は下流のシグナル伝達に異なる RLCK を利用していることを示唆している。この点をさらに明確にするため、大腸菌で発現した CERK1 および BAK1、FLS2 それぞれのキナーゼドメインによる PBL27、BIK1 のリン酸化を調べたところ、CERK1 が選択的に PBL27 をリン酸化したのに対し、BAK1 は BIK1 を選択的にリン酸化した。これらの結果は、異なる PRR はそのキナーゼドメインの基質特異性に基づいて異なる RLCK を選択・利用していることを示唆している。

以上の検討から、植物のパターン認識受容体
がそのキナーゼの基質特異性にもとづいて下
流のシグナル伝達系因子を使い分けしている
という興味深い事実を示すことができた
(Shinya et al., 2014)。

(4) 防御応答と共生応答の進化的関連および そのシグナル伝達の切替えの機構

植物のLysM型受容体分子に属するCEBiPや
CERK1はキチンを認識して免疫応答を誘導す
る。一方、構造的に類似した、マメ科植物の
LysM型受容体であるNFR1やNFR5は、根粒菌
の分泌する共生シグナルであるNod-factorを
認識し、根粒形成を誘導する。本課題では、
これらのLysM型受容体のキナーゼドメイン
が極めて類似したアミノ酸配列を持つことに
注目し、キナーゼドメインの部分的置換を行
ったキメラ分子を利用したミヤコグサ $nfr1$ 変
異体の相補実験により、キナーゼドメイン中
の特徴的アミノ酸配列、YAQの有無が下流の
免疫応答と共生応答の切り分けにつながっ
ていることを明らかにした (Nakagawa et al.,
2011)。このことは、このYAQ配列の獲得が
根粒菌共生の進化過程の重要なイベントであ
ったことを示唆するものであった。一方、そ
の後の検討から、このYAQ配列は根粒菌共生
をしないさまざまな植物のCERK1ホモログ中
にも保存されていることが明らかになった。
このことと、多くの陸上植物が菌根菌と共生
すること、また、菌根菌共生と根粒菌共生は
シグナル伝達系上流部分で共通した経路を必
要とすることを考え合わせると、YAQ配列を
有するこれらのCERK1ホモログがキチン応答
に加えて、菌根菌共生にも関与することが示
唆された。こうした可能性を実験的に検証す
るため、キチン誘導性の免疫応答に必須であ
ることが知られている、イネのOsCERK1のノ
ックアウト変異体を作成し菌根菌に対する応
答を検討した結果、OsCERK1はキチン応答に
必須であるだけでなく、菌根菌共生にも必要
であることが明らかになった (Miyata et al.,
2014)。この結果は、単一の受容体キナーゼが
免疫応答と共生応答という対照的な生物機能
に関わるという極めて興味深いものであり、
植物・微生物の共生に関わる受容体、シグナ
ル伝達系の進化を考える上で極めて重要な示
唆を与えるものと考えられる。

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 24 件)

(1) K. Miyata, H. Kaku (15 名中 12 番目), N. Shibuya (15 名中 14 番目), T. Nakagawa et al. Bifunctional plant receptor, OsCERK1, regulates both chitin-triggered immunity and arbuscular

mycorrhizal symbiosis in rice. *Plant Cell Physiol.* (Rapid paper), **55**, 1859-1863.

doi:10.1093/pcp/pcu129. (査読有)

(2) T. Shinya, K. Yamaguchi, H. Kaku (17 名中 15 番目), N. Shibuya (17 名中 17 番目) et al. (2014) Selective regulation of chitin-induced defense response by the *Arabidopsis* receptor-like cytoplasmic kinase PBL27. *Plant J.*, **79**, 56-66. doi: 10.1111/tpj.12535 (査読有)

(3) M. Hayafune, R. Berisio, H. Kaku (13 名中 12 番目), N. Shibuya (13 名中 13 番目) et al. (2014) Chitin-induced activation of immune signaling by the rice receptor CEBiP relies on a unique sandwich-type dimerization. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **111**, E404-413. doi:10.1073/pnas. (査読有)

(4) Y. Kouzai, H. Kaku (12 名中 10 番目), N. Shibuya (12 名中 11 番目) Y. Nishizawa et al. (2014) Targeted gene disruption of *OsCERK1* reveals its indispensable role in chitin perception and involvement in the peptidoglycan response and immunity in rice. *Mol. Plant-Microbe Int.*, **27**, 975-982. doi:org/10.1094/MPMI-03-14-0068-R (査読有)

(5) Y. Kouzai, H. Kaku (8 名中 5 番目), N. Shibuya (8 名中 6 番目), Y. Nishizawa et al. (2013) CEBiP is the major chitin oligomer-binding protein in rice and plays a main role in the perception of chitin oligomers. *Plant Mol. Biol.*, **84**, 519-528.

doi:10.1007/s11103-013-0149-6. (査読有)

(6) Y. Narusaka, N. Shibuya (7 名中 7 番目) et al. (2013) Presence of LYM2 dependent but CERK1 independent disease resistance in *Arabidopsis*. *Plant Signal. Behav.*, **8**, e25345.

doi:10.4161/psb.25345-1-3 (査読有)

(7) Y. Kouzai, H. Kaku, N. Shibuya, E. Minami, Y. Nishizawa (2013) Expression of the chimeric receptor between the chitin elicitor receptor CEBiP and the receptor-like protein kinase Pi-d2 leads to enhanced responses to the chitin elicitor and disease resistance against *Magnaporthe oryzae* in rice. *Plant Mol. Biol.*, **81**, 287-295.

doi:10.1007/s11103-012-9998-7 (査読有)

(8) T. Chujo, N. Shibuya (12 名中 8 番目), K. Okada et al. (2013) OsWRKY28, a PAMP-responsive transrepressor, negatively regulates innate immune responses in rice against rice blast fungus. *Plant Mol. Biol.*, **82**, 23-37.

doi:10.1007/s11103-013-0032-5 (査読有)

(9) Y. Desaki, H. Kaku (9 名中 8 番目), N. Shibuya (9 名中 9 番目) et al. (2012) Positive Crosstalk of MAMP Signaling Pathways in Rice Cells. *PLoS One*, **7**, e51953.

doi:10.1371/journal.pone.0051953 (査読有)

(10) T. Shinya, H. Kaku (8 名中 7 番目), N. Shibuya (8 名中 8 番目) et al. (2012) Functional characterization of CEBiP and CERK1 homologs in *Arabidopsis* and rice reveals the presence of different chitin receptor systems in plants. *Plant*

- Cell Physiol.*, **53**, 1696-1706.
doi:10.1093/pcp/pcs113 (査読有)
- (11) T. A. Mentlak, N. Shibuya(11 名中 9 番目), N. J. Talbot et al. (2012) Effector-mediated suppression of chitin-triggered immunity by *Magnaporthe oryzae* is necessary for rice blast disease. *Plant Cell*, **24**, 322-335.
doi:10.1105/tpc.111.092957 (査読有)
- (12) 新屋友規, 渋谷直人 (2012) 植物の病原菌認識とシグナル伝達における細胞壁の役割、*生物の科学 遺伝*, **66**, 59-64. (査読無)
- (13) 賀来華江, 新屋友規, 渋谷直人 (2012) LysM 受容体を介した植物免疫応答、*化学と生物*, **50**, 52-58. (査読無)
- (14) J. Fliegmann, N. Shibuya (7 名中 6 番目), J. J. Bono et al. (2011) Biochemical and phylogenetic analysis of CEBiP-like LysM domain-containing extracellular proteins in higher plants. *Plant Physiol. Biochem.*, **49**, 709-720. doi:10.1016/j.plaphy.2011.04.004(査読有)
- (15) S. Tanabe, H. Kaku (8 名中 5 番目), N. Shibuya(8 名中 6 番目), E. Minami et al. (2011) The role of catalase-peroxidase secreted by *Magnaporthe oryzae* during early infection of rice cells. *Mol. Plant-Microbe Int.*, **24**, 163-171. doi:10.1094/MPMI-07-10-0175 (査読有)
- (16) Y. Desaki, I. Otomo, N. Shibuya (2011) Contamination of chitin oligosaccharides in a laminarioligosaccharide preparation can cause a confused interpretation of its elicitor activity. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **75**, 362-363. doi:10.1271/bbb.100673 (査読有)
- (17) T. Nakagawa, H. Kaku(10 名中 2 番目), N. Shibuya(10 名中 9 番目), H. Kouchi et al. (2011) From defense to symbiosis: Limited alterations in the kinase domain of LysM receptor-like kinases are crucial for evolution of legume-Rhizobium symbiosis. *Plant J.* **65**, 169-180. doi:10.1111/j.1365-313X.2010.04411.x(査読有)
- (18) 賀来華江, 渋谷直人(2011) 植物免疫に関わるキチンエリシター受容体、*生化学*, **83**, 31-36. (査読無)
- (19) T. Simizu, H. Kaku (11 名中 10 番目), N. Shibuya (11 名中 11 番目) et al. (2010) Two LysM receptor molecules, CEBiP and OsCERK1, cooperatively regulate chitin elicitor signaling in rice. *Plant J.* **64**, 204-214. doi:10.1111/j.1365-313X.2010.04324.x(査読有)
- (20) K. Kishimoto, Y. Kouzai, H. Kaku(6 名中 3 番目), N. Shibuya(6 名中 4 番目), E. Minami, Y. Nishizawa et al. (2010) Perception of the chitin oligosaccharides contributes to disease resistance to blast fungus *Magnaporthe oryzae* in rice. *Plant J.* **64**, 343-354. doi:10.1111/j.1365-313X.2010.04328.x(査読有)
- (21) M. Kishi-Kaboshi, N. Shibuya (11 名中 6 番目), H. Hirochika et al. (2010) A rice fungal MAMP-responsive MAPK cascade regulates metabolic flow to antimicrobial metabolite synthesis. *Plant J.*, **63**, 599-612. doi:10.1111/j.1365-313X.2010.04264.x (査読有)
- (22) R. de Jonge, N. Shibuya (10 名中 8 番目), B. P.H.J. Thomma et al. (2010) Conserved fungal LysM effector Ecp6 prevents chitin-triggered immunity in plants. *Science*. 329, 953-955. doi:10.1126/science.1190859 (査読有)
- (23) Chen, S. Hamada, M. Fujiwara, T. Zhu, N. P. Thao, H. L. Wong, P. Krishna, T. Ueda, H. Kaku (12 名中 9 番目), N. Shibuya (12 名中 10 番目), K. Shimamoto et al. (2010) Hop/Sti1 and Hsp90 are involved in maturation and transport of a PAMP receptor in rice innate immunity. *Cell Host Microbe*, **7**, 185-196. doi:10.1016/j.chom.2010.02.008 (査読有)
- (24) A. Silipo, N. Shibuya (9 名中 7 番目), A. Molinaro et al. (2010) Glyco-conjugates as elicitors or suppressors of plant innate immunity. *Glycobiology*, **20**, 406-419. doi:10.1093/glycob/cwp201 (査読有)
- [学会発表] (計 82 件、うち招待講演 13 件)
- (1) 渋谷直人, キチン受容体を介した植物免疫制御機構、日本応用糖質学会大会、2014.9.24-26. 新潟県新潟市 (招待講演)
- (2) Naoto Shibuya; Ligand recognition and membrane signaling by plant chitin receptors. Networks in Immunity Workshop. 2014.4.1-3. 米国、デービス市 (招待講演)
- (3) 賀来華江, Rita Berisio, Antonio Molinaro, 渋谷直人; 植物のキチンエリシターを介した病原菌認識機構、日本植物生理学会年会、2014.3.18-20. 富山県富山市 (招待講演)
- (4) 渋谷直人, 賀来華江; 植物キチン受容体のリガンド認識、活性化とシグナル伝達、植物病理学会・感染生理談話会、2013.8.19-21. 石川県小松市 (招待講演)
- (5) Naoto Shibuya (11 人中 1 番目), Hanae Kaku, (11 人中 2 番目) et al.; Ligand recognition, autophosphorylation and signaling by plant chitin receptors. Keystone Symposium "Plant Immunity: Pathways and Translation". 2013. 4.7-12. 米国・ビッグスカイリゾート (招待講演)
- (6) Naoto Shibuya(6 人中 1 番目), Hanae Kaku (6 人中 2 番目) et al.; Chitin Receptors in Plant Immunity, XVth International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions, 2012.7.29-8.2. 京都市 (招待講演)
- (7) Naoto Shibuya, Hanae Kaku; Identification and functional studies of chitin receptors in rice and Arabidopsis, 東京大学生物生産工学研究センター国際シンポジウム「植物バイオテクノロジーの将来展望」, 2011.11.15. 東京都 (招待講演)
- (8) Naoto Shibuya, Hanae Kaku; Identification and functional studies of chitin receptors in rice and Arabidopsis, MCGS Network Symposium, 2011.10.14-16. ドイツ、ミュンスター

市（招待講演）

(9) 渋谷直人、賀来華江; キチン認識と植物免疫、日本植物生理学会年会、2011.3.20-3.22.

仙台市（招待講演）

(10) Hanae Kaku, Naoto Shibuya; Two types of LysM receptors, CEBiP and CERK1/OsCERK1, play critical roles for plant innate immunity, 1st Asian Conference on Plant-Microbe Symbiosis and Nitrogen Fixation, 2010.9.20-9.24. 宮崎県宮崎市（招待講演）

(11) 渋谷直人、賀来華江; パターン認識受容体を介した植物免疫制御機構、日本植物病理学会大会、2010.4.18-4.20. 京都市（招待講演）

〔図書〕（計3件）

(1) T. Nakagawa, S. Okazaki, N. Shibuya (2014) The Lotus japonicus genome, Springer, pp. 163-169.

(2) 新屋友規、渋谷直人 (2013) 「菌類の辞典 人間社会編」、朝倉書店, pp. 532-533.

(3) H. Kaku, N. Shibuya (2011) Genome-enabled analysis of plant-pathogen interaction, APS Press, pp. 259-268.

6 . 研究組織

(1)研究代表者

渋谷 直人 (Shibuya Naoto)

明治大学農学部 教授

研究者番号：70350270

(2)研究分担者

賀来 華江 (Kaku Hanae)

明治大学農学部 教授

研究者番号：70409499