

平成 26 年 6 月 16 日現在

機関番号：15101

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23380025

研究課題名(和文) 毒素とエリシター：病原菌に由来する細胞死誘導因子の機能と病理学的役割の比較研究

研究課題名(英文) Toxin and elicitor: a comparative analysis of functions and pathological roles 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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,700,000円、(間接経費) 4,410,000円

研究成果の概要(和文)：植物と病原体間における相互作用の場で、病原菌由来の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している。両者は植物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・役割は全く逆である。本研究では、宿主特異的毒素およびエリシターを用いた比較研究を通して、necrotrophic病原菌の感染過程においては、両者により誘導される細胞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を明らかにした。また、両者により誘導される植物細胞における細胞死カスケードにおいては、その過程が同一ではない可能性を示した。

研究成果の概要(英文)：Toxins and elicitors from plant pathogens appear to be functional as virulence and avirulence factors, respectively. While, both factors have a common role as an inducer for programmed cell death in plant cells. In the project, we showed evidence that cell death in a host plant induced by both host-specific toxins and elicitors leads to the compatible reaction in the infection process of necrotrophic plant pathogen. Both the toxin and the elicitor might act as pathogenicity factors in host-necrotrophic pathogen interactions. In addition, the results indicate that cell death cascades triggered by those factors might be mediated by different signaling pathways induced by each factor.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：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るとしても、普遍的に観察される現象である。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多い。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いる。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。さらに病原菌側から俯瞰すれば、この質問は、ともに細胞死誘導因子である毒素あるいはエリシター（過敏感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。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、過敏感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、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、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感細胞死が、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、非宿主に過敏感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

先行研究の検討結果を踏まえ、本計画では、エリシター/毒素分子ヘテロロガス発現系をさらに発展させ、INF1 生産 necrotroph 菌 (*A. alternata*)、毒素生産 (hemi)biotroph 菌 (*P. infestans* および *Cladosporium fulvum*) を作出する。ヘテロロガス発現菌を植物に接種し、感染の成否を検定することにより、エリシターおよび毒素の機能的差異/同一性および病理学的役割を明確にする。また、申請者らは、シロイヌナズナにおける *Asc1* (トマトの AAL 毒素抵抗性遺伝子) ホモログ欠失変異体が、毒素・病原菌感受性を示すことを新たに見出した。この事実は、シロイヌナズナが AAL 毒素・病原菌感受性モデル系として新たに利用可能となったことを示す。したがって本計画では、シロイヌナズナの各種細胞死変異体 (VPE 変異体、*LSD1* 変異体など) を活用し、宿主・非宿主の細胞死が necrotroph / (hemi)biotroph 菌感染に及ぼす影響を明確にできると考えている。以上のストラテジーにより、毒素/エリシターの機能と病理学的意義が包括的に解明されると考えられる。

また、本研究計画の学術的な特色・独創的な点及び予想される結果と意義に関しては、以下である。感染組織において誘導される細胞死は一般的にみられる病理現象であり、抵抗性応答における過敏感細胞死は、非親和性菌の封じ込めのためのプログラム細胞死と見なされている。それに至るシグナル伝達経路は、当該分野における近年のホットトピックの一つである。一方、毒素による細胞死は、能動的な細胞死というより、細胞の壊死であると従来考えられていた。しかし、AAL 毒素により誘導される細胞死がアポトーシスの範疇に入るという事実が明らかになって以来、毒素もまたプログラム細胞死を誘発する因子であるという実例が数多く報告されている。この場合、毒素生産菌は宿主細胞の自

殺を積極的に誘導することにより、感染成立へと導いているとみなすこともできる。しかし現在まで、エリシター/毒素両者の機能・意義を包括的に比較検討し、それらの類似・相違点を検証した例はない。

本研究計画は、エリシターと毒素の比較を、エリシターあるいは毒素処理細胞における necrotroph 菌（毒素生産菌）および (hemi)biotroph 菌（エリシター生産菌）の感染を比較するという、基本的かつ重要なアイデアからスタートする。その後、本研究グループが、長年蓄積してきた毒素生合成遺伝子に関する成果、また糸状菌の遺伝子組換えに関わる洗練された研究手法を駆使して、決定的な結論に達することが可能である点が特徴である。従来、感染の正否を決定する要因が非病原性遺伝子—抵抗性遺伝子の組み合わせである系、病原性遺伝子産物と感受性遺伝子の相互作用が決定要因であるとされてきた系は、それぞれ個別に取り扱われてきた。前者は、エリシターが重要視され、後者では毒素が注目されてきた。本研究は、植物—病原体相互作用の場における細胞死をキーワードにして、従来全く異なる系としてとらえられてきた系を包括的に比較検討するという、革新性、独創性、新規性を兼ね備えたであると考え。現在、応用を目指して、プログラム細胞死のコントロールによる病害制御に向けた分子レベルの研究も進行しているが、抵抗性/感受性両者における細胞死の意義とメカニズムに関する比較研究は、応用面においても大きなインパクトをもたらすことが期待される。

3. 研究の方法

(1) エリシター/毒素分子のヘテロロガス発現系を利用した機能解析

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生産 necrotroph 菌（*A. alternata*）、宿主特異的毒素（AAL 毒素）生産非病原菌の創出である。

INF1 生産 *A. alternata* 形質転換体の作出と解析

inf1 を高発現プロモーターである *Pgdp* 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。目的のためには、感染初期段階における INF1 の高生産が必要であるため、高発現プロモーターの利用も考える。*inf1* 発現 *A. alternata* が得られれば、その INF1 生産能を検定すると共に、植物への接種実験を行う。GFP 発現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、すでに確立したリアルタイム 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。

AAL 毒素生産非病原菌の作出と解析

AAL 毒素は低分子二次代謝産物であり、その生合成には多数の遺伝子が関与している。申請者らのグループは、すでにトマト茎枯病

菌から毒素生合成遺伝子クラスター（ALT クラスター）のクローニングに成功している。AAL 毒素生産には、少なくとも 10 遺伝子の導入および発現が必要であり、実験には困難が予想される。この点は、ペプチド性の *inf1* 導入の場合とは異なる。しかし、申請者らは、これまでの研究から、ALT クラスター全領域をを同定しており、毒素生産遺伝子群の導入は理論的には可能である。このように、本研究戦略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/毒素の病理学的機能分化の様相が明確になると考えられる。

(2) 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 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により、菌の組織内進展度を正確に評価する。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。

(3) シロイヌナズナの毒素感受性・細胞死変異体における necrotrophic 病原体の感染行動

先行研究の成果として、申請者らが新たに見出した毒素感受性シロイヌナズナ変異体（*Asc1* 欠失）（AAL 毒素・病原菌感受性モデル植物）を活用する。毒素生産 *A. alternata* の接種実験と感染行動の詳細な検討により、宿主・非宿主の細胞死が necrotroph 菌感染に及ぼす影響を明確にできると考えている。シロイヌナズナの使用により、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容易に調査し、感染行動と対比させることが可能である。また、各種シグナリング経路に関わる変異体も活用し、細胞死カスケードの詳細を明らかにする。

(4) 毒素およびエリシターにより誘導される細胞死カスケードにおけるシグナル伝達系の比較解析

植物の防御応答においてプログラム細胞死は重要な役割を果たす。病原菌に攻撃された植物は、エリシターにより過敏感細胞死（HR 細胞死）と呼ばれるプログラム細胞死を発動する。植物は、死細胞に病原菌を封じ込めることで抵抗性を示す。HR 細胞死の誘導のタイミング、強度が変化した変異体植物にお

いては、野生型の植物に比べて病原菌が蔓延することが報告されている。HR 細胞死に関与する様々な因子が単離され解析されてきたが、植物の PCD のシグナル伝達経路の全貌は不明である。また、PCD は同様に病原菌毒素によっても誘導されることが知られている。本研究では、植物病原毒素である AAL 毒素と AAL 毒素に感受性の *N. umbratica* をモデル植物とした新たな実験系を構築し、PCD の分子機構の解明を試みた。

4. 研究成果

AAL 毒素および INF1 エリシターのヘテロロガス生産系の確立

宿主特異的 AAL 毒素を生産するトマトアルターナリア茎枯病菌 (*Alternaria alternata* tomato pathotype, 茎枯病菌) は、少なくとも 13 遺伝子からなる AAL 毒素生合成遺伝子 (*ALT*) クラスターを保有する。本クラスターは、茎枯病菌のみが保有する 1 Mb CD 染色体上で約 100 kb にわたって存在している。本研究では、*ALT* クラスターを long PCR により 4 断片に分けて増幅し、AAL 毒素を生産しない非病原性 *A. alternata* 菌株に co-transformation により導入した。その結果、*ALT* クラスター遺伝子すべてが導入された可能性のある菌株が得られた。クラスター導入株培養液の HPLC 解析の結果、AAL 毒素は検出されなかったが、fatty acyl-CoA をコードする *ALT10* の破壊株において検出される毒素前駆体の生産が確認された。本導入株においては、*ALT10* フランキング領域の一部に欠失が認められたため、さらに *ALT10* の再導入による AAL 毒素生産株の作出を試みた。その結果、世界で初めての AAL 毒素ヘテロロガス生産菌の作出に成功した。今後、本手法を biotrophic 菌への毒素生合成系の導入と毒素生産株の作出に応用し、エリシターの役割との比較解析を進める予定である。

また、*inf1* を高発現プロモーターである *Pgdp* 制御下で *A. alternata* (GFP 発現株) 中において発現させ、INF1 生産 necrotroph 菌を作出した。本形質転換体は、液体培養中に INF1 を生産することがバイオアッセイによって確認された。INF1 エリシターと毒素の necrotropic 植物病原菌における病理学的役割を比較解析するため、本株を *Nicotiana benthamiana* および AAL 毒素感受性宿主植物に接種した。その結果、エリシターによる壊死は確認されず、感染時における植物上でのエリシター生産が十分でない可能性が示唆された。今後、エリシター高生産株の作出と接種実験により、エリシター/毒素の病理学的機能分化の様相が明確になると考えられる。

細胞死誘導型エリシターおよび毒素が *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 *N. benthamiana* 上で HR 細胞死を誘導せず侵入菌系も形成しない。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系進展および孢子形成が観察された。さらに、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。

また、本研究計画では、モデル植物シロイヌナズナの活用を図るため、シロイヌナズナにおける AAL 毒素抵抗性遺伝子である *Asc1* 変異体の毒素感受性を検定した。その結果、本変異体が毒素および病原菌に対して高度感受性であることが明らかとなった。この結果より、モデル植物シロイヌナズナを実験計画に利用することが可能となった。

A. alternata と非宿主植物間の非親和性相互作用では、細胞死に依存しない菌の侵入阻止が抵抗性発現において重要であると考えられている。本菌に対する植物の抵抗性機構を明らかにするため、非宿主であるシロイヌナズナの各種変異体を用いて、*A. alternata* 感染応答の変化について比較検討した。野生型シロイヌナズナ葉上では、*A. alternata* の接種による侵入菌系形成は観察されず、過敏細胞死も誘導されなかった。一方、シロイヌナズナのオオムギうどんこ病菌に対する非宿主抵抗性に必要な *PEN1*、*PEN2*、*PEN3* に関して、*pen2* および *pen3* 変異体上で、*A. alternata* 感染に伴う侵入菌系形成と壊死形成が観察された。しかし、接種葉上での菌の感染後期における孢子形成は認められなかった。以上の結果より、シロイヌナズナの *A. alternata* に対する非宿主抵抗性において、

菌の感染初期での侵入抵抗性に、PEN2 および PEN3 が関与することが示唆された。

AAL 毒素による細胞死における MAPK カスケードおよびエチレンシグナルの解析

AAL 毒素は、トマトアルターナリア茎枯病菌の病原因子であり、宿主植物にプログラム細胞死を誘導する。*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。また、*N. umbratica* において、エチレンシグナル経路と AP2/ERF 型転写因子である Modulator of AAL-toxin cell death (MACD1) が、AAL 毒素細胞死に重要な役割を果たすことを示した。シロイヌナズナにおいても、エチレンシグナル経路と MACD1 ホモログである AtMACD1 が、AAL 毒素の構造類似体である fumonisin B1 (FB1) 細胞死に関与するか調べた。エチレンシグナル変異体や *Atmacd1* 変異体を FB1 で処理すると、野生型の植物と比較して細胞死が遅延した。AtMACD1 の転写活性を調べたところ、AtMACD1 は、転写を正に制御する活性を有していた。AtMACD1 過剰発現体において、FB1 細胞死が亢進されたことから、AtMACD1 は、細胞死の進展に関与する因子を正に制御すると考えられた。野生型と AtMACD1 恒常発現体を比較して、発現量が増加する遺伝子をマイクロアレイにより調べた。これら遺伝子の中で、細胞死に関与する候補遺伝子を選抜するために、AAL 毒素感受性である *loh2* 変異体を AAL 毒素で処理した時に発現量が変化する遺伝子のデータベースと比較した。双方で発現量が増加する候補遺伝子について解析することにより、毒素とエリシターによる細胞死カスケードの相違点が明確になると期待される。

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 6 件)

Mase, K., Ishihama, N., Mori, H., Takahashi, H., Kaminaka, H., Kodama, M. and Yoshioka, H. (2013) Ethylene-responsive AP2/ERF transcription factor MACD1 participates in phytotoxin-triggered programmed cell death. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 査読有 26: 868-879

Egusa, M., Miwa, T., Kaminaka, H., Takano, Y. and Kodama, M. (2013) Nonhost resistance of *Arabidopsis thaliana* against *Alternaria alternata* involves both pre- and postinvasive defenses but is collapsed by AAL-toxin in the absence of *LOH2*. *Phytopathology*, 査読有 103: 733-740

Mase, K., Mizuno, T., Ishihama, N., Fujii, T., Mori, H., Kodama, M. and Yoshioka, H. (2012) Ethylene signaling pathway and MAPK cascades are required for AAL-toxin-induced programmed cell death. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 査読有 25:1015-1025

Kheder A.A., Akagi, Y., Takao, K., Akamatsu, H. and Kodama, M. (2012) Fungal growth and in planta distribution of host-specific AAL-toxin in tomato plants infected with the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. *Mycotoxins*, 査読有 62:7-13

Itai, A., Igori, T., Fujita, N., Egusa, M., Kodama, M. and Murayama H. (2012) Ethylene analog and 1-methylcyclopropene enhance black spot disease development in *Pyrus pyrifolia* Nakai. *HortScience*, 査読有 47:228-231

Kheder A.A., Akagi, Y., Yanaga, K., Maekiawa, N., Otani, H., Tsuge, T. and Kodama, M. (2012) Functional analysis of the melanin biosynthesis genes *ALM1* and *BRM2-1* in the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. *Journal of General Plant Pathology*, 査読有 78:30-38

[学会発表](計 19 件)

高尾和実・赤木靖典・柘植尚志・難波栄二・児玉基一朗 (2014) 非病原性 *Alternaria alternata* への宿主特異的 AAL 毒素生合成遺伝子クラスター導入による AAL 毒素前駆体産生株の作出 .平成 26 年度日本植物病理学会大会, 2014 年 6 月 2 日, 札幌コンベンションセンター, 札幌

Kodama, M., Akagi, Y., Takao, K. and Tsuge, T. (2014) Pathogenicity chromosomes in host-specific toxin-producing *Alternaria* species. 12th European Conference on Fungal Genetics, 2014 年 3 月 25 日, Seville, Spain (招待講演)

高尾和実・赤木靖典・柘植尚志・難波英二・児玉基一朗 (2013) 非病原性 *Alternaria alternata* における宿主特異的 AAL 毒素生合成遺伝子クラスター導入菌株の作出と解析 .平成 25 年度日本植物病理学会関西支部会,

2013年9月26日, 岡山大学創立五十周年記念館, 岡山市

赤木靖典・柘植尚志・石原 亨・難波英二・児玉基一朗 (2013) AAL 毒素生合成遺伝子クラスターとフモニシン生合成遺伝子クラスターの比較解析. 日本マイコトキシン学会学術講演会, 2013年9月13日, 大阪府立大学, 大阪市

高尾和実・赤木靖典・柘植尚志・石原 亨・難波英二・児玉基一朗 (2013) *Alternaria alternata* 植物病原菌の宿主特異的毒素生産における global regulator *LaeA* ホモログの関与. 日本マイコトキシン学会学術講演会, 2013年9月13日, 大阪府立大学, 大阪市

Akagi, Y., Tsuge, T. and Kodama, M. (2013) Biosynthetic pathway for host-specific AAL-toxin in the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. 10th International Congress of Plant Pathology, 2013年8月26日, Beijing, China

Takao, K., Akagi, Y., Tsuge, T., Namba, E. and Kodama, M. (2013) *AaLAEA*, a methyltransferase gene homolog, controls biosynthesis of secondary metabolites and pathogenicity in the multi pathotypes of *Alternaria alternata*. 10th International Congress of Plant Pathology, 2013年8月26日, Beijing, China

高尾和実・赤木靖典・播本佳明・柘植尚志・難波英二・児玉基一朗 (2013) *Alternaria alternata* 病原菌の宿主特異的毒素生産における global regulator *LaeA* ホモログの関与. 平成 25 年度日本植物病理学会大会, 2013年3月28日, 岐阜大学, 岐阜市

児玉基一朗・赤木靖典・高尾和実・柘植尚志 (2012) 植物病原糸状菌における二次代謝産物生合成と病原性 -ゲノム解析からみた進化・多様性-. 植物・病原微生物の相互作用研究の新展開, 平成 24 年度日本植物病理学会感染生理談話, 2012年9月1日, 近江八幡市, (招待講演)

間瀬圭介・石濱伸明・森 仁志・上中弘典・児玉基一朗・吉岡博文 (2012) AP2/ERF 型転写因子である AtMACD1 は毒素細胞死に関与する. 平成 24 年度日本植物生理学会, 2012年3月18日, 京都産業大学, 京都市
赤木靖典・児玉基一朗 (2012) 植物病原性 *Alternaria* における病原性の進化と分化 - 遺伝子水平移動が関与か? - 平成 24 年度日本植物病理学植物病原菌類談話会 (招待講演), 2012年3月29日, 福岡国際会議場, 福岡市

高尾和実・赤木靖典・柘植尚志・播本佳明・尾谷浩・児玉基一朗 (2012) 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. 平成 24 年度日本植物病理学会大会,

2012年3月29日, 福岡国際会議場, 福岡市

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における global regulator *AaLaeA* の機能解析. 平成 23 年度日本植物病理学会関西西部会, 2011年10月1日, サンポートホール高松, 高松市

間瀬圭介・石濱伸明・森仁志・上中弘典・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関西西部会, 2011年10月1日, サンポートホール高松, 高松市

Akagi, Y., Takao, K., Harimoto, Y., Tsuge, T., Kodama, M.: Pathogenicity chromosomes in host-specific toxin-producing *Alternaria* species. IUMS (International Union of Microbiological Societies) 2011 Congress, 2011年9月7日, 札幌コンベンションセンター, 札幌

Akagi, Y., Tsuge, T., Otani, H. and Kodama, M. (2011) The structure of conditionally dispensable chromosome in *Alternaria alternata* tomato pathotype. Asian Mycological Congress 2011, 2011年8月9日, Incheon, Korea

Takao, K., Akagi, Y., Tsuge, T. and Kodama, M. (2011) Functional analysis of a global regulator, *LaeA* in the fungal plant pathogen *Alternaria alternata*. Asian Mycological Congress 2011, 2011年8月9日, Incheon, Korea

[図書](計1件)

Johnson, R.D., Akagi, Y., Fleetwood, D.J., Gardiner, D.M., Kodama, M., Young, C.A., Voisey, C.R. (2013) Fungal toxins of agricultural importance. In *The Mycota*, Karl Esser et al. eds. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York. ISBN 978-3-642-36820-2, pp. 75-113

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

(3) 連携研究者

上中 弘典 (KAMINAKA, Hironori)
鳥取大学・農学部・准教授
研究者番号: 40397849