

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 25 日現在

機関番号：24302

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2012～2014

課題番号：24248009

研究課題名(和文)植物病原菌の宿主侵入における表層認識と形態形成の制御機構

研究課題名(英文)Regulatory mechanisms of plant surface signal reception by plant pathogenic fungi during host infection

研究代表者

久保 康之(Kubo, Yasuyuki)

京都府立大学・生命環境科学研究科(系)・教授

研究者番号：80183797

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,300,000円

研究成果の概要(和文)：炭疽病菌は植物表層に特徴的な物理的シグナルの受容により侵入器官の付着器を形成することが示されてきた。本研究では炭疽病菌においてMOR経路が植物特異的シグナルとしてoctadecanalを受容して付着器分化を担うことを明らかにした。一方、環境受容因子PacCが付着器を介さない侵入様式のHTEモードと通常の侵入様式において病原性関連分泌タンパク質遺伝子の発現制御に関与することを明らかにした。また、RNAサイレンシングの病原性への関与を検討し、Dicer様遺伝子DCL2が病原性発現に必要なことを明らかにするとともに低分子RNAの解析を行い、DCL2依存的な低分子RNAを特定することに成功した。

研究成果の概要(英文)：It has been generally accepted that Colletotrichum species form appressoria as an infection structure through perception of plant surface signals such as hydrophobicity and hardness. In this study, we revealed that octadecanal, a cutin monomer derived from plant leaf surface triggers C. orbiculare to develop infection structure through MOR signal transduction pathway composed of CoPAG1 and CoCBK1. In addition, we showed that PacC, an environmental signal response factor, is involved in regulation of secretion proteins gene expression that are essential for pathogens in HTE mode of infection as well as appressorium-mediated infection. Furthermore, we evaluated the involvement of RNA silencing in pathogenesis and showed that Dicer-like gene DCL2 is essential for pathogenesis and identified DCL-2 dependent small RNAs.

研究分野：植物病理学

 キーワード：炭疽病菌 侵入様式 付着器 シグナル伝達 RNA結合タンパク質 RNAサイレンシング 分子パターン
植物免疫

1. 研究開始当初の背景

準活物寄生性の植物病原糸状菌である炭疽病菌やいもち病菌は、その植物感染過程で一連の劇的な形態分化を行い、宿主との相互作用の中で感染を成立させる。ウリ類炭疽病菌 (*Colletotrichum orbiculare*) ウリ科植物に広く感染性を有する病原糸状菌であり、モデル病原菌として優れた特質を有していることから、病原性、形態形成に関与する遺伝子の同定と機能解析により、シグナル伝達、細胞極性制御、メラニン合成系、ペルオキシソーム機能、細胞壁構成制御などに関わる遺伝子が植物感染に重要な役割を担っていることを明らかにしてきた。とくに近年の研究成果により、病原菌が植物との相互応答の過程で極めて精緻かつ可塑性に富む感染戦略を発達させていることが浮かびあがってきている。本研究はその点に着目し、これまでの分子遺伝学的研究を基盤として現象理解を深めることを着想の原点としている。

研究目的

本研究では植物病原糸状菌の宿主侵入における表層認識と形態形成の分子機序に関する研究を準活物寄生性のモデル病原菌としてウリ類炭疽病菌を用いて行い、病原糸状菌の感染適応戦略の分子レベルでの理解を飛躍的に進め、植物病原糸状菌の植物への感染適応モデルを構築することを目的とする。とくにウリ類炭疽病菌の感染過程を2つの感染フェーズに分けて解析を進める。1つは侵入前の段階における「植物表層環境を認識し、付着器形成を制御するシグナル受容系」を対象とし、もう一つは形成された付着器を起点とする「宿主侵入・定着に必要な形態形成と制御機構」を対象とする。この2つの観点から以下に示す4つの課題を設定し、研究を進めた。

(1) 植物表層の認識とシグナル受容

CoKEL2 遺伝子の機能解析から、植物シグナルに特異的に対応する付着器形成機構(極性決定)の存在が明らかになっている。しかし、この植物シグナル受容および下流のシグナル経路の詳細は不明である。本研究では順遺伝学・逆遺伝学的解析により、植物特異的シグナル受容と形態形成の制御系を同定・解析する。

(2) 植物表層の認識と形態分化の選択

ウリ類炭疽病菌は植物の傷口周辺などにおいて、メラニン化した付着器に依存しない新たな侵入様式、HTE(Hyphal Tip-based Entry)様式を選択することを報告している(Hiruma et al., Plant Cell 2013)。外界のpH認識に関わる転写因子PACCがHTE様式に関与する可能性を見出している。本研究ではこのPACCによるHTE制御の詳細を解析し、植物表層の傷を認識し、発動される新たな侵入様式の制御および侵入力を解明することを目的とする。

(3) 細胞表層構造の制御と宿主侵入・定着

病原菌のPAMPsは細胞表層の細胞壁および細胞外マトリックスの性状に起因する。本研究ではPAMPsを構成する細胞表層構造の制御機構の解明を行う。宿主の基本的抵抗性のレベルを一義的に決める細胞壁制御因子SSD1はRNA結合ドメインを有する。転写後制御機構がSSD1遺伝子を介したPAMPs制御の可能性を検討する。一方、植物の病原菌応答を制御する分泌性因子の存在が示唆されている。植物免疫(PTI)と病原菌の分泌する感染誘導因子(ETS)の同定と機能評価による感染決定モデル(zigzagモデル)の解明を試みる。

(4) 宿主侵入と転写後制御

*SSD1*とは異なる複数の転写後制御因子がウリ類炭疽病菌の宿主侵入に必要であることを発見しており、本研究ではその中のRNAサイレンシングに関わる因子に焦点をあてる。同定したRNAサイレンシング制御因子につき、その生理・分子機能を、破壊株の詳細な表現型解析、遺伝子発現・細胞内局在解析などを通じて明らかにし、さらに、当該因子の標的RNAの同定を行うことで、植物病原糸状菌の宿主感染戦略における転写後制御システムの高次機能を解明することを目的とする。

研究方法

(1) 植物表層の認識とシグナル受容

順遺伝学的手法により植物特異的シグナル受容に関わる遺伝子の同定を行う。具体的には*coke12*変異株由来の病原性欠損二重変異株をスクリーニングし、同定した変異体の原因遺伝子の同定を進める。原因遺伝子の同定には遺伝子タグによるものに加え、シークエンサーによるゲノム塩基配列解析を行い、原因遺伝子の情報を取得する。さらに、同定した原因遺伝子を野生株において標的破壊し、二重変異株との性状比較解析を行う。

(2) 植物表層の認識と形態分化の選択

ウリ類炭疽病菌のPACC遺伝子標的破壊株は、シロイヌナズナの傷口周辺でのHTEへの移行が顕著に低下していることを見出している。PACCは糸状菌がアルカリ環境に対応するために機能する転写因子であることが知られており、このことより、傷口周辺でのPACCを介した外界pH認識を介して、HTE経路が活性化することが示唆されている。このPACC破壊株の詳細な表現型解析を行い、PACCの生理機能を明らかにする。さらにPACC破壊株における遺伝子発現などを調査することにより、転写制御因子であるPACCが制御する下流因子を同定する。

(3) 細胞表層構造の制御と宿主侵入・定着

*Ssd1*タンパク質はRNA結合ドメインを有し、PAMPs制御への転写後制御の関与が考えられる。タンパク質とRNAを標的として*Ssd1*に対する相互作用因子を免疫沈降法(タンパク質・RNA)によって同定する。得られたRNAについては配列情報を取得する。

(4) 宿主侵入と転写後制御

まず、RNA サイレンシング活性をモニターできるレポーター株を作成し、同定した RNA サイレンシング因子のサイレンシングへの必要性を明らかにする。続いて、同定した RNA サイレンシング因子の欠損株についてその詳細な表現型解析を実施し、RNA サイレンシング因子がウリ類炭疽病菌の感染プロセスのどの場面で重要な役割を担っているかを解明する。次に当該 RNA サイレンシング因子が標的とする RNA の同定をおこなう。具体的には低分子 RNA について網羅的な解析をおこない当該因子依存的に生成される低分子 RNA 群を掌握し、続いて標的となる mRNA をウリ類炭疽病菌のゲノム情報を利用して予測する。

研究成果

(1) 植物表層の認識とシグナル受容

ウリ類炭疽病菌において分裂酵母 *tea1* のホモログである *CoKEL2* が宿主表面の非生物学的シグナル受容を介した付着器形成に関与することから、植物特異的シグナル受容によって付着器を誘導する経路の存在が示唆されている。植物特異的シグナル受容を介した付着器形成に関与する遺伝子を同定するために、*CoKEL2* の形態形成・病原性欠損二重変異株 6 菌株の変異遺伝子をゲノムシークエンスによって同定した。その結果、二重変異株 *kan1-9* の変異遺伝子は出芽酵母 *PAG1(TAO3)* と相同性があることを明らかにした。出芽酵母において *PAG1* は細胞の極性形成や細胞の分離および細胞壁の健全性などに関与する RAM ネットワークの構成因子であることが報告されており、RAM ネットワークの植物特異的シグナル受容系への関与を示唆する新知見を得た。最新の研究において、*CoPAG1* および *CoCBK1* を構成因子とする糸状菌に特徴的な MOR [morphogenesis-related NDR (nuclear Dbf2-related) kinase network] 経路が植物特異的シグナルとして octadecanal を受容することを活性物質の純化・同定により明らかにし、MOR 経路の侵入器官分化への関与を示した。

(2) 植物表層の認識と形態分化の選択

PACC の機能解析として、まず、PACC 破壊株の詳細な表現型解析を実施した。その結果、PACC 破壊株は宿主キュウリへの病原性を失っていることが判明した。さらにその侵入行動を観察した結果、PACC 破壊株が形成するメラニン化付着器が侵入菌糸形成能を失っていることが判明し、PACC が HTE モード選択に加えて、通常の侵入様式においても重要な機能を有することが判明した。つまり、PACC 破壊株では、HTE モードへのシフトが抑制され、通常のメラニン化した付着器が形成されやすくなっているが、形成されたメラニン化した付着器は機能不全の状態にあることが判明した。さらに、カローソ染色の結果より、PACC 破壊株の付着器は貫穿糸形成能を保持していることが推定された。PACC 破壊株を熱

処理したキュウリに接種した結果、破壊株はメラニン化付着器より、効率よく侵入菌糸を形成し、PACC が侵入段階の宿主免疫の抑制に関与する可能性が示めされた。しかし、熱処理キュウリに対しても破壊株は病斑を形成することはなく、侵入後のステップについて本破壊株は根本的な問題を抱えていることが推定された。熱処理キュウリへの侵入系を用いて PACC 破壊株の宿主侵入段階の遺伝子発現を調査した結果、興味深いことに、活物寄生の初期段階で発現するエフェクター遺伝子 *NIS1* と *CoMCP69* が過剰に発現していることが判明した。一方、殺傷段階で発現が上昇する複数の細胞壁分解酵素遺伝子の発現が、PACC 破壊株において顕著に低下していることが見出された。侵入菌糸形成後のステップで PACC 破壊株が明確な欠損を示すことを考えると、PACC が、活物寄生段階から殺傷段階へのシフトにおいて重要な役割を担っていることが示唆された。

また、PACC 破壊株は弱アルカリ条件下における栄養生育度に関して野生株より低い値を示した。さらに *in vitro* の条件においても、ウリ類炭疽病菌は弱アルカリ条件下で HTE モードを選択することが見出され、これらの結果は、植物の傷口周辺における外界 pH が PACC を介して HTE モードを促していることが推定された。上述のように PACC は活物寄生ステージで誘導される遺伝子 (*NIS1* エフェクターなど) の発現を抑制する方向に働き、一方、殺傷ステージで誘導される細胞壁分解酵素遺伝子の発現を誘導する方向に働くと推定できる。ウリ類炭疽病菌の研究より、HTE モードが非宿主植物 (シロイヌナズナ) への侵入に関しては、通常のメラニン化付着器による侵入よりも、効果的であることが判明している (Hiruma et al., Plant Cell 2013)。このことより、pH 認識によって PACC が HTE モードへの切り替えを促し、同時にこの PACC が細胞壁分解酵素などを強く発現させるために HTE モードが特定の組み合わせにおいて通常モードよりも高い侵入力を示すのかもしれない。一方で、pH 認識によって PACC が HTE モードを誘導することは明らかにできたが、どのようなメカニズムでその誘導が起きるのかは不明であり、今後の課題といえる。

(3) 細胞表層構造の制御と宿主侵入・定着

ウリ類炭疽病菌の *ssd1* 遺伝子欠損変異株が PAMPs の変化により植物の基礎的抵抗性を強く誘導し、その結果として感染能が低下することが分かっている。また、最近の研究では酵母において、*Ssd1* が *Cbk1* キナーゼによりリン酸化制御されること、細胞壁合成に関与する mRNA の局在化を制御することが報告されている。そこで、本研究ではまず *Ssd1* のリン酸化に関与する *CBK1*、及び *Ssd1* に局在制御される *CoMCP1,2* 遺伝子の破壊株の作成を行った。その結果、*CoCBK1* と *CoMCP2* についてはいずれも遺伝子破壊株の表現型が致死的となったことから、ウリ類炭疽病菌にお

いてこれらの遺伝子が生存に必須の機能を有することが示唆された。一方、*CoCWP1* については形質転換体を獲得することができた。*cocwip1* 破壊株はガラス表面上における発芽試験、セルロース膜上における侵入試験、キュウリ子葉に対する病原性試験全ての試験において、エクトピック株及び野生株と顕著な差異が認められず、本遺伝子が PAMPs 制御に直接的に関わっている可能性は示唆されなかった。また、破壊株の表現型が致死的となった *CoCBK1* 遺伝子に関しては、遺伝子破壊に代わる新規の手法として、AS (analogue sensitive) 株の作出に成功した。AS 株は分子内のアミノ酸置換を行うことで、特定の ATP アナログにより特異的な阻害が可能になる菌株である。本研究では ATP アナログとして用いた 1NA-PP1 がウリ類炭疽病の発芽を 0.1 μM 、付着器形成段階では 0.5 μM 、侵入菌糸形成段階では 0.05 μM で形態形成に阻害活性を示す結果を得た。これらの阻害活性と PAMPs 阻害との関係の解明が今後の課題となる。また、TAP assay により *Ssd1* の RNA 結合ドメインと結合する RNA 分子の選別を野生型と *ssd1* 変異株との差分をとることにより行い、この RNA を用いたアレイ解析を実施する基盤形成を行った。一方、植物感染過程の付着器におけるアレイ解析を野生型株と *ssd1* 変異株で行い、*ssd1* 変異株で特徴的に発現が増大する細胞壁タンパク質遺伝子と発現が顕著に減少するキチン結合 LysM タンパク質遺伝子を見出すことに成功した。遺伝子破壊株と過剰発現株の作出により、これらの遺伝子の機能解析を進めている。

(4) 宿主侵入と転写後制御

Argonaute は RNA サイレncing のコア因子であるが、ウリ類炭疽病菌の Argonaute 様遺伝子 *AGO1* は、本菌の病原性発現に必須である。まず、*AGO1* が本菌の RNA サイレncing に必要であるかを検証した。本菌の GFP 発現形質転換株に対し、GFP のヘアピン型 mRNA を発現するプラスミドを導入し、本菌において RNA サイレncing を誘導した。この RNA サイレncing 誘導株について *AGO1* 遺伝子を標的破壊した結果、GFP 蛍光が完全に回復したことから、*AGO1* が当該 RNA サイレncing に必須であることが判明した。一方、ウリ類炭疽病菌が有する別の Argonaute 様遺伝子 (*AGO2* と命名) について、標的破壊株を作出した結果、破壊株は野生株と同等の表現型を示した。また、RNA サイレncing 誘導株に対し、*AGO2* 遺伝子を標的破壊した結果、その蛍光の回復は見られず *AGO1* の重要性がさらに支持された。続いてウリ類炭疽病菌の Dicer 様遺伝子の機能解析をおこなった。ゲノム配列情報より本菌には 2 種の Dicer 様遺伝子が存在すると推定され (*DCL1*, *DCL2* と命名)、それぞれの破壊株を作出した結果、*DCL2* 破壊株は明確な病原性低下を示すことが判明した。一方で、*DCL1* 破壊株は野生株と同等の病原性を保持していた。次に RNA サイレncing

誘導株について、*DCL1* および *DCL2* 遺伝子の標的破壊をおこなったところ、*DCL2* 遺伝子の破壊ではその蛍光が強く回復することが見出された。一方で、*DCL1* 遺伝子の破壊ではわずかな回復が観察された。この結果より、当該サイレncing には *DCL2* が主たる役割を担っていることが判明した。続いて、作出した RNA サイレncing 関連因子の破壊株についてより詳細な表現型解析を実施した結果、興味深いことに *AGO1* 破壊株と *DCL2* 破壊株は共通して胞子の発芽遅延を示した。さらに *AGO1 DCL2* 二重破壊株は相加的な表現型を示すことはなかった。このことより、*DCL2* と *AGO1* が必要とされる RNA サイレncing 経路が、本菌の発芽制御、続く宿主感染プロセスにおいて極めて重要な役割を担っていることが明らかとなった。

続いて、この病原性発現に必要な RNA サイレncing 経路の標的を探索するために、野生株、*DCL1* 破壊株、*DCL2* 破壊株、および、*DCL1 DCL2* 二重破壊株について、分生胞子に存在する低分子 RNA の網羅的解析をおこない、本菌ゲノム配列に完全一致する低分子 RNA 配列を約 1300 万 (野生株)、約 600 万 (*DCL1* 破壊株)、約 1900 万 (*DCL2* 破壊株)、約 2300 万 (*DCL1 DCL2* 二重破壊株) 取得した。取得した低分子 RNA シーエンスについて解析した結果、*DCL2* 依存的に低分子 RNA が生成されると推定される 47 種の転写産物を特定した。また、マイクロ RNA 様 RNA についても、その予測プログラムを用いて、ゲノム配列情報および低分子 RNA シーエンス情報を統合解析することにより、特定した。その結果、すくなくとも 4 種のマイクロ RNA 様 RNA が *DCL2* 依存的に生成されていることが推定された。今後、siRNA の由来である遺伝子およびマイクロ RNA 様 RNA について機能解析をおこなうことで、植物病原系状菌が宿主感染戦略において RNA サイレncing システムの意義解明が期待される。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 5 件)

1. Hiroki Irieda, Hitomi Maeda, Kaoru Akiyama, Asuka Hagiwara, Hiromasa Saitoh, Aiko Uemura, Ryohei Terauchi, and Yoshitaka Takano (2014) *Colletotrichum orbiculare* secretes virulence effectors to a biotrophic interface at the primary hyphal neck via exocytosis coupled with SEC22-mediated traffic. *Plant Cell* 26:2265-2281. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.113.120600> (査読有)
2. Ken Harata, and Yasuyuki Kubo (2014) RasGTPase activating protein Colra1 is involved in infection-related morphogenesis by regulating cAMP and MAPK signaling pathways through

- CoRas2 in *Colletotrichum orbiculare*. PLoS One. 10.1371/journal.pone.0109045 (査読有)
3. Yasuyuki Kubo, and Yoshitaka Takano (2013) Dynamics of infection-related morphogenesis and pathogenesis in *Colletotrichum orbiculare*. Journal of General Plant Pathology, 79: 233-242. DOI:10.1007/s10327-013-0451-9 (査読有)
 4. Yasuyuki Kubo (2013) Function of peroxisomes in plant-pathogen interactions. In "Peroxisomes and Signaling" Luis A. del Rio ed. Subcellular Biochemistry XII, Springer, pp329-345. (査読無)
 5. Makoto Asakura, Kae Yoshino, Allison Hill, Yasuyuki Kubo, Yasuyoshi Sakai, and Yoshitaka Takano (2012) Primary and secondary metabolism regulates lipolysis in appressoria of *Colletotrichum orbiculare*, Fungal Genetics and Biology, 49:967-975. DOI: 10.1016/j.fgb.2012.08.009. (査読有)

[学会発表](計 25 件)

1. Suthitar Singkaravanit-Ogawa, Hitomi Maeda, and Yoshitaka Takano, *PEX33* is required for infection-related pexophagy in appressoria of *Colletotrichum orbiculare* 日本植物病理学会 平成 27 年度大会 平成 27 年 3 月 28 日 明治大学
2. 原田 賢・西内 巧・久保康之 ウリ類炭疽病菌の出芽酵母ストレス制御因子 *WHI2* のホモログ *CoWHI2* は感染初期における多面的な宿主防御応答の誘導に關与する 日本植物病理学会 平成 27 年度大会 平成 27 年 3 月 28 日 明治大学
3. 小玉紗代・坂口 歩・石塚隼也・宮下一糸・西内 巧・石井孝昭・三芳秀人・久保康之 ウリ類炭疽病菌における MOR シグナル伝達経路は胞子表面エステラーゼにより生成されたクチンモノマー認識を介した付着器形成に關与する 日本植物病理学会 平成 27 年度大会 平成 27 年 3 月 28 日 明治大学
4. 中前彩加・原田 賢・坂口 歩・鳴坂真理・鳴坂義弘・高野義孝・Pamela Gan・白須 賢・久保康之 アブラナ科炭疽病菌エフェクター候補遺伝子過剰発現系によるウリ類炭疽病菌のメタロプロテアーゼ遺伝子 *CoMEP1* の同定と病原性への關与 日本植物病理学会 平成 27 年度大会 平成 27 年 3 月 28 日 明治大学
5. 入枝泰樹、齋藤宏昌、寺内良平、高野義孝、糸状菌エフェクター-NIS1 の植物免疫抑制能に關する研究, 日本植物病理学会平成 27 年度大会 平成 27 年 3 月 28 日 明治大学
6. Ken Harata and Yasuyuki Kubo *CoWHI2*, the homolog of stress response regulator *WHI2* of *Saccharomyces cerevisiae*, is involved in induction of host defense response and regulation of hemibiotrophic infection in *Colletotrichum orbiculare*. 28th Fungal Genetics Conference, March 17-22, 2015, Asilomar, USA
7. Sayo Kodama, Ayumu Sakaguchi, Ito Miyashita, Takaaki Ishii, Hideto Miyoshi, and Yasuyuki Kubo *Colletotrichum orbiculare* MOR signaling pathway is involved in appressorium development triggered by cutin monomers from the host plant exudate. 28th Fungal Genetics Conference, March 17-22, 2015, Asilomar, USA.
8. 原田 賢・久保康之 ウリ類炭疽病菌における出芽酵母ストレス応用制御因子 *WHI2* のホモログ *CoWHI2* は宿主防御応答の誘導と準活物寄生性の制御に關与する 第 14 回 糸状菌分子生物学コンファレンス 平成 26 年 11 月 15 日-16 日 仙台市 東北大学
9. 小玉紗代・坂口 歩・久保康之 ウリ類炭疽病菌における MOR シグナル伝達は宿主植物浸出液中のクチンモノマー認識を介した付着器形成に關与する 第 14 回 糸状菌分子生物学コンファレンス 平成 26 年 11 月 15 日-16 日 仙台市 東北大学
10. 原田 賢・久保康之 ウリ類炭疽菌における Ras GTPase 活性化タンパク質 Colra1 と CoRas2 は感染器官の形態分化時にダイナミックな局在変化を伴う 平成 26 年度 日本植物病理学会関西支部会 平成 26 年 9 月 27 日-28 日 富山大学
11. 小玉紗代, 坂口 歩, 久保康之 ウリ類炭疽病菌における MOR シグナル伝達経路は植物特異的シグナル受容を介した付着器形成に關与する 日本植物病理学会 平成 26 年度大会 平成 26 年 6 月 2 日 札幌コンベンションセンター
12. Suthitar Singkaravanit-Ogawa, Pamela Gan, Ken Shirasu, and Yoshitaka Takano, Dicer-dependent RNA interference for the infection-related development of *Colletotrichum orbiculare* 日本植物病理学会 平成 26 年度大会 平成 26 年

- 6月2日、札幌コンベンションセンター
13. Sayo Kodama, Ayumu Sakaguchi, and Yasuyuki Kubo *C. orbiculare* CoPag1, a component of MOR pathway, is involved in appressorium development triggered by plant-derived signals 12th European Conference on Fungal Genetics, 12th European Conference on Fungal Genetics, 2014, March 23-27. Seville, Spain
 14. Suthitar Singkaravanit-Ogawa, Pamela Gan, Ken Shirasu, and Yoshitaka Takano The relation of dicer-dependent RNA interference with infection-related development in a plant pathogenic fungus *Colletotrichum orbiculare*, 12th European Conference on Fungal Genetics, 2014, March 23-27. Seville, Spain
 15. 原田 賢・久保康之 ウリ類炭疽病菌における RAS GTPase 活性化タンパク質 Colra1 は CoRas2 を介して cAMP シグナル伝達経路と CoMekk1-Cmk1MAPK 経路の上流因子として関与する 第13回糸状菌分子生物学コンファレンス 平成25年11月20日-21日 つくば国際会議場
 16. 小玉紗代・坂口 歩・久保康之 ウリ類炭疽病菌における出芽酵母 RAM ネットワーク構成因子 CoPag1 は植物特異的シグナル受容を介した付着器形成に関与する 第13回糸状菌分子生物学コンファレンス 平成25年11月20日-21日 つくば国際会議場
 17. Sayo Kodama, Ayumu Sakaguchi, and Yasuyuki Kubo *Colletotrichum orbiculare* CoPAG1, a component of RAM network in *Saccharomyces cerevisiae*, is involved in appressorium development triggered by plant-derived signals 11th International Fungal Biology Conference, 2013 September 29-October 3. Karlsruhe, Germany
 18. 原田 賢・久保康之 ウリ類炭疽菌における CoRAS2 は胞子発芽や病原性に必要であり、上流因子として CoMekk1-Cmk1 経路に関与する 日本植物病理学会 平成25年度関西部会 9月26日-27日 岡山大学
 19. Ken Harata and Yasuyuki Kubo Characterization of *CoIRA1* of *Colletotrichum orbiculare*, an anthracnose disease fungus of cucumber, required for infection-related morphogenesis and pathogenicity 10th International Conference of Plant Pathology, 2013 August 25-31. Beijing, China
 20. Sayo Kodama, Ayumu Sakaguchi, and Yasuyuki Kubo *Colletotrichum orbiculare* CoPAG1, a *Saccharomyces cerevisiae* PAG1 homologue, is involved in appressorium development triggered by plant-derived signals 10th International Conference of Plant Pathology, 2013 August 25-31. Beijing, China
 21. 吉野香絵、高野義孝、ウリ類炭疽病菌の *CoPacC* は侵入様式選択と付着器依存型の宿主侵入に関与する日本植物病理学会 平成25年度大会 平成25年3月28日 岐阜大学
 22. 原田 賢・久保康之ウリ類炭疽病菌 RAS GTPase 活性化因子 CoIRA1 は CoRAS2 を介して cAMP シグナル伝達経路に関与する 日本植物病理学会 平成25年度大会 平成25年3月28日 岐阜大学
 23. 小玉紗代・坂口 歩・久保康之 ウリ類炭疽病菌の出芽酵母 PAG1 ホモログ CoPAG1 は植物特異的シグナル 受容を介した付着器形成に関与する日本植物病理学会 平成25年度大会 平成25年3月28日 岐阜大学
 24. Sayo Kodama, Ayumu Sakaguchi, and Yasuyuki Kubo Identification of novel genes involved in induction of appressorium development triggered by plant-derived signals in *Colletotrichum orbiculare*. 27th Fungal Genetics Conference, 2013, March 12-17, Asilomar, USA
 25. 吉野香絵、高野義孝、ウリ類炭疽病菌は、植物表層上における *PacC* 依存型の環境認識を介して、適切な侵入様式を選択する、第12回糸状菌分子生物学コンファレンス、平成24年11月12日、名古屋市 ウィンクあいち
- 〔図書〕(計0件)
 〔産業財産権〕
 ○出願状況(計0件)
 ○取得状況(計0件)
- 〔その他〕
 ホームページ:病原糸状菌の分子パターンと植物の免疫 (<http://ykubo.blog.eonet.jp>)
6. 研究組織
- (1) 研究代表者
 久保 康之 (KUBO YASUYUKI)
 京都府立大学・生命環境科学研究科・教授
 研究者番号: 80183797
 - (2) 研究分担者
 高野 義孝 (TAKANO YOSHITAKA)
 京都大学大学院・農学研究科・准教授
 研究者番号: 80293918