

令和 2 年 6 月 11 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26292023

研究課題名(和文) MAPキナーゼの基質WRKY型転写因子による植物免疫機構の解明

研究課題名(英文) Mechanism for plant immune responses by WRKY transcription factors, physiological substrates of MAPKs

研究代表者

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 10,900,000円

研究成果の概要(和文)：一部のWRKY型転写因子は、MAPKによってリン酸化されることで植物免疫を始動する。植物免疫に関与するMAPKが多くの光合成関連遺伝子や二酸化炭素の固定を司る遺伝子を抑制することを見出した。この阻害は、ベンサムアタバコ葉の表皮細胞において葉緑体での活性酸素種(ROS)生産を引き起こす。ジャガイモ疫病菌のエフェクターがレセプターで認識されると、WRKYに依存した表皮細胞における葉緑体ROSバーストが誘導され、表皮細胞への病原菌侵入に対する抵抗性が賦与された。これらの結果は、MAPK-WRKY系路がベンサムアタバコ葉の表皮細胞において病原菌の侵入阻害を誘導することを示唆している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物が病原菌を認識して生体防御機構を始動すると、細胞死を伴った激しい免疫応答が誘導される。この誘導過程には、主にMAPキナーゼであるSIPKが関与する。しかし、その作用機構はほとんど明らかになっていない。本研究では、SIPKの基質であるWRKY型転写因子の下流遺伝子を網羅的に探索・比較することによって、植物免疫応答の制御機構を明らかにすることを目的とする。成果として、MAPK-WRKY系路がベンサムアタバコ葉の表皮細胞において病原菌の侵入阻害を誘導することを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Multiple WRKY transcription factors function in plant immunity through phosphorylation by MAPKs. Here, we show that plant immune WRKYs downregulate the large number of photosynthesis-related genes and inhibit photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation. This inhibition results in chloroplastic reactive oxygen species (ROS) burst in *Nicotiana benthamiana* epidermal cells. Sensing of *Phytophthora infestans* effector by a cognate receptor also induces the WRKY-dependent chloroplastic ROS burst in epidermal cells, conferring resistance to invasion of *P. infestans* into epidermal cells. These results suggest that the MAPK-WRKY pathway triggers epidermal cell-specific chloroplastic ROS burst to prevent pathogen invasion in *N. benthamiana* leaves.

研究分野：植物免疫

キーワード：植物免疫 シグナル伝達 MAPキナーゼ WRKY型転写因子

## 1. 研究開始当初の背景

感染できない植物病原菌が感染を試みると、感染過程の極初期に活性酸素種 (ROS) が生産され、植物免疫応答が誘導される。免疫シグナル伝達では、MAP キナーゼ (MAPK) カスケードが主役を担っており、様々な抵抗反応を制御している。SIPK/WIPK を活性化する MAPK キナーゼである MEK2 の恒常的活性型変異体、MEK2<sup>DD</sup> をベンサミアナタバコ (*Nicotiana benthamiana*) 葉で発現させると、ROS が生産され、HR (過敏感反応) 様の細胞死が誘導される。これまでに、MAPK カスケード (MEK2-SIPK) が、NADPH オキシダーゼである NbRBOHB に依存した ROS バーストを制御していることを報告してきた (Yoshioka et al. 2003; Asai et al. 2008)。申請者は、SIPK の基質の1つとして NbWRKY8 転写因子を同定した (Katou et al. 2005)。NbWRKY8 は D ドメインを介して SIPK と結合し、N 末端側の 62、67、79、86、98 番目のセリン (SP クラスタ) がリン酸化されることを明らかにした (Ishihama et al. 2011; Ishihama and Yoshioka 2012)。さらに、SP クラスタを有する WRKY の中で、NbWRKY7、8、9、11、12、14 の疑似リン酸化変異体を発現させると、細胞死が誘導された。

NbWRKY8 が MAPK によってリン酸化されると転写活性化能を獲得し、ROS 生産を伴った HR 様細胞死を誘導することを見いだした。さらに、SIPK の基質である NbWRKY8 がファイトアレキシン (PA) の合成遺伝子である HMGR やエチレン合成遺伝子である ACS を制御し、一方で NbWRKY7、8、9、11 が重複して ROS 生産遺伝子である *NbRBOHB* を活性化することが明らかになってきた (図 1 下)。これらの中には、細胞死を誘導する WRKY も存在するが、そのメカニズムはわかっていない。

## 2. 研究の目的

植物が病原菌を認識して生体防御機構を始動すると、細胞死を伴った激しい免疫応答が誘導される。この誘導過程には、主に MAP キナーゼである SIPK が関与することが報告されてきた。しかし、その作用機構はほとんど明らかになっていない。申請者は、SIPK の基質として NbWRKY8 を含む多数の基質 WRKY 型転写因子を同定してきた。これらの中で、NbWRKY14 の疑似リン酸化変異体を発現させた場合、ROS を僅かに誘導するのみであるにも関わらず、NbWRKY8 より激しい HR 様細胞死が誘導され、一方で NbWRKY13 は細胞死を全く誘導しないことを見いだした。本研究では、NbWRKY8、NbWRKY13 および NbWRKY14 の下流遺伝子を網羅的に探索・比較することによってデータベースを構築し、遺伝子抑制システムを駆使して植物免疫応答の制御機構を明らかにすることによ

って、未解決であった MAP キナーゼによる細胞死誘導のしくみを明らかにすることを目的とする。

## 3. 研究の方法

- (1) それぞれの WRKY の疑似リン酸化変異体をベンサミアナ葉に一過的に導入し、RNA を調製して RNA-Seq (RNA シークエンス) 解析を行う。この解析によって、各 WRKY によって誘導される遺伝子情報を得る。
- (2) これらの実験で得られたデータを比較解析することによって、細胞死誘導に関する候補遺伝子を発掘する。
- (3) ウイルス誘導型ジーンサイレンシング (VIGS) システムを用いて候補遺伝子を迅速にノックダウンし、各 WRKY 誘導による細胞死を始め、防御関連遺伝子発現に対する影響を調べる。

## 4. 研究成果

植物免疫には、病原菌の構成成分である分子パターンとパターン認識受容体との相互作用で引き起こされる PTI (pattern-triggered immunity) と、病原菌のエフェクターを抵抗性タンパク質が認識することで細胞死が誘導される ETI (effector-triggered immunity) とが存在する。一般に、ETI は HR 細胞死を伴う。この細胞死誘導過程には、MAPK カスケードが関与していることが知られている。WRKY の過剰発現解析の結果、NbWRKY7、NbWRKY8、NbWRKY9、NbWRKY11、NbWRKY12 および NbWRKY14 は、細胞死誘導活性を有することが示された。また、これら WRKY を同時にノックダウンすると、活性型の MEK2<sup>DD</sup> 誘導による細胞死が抑制されることから、MEK2-SIPK/WIPK カスケードは複数の WRKY を介して細胞死を誘導するものと思われた。

細胞死誘導に関与する NbWRKY8 および NbWRKY14 と、誘導しない NbWRKY13 の疑似リン酸化変異体を発現させ、トランスクリプトーム解析を行った。その結果、細胞死を誘導する NbWRKY8 と NbWRKY14 の下流では多くの光合成関連遺伝子の発現が抑制されていた。光合成速度を測定した結果、これら WRKY の発現区では光合成速度が有意に低下していた。一般に、光合成速度の低下は葉緑体において過剰な還元エネルギーを発生させ、光化学系にて ROS 生成を誘発させる。葉緑体での ROS 生成を評価するため、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> と反応する DAB で染色した。WRKY 発現に応答した表皮細胞の葉緑体では、DAB の酸化による褐色が観察された。さらに、葉緑体における ROS 蓄積の細胞死に及ぼす影響を調べる目的で遮光実験を行ったところ、WRKY による葉緑体での H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 蓄積および細胞死が抑制された。

表皮細胞の葉緑体における H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 蓄積は ETI で誘導され、*NbWRKY7*, 8, 9, 11, 12, 14 をサイレンシングすると抑制された。以上の結果は、MAPK-WRKY 経路が光合成を阻害し、葉緑体に ROS 生成を誘発すること、そして葉緑体での ROS 蓄積は細胞死の誘導に関与することを示している。しかし、MAPK の活性化は葉肉細胞の葉緑体にも H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 蓄積を誘導するが、WRKY の疑似リン酸化変異体を過剰発現させても葉肉細胞での変化は認められなかった。この結果は、MAPK-WRKY 経路が表皮細胞の抵抗性に寄与することを示している。そこで、ジャガイモ疫病菌をベンサムアナタバコ葉に接種して、感染行動を観察した。*NbWRKY7*, 8, 9, 11, 12, 14 をサイレンシングした結果、ETI に依存した抵抗性が打破され、表皮細胞に疫病菌が侵入することが明らかになった。しかし、疫病菌の侵入菌糸が葉肉細胞に達すると HR 細胞死が誘導され、感染が阻止されている様子が確認された。これらの結果は、MAPK-WRKY 経路が ETI における表皮細胞特異的な抵抗性に関与することを示しているものと思われた。

#### < 引用文献 >

- Yoshioka, H., Numata, N., Nakajima, K., Katou, S., Kawakita, K., Rowland, O., Jones, J.D.G. and Doke, N. (2003) *Nicotiana benthamiana* gp91<sup>phox</sup> homologs *NbrbohA* and *NbrbohB* participate in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation and resistance to *Phytophthora infestans*. **Plant Cell** 15, 706-718.
- Asai, S., Ohta, K. and Yoshioka, H. (2008) MAPK signaling regulates nitric oxide and NADPH oxidase-dependent oxidative bursts in *Nicotiana benthamiana*. **Plant Cell** 20, 1390-1406.
- Katou, S., Yoshioka, H., Kawakita, K., Rowland, O., Jones, J.D.G., Mori, H. and Doke, N. (2005) Involvement of PPS3 phosphorylated by elicitor-responsive mitogen-activated protein kinases in the regulation of plant cell death. **Plant Physiol.** 139, 1914-1926.
- Ishihama, N., Yamada, R., Yoshioka, M., Katou, S. and Yoshioka, H. (2011) Phosphorylation of the *Nicotiana benthamiana* WRKY8 transcription factor by MAPK functions in the defense response. **Plant Cell** 23, 1153-1170.
- Ishihama, N. and Yoshioka, H. (2012) Post-translational regulation of WRKY transcription factors in plant immunity. **Curr. Opin. Plant Biol.** 15, 431-437.

#### 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 14 件 )

- Yamauchi, T., Yoshioka, M., Fukazawa, A., Mori, H., Nishizawa, N.K., Tsutsumi, N., Yoshioka, H. and Nakazono, M. (2017) An NADPH oxidase RBOH functions in rice roots during lysigenous aerenchyma formation under oxygen-deficient conditions. **Plant Cell** 29, 775-790. ( 査読有 ) <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00976>
- 安達広明・吉岡博文 (2017) 植物免疫における活性酸素生成誘導のしくみ—植物はいかにして病原菌から身を守るのか? 化学と生物, 日本農芸化学会, 学会出版センター, 東京, 55(9), 590-592. ( 査読無 ) <https://katosei.jsbba.or.jp/index.php?aid=848>
- Ichimura, K., Shinzato, T., Edaki, M., Yoshioka, H. and Shirasu, K. (2016) SGT1 contributes to maintaining protein levels of MEK2<sup>DD</sup> to facilitate hypersensitive response-like cell death in *Nicotiana benthamiana*. **Physiol. Mol. Plant Pathol.** 94, 47-52. ( 査読有 ) <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2016.04.001>
- Adachi, H., Ishihama, N., Nakano, T., Yoshioka, M. and Yoshioka, H. (2016) *Nicotiana benthamiana* MAPK-WRKY pathway confers resistance to a necrotrophic pathogen *Botrytis cinerea*. **Plant Signal. Behav.** 11(6), e1183085. ( 査読有 ) <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2016.04.001>
- Yoshioka, H., Adachi, H., Nakano, T., Miyagawa, N., Ishihama, N., Asai, S. and Yoshioka, M. (2016) Hierarchical regulation of NADPH oxidase by protein kinases in plant immunity. **Physiol. Mol. Plant Pathol.** 95, 20-26. ( 査読有 ) <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2016.03.004>
- Le Roux, C., Huet, G., Jauneau, A., Camborde, L., Trémousaygue, D., Kraut, A., Zhou, B., Levailant, M., Adachi, H., Yoshioka, H., Raffaele, S., Berthomé, R., Couté, Y., Parker, J.E. and Deslandes, L. (2015) A receptor pair with an integrated decoy converts pathogen disabling of transcription factors to immunity. **Cell** 161, 1074-1088. ( 査読有 ) DOI:10.1016/j.cell.2015.04.025
- Adachi, H., Nakano, T., Miyagawa, N., Ishihama, N., Yoshioka, M., Katou, Y., Yaeno, T., Shirasu, K. and Yoshioka, H. (2015) WRKY transcription factors phosphorylated by MAPK regulate a plant immune NADPH oxidase in *Nicotiana benthamiana*. **Plant Cell** 27, 2645-2663. ( 査読有 ) <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00213>
- Sugiyama, A., Fukuda, S., Takanashi, K., Yoshioka, M., Yoshioka, H., Narusaka, Y., Narusaka, M., Kojima, M., Sakakibara, H., Shitan, N., Sato, S., Tabata, S., Kawaguchi, M. and Yazaki, K. (2015) Molecular

characterization of *LjABCG1*, an ATP-binding cassette protein in *Lotus japonicus*. **PLoS ONE** 10(9), e0139127. (査読有) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139127>

Nakano, M., Yoshioka, H., Ohnishi, K., Hikichi, Y. and Kiba, A. (2015) Cell death-inducing stresses are required for defense activation in DS1-phosphatidic acid phosphatase-silenced *Nicotiana benthamiana*. **J. Plant Physiol.** 184, 15-19. (査読有)

<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.06.007>  
吉岡博文・安達広明・石濱伸明・中野孝明・白石佑太郎・宮川典子・野村裕也・吉岡美樹・浅井秀太 (2015) リン酸化反応が制御する ROS バーストの分子機構 . 日本植物病理学会報 , 81, 1-8. (査読有) <https://doi.org/10.3186/jjphytopath.81.1>

Adachi, H. and Yoshioka, H. (2015) Kinase-mediated orchestration of NADPH oxidase in plant immunity. **Brief. Funct. Genomics** 14, 253-259. (査読有) DOI: 10.1093/bfpg/elv004

Nakano, M., Nishihara, M., Yoshioka, H., Ohnishi, K., Hikichi, Y. and Kiba, A. (2014) Silencing of DS2 aminoacylase-like genes confirms basal resistance to *Phytophthora infestans* in *Nicotiana benthamiana*. **Plant Signal. Behav.** 9, e28004. (査読有) DOI: 10.4161/psb.28004

Kiba, A., Galis, I., Hojo, Y., Ohnishi, K., Yoshioka, H. and Hikichi, Y. (2014) SEC14 phospholipid transfer protein is involved in lipid signaling-mediated plant immune responses in *Nicotiana benthamiana*. **PLoS ONE** 9, e98150. (査読有) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098150>

Tamura, Y., Hattori, M., Yoshioka, H., Yoshioka, M., Takahashi, A., Wu, J., Sentoku, N. and Yasui, H. (2014) Map-based cloning and characterization of a brown planthopper resistance gene *BPH26* from *Oryza sativa* L. ssp. *indica* cultivar ADR52. **Sci. Rep.** 4, 5872. (査読有) DOI:10.1038/srep05872

[学会発表](計 33件)

安達広明・波多江健太・佐藤昌直・吉岡博文 (2016) MAPKの基質となる WRKY 型転写因子の葉緑体 ROS バーストへの関与 .平成 28 年度日本植物病理学会大会 , 岡山コンベンションセンター , 岡山  
安達広明・佐藤昌直・吉岡博文 (2016) RNA-seq based transcriptome analysis of MAPK-WRKY pathway responsive genes to explore cell death regulatory networks .第 57 回日本植物生理学会年会 ,ポスター発表 , 岩手大学 , 岩手

安達広明・波多江健太・吉岡美樹・鳴坂真理・鳴坂義弘・吉岡博文 (2016) 免疫応答における SIPK の細胞内動態 .平成 28 年度日本植物病理学会関西支部会 , 静岡県コンベンションアーツセンター , 静岡県  
Adachi, H., Nakano, T., Miyagawa, N., Ishihama, N., Yoshioka, M., Katou, Y., Yaeno, T., Shirasu, K. and Yoshioka, H. (2016) *Nicotiana benthamiana* MAPK-WRKY pathway regulates effector-triggered ROS burst to confer resistance against *Phytophthora infestans*. Poster, XVII International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions. Oregon Convention Center, Portland

波多江健太・安達広明・吉岡美樹・吉岡博文 (2016) 細胞死に及ぼす恒常活性型 SIPK 細胞内局在の影響 .平成 28 年度日本植物病理学会大会 , 岡山コンベンションセンター , 岡山

高橋来人・千賀紀尚・吉岡美樹・佐藤 豊・新美輝幸・近藤竜彦・吉岡博文 (2016) ニジュウヤホシテントウの経口成分に由来する植物免疫誘導物質の諸性質 .平成 28 年度日本植物病理学会大会 , 岡山コンベンションセンター , 岡山  
Yoshioka, M., Yamaguchi, K., Fujiwara, M., Yoshimura, S., Kawasaki, T. and Yoshioka, H. (2016) Phosphorylation of rice RBOH by CERK1-associated RLCK mediates chitin-triggered ROS burst. Poster, XVII International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions. Oregon Convention Center, Portland

吉岡博文・安達広明 (2016) 葉緑体による活性酸素生成を介した植物免疫機構. 「活性酸素が支える生体防御力」第 27 回日本生体防御学会学術総会 , 九州大学  
Yoshioka, H. (2016) Protein kinases hierarchically regulate a plant immune NADPH oxidase. The 9th International Conference on the Biology, Chemistry, and Therapeutic Applications of Nitric Oxide, Sendai, Japan

安達広明・佐藤昌直・吉岡博文 (2015) RNA-seq による MAPK-WRKY 経路下流の免疫応答誘導機構の解析 .第 56 回日本植物生理学会年会 , ポスター発表 , 東京農業大学 , 東京

安達広明・佐藤昌直・吉岡博文 (2015) RNA-seq による MAPK-WRKY 経路下流の植物免疫関連遺伝子の探索 .平成 27 年度日本植物病理学会大会 , 明治大学 , 東京

Adachi, H., Ishihama, N., Nakano, T., Miyagawa, N., Yoshioka, M., Yaeno, T., Shirasu, K. and Yoshioka, H. (2015) Transactivation of *NbRBOHB* gene via MAPK-WRKY pathway is essential for

- effector-triggered ROS burst in *Nicotiana benthamiana*. Oral Presentation, 12th International Conference on Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plants: from model systems to field. Palazzo della Gran Guardia, Verona, Italy
- Adachi, H., Ishihama, N., Nakano, T., Miyagawa, N., Yoshioka, M., Yaeno, T., Shirasu, K. and Yoshioka, H. (2015) MAPK-WRKY pathway mediates effector-triggered ROS burst by transactivation of *NbRBOHB* in *Nicotiana benthamiana*. Poster, 11th US-Japan Scientific Seminar, Kagawa, Japan
- Adachi, H., Nakano, T., Miyagawa, N., Ishihama, N., Yoshioka, M., Katou, Y., Yaeno, T., Shirasu, K. and Yoshioka, H. (2015) MAPK-WRKY pathway up-regulates *NbRBOHB* gene and contributes to effector-triggered ROS burst in *Nicotiana benthamiana*. Poster, The 4th International Conference on Biotic Plant Interactions. Nanjing, China
- 波多江健太・安達広明・吉岡美樹・吉岡博文 (2015) PAMPs に応答した WRKY8 転写因子のリン酸化動向 .平成 27 年度日本植物病理学会大会, 明治大学, 東京
- 高橋来人・千賀紀尚・吉岡美樹・佐藤 豊・新美輝幸・近藤竜彦・吉岡博文 (2015) ニジウヤホシテントウの経口成分に由来する植物免疫誘導物質の部分精製 .平成 27 年度日本植物病理学会大会 明治大学, 東京
- 吉見隆寿・安達広明・吉岡博文 (2015) VQ タンパク質は WRKY8 誘導による防御関連遺伝子の発現を亢進する .平成 27 年度日本植物病理学会大会, 明治大学, 東京
- 吉岡美樹・山口公志・藤原正幸・吉村智美・川崎 努・吉岡博文 (2015) イネ *OsRLCK185* による NADPH オキシダーゼのリン酸化活性化機構 .平成 27 年度日本植物病理学会大会, 明治大学, 東京
- Yoshioka, M., Yamaguchi, K., Fujiwara, M., Yoshimura, S., Kawasaki, T. and Yoshioka, H. (2015) RLCK-mediated phosphorylation of the N-terminus of RBOH regulates ROS burst in rice. Poster, 12th International Conference on Reactive Oxygen and Nitrogen Species in Plants: from model systems to field. Palazzo della Gran Guardia, Verona, Italy
- Yoshioka, H., Adachi, H., Nakano, T., Miyagawa, N., Asai, S., Ishihama, N. and Yoshioka, M. (2015) Protein kinase-mediated regulation of NADPH oxidase in plant immunity. 11th US-Japan Scientific Seminar, Kagawa, Japan
- ②① 吉岡博文 (2015) 植物免疫に関わる NADPH oxidase の活性化機構, ワークショップ NADPH oxidase による活性酸素
- 種の積極的生成と動物・植物・菌類の高次生命機能, 第 38 回日本分子生物学会年会、第 88 回日本生化学会大会合同大会, 神戸ポートピアホテル, 神戸
- ②② 安達広明・石濱伸明・中野孝明・宮川典子・吉岡美樹・八丈野孝・白須 賢・吉岡博文 (2014) MAPK-WRKY 経路による *NbRBOHB* 遺伝子の転写活性化は抵抗性遺伝子を介した ROS 生産に必要である .平成 26 年度植物感染生理談話会, ポスター発表, 鷹巣閣 岩松旅館, 仙台市
- ②③ Adachi, H., Ishihama, N., Nakano, T., Miyagawa, N., Yoshioka, M., Yaeno, T., Shirasu, K. and Yoshioka, H. (2014) Multiple WRKY transcription factors are involved in activation of *NbRBOHB* promoter after effector recognition. 第 55 回日本植物生理学会年会, 富山大学, 富山市
- ②④ 安達広明・石濱伸明・中野孝明・宮川典子・吉岡美樹・八丈野孝・白須 賢・吉岡博文 (2014) MAPK-WRKY 経路は抵抗性遺伝子に依存した *NbRBOHB* の転写活性化に関与する .平成 26 年度日本植物病理学会大会, 札幌コンベンションセンター, 札幌市
- ②⑤ Adachi, H., Ishihama, N., Nakano, T., Miyagawa, N., Yoshioka, M., Yaeno, T., Shirasu, K. and Yoshioka, H. (2014) Transactivation mechanism of *NbRBOHB* gene via MAPK-WRKY pathway in *Nicotiana benthamiana*. Poster, XVI International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions. Rhodes Palace Hotel, Greece
- ②⑥ Fujii, T., Mase, K., Asai, S., Yoshioka, M., Kodama, M. and Yoshioka, H. (2014) MAPK-mediated chloroplast burst is required for phytotoxin-triggered programmed cell death. Poster, XVI International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions. Rhodes Palace Hotel, Greece
- ②⑦ 波多江健太・安達広明・吉岡美樹・吉岡博文 (2014) 植物の免疫応答に関与する MAP キナーゼの恒常活性型変異体の作出 .平成 26 年度日本植物病理学会大会, 札幌コンベンションセンター, 札幌市
- ②⑧ 白石佑太郎・吉岡美樹・安達広明・山口公志・川崎 努・吉岡博文 (2014) CDPK および RLCK が NADPH オキシダーゼを介した ROS バーストを制御する .平成 26 年度日本植物病理学会大会, 札幌コンベンションセンター, 札幌市
- ②⑨ 高橋来人・千賀紀尚・吉岡美樹・佐藤豊・新美輝幸・吉岡博文 (2014) ニジウヤホシテントウの食害葉抽出液はペルオキシダーゼに依存した ROS バース

トを誘導する。平成 26 年度日本植物病理学会大会，札幌コンベンションセンター，札幌市

- ③⑩ 吉岡博文 (2014) 植物免疫におけるラジカル生産制御とその役割。第 14 回日本 NO 学会学術集会，ホテルニューオータニ佐賀，佐賀市
- ③⑪ 吉岡博文 (2014) ナス科植物の免疫応答における活性酸素の生成機構。11 回日本ナス科コンソシアム年会，名古屋大学坂田・平田ホール，名古屋
- ③⑫ 吉岡美樹・安達郁子・道家紀志・近藤竜彦・吉岡博文 (2014) ジャガイモのセスキテルペノイドは疫病菌および夏疫病菌の侵入前抵抗性に寄与する。平成 26 年度日本植物病理学会大会，札幌コンベンションセンター，札幌市
- ③⑬ Yoshioka, M., Adachi, A., Doke, N., Kondo, T. and Yoshioka, H. (2014) Involvement of sesquiterpenoids in preinvasive resistance to potato blight pathogens in the leaves. Oral Presentation, XVI International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions. Rhodes Palace Hotel, Greece

〔図書〕(計 1 件)

Ishihama, N., Adachi, H., Yoshioka, M. and Yoshioka, H. (2014) In vivo phosphorylation of WRKY transcription factor by MAPK. "Plant MAP Kinases: Methods and Protocols", *In Methods in Molecular Biology*, Vol. 1171, (Komis, G. and Šamaj, J. eds) Springer/Humana Press, NY, pp. 171-181.

〔その他〕

アウトリーチ活動

- (1) 平成 27 年度大学高校連携講座「学部学科探求講座」2015.7.13 (愛知県立横須賀高等学校)
- (2) 平成 27 年度愛知県立横須賀高等学校ホームカミングデー、2015.11.3 (愛知県立横須賀高等学校)
- (3) 平成 28 年度大学高校連携講座「学部学科探求講座」2016.7.11 (愛知県立横須賀高等学校)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

吉岡博文 (YOSHIOKA, Hirofumi)

名古屋大学・大学院生命農学研究科・准教授

研究者番号：30240245