

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 9 日現在

機関番号：82401

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H06186

研究課題名(和文)植物の感染防御応答に重要な活性酸素生成機構とシグナリングの解明

研究課題名(英文)The regulatory mechanisms of plant immunity and production of reactive oxygen species

研究代表者

門田 康弘(Kadota, Yasuhiro)

国立研究開発法人理化学研究所・環境資源科学研究センター・専任研究員

研究者番号：80548975

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 18,910,000円

研究成果の概要(和文)：活性酸素生成は植物免疫において中心的な役割を果たすとともに、過剰な生成は植物自身の毒になる。そこで、本研究では病原菌の認識から活性酸素生成までの情報の流れや、活性酸素生成酵素の制御機構を分子レベルで解明することを目的とした。その結果、免疫受容体や情報伝達因子の活性化機構が明らかになるとともに、免疫受容体や情報伝達系の新規制御因子が複数同定された。また、活性酸素生成酵素RBOHDの新規制御機構も明らかとなった。また、RBOHDの活性化機構は、Plasmodesmataとそれ以外の細胞膜とは異なることを発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、植物による病原体の認識からRBOHDによる活性酸素の生成までの情報の流れや、活性制御機構が分子レベルで解明された。本成果は植物の免疫制御システムの理解に繋がり科学的なインパクトがあるのはもとより、耐病性作物作出における重要な基礎となる。また、RBOHファミリーに属するその他のRBOHsが生成する活性酸素は様々な器官の発生分化や、乾燥、塩害、高温、傷害に対する環境ストレス応答などの生命現象に重要な役割を果たす。よって我々が発見した新規RBOHDの制御機構は他のRBOHの分子機構解明の重要な基礎となり、その波及効果も大きい。

研究成果の概要(英文)：The production of reactive oxygen species (ROS) by RBOHD play central roles in plant immunity. Plants have two types of immune receptors: surface-localized receptors that recognize pathogen-associated molecular patterns (PAMPs) and intracellular receptors recognizing pathogenic effectors. We aimed to clarify the signal transduction from immune receptors to RBOHD activation. Biochemical analyses successfully clarified the novel regulatory mechanisms of PAMP receptors and the co-receptor. Besides, we identified a novel Ca<sup>2+</sup> channel required for the activation of RBOHD. We also clarified the transcriptional regulation of RbohD and found a novel regulator of endocytosis of RBOHD. Furthermore, we found the activation mechanism of RBOHD by phosphorylation in plasmodesmata is different from that in other regions. We also found that S343 and S347 of RBOHD are common phosphorylation targets after activation of surface-localized receptors and intracellular receptors.

研究分野：植物病理学

キーワード：活性酸素 病害抵抗性 レドックスシグナル 植物免疫

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物は微生物由来の物質である PAMPs: Pathogen-associated molecular pattern (鞭毛蛋白質、細胞壁構成因子等)を細胞膜上の PAMP 受容体と BAK1(受容体型リン酸化酵素)等の共受容体とともに認識する。また、PAMP 誘導性の免疫をかいくぐって感染する植物病原菌に対しては、細胞質型の免疫受容体である NLR(nucleotide-binding domain and leucine-rich repeat)受容体により植物病原菌の注入するエフェクタータンパク質を認識する。これら免疫受容体による病原体の認識後に引き起こされる様々な免疫反応において中心的な役割を果たす因子が活性酸素である。

活性酸素は、DNA、脂質及びタンパク質の損傷を引き起こす毒である。しかし、植物は自発的に活性酸素を生成し、その毒性により病原菌を撃退する。さらに、活性酸素は情報伝達を担う生理活性因子として、(1)病原菌の侵入経路である気孔の閉鎖、(2)カロースと呼ばれる多糖の蓄積や、リグニンの重合反応による細胞壁の強化、(3) Plasmodesmata の閉鎖による細胞間原形質連絡の遮断、(4)サリチル酸情報伝達系の活性化に重要な役割を果たす。このように毒にも薬にもなる活性酸素を必要な時に必要な場所で必要な量生成することは植物の生存に極めて重要である。

病害応答における活性酸素生成は RBOH (respiratory burst oxidase homologue)ファミリーの1つである RBOHD が担う。しかし、免疫受容体が RBOHD を活性化する分子機構は長年不明であった。研究代表者は PAMP 受容体からの情報伝達機構の解明を目的に PAMP 受容体の効率的な精製法を確立し PAMP 受容体複合体の構成因子を探索した。その結果、PAMP 受容体複合体の構成因子として RBOHD を発見した(Kadota et al Mol Cell, 2014, 54:43-55)。さらに PAMP 受容体複合体の構成因子である BIK1 と呼ばれる receptor-like cytoplasmic kinase(RLCK)が RBOHD と直接結合して、N-末端領域の3つのセリン残基をリン酸化することが分かった。そして、このリン酸化は RBOHD による活性酸素生成、気孔の閉鎖、及び病原菌に対する抵抗性に必要であることが分かり、PAMP 受容体から RBOHD のリン酸化までの情報の流れが世界で初めて解明された(図1)。しかしながら、植物はどのように RBOHD の活性を巧みに制御して諸刃の剣である活性酸素を必要な時に必要な場所で必要な量生成しているか、その分子機構については未解明な部分が多い。

### 2. 研究の目的

活性酸素は植物免疫において中心的な役割を果たす因子であるが、過剰な活性酸素は酸化ストレスとして植物にダメージを与える諸刃の剣であり、その生成を厳密にコントロールすることは植物の生存に極めて重要である。しかし、RBOHD による活性酸素の制御機構、及びその情報伝達機構は未知な部分が多い。本研究では、プロテオーム解析技術を駆使し、病原体の認識から活性酸素生成までの情報伝達、及び、活性酸素生成酵素の制御機構の全貌解明を目指す。

### 3. 研究の方法

#### (1) PAMP の受容から RBOHD の活性化までの情報伝達とその制御機構の解明

免疫沈降法を用いて PAMP 受容体複合体を精製することで、PAMP 受容体の同定、受容体、及び共受容体の活性化機構、さらには複合体の新規制御因子の同定を行った。さらに、研究代表者は BIK1 によるリン酸化に重要なモチーフを発見したことから、このリン酸化モチーフを持つ新規な BIK1 の基質タンパク質を探索した。

#### (2)RBOHD の制御機構の解明

RBOHD の活性制御は転写による制御と、RBOHD のタンパク質量、局在、及び活性の制御が考えられる。そこで、Rbohd 遺伝子の転写、及びプロモーターによる制御機構を調べるとともに、免疫沈降法を用いて RBOHD の新規制御因子の探索を行った。

#### (3)Plasmodesmata における RBOHD の活性化機構の解明

PAMPs は Plasmodesmata でも認識され Plasmodesmata の閉鎖を誘導する。この Plasmodesmata の閉鎖には RBOHD を介した活性酸素の生成と、それにより誘導されるカロースの蓄積が必須である。しかし、Plasmodesmata におけるキチンの受容には細胞膜とは異なる受容体が使われることが分かっており、Plasmodesmata 以外の細胞膜における PAMP 情報伝達系とは異なっていると予想される。そこで、Plasmodesmata における RBOHD の活性化機構を生化学的手法により調べた。

#### (4) NLR 受容体が RBOHD を活性化する機構の解明

研究代表者を中心としたグループにより PAMP 認識後の RBOHD の活性化機構は明らかになってきた。一方、細胞質型の免疫受容体である NLR 受容体が活性化した後の RBOHD の活性化機構についてはほとんどわかっていない。そこで、NLR 受容体活性化後の RBOHD のリン酸化による活性制御機構に注目して、その活性機構の解明に挑んだ。

#### 4. 研究成果

##### (1) PAMP の受容から RBOHD の活性化までの情報伝達とその制御機構の解明(図 1)

###### CSPR は細菌由来の PAMP である Cold shock protein の認識に必須である

LRR(leucine-rich repeat)型受容体型キナーゼである BAK1 は様々な PAMP 受容体の共受容体として働き、PAMP 認識時には PAMP 受容体と複合体を形成する。細菌由来の PAMP である Cold shock protein に存在する 22 アミノ酸残基(csp22)はナス科植物に BAK1 依存的に PAMP として認識される。そこで、csp22 を処理した後に BAK1 を免疫沈降し、共沈した受容体様タンパク質を探索することで受容体の同定を行った。その結果、受容体様タンパク質である CSPR を同定することに成功した(Saur et al., PNAS 2016)。CSPR は csp22 の認識に必要なことから、受容体もしくは共受容体として働いていると予想される。

###### BAK1 の活性化に必要なチロシンリン酸化部位の同定

PAMP 受容体の活性化機構を解明するため、免疫沈降法により受容体、及び BAK1 を精製し、そのリン酸化を調べた。さらに、様々な受容体型キナーゼにおけるリン酸化部位の保存性を調べることにより、多くの受容体型キナーゼの活性化に必要なリン酸化部位の同定を行った。その結果、C 末端領域に存在するチロシンリン酸化部位である Tyr403 は 229 個あるシロイヌナズナの LRR 型受容体型キナーゼのうち 180 個に保存されており、BAK1 だけでなく様々な LRR 型受容体キナーゼの活性化に必須であった(Perraki et al., Nature 2018)。

###### IOS1 は PAMP 受容体と共受容体 BAK1 の結合を増強する

PAMP 受容体の新規制御因子を同定するため、細菌の Elongation factor-Tu を PAMP として認識する PAMP 受容体である EFR を免疫沈降し、複合体を形成する因子を探索した。また、RBOHD も EFR と複合体を形成するため、RBOHD の免疫沈降も行い、EFR-RBOHD 複合体に含まれる因子を絞り込んだ。EFR、及び RBOHD の両方と複合体を形成する因子のうち、PAMP 誘導性の免疫に重要な役割を果たす IOS1 (IMPAIRED OOMYCETE SUSCEPTIBILITY1)と REAL1(RBOHD-EFR Associated LRR-RLK1)を発見した。IOS1 は Malectin-Like/LRR 型受容体キナーゼであり、EFR をはじめとする PAMP 受容体の活性化を正に制御する。IOS1 は EFR 及び、BAK1 と結合し、PAMP 依存的な EFR と BAK1 の結合を増強させ、複合体の活性化を亢進する(Yeh et al., Plant Cell 2016)。

###### REAL1 は PAMP 受容体のタンパク量を抑制する

EFR、及び RBOHD の両方と複合体を形成する因子である REAL1 は EFR をはじめとする PAMP 受容体のタンパク量を抑制する(論文投稿準備中)。興味深いことに、REAL1 と相互作用することが報告されている細菌の病原性エフェクターを植物に過剰発現させると PAMP 受容体のタンパク量が減少する。よって、この病原性エフェクターは REAL1 を介して PAMP 受容体のタンパク量を制御していると思われる。

###### BIK1 により活性化される新規 Ca<sup>2+</sup>チャネルは Ca<sup>2+</sup>流入を介して RBOHD の活性化を促す

研究代表者は BIK1 によりリン酸化される RBOHD のリン酸化部位を同定する過程で、BIK1 によるリン酸化部位には特有のモチーフが存在することを発見した。そこで、このリン酸化モチーフを持ち、かつ PAMP 処理によりリン酸化されるタンパク質を探索したところ、新規 Ca<sup>2+</sup>チャネルを同定した。この Ca<sup>2+</sup>チャネルは孔辺細胞において PAMP 受容後に BIK1 によりリン酸化され、活性化し細胞外 Ca<sup>2+</sup>の流入を促す。これにより流入した Ca<sup>2+</sup>が RBOHD の N 末端領域の EF-hand モチーフに結合することで RBOHD の活性化に寄与すると思われる(論文投稿中)。

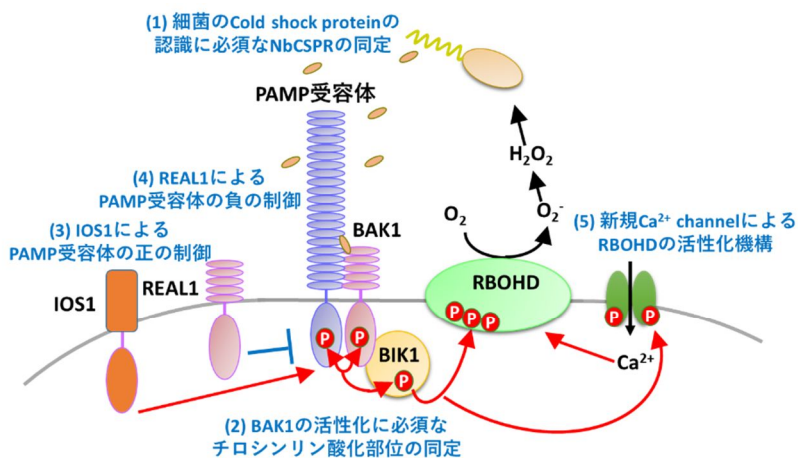


図1. 本研究で解明されたPAMPの受容からRBOHDの活性化までの情報伝達とその制御機構

(1) CSPRは細菌由来のPAMPであるCold shock proteinの認識に必須である(Saur et al., PNAS 2016)

(2) BAK1を始めとするほとんどのLRR型リン酸化キナーゼの活性化に必要なチロシンリン酸化部位を同定した(Perraki et al., Nature 2018)

(3) IOS1はPAMP受容体と共受容体BAK1の結合を増強する(Yeh et al., Plant Cell 2016)

(4) REAL1はPAMP受容体のタンパク量を抑制する(論文投稿準備中)

(5) BIK1により活性化される新規Ca<sup>2+</sup>チャネルはCa<sup>2+</sup>流入を介してRBOHDの活性化を促す(論文投稿中)

## (2) RBOHD の制御機構の解明(図 2)

### RbohD の転写活性化が持続的な活性酸素生成に寄与する

植物は病原菌や PAMPs を認識すると RbohD の転写を活性化する。この転写活性化が RBOHD による活性酸素生成に及ぼす影響を調べるため、転写活性化が誘導されないホモログである RbohF のプロモーターと交換して調べた。その結果、転写活性化が RBOHD を介した持続的な活性酸素生成に重要な役割を果たすことが明らかとなった(Morales et al., J Exp Bot. 2016)。

### RBOHD の新規結合因子である PB1 は RBOHD のエンドサイトーシスを促進する

共免疫沈降により RBOHD と複合体を形成する因子を探索したところ、PB1 (Phox/Bem1 domain) を同定した。動物の RBOH ホモログである gp91<sup>phox</sup> は p40<sup>phox</sup> や p67<sup>phox</sup> をはじめとする制御因子によりその活性が厳密に制御されている。そして、Phox/Bem1 domain は p40<sup>phox</sup>、及び p67<sup>phox</sup> が持つ domain として最初に見つかった。この PB1 を過剰発現すると RBOHD の膜局在が抑制されることから、PB1 は RBOHD のエンドサイトーシスを促進しているものと考えられる(論文投稿準備中)。

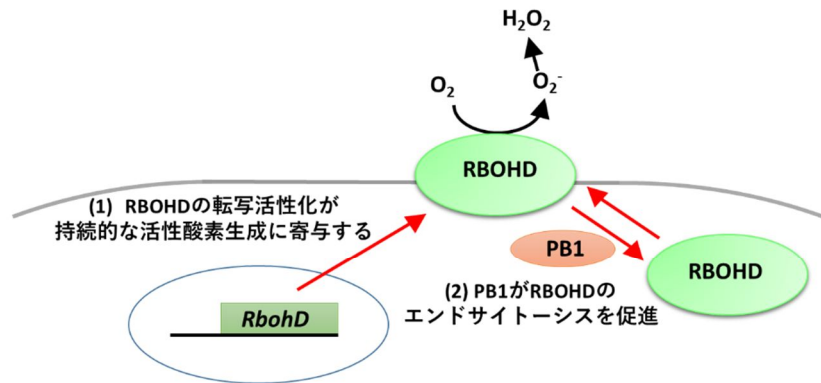


図2. 本研究で解明されたRBOHDの制御機構

(1) RBOHDの転写活性化が持続的な活性酸素生成に寄与する(Morales et al., J Exp Bot. 2016)

(2) RBOHDの新規結合因子であるPB1はRBOHDのエンドサイトーシスを促進する(論文投稿準備中)

## (3) Plasmodesmata における RBOHD の活性化機構の解明(図 3)

細胞膜において、キチンは LYK5、及び CERK1 の複合体により認識され、RLCK を介して RBOHD をリン酸化し活性化する。一方、Plasmodesmata では LYM2 がキチンを受容し、RBOHD の活性化を介してカロースの蓄積を誘導し、これが引き金となって Plasmodesmata が閉鎖する (Faulkner et al., PNAS, 2013, 110:9166-70)。このように同じキチンに対しても、Plasmodesmata とそれ以外の細胞膜とでは認識システムが異なる。よって、キチン受容後から RBOHD の活性化までの情報伝達も異なると考え解析を行ったところ、Plasmodesmata では LYM2 がキチンを受容すると LYK4 と複合体を形成し、その後、Ca<sup>2+</sup>依存性キナーゼである CPK6/11 を活性化することがわかった。そして、この CPK6/11 が RBOHD をリン酸化し活性化した。このように、Plasmodesmata ではキチンの認識を担う PAMP 受容体も RBOHD のリン酸化に使うキナーゼも、その他の細胞膜とは異なることが分かった(Cheval et al., PNAS 2020)。

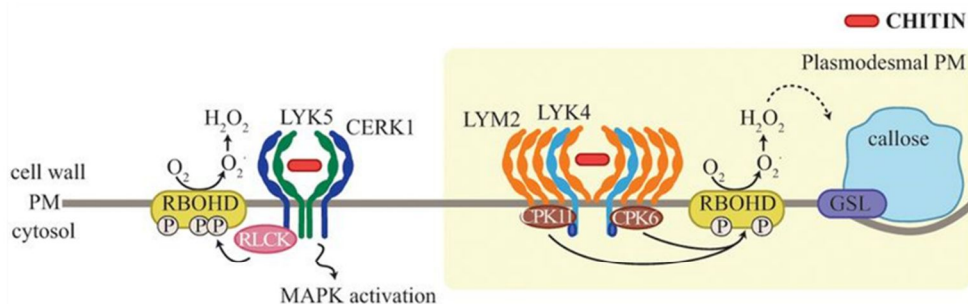


図3. Plasmodesmataにおけるキチン誘導性のRBOHD活性化機構 (Cheval et al., PNAS 2020)

細胞膜において、キチンはLYK5、及びCERK1の複合体により認識され、RLCKを介してRBOHDをリン酸化し活性化する。一方、PlasmodesmataではLYM2がキチンを受容し、LYK4とリガンド依存的に複合体を形成する。その後、CPK6/11の活性化を介して、RBOHDのリン酸化、及び活性化を誘導する。そして、生成された活性酸素はCalloseの合成を誘導し、Plasmodesmataを閉じる。



(4)NLR 受容体の活性化後、RBOHD の S343, S347 のリン酸化が誘導され、これが引き金となり活性酸素生成、及び抵抗性が誘導される

PAMP 誘導性の免疫をかいくぐって感染する植物病原菌に対しては、細胞質型の免疫受容体である NLR 受容体により植物病原菌の注入するエフェクタータンパク質を認識して活性酸素を生成する。しかし、NLR 受容体の活性化後により誘導される活性酸素生成の分子機構についてはほとんどわかっていない。そこで、病原細菌 *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000) をシロイヌナズナに感染させるモデル実験系により、NLR 受容体活性化後の RBOHD の活性化機構について調べた。病原性エフェクターである *avrRpm1*、及び *avrRpt2* を持つ *Pst* DC3000 をシロイヌナズナに感染させると、植物は NLR 受容体である RPM1、及び RPS2 により、これら病原性エフェクターを認識し活性酸素を生成する (図 4)。この過程でリン酸化される RBOHD の部位を調べたところ、S343、及び S347 が顕著にリン酸化されることが分かった。さらに、これら部位に変異を導入すると植物は活性酸素を生成できなくなり細菌抵抗性も低下したことから、これらのリン酸化は RBOHD の活性化に必須であることが分かった (Kadota et al., *New Phytol.* 2019)。これら部位のリン酸化は PAMP 受容体の活性化後にも誘導され、活性酸素生成にも必須であることが研究代表者の以前の研究からわかっている (Kadota et al *Mol Cell*, 2014, 54:43-55)。よってこれら RBOHD のリン酸化部位は、二種の免疫受容体の情報伝達系の収束点であると思われる。

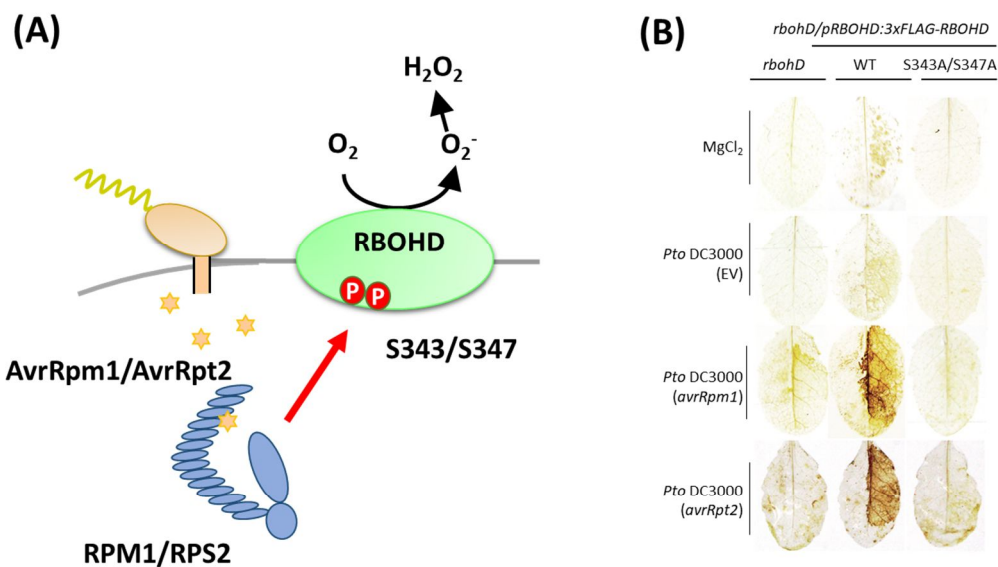


図4. NLR受容体はRBOHDのS343/S347のリン酸化を誘導し活性酸素生成を促す (Kadota et al., *New Phytol.* 2019)

(A) 植物のNLR受容体であるRPM1、及びRPS2は病原細菌*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst*)が注入するAvrRpm1、及びAvrRpt2を認識後にRBOHDのS343/S347のリン酸化を誘導し、活性酸素生成を促す。

(B) S343、及びS347に変異を導入すると、RPM1、及びRPS2はAvrRpm1、及びAvrRpt2を認識しても活性酸素生成を誘導できない。*Pst*を葉の右半分に注入しDAB染色により蓄積した活性酸素を染色した。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計15件（うち査読付論文 14件／うち国際共著 8件／うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Cecilia Cheval, Sebastian Samwald, Matthew G. Johnston, Jeroen de Keijzer, Andrew Breakspear, Xiaokun Liu, Annalisa Bellandi, Yasuhiro Kadota, Cyril Zipfel, Christine Faulkner	4. 巻 117
2. 論文標題 Chitin perception in plasmodesmata characterizes submembrane immune-signaling specificity in plants.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci USA	6. 最初と最後の頁 9621-9629
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1907799117	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Vong Kenward, Eda Shohei, Kadota Yasuhiro, Nasibullin Igor, Wakatake Takanori, Yokoshima Satoshi, Shirasu Ken, Tanaka Katsunori	4. 巻 10
2. 論文標題 An artificial metalloenzyme biosensor can detect ethylene gas in fruits and Arabidopsis leaves	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 5746
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-13758-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Goto Yukihiisa, Maki Noriko, Ichihashi Yasunori, Kitazawa Daisuke, Igarashi Daisuke, Kadota Yasuhiro, Shirasu Ken	4. 巻 33
2. 論文標題 Exogenous Treatment with Glutamate Induces Immune Responses in Arabidopsis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecular Plant-Microbe Interactions	6. 最初と最後の頁 474 ~ 487
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1094/MPMI-09-19-0262-R	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nonaka Satoko, Someya Tatsuhiko, Kadota Yasuhiro, Nakamura Kouji, Ezura Hiroshi	4. 巻 10
2. 論文標題 Super-Agrobacterium ver. 4: Improving the Transformation Frequencies and Genetic Engineering Possibilities for Crop Plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1204
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01204	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sato Kazuki, Kadota Yasuhiro, Shirasu Ken	4. 巻 10
2. 論文標題 Plant Immune Responses to Parasitic Nematodes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1165
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2019.01165	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kadota Yasuhiro, Liebrand Thomas W. H., Goto Yukihisa, Sklenar Jan, Derbyshire Paul, Menke Frank L. H., Torres Miguel Angel, Molina Antonio, Zipfel Cyril, Coaker Gitta, Shirasu Ken	4. 巻 221
2. 論文標題 Quantitative phosphoproteomic analysis reveals common regulatory mechanisms between effector and PAMP triggered immunity in plants	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 2160 ~ 2175
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.15523	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Perraki Artemis, DeFalco Thomas A., Derbyshire Paul, Avila Julian, Sere David, Sklenar Jan, Qi Xingyun, Stransfeld Lena, Schwessinger Benjamin, Kadota Yasuhiro, Macho Alberto P., Jiang Shushu, Couto Daniel, Torii Keiko U., Menke Frank L. H., Zipfel Cyril	4. 巻 561
2. 論文標題 Phosphocode-dependent functional dichotomy of a common co-receptor in plant signalling	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 248 ~ 252
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41586-018-0471-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Sato Kazuki, Kadota Yasuhiro, Gan Pamela, Bino Takahiro, Uehara Taketo, Yamaguchi Katsushi, Ichihashi Yasunori, Maki Noriko, Iwahori Hideaki, Suzuki Takamasa, Shigenobu Shuji, Shirasu Ken	4. 巻 28
2. 論文標題 High-Quality Genome Sequence of the Root-Knot Nematode <i>Meloidogyne arenaria</i> Genotype A2-0	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genome Announcements	6. 最初と最後の頁 6(26)
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/genomeA.00519-18	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Spallek Thomas, Gan Pamela, Kadota Yasuhiro, Shirasu Ken	4. 巻 44
2. 論文標題 Same tune, different song-cytokinins as virulence factors in plant-pathogen interactions?	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 82 ~ 87
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2018.03.002	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yasuhiro Kadota, Kazuki Sato, Pamela Gan, Taketo Uehara, Takahiro Bino, Katsushi Yamaguchi, Yasunori Ichihashi, Hideaki Iwahori, Noriko Maki, Takamasa Suzuki, Shuji Shigenobu, Ken Shirasu	4. 巻 53
2. 論文標題 Molecular plant-root knot nematodes interactions	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PSJ Plant-Microbe Interactions Symposium Report	6. 最初と最後の頁 87-96
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Uehara Taketo, Tateishi Yasushi, Kadota Yasuhiro, Iwahori Hideaki	4. 巻 165
2. 論文標題 Differences in parasitism of Meloidogyne incognita and two genotypes of M. arenaria on Solanum torvum in Japan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Phytopathology	6. 最初と最後の頁 575 ~ 579
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1111/jph.12594">https://doi.org/10.1111/jph.12594</a>	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kadota Y, Macho AP, Zipfel C	4. 巻 1363
2. 論文標題 Immunoprecipitation of plasma membrane receptor-like kinases for identification of phosphorylation sites and associated proteins.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology, Springer	6. 最初と最後の頁 133-144
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-4939-3115-6_11	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する



1. 著者名 Yeh YH, Panzeria D*, Kadota Y*, Huang YC, Huang PY, Tsoa CN, Roux M, Chien HC, China TC, Chua PW, Zipfel C, Zimmerli L (*co-2nd author)	4. 巻 28
2. 論文標題 The Arabidopsis Malectin-Like/LRR-RLK IOS1 is Critical for BAK1-Dependent and BAK1-Independent Pattern-Triggered Immunity.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 1701-1721
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.16.00313	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Saur IM, Kadota Y, Sklenar J, Holton NJ, Smakowska E, Belkadir Y, Zipfel C, Rathjen JP	4. 巻 113
2. 論文標題 NbCSPR underlies age-dependent immune responses to bacterial cold shock protein in <i>Nicotiana benthamiana</i> .	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci U S A	6. 最初と最後の頁 3389-3394
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1511847113	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Morales J, Kadota Y, Zipfel C, Molina A, Torres MA	4. 巻 67
2. 論文標題 The Arabidopsis NADPH oxidases RbohD and RbohF display differential expression patterns and contributions during plant immunity.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 1663-1676
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erv558	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計35件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Sato K, Kadota Y, Gan P, Uehara T, Bino T, Yamaguchi K, Ichihashi Y, Iwahori H, Maki N, Shigenobu S, Suzuki T, Shirasu K,
2. 発表標題 Interaction of nematode-resistant plant <i>Solanum torvum</i> and virulent/avirulent root-knot nematodes.
3. 学会等名 IS-MPMI XVIII Congress. (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kadota Y, Liebrand TWH, Goto Y, Sklenar J, Derbyshire P, Menke FLH, Torres MA, Molina A, Zipfel C, Coaker G, Shirasu K.
2. 発表標題 Quantitative phosphoproteomic analysis reveals common regulatory mechanisms between effector- and PAMP-triggered immunity in plants.
3. 学会等名 IS-MPMI XVIII Congress. (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Goto Y, Kadota Y, Matsui H, Sklenar J, Derbyshire P, Menke F, Nakagami H, Zipfel C, Shirasu K,
2. 発表標題 The LRR-RLK REAL1 is a novel factor of PRR complex negatively regulates PAMP-triggered immunity in Arabidopsis
3. 学会等名 IS-MPMI XVIII Congress. (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤一輝, 門田康弘, Pamela Gan, 植原健人, 尾納隆大, 山口勝司, 村田岳, 上杉謙太, 齊藤猛雄, 横紀子, 重信秀治, M. Shahid Mukhtar, 白須賢
2. 発表標題 植物免疫抑制に関わるネコブセンチュウエフェクターの探索および機能解析
3. 学会等名 日本植物病理学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤一輝, 門田康弘, Pamela Gan, 植原健人, 尾納隆大, 山口勝司, 村田岳, 上杉謙太, 齊藤猛雄, 横紀子, 重信秀治, M. Shahid Mukhtar, 白須賢
2. 発表標題 ネコブセンチュウエフェクターの探索と機能解析
3. 学会等名 日本線虫学会第27回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 門田康弘, 佐藤一輝, 植原健人, 槇紀子, 鈴木孝征, 白須賢
2. 発表標題 センチュウに対する植物の免疫機構の解明
3. 学会等名 日本線虫学会第27回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 後藤幸久, 門田康弘, 松井英謙, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神弘史, Darrell Desveaux, Cyril Zipfel, 白須賢
2. 発表標題 新規PRR複合体構成因子REAL1を介したPAMP情報伝達系の抑制機構
3. 学会等名 日本植物病理学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤一輝, 門田康弘, Gan Pamela, 植原健人, 尾納隆大, 山口勝司, 市橋泰範, 岩堀英晶, 槇紀子, 重信秀治, 鈴木孝征, 白須賢
2. 発表標題 アレナリアネコブセンチュウによる線虫抵抗性植物Solanum torvumの免疫応答抑制
3. 学会等名 平成31年度 日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤一輝, 門田康弘, Gan Pamela, 植原健人, 尾納隆大, 山口勝司, 市橋泰範, 岩堀英晶, 槇紀子, 重信秀治, 鈴木孝征, 白須賢
2. 発表標題 The suppression of immune responses in nematode-resistant plant Solanum torvum by root-knot nematode, Meloidogyne arenaria
3. 学会等名 第60回 日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 門田 康弘, 佐藤 一輝, Pamela Gan, 植原 健人, 尾納 隆大, 山口 勝司, 市橋 泰範, 岩堀 英晶, 榎 紀子, 鈴木 孝征, 重信 秀治, 白須 賢
2. 発表標題 ネコブセンチュウの病原性と植物免疫の解明
3. 学会等名 線虫学会 シンポジウム “ 「新」線虫研究 加速する多様化と応用への期待 ”
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 門田 康弘, 佐藤 一輝・植原 健人・Pamela Gan・尾納 隆大・山口 勝司・市橋 泰範・岩堀 英晶・榎 紀子・鈴木 孝征・重信 秀治・白須 賢
2. 発表標題 植物と線虫の戦いを分子レベルで紐解く
3. 学会等名 第 53 回 感染生理談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 後藤幸久, 門田康弘, 松井英讓, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神弘史, Cyril Zipfel, 白須賢
2. 発表標題 新規PRR複合体構成因子REAL1によるPAMP誘導性免疫の制御機構
3. 学会等名 平成31年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yukihisa Goto, Yasuhiro Kadota, Hidenori Matsui, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, Hirofumi Nakagami, Cyril Zipfel, Ken Shirasu
2. 発表標題 Regulatory mechanism of PAMP-triggered immunity by REAL1, a novel component of PRR complex
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 後藤幸久, 門田康弘, 松井英謙, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神弘史, Cyril Zipfel, 白須賢
2. 発表標題 受容体キナーゼREAL1はPAMP受容体のタンパク質量を調節することで免疫応答を負に制御する
3. 学会等名 新学術領域研究 第4回 若手の会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 門田康弘
2. 発表標題 植物と病原微生物の戦いを分子レベルで紐解く
3. 学会等名 岡山植物病理セミナー (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yasuhiro Kadota
2. 発表標題 Regulation of NADPH oxidase, RBOHD, during plant immunity
3. 学会等名 University of Bonn シンポジウム “Role of ROS in Plant Stress Signaling”, (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 門田康弘, 佐藤一輝, 市橋泰範, 植原健人, 岩堀英晶, 槇 紀子, 鈴木孝征, 白須賢
2. 発表標題 ネコブセンチュウの病原性機構と植物の免疫機構の解明
3. 学会等名 平成29年度日本線虫学会大会
4. 発表年 2017年



1. 発表者名 門田康弘, 市橋泰範, 植原健人, 岩堀英晶, 横 紀子, 鈴木孝征, 白須賢
2. 発表標題 ネコブセンチュウの病原性機構と植物の感染防御機構の解明
3. 学会等名 平成29年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Goto, Y, Kadota, Y, Matsui, H, Sklenar, J, Derbyshire, P, Menke, F, Nakagami, H, Zipfel, C, Shirasu, K.
2. 発表標題 REAL1, a novel factor of PRR complex negatively regulates PAMP-triggered signal transduction pathways
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Sato, K, Kadota, Y, Ichihashi, Y, Gan, P, Uehara, T, Iwahori, H, Maki, N, Suzuki, T, Shirasu, K.
2. 発表標題 Dual RNA-sequencing of root-knot nematodes and their host plants reveals plant immune responses and nematode virulent effectors.
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 後藤幸久、門田康弘、松井英謙、Jan Sklenar、Paul Derbyshire、Frank Menke、中神弘史、Cyril Zipfel、白須賢.
2. 発表標題 PAMP情報伝達系を負に制御する受容体型キナーゼREAL1の機能解析
3. 学会等名 平成30年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐藤一輝、門田康弘、Pamela Gan、植原健人、尾納隆大、山口勝司、市橋泰範、岩堀英晶、槇紀子、重信秀治、鈴木孝征、白須賢
2. 発表標題 ネコブセンチュウの感染に対する植物の免疫応答と線虫の病原性因子のDual RNA-seq解析
3. 学会等名 平成30年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Goto Y, Kadota Y, Matsui H, Sklenar J, Derbyshire P, Frank Menke, Nakagami H, Zipfel C, Shirasu K,
2. 発表標題 REAL1, a novel factor of PRR complex negatively regulates PAMP-triggered signal transduction pathways
3. 学会等名 Keystone symposia Plant Signaling: Molecular Pathways and Network Integration,
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yasuhiro Kadota
2. 発表標題 Plant immunity against Meloidogyne arenaria
3. 学会等名 International workshop on Plant Parasitic Nematode in Kumamoto
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 門田 康弘, 市橋 泰範, 植原 健人, 岩堀 英晶, 槇 紀子, 鈴木 孝征, 白須 賢
2. 発表標題 ネコブセンチュウの病原性機構と植物の感染防御機構の解明
3. 学会等名 平成29年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 後藤 幸久, 門田 康弘, 松井 英謙, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神 弘史, Cyril Zipfel, 白須 賢
2. 発表標題 PRR複合体の新規因子REAL1はPAMP情報伝達系を負に制御する
3. 学会等名 平成29年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yasuda S, Hasegawa Y, Kadota Y, Sato T, Saijo Y, Yamaguchi J
2. 発表標題 Phosphorylation-dependent self-ubiquitination of ATL31 during plant immunity
3. 学会等名 第58回日本植物生理学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kadota Y, Ichihashi Y, Uehara T, Iwahori H, Maki N, Suzuki T, Shirasu K
2. 発表標題 Plant immunity against Root-knot nematode
3. 学会等名 第58回日本植物生理学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 後藤 幸久, 門田 康弘, 松井 英謙, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神 弘史, Cyril Zipfel, 白須 賢
2. 発表標題 Identification of novel regulators of the NADPH oxidase RBOHD during plant immunity
3. 学会等名 第58回日本植物生理学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 門田 康弘, 市橋 泰範, 植原 健人, 岩堀 英晶, 横 紀子, 鈴木 孝征, 白須 賢
2. 発表標題 ネコブセンチュウの病原性機構と植物の感染防御機構の解明
3. 学会等名 日本線虫学会第24回大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 門田 康弘, 白須 賢
2. 発表標題 植物寄生線虫の病原性機構と植物の抵抗性機構
3. 学会等名 日本植物学会第80回大会 シンポジウム「Induced Development: 環境要因に誘発される発生の多様性と共通性」(招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 後藤 幸久, 門田 康弘, 松井 英讓, Jan Sklenar, Paul Derbyshire, Frank Menke, 中神 弘史, Cyril Zipfel, 白須 賢
2. 発表標題 感染防御応答に重要なNADPH oxidase RBOHDの制御機構解明
3. 学会等名 感染生理談話会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 門田 康弘
2. 発表標題 NADPH oxidaseによる活性酸素生成を介した植物の生体防御
3. 学会等名 第27回日本生体防御学会シンポジウム 「活性酸素が支える生体防御力」(招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Kadota Y, Goto Y, Matsui H, Sklenar J, Derbyshire P, Menke F, Nakagami H, Zipfel C, Shirasu K
2. 発表標題 Identification of novel regulators of the NADPH oxidase RBOHD during plant immunity
3. 学会等名 International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions, (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Saur ML, Kadota Y, Holton N, Sklenar J, Smakowska E, Belkhadir Y, Zipfel C, Rathjen JP
2. 発表標題 Receptor-like protein required for csp22 responsiveness (NbCSPR) underlies age-dependent immune responses to bacterial cold shock protein in <i>Nicotiana benthamiana</i>
3. 学会等名 International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions, (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>理化学研究所 環境資源科学研究センター 植物免疫研究グループ  <a href="http://plantimmunity.riken.jp/">http://plantimmunity.riken.jp/</a></p> <p>理化学研究所 植物免疫研究グループ ホームページ  <a href="http://plantimmunity.riken.jp/">http://plantimmunity.riken.jp/</a></p>
---

6. 研究組織		
氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考