

令和 3 年 6 月 7 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02205

研究課題名(和文) 1細胞レベルにおける宿主植物-一次寄生菌-二次寄生菌3者系相互作用の分子機構解明

研究課題名(英文) Elucidation of molecular mechanisms of host plant-primary parasitic fungi-secondary parasitic fungi interaction at the single-cell level

研究代表者

吉田 健太郎 (Yoshida, Kentaro)

神戸大学・農学研究科・准教授

研究者番号：40570750

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：1960年代から絶対寄生菌であるうどんこ病菌を用いた細胞学的研究が行われてきた。病原性のうどんこ病菌が感染した細胞では、本来感染できない非病原性のうどんこ病菌が感染できるなど興味深い現象が報告されてきたが、その分子機構については不明であった。本研究では、うどんこ病菌が感染した1細胞における遺伝子発現を網羅的に検出する手法と、植物と植物病原菌の攻防に関わるタンパク質を標的1細胞に導入するインジェクション技術を開発し、現象の背景にある分子機構に迫った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物が病気になるのは、糸状菌などの植物病原菌による。植物病原菌と植物の感染を巡る攻防は細胞レベルで起きている。これまでにうどんこ病菌とムギ類植物の1細胞レベルで詳細な観察がされてきたが、その分子の実体の全容は解明されていない。うどんこ病菌とムギ植物の攻防を巡る両者の分子の動態と機能を明らかにするための新たな研究技術を開発したことで、これらの分子を解明への貢献が期待される。

研究成果の概要(英文)：It is known that avirulence powdery mildew pathogens can infect plant cells that have already been infected with virulence powdery mildew pathogens, while virulence powdery mildew pathogens cannot infect host plant cells where avirulence powdery mildew pathogens have failed to infect. In this study, in order to elucidate the molecular mechanism behind these phenomena, we developed the method to comprehensively analyze the gene expression in a single cell infected with powdery mildew pathogens and the injection method to introduce proteins derived from the host plants and the powdery mildew pathogens into a single host plant cell.

研究分野：植物遺伝学

キーワード：1細胞 RNAシーケンス マイクロインジェクション うどんこ病 オオムギ コムギ

1. 研究開始当初の背景

圃場環境における作物の表面環境は、様々な生物種が混在するヘテロな環境である。例えば、空気伝染性糸状菌による病害は、1個の病原菌胞子が1個の植物細胞に付着し、侵入が成功することによって開始する。ただ、付着した病原菌の全てが、その植物細胞に感染できるとは限らない。感染できる病原菌を親和性菌といい、感染できない病原菌を非親和性菌という。ヘテロな環境では、その1個の植物細胞には、既に先住者がいる可能性が十分考えられる。先住者が及ぼす二次寄生者の効果について、1960年代から絶対寄生菌であるうどんこ病菌を用いて細胞学的研究が精力的におこなわれてきた。事前に親和性のうどんこ病菌を接種し、そして2次的に非親和性のうどんこ病菌を接種すると、本来感染できない非親和性の菌が植物細胞に侵入し、胞子形成に至ることを発見している。この現象を詳細に解析することにより、Ouchiら(1974)は、受容性という概念を定義した。受容性とは、侵入細胞の周辺細胞における病原菌に対する感受性(親和性)のことを示す。逆に、事前に非親和性のうどんこ病菌を接種し、そして2次的に親和性のうどんこ病菌を接種すると、本来感染できる親和性の菌が植物細胞に侵入ができなくなることを発見しており、この現象を拒否性と定義した。

受容性誘導と拒否性誘導は、病原菌の感染ステージのいつ起こるのか?その受容性はどれくらい持続するのか?どれくらいの領域(周辺細胞)に及ぶのか?といったこれらの時空間的諸問題について、久能らは、オオムギの子葉鞘細胞を解剖して作成した単一細胞層からなる内側表皮組織を得て、マイクロマニピュレーターを用いた1個の宿主細胞における1個のうどんこ病菌胞子の相互作用評価システムを構築して取り組んだ。1個の宿主細胞における親和性菌由来の1胞子と非親和性菌株由来の1胞子を二重接種し(または、その逆)詳細な細胞観察によって受容性および拒否性の時空間的誘導機構の存在を明らかにした。しかしながら、その背景にある分子機構についてほとんど分かっていない。そこで、本研究では、これらの分子機構を解明するために1細胞レベルで解析するための手法の開発に取り組んでいる。

2. 研究の目的

上述したように久能らにより、受容性及び拒否性の時空間的誘導機構の解析手法として、オオムギ子葉鞘の内側表皮組織から調整した単一表皮細胞層の1細胞に対する1分生子の感染行動の実験系が確立されていた。この実験系は顕微鏡下での観察を容易にしたが、絶対寄生菌であるムギ類うどんこ病菌、そしてその宿主であるオオムギ及びコムギの形質転換が非常に困難であり分子遺伝学的な実験を実施できないため、1細胞レベルにおける分子動態を解明することは不可能であった。そこで本研究では、シングルセル RNA シークエンスの手法を確立させ、受容性と拒否性に関わる宿主と病原菌遺伝子群を明らかにする。更に、低侵襲性のインジェクションを実現できるレーザー熱膨張式マイクロインジェクション装置を利用し、任意の1細胞に DNA あるいはタンパク質を導入することで受容性及び拒否性の時空間的誘導の分子機構を解明することを目的とした。

3. 研究の方法

(1)シングルセル時空間解析のためのムギ類うどんこ病菌の感染過程の詳細な観察

うどんこ病菌を宿主植物に接種し、継時的にうどんこ病菌の感染過程を顕微鏡下で観察した。1次吸器、2次吸器、3次吸器の形成される時間を測定した。また、病原菌の防御応答に関与する遺伝子、エフェクター候補遺伝子の遺伝子発現についても継時的に量的 RT-PCR に定量し、吸器形成と遺伝子発現の間の関係性について検証した。

(2)単一表皮細胞層のシングルセルから核を抽出する手法の構築

コムギとオオムギ子葉鞘の内側表皮組織から作成した単一表皮細胞層からマイクロキャピラリーを用いて宿主植物の核を効率よく抽出する手法を検討した。ドイツの Biomedical instrument 社の 15 μm マイクロキャピラリーを用いた。

(3)シングルセルからの cDNA 合成の検討

シングルセルからの cDNA の合成は、Kubo et al.によるヒメツリガネゴケの細胞で開発されたシングルセル RNA シークエンスの手法を用いた。シングルセルから得られた RNA は量が非常に少ないため cDNA に逆転写して増幅するが、増幅過程で、遺伝子配列によって増幅効率が異なることが分かっている。cDNA 増幅バイアスを減少させるために、逆転写時にランダムな塩基配列 (Unique Molecular Identifier : UMI) を cDNA 末端に付与し、cDNA を増幅した。また、内在のコントロールとして、92種類の ERCC (External RNA Control Consortium) RNA spike-inを用いた。ERCC RNA spike-inは、92種類の250~2000 ntのRNAからなり、RNAごとに決まった濃度に調整されている。宿主由来のRNAが、合成したcDNAに含まれていることを確認するために量的PCRによる手法を導入した。

(4)単一表皮細胞層のシングルセル RNA シークエンスと解析手法の検討

シングルセルからの cDNA をもとにシングルセル RNA シークエンスライブラリの構築をした。cDNA の断片化を、ヌクレアーゼを用いた酵素処理による方法とコバリスを用いた超音波処理に

よる方法を検討した。ライブラリのサイズセレクションについて、磁性ビーズを用いた方法と BluePippin を用いた方法を検討した。RNA シークエンスは、イルミナ MiSeq シークエンサーを用いた。UMSI_SC package (Nishimiya 2016 https://github.com/tomoakin/UMI_SC) を使って解析を実施した。

(5) 受容性を示す細胞とその周辺細胞核からの cDNA 合成

確立したプロトコルを用いて、オオムギうどんこ病菌が感染したオオムギの細胞とその周辺細胞の核をマイクロキャピラリーで抽出し、抽出した細胞核から cDNA を合成した。

(6) 低侵襲性のマイクロインジェクションを実現するためのマイクロキャピラリー作製法

オオムギ子葉鞘の内側表皮組織から調整した単一表皮細胞層の 1 細胞を可能な限り傷つけることなく生きたままの状態での DNA 及びタンパク質をインジェクションすることを目的として、次世代マイクロピペッター (SUTTER 製) を用いてマイクロキャピラリーの先端を加工する方法を確立した。様々な条件検討した結果、先端部分のシャンクを太く短く折れにくい形状にして、細胞を殺すことなく蛍光標識物質をインジェクションすることができるマイクロキャピラリー作製法を開発した。

(7) レーザー熱膨張式マイクロインジェクションに供試する DNA 及びタンパク質の調整

低侵襲性のマイクロピペットの先端径が $1\mu\text{m}$ 以下であるため、DNA 及びタンパク質溶液に不純物が含まれていると詰まってしまうインジェクションできなくなることがわかった。そのため、DNA については $0.1\mu\text{m}$ のフィルターで濾過した。インジェクションの成否を視覚的に解析するための GFP、mCherry タンパク質については AKTA explorer でアフィニティ精製した後に透析で脱塩を行った。

(8) シングルセル時空間解析のための単一表皮細胞層の調整法の改良

インジェクション後の細胞を時空間的に解析するためには長時間のタイムラプス撮影に耐えられるような単一表皮細胞層に調整する必要がある。久能らが開発した調整法にさらに改良を施し、インジェクションのしやすさに加えて長時間の乾燥状態にも耐えられるようなバッファ-供給システムを構築した。

4. 研究成果

コムギうどんこ病菌のコムギにおける詳細な感染過程を顕微鏡下で観察した結果、一次吸器、二次吸器、三次吸器の形成する時期について明らかにすることができた。コムギの第一葉における感染細胞の観察では、コムギうどんこ病菌の 2 次吸器形成前に起こる付着器が夜間に形成されることを確認した。その後の 3 次、4 次の付着器形成も 24 時間ごとに観察された。その周期性は、宿主の防御応答遺伝子とエフェクター候補遺伝子の周期的な遺伝子発現量の変化と一致していた。オオムギとオオムギうどんこ病菌ではそのような周期性は見られなかった。オオムギの単一表皮細胞層では、オオムギうどんこ病菌の 2 次吸器形成タイミングは接種後 57~60 時間であることがわかった。

シングルセルからのマイクロキャピラリーによる核抽出では、宿主細胞の構造からマイクロキャピラリーを差し込む角度を調整することにより、核の抽出効率が改善された。更に生物毒性の低い蛍光色素で核を染色することにより、核抽出の確実性を向上させることができた。

シングルセルからの cDNA 合成において、宿主植物由来の RNA 抽出の成否をいくつかのマーカー遺伝子による量的 PCR によって検証した。Kubo et al. が用いたヒメツリガネコケの細胞は、未成熟であり活発な遺伝子発現をしているが、本研究で用いた細胞は、成熟細胞であり、細胞あたりの遺伝子発現量が小さい。そのため、ムギ類の単一表皮細胞層の細胞における RNA 量が、ヒメツリガネコケの細胞より少ないため、cDNA の収率が悪いという問題点が生じた。細胞質のみを抽出した場合、宿主細胞由来の cDNA 増幅を確認することはできなかったことから、cDNA 合成の成否は、核抽出の成否にも影響されることを再確認した。また、Nanodrop2000 等で定量した cDNA 量と量的 PCR により測定された cDNA 量の間に関連はなかった。これは、内在性のコントロールに ERCC RNA spike-in を入れているため、宿主由来の RNA 抽出がうまくいっていない場合においても、cDNA 合成自体は進むためである。よって、量的 PCR による宿主細胞由来の cDNA の存在確認が必要であることが分かった。また、うどんこ病菌感染細胞と非感染細胞の量的 PCR の結果を比べると、うどんこ病菌感染細胞において、マーカー遺伝子の cDNA 量が多い傾向が見られた。この結果は、うどんこ病菌の感染によって、宿主細胞で転写が誘導され、細胞あたりの RNA 量が増加したためであると考えられた。

MiSeq から得られた RNA シークエンスデータについて、ERCC RNA spike-in による定量性の評価を行なった。シーエンスデータが計算された遺伝子発現量と ERCC RNA spike-in の中にある RNA の各濃度との間に統計的に有意に正の相関 ($r = 0.952$ $p < 0.001$) があったことから、RNA の定量性を担保できると判断された。次に吸器形成細胞と非感染細胞の間に発現量の違いのある遺伝子を検出したところ、False Discovery Rate が 0.05 以下の遺伝子で、吸器形成細胞で発現量が高い遺伝子が 129 個、逆に低い遺伝子は、76 個であった。非感染細胞より吸器形成細胞で有意に発現量の高い遺伝子について、GO enrichment 解析を実施したところ、Auxin binding、タンパク質輸送に関わる遺伝子が多く含まれていることがわかった。これらの遺伝子の発現量増加は、吸器による栄養吸収と関連がある可能性がある。

更にサンプル数を増やした解析を実施するために、オオムギうどんこ病菌を接種してから 30 時間後にマイクロキャピラリーを操作して細胞の核を含む細胞内容物を抽出した。オオムギう

どんこ病菌が侵入した細胞、侵入した細胞に横方向に隣接する細胞、侵入した細胞から3細胞以上離れた細胞の3種類に区別し、これまでに42サンプルについてcDNA合成に成功した。ただ、42サンプルを得るまでに、2倍以上の数の核の抽出を実施しており、核抽出はうまくいっているものの、十分量のcDNAを得られるサンプル数が少なかった。この効率の低さは、本手法によるシングルセルRNAシーケンスの今後の課題である。

低侵襲性のマイクロピペットを用いて蛍光標識物質をインジェクションしても破裂することなく、かつ漏れ出ることなく蛍光を発する状態で維持された。マイクロマニピュレーターを用いてその細胞にオオムギうどんこ病菌の分生子を乗せて感染させると正常に吸器を形成したことから、インジェクションしても細胞が活着していることを確認できた。精製したGFPをインジェクションすると細胞内で蛍光を発することもわかった。精製したmCherryタンパク質でも同様に蛍光が確認されたため、タンパク質であればインジェクション可能であると考えられた。しかし、多数の細胞にGFPをインジェクションしても蛍光を発する場合とそうでない場合があり、安定しなかった。一方で蛍光標識物質ではインジェクションした細胞のほぼすべてで蛍光を発していたため、インジェクションした細胞内においてタンパク質の性質が影響を及ぼすと考えられた。表皮細胞では液胞が90%以上を占めている。液胞内部のpHは5-6という酸性状態であり、細胞にマイクロピペットを刺したときに液胞を傷つけることで内部が細胞質に流出して酸性状態になる可能性が考えられた。pHが6以下の酸性状態では多くの蛍光タンパク質において蛍光が消失することがわかっている。このことから、液胞を避けてインジェクションができるよう核の付近にマイクロピペットを刺すことにした結果、安定して蛍光を確認することができた。

次に、核移行シグナルを付加したGFP-NLS、mCherry-NLS、ペルオキシソーム局在シグナルを付加したmCherry-PTS1を精製してインジェクションしたところ、期待する局在を示さず、これらすべてが細胞質に局在した。これらの結果から、*in vitro*で合成されたタンパク質は正確なオルガネラ局在を示さないことがわかり、受容性誘導因子の候補であるエフェクタータンパク質をインジェクションしても局在性や、本来持つ機能を発揮しない可能性が示唆された。

以上の結果を踏まえ、タンパク質ではなく、DNAのインジェクションに手法を変更した。まず、GFPやmCherry等の蛍光タンパク質遺伝子を持つプラスミドDNAをインジェクションし、多数の細胞において安定して蛍光を発することを確認した。核、プラスチド、ペルオキシソーム、細胞膜、液胞膜、小胞体、ミトコンドリア、ゴルジ体の局在マーカーのプラスミドDNAをインジェクションするとすべて正しい局在を示し、オオムギうどんこ病菌のエフェクター候補であるAPEC1の過剰発現コンストラクトをインジェクションするとペルオキシソーム局在を示したため、プラスミドDNAのインジェクションが受容性誘導の解析手法として適していると判断した。APEC1を過剰発現させるとオオムギうどんこ病菌の侵入率が上昇し、非親和性のエンドウうどんこ病菌も侵入できるようになることから、受容性誘導因子の候補のひとつと考えられた。なお、APEC1が細胞間移行するのは確認されていない。

受容性誘導が周辺の細胞に伝播するメカニズムを解析するため、AVRエフェクターの移行をモニターする実験系の構築にも取り組んだ。NLR (nucleotide-binding, leucine-rich repeat containing)を持つオオムギに、対応するAVRエフェクターを持つオオムギうどんこ病菌が侵入すると、その細胞だけでなく周辺の葉肉細胞においてもHR細胞死が引き起こされる。このことから、AVRエフェクターが移行する可能性が考えられる。オオムギうどんこ病菌においては、AVRエフェクターとしてAVRa1, AVRa7, AVRa13などが単離されている。そこで、AVRa7を認識するMLA7とGFPのコンストラクトをインジェクションし、AVRa7が移行してくると細胞死を引き起こしてGFP蛍光が消失するという仕組みを考案した。インジェクションするプラスミドDNAの濃度が高い場合はAVRa7が存在しなくても細胞死が引き起こされるが、適切な濃度に調整すればAVRa7の移行をモニターすることができる実験系が構築できたと考えられる。なお、副次的な結果として、MLA7による細胞死の時空間的解析により先駆けて崩壊するオルガネラ膜の同定に成功しており、HR細胞死のメカニズムを解明する手がかりを得ることができた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Sugai Koreyuki, Inoue Hiroshi, Inoue Chie, Sato Mayuko, Wakazaki Mayumi, Kobayashi Kappei, Nishiguchi Masamichi, Toyooka Kiminori, Yamaoka Naoto, Yaeno Takashi	4. 巻 9
2. 論文標題 High Humidity Causes Abnormalities in the Process of Appressorial Formation of <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>hordei</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Pathogens	6. 最初と最後の頁 45 ~ 45
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/pathogens9010045	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 -
1. 著者名 Yamaoka Naoto, Tanaka Eiji, Ogasahara Tsubasa, Tani Honoka, Kobayashi Kappei, Yaeno Takashi	4. 巻 60
2. 論文標題 Formvar membrane laid on artificial medium induces haustorium-like structure formation in powdery mildew fungi	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mycoscience	6. 最初と最後の頁 298 ~ 301
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.myc.2019.06.006	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 Ali Md Emran, Ishii Yuko, Taniguchi Jun-ichi, Waliullah Sumyya, Kobayashi Kappei, Yaeno Takashi, Yamaoka Naoto, Nishiguchi Masamichi	4. 巻 163
2. 論文標題 Conferring virus resistance in tomato by independent RNA silencing of three tomato homologs of <i>Arabidopsis</i> TOM1	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Archives of Virology	6. 最初と最後の頁 1357 ~ 1362
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00705-018-3747-4	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 Chen H., Ino M., Shimono M., Wagh S. G., Kobayashi K., Yaeno T., Yamaoka N., Bai G., Nishiguchi M.	4. 巻 110
2. 論文標題 A Single Amino Acid Substitution in the Intervening Region of 129K Protein of Cucumber Green Mottle Mosaic Virus Resulted in Attenuated Symptoms	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Phytopathology?	6. 最初と最後の頁 146 ~ 152
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1094/PHYTO-12-18-0478-FI	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 Islam Shaikhul, Bhor Sachin Ashok, Tanaka Keisuke, Sakamoto Hikaru, Yaeno Takashi, Kaya Hidetaka, Kobayashi Kappei	4. 巻 21
2. 論文標題 Impaired Expression of Chloroplast HSP90C Chaperone Activates Plant Defense Responses with a Possible Link to a Disease-Symptom-Like Phenotype	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 4202 ~ 4202
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21124202	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 -

1. 著者名 Kawamoto Yudai, Toda Hirota, Inoue Hiroshi, Kobayashi Kappei, Yamaoka Naoto, Araki Takuya, Yaeno Takashi	4. 巻 9
2. 論文標題 Fast and Inexpensive Phenotyping and Genotyping Methods for Evaluation of Barley Mutant Population	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 1153 ~ 1153
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9091153	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 -

1. 著者名 Islam Shaikhul, Bhor Sachin Ashok, Tanaka Keisuke, Sakamoto Hikaru, Yaeno Takashi, Kaya Hidetaka, Kobayashi Kappei	4. 巻 21
2. 論文標題 Transcriptome Analysis Shows Activation of Stress and Defense Responses by Silencing of Chlorophyll Biosynthetic Enzyme CHL1 in Transgenic Tobacco	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 7044 ~ 7044
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21197044	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 -

1. 著者名 Ueda Kana, Nakajima Yuichi, Inoue Hiroshi, Kobayashi Kappei, Nishiuchi Takumi, Kimura Makoto, Yaeno Takashi	4. 巻 22
2. 論文標題 Nicotinamide Mononucleotide Potentiates Resistance to Biotrophic Invasion of Fungal Pathogens in Barley	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 2696 ~ 2696
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms22052696	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 -

1. 著者名 Sidiq Yasir、Nakano Masataka、Mori Yumi、Yaeno Takashi、Kimura Makoto、Nishiuchi Takumi	4. 巻 22
2. 論文標題 Nicotinamide Effectively Suppresses Fusarium Head Blight in Wheat Plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 2968 ~ 2968
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms22062968	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7件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 小川翔也・清水茜・吉田健太郎・小林活平・八丈野孝
2. 発表標題 レーザーマイクロインジェクション技術を用いたオオムギうどんこ病菌エフェクタータンパク質の単一細胞導入法の開発
3. 学会等名 令和2年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小川翔也・清水茜・吉田健太郎・小林活平・八丈野孝
2. 発表標題 オオムギうどんこ病菌エフェクタータンパク質を単一細胞へ導入するためのマイクロインジェクション技術の開発
3. 学会等名 第14回ムギ類研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 川見祐樹・溝尾直子・宅見薫雄・吉田健太郎
2. 発表標題 ムギ類うどんこ病菌の周期的な感染機構と宿主の防御応答
3. 学会等名 第14回ムギ類研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kentaro Yoshida, Naoko Mizoo, Kazumasa Wakamori, Kaori Oikawa, Hiroki Yaegashi, Satoshi Natsume, Aiko Uemura, Akira Abe, Ryohei Terauchi, Hiroshi Mineno, Shigeo Takumi
2. 発表標題 Gene expression dynamics of the obligate filamentous pathogen <i>Blumeria graminis</i> and its host plant under the field environments
3. 学会等名 IS-MPMI XVIII Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三野航司朗・久保稔・八丈野孝・宅見薫雄・吉田健太郎
2. 発表標題 ムギ類うどんこ病菌感染細胞におけるsingle-cell RNA-seqの開発
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 清水茜・吉田健太郎・小林括平・山岡直人・八丈野孝
2. 発表標題 レーザーインジェクション技術によるsingle-cellエフェクター発現法の開発
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 三野航司朗・久保稔・八丈野孝・宅見薫雄・吉田健太郎
2. 発表標題 ムギ類single-cell RNA-seq技術の開発
3. 学会等名 第13回 ムギ類研究会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究 分担 者	八丈野 孝 (Yaeno Takashi) (10404063)	愛媛大学・農学研究科・准教授 (16301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------