

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007～2009

課題番号：19580047

研究課題名（和文）

植物細胞が持つホメオスタシスと抗菌性二次代謝産物生産による耐病性獲得

研究課題名（英文）Gain of plant disease resistance by plant cell homeostasis and anti-microbial second metabolite

研究代表者

稲垣 善茂（INAGAKI YOSHISHIGE）

岡山大学・大学院自然科学研究科・准教授

研究者番号：50280764

研究成果の概要（和文）：

本研究では、宿主特異的抵抗性や非宿主抵抗性などのいわゆる従来 of 植物の病原体抵抗性研究とは全く違う新規の抵抗性について、その抵抗性発現機構を植物病理学のみならず、細胞生理学と分子生物学を駆使して理解するものである。その新規の抵抗性は植物が本来持つ①ホメオスタシス（細胞を正常に維持しようとする）機能や②抗菌性二次代謝産物生産の能力であり、タバコの細胞周期制御に関与する *Cdc27B* 遺伝子の抵抗性への関与とイネにおけるサポニン生合成系遺伝子群を明らかにした。

研究成果の概要（英文）：

In this study, we tried to make sense the mechanism of novel plant disease resistance unlike to conventional plant disease resistance, that are host-specific resistance and non-host resistance, using not only plant pathology, but also plant cell physiology and plant molecular biology. A couple of the novel plant disease resistance is 1) plant cell homeostasis, that is the function for keeping natural state of plant cell going, and 2) the faculty for biosynthesis of anti-microbial second metabolite for plant defense. We have revealed that *Cdc27B* as cell cycle regulator are involved in plant disease resistance in tobacco, and the genes for triterpene-saponin biosynthesis in rice.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2008年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2009年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

研究分野：植物病理学

科研費の分科・細目：農学・植物病理学

キーワード：感染生理、非宿主抵抗性、過敏反応、*Cdc27B* 遺伝子、抗菌性二次代謝産物、*Oxidosqualene cyclase* 遺伝子、*P450 sterol demethylase* 遺伝子、トリテルペンサポニン

## 1. 研究開始当初の背景

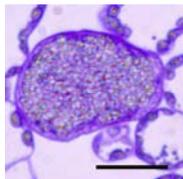
## (1) ホメオスタシス破壊による抵抗性獲得：

非宿主抵抗性は病原体の種類にかかわらず現れる絶対的な抵抗性であるが、レース特異

的抵抗性や PAMPs, MAMPs に基づく抵抗性などの抵抗性反応に類似したシグナル伝達経路を取り、量的な性質やタイミングにおいてのみその反応が異なる程度であることが示唆され始めてきている (Asai T, et al., Nature 2002)。Phytophthora 菌から生産されるエリシチンは PAMPs (Pathogen Associated Molecular Patterns) と呼ばれる非特異的エリシターであり、宿主の品種に関係なく非特異的に過敏反応を引き起こすことが知られているがそのシグナル伝達経路もやはり既知の抵抗性反応、即ち MAPK カスケードから派生したシグナルがサリチル酸やジャスモン酸などを介してその抵抗性が制御されるといった従来のシグナル伝達に類似したものである。最近、植物細胞におけるホメオスタシス機能の一部を制御している 26S Proteasome などの細胞周期制御因子の発現が抑制されると、植物細胞がホメオスタシスを失うと同時に植物の抵抗性が活性化される事例が見出されている (kim M, et al., J Biol Chem 2003)。これは量的な性質やタイミングにおいてのみその反応が異なる従来の抵抗性反応による類似したシグナル伝達経路とは違い、抵抗性発現への新たなシグナル伝達経路であることが期待される。

我々はジャガイモ疫病菌 (Phytophthora infestans) 由来のエリシタータンパク質である INF1 エリシチンとその非宿主ベンサムアーナタバコ (N. benthamiana) 植物間の非宿主抵抗性での過敏反応における遺伝発現挙動解析から抵抗性に関与する様々な遺伝子の同定・単離を行った結果、従来の抵抗性反応のシグナル伝達経路とは装いの異なる抵抗性関連遺伝子 *Cdc27B* を同定した。

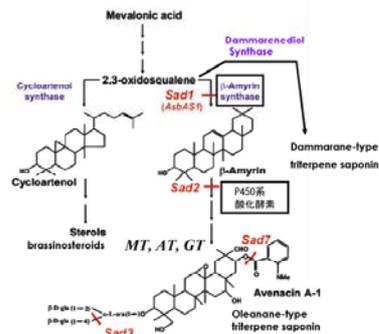
*Cdc27B* 遺伝子は細胞周期制御因子であり、エリシター処理によりその遺伝子発現が抑制されることから、*Cdc27B* 遺伝子発現と抵抗性発現間の関係をサイレンシング法及び遺伝子過剰発現法により解析を試みようと思いついた。すでに *Cdc27B* 遺伝子発現と抵抗性発現間の関係はサイレンシング法により解析が進められ、予備的解析結果ながら *Cdc27B* 遺伝子発現をサイレンシング法により抑制すると過敏細胞死を除くカロース蓄積や防御応答遺伝子群の活性化などの抵抗性反応が誘導された。また稀ではあるが図 1 に示すような液胞の中にガラス様結晶が蓄積した細胞死も見いだされている。



(図 1) 液胞の中にガラス様結晶が蓄積した細胞死。近隣の細胞には蓄積していない。

(2) 抗菌性二次代謝産物サポニン生産による耐病性獲得:

オーツ麦 (エンバク) やトマト植物などではすでに植物-病原菌間の認識・感染成立機構が、植物の生産するサポニンを介することにより決定されることが知られている。例えばオーツ麦ではエンバク立枯病菌 (*Gaeumannomyces graminis*) が抗菌物質アベナシンサポニンを分解できるかどうかで感染の成立が決定される。イギリスの Anne Osbourn 教授はオーツ麦の発芽初期の根毛において抗菌性サポニンが生産され、そのサポニンの有無がエンバク立枯病菌に対して罹病性もしくは抵抗性を決定する因子の一つとなっていることを明らかにした (Haralampidis K et al., PNAS 2001)。この解析ではオーツ麦の変異体 *Sad1* および *Sad2* を単離し、代謝産物の化学構造解析と感染実験によりそのメカニズムを明らかにした。さらにサポニンを生合成できない変異体 *Sad1* (beta-amyrin 合成酵素) および *Sad2* (P450 系酸化酵素) の原因遺伝子を同定することにより、その代謝経路 (図 2) も明らかにしている (Qi X et al., PNAS 2004)。配糖化トリテルペンであるサポニンやトリテルペン誘導体は動物生体内に吸収後、抗酸化作用や抗ガン作用など数多くの有用な生理学的機能を有することも知られている。抗ガン作用、抗酸化作用など非常に有用な生理学的機能を有するこのタイプのサポニンは Dammarane-type saponin と呼ばれる。メバロン酸代謝経路から派生するステロール、トリテルペン生合成経路においては、Dammarane-type saponin 生合成経路以外に Cycloartenol を代謝中間体とする plant sterols、brassinosteroids 生合成経路、beta-amyrin を代謝中間体とする植物の抗菌性サポニンである Oleanane-type saponin 生合成経路の 2 つがあり、これら 3 代謝経路における分岐が *Oxidosqualene cyclases* (*OSCs*; *Cycloartenol Synthase*, *Dammarene-diol Synthase*, *beta-amyrin synthase*) により制御されることが知られている (図 2)。



(図 2) サポニン・トリテルペン・ステロール

ルの生合成経路。

## 2. 研究の目的

近年、gene for gene theoryに基づくレース特異的抵抗性や非宿主抵抗性、PAMPs, MAMPsに基づく抵抗性などの抵抗性反応のシグナル伝達経路に関する解析は急速に進み重要な成果が数多く蓄積されてきた。しかし、どれも類似したシグナル伝達経路を取り、量的な性質やタイミングにおいてのみその反応が異なるということが示唆され始めてきた。感染の成否の指標とされる応答も、結果的且つ派生的な事象を見ている例も少なくない。したがって現在明らかにされているシグナル伝達経路の働きだけでは、重篤な病徴を引き起こす植物の病原菌に対する耐病性の獲得を広範囲に期待することはなかなか難しいと考えられている。植物の多様な耐病性を獲得するためには、これら類似した抵抗性反応のシグナル伝達経路はもちろん、それ以外の植物が保持する様々な抵抗性能を検討することは今後の耐病性研究において是非に興味深い。本研究は潜在的抵抗性としてのホメオスタシス（細胞恒常性）機能と抗菌性二次代謝産物生産に注目し、これらの植物生理学的及び植物二次代謝学的視点から植物細胞が本来潜在的に持つ抵抗性を模索・解析することにより両者を利用した植物耐病性獲得へアプローチしようとする試みである。得られた知見からは近い将来育種植物に耐病性を賦与することが期待される。

①ホメオスタシス破壊による抵抗性獲得に関しては、ホメオスタシス破壊による抵抗性の誘導機構、即ち過敏感細胞死及び抵抗反応シグナル伝達機構と細胞周期制御機構間のネットワークをサイレンシング法及び遺伝子過剰発現法により解析を試みて、植物細胞生理学的かつ植物病理学的側面の両面から解析することを目的としている。

②抗菌性二次代謝産物サポニン生産による耐病性獲得に関しては、我々は同じ単子葉植物であるイネにおいて Anne Osbourn 教授と共同研究を行いつつ、このオーツ麦での遺伝子解析の成果を利用してサポニン非生産植物イネへのサポニン生合成能の賦与を試みる。すでに我々はイネがサポニンを生産していないというデータを LC/MS や GC/MS 分析から得ている。そこでサポニン基本骨格生合成に必須であり重要と考えられている 2 種類の酵素、OSC 遺伝子群 (*Sad1*) と P450 系酸化酵素遺伝子 (*Sad2*) に注目する。このイネにおいて植物抗菌物質サポニン生合成系遺伝子群の同定や発現解析、酵母を用いた酵素活性や基質特異性に関する解析をまずは目指す。その後サポニン生合成関連遺伝子群高発現イネの作出とこれら植物におけるトリテルペン、サポニン、ステロールに関する成

分分析を行い、サポニン非生産植物イネへ抗菌性サポニン生合成能の賦与を試み、抗菌性サポニン生産性イネの作出による耐病性の獲得を目指す。さらにできれば米（イネ種子）において新規機能性サポニンの生合成を試み、有用なサポニン及びトリテルペン生産性多機能食品としてのサポニン米の作成も目指す。

## 3. 研究の方法

### (1) 「ホメオスタシス破壊による抵抗性獲得」:

①抵抗性の上昇に Cdc27B 因子が直接関与しているのかどうか確かめるため本 Cdc27B 因子の一過的高発現植物体を作成し、抵抗性についての解析を試みる。②Cdc27B 因子サイレンシング個体に対してウリ炭疽病菌 (*C. lagenarium*) 以外の例えばタバコ野火病菌 (*P. syringae* pv *tabaci*) などの病原菌 (compatible) による抵抗性の確認と病徴観察を行う。③酵母の APC/C 複合体において Cdc27B 因子と同じアダプター因子であり 3 者間において相互作用することが知られている Cdc16, Cdc23 の両因子についてベンサミアータタバコからの単離とそれら因子のサイレンシングによる細胞死誘導や抵抗性誘導について Cdc27B 因子の場合と同じようにサイレンシング解析を進めて行く。④細胞死及び抵抗反応シグナル伝達機構と細胞周期制御機構間のネットワークについて他のモデル植物 (アラビドプシスとイネ) について解析を広げる。アラビドプシスについては、APC/C 細胞周期制御因子遺伝子やその変異体が細胞周期と植物成長の観点からすでに単離されており (Capron et al, *Plant Cell* 2003; Blilou et al, *Genes Dev* 2002)、これら遺伝子や変異体について単離、入手などして解析を試みる。⑤アラビドプシスやイネ変異体における病原菌 (compatible) であるトマト斑点病菌 (*P. syringae* pv *tomato*)、イネいもち病菌 (*M. grisea*) などの病原菌による抵抗性の確認と病徴観察を行う。⑥新規細胞死については蓄積されているガラス様結晶体の物質分析についても解析を進めその生理学的意義を明らかにしたい。

### (2) 「抗菌性二次代謝産物サポニン生産による耐病性獲得」:

①サポニン/トリテルペン/ステロール生合成系遺伝子群である OSC 遺伝子群や P450 系酸化酵素群における候補遺伝子の同定と遺伝子構造及び発現解析を行う。基本的に Dammarane-type saponin 生合成経路と Oleanane-type saponin 生合成経路は OSC 遺伝子群によりその分岐が制御されていることからイネ OSC 遺伝子群には特に注目して分子解析をおこないたい。②イネ植物のサポニン生合成経路ではオーツ麦と同様に根毛・発芽時特異的な遺伝子発現がみられ

るのか発現解析を試みる。③イネにおけるサポニン生合成のいずれの経路でその代謝が減退もしくは停止しているのか、その原因となる経路（遺伝子）を同定する。④同定された変異遺伝子及び関連遺伝子群を用いたステロール生合成変異酵母における酵素活性解析を行う。⑤イネにおいてどのような抗菌性サポニンが生産されるのかは現時点では未知であるが参考実験としてオーツ麦生産サポニンのイネ植物に対する病原菌への抗菌スペクトル（抗菌活性）解析も同時に行う。オーツ麦生産サポニンがどのようなイネの病原菌に抗菌活性を発揮するのかは興味を持たれる。将来的にはイネ生産サポニンによる病原菌（compatible）（特にイネいもち病菌）に対する抗菌活性に関する解析も行う。⑥次いで植物での相補実験を行う。標的遺伝子を導入した組換え体イネ植物を作出する。その後組換え体イネ植物におけるサポニン／トリテルペン／ステロール代謝産物の TLC 分析、LC/MS/MS 分析および GC/MS 分析を行う。⑦得られる新規サポニンや新規トリテルペンの化学分析による構造決定と動物への薬理活性解析も併せて行いたい。

#### 4. 研究成果

##### (1) 「ホメオスタシス破壊による抵抗性獲得」

に関して：タバコ植物-INF1エリシチン（エリシター）間の非宿主抵抗性において過敏感反応を負に制御する抑制因子Cdc27Bを同定・単離した。Cdc27B遺伝子は細胞周期制御因子であり、エリシター処理によりその遺伝子発現が抑制されることから、Cdc27B遺伝子発現と抵抗性発現間の関係をサイレンシング法及び遺伝子過剰発現法により解析を試みた。その結果この遺伝子発現を抑制すると極一部の細胞における細胞死（図1）や植物全体に典型的な過敏感反応、すなわち抵抗性遺伝子群の発現、カロス蓄積、病原菌（ウリ炭疽病菌）への抵抗性誘導などが起こることが分かった。しかしながらこの細胞死（図1）についてはその細胞死シグナルを周辺の細胞に伝達していないことから、Cdc27B因子本体が細胞死現象に直接関与している可能性は低いものの、過敏感細胞死及び抵抗反応シグナル伝達機構と細胞周期制御機構間のネットワークの一翼を担っていることが期待された。（Kudo et al, Mol Plant Pathol 2007）。そこでベンサミアータタバコのNbCdc27B遺伝子が抑制的な因子として働いている可能性についてさらに分子解析を進めるために、このNbCdc27B遺伝子の全長、N末端半分、C末端半分をベンサミアータタバコにおいてそれぞれ一過的に過剰発現させることによる防御応答反応への影響を調べた。その結果、NbCdc27B遺伝子の全長、N末端半分、C末端半を一過的過剰発現させたタバコ植物における防御応答反応への影響に

ついては、その防御応答反応に再現性が得られなかった。原因はNbCdc27B遺伝子を導入したアグロバクテリア菌増殖中に菌体内からNbCdc27B遺伝子をもつT-DNAプラスミドが欠落することが分かり、NbCdc27B遺伝子はその菌体の増殖を抑制している可能性が考えられた。CaMV35Sプロモーターはアグロバクテリア菌内においても導入遺伝子の発現を誘導することから、CaMV35SプロモーターとNbCdc27B遺伝子の間にイントロンを導入したベクターを再構築した。これによりアグロバクテリア菌内での目的遺伝子の発現が制限されたことにより菌の増殖問題が解決された。そこでNbCdc27B遺伝子が防御応答に抑制的な因子として働いている可能性について改めて分子解析を進めるために、このNbCdc27B遺伝子の全長、N末端半分、C末端半分をベンサミアータタバコにおいてそれぞれ一過的に過剰発現させることによる防御応答反応への影響について再度調べた。その結果、INF1エリシチンを用いたエリシター刺激による過敏感細胞死を抑制しているような明らかな結果は得られず、さらに様々な防御応答遺伝子発現にも顕著な変化は見られなかった。このことは本因子の単独過剰発現による防御応答反応への明確な影響は見られないことを示していた。本因子は他の多くの因子と複合体を形成し、E3ユビキチンリガーゼ活性を保持することから複合体形成を伴って防御応答シグナル伝達に関与する制御タンパク質の分解消化に関与している可能性が高いと考えられ、単独での過剰発現では防御応答反応に影響を与えなかった可能性がある。

##### (2) 「抗菌性二次代謝産物サポニン生産による耐病性獲得」

に関して：すでに本研究課題を開始する前にLC/MSやGC/MS分析の結果からイネ幼苗の幼根や葉ではサポニン及びトリテルペンやそれら中間体を全く生産していないことが分かっていた。そこで、本研究課題では以下のことを明らかにした。①トリテルペン生合成の鍵酵素であるOSC遺伝子群についてイネ植物ゲノムについて分子進化学的解析を試みたところ、イネゲノム中にはOSC遺伝子は12種類存在しており、そのうち、beta-amyirin synthase (AsBAS1) 遺伝子に最も近かった5つの遺伝子では遺伝子発現が非常に低く、どれもbeta-amyirin synthase 遺伝子機能を示さない可能性が示唆されたこと。②P450系sterol demethylase 遺伝子はイネゲノム中には12種あることが分かっている（Nelson DR, et al., Plant Physiol 2004）が、そのうちの1つが遺伝子の相同性や幼根で強く発現するというパターンからトリテルペン合成に関与する可能性が高いこと。③イネやオオムギの病原菌（オオムギうどんこ病菌

*Blumeria graminis* f. sp. *Hordei*, イネいもち病菌 *Magnaporthe oryzae*, イネごま葉枯れ病菌 *Bipolaris oryzae*) に対してアベナシンサポニンが感染阻害活性を有すること。④またエンバクの *OSC* 遺伝子である *beta-amyrin synthase* 遺伝子 (*AsbAS1*) を導入した形質転換イネの作出を行い, その次世代選抜組換え体 (T1 世代) 種子を 5 ライン得た。⑤この 5 ラインの T1 世代幼苗についてはハイグロマイシン耐性と併に *AsbAS1* 遺伝子の染色体への導入が PCR により確認できた。⑥次いでその遺伝子発現について RT-PCR による確認を行ったところ, 3 ラインについては遺伝子発現が確認されたが, 残りの 2 ラインは発現が確認できなかった。恐らくこれら 2 ラインは導入外来遺伝子へのエピジェネティックな現象により発現が停止しているものと考えられた。今後, この組換えイネの代謝産物の化学分析を行いたい。

## 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)

本研究課題により得られた研究成果

[雑誌論文] (総数計 8 件全て査読有)

- ① Taguchi F, Suzuki T, Inagaki Y, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y: (2010) The siderophore pyoverdine of *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605 is an intrinsic virulence factor in host tobacco infection. *J. Bacteriol.* 192: 117-126.
- ② Taguchi F, Suzuki T, Takeuchi K, Inagaki Y, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y: (2009) Glycosylation of flagellin from *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605 contributes to evasion of host tobacco plant surveillance system. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 74: 11-17.
- ③ Yakushiji S, Ishiga Y, Inagaki Y, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y. (2009) Bacterial DNA activates immunity in *Arabidopsis thaliana*. *J. Gen. Plant Pathol.* 75: 227-234.
- ④ Naito K, Taguchi F, Suzuki T, Inagaki Y, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y (2008) Amino acid sequence of bacterial microbe-associated molecular pattern flg22 is required for virulence. *Mol Plant-Microbe Interact.* 21 (9): 1165-1174.
- ⑤ Higashi, K., Ishiga, Y., Inagaki, Y., Toyoda, K., Shiraishi, T. and Ichinose, Y. (2008) Modulation of defense signal transduction by flagellin-induced WRKY41 transcription factor in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Genet. Genomics* 279 (3): 303-312.

- ⑥ Marutani, M., Taguchi, F., Ogawa, Y., Hossain, M.M., Inagaki, Y., Toyoda, K., Shiraishi, T. and Ichinose, Y. (2008) Gac two-component system in *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* is required for virulence but not for hypersensitive reaction. *Mol. Genet. Genomics* 279 (4) 313-322.
- ⑦ Sasabe, M., Naitoh, K., Suenaga, H., Ikeda, T., Toyoda, K., Inagaki, Y., Shiraishi, T. and Ichinose, Y. (2007) Elicitin-responsive lectin-like receptor kinase in BY-2 cells. *DNA Sequence.* 18: 152-159.
- ⑧ Kudo C, Suzuki T, Fukuoka S, Asai S, Suenaga H, Sasabe M, Takano Y, Okuno T, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y, Inagaki Y (2007) Suppression of *Cdc27B* induces plant defense responses. *Mol Plant Pathol.* 8(4): 365-373.

[学会発表] (総数計11件)

- ① Inagaki Y, Imaoka A, Fujita K, Arase S, Osborn A, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y: Anti-microbial activity of avenacin to fungal pathogens for cereals. The 1st KSPJ PSJ Joint meeting, Jeju, Korea, October 28-31, 2009.
- ② Inagaki Y, Imaoka A, Fujita K, Arase S, Osborn A, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y: Avenacin saponin has anti-microbial activity to fungal pathogens for cereals. XIV International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions, Quebec, Canada, July 19-23, 2009.
- ③ Inagaki Y, Imaoka A, Fujita K, Arase S, Osborn A, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y: Fungicidal activity of avenacin to fungal pathogens for cereals. Terpnet 2009, Tokyo, Japan, May 25-29, 2009.
- ④ 稲垣善茂・豊田和弘・白石友紀・一瀬勇規・Anne Osborn: イネ *CYP51 sterol demethylase* 遺伝子についての分子解析 第 50 回日本植物生理学会 名古屋 2009.3.21-24.
- ⑤ Inagaki Y, Hetherington G, Dicks J, Mutsukado Y, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y, Field B, Osborn A: Molecular analysis of genes implicated in triterpene synthesis in rice. 5th International Conference on Plant Metabolomics, Yokohama, Japan, July 15-18, 2008.
- ⑥ 稲垣善茂・豊田和弘・白石友紀・一瀬勇規・Anne Osborn: サポニン生合成に関

与するイネ *CYP51 sterol demethylase* 遺伝子の分子解析 平成 20 年度日本植物病理学会関西西部会 和歌山 2008. 9. 18-19.

- ⑦ 稲垣善茂・今岡敦子・藤田景子・荒瀬栄・豊田和弘・白石友紀・一瀬勇規・Anne Osbourn: サポニン生合成に関与するイネ *Oxidosqualene cyclase* 遺伝子の分子解析 平成 20 年度日本植物病理学会大会 松江 2008, 4, 26-28.
- ⑧ 稲垣善茂, Anne Osbourn: イネにおけるサポニン生合成経路についての分子解析 第 49 回日本植物生理学会 札幌 2008.3.20-22.
- ⑨ 稲垣善茂, Anne Osbourn: イネにおけるサポニン生合成経路遺伝子 *Oxidosqualene Cyclase* の分子解析 平成 19 年度日本植物病理学会関西西部会 岐阜 2007. 10. 6-7.
- ⑩ 稲垣善茂, 睦門由果子, 豊田和弘, 白石友紀, 一瀬勇規, オズボーン アン: イネにおける *Oxidosqualene Cyclase* 遺伝子群のゲノム構造と遺伝子発現 日本遺伝学会 第 79 回大会 岡山 2007. 9. 19-21.
- ⑪ Shiraishi M, Inagaki Y, Mohri S, Ono Y, Shiraishi T: Determination of Toxicity to Organisms in the Ashes from a Gasification Test Plant by Analyzing Transcriptional Change in a Model Plant Using a DNA Array Chip Loaded with 300 Oligonucleotides. Society of Environmental Toxicology And Chemistry -Europe, Porto, Portugal, May 21-24, 2007.

[図書] (総数計 1 件)

- ① 一瀬勇規・内藤佳奈・薬師寺 賢・常見和彦・Nguyen Linh Chi・田口富美子・鈴木智子・稲垣善茂・豊田和弘・白石友紀. *Pseudomonas syringae* の MAMPs と植物応答. ゲノム情報を活用した植物感染生理学の展望. (石井英夫他編) 日本植物病理学会 東京. p. 93-102. (2008).

[産業財産権]

- 出願状況 (総数計 0 件)  
○取得状況 (総数計 0 件)

[その他]

ホームページ等

(1)

<http://www.okayama-u.ac.jp/user/agr/nougaku0201.htm>

(2)

<http://www.cc.okayama-u.ac.jp/~yinagaki/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

稲垣 善茂 (INAGAKI YOSHISHIGE)  
岡山大学・大学院自然科学研究科・准教授  
研究者番号: 50280764

### (2) 研究分担者

無し

### (3) 連携研究者

オズボーン アン (Anne Osbourn)  
ジョンイネスセンター (英国)  
植物代謝部門・部門長/教授  
研究者番号: 無し