

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 6 月 3 日現在

機関番号：32682

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18H02208

研究課題名(和文) CERK1共受容体を介する植物防御と共生応答機構の解明

研究課題名(英文) Mechanisms of CERK1 co-receptor-mediated plant defense and symbiotic responses

研究代表者

賀来 華江 (KAKU, HANA E)

明治大学・農学部・専任教授

研究者番号：70409499

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 10,600,000円

研究成果の概要(和文)：CERK1は、微生物由来の糖鎖性リガンド誘導型防御応答に関わる重要なLysM受容体である。イネでは、OsCERK1は防御応答と菌根菌共生応答に關する主要な分子であるが、その相反する応答機構は不明である。本研究は、OsCERK1に構造的と機能が類似するOsCERK2を同定し、OsCERK1/2欠損変異体を用い、改変したOsCERK1の形質転換体を作出し、解析を進めている。我々は、CERK1の細胞外および細胞内領域における受容体複合体の形成が、防御応答及び共生応答に關与することを明らかにした。一方、AtCERK1の活性化及び受容体下流分子の制御機構の解析を進め、新たな知見を得ることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

世界の農作物は年間十数%が病害により失われ、この損失は数億人の食糧に匹敵する。しかし、植物はそう簡単に病気にはならない。植物には侵入する微生物のもつ特有な分子(MAMPs)を非自己として検出・排除する基礎的抵抗性(植物免疫)を持っている。本研究では植物免疫に關与するLysM受容体の受容・活性化機構の解析の成果は、植物の防御応答起動機構の解明だけでなく、“植物がLysM受容体を介して、どのように病原菌と共生菌の受け入れと相反する応答の切り替えを可能にするのか”など、生物学的に重要な多くの現象を理解する鍵になると考えられ、新規な病害抵抗性作

研究成果の概要(英文)：CERK1 is a LysM receptor kinase involved in the initiation of defense responses derived from carbohydrate ligand of bacterial and fungal cell walls. OsCERK1 is a bifunctional receptor, serving not only for the chitin/LPS-triggered defense response but also for arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis in rice, although the regulatory mechanism of these contradictory system is still unknown. In this study, we identified OsCERK2, which is structurally and functionally similar to OsCERK1. We found that the extra/intracellular region of CERK1 plays an important rule for the receptor complex formation to initiate the defense and symbiosis responses. We also indicated that several phosphorylation sites of AtCERK1 have critical function for the regulation of activation and downstream signaling.

研究分野：植物免疫学

キーワード：植物免疫 キチン LysM受容体 防御応答 共生応答

1. 研究開始当初の背景

植物が持つ、MAMP(Microbe-Associated Molecular Pattern, 微生物固有の分子パターン)認識に基づく免疫応答機構は、多くの潜在的病原菌に対する抵抗性に寄与していると考えられ、農業的・生物学的観点から世界的に注目を集めている。これらの MAMP に対する植物受容体及び受容体の下流シグナル伝達系の解析研究が盛んに進められている。申請者らが同定した LysM ドメインを細胞外領域にもつ受容体(LysM 受容体)は、キチンやペプチドグリカンなどの糖質性 MAMPs の認識に関わっている。

申請者らはこれまで真菌の MAMP であるキチンに着目して、その認識・応答に関わる LysM 型受容体/共受容体(OsCEBiP, At/OsCERK1)や受容体直下流の因子を同定してきた。この過程で、イネとシロイヌナズナにおいて、イネでは OsCEBiP、シロイヌナズナでは AtCERK1 のようにキチンリガンドの結合の主体となる分子が異なるものの、細胞内シグナルリングの起点となるのは、いずれも LysM 型受容体キナーゼである CERK1 分子であることを明らかにしている。一方、At/OsCERK1 分子が細菌の MAMP であるペプチドグリカン応答にも関与していることが示されており、また *atcerk1* 変異体では真菌だけでなく細菌に対する抵抗性も低下することからも、CERK1 が植物免疫機構において中心的な分子の一つであることがわかってきた。さらに、病原菌が分泌する複数のエフェクターが CERK1 のシグナル伝達系をターゲットにしていることが明らかになっており、病原菌側の解析からも CERK1 を介した防御応答の起動が植物免疫において重要であることが示されている。

一方、申請者らは *oscerk1* 欠損イネを用いた解析から、OsCERK1 が LPS 防御応答系にも関わる重要な分子であることを見出している。しかし、シロイヌナズナ AtCERK1 やそのほかの LysM レセプター様キナーゼ(LysM-LPK)は LPS 防御応答系に関与していない。OsCERK1 を介した LPS 認識機構が明らかになれば、植物間及び動物との比較において、全く新たな LPS 受容機構の発見となり、世界的にもインパクトの高い知見となると考えられる。

その一方で、申請者らは AtCERK1 のキナーゼ領域のキチン防御応答の活性化に関わる複数の自己リン酸化残基を同定しており、さらに AtCERK1 のキナーゼ領域に特定のアミノ酸配列(YAQ)の導入が本来備わっていない共生応答能力が付与されることを明らかにしている。またこれに関連して、イネ *oscerk1* 欠損変異体の解析から、OsCERK1 が菌根菌共生の初期応答に関わる分子であることを明らかにした。このことはイネ OsCERK1 が防御と菌根菌共生の相反するシグナル応答系に関わっていることを示唆しているが、同じキナーゼ領域がどのように相反する両極の応答系の制御を可能にできるのかについては不明である。

2. 研究の目的

植物免疫に関わるキチン CERK1 は細菌と真菌由来の糖質性 MAMPs に対する防御応答系だけでなく、イネ OsCERK1 では菌根菌共生応答にも関与するマルチ機能をもつ共受容体である。当研究グループは OsCERK1 がグラム陰性菌の構成成分であるリポ多糖(LPS)に対する防御応答系にも関与する新規の知見を得、シロイヌナズナや既知のヒトの LPS 認識・応答系とは全く異なっている機構であることを見出した。本研究ではイネ LPS 防御応答機構の解明を目指すとともに、先行研究で進めているイネ及びシロイヌナズナのキチン防御

応答系における受容体の活性化機構及びイネ菌根菌共生応答機構の解析を進め、これらの研究情報に基づいて植物における CERK1 の生物学的意義の解明を目指す。さらに植物の持つ独自の LysM 受容体を介する防御応答や共生応答の切り替えメカニズムの解析の成果が、高い耐病性をもつ植物体及び新たな有用な機能を付加した作物の作出につながることを目指す。

3. 研究の方法

(1) LPS 結合性を持つ分子の探索及び解析には、その特異性を検出するための Tag 標識した LPS リガンドの作成が必要である。LPS は、脂質部分である Lipid A、コアオリゴ糖、O-抗原多糖の 3 つの構造から成り、エリシター活性は LipidA が重要である。LPS 及び LOS (リピド A とコアオリゴ糖のみを含む) 糖鎖部分を NaIO₄ によって酸化されたアルデヒド基を用いて、ビオチン化標識を行うことによりビオチン化 LPS 及びビオチン化 LOS を作成し、エリシター活性を保持しているかどうかを活性酸素の生成を指標に評価した。

(2) OsCERK1/2 のダブル欠損イネ植物体 (*oscerk1oscerk2*) に、OsCERK1 ネイティブプロモーターで OsCERK1 を導入した相補植物体 (*OsCERK1/oscerk1oscerk2*) 及び OsCERK1 の細胞外ドメインのアミノ酸配列領域やアミノ酸部位を部分的に置換・改変した OsCERK1 を導入した変異体植物体 (*M-OsCERK1/oscerk1oscerk2*) を作成した。それぞれの変異体の種子のホモ個体を選抜し、それらの種子は菌根菌接種操作を行い、他方では種子からカルスを誘導して、安定な培養細胞ラインを作出した。培養細胞はキチン処理を行い、キチン誘導型活性応答の生成及び防御応答遺伝子の発現解析を行った。一方、菌根菌の接種から 15 日後のそれぞれの植物体の根の部位を切断し、KOH、酢酸溶液で処理し、その後トリパンブルー溶液で染色を行い、ラクトグリセロール溶液にて保存し、試料は蛍光顕微鏡にて観察した。

(3) MAMP 応答解析の新たな解析法として、シロイヌナズナの培養細胞株の樹立を行った。滅菌したシロイヌナズナ種子の種皮を実体顕微鏡下に剥き、22℃、暗条件でカルスの誘導を行った。作出したカルスを 100 ml フラスコに CIM 液体培地 (30 ml) に移植し、暗所、22℃、120 rpm で培養した。液体培養細胞は、1 週間ごと網で裏ごし繰り返し、継代培養をおこなった。その後培養細胞にキチンオリゴ糖を処理し、活性酸素の生成及び防御応答遺伝子の解析を行った。

(4) AtCERK1 の欠失変異体 (*atcerk1-2*) に種々のアミノ酸残基置換 *AtCERK1* を形質転換し、得られたそれぞれの形質転換体に対してキチン 7 量体 (GN7) を処理し、その活性酸素応答および防御応答関連遺伝子の発現誘導量を解析した。また、大腸菌発現系を利用して発現、精製した GST タグを付加した *AtCERK1* の細胞内アミノ酸置換した GST-CERK1cyt に対して ATP 存在/非存在下でリン酸化反応を行った試料を SDS-PAGE、ウエスタンブロッティング後、種々の抗体で検出をおこなった。

(5) ベンサミアナタバコの膜画分を用いた共免疫沈降実験において、アグロバクテリウムを感染させたベンサミアナタバコの葉を回収し、速やかに液体窒素下にて粉碎した。さらに、葉と等量の水相緩衝液を加え、ヒスコトロンを用いて破碎後、遠心分離及び超遠心分離操作により膜画分を回収した。膜画分は可溶性緩衝液で溶解後、回収した上清に対してして、HA アガロースを添加し、一晚回転撹拌した。PrepSpin Column に溶液を添加し、遠心することにより、HA アガロースを回収した。その後、Wash バッファーで洗い操作を行った。その後、SDS バッファーを添加・加熱し、遠心することで溶出した。溶出した試料は、SDS-PAGE、ウエスタンブロッティング後、転写膜を対応する抗体で検出し

た。

4. 研究成果

(1) LPSは、脂質部分である Lipid A、コアオリゴ糖、O-抗原多糖の3つの構造から成る。LPS 結合性を持つ分子の探索及び解析には、その特異性を検出するための Tag 標識した LPS リガンドの作成が必要である。また、LPS エリシター活性を持つと考えられる Lipid A に影響が起きない状態で Tag 標識を行う必要である。我々は、糖鎖部分を NaIO₄ によって酸化されたアルデヒド基を用いて、ビオチン化標識を行うことが有効であると考えた。そこで、LPS と LOS

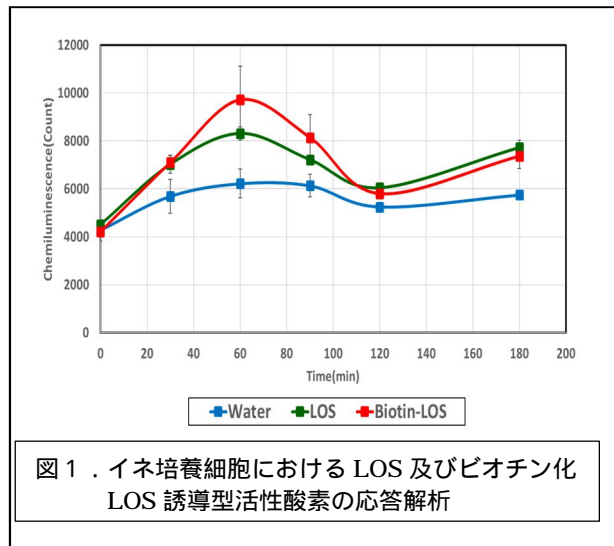


図1. イネ培養細胞における LOS 及びビオチン化 LOS 誘導型活性酸素の応答解析

(リピド A とコアオリゴ糖のみを含む)を用い、また NaIO₄ の処理濃度条件の検討を行い、ビオチン標識したリガンド用試料を作成し、これらのビオチン化 LPS 及びビオチン化 LOS にはエリシター活性を保持していることを確認した(図1)。

(2) イネキチン受容体 OsCERK1 と構造的相同性の高い LPK10 は OsCERK1 と同様にキチン防御応答と相反する菌根菌共生応答にも関与することを明らかにし、LPK10 が OsCERK1 の機能的パラログであると考え LPK10 を OsCERK2 と名付けた(図2)。しかし、OsCERK1 はイネキチン防御応答の主要な受容体であることが変わりなく、キチンリガンドに対する結合性が弱い、ほとんどない。OsCERK1 がどのようにリガンド結合性を持つ OsCEBiP

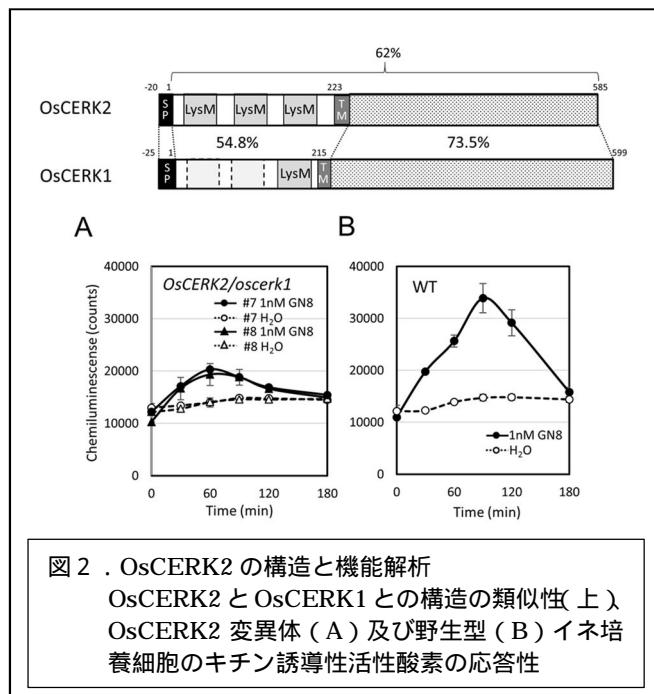


図2. OsCERK2 の構造と機能解析
OsCERK2 と OsCERK1 との構造の類似性(上)、
OsCERK2 変異体 (A) 及び野生型 (B) イネ培養細胞のキチン誘導型活性酸素の応答性

と複合体を形成し、キチン防御応答系を起動させるのかについて不明である。そこで、OsCERK1/2 のダブル欠損イネ植物体 (*oscerk1oscerk2*) に OsCERK1 を導入した相補植物体及び OsCERK1 の細胞外ドメインの特定なアミノ酸配列領域やアミノ酸部位を部分的に置換・改変した OsCERK1 変異体植物体 (M-OsCERK1) を作成し、それぞれのカルスから培養細胞ラインを作出した。OsCERK1 相補体胞は、野生型と同様のキチン誘導型活性酸素の活性を示したが、M-OsCERK1 はキチン誘導型活性酸素の応答が著しく阻害されているだけでなく、菌根菌の侵入も阻害することが明らかになった。現在、菌根菌共生に関わる OsCERK1 以外の受容体が明らかになっていないが、本研究により、防御応答及び共生応答の起動において、受容体の細胞外領域における複合体の形成メカニズムが類似していることを示す興味ある結果となった。

(3) シロイヌナズナを用いる簡便な防御応答解析の一つに活性酸素生成の測定があり、これまで、シードリングやリーフディスクを主に用いられているが、植物体の個体による差異、試薬の浸透性や応答性の違いから、その改善が必要であった。そこで、シロイヌナズナの野生型および各種変異体の種子を同一な操作からカルス誘導して作成した培養細胞株を用い実験を行った結果、遺伝的背景の異なる細胞株間での応答の比較が可能であることを示し、また樹立した培養細胞株が、薬理的解析にも応用可能であることが示された(図3)。

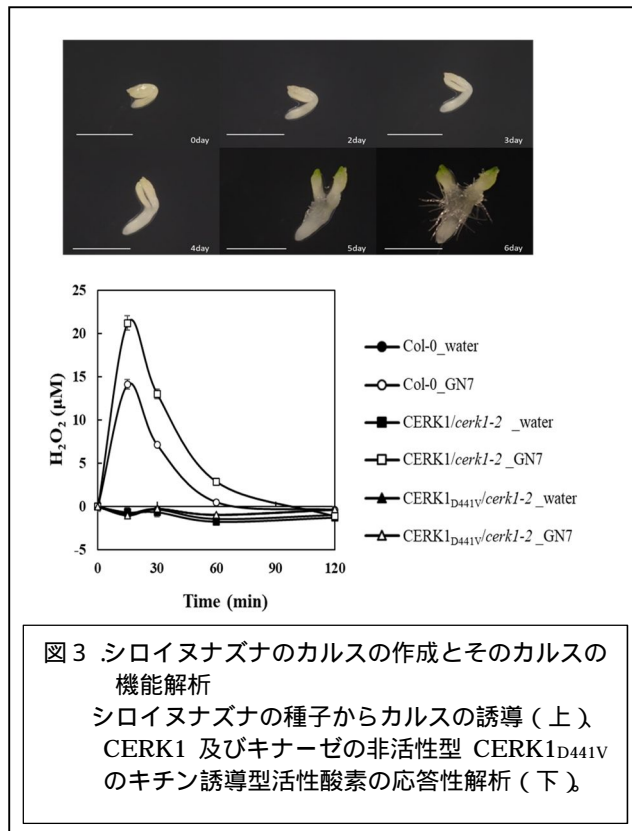


図3 シロイヌナズナのカルスの作成とそのカルスの機能解析
シロイヌナズナの種子からカルスの誘導(上)
CERK1 及びキナーゼの非活性型 CERK1_{D441V}
のキチン誘導型活性酸素の応答性解析(下)

(4) キチンを介する防御応答系の活性化は、受容体がキチンリガンドを認識・受容した情報を細胞内の伝

達することである。これまで、我々は AtCERK1 の個々の自己リン酸化部位について機能解析を進め、AtCERK1 の細胞内領域にある 479 及び 573 番目のスレオニン残基 (T479, T573) 及び 428 番目のチロシン残基 (Y428) が自己リン酸化を介したキナーゼの活性化に関わることを明らかにしている。本研究では AtCERK1 の S493 が AtCERK1 自己のキナーゼ活性制御には関与せず、受容体の直下流にある PBL27 や PUB4 のシグナル伝達因子のトランスリン酸化に関与することを明らかにした。この結果は、CERK1 を介する防御応答のシグナル伝達機構の解明につながる重要な情報であると考えられる。

(5) シロイヌナズナ AtCERK1 では、イネ OsCEBiP 様分子を必要とせず、AtCERK1 が直接キチンリガンドに結合し受容体複合体を形成・自己リン酸化により、下流分子をリクルートして情報が伝達される。我々は AtCERK1 受容体の直下流分子として、これまで E3 ユビキチンリガーゼ PUB4 を同定したが、PUB4 が次にどの分子を制御しているのかが不明であった。我々は網羅的にキチン誘導型ユビキチン化タンパク質の解析を行い、PUB4 が制御すると推測される候補分子を得ている。今後イネ及びシロイヌナズナの解析を進めることにより、植物の防御応答と共生応答のメカニズム全貌が明らかになることが期待できる。

(6) LysM 受容体キナーゼ型分子の細胞内領域における防御と共生応答のシグナル仕分けを明らかにするために、ミヤコグサ (*Lotus japonicus*) の根粒菌共生応答に関わる NjNFR1 と NjNFR5 の受容体複合体の形成に着目した。NjNFR1 に共生応答活性を保持していないがキチン防御応答活性を持つ AtCERK1 の細胞内領域部位と置換した分子をデザインし、NjNFR1 置換体と NjNFR5 の複合体の形成の相違をベンサミアナタバコ発現系による発現・精製した分子を用いて、共免疫沈降反応 (Co-IP) による相互作用解析を行った。その結果、両受容体の複合体の形成は、LjNFR1 の特定な細胞内構造が LjNFR5 との相互作用に重要であり、その領域に共生と防御応答シグナルの仕分けに関与することが推測された。

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 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Maruya Suzuki, Ryota Numazaki, Tomomi Nakagawa, Naoto Shibuya and Hanae Kaku	4. 巻 37
2. 論文標題 Cytoplasmic interaction of LysM receptors contributes to the formation of symbiotic receptor complex	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 359 362
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.20.0511a	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 Shingo Maruyama, Naoto Shibuya, Hanae Kaku, Yoshitake Desaki	4. 巻 15
2. 論文標題 Arabidopsis cell culture for comparable physiological and genetic studies	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2020.1781384	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 Wenxiu Ye, Shintaro Munemasa, Tomonori Shinya, Wei Wu, Tao Ma, Jiang Lu, Toshinori Kinoshita, Hanae Kaku, Naoto Shibuya, and Yoshiyuki Murata	4. 巻 117
2. 論文標題 Stomatal immunity against fungal invasion comprises not only chitin-induced stomatal closure but also chitosan-induced guard cell death	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proc. Natl. Acad. Sci. USA	6. 最初と最後の頁 20932 20942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1922319117	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 Masaki Kohari, Naoto Shibuya, Hanae Kaku	4. 巻 39
2. 論文標題 Simultaneous visualization of callose deposition and plasma membrane for live cell imaging in plant	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Cell Reports	6. 最初と最後の頁 1517 1523
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00299-020-02580-6	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 Maruya Suzuki, Issei Yoshida, Kenkichi Suto, Yoshitake Desaki, Naoto Shibuya, Hanae Kaku	4. 巻 60
2. 論文標題 AtCERK1 Phosphorylation Site S493 Contributes to the Transphosphorylation of Downstream Components for Chitin-Induced Immune Signaling	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1804-1810
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz096	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 Yoshitake Desaki, Shohei Takahashi, Kenta Sato, Kanako Maeda, Saki Matsui, Ikuya Yoshimi, Takaki Miura, Jun-ichi Jumonji, Jun Takeda, Kohei Yashima, Masaki Kohari, Takayoshi Suenaga, Hayato Terada, Tomoko Narisawa, Takeo Shimizu, Emi Yumoto, Koji Miyamoto, Mari Narusaka, Yoshihiro Narusaka, Hanae Kaku, Naoto Shibuya	4. 巻 60
2. 論文標題 PUB4, a CERK1-interacting ubiquitin ligase, positively regulates MAMP-triggered immunity in Arabidopsis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 2573-2583
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz151	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 Yoshitake Desaki, Hikaru Shimada, Shohei Takahashi, Chisa Sakurayama, Mika Kawai, Hanae Kaku, Naoto Shibuya	4. 巻 34
2. 論文標題 Handmade leaf cutter for efficient and reliable ROS assay	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 275-278
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.19.0921a	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 Yoshitake Desaki, Masaki Kohari, Naoto Shibuya, Hanae Kaku	4. 巻 85
2. 論文標題 MAMP-triggered plant immunity mediated by the LysM-receptor kinase CERK1,	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 J. Gen. Plant Pathol.	6. 最初と最後の頁 1-11
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 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 Maruya Suzuki, Issei Yoshida, Kenkichi Suto, Yoshitake Desaki, Naoto Shibuya1 and Hanae Kaku	4. 巻 -
2. 論文標題 AtCERK1 phosphorylation site S493 contributes to the transphosphorylation of downstream components for chitin-induced immune signaling	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 印刷中
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 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 -

〔学会発表〕 計21件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 宮田佳奈、細谷萌恵、杉山泰成、高橋勇人、 賀来華江
2. 発表標題 イネにおいてキチン誘導性防御応答と菌根菌共生応答を切り替える因子の探索
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 宮田佳奈, Luuk Rutten, Rene Geurts, 賀来華江
2. 発表標題 根粒着生する非マメ科植物パラセポニアを用いたCa ²⁺ スパイキング解析手法の開発
3. 学会等名 植物微生物研究会研究交流会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 丸山真吾、出崎能丈、島田日加瑠、高橋昌平、櫻山知彩、川井美佳、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 植物免疫応答を評価する新規手法の開発
3. 学会等名 第39回日本糖質学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 丸山真吾、高橋勇人、小川晃弘、渋谷直人、賀来華江、出崎能丈
2. 発表標題 比較可能な生理学的、遺伝学的研究に資するシロイヌナズナ培養細胞の開発
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 1. Masaki Kohari, Dexing Chen, Syuhei Ohashi, Naoto Shibuya, Hanae Kaku
2. 発表標題 Live cell imaging of chitin-induced callose deposition in Arabidopsis
3. 学会等名 International Society-Molecular Plant-Microbe Interactions XVIII congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yoshitake Desaki, Shohei Takahashi, Saki Matsui, Ikuya Yoshimi, Masaki Kohari, Emi Yumoto, Koji Miyamoto, Naoto Shibuya, Hanae Kaku
2. 発表標題 PUB4, a novel CERK1 interactor, positively regulates chitin-induced immune signaling
3. 学会等名 International Society-Molecular Plant-Microbe Interactions XVIII congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 賀来華江、出崎能丈、香西雄介、南栄一、渋谷直人、西澤洋子
2. 発表標題 ネ LysM受容体 OsCERK1を介するLPS防御応答
3. 学会等名 第38回日本糖質学会年会:日本糖質学会創設40周年記念大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 出崎能丈、高橋昌平、松井紗樹、吉見育也、丸山真吾、湯本絵美、宮本皓司、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 ユビキチンリガーゼPUB4はキチンシグナル伝達を正に制御する
3. 学会等名 日本植物病理学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hanae Kaku, Yoshitake Desaki, Hikaru Shimada, Shohei Takahashi, Chisa Sakurayama, Mika Kawai, Naoto Shibuya
2. 発表標題 Handmade leaf cutter for efficient and reliable ROS assay
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yoshitake Desaki, Yusuke Kouzai, Yusuke Ninomiya, Ryosuke Iwase, Yumi Shimizu, Keito Seko, Antonio Molinaro, Eiichi Minami, Naoto Shibuya, Hanae Kaku, Yoko Nishizawa
2. 発表標題 OsCERK1 regulates LPS-induced immune signaling in rice
3. 学会等名 INTERNATIONAL PLANT MOLECULAR BIOLOGY2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉見育哉、大久保拓哉、三浦駿希、湯本絵美、丸山真吾、宮本皓司、出崎能丈、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 シロイヌナズナCERK1相互作用因子PUB4はキチンシグナル伝達を正に制御する
3. 学会等名 第53回 植物感染生理談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小針政輝、大橋周平、陳徳興、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 キチンエリシター高感受性カロース蓄積評価系の構築
3. 学会等名 第53回 植物感染生理談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 長谷川駿、佐藤圭、神谷光太、白坂昂、安帝姫、出崎能丈、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 イネLysM型受容体様キナーゼOsLysM-RLK10の機能解析
3. 学会等名 第53回 植物感染生理談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 鈴木透、岩瀬良介、出崎能丈、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 イネ原形質膜上に存在するLPS結合タンパク質の探索
3. 学会等名 第53回 植物感染生理談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 賀来華江
2. 発表標題 植物LysM受容体を介するシグナル応答
3. 学会等名 環境および非自己応答機構から読み解く植物の巧みな生存戦略（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小針政輝、大橋周平、陳徳興、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 キチン誘導性カロース蓄積の解析
3. 学会等名 環境および非自己応答機構から読み解く植物の巧みな生存戦略
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉見育哉、大久保拓哉、三浦駿希、湯本絵美、宮本皓司、出崎能丈、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 シロイヌナズナCERK1相互作用因子PUB4の機能解析
3. 学会等名 環境および非自己応答機構から読み解く植物の巧みな生存戦略
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長谷川駿、高橋牧、丸山真吾、宮田佳奈、渋谷直人、賀来華江
2. 発表標題 菌根菌共生応答に関わるイネLysM-RLKの解析
3. 学会等名 環境および非自己応答機構から読み解く植物の巧みな生存戦略
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hanae Kaku, Naoto Shibuya
2. 発表標題 Plant innate immune signaling mediated by LysM-receptors
3. 学会等名 Keystone Symposia-Innate Immune Receptors」. Roles in Immunology and Beyond- (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yoshitake Desaki, Shohei Takahashi, Saki Matsui, Ikuya Yoshimi, Masaki Kohari, Emi Yumoto, Koji Miyamoto, Naoto Shibuya, Hanae Kaku
2. 発表標題 PUB4, a novel CERK1 interactor, positively regulate chitin-induced immune signaling
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 Maruya Suzuki, Ryota Numazaki, Tomomi Nakagawa, Naoto Shibuya, Hanae Kaku
2. 発表標題 Interaction of cytoplasmic domains of LysM receptors is an important factor to determine the direction of downstream responses, defense or symbiosis
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Jun Hirabayashi (ed.) T. Shinya, N. Shibuya and H. Kaku	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Humana Press	5. 総ページ数 693, (401-412)
3. 書名 Methods in Molecular Biology "Lectin Purification and Analysis"	

〔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
研究協力者	澁谷 直人 (Shibuya Naoto)		

6. 研究組織（つづき）

	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
研究協力者	西澤 洋子 (Nishizawa Yoko)		
研究協力者	出崎 能丈 (Desaki Yoshitake)		
研究協力者	宮田 佳奈 (Miyata Kana)		

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