

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 26 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2011～2014

課題番号：23248007

研究課題名(和文) アルタナリア病原菌の植物寄生性を決定するCD染色体の進化的起源と成立機構

研究課題名(英文) Evolutional origin of the conditionally dispensable chromosomes controlling plant infection in *Alternaria alternata* pathogens

研究代表者

柘植 尚志 (Tsuge, Takashi)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：30192644

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 38,400,000円

研究成果の概要(和文)：糸状菌のCD(Conditionally Dispensable)染色体とは、培地上での生育には必要ではないが、植物寄生など特定の生活環にのみ必要な染色体である。本研究では、宿主特異的毒素を生産し、異なる作物に感染する3つのアルタナリア病原菌について、毒素生成遺伝子(TOX)クラスターをコードするCD染色体の進化的起源と成立機構の解明を目指した。その結果、これらCD染色体は、共通領域とTOXクラスターを含む各病原菌特異的な領域からなり、共通な起源染色体にTOXクラスターが組み込まれて成立したことが明らかとなった。さらに、TOXクラスターの成立には遺伝子水平移動が関与したことが示唆された。

研究成果の概要(英文)：The CD (Conditionally Dispensable) chromosomes of plant pathogenic fungi are essential for the disease-causing capacity on host plants, but not for growth on media. We analyzed the structure and function of CD chromosomes of three pathogens of *Alternaria alternata*, which produce host-specific toxins (HSTs) as pathogenicity factors. The CD chromosomes of the three pathogens encode HST biosynthetic gene (TOX) clusters and are essential for their host-specific pathogenicity. The CD chromosomes were found to consist of large syntenic regions and pathogen-specific regions including TOX clusters. This result indicates that the syntenic regions are the core of the original, dispensable chromosome, and that the TOX genes were integrated into the original chromosome. Phylogenetic analysis of TOX genes suggests that a part of TOX genes was obtained from other fungi by horizontal gene transfer.

研究分野：植物病理学

キーワード：植物病原糸状菌 宿主特異的毒素 病原性 CD染色体 寄生性進化 遺伝子水平移動

1. 研究開始当初の背景

糸状菌のCD (Conditionally Dispensable) 染色体とは、培地上での生存・成育には必要ではないが、植物寄生など特定の生活環に不可欠な染色体を意味する。先に研究代表者らは、*Alternaria alternata* 病原菌群の植物寄生性がCD染色体によって決定されていることを見出した。CD染色体が最初に報告された生物は、エンドウ根腐病菌 (*Nectria haematococca*) であり、*A. alternata* は2例目である。

A. alternata は自然界に広く生息する本来腐生的な糸状菌であるが、本菌にはそれぞれ異なる作物に病気を引き起こす7つの病原性系統 (病原型、pathotype) が存在する。これら病原型の病原性は、宿主植物にのみ毒性を示す菌の第2次代謝産物 (宿主特異的毒素) によって決定されている。したがって、7つの病原型は、腐生的 *A. alternata* がそれぞれ固有の毒素生産能を獲得することによって病原菌化したと考えられ、病害発生の根本現象である“腐生菌からの病原菌誕生 (寄生性進化)”を研究するための好適なモデルである。

申請者らは、5つの病原型 (イチゴ黒斑病菌、ナシ黒斑病菌、タンゼリン brown spot 菌、リンゴ斑点落葉病菌、トマトアルターナリア茎枯病菌) から毒素生合成遺伝子 (TOX) ク

ラスターを単離し、TOXクラスターが各病原型の2.0 Mb以下の小型染色体に分布することを見出した。さらに、イチゴ菌、リンゴ菌、トマト菌から、小型染色体の欠落株を分離し、欠落株は毒素生産性と病原性を完全に失うが、培地上での成育、孢子形成などは正常であること、すなわちこれら染色体がCD染色体であることを明らかにした。なお、イチゴ菌、リンゴ菌、トマト菌は、それぞれデカトリエン酸エステル毒素 (AF毒素)、環状ペプチド毒素 (AM毒素)、ポリケチド毒素 (AAL毒素) を生産し、毒素感受性の作物品種にのみ病気を引き起こす (図1および2)。

生存上は不要な“余分な染色体”が宿主選択的な寄生性を決定するという事実は、植物病原菌研究の歴史のなかでも重要な発見である。そこで、イチゴ菌 NAF8 株の1.0 Mb染色体、リンゴ菌 IFO8984 株の1.4 Mb染色体、トマト菌 As-27 株の1.0 Mb染色体の構造と機能を解析し、CD染色体には生存には不必要な遺伝子とTOXのみがコードされている、CD染色体には複数セットのTOX領域が存在し、安定した病原性には複数コピーのTOXが必要である、CD染色体のTOX領域以外の構造は類似している、トマト菌のCD染色体は両腕が左右対称構造であるなど、多くのユニークな特徴を見出した (図3)。さらに、2つの病原型のプロトプラスト融合によって、ダブル毒素生産株の作出に成功し、CD染色体が宿主特異的な寄生性を付与する遺伝子の実体であることを実証した。

CD染色体の構造類似性は、起源となった dispensable 染色体の存在を示唆する大きな発見であった。当初、研究代表者らは、CD染色体そのものが、他種から水平移動したという仮説を考えていた。正直なところ、水平移動による成立では、CD染色体の特徴を羅列することはできても、その起源を探ることは難しく、研究の行き詰まりを感じていた。しかしながら先の研究から、CD染色体の成立

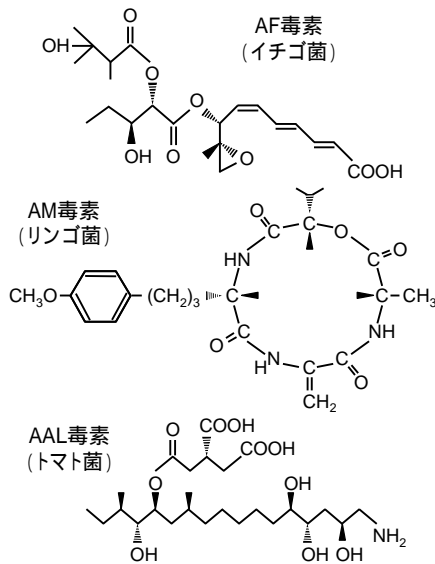


図1. 3病原菌の宿主特異的毒素の化学構造。

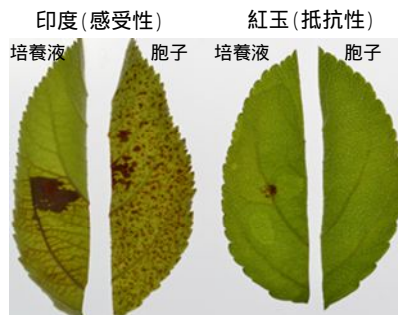


図2. リンゴ菌のAM毒素の毒性と病原性。感受性品種と抵抗性品種の左半葉に菌の培養液を有傷ドロップ処理、右半葉に孢子を噴霧接種 (24時間後)。

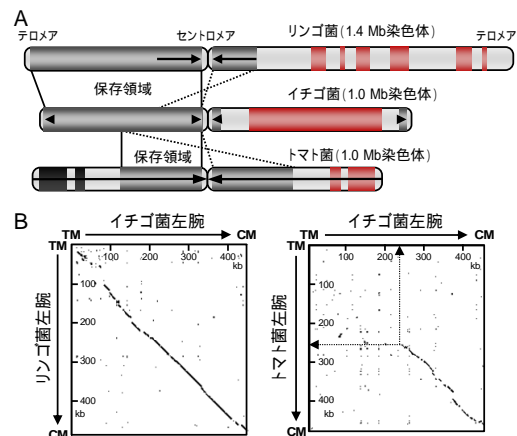


図3. (A) 3病原菌のCD染色体の構造。3病原菌のCD染色体には、保存領域 (■) が存在し、また、TOXクラスター (■) の一部が重複、分散して存在する。トマト菌のCD染色体の両腕はほぼ左右対称構造である。→ 両腕の共通領域。
(B) イチゴ菌左腕とリンゴ菌またはトマト菌左腕のH-プロット解析。BlastNで検出された相同部分が点で示されている。TM, テロメア; CM, セントロメア。

過程について、起源染色体のゲノム内構築、起源染色体への *TOX* 遺伝子群の組み込み、その後の *TOX* 領域の重複という具体的なステップが想定されるに至り、CD 染色体の進化的起源、さらに *A. alternata* における寄生性分化の軌跡を具体的に追跡することが現実的な課題となった。

2. 研究の目的

上述した研究成果は、*A. alternata* 病原菌群の宿主特異的な寄生性を決定する CD 染色体の構造と機能、さらに本菌ゲノムの可塑性に関する重要な新知見を提供とともに、CD 染色体遺伝子の網羅的な分子進化学的解析によって、その進化的起源と成立過程を浮き彫りにできる可能性を示している。また、プロトプラスト融合実験によって明らかにされた CD 染色体が本菌のゲノム中で付加的に共存できるという特徴は、菌株間の菌系融合によって CD 染色体が移動し、腐生的菌株の病原菌化を引き起こす可能性を示している。また、宿主植物が存在しない条件下では、CD 染色体欠落によって病原菌の腐生菌化が起こり、自然界では CD 染色体を介して“腐生菌 寄生菌現象”が繰り返されていることが想像される。

本研究では、7つの *A. alternata* 病原菌のうち、*TOX* クラスターが CD 染色体にコードされていることをすでに実証しているイチゴ菌、リンゴ菌、トマト菌を対象とした。基本構造が異なる毒素を生産するこれら3病原菌は、CD 染色体の起源、成立機構を研究する上で有効な材料と考えられる(図1)。本研究では、同一病原型の菌株間での CD 染色体の構造比較、腐生菌への *TOX* クラスターの導入による病原菌誕生の実験室レベルでの再現、CD 染色体にコードされる遺伝子群の詳細な分子進化学的解析、さらに腐生的菌株からの起源染色体の探索によって、CD 染色体の進化的起源と成立過程、さらに *A. alternata* 病原菌の成立機構の解明を目指した。

3. 研究の方法

本研究を開始する時点で、イチゴ菌 NAF8 株の 1.0 Mb 染色体、リンゴ菌 IFO8984 株の 1.4 Mb 染色体、トマト菌 As-27 株の 1.0 Mb 染色体の構造解析と構造比較は完了し、およそその *TOX* 領域の同定もほぼ完了していた。本研究では、以下の研究を実施した。

(1) 各染色体の配列から、100 アミノ酸以上をコードする遺伝子を再アノテーションするとともに、トランスポゾン様配列を同定し、染色体構造を確定した。また、先に推定した *TOX* 領域の遺伝子のうち機能未同定であった遺伝子について、遺伝子破壊法、遺伝子サイレンシング法を用いて、毒素生合成における機能を確認した。

(2) イチゴ菌の AF 毒素生合成遺伝子 (*AFT*)

クラスターにコードされる Zn(II)2Cys6 タイプの転写制御因子 (*AftR*) について、*AFTR* のサイレンシング株と高発現株を作出し、*AFT* クラスターの制御因子としての機能を検証した。

(3) 糸状菌において、第2次代謝のエピジェネティックな global regulator として *LaeA* が同定されている。*A. alternata* から *LaeA* 相同遺伝子 (*AaLaeA*) を単離し、遺伝子破壊によってその宿主特異的な毒素生産への関与について検証した。

(4) トマト菌の AAL 毒素生合成遺伝子 (*ALT*) クラスターを非病原性 (腐生的) *A. alternata* 菌株に導入することによって、毒素を生産し、トマトに病原性を示す菌株の作出を試みた。

(5) リンゴ菌とトマト菌の他の菌株について、それらの染色体をパルスフィールドゲル電気泳動によって分画し、*TOX* クラスターをコードする小型染色体を回収した。回収した染色体の塩基配列を解析し、菌株間で CD 染色体の構造を比較した。

(6) イチゴ菌とリンゴ菌の CD 染色体にコードされる全遺伝子について、データベース相同性検索によって相同遺伝子を探索し、分子系統解析によって CD 染色体遺伝子群の起源を推定した。

(7) 国産および外国産の非病原性 *A. alternata* 菌株から、PCR によって CD 染色体の保存領域を保有する菌株を選抜し、パルスフィールドゲル電気泳動によって座常染色体を同定した。

4. 研究成果

(1) 3病原菌の CD 染色体にコードされる遺伝子の再アノテーションを行い、全遺伝子のエクソン・イントロン構造、データベース相同性、推定機能、各種培地における転写パターンなどをカタログ化した。また、3病原菌の *TOX* 領域には多数のトランスポゾン様配列が分布していることを見出した。それらのほとんどは、欠失・挿入変異によって転移活性を失ったものであり、それらが *TOX* 領域の重複に関与したと考えられた。

遺伝子破壊と遺伝子サイレンシング法を用いて、*TOX* 候補遺伝子の毒素生合成における機能を解析した。イチゴ菌、リンゴ菌、トマト菌の毒素生合成に関与するそれぞれ 22 個、12 個、13 個の遺伝子を同定し、各 *TOX* クラスターの全貌をほぼ明らかにした(表1)。

表1. CD染色体にコードされる *TOX* 遺伝子数とコピー数

病原菌	<i>TOX</i> 遺伝子	遺伝子数	コピー数
イチゴ菌	<i>AFT</i>	22	2~7
リンゴ菌	<i>AMT</i>	12	1~4
トマト菌	<i>ALT</i>	13	2 or 4

また、イチゴ菌の *TOX* クラスターには、毒素の前駆物質を他の物質に変換し、毒素生産性を抑制する3個の酵素遺伝子もコードされていることを見出した。

(2) イチゴ菌の *AFT* クラスターには *Zn(II)2Cys6* タイプの転写制御因子 (*AftR*) がコードされている (図4)。*AFTR* のサイレンシング株と高発現株を作出し、サイレンシング株は毒素生産性を失うこと、高発現株は毒素生産性が顕著に向上することを見出し、*AftR* が *AF* 毒素合成に不可欠であることを確認した。さらに、*AFTR* サイレncing株、高発現株では、すべての *AFT* 遺伝子群の転写が同調的に低下、向上することを確認し、*AftR* が *AFT* 遺伝子群の正の転写制御因子であることを明らかにした。

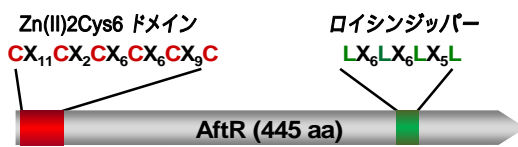


図4. *AFT* クラスターにコードされる転写制御因子 *AftR*。

(3) *Aspergillus nidulans* の methyltransferase をコードする *LaeA* は、第2次代謝をエピジェネティックに制御する。他の糸状菌においても、*LaeA* が第2次代謝のエピジェネティックな global regulator として機能することが報告されている。トマト菌から *AaLaeA* を単離するとともに、トマト菌、イチゴ菌、リンゴ菌の *AaLaeA* 破壊株を作出した。破壊株ではコロニー形態の異常、毒素生産性と病原性の著しい低下が認められ、*AaLaeA* が形態形成、毒素生産および病原性を多面的に制御することが示唆された。

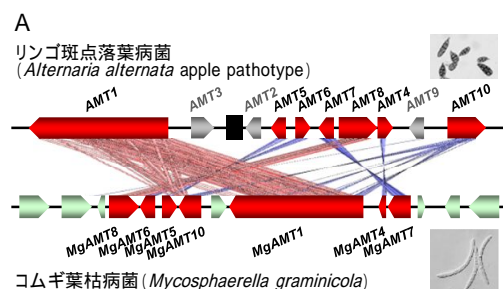
(4) トマト菌の13個の *ALT* 遺伝子は約100 kb 領域にクラスターとして存在する。*ALT* クラスター領域を long PCR によって4分割して増幅、増幅産物をハイグロマイシン B 抵抗性マーカー遺伝子と混合し、AAL 毒素を生産しない非病原性 (腐生的) *A. alternata* 菌株に導入した。その結果、すべての *ALT* 遺伝子を保有する菌株が得られた。この菌株の培養液の HPLC 解析によって、トマト菌と同様に AAL 毒素を生産することを確認し、*ALT* 遺伝子セットの導入による AAL 毒素生産株の作出に成功した。さらに、この菌株を感受性トマト品種に接種したところ、トマト菌と同様なタイミングで同様な病徴を引き起こした。以上の研究によって、腐生菌への *TOX* クラスターの導入による病原菌化の実験室レベルでの再現に成功した。

(5) リンゴ菌とトマト菌の他の菌株について、*TOX* をコードする小型染色体の塩基配列を解析した。両病原菌のそれぞれ1菌株について、パルスフィールド電気泳動ゲルから *TOX*

染色体を回収し、ロッシュ GS FLX によって塩基配列を決定した。さらに、PCR によって得られたコンティグ間を連結し、染色体構造を菌株間で比較した。その結果、どちらの菌株の小型染色体からも、先に同定した保存領域が見出され、病原型が異なる場合にも、CD 染色体の構造は類似していることがさらに確認された。

(6) イルミナ社 HiSeq を用いて、イチゴ菌、リンゴ菌、トマト菌、非病原性 *A. alternata* 菌株のゲノムドラフト配列を解析し、アセンブルを行った。イチゴ菌とリンゴ菌の CD 染色体にコードされるそれぞれ285個、329個の全遺伝子について、*A. alternata* の主要染色体のゲノム配列と他の菌類のゲノム配列から相同遺伝子を検索したところ、約45%の遺伝子について相同遺伝子が見出された。それら遺伝子について、近隣結合法と最尤法を用いて分子系統樹を作成したところ、*TOX* 以外の遺伝子のほとんどが *Alternaria* 属が含まれる Dothideomycetes クレードに分布するのに対して、*TOX* の多くが Dothideomycetes 以外の糸状菌クレードに分布することが明らかとなった。この結果は、*TOX* 以外の遺伝子が主要染色体遺伝子の重複によって、*TOX* の多くが水平移動によってそれぞれ成立した可能性を示した。

リンゴ菌の *AMT* クラスター (約60 kb) には、11個の酵素と1個の転写制御因子がコードされている。これら12個の *AMT* 遺伝子のうち7個の相同遺伝子が、系統学的に離れたコムギ葉枯病菌 (*Mycosphaerella graminicola*) のゲノム中にクラスターとして存在することを見出した (図5)。さらに、バナナ black shigatoka 病菌 (*M. fijiensis*)、ポプラ bark canker 病菌 (*M. populorum*) からそれぞれ4個、5個の相同遺伝子がクラスターとして見出された (図5)。以上の結果は、*AMT* クラスターの一部が *Mycosphaerella* 属菌で成立し、*A.*



B

	AMT相同遺伝子									
	1	4	5	6	7	8	9	10		
<i>M. graminicola</i> (コムギ葉枯病菌)	+	+	+	+	+	+	-	+		
<i>M. fijiensis</i> (バナナ shigatoka 病菌)	+	-	-	+	+	+	-	-		
<i>M. populorum</i> (ポプラ bark canker 病菌)	+	-	-	+	+	+	+	-		

図5. (A) リンゴ斑点落葉病菌とコムギ葉枯病菌の相同遺伝子クラスター領域. (B) *Mycosphaerella* 属菌における *AMT* 相同遺伝子の分布.

alternata に水平移動したことを示している。*AMT* 遺伝子群の分子系統解析の結果は、12 個の遺伝子のうち 7 個が *Mycosphaerella* 属菌からの水平移動、残りの 5 個がゲノム内での遺伝子重複という“合わせ技”によって成立したことを示唆した。

さらに、コムギ葉枯病菌の *AMT* 相同遺伝子 (*MgAMT* 遺伝子) 領域を含む約 85 kb の領域には、ペプチド合成の鍵酵素である非リボソーム型ペプチド合成酵素 (*MgAMT1*)、Zn(II)2Cys6 型の転写制御因子も含め 17 個の二次代謝関連遺伝子がコードされており、典型的な二次代謝クラスターの特徴を有している。コムギ葉枯病では、その病徴の激しさから毒素の関与が推定されているが、未だ同定されていない。上述したクラスターの特徴は、*MgAMT* 領域と葉枯れ症状を引き起こす“毒素”との関連を連想させる。*MgAMT* 領域の病原性における機能解析は今後の重要な課題である。

(7) 非病原性(腐生的) *A. alternata* 菌株が CD 染色体の起源となった小型の dispensable 染色体を保有すると予想される。そこで、国産および外国産の非病原性 *A. alternata* 菌株から、PCR によって CD 染色体の保存遺伝子を検出したところ、保存遺伝子を保有する複数の菌株が見出された。これら菌株の染色体をパルスフィールド電気泳動によって分画したところ、保存遺伝子をコードする 1.0 Mb 程度の小型染色体 (CD 染色体の起源染色体候補) を保有する複数の菌株が同定された。さらに、次世代シーケンサーを用いて、これら菌株のゲノムドラフト配列を決定し、CD 染色体の保存領域の存在を確認した。以上の結果は、これら非病原性菌株が保有する小型染色体が CD 染色体の起源染色体であることを示唆した。

また、リンゴ菌の保存菌株から、CD 染色体プローブとハイブリダイズする 2 本の小型染色体を保有する菌株を見出した。これら 2 本の染色体のうち、片方にのみ *AMT* 遺伝子がコードされており、もう片方の小型染色体が *AMT* 染色体の起源染色体である可能性が見出された。

以上の成果は、*A. alternata* 病原菌群の宿主特異的な寄生性を決定する CD 染色体について、その進化的起源と成立過程に関する重要な新知見を提供した。*Mycosphaerella* 属菌ゲノムにリンゴ菌の *AMT* クラスターの相同領域が存在することは、*AMT* クラスターの成立に他属菌からの水平移動が関与したことを示す、画期的な発見であった。次の疑問は、「両菌の相同遺伝子は同じ機能(酵素活性)を持つのか?」、「*Mycosphaerella* 属菌の *MgAMT* 産物は何らかの機能をもつのか?」である。2015 年度から挑戦的萌芽研究「リンゴ斑点落葉病菌の AM 毒素生合成遺伝子クラスターの起源を探る」が採択され、さらに研

究を進めている。本研究によって、*MgAMT* 領域が葉枯病菌の病原性に関与しないという結果になるかもしれない。その場合にも、本来病原性機能を持たなかった遺伝子群が他種菌に水平移動し、新たに宿主特異的毒素の生産に利用され、病原性進化に活用されたことを実証することになる。本研究は、糸状菌の二次代謝・病原性進化の新たな研究モデルになると考えている。

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 13 件)

児玉基一朗, 赤木靖典, 高尾和実, 柘植尚志, マイコトキシンとファイトトキシン - 似て非なるもの、あるいはまったく同じもの. *JSM Mycotoxins*, 査読有, 65, 2015, 57-62, DOI: org/10.2520/myco.65.57

Akimitsu, K., Tsuge, T., Kodama, M., Yamamoto, M. and Otani, H. *Alternaria* host-selective toxins: determinant factors of plant disease. *J. Gen. Plant Pathol.*, 査読有, 80, 2014, 109-122, DOI: 10.1007/s10327-013-0498-7

Takaoka, S., Kurata, M., Harimoto, Y., Hatta, R., Akimitsu, K., Yamamoto, M., and Tsuge, T. Complex regulation of secondary metabolism controlling pathogenicity in the plant pathogenic fungus *Alternaria alternata*. *New Phytol.*, 査読有, 202, 2014, 1297-1309, DOI: 10.1111/nph.12754

児玉基一朗, 赤木靖典, 高尾和実, 難波栄二, 山本幹博, 秋光和也, 柘植尚志, ゲノム解析からみた植物病原糸状菌の二次代謝産物生合成系と病原性の進化・多様性. *日植病報*, 査読有, 80, 2014, 207-216, https://www.jstage.jst.go.jp/article/jjphytopath/80/4/80_207/_pdf

Li, Y., Aldwinckle, H.S., Sutton, T., Tsuge, T., Kang, G., Pei-Hua Cong, P-H., and Cheng, Z.-M. Interactions of apple and *Alternaria alternata* apple pathotype. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 査読有, 32, 2013, 141-150. DOI: 10.1080/07352689.2012.722026

Tsuge, T., Harimoto, Y., Akimitsu, K., Ohtani, K., Kodama, M., Akagi, Y., Egusa, M., Yamamoto, M. and Otani, H. Host-selective toxins produced by the plant pathogenic fungus *Alternaria alternata*. *FEMS Microbiol. Rev.*, 査読有, 37, 2013, 44-66, DOI: 10.1111/j.1574-6976.2012.00350.x

Egusa, M., Miwa, T., Kaminaka, H., Takano, Y., Kodama, M. Nonhost resistance of *Arabidopsis thaliana* against *Alternaria alternata* involves both pre- and postinvasive defenses but is collapsed by AAL-toxin in the absence of *LOH2*. *Phytopathology*, 査読有, 103, 2013, 733-740, DOI: org/10.1094/

PHYTO-08-12-0201-R

Kheder, A.A., Akagi, Y., Tsuge, T. and Kodama, M. Functional analysis of the ceramide synthase gene *ALT7*, a homolog of the plant disease resistance gene *Asc1*, in the plant pathogenic fungus *Alternaria alternata*. J. Plant Pathol. Microbiol., 査読有, 99, 2012, S2-001, DOI: 10.4172/2157-7471.S2-001

Kheder, A.A., Akagi, Y., Takao, K., Akamatsu, H. and Kodama, M. Fungal growth and in planta distribution of host-specific AAL-toxin in tomato plants infected with the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. JSM Mycotoxins, 査読有, 62, 2012, 7-13, https://www.jstage.jst.go.jp/article/myco/62/1/62_1_7/_pdf

Kheder, A.A., Akagi, Y., Yanaga, K., Maekiawa, N., Otani, H., Tsuge, T. and Kodama, M. Functional analysis of the melanin biosynthesis genes *ALMI* and *BRM2-1* in the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. J. Gen. Plant Pathol., 査読有, 78, 2012, 30-38, DOI: 10.1007/s10327-011-0356-4

[学会発表](計62件)

花田耕介 植物科学研究における NGS 解析の実際. 第2回 次世代シーケンサー研究推進のためのデータ解析ワークショップ(NGSワークショップ), 2014年12月11日, 農林水産技術会議事務局筑波事務所(茨城)(招待講演)

児玉基一郎 マイコトキシンとファイトトキシン - 似て非なるもの、あるいはまったく同じもの. 日本マイコトキシン学会第75回学術講演会, 2014年9月5日, 岐阜大学サテライトキャンパス(岐阜)(招待講演)

柘植尚志, 播本佳明, 児玉基一郎, 花田耕介 アルタナリア病原菌の植物寄生性を決定する CD 染色体の進化的起源と成立機構. 日本進化学会大会シンポジウム「次世代シーケンサーを利用した比較ゲノム解析の最前線」, 2014年8月24日, 高槻現代劇場(高槻)(招待講演)

Kodama, M., Akagi, Y., Takao, K. and Tsuge, T. Pathogenicity chromosomes in host-specific toxin-producing *Alternaria* species. The 12th European Conference on Fungal Genetics, 2014年3月23日, Seville (Spain)(招待講演)

Akagi, Y., Tsuge, T. and Kodama, M. Biosynthetic pathway for host-specific AAL-toxin in the tomato pathotype of *Alternaria alternata*. The 10th International Congress of Plant Pathology, 2013年8月25日~8月30日, Beijing (China)

柘植尚志 アルタナリア病原菌の植物寄生性を決定する CD 染色体の比較ゲノミクス. 日本学術会議公開シンポジウム「植

物保護におけるゲノム科学の利用」, 2012年11月13日, 日本学術会議(東京)(招待講演)

児玉基一郎, 赤木靖典, 高尾和実, 柘植尚志 植物病原糸状菌における二次代謝産物生合成と病原性 - ゲノム解析からみた進化・多様性 -. 日本植物病理学会植物感染生理談話会「植物 - 病原微生物の相互作用研究の新展開」, 2012年9月13日, 休暇村近江八幡(滋賀)(招待講演)

Harimoto, Y., Cho, Y., Mase, C., Shinjo, A., Hatta, R., Kawase, M., Hara, A., Kondou, H., Goto, C., Hanada, K., Akagi, Y., Kodama, M., Yamamoto, M., Akimitsu, K., Otani, H., and Tsuge, T. Evolutional origin of the conditionally dispensable chromosomes controlling pathogenicity of *Alternaria alternata* pathogens. The 15th International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions, 2012年7月29日~8月2日, Kyoto (Japan)

高尾和実, 赤木靖典, 柘植尚志, 播本佳明, 尾谷浩, 児玉基一郎 病原性 *Alternaria alternata* における global regulator *LaeA* ホモログの機能と病理学的役割. 日本植物病理学会大会, 2012年3月30日, 福岡国際会議場(福岡)(学生優秀発表受賞)

赤木靖典, 児玉基一郎 植物病原性 *Alternaria* における病原性の進化と分化-遺伝子水平移動が関与か. 第13回植物病原菌類談話会, 2012年3月30日, 福岡国際会議場(福岡)(招待講演)

[図書](計1件)

Johnson, R.D., Akagi, Y., Fleetwood, D.J., Gardiner, D.M., Kodama, M., Young, C.A. and Voisey, C.R. Fungal toxins of agricultural importance, In: The Mycota XI Agricultural Application 2nd Edition (F. Kempken ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 査読無, pp. 75-113, 2013, ISBN 978-3-642-36820-2

6. 研究組織

(1)研究代表者

柘植 尚志 (TSUGE TAKASHI)
名古屋大学・生命農学研究科・教授
研究者番号: 30192644

(2)研究分担者

児玉 基一郎 (KODAMA MOTOICHIROU)
鳥取大学・農学部・教授
研究者番号: 00183343

(3)研究分担者

花田 耕介 (HANADA KOUSUKE)
九州工業大学・若手研究者フロンティア
研究アカデミー・准教授
研究者番号: 50462718