

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 17 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2011～2013

課題番号：23248024

研究課題名(和文) 生体分子の相互作用に基づいたマツ材線虫病発病機構の解明

研究課題名(英文) Mechanisms of disease development in pine wilt disease based on the interaction of biomolecules

研究代表者

佐橋 憲生 (SAHASHI, NORIO)

独立行政法人森林総合研究所・森林微生物研究領域・領域長

研究者番号：10202102

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 38,300,000円、(間接経費) 11,490,000円

研究成果の概要(和文)：マツ材線虫病の発病機構を明らかにするため、病原線虫であるマツノザイセンチュウの病原性に関わる要因、宿主植物であるマツ類の抵抗性/感受性に関わる要因について、組織学的、分子生物学的手法を用いて研究を行った。マツノザイセンチュウのゲノムが解読されたのに加え、病原線虫、宿主であるマツ双方において発病に関係すると考えられる多くの要因が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：To understand the pathogenicity (or virulence) of *Bursaphelenchus xylophilus* (a causal pathogen of pine wilt disease) and the mechanisms of resistance (or susceptibility) of pine trees, physiological, histoathological and molecular biological studies were carried out. High quality draft genome sequence of *Bursaphelenchus xylophilus* was completed. Furthermore, many important factors associated with disease development were identified in both nematode and pine tree. The results presented here will contribute for further understanding the mechanisms of pine wilt disease development.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：マツ材線虫病 マツノザイセンチュウ 発病機構 生体分子 感染症

1. 研究開始当初の背景

マツ材線虫病はわが国をはじめ東アジア(韓国、中国等)で猛威をふるっている。近年ではポルトガルなど欧州にも侵入し、緊急の対策が求められている。わが国において世界に先駆け病原線虫が発見されて以来、媒介昆虫の発見、伝染環の解明など多くの研究がなされてきた。しかしながら、発病の本質的なメカニズムについては未解明である。

2. 研究の目的

本研究では、病原であるマツノザイセンチュウ、および宿主であるマツ類を用いて、近年格段に進歩した生理学的・分子生物学的手法を駆使し、病原線虫の病原性に関わる要因、宿主であるマツ類の抵抗性/感受性に関わる要因等を解析し、マツ材線虫病の基本的な発病機構を明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

(1) マツノザイセンチュウを同系交配により遺伝的に均一な集団を作成し、次世代型 DNA シーケンサーを用いてその配列を決定した。

(2) マツノザイセンチュウの発現遺伝子の動態を理解するため、異なるステージ、コンディションの線虫から RNA を抽出し、TruSeq RNA Sample Preparation Kits v2 (Illumina)を用いて 350bp インサートライブラリーを構築した。作成したライブラリーを次世代シーケンサー (Illumina 社 HiSeq) を用いて 101bp paired-reads のシーケンシングを行い、発現遺伝子配列を網羅的に獲得した (RNAseq 解析)。解析には、カビ (*Botrytis cinerea*) 上で増殖中の Mixed-stage 線虫、マツノマダラカミキリ上の分散型 (耐久型) 4 期幼虫、およびクロマツ枝を通過前後の Mixed-stage 線虫を用いた。シーケンスリードは Tophat-Cufflinks ソフトを用いて、リファレンスゲノム (v1.3) にマッピングし、各遺伝子の RPKM (reads per kilobase per million) を明らかにし、ステージ間で有意に発現量の異なる遺伝子を統計的に抽出した。

(3) 約 1000 万頭のマツノザイセンチュウ (強病原力系統 Ka4) から抽出した分泌タンパク質をナノ LC-MS/MS 解析に供試し、得られたマススペクトル情報をマツノザイセンチュウゲノム情報を基に解析することでタンパク質の網羅的同定を行った。また、同定された塩基配列情報に対して Blast2GO 解析によるアノテーション付与、Gene Ontology 解析および OrthoMCL 解析による線虫種間比較解析を行った。

遺伝的に均一なマツノザイセンチュウ集団を得るために、同一の既存培養系統内で兄妹交配を 7 回以上繰り返して純系 (近交系) 系統を作成した。各々について、病原力に関与するとされる性質、すなわち *Botrytis cinerea* 菌叢上および宿主クロマツ体内での増

殖力ならびに宿主に対する病原力を評価した。また、AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) 法を用いて親株 (既存系統) と純系統の遺伝的多様性を精査した。

続いて、さらに詳細な試験にも耐えうる生物材料の作出を目的として、上記で作出した純系線虫から大きく形質の異なる 2 株を選抜し、F2 世代から 20 回の兄妹交配を繰り返して組み換え近交系 (RIL) を作製した。

(4) マツノザイセンチュウが病原性を発揮する際に、植物側の感染初期防衛反応である酸化バーストから身を守る必要がある。酸化ストレス応答を指標に、マツノザイセンチュウの病原性メカニズム、線虫随伴細菌の役割について調査した。

(5) 抵抗性クロマツ (土佐清水 63 号) および感受性クロマツ (高萩 1 号) に対し、マツノザイセンチュウ (Ka4: 強病原力) およびニセマツノザイセンチュウ (弱病原力) を接種し、接種後 1、3、7、14 日目のサンプルを用いて、大規模遺伝子発現解析 (マイクロアレイ解析) を行った。

(6) 抵抗性クロマツ (波方 73 号) および感受性クロマツ (瑞浪 1 号) に対し、マツノザイセンチュウ (Ka4: 強病原力) を接種し、接種後 3、10、20 日目のサンプルを用いて、内部病徴の進展と宿主細胞の応答の差異を解剖観察した。

4. 研究成果

(1) マツノザイセンチュウのゲノム全体で、約 18000 個の遺伝子が存在すると予測された。また、1. 食物消化やストレス対応に関わる遺伝子が他の線虫に比べて増えていること、2. マツノザイセンチュウの遺伝子のいくつかは遺伝子水平転移によってバクテリアや糸状菌 (カビ) など他の生物から取り込まれた可能性が高く、そこには植物細胞壁を分解する酵素の遺伝子など、植物寄生に重要と思われるものも含まれていること、3. 他の植物寄生性線虫で見られる、寄生植物との相互作用を調節する物質 (エフェクター) に関わる遺伝子がゲノム中にほとんど存在しない事が明らかになった。

(2) カビ (*Botrytis cinerea*) 上で増殖中の Mixed-stage 線虫、マツノマダラカミキリ上の分散型 (耐久型) 4 期幼虫、およびクロマツ枝を通過前、通過後の Mixed-stage 線虫を分離し、高品質な RNA を抽出した。抽出 RNA を用いてシーケンシング用ライブラリーを作成し、Illumina 社 HiSeq での解読に供した。獲得したリードをマツノザイセンチュウリファレンスゲノムにマッピングをし、各遺伝子の発現量を比較した。クロマツ枝を通過前後の線虫を比較したところ、p450 や GST (Glutathione S-Transferases) などのストレス耐

性関連遺伝子および Peptidase などのタンパク質分解酵素が枝通過後に発現が高まることが観察された。一方で、複数のコラーゲン遺伝子の発現が枝通過後に特異的に低下していることが示唆された。さらにこれらのコラーゲン遺伝子は一つのコラーゲンファミリーに所属することが系統解析から明らかになった。枝通過後の線虫を注意深く観察したところメス成虫において尾の部分にカビ上では見られない形態が観察され、この形態とコラーゲン遺伝子の発現変化が関係していると考えられた。

(3) 1,515 種のマツノザイセンチュウ分泌タンパク質を同定した。既報の細胞壁分解酵素のみならず、摂食・移動・ストレス耐性において役割を担うと推測されるタンパク質が多数確認された (図 1)。

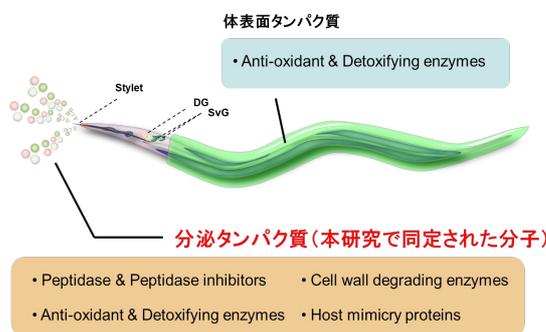
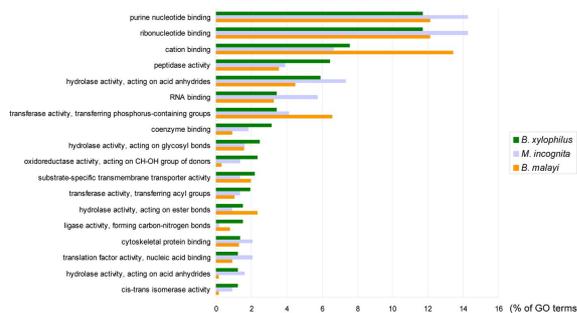


図 1. 同定されたタンパク質の概要

また、他種線虫 (マレー系状虫、サツマイモネコブセンチュウ) との比較セクレトーム解析によって、マツノザイセンチュウは著しく多いペプチダーゼおよびペプチダーゼインヒビターを分泌していることが明らかになった。一方、植物寄生性線虫であるサツマイモネコブセンチュウでは DNA および RNA 結合性タンパク質が著しく多かった (図 2)。こ



マツノザイセンチュウでは Peptidase が顕著に多い

図 2. 寄生線虫種間における比較セクレトーム解析 (GO 解析)

れらの結果はマツノザイセンチュウの寄生戦略がネコブセンチュウとは大きく異なり、ペプチダーゼおよびペプチダーゼインヒビターが感染における重要な役割を担っていることを示唆している。またその他にも、マツノザイセンチュウは宿主であるマツもし

くは他種植物に類似したタンパク質を複数分泌していることが明らかになった。これらはタウマチン様タンパク質およびシステインペプチダーゼインヒビターで、他種線虫種において類似配列が確認できない特異なタンパク質であり、感染時に分子擬態として作用する可能性が考えられる。以上の成果は、既報のマツノザイセンチュウ体表タンパク質の網羅的解析結果と合わせて、今後マツ枯れ分子機構の解明に向けた基盤情報になると考えられる。

マツノザイセンチュウの強病原力系統 (S10) および弱病原力系統 (OKD-1) から、それぞれ純系を 3 株および 1 株得た。各系統の増殖力試験の結果、菌叢上と宿主体内のいずれの条件下でも純系系統は親株と異なる増殖能を持つことが明らかとなった。また、菌叢上での増殖力と宿主体内での増殖力は必ずしも対応していなかった。病原力についても、純系系統は親株と異なる結果を示した。各純系系統の遺伝的多様性は、AFLP 解析結果から、いずれも親株と比べて低下していることが確認された。以上の結果から、遺伝的背景が非常に近く (同じ親株から由来しているため) しかも病原力が顕著に異なる純系系統が複数得られたと言える。

続いて、上記で作出した純系 4 株のうち、最も強い病原力を示した P9 (強病原性系統 S10 由来) と最も弱い病原力を示した F7 (弱病原性系統 OKD-1 由来) を親系統として兄妹交配に供し、F22 世代まで達した 17 株を RIL とした。各株の病原性関連形質を評価した。その結果、RIL の病原力と増殖力は系統毎に異なる連続的な表現型値を示し、親系統とは異なる表現型へと変異していた。一方、便乗力はいずれかの親系統に近い不連続 (離散的) な表現型値を示し、便乗力を規定する大きな効果をもつ遺伝子座の存在が強く示唆された。また、病原力の強い系統は増殖力が高い傾向があり、両形質の高い相関が示された。他方、便乗力と増殖力、便乗力と病原力との間では相関関係が認められず、病原力及び増殖力と便乗力に関係する遺伝子座は互いに連鎖せずに遺伝することが示唆された。これを踏まえて、各 RIL の遺伝的背景に着目し、植物寄生性線虫としては初めてゲノムワイドな遺伝子型と表現型との相関解析を行った。まず RAD-seq により各 RIL のゲノム情報を取得し、既報のマツノザイセンチュウ (Ka4 株) ゲノムデータを利用してマッピングを行った。上記 19 株より抽出したゲノム DNA を RAD シークエンスに供し、ゲノムワイドな遺伝子型の解析を行った。これまでに、全株で合計約 3000 万リード (各株から平均約 150 万リード) 1,066 の遺伝子領域から 25,144 座位の SNP を検出している。

本研究で新規に作出したマツノザイセンチュウ近交系 (組換え近交系含む) は、今後本病害の病原機構を解明する上で非常に有用な研究材料となることが期待される。

(4)実験室培養線虫系統および野外サンプリング線虫より分離した細菌のメタゲノム解析をおこない、そのなかから重要な機能を有する3種の細菌を選抜した。これら細菌を標識し、1.線虫との接着性、2.線虫への酸化ストレス耐性付与、3.線虫病原力の強化、について調べたところ、ごく僅かの細菌を体表面に付着させるだけで、線虫は酸化ストレス耐性が劇的に向上した。これは宿主マツの防衛反応に対する線虫抵抗力を付加させた結果であり、本研究をとおしてマツ枯れに関与する細菌の役割についての新規発見ができた。また、マツノザイセンチュウ系統の病原性の強弱と、植物側の防衛反応である酸化バーストに対する耐性能力との間に相関があることを分子遺伝学的に示すことができた。そして酸化ストレスに感受性のマツノザイセンチュウ弱病原性系統であっても、マツ枯れ関連細菌と随伴させることで、酸化ストレスに対する抵抗性が増すことも示した。以上の結果から、マツノザイセンチュウはマツ材線虫病の主病原体であり、特定の細菌を随伴させることで植物側の病原体感染応答に対抗することができ、感染を容易に成立させることができるというシナリオが描ける。

(5)強病原力のマツノザイセンチュウ(Ka4)と弱病原力であるニセマツノザイセンチュウを接種した場合、抵抗性クロマツでは活性酸素をトリガーとする細胞壁強化の遺伝子発現がより強く発現し、結果的に抵抗性形質になる。一方で、感受性クロマツにマツノザイセンチュウを接種した場合には、PR遺伝子などの生体防御関連遺伝子が過剰に発現し、過敏反応によって結果的に枯死に至る。また、ニセマツノザイセンチュウを接種した場合には、PR遺伝子などの生体防御関連遺伝子は過剰に発現せず、抵抗性マツと同様に活性酸素をトリガーとする細胞壁強化の遺伝子発現が早期により強く発現し、結果的に抵抗性形質を示すことが分かった。抵抗性クロマツおよび感受性クロマツにおける線虫への防御反応の違いは、線虫の病原力によって「発現する遺伝子のタイミング」と「発現量」が大きく影響することが分かった。

(6)皮層樹脂道のダメージ進展は抵抗性クロマツと感受性クロマツで差がなかった。一方、皮層組織・形成層・木部柔組織での細胞破壊は抵抗性クロマツで進展が遅れ、結果として、線虫の増殖も抑制されていた。抵抗性・感受性ともにダメージを受けた細胞では直ちに架橋結合型タンパク質の蓄積が観察された。架橋結合型タンパク質は細胞壁の強化に関わり、抵抗性クロマツで高発現することが報告されている。抵抗性クロマツではダメージの範囲が長期間小さく維持され、周囲でリグニン化が起こっていた。抵抗性クロマツの抵抗性メカニズムとして、構造的あるいはタンパク質レベルでの応答によって感染初期か

ら細胞破壊の拡大が遅く、結果として、リグニン化等の強固な防御壁の形成が間に合い、そのことがさらに線虫の移動・増殖を抑制するものと考えられた。結論として、抵抗性には感染初期から細胞破壊を遅らせるメカニズムが重要であることが示唆された。

5. 主な発表論文等 〔雑誌論文〕(計27件)

1. Palomares-Rius, J.E., Kikuchi, T., Cantalapiedra-Navarrete, C., and Castillo, P. Integrative diagnosis of the needle nematode *Longidorus jonesi* affecting forest in southern Japan. *Forest Pathology*. 査読有、2014年、印刷中
2. Bird, D.M., Jones, J.T., Opperman, C.H., Kikuchi, T., and Danchin, E.G. Signatures of adaptation to plant parasitism in nematode genomes. *Parasitology*. 査読有、2014年、1-14.
3. Cotton, J., Lilley, C., Jones, L., Kikuchi, T., Reid, A., Thorpe, P., Tsai, I., Beasley, H., Blok, V., Cock, P., Eves-van den Akker, S., Holroyd, N., Hunt, M., Mantelin, S., Naghra, H., Pain, A., Palomares-Rius, J., Zarowiecki, M., Berriman, M., Jones, J., and Urwin, P. The genome and life-stage specific transcriptomes of *Globodera pallida* elucidate key aspects of plant parasitism by a cyst nematode. *Genome Biology*. 査読有、15巻、2014年、R43.
4. Kikuchi, T., Helder, J., Cock, P.J., and Jones, J.T. Characterisation of the transcriptome of *Aphelenchoides besseyi* and identification of a GHF 45 cellulase. *Nematology* 16巻、査読有、2014年、99-107.
5. Kusumoto, D., Yonemichi, T., Inoue, H., Hirao, T., Watanabe, A., and Yamada, T. (2014) Comparison of histological responses and tissue damage expansion between resistant and susceptible *Pinus thunbergii* infected with pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*. *Journal of Forest Research* 19巻、査読有、2014年、285-294
6. Palomares-Rius, J.E., Hirooka, Y., Tsai, I.J., Masuya, H., Hino, A., Kanzaki, N., Jones, J.T., and Kikuchi, T. Distribution and evolution of Glycoside Hydrolase Family 45 cellulases in Nematodes and Fungi. *BMC Evolutionary Biology*. 査読有、14巻、2014年、69
7. Tanaka, S., Tanaka, R., Akiba, M., Aikawa, T., Maehara, N., Takeuchi, Y., Kanzaki, N. *Bursaphelenchus niphades* n. sp. (Tylenchida: Aphelenchoididae) amensally associated with *Niphades variegatus* (Roelofs) (Coleoptera: Curculionidae). *Nematology*, 査読有、16巻、2014年、259-281
8. Futai, K. Pine Wood Nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annual Review of Phy-*

- topathology、査読有、51 巻、2013 年、61-83
9. Hunt, M., Kikuchi, T., Sanders, M., Newbold, C., Berriman, M., and Otto, T.D.. REAPR: a universal tool for genome assembly evaluation. *Genome Biology*、査読有、14 巻、2013 年、R47
 10. Jones, J.T., Haegeman, A., Danchin, E.G.J., Gaur, H.S., Helder, J., Jones, M.G.K., Kikuchi, T., Manzanilla-López, R., Palomares-Rius, J.E., Wesemael, W.M.L., and Perry, R.N. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*、査読有、14 巻、2013 年、946-961
 11. Laing, R., Kikuchi, T., Martinelli, A., Tsai, I., Beech, R., Redman, E., Holroyd, N., Bartley, D., Beasley, H., Britton, C., Curran, D., Devaney, E., Gilabert, A., Hunt, M., Jackson, F., Johnston, S., Kryukov, I., Li, K., Morrison, A., Reid, A., Sargison, N., Saunders, G., Wasmuth, J., Wolstenholme, A., Berriman, M., Gilleard, J., and Cotton, J. (2013). The genome and transcriptome of *Haemonchus contortus*, a key model parasite for drug and vaccine discovery. *Genome Biology*、査読有、14 巻、2013 年、R88
 12. Palomares-Rius, J.E., and Kikuchi, T. Omics fields of study related to plant-parasitic nematodes. *Journal of Integrated OMICS*、査読有、3 巻、2013 年、1-10
 13. Palomares-Rius, J.E., and Kikuchi, T. Pine Wilt Disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*, a new disease threatening Spanish forests. *Vida Rural*、査読有、358 巻、2013 年、74-79
 14. Shinya, R., Morisaka, H., Kikuchi, T., Takeuchi, Y., Ueda, M., Futai, K. Secretome analysis of the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* reveals the tagged roots of parasitism and its potential for molecular mimicry. *PLoS ONE*、査読有、8 巻、2013 年、e67377
 15. Shinya, R., Morisaka, H., Takeuchi, Y., Futai, K., Ueda, M. Making headway in understanding pine wilt disease: What do we perceive in the post genomic era? *Journal of Bioscience and Bioengineering*、査読有、116 巻、2013 年、1-8
 16. Tsai, I.J., Hunt, M., Holroyd, N., Huckvale, T., Berriman, M., and Kikuchi, T. Summarizing Specific Profiles in Illumina Sequencing from Whole-Genome Amplified DNA. *DNA Research*、査読有、2013 年、doi:10.1093/dnares/dst054
 17. Vicente, C.S.L., Nascimento, F., Espada, M., Barbosa, P., Hasegawa, K., Mota, M. and Oliveira, S. Characterization of bacterial communities associated with the pine sawyer beetle *Monochamus galloprovincialis*, the insect vector of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*. *FEMS Microbiology Letters*、査読有、347 巻、2013 年、130-139
 18. Vicente, C.S.L., Ikuyo, Y., Mota, M., Hsegawa, K. Pinewood nematode-associated bacteria contribute to oxidative stress resistance of *Bursaphelenchus xylophilus*. *BMC Microbiology*、査読有、13 巻、2013 年、299
 19. Kanzaki, N., Tanaka, R. and Sahashi, N. Mortality of shaded pine trees inoculated with virulent and less-virulent isolates of pine wood nematodes. *Environmental Entomology*、査読有、41 巻、2012 年、828-832
 20. Hirao, T. Fukatsu, E. Watanabe, A. Characterization of resistance to pine wood nematode infection in *Pinus thunbergii* using suppression subtractive hybridization. *BMC Plant Biology*、査読有、12 巻、2012 年 13
 21. Shinya, R., Takeuchi, Y., Ichimura, K., Takemoto, S., Futai, K. Establishment of a set of inbred strains of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Aphelenchida: Aphelenchoididae), and evidence of their varying levels of virulence. *Applied Entomology and Zoology*、査読有、47 巻、2012 年、341-350.
 22. Tanaka, R., Kikuchi, T., Aikawa, T., and Kanzaki, N. Simple and quick methods for nematode DNA preparation. *Applied Entomology and Zoology*、査読有、47 巻、2012 年、291-294
 23. Akiba, M., Ishihara, M., Sahashi, N., Nakamura, K., Ohira, M. and Toda, T. Virulence of *Bursaphelenchus xylophilus* isolated from naturally infested pine forests to five resistant families of *Pinus thunbergii*. *Plant Disease*、査読有、96 巻、2012 年、249-252
 24. Hasegawa, E., Ota, Y., Hattori, T., Sahashi, N., and Kikuchi, T. Ecology of *Armillaria* species on conifers in Japan. *Forest Pathology*、査読有、41 巻、2011 年、429-437.
 25. Kanetani, S., Kikuchi, T., Akiba, M., Nakamura, K., Ikegame, H., and Tetsuka, K. (2011). Detection of *Bursaphelenchus xylophilus* from old discs of dead *Pinus armandii* var. *amamiana* trees using a new detection kit. *Forest Pathology*、査読有、41 巻、2011 年、387-391
 26. Kikuchi, T., Cotton, J.A., Dalzell, J.J., Hsegawa, K., Kanzaki, N., McVeigh, P., Takanashi, T., Tsai, I.J., Assefa, S.A., Cock, P.J.A., Otto, T.D., Hunt, M., Reid, A.J., Sanchez-Flores, A., Tsuchihara, K., Yokoi, T., Larsson, M.C., Miwa, J., Maule, A.G., Sahashi, N., Jones, J.T., and Berriman, M. Genomic Insights into the Origin of Parasitism in the Emerging Plant Pathogen *Bursaphelenchus xylophilus*. *PLoS Pathogens*、査読有、7 巻、2011 年、e1002219
 27. 松井優一・山田利博. 材線虫病抵抗性アカマツにおけるマツノザイセンチュウの

移動パターン、樹木医学研究、査読有、
15 巻、2011 年、107-108

〔学会発表〕(計 54 件:4 件のみ記載)

1. 加藤徹朗・金子彰・八杉公基・本庄三恵・永野惇・工藤洋・森一樹・久原哲・二井一禎・竹内祐子「RAD-seq を用いたマツノザイセンチュウ組み換え近交系の重要形質関連遺伝子群の探索」第 125 回日本森林学会大会、2014 年 3 月 29 日、埼玉
2. 浴野泰甫・加藤徹朗・金子彰・竹内祐子「病原力が異なるマツノザイセンチュウ系統間での酸化ストレス耐性の差異」第 125 回日本森林学会大会、2014 年 3 月 29 日、埼玉
3. 加藤徹朗・金子彰・本庄三恵・永野惇・工藤洋・森一樹・菊地泰生・久原哲・二井一禎・竹内祐子「組み換え近交系を用いたマツノザイセンチュウにおける重要形質のゲノム解析」第 58 回日本応用動物昆虫学会大会、2014 年 3 月 28 日、高知
4. Hirao, T., Watanabe, A. A Time-Course Comparative Microarray Analysis of Different Genotypes in Japanese Black Pine (*Pinus thunbergii*) during Attack By Virulent Nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) and Avirulent Nematode (*B. mucronatus*), Plant and Animal Genome XXII, 2014 年 1 月 13 日、サンディエゴ

〔図書〕(計 6 件:4 件のみ記載)

1. 長谷川浩一、風媒社、「生活環境と森林病害」、南基泰・山木昭平 編 環境生物学序論、2013、173-181.
2. 長谷川浩一、京都大学学術出版、「線虫が切り拓く生物学—そしてモデル生物から非モデル生物へ」、二井一禎・竹内祐子・山崎理正 編 微生物生態学への招待 森をめぐるミクロな世界、2012、163-177.
3. 竹内祐子、京都大学学術出版会「第 13 章 感染しても枯れない? —白黒つかないマツと線虫の関係」、二井一禎・竹内祐子・山崎理正 (編) 微生物生態学への招待 —森をめぐるミクロな世界、2012、215-227.
4. Kamata, N., Takeuchi, Y. Chapter 6. Pine Wilt Disease and Other Nematode Diseases. pp. 115-127. In: Infectious Forest Diseases. Gonthier, P., Nicolotti, G. (Eds.). 622pp. CABI Book (2013)

6. 研究組織

(1)研究代表者

佐橋 憲生 (SAHASHI NORIO)

(独) 森林総合研究所・森林微生物研究領域・領域長

研究者番号: 10202102

(2)研究分担者

菊地 泰生 (KIKUTI TAISEI)

宮崎大学・医学部・准教授

研究者番号: 20353659

秋庭 満輝 (AKIBA MITSUTERU)

(独) 森林総合研究所・森林微生物研究領域・主任研究員

研究者番号: 50353553

神崎 菜摘 (KANZAKI NATSUMI)

(独) 森林総合研究所・森林微生物研究領域・主任研究員

研究者番号: 70435585

横井 寿郎 (YOKOI TOSHIRO)

(独) 森林総合研究所・森林微生物研究領域・主任研究員

研究者番号: 60378867

渡辺 敦史 (WATANABE ATSUSHI)

九州大学・農学研究科・准教授

研究者番号: 10360471

平尾 知史 (HIRAO TOMONORI)

(独) 森林総合研究所・森林バイオ研究センター・主任研究員

研究者番号: 90457763

二井 一禎 (FUTAI KAZUYOSHI)

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号: 50165445 (H23-25)

植田 充美 (UEDA MITSUYOSHI)

京都大学・農学研究科・教授

研究者番号: 90183201

竹内 祐子 (TAKEUCHI YUKO)

京都大学・農学研究科・助教

研究者番号: 80452283

山田 利博 (YAMADA TOSHIHIRO)

東京大学・農学生命科学研究科・教授

研究者番号: 30332571

楠本 大 (KUSUMOTO DAI)

東京大学・農学生命科学研究科・講師

研究者番号: 80540608

長谷川 浩一 (HASEGAWA KOICHI)

中部大学・応用生物学部・講師

研究者番号: 10609837 (H24-25)