

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 28 日現在

機関番号：85301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25450523

研究課題名(和文)デュアル抵抗性蛋白質をコアとする防御シグナル伝達機構の解明

研究課題名(英文)Analysis of a dual resistance protein complex in plant defense responses

研究代表者

鳴坂 真理 (Narusaka, Mari)

岡山県農林水産総合センター生物科学研究所・その他部局等・研究員

研究者番号：80376847

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：病原体に対する植物の防御において、抵抗性蛋白質は病原体認識の特異性を特定する植物側の因子である。私たちはこれまでにシロイヌナズナの2つの異なる抵抗性蛋白質(RPS4およびRRS1)が協調的に働き、複数の病原体に対する抵抗反応に関与している“デュアル抵抗性蛋白質システム”を発見した。本研究課題では、デュアル抵抗性蛋白質と相互作用する因子を検索し、デュアル抵抗性蛋白質をコアとする病害防御応答シグナル伝達ネットワークの解明を試みた。

研究成果の概要(英文)：We found that RPS4 and RRS1 function as a dual resistance protein system that prevents infection by three distinct pathogens (Anthracnose; *Colletotrichum higginsianum*, Bacterial wilt; *Ralstonia solanacearum*, and Bacterial speck; *Pseudomonas syringae* pv. tomato strain DC 3000 expressing *avrRps4*). We demonstrated that a pair of Arabidopsis NB-LRR-type R genes, RPS4Ws and RRS1Ws, function in two Brassicaceae, but also in two Solanaceae. In this study, we analyzed that whether a pair of neighboring genes, RPS4 and RRS1, function cooperatively as a dual resistance protein system and then this system are tightly regulated. Our finding will contribute to a new strategy for creating pathogen-resistant vegetables and crops by a transgenic approach.

研究分野：植物生理学

キーワード：抵抗性蛋白質 生物間相互作用 病害抵抗性 シグナル伝達 炭疽病菌 免疫沈降 シロイヌナズナ

1. 研究開始当初の背景

植物の病原体に対する抵抗反応は、Flor が唱えた遺伝子対遺伝子説により、植物の抵抗性遺伝子と、対応する病原体の非病原性遺伝子の 1 対 1 の組み合わせによって決定されると考えられている。しかし、シロイヌナズナのゲノム上には約 150 の抵抗性遺伝子しか存在せず、地球上に存在する 10 万種以上の多様な微生物に対する抵抗性はどのようなメカニズムによって発揮されているのかは不明である。

私たちは、シロイヌナズナのゲノム上で隣接する異なる 2 つの抵抗性遺伝子 (*RPS4* と *RRS1*) がセットで、異なる 3 種の病原体 (アブラナ科野菜類炭疽病菌 *Colletotrichum higginsianum*、トマト斑葉細菌病菌 *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 expressing *avrRps4*、青枯病菌 *Ralstonia solanacearum*) の攻撃を認識して抵抗反応を起動することを世界で初めて発見し、植物による病原体の認識と応答反応における新仮説“デュアル抵抗性蛋白質システム”を提唱した (Narusaka M. *et al.* Plant J. 2009)。本研究により、植物の免疫系も動物と同様に少ない遺伝子を組み合わせることにより多様な病原体を認識して防御系を発動していることを分子レベルで明らかにした。これまでに抵抗性遺伝子を利用した分子育種が試みられてきたが、(1) 現在までに発見された抵抗性遺伝子は植物の科 (family) を超えて機能しない (2) 作物への抵抗性遺伝子の単独の導入により矮化または抵抗性の機能不全を生じ病害抵抗性作物の分子育種に利用できないことが問題であった。そこで私たちは、アブラナ科、ナス科およびウリ科作物にシロイヌナズナ由来の 2 つの抵抗性遺伝子 (*RPS4* と *RRS1*) を同時に導入した結果、これら形質転換体は正常に生育し、かつ、複数の病害に抵抗性を示すことを明らかにした。これに対して、それぞれ単独での導入では抵抗性を付与できなかった (PCT/JP2009/063474、Narusaka M. *et al.* PLOS ONE 2013)。これはシロイヌナズナ由来のデュアル抵抗性遺伝子を作物へ導入し、病害抵抗性作物を創製できた世界初の事例である。しかしながら、デュアル抵抗性蛋白質システムを構成する 2 つの抵抗性蛋白質の機能や、デュアル抵抗性蛋白質をコアとする病害防御応答シグナル伝達ネットワークは全く明らかにされていない。

2. 研究の目的

複数の病原体を認識するデュアル抵抗性蛋白質システムは、2 つの抵抗性蛋白質 (*RPS4* と *RRS1*) より構成される。シロイヌナズナの 20 種の生態型において、両蛋白質のアミノ酸配列を比較すると、*RPS4* は生態型間で高い相同性を示すが、*RRS1* は LRR から C 末端領域において生態型間の高い多様性が認められた (Narusaka M. *et al.* Plant J. 2009)。一方

で、ロイシンジッパー (LZ) モチーフおよび WRKY モチーフといった保存配列も存在した。抵抗性蛋白質に特徴的な LRR 配列は特定の蛋白質や分子と特異的に相互作用していると考えられていることから、*RRS1* が多様な病原体を認識するための強い選択圧を受けていることが示唆された。

また、私たちは本システムが、植物の科の壁を超えて病原菌を認識し、病害抵抗性を誘導することを明らかにした。そこで、本システムを応用面で最大限活用するために、このデュアル抵抗性遺伝子 (抵抗性蛋白質) システムを構成する *RPS4* および *RRS1* 蛋白質による病原体認識から抵抗性発現に至る一連の作用機構の解明をめざし、本システムに関わる構成因子の同定と、デュアル抵抗性蛋白質システムの分子基盤を明らかにすることで、抵抗性蛋白質を利用した病害抵抗性育種の技術開発に貢献する。

本研究では病原体認識に深く関わりと予想されるデュアル抵抗性蛋白質システムを構成するシロイヌナズナの抵抗性蛋白質 *RRS1* に着目し、抵抗性蛋白質をコアとする病害防御応答シグナル伝達ネットワークの解明を試みた。

3. 研究の方法

(材料) シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) (Ws-2; 炭疽病に抵抗性、Col-0; 炭疽病に感受性)、ペンサミアーナタバコ (*Nicotiana benthamiana*)、タバコ (*Nicotiana tabacum*)、アブラナ科野菜類炭疽病菌 (*Colletotrichum higginsianum*)、トマト斑葉細菌病菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* strain DC3000 expressing *avrRps4*)、デュアル抵抗性遺伝子導入アブラナ科作物 (*Brassica rapa*, *Brassica napus*)

(1) 抵抗性蛋白質 *RRS1* への部位特異的変異の導入による *RRS1* の機能解明

抵抗性蛋白質 *RRS1* に部位特異的に変異を導入し、*RRS1* の機能とデュアル抵抗性蛋白質システムの仕組みを明らかにする。まず、シロイヌナズナの 20 種の生態型 (抵抗性および感受性生態型を含む) における各 *RRS1* のアミノ酸配列を比較し、特徴的なアミノ酸配列領域を特定している。そこで、抵抗性遺伝子 *RRS1* の変異体 (*rrs1-1*: Ws-2 background、炭疽病菌に感受性) もしくは、*RPS4* との二重変異体 (*rps4-21/rrs1-1*) に部位特異的アミノ酸置換を行った変異 *RRS1* を相補し、*RRS1* の機能発現にとって重要なアミノ酸配列を特定する。

(2) 生化学的手法によるデュアル抵抗性蛋白質と相互作用する因子の検索

生化学的手法によりデュアル抵抗性蛋白質、特に *RRS1* と相互作用する因子を検索する。標識ペプチド (タグ) を融合した抵抗性蛋白質を用い、免疫沈降により相互作用する因子を同定する。モデル実験植物ペンサミアーナ

タバコで一過的に蛋白質を発現して蛋白質間相互作用を解析できる実験系を構築する。本系を用いて、デュアル抵抗性蛋白質が複合体を形成することを明らかにし、これらと相互作用する因子の探索を行う。さらに、取得した因子についてウイルスベクターを用いたサイレンシングを行い、その機能をベンサムアーナタバコで解析する。

(3) サプレッサー変異体の解析

RRS1 の破壊変異体 (*rrs1-1*) に変異原処理 (EMS 処理) し、アブラナ科炭疽病菌に対する抵抗性が復帰したサプレッサー変異体 (5 ラインを取得済み) を解析することで、抵抗性蛋白質による病原体の認識以降の情報伝達系を明らかにする。サプレッサー変異体 5 ラインについて、定法に従い変異位置の同定を行う。また、新たなサプレッサー変異体の取得を試みるとともに、変異体 5 ラインについて、病原菌に対する耐性評価およびその特性を調査する。

(4) 病害抵抗性作物の分子育種における基盤技術の構築

サプレッサー変異体の解析で明らかになった遺伝子や、デュアル抵抗性蛋白質と相互作用する因子をアブラナ科作物などに形質転換し、耐病性を評価する。この際必要となるベクターを開発する。また、私たちがこれまでに整備したハクサイのゲノムリソースを有効に活用し (Wang, Narusaka et al. Nature Genetics 2011)、病害抵抗性作物の分子育種の基盤技術を構築する。

4. 研究成果

(1) 抵抗性蛋白質 RRS1 への部位特異的変異の導入による RRS1 の機能解明

RRS1 のロイシンジッパー (LZ) モチーフの役割と機能を明らかにするため、LZ モチーフにアミノ酸置換を導入した *RRS1 Δ LZ* を *rrs1-1* 変異体へ相補した結果、本形質転換体は葉の一部がクロロシスを形成するとともに極度に矮小化した (図 1)。さらに、*rrs1-1/RRS1 Δ LZ* 相補体における病害防御応答のマーカー遺伝子 *PR1* の発現解析の結果、*PR1* 遺伝子の恒常的な発現が認められ、本相補体が恒常的に抵抗反応を発現していることが示唆された。一方で、*RRS1* と *RPS4* の二重変異体 (*rps4-21/rrs1-1*) に *RRS1 Δ LZ* を導入した結果、植物体は正常に生育し、*PR1* 遺伝子の恒常的な発現も生じなかった。次いで、アグロバクテリウムを介した一過的発現系を用いてタバコ葉へ *RRS1 Δ LZ*、*RPS4* および *RRS1* を組み合わせ、共インジェクションした。その結果、*RRS1 Δ LZ* と *RPS4* を共インジェクションした区のみ過敏感反応 (HR) が認められ、*RRS1 Δ LZ* 遺伝子単独では HR が生じないことから、HR 反応には *RPS4* が関与することが示唆された。以上により、*RRS1* による *RPS4* の制御が本システムにおいて重要な役割を果たしていることが示唆された (図 1)。

また、*RPS4* および *RRS1* の両抵抗性蛋白質

には、ヌクレオチド結合蛋白質に共通して存

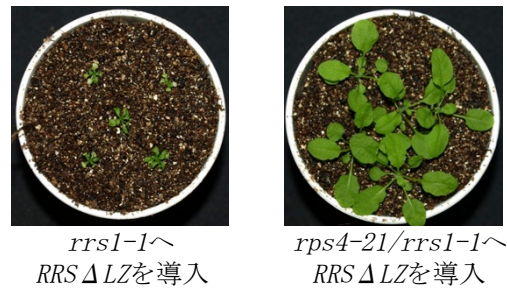


図 1 変異体における RRS1 ロイシンジッパーの影響

在するコンセンサス配列 (GXXXXGKT/S、p-loop モチーフ) が存在する。GKT を AAA に置換した変異を *RRS1* および *RPS4* 欠損変異株に導入した結果、形質転換植物はアブラナ科野菜類炭疽病菌に対して感受性を示し、本モチーフは抵抗性発現に必須であることが示唆された。現在、詳細な解析を行っている。(2) 生化学的手法によるデュアル抵抗性蛋白質と相互作用する因子の検索

デュアル抵抗性蛋白質システムを構成する 2 つの抵抗性蛋白質と相互作用する因子を同定し、デュアル抵抗性蛋白質システムを構成する蛋白質複合体の全貌を明らかにすることを試みた。一般的に、植物体からの抵抗性蛋白質の検出は、その発現量が低いことから困難である。そこで、*RPS4* および *RRS1* を検出するために最適なタグの選定を行った。その結果、それぞれ 3xFLAG および 4xMyc を N 末端へ融合することにより、植物の全蛋白質抽出試料から、両蛋白質の全長検出に成功した。さらに、高度な実験の再現性をめざし、両蛋白質の検出法を検討した結果、カリフラワーモザイクウイルスの 35S プロモーターに

Ω 配列を付加および、ホスファターゼ阻害剤/脱リン酸化阻害剤の PhosSTOP (Roche) を添加することで、両蛋白質の発現量が増加し、抵抗性蛋白質を安定に検出できる系の構築に成功した。そこで、両蛋白質の局在を

細胞質 (Sol)、小胞体 (Micro) および核 (Nuc) 画分に分画し、ウェスタンブロット解析を行った結果、両蛋白質が小胞体画分に共通して多く存在することを明らかにした (図 2)。さらに、小胞体画分において抵抗性蛋白質 (Myc-RRS1 および FLAG-RPS4) を用いた免疫沈降を行った結果、両蛋白質が複合体を形成して存在していることが示唆された。一方、(1)

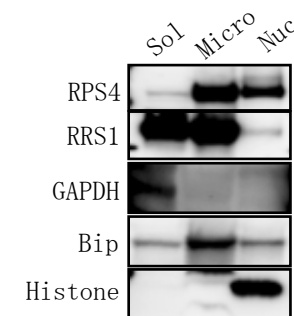


図 2 デュアル抵抗性蛋白質の画解析

において解析した RRS1 の LZ 領域および P-loop モチーフに変異を導入すると、小胞体画分における検出量が低下し、複合体形成の安定性に影響することが示唆された。

また、生化学的解析などにより、デュアル抵抗性蛋白質システムに関与する因子として EDS1 が推定された。そこで、EDS1 をサイレンシングしたベンサミアータタバコを作製し、上述の一過的発現系を用いた解析を行った。その結果、EDS1 をサイレンシングしたベンサミアータタバコでは、RRS1 Δ LZ 遺伝子と RPS4 遺伝子を共インジェクションしても HR の誘導が認められなかった。以上により、RRS1 では LZ モチーフが RPS4 による抵抗反応起動の重要な因子であり、そのシグナル伝達には EDS1 を介するか、もしくはデュアル抵抗性蛋白質複合体の形成に EDS1 が必要である可能性が示唆された(図 3)。

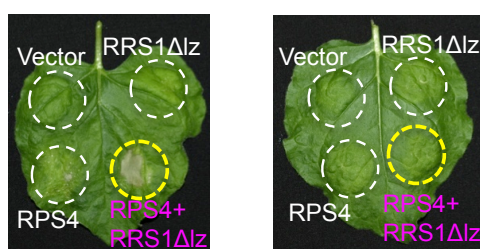


図 3 サイレンシング植物を用いたデュアル抵抗性蛋白質システムの機能解析

(3) サプレッサー変異体の解析

原因遺伝子の特定をめざし、5 種のサプレッサー変異体 (E4-2, E6-1, E7-1, E7-2 および E13-1) について Ws-2 と 3 回の戻し交雑を行い、5 週育成させた結果、E7-1 を除く 4 種の変異体が矮小化することから、これら変異体は、常時抵抗反応が誘導されていることが推察された(図 4)。さらに、生育に影響しな

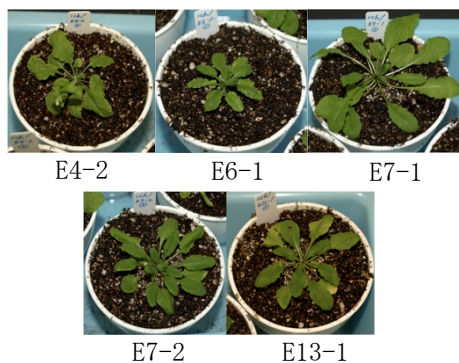


図 4 播種 5 週後のサプレッサー変異体

いサプレッサー変異体の探索を試みたが、新たな変異体の取得には至らなかった。サプレッサー変異体の多くが矮小化することから、RRS1 が病原体認識から細胞内の抵抗性誘導を起動するために、重要な役割を担っていることが示唆された。また、E7-1 における変異の同定が病害防御応答におけるシグナル伝

達ネットワークの解明に寄与することが示唆され、現在、さらなる戻し交雑および原因遺伝子の特定を試みている。

(4) 病害抵抗性作物の分子育種における基盤技術の構築

私たちはデュアル抵抗性蛋白質を導入した耐病性コマツナおよびナタネの作製に成功している。デュアル抵抗性蛋白質を導入した耐病性コマツナおよびナタネについて、その病害耐性の付与効果を検討するため、世代を経た個体について、耐病性検定を行った。その結果、コマツナでは T3 世代においても、シロイヌナズナの RPS4 遺伝子または RRS1 遺伝子を単独で導入した株では耐性が得られず、両遺伝子を導入 (RR) したラインでのみアブラナ科炭疽病菌に対する耐性が認められた(図 5)。また、ナタネ T2 世代においてもアブラナ科炭疽病菌に対して耐性が維持されていた。

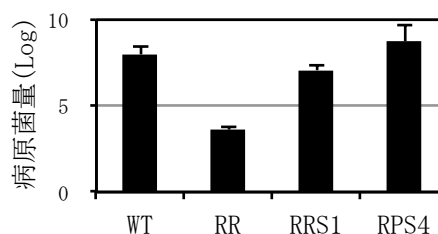


図 5 T3 コマツナにおける耐病性検定

さらに、デュアル抵抗性蛋白質システムと相互作用する因子を導入するためのベクター作製を行い、新たな因子の導入に向けた基盤を構築した。

以上より、デュアル抵抗性蛋白質システムにおいて、RRS1 は負の制御、RPS4 は正の制御を担っていることが示された。デュアル抵抗性遺伝子は、2 つを同時に導入することで、同種内および科を超えた作物において安定した耐病性作物の創製を可能とする育種ツールになることが示唆された。

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 10 件)

① Narusaka M, Toyoda K, Shiraishi T, Iuchi S, Takano Y, Shirasu K, Narusaka Y. Leucine zipper motif in RRS1 is crucial for the regulation of *Arabidopsis* dual resistance protein complex RPS4/RRS1. *Scientific Reports*, 6:18702, 2016, 査読有, doi: 10.1038/srep18702

② Narusaka M, Minami T, Iwabuchi C, Hamasaki T, Takasaki S, Kawamura K, Narusaka Y. Yeast cell wall extract induces disease resistance against

bacterial and fungal pathogens in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica* crop. *PLoS One*, 10, e0115864. (2015), 査読有, doi: 10.1371/journal.pone.0115864

③ Narusaka M., Hatakeyama K, Shirasu K, Narusaka Y. *Arabidopsis* dual resistance proteins, both RPS4 and RRS1, are required for resistance to bacterial wilt in transgenic *Brassica* crops. *Plant Signaling & Behavior*, 9, e29130 (2014), 査読有, doi: 10.4161/psb.29130.

④ Narusaka M., Kubo Y., Hatakeyama K., Imamura J., Ezura H., Nanasato Y., Tabei Y., Takano Y., Shirasu K., Narusaka Y. Breaking restricted taxonomic functionality by dual resistance genes. *Plant Signaling & Behavior*, 8(6), eLocation ID: e24244 (2013), 査読有, doi: 10.4161/psb.24244

[学会発表] (計 49 件)

① 鳴坂真理、白須賢、豊田和弘、高野義孝、白石友紀、鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質システムを構成する抵抗性蛋白質 RRS1 のロイシンジッパーモチーフの機能解析. 平成 28 年度日本植物病理学会大会、2016. 3. 21-23、岡山

② 津島綾子、鳴坂真理、Pamela Gan、熊倉直祐、浅井秀太、門田康弘、高野義孝、鳴坂義弘、白須賢. コアエフェクター候補遺伝子 *CCE1* は *Colletotrichum* 属菌に保存され、細胞死を誘導する. 平成 28 年度日本植物病理学会大会、2016. 3. 21-23、岡山

③ 熊倉直祐、パメラ・ガン、津島綾子、浅井秀太、門田康弘、鳴坂真理、鳴坂義弘、高野義孝、白須賢. 比較ゲノム解析を用いた *Colletotrichum* 属菌における病原性エフェクターの探索. 平成 28 年度日本植物病理学会大会、2016. 3. 21-23、岡山

④ 中前彩加、原田 賢、鳴坂真理、鳴坂義弘、高野義孝、Pamela Gan、白須賢、久保康之. ウリ類炭疽病菌のメタロプロテアーゼ遺伝子 *CoMEP1*, *CoMEP5* は付着器分化時に発現し、侵入時における植物の防御応答に関与する. 平成 28 年度日本植物病理学会大会、2016. 3. 21-23、岡山

⑤ M. Narusaka, Y. Narusaka. The functional analysis of RRS1 on the immune response of *Arabidopsis* dual resistance proteins RPS4/RRS1. 第 57 回日本植物生理学会年会、2016. 3. 18-20、盛岡

⑥ A. Tsushima, M. Narusaka, P. Gan, N. Kumakura, S. Asai, Y. Kadota, Y. Takano, Y. Narusaka, K. Shirasu. The core effector candidate gene, *CCE1* is conserved in plant pathogenic *Colletotrichum* fungi and induces cell death. 第 57 回日本植物生理学会年会、2016. 3. 18-20、盛岡

⑦ Kumakura, N., Gan, P., Tsushima, A.,

Asai, S., Kadota, Y., Narusaka, M., Narusaka, Y., Takano, Y., Shirasu, K. Hunting virulent effectors in plant pathogenic fungi *Colletotrichum* species using comparative genomics. 第 57 回日本植物生理学会年会、2016. 3. 18-20、盛岡

⑧ 鳴坂真理、白須賢、豊田和弘、高野義孝、白石友紀、鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質を構成する RPS4 および RRS1 の機能解析. 平成 27 年度日本植物病理学会関西支部会、2015. 9. 29-30、徳島

⑨ 熊倉直祐、Pamela Gan、津島綾子、浅井秀太、門田康弘、鳴坂真理、鳴坂義弘、高野義孝、白須賢. 比較ゲノム解析による炭疽病菌エフェクターの探索. 平成 27 年度日本植物病理学会関東支部会、2015. 9. 10-11、宇都宮

⑩ 津島綾子、鳴坂真理、Pamela Gan、熊倉直祐、浅井秀太、門田康弘、高野義孝、鳴坂義弘、白須賢. コアエフェクター候補遺伝子 *CCE1* は 17 種の炭疽病菌で保存され、細胞死を誘導する. 平成 27 年度植物感染生理談話会、2015. 8. 24-26、松山

⑪ 鳴坂真理、白須賢、高野義孝、鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質システムの導入による病害抵抗性作物の創製. 第 33 回日本植物細胞分子生物学会 (東京) 大会・シンポジウム、2015. 8. 10-12、東京

⑫ 鳴坂真理、白須賢、豊田和弘、白石友紀、鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質システムを構成する RPS4 および RRS1 の機能解析. 第 56 回日本植物生理学会年会、2015. 3. 17-18 日、東京

⑬ 鳴坂義弘、白須賢、高野義孝、山田哲也、久保康之、鳴坂真理. デュアル抵抗性蛋白質システムは植物の科の壁を越えて機能する. 第 56 回日本植物生理学会年会、2015. 3. 17-18 日、東京

⑭ Pamela Gan、鳴坂真理、熊倉直祐、津島綾子、中田菜々子、久保康之、高野義孝、鳴坂義弘、白須賢. 炭疽病菌の比較ゲノム解析とその利用. 平成 27 年度日本植物病理学会大会、2015. 3. 29-31 日、東京

⑮ 中前彩加、原田賢、坂口歩、鳴坂真理、鳴坂義弘、高野義孝、Pamela Gan、白須賢、久保康之. アブラナ科炭疽病菌エフェクター候補遺伝子過剰発現系によるウリ類炭疽病菌のメタロプロテアーゼ遺伝子 *CoMET1* の同定と病原性への関与. 平成 27 年度日本植物病理学会大会、2015. 3. 29-31 日、東京

⑯ 鳴坂真理、白須賢、豊田和弘、白石友紀、鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質 RPS4 および RRS1 をコアとする蛋白質複合体の機能解析. 平成 26 年度日本植物病理学会関西支部会、2014. 9. 27-28 日、富山

⑰ P. Gan, N. Nakata, T. Suzuki, T. X. Hoat, M. Narusaka, Y. Narusaka, Y. Takano, K. Shirasu. COMPARATIVE GENOMICS OF MULTIPLE COLLETOTRICHUM ISOLATES FROM THE GLOEOSPORIOIDES SPECIES COMPLEX. XVI International Congress on Molecular

Plant-Microbe Interactions、2014. 7. 6-1、Greece

⑱鳴坂義弘、白須賢、高野義孝、白石友紀、久保康之、鳴坂真理. デュアル抵抗性蛋白質システムにおける蛋白質間相互作用の解析
1. 平成 26 年度日本植物病理学会大会、2014. 6. 2-4、札幌

⑲鳴坂真理、白須賢、豊田和弘、白石友紀、高野義孝、鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質システムにおける蛋白質間相互作用の解析
2. 平成 26 年度日本植物病理学会大会、2014. 6. 2-4、札幌

⑳Pamela Gan、池田恭子、鳴坂真理、鳴坂義弘、入枝泰樹、久保康之、高野義孝、

白須賢. 炭疽病菌 gloeosporioides コンプレックスの比較ゲノム解析. 平成 26 年度日本植物病理学会大会、2014. 6. 2-4、札幌

㉑鳴坂真理、白須賢、豊田和弘、白石友紀、鳴坂義弘. デュアル抵抗性蛋白質システムにおけるタンパク質間相互作用の解析. 第 55 回日本植物生理学会年会、2014. 3. 18-20 日、富山

㉒P. Gan, N. Nakata, T. Suzuki, T. X. Hoat, M. Narusaka, Y. Narusaka, Y. Takano, K. Shirasu. Comparative genomics of multiple *Colletotrichum* isolates causing strawberry and cassava anthracnose. 12th European Conference on FUNGAL GENETICS (ECFG12), 2014. 3. 23-27, Seville, Spain

㉓鳴坂真理、豊田和弘、白須賢、白石友紀、鳴坂義弘. 新説デュアル抵抗性蛋白質システムの作用機作の解明. 第 36 回日本分子生物学会年会、2013. 12. 3-6、神戸

㉔ 鳴坂義弘、Pamela Gan、白須賢、高野義孝、鳴坂真理. 炭疽病菌のゲノム解析により取得したエフェクター分子の網羅的解析. 第 36 回日本分子生物学会年会、2013. 12. 3-6、神戸

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

名称 :

発明者 :

権利者 :

種類 :

番号 :

出願年月日 :

国内外の別 :

○取得状況 (計 4 件)

名称 : 複数の病害に対して抵抗性を示す植物及びその作出法

発明者 : 鳴坂義弘、鳴坂真理、白須賢

権利者 : 岡山県、理化学研究所

種類 : 特許

番号 : 2356899

取得年月日 : 2013 年 11 月 13 日

国内外の別 : EP

番号 : ZL200980138376.6

取得年月日 : 2014 年 3 月 12 日

国内外の別 : CN

番号 : 5516993

取得年月日 : 2014 年 4 月 11 日

国内外の別 : 日本

番号 : 2009277515

取得年月日 : 2015 年 5 月 7 日

国内外の別 : AU

〔その他〕

ホームページ

<http://www.kibi.ne.jp/~narusaka/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鳴坂 真理 (NARUSAKA, Mari)

岡山県農林水産総合センター生物科学研究所・流動研究員

研究者番号 : 80376847

(2) 研究分担者

なし ()

研究者番号 :

(3) 連携研究者

鳴坂 義弘 (NARUSAKA, Yoshihiro)

岡山県農林水産総合センター生物科学研究所・専門研究員

研究者番号 : 20335459