Alternaria 属植物病原菌の 宿主特異的毒素と特異性発現の 分子機構

尾谷 浩^{*1}, 田平弘基^{*2,3}, 岡久美子^{*3}, 児玉基一朗^{*1}

一般に植物病原菌の寄生性には明確な宿主特異性がある。ある種の病原菌と植物の組合せでは、病原菌側から宿主識別のためのシグナル因子が放出され、それに対して受容せざるを得ない植物のみが病原菌に侵害されるというモデルが提唱されている。植物病原糸状菌が生産する宿主特異的毒素は代表的シグナル因子であり、その生産菌の多くは *Alternaria* 属菌である。これらの宿主特異的毒素は主に低分子の二次代謝産物であるが、最近、宿主植物を介して生産されるタンパク質毒素の存在が明らかとなった。一方、植物側では、宿主特異的毒素の受容因子や特異性発現の機構が一部の植物において解明されつつあり、これらをターゲットとした耐病性植物の作出も可能となってきた。

自然界において、植物は無数の病原微生物の攻撃を受けているが、その中で特定の植物に病気を引き起こす病原菌の種類は驚くほど少ない。多くの病原菌は特定の植物種あるいは植物品種などを選択的に侵害し、個々の寄生性には明確な宿主特異性があるのが通例である。この

ような宿主特異性の発現機構に関して、ある種の病原菌と植物の組合せでは病原菌側から宿主識別のためのシグナル因子の放出があり、それに対して受容せざるを得ない植物のみが病原菌に侵害されるというモデルが提唱されている。植物病原糸状菌が生産する宿主特異的毒素 HST (host-specific toxin または host-selective toxin) はそのシグナル因子であり、病原菌の病原性発現に關与する第一次決定因子、病原菌の感染を成功させるための始動因子、宿主識別因子などと考えられている^(1~4)。

HST の具備すべき条件として、①宿主植物にのみ毒性を示すこと、②宿主植物の毒素耐性度と病害抵抗性が相関すること、③病原菌の毒素生産能と病原性が相関すること、④病原菌の胞子発芽時や侵入時に生産されること、⑤宿主植物に病原菌の受容化を誘導することなどが挙げられる^(1~4)。毒素の宿主特異性のみで HST として報告されている例もあるが、これらを含めると、現在までに *Alternaria* 属および *Cochliobolus* 属病原菌を中心に 20 種を越す HST 生産菌が報告されている。本稿では *Alternaria* 属菌に焦点を絞り、HST の生産と特異性発現機構に関する筆者らの最近の知見を中心に紹介する。

Host-Specific Toxins of *Alternaria* Plant Pathogens and Molecular Mechanisms of Host Specificity

^{*1}Hiroshi OTANI, ^{*2,3}Hiroki TABIRA, ^{*3}Kumiko OKA,

^{*1}Motoichiro KODAMA, ^{*1}鳥取大学農学部, ^{*2}鳥取県園芸試験

場, ^{*3}鳥取大学大学院連合農学研究科

Alternaria 属菌が生産する HST

HST を生産する *Alternaria* 属病原菌は、現在までに少なくとも 13 例が報告されており (表 1), HST 生産菌の半数以上を占めている。中でも *A. alternata* の病原菌が最も多く、7 種の病原型 (pathotype) と他の 2 種の病原菌は各々異なる HST を生産し、各々の宿主植物に寄生する。*A. alternata* 病原型が生産する HST については、その生合成の分子遺伝学的研究が急速に進展しており、本誌に柘植らの総説⁽⁶⁾が掲載されているので参照されたい。他の 2 種の *A. alternata* が生産する HST として、スポッテッドナップウィード (spotted knapweed, ヤグルマギク属の一種) black leaf bright 病菌の maculosin⁽⁶⁾ と、ヒマワリ necrotic spot 病菌の AS 毒素 I⁽⁷⁾ が報告されている。maculosin はペプチド化合物で、スポッテッドナップウィード葉にのみ壊死をひき起こす。スポッテッドナップウィードは北米の牧草地に生える雑草で、繁殖力が強く牧草生産に大きな被害を与えていることから、その病原菌または毒素である maculosin は本雑草の防除への利用が注目されている。また AS 毒素 I もペプチド化合物で、ヒマワリ葉にのみ葉脈壊死を誘起する。

A. alternata 以外の HST 生産菌として、アブラナ科植物に黒斑病をひき起こす *A. brassicae*⁽⁸⁾、キマメ (pigeon pea) に leaf spot 病をひき起こす *A. tenuissima*⁽⁹⁾、アブラナ科植物に黒すす病をひき起こす *A. brassicicola*⁽¹⁰⁾、アメリカニンジン (American ginseng) に Alternaria blight 病をひき起こす *A. panax*⁽¹¹⁾ が報告されている。キマメ leaf spot 病菌の HST (ATC 毒素) は、キマメの特定品種 (Bahar, Sudan など) にのみ活性を示す低分子毒素であるが、その構造は明らかとなっていない。アブラナ科植物黒斑病菌では、HST とし

て環状ペプチドの destruxin B および homodestruxin B が報告されている。本菌は宿主範囲が広く、アブラナ科植物全般に病原性を示すが、destruxin B および homodestruxin B は病原菌の宿主とほぼ同じ植物に黄化を伴う壊死斑の形成をひき起こす (若干の例外として、いくつかの非宿主にも毒性を示すことがある)。一方、アブラナ科植物黒斑病菌と同様の宿主範囲を示すアブラナ科植物黒すす病菌の HST (AB 毒素) は、これまでの HST が低分子の二次代謝物質であるのとは異なり、約 35 kDa のタンパク質で、宿主植物にのみ水浸状壊死斑を形成する。最近、アメリカニンジン *Alternaria blight* 病菌の HST (AP 毒素) もタンパク質であることが報告されたが、不思議にも AP 毒素は AB 毒素とほぼ同じ約 35 kDa で、アメリカニンジンにのみ水浸状壊死斑を誘起する。また、AP 毒素は AB 毒素とほぼ同じ手順で単離されており、両 HST 構造の差異についても興味をもたれる。

宿主植物を介した HST 生産

これまで報告されている HST は、いずれも病原菌を液体培地で培養した培養液中に生産され、その濾液から HST が単離され構造が決定されている。また、*Alternaria* 属菌の胞子は宿主植物以外の基質 (プラスチック板、ガラス板など) 上でもよく発芽し、その場合発芽液中にも HST が生産される。これに対し、アブラナ科植物黒すす病菌が生産するタンパク質の AB 毒素はこれまでの HST とは異なり、宿主植物を介して生産されるのである⁽¹²⁾。すなわち、AB 毒素は各種液体培地ではまったく生産されず、宿主であるアブラナ科植物の葉上の胞子発芽液にのみ検出され、黒すす病菌の発芽胞子による AB 毒素生産には宿主植物が関与していることが示

表 1 ■ 宿主特異的毒素を生産する *Alternaria* 属病原菌

病原菌	病名	毒素名
<i>A. alternata</i>		
Apple pathotype	リンゴ斑点落葉病	AM 毒素 (Alternariolide)
Japanese pear pathotype	ナシ黒斑病	AK 毒素
Rough lemon pathotype	カンキツ leaf spot 病	ACR 毒素
Strawberry pathotype	イチゴ黒斑病	AF 毒素
Tangerine pathotype	カンキツ brown spot 病	ACT 毒素
Tobacco pathotype	タバコ赤星病	AT 毒素
Tomato pathotype	トマトアルターナリア茎枯病	AAL 毒素
Spotted knapweed pathogen	スポッテッドナップウィード black leaf bright 病	Maculosin
Sunflower pathogen	ヒマワリ necrotic spot 病	AS 毒素 I
<i>A. brassicae</i>	アブラナ科植物黒斑病	Destruxin B, Homodestruxin B
<i>A. brassicicola</i>	アブラナ科植物黒すす病	AB 毒素
<i>A. panax</i>	アメリカニンジン Alternaria blight 病	AP 毒素
<i>A. tenuissima</i>	キマメ leaf spot 病	ATC 毒素

図 1 ■ アブラナ科植物黒すす病菌における宿主植物を介した AB 毒素生産の概略図

唆された。そこで、宿主および非宿主植物葉上より得た黒すす病菌の胞子発芽液に胞子を懸濁し、水に懸濁した胞子では HST 生産がみられないプラスチック板上での AB 毒素生産誘導活性を検討したところ、宿主植物葉上より得た胞子発芽液においてのみ顕著な AB 毒素生産がみられた。なお、本活性は他の *Alternaria* 属菌の胞子発芽液では検出されなかった。

宿主植物葉上の黒すす病菌胞子発芽液には AB 毒素生産を誘導する何らかの物質の存在が示唆されたことから、筆者らは本物質の単離を試みた^(13,14)。胞子発芽液の誘導活性は熱に安定であったが、過ヨウ素酸および α -マンノシダーゼの処理により失活したことから、この誘導物質は、 α -マンノースからなる構造が活性に関与する多糖であると思われる。そこで各種ゲル濾過クロマトグラフィーにより純化を行ない、約 1.3 kDa の活性物質を単離した。さらに GC および GC-MS などによる分析から、本物質はマンノースとガラクトースが存在する配糖体であることが明らかとなった。なお、本物質は胞子発芽液中では 0.02 $\mu\text{g/ml}$ の低濃度まで毒素生産誘導活性を示した。また、プラスチック板上での黒すす病菌胞子発芽液のタンパク質を解析すると、誘導物質は AB 毒素生産のみを特異的に誘導した。

誘導物質は宿主植物葉上の黒すす病菌の胞子発芽直後から検出され、その約 3 時間後に AB 毒素の生産がみられた。また、プラスチック板上より得た誘導物質を含まない黒すす病菌の胞子発芽液を宿主および非宿主葉上に処理し、24 時間後に処理液を回収して誘導活性を調べたところ、宿主葉上の滴下液にのみ顕著な活性が認められ、発芽胞子からの何らかの物質によって宿主葉から誘導活性をもつ配糖体が遊離してくるものと思われた⁽¹⁴⁾。

以上の結果から、黒すす病菌胞子発芽時の AB 毒素生産に関しては、発芽胞子から生じる何らかの物質によって宿主植物葉から配糖体が遊離し、その遊離した配糖体によって発芽胞子から AB 毒素が生産されるという

図式が考えられる（図 1）。病原糸状菌による HST 生産が宿主との相互作用によって誘導される例は初めてのことであり、大変興味深い。なお、宿主植物葉上のみでの HST 生産は、最近アメリカニンジン *Alternaria* blight 病菌においても報告されている⁽¹¹⁾。本菌のタンパク質 AP 毒素は、宿主植物のアメリカニンジン葉上の胞子発芽時にのみ検出されることから、黒すす病菌と同様の HST 生産機構が存在するように思われる。宿主植物を介した HST 生産はタンパク質 HST の一つの特徴であることも考えられ、今後、宿主植物葉上の胞子発芽液からの HST 探索によって新規 HST が見いだされるかもしれない。

宿主特異性発現の分子機構

1. リンゴ斑点落葉病菌

リンゴ斑点落葉病菌 (*A. alternata* apple pathotype) は 1950 年代に岩手県で初めて発生が認められて以来、現在では世界中のリンゴ栽培地帯にみられる重要な病原菌となっている。リンゴには本菌に対して感受性の品種と抵抗性の品種が存在するが、その反応性は感受性が優性の一对の対立遺伝子によって支配されており、既存の感受性品種はすべてヘテロの遺伝子型であると推察されている⁽¹⁵⁾。本菌は HST として環状ペプチドの AM 毒素 I (alternariolide)、II および III を生産し、このうち AM 毒素 I が主毒素である^(16,17)。リンゴ品種の AM 毒素に対する反応性は本菌に対する反応性とよく一致し、AM 毒素反応性の有無（受容因子の有無）によって特異性が決定されると思われる。

AM 毒素で処理された感受性品種の細胞では、初期に明所で CO_2 固定阻害やグラナメラの小胞化と、電解質の異常漏出や原形質膜の陥入などが観察されることから、AM 毒素の作用点は葉緑体および原形質膜の 2 個所にあると考えられた⁽¹⁸⁾。しかし、AM 毒素に感受性の品種は顕著な器官特異性を示し、葉など葉緑体をもつ組織では毒素に反応するが、花卉など葉緑体のない組織では無反応であることから、宿主特異性発現には AM 毒素の葉緑体への作用が関与するものと推察された。

リンゴにおける斑点落葉病感受性因子を特定するために、筆者らは感受性品種から耐病性突然変異体を作成し、タンパク質レベルで原系統との差異を網羅的に解析する手法（プロテオーム解析法）が有効であると考えた。そこで、感受性品種「印度」の成長点由来の培養苗条に γ 線を照射して突然変異を誘発し、AM 毒素を用いた幼苗のスクリーニングにより安定した耐病性突然変

図 2 ■ 2D-PAGE における耐病性変異系統と感受性品種の分離パターンの比較

60 kDa, pI5 付近のゲル領域を拡大して図示した。感受性品種にみられるスポット SA60 は、耐病性変異系統では発現していない。SA60, RBP-1 および RBP-2 は、それぞれ等電点をわずかに異にする葉緑体シャペロニン α サブユニットのホモログであることが構造解析で明らかとなった。

異体 ID-120 を得た。ID-120 は AM 毒素にきわめて高い耐性を示し、病原菌接種試験においても顕著な耐病性を示した。ID-120 と '印度' の葉から抽出した総タンパク質の二次元電気泳動 (2D-PAGE) パターンを比較した結果、ID-120 では 60 kDa, 等電点(pI)5 に位置するタンパク質 (SA60) の欠損が認められた (図 2)。

SA60 は感受性品種や系統にはすべて検出され、抵抗性品種および系統からは検出されなかった。また、SA60 の発現と器官特異性の相関を感受性品種で調べると、葉緑体を含む組織からは SA60 が検出され、葉緑体を含まない組織からは検出されなかった。これらの結果より、リング斑点落葉病の感受性には SA60 の発現が密接に関与し、さらに SA60 は葉緑体関連のタンパク質であると推定された⁽¹⁹⁾。また、SA60 およびその酸性側に隣接した 2 種類のタンパク質、RBP-1 および RBP-2 (図 2) のゲルスポットを切り取って回収し、タンパク質内部断片の一次構造を調べて、データベースによる相

同性検索を行なった結果、各スポットはいずれも葉緑体ストロマに局在するシャペロニンの α サブユニットであることが判明した。このことは、MALDI-TOF MS (matrix-assisted laser desorption/ionization time-of-flight mass spectrometry) 装置を用いたペプチドフィンガープリンティング実験からも証明された⁽²⁰⁾。

高等植物の葉緑体シャペロニン α サブユニットに関する遺伝子情報は、シロイヌナズナなど数件の配列情報がデータベースに登録されている。そこで、既存データ間で cDNA の相溶性が高い領域にディジェネレートプライマーを設定して、RT-PCR により '印度' と ID-120 の遺伝子を増幅し、3' および 5'-RACE 法を行なって、完全長の cDNA 塩基配列を決定した。さらにゲノム DNA の配列も決定し、エキソンおよびイントロンの領域を明らかにした。

'印度' と ID-120 での cDNA 配列の相違を調べると、'印度' では翻訳領域の 10 個所において一塩基多型

図 3 ■ 耐病性変異系統と感受性品種のシャペロニン α サブユニットをコードする cDNA 配列の比較

感受性品種には 10 個所に SNP(*) が出現し、そのうちの 2 個所は coding SNP で、それぞれ発現するアミノ酸は Asn/Asp と Pro/Ala となる。

用語解説

葉緑体シャペロニン： 葉緑体内のストロマにおいて、種々タンパク質のフォールディング(折りたたみ)などに関与するタンパク質で、60 kDaの相同性の高いCPN60 α とCPN60 β のサブユニットが存在し、これらが14個集まって多量体を形成する。

ディジェネレートプライマー： PCR法によりDNA配列を増幅する場合に、タンパク質の部分的なアミノ酸配列の情報をもとにして、それぞれのアミノ酸に対して可能なすべての塩基コードを含む混合オリゴヌクレオチド(ディジェネレートオリゴヌクレオチド)をデザインし、これをプライマーとして使用する。

(SNP)が見いだされた(図3)。一方、ID-120の配列は基本的に‘印度’と同一であったが、SNPは認められなかった。このことからID-120は、葉緑体シャペロニンをコードする対立遺伝子での感受性と関連する側の遺伝子鎖が発現しない変異体であると考えられた。また、前述の10個所のSNPのうち2個所はアミノ酸の変化が起こるcoding SNPであったので、感受性および抵抗性品種におけるcoding SNPでの表現型と感受性の相関を調べたところ、1個所のSNPは感受性品種すべてA/Gのヘテロ接合型であり、表現型はAsn/Aspを示した。また抵抗性品種はすべてG/Gのホモ接合型であり、表現型はAspのみを示した。なお、もう一方のcoding SNPは、表現型と感受性の関連がみられなかった⁽²⁰⁾。以上のことから、斑点落葉病菌に対する感受性は葉緑体シャペロニン α サブユニットをコードする対立遺伝子によって支配され、発現産物であるSA60の1アミノ酸がAspではなくAsnであることが感受性の発現に寄与していると考えられる。SA60分子がAM毒素の標的分子として作用するか否かは非常に重要な点であり、SA60とAM毒素との相互作用の解析が急がれる。

2. カンキツ leaf spot 病菌

カンキツ leaf spot 病菌 (*A. alternata* rough lemon pathotype) が生産するポリケチド化合物のACR毒素は、ラフレモンとラフレモンを片親とした交雑品種のラングプールライムのミトコンドリアに作用する⁽²¹⁾。ACR毒素の受容因子は感受性ミトコンドリアに存在するSDS耐性孔形成型膜タンパク質であるが、本タンパク質をコードする遺伝子ACRSは感受性および抵抗性カンキツの両ミトコンドリアに存在し、抵抗性カンキツではACRSの転写物がプロセッシングにより断片化されることが最近明らかとなった⁽²²⁾。すなわちACR毒素に対する特異性は、カンキツミトコンドリア遺伝子転写

物のプロセッシングの有無により発現し、抵抗性カンキツに存在する修飾因子が特異性を決定するものと思われる。詳細については本誌に掲載⁽²³⁾されているので、そちらを参照していただきたい。

3. トマトアルターナリア茎枯病菌

トマトアルターナリア茎枯病菌(*A. alternata* tomato pathotype)が生産するAAL毒素は、スフィンゴ脂質合成の中間生成物であるスフィンゴシン類似体で、化学構造や生物活性は*Gibberella moniliformis* (*Fusarium moniliforme*)が生産するマイコトキシンのfumonisinに類似している。fumonisinやAAL毒素はスフィンガニンN-アセチルトランスフェラーゼに作用し、セラミドの生合成を阻害して植物および動物細胞にアポトーシスを誘導する⁽²⁴⁾。病原菌に対するトマトの反応は、抵抗性が優性の一对の対立遺伝子支配であるが、最近トマトのAAL毒素抵抗性を支配する遺伝子Asc-1がクローニングされ、酵母の小胞体からゴルジ体への膜タンパク質の輸送に関与する遺伝子LAG(longevity assurance gene)のホモログであることが明らかとなった⁽²⁵⁾。この過程で輸送されるタンパク質はGPI(glycosylphosphatidylinositol)セラミド化される必要があるため、ASC1タンパク質はAAL毒素によるスフィンゴ脂質代謝の阻害下でもセラミドを合成できるサルベージ経路に関わっているものと推察されている⁽²⁵⁾。

4. アブラナ科植物黒斑病菌

アブラナ科植物黒斑病菌が生産するdestruxin Bおよびhomodestruxin Bの宿主植物における作用点は明らかとなっていないが、宿主特異性が抵抗性植物のHST解毒作用により発揮されることが報告されている⁽²⁶⁾。アブラナ科植物は本菌に感受性であるが、シロガラシ(*Sinapis alba*)は抵抗性を示す。両HSTを植物に処理するとHSTは感受性植物よりも抵抗性植物において速やかに水酸化され、それぞれ活性の低いhydroxydestruxin Bとhydroxyhomodestruxin Bに変換される。さらに、解毒物質のhydroxydestruxin Bが植物の抵抗反応の一つと考えられているファイトアレキシンの生産を誘導することも明らかとなり、抵抗性植物はHSTの解毒と同時に、解毒物質による抵抗性誘導というユニークな反応をひき起こす。他の抵抗性植物でも同様の誘導機構が存在するのか興味深い。

*

植物病害における宿主特異性は大きく2つに分けて考えることができる。自然界では、ほとんどの病原菌は植物の具備する非特異的抵抗性によって感染できないが、ある病原菌は特定の植物にのみ寄生する能力を獲得して、病原菌とそれを受容する植物間には基本的親和性関係が成立する。HST生産菌における特異性発現はこの例であるといえる。このような特異性とは別に、基本的親和性関係にある病原菌と植物では抵抗性の植物品種が作出され、病原菌も突然変異などにより抵抗性品種に寄生できる多くのレースが出現して、植物品種と病原菌レースの相互関係には品種特異的抵抗性現象が現われる。このような特異性は、病原菌の非病原性遺伝子と植物の抵抗性遺伝子の相補的組合せによって発現するので、非病原性遺伝子の変異により容易に元の基本的親和性関係に復帰する現象がみられる。一方HST介在の病害においては、HST受容因子を無効にすることによって得られた耐病性植物に対し病原菌が再び病原性を発揮するためには、新たな機能の獲得が必要であり、その耐病性は安定で永続的であるといえる。したがって、作物の病害防除戦略の観点からは基本的親和性関係における特異性発現の機構解明がきわめて重要であると思われ、今後この方面の研究の発展を期待したい。

謝辞：本稿で紹介した我々の研究は、鳥取大学農学部植物病理学研究室においてHST研究を開始された故西村正暁先生と、甲元啓介先生のその後の研究成果を基礎にして展開されたものであり、両先生に心より感謝申し上げます。また本研究において、HSTおよび誘導因子の構造解析のご指導をいただいた鳥取大学 中島廣光先生、プロテオーム解析のご指導をいただいた大阪大学 乗岡茂巳先生、実験に参加された多くの研究室諸氏に心より感謝いたします。

文献

- 1) S. Nishimura & K. Kohmoto : *Annu. Rev. Phytopathol.*, **21**, 87 (1983).
- 2) R.P. Scheffer & R.S. Livingston : *Science*, **223**, 17 (1984).
- 3) K. Kohmoto & H. Otani : *Experientia*, **47**, 755 (1991).
- 4) 児玉基一郎, 尾谷 浩, 甲元啓介 : “植物病害の化学”, 学会出版センター, 1997, p.39.
- 5) 柘植尚志, 児玉基一郎, 秋光和也, 山本幹博 : 化学と生物, **40**, 654 (2002).
- 6) A.C. Stierle, J.H. Cardellina II & G.A. Strobel : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **85**, 8008 (1988).
- 7) M. Liakopoulou-Kyriakides, A.L. Lagopodi, C.C. Thanassouloupoulos, G.S. Stavropoulos & V. Magafa : *Phytochemistry*, **45**, 37 (1997).
- 8) P.S. Bains & J.P. Tewari : *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, **30**, 259 (1987).
- 9) S.K. Nutsugah, K. Kohmoto, H. Otani, M. Kodama & R. Sunkeswari : *J. Phytopathol.*, **140**, 19 (1994).
- 10) H. Otani, A. Kohnobe, M. Kodama & K. Kohmoto :

Physiol. Mol. Plant Pathol., **52**, 285 (1998).

- 11) H.A. Quayyum, M. Gijzen & A. Traquair : *Phytopathology*, **93**, 323 (2003).
- 12) H. Otani, A. Kohnobe, M. Kodama & K. Kohmoto : “Molecular Genetics of Host-Specific Toxin in Plant Disease”, Kluwer Academic Publishers, 1998, p.63.
- 13) 岡久美子, 赤松 創, 児玉基一郎, 尾谷 浩 : 日植病報, **68**, 159 (2002).
- 14) 岡久美子, 中島廣光, 赤松 創, 児玉基一郎, 尾谷 浩 : 日植病報, **69**, 245 (2003).
- 15) 斉藤健一, 武田和義 : 育種学雑誌, **34**, 197 (1984).
- 16) T. Okuno, Y. Ishita, K. Sawai & T. Matsumoto : *Chem. Lett.*, **36**, 635 (1974).
- 17) T. Ueno, T. Nakashima, Y. Hayashi & H. Fukami : *Agric. Biol. Chem.*, **39**, 1115 (1975).
- 18) K. Kohmoto, S. Nishimura & H. Otani : “Plant Infection: The Physiological and Biological Basis”, Japan Scientific Societies Press/Springer-Verlag, 1982, p.253.
- 19) H. Tabira, M. Shimonaka, K. Kohmoto, H. Otani & K. Banno : “Molecular Genetics of Host-Specific Toxins in Plant Disease”, Kluwer Academic Publishers, 1998, p.387.
- 20) 田平弘基, 赤松 創, 児玉基一郎, 尾谷 浩, 井上耕介 : 植物感染生理談話会論文集, **38**, 57 (2002).
- 21) K. Akimitsu, K. Kohmoto, H. Otani & S. Nishimura : *Plant Physiol.*, **89**, 925 (1989).
- 22) K. Ohtani, H. Yamamoto & K. Akimitsu : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 2439 (2002).
- 23) 秋光和也, 大谷耕平, 尾谷 浩, 山本弘幸 : 化学と生物, **42**, 81 (2004).
- 24) D.G. Gilchrist, H. Wang & R.M. Bostock : *Can. J. Bot.*, **73**, S459 (1995).
- 25) B.F. Brandwagt, L.A. Mesbah, F.L.W. Takken, P.L. Laurent, T.J.A. Kneppers, J. Hille & H.J.J. Nijkamp : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**, 4961 (2000).
- 26) M.S.C. Pedras, I.L. Zaharia, Y. Gai, Y. Zhou & D.E. Ward : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98**, 747 (2001).