

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年5月27日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2010～2012

課題番号：22380030

研究課題名（和文）イネーブロモウイルス間相互作用における特異性決定メカニズムの解明

研究課題名（英文）Molecular mechanisms of specific interactions in bromovirus infections in rice

研究代表者

三瀬 和之（MISE KAZUYUKI）

京都大学・大学院農学研究科・准教授

研究者番号：90209776

研究成果の概要（和文）：ブロモモザイクウイルス（BMV）の種々の系統とイネの品種の間には全身感染性において様々な特異性がみられる。本研究ではこの特異性に関与するイネ因子とウイルス因子の同定を目指した。日本型品種が示す BMV 抵抗性は染色体の 60 万塩基の領域に存在する優性遺伝子座によって支配されていた。BMV 系統間でのイネへの感染の成否は 2a 複製酵素タンパク質 C 末端領域のミスセンス変異が細胞間移行レベルで決定していた。

研究成果の概要（英文）：Specific interactions are observed in systemic infection of rice varieties with *Brome mosaic virus* (BMV) strains. We have identified rice and BMV factors that are involved in such interactions. Genetic analysis suggested that resistance responses of *japonica* rice varieties to BMV were controlled by a single dominant locus (600 kb region). Mutational analyses suggested that differences in systemic infection of rice with BMV strains were determined at the level of intercellular movement by several missense mutations within the C-terminal non-conserved region of BMV polymerase protein 2a.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	6,800,000	2,040,000	8,840,000
2011年度	3,900,000	1,170,000	5,070,000
2012年度	3,900,000	1,170,000	5,070,000
年度			
年度			
総計	14,600,000	4,380,000	18,980,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学・植物病理学

キーワード：遺伝学・遺伝子・ウイルス・植物・病理学

1. 研究開始当初の背景

(1) ウイルスは、作物における重要な病原体のひとつである。ウイルスが植物に感染する際、ウイルス因子と宿主側の因子が相互作用し、感染が成立する。これらの相互作用はウイルスの複製、細胞間移行、全身感染、病徴発現や宿主の抵抗反応の誘起に影響する。近年、各過程に関与するウイルス因子は急速に解析されてきたが、宿主因子の実体や因子間の相

互作用に関する報告は少なく、それはウイルスの感染機構解明やウイルス病の防除法開発の大きな障壁となっている。

(2) 植物 RNA ウイルスであるブロモウイルス属には 6 種が知られており、なかでも *Brome mosaic virus* (BMV) では RNA 複製のモデルウイルスとして多くの先駆的研究がなされてきた。我々はこれまでに BMV と近縁

の *Cowpea chlorotic mottle virus* を用い、ササゲにおける全身感染性の違いに重要な感染過程の同定 (Fujita *et al.*, *Mol. Plant-Microbe Interact.* 13: 1195-1203, 2000) やウイルス因子中の重要なアミノ酸残基の同定 (Sasaki *et al.*, *Virology* 279: 47-57, 2001) に成功してきた。しかし、ササゲという実験植物の扱いにくさから宿主因子に関しては全く知見を得られなかった。そのような状況下で、我々は同じウイルス属に分類される *Spring beauty latent virus* (SBLV) がモデル植物シロイヌナズナに効率よく全身感染することを発見した (Fujisaki *et al.*, *Arch. Virol.* 148: 165-175, 2003)。この SBLV と BMV を用い、BMV の感染を制限するユニークな植物遺伝子を同定し、一細胞における増殖能力がシロイヌナズナでの全身感染性に大きく貢献することを明らかにした (Fujisaki *et al.*, *Virus Res.* 140: 103-111, 2009)。ただし、BMV と SBLV は近縁だが別のウイルス種であるため、キメラウイルス等を利用したウイルス因子の詳細な解析は全く行えていない。一方、過去に前述のササゲを用いて BMV の 2 系統を用いた研究がなされ、複製および移行レベルでの効率の違いが 2 系統のウイルスのササゲにおける感染性の違いに貢献していることが明らかとなった (De Jong & Ahlquist., *J. Virol.* 69: 1485-1492, 1995)。しかし、ササゲはモデル植物としての用件を満たしておらず宿主因子に関する研究は全く行われてこなかった。

(3) そのような中、最近米国の Ding らは BMV のある系統 (F 系統) がモデル植物のイネに感染することを報告した (Ding *et al.*, *Mol. Plant-Microbe Interact.* 19: 1229-1239, 2006)。この中で、世界中で多くの研究者が用いている M1 系統はイネに全身感染しないことも報告された。我々は、それを受けて種々のイネ品種に種々の BMV 系統を接種した結果、これまでに興味深い組み合わせをいくつか発見している。本研究ではそれらの組み合わせを用いて研究することで、ウイルス-植物間相互作用に関わる因子を同定し解析していくとの着想に至った。

2. 研究の目的

(1) 植物因子の解析: 興味深いことに、BMV-F 系統はこれまで調べたイネ品種の内、インド型品種には感染するものの、日本型品種には全く感染しない。インド型品種と日本型品種の間には種々の有用な遺伝解析材料が整備されているので、それらを利用して感染性の差に関わる植物遺伝子の単離を目指す。F1 雑種の感受性・抵抗性検定を様々な組み合わせで確認し、当該遺伝子がウイルスの感染増殖をサポートする因子か抵抗性因子かについての

示唆を得る。

(2) ウイルス因子の解析: BMV-F 系統と BMV-M1 系統での感染性の違いには、3 分節ゲノムのうち複製酵素成分 1a と 2a をコードする RNA1 と RNA2 が主に関与し、ウイルスの移行 (3a)、粒子化 (CP) に関わる遺伝子をコードする RNA3 も補助的に機能している (Ding *et al.*, 2006)。これをさらに進めて感染特異性に関わるウイルス因子を 1 塩基または 1 アミノ酸レベルまで絞り込む。また、イネプロトプラスト等を用いて、感染性の違いに関わるステップを組織・分子レベル (翻訳・複製・粒子化) で解析する。BMV-F 系統は、明瞭なモザイク症状や生育障害を誘導するが、BMV-PV180 系統はそれらの病徴を全く示さない。この違いに関わるウイルス因子も併せて調べる。最終年度には違いに関わるウイルス因子を利用してタンパク質あるいは RNA レベルでのアフィニティー精製を利用して植物因子を生化学的に同定することを試みる。

(3) 応用研究: 我々が発見した無病徴感染する BMV-PV180 系統がイネのサイレンシングベクターとしての利用が可能かどうかを、*phytoene desaturase* (*PDS*) 遺伝子などモデル遺伝子を用いて検証する。

3. 研究の方法

(1) BMV-F 系統に対する感受性の差異に関与する植物因子の同定

① 遺伝解析にも用いるために、BMV の感染したイネを正確、迅速、大量に検出できるアッセイ系の構築を行った。② 予備実験から、BMV-F 系統はインド型品種には感染するものの、日本型品種には感染しないという傾向が見られていた。初年度は、イネにおいて BMV への感受性・抵抗性に影響を与えるイネ遺伝子の同定にむけた遺伝解析を行うための準備を行った。農業生物資源研究所のイネゲノムリソースセンターにおいて整備されている種々の交雑系統を遺伝解析に用いるため、まずそれらの交配親における BMV の感染性を調査した。③ 前項で得られた感受性や抵抗性を示す品種の間で交配を行い、F1 種子、さらに F2 種子を収穫しておいた。④ 染色体断片置換系統群 (CSSLs) を利用できる親品種が、明確な感受性、抵抗性を示したササニシキ/ハバタキあるいはコシヒカリ/ハバタキの CSSLs の各ラインに BMV-F 系統を接種し、感染試験を行った。ウイルス感受性に関与する遺伝子座を含む染色体断片を持つラインを、さらに片親と戻し交雑後、自殖し、F2 種子 (約 3,000 個) を作出した。また、F2 種子を作出する期間中に既知のイネゲノム情報を参考に分子マーカーを整備しておいた。⑤ 前年度に用意したインド型品種ハバタキとジャポニカ型品種コシヒカリの間で作成された

染色体断片置換系統群 (CSSLs) の戻し交雑 F2 集団を用いて分子マーカーを用いたマッピングを行い、候補遺伝子領域を狭めていった。さらに、ターゲット遺伝子の選定に利用するため、まず抵抗性の性質について一細胞レベルか組織レベルか、あるいは過敏細胞死を伴うか等を調査した。

(2) イネへの感染の成否、病徴発現に関する BMV の因子の解析

① BMV-F 系統のイネへの感染が示されたことから、他の入手可能な BMV 系統についてもイネにおける感染性を調査した。② BMV-F 系統に感受性の IR64 のプロトプラストを用いた感染系を確立することを試みた。イネ品種 IR8 に感染する BMV-F と感染しない BMV 系統の一細胞における複製量とイネ植物体での全身感染性に相関があるかどうかを検定した。また、緑色蛍光タンパク質 (GFP) 遺伝子を利用し、イネ植物体レベルで感染挙動を詳細に観察できる系を構築した。③ 同程度に増殖するが病徴を誘導する BMV-F 系統と誘導しない BMV-PV180 系統の間でゲノムあるいはゲノム断片交換変異体を作製し、病徴発現の差に関わる領域を特定した。④ 接種葉やイネプロトプラストでの感染を調査することによって、感染性の違いに関わるステップを組織レベルや分子レベル (翻訳・複製・粒子化) で解析した。⑤ イネに全身感染する BMV-F 系統と感染しない KU2 系統の間で絞り込まれた領域における塩基配列の違いを比較し、点突然変異体を作製することによって重要な塩基あるいはアミノ酸残基を特定した。⑥ 前項の研究によって明らかとなった変異が BMV の複製、細胞間移行、宿主特異性決定において果たす役割について、新たに種々の欠失変異、点突然変異をもつウイルスを用いた感染実験を行うことにより解析した。

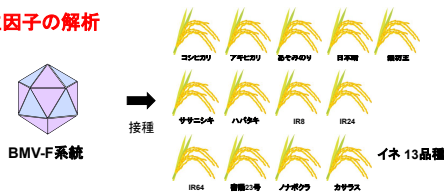
(3) 無病徴感染する BMV 系統の選抜とサイレンシングベクター系の構築

① (2) で調査した種々の BMV 系統の増殖量と病徴の関係を整理し、サイレンシングベクターの候補系統を選抜した。② イネのサイレンシングベクターとしての利用の可能性を、PDS 遺伝子などモデル遺伝子を用いて検証した。BMV は球状ウイルスであるためゲノムに挿入する遺伝子断片のサイズには限界がある。そこで、効率よくサイレンシングを起こすために必要な 3 分節ゲノム中の挿入箇所の決定と挿入遺伝子断片の最適な長さ等について調査した。③ *Potato virus X*-タバコの系で用いられたような High-throughput な機能的遺伝子ハンティングに利用可能なように、機械的接種よりもさらに使用が簡便になることが期待される *Agrobacterium* を用いたサイレンシング誘導系の構築を試みた。

4. 研究成果

(1) 抗 BMV 抗体を用いた免疫学的検出法であるドットプロット法と ELISA 法によって BMV 感染イネを正確、迅速、大量に検出できる系を構築できた。農業生物資源研究所のリソースセンターを始めとする数カ所の研究所において整備されている種々のイネ交雑系統を遺伝解析に用いるため、まずそれらの交配親における BMV の感染性を調査した (下図)。

I. 宿主因子の解析

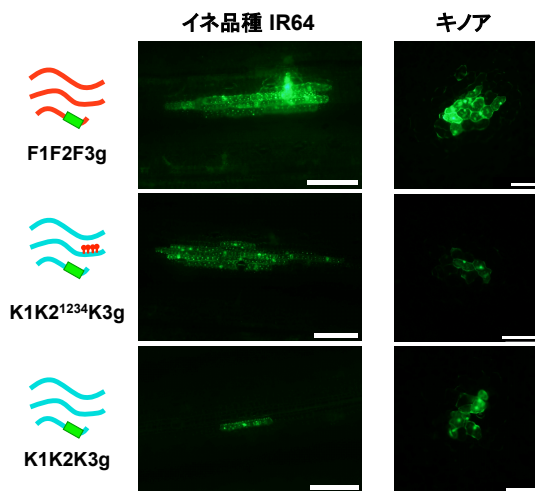


II. ウイルス因子の解析



その結果、インド型品種のハバタキ、IR24 や密陽 23 号で効率良く全身感染し、日本型品種のコシヒカリ、ササニシキ、アソミノリ、アキヒカリでは全く感染が見られなかった。この結果、既存の染色体断片置換系統群やリコンビナント自殖系統群が利用できることが分かった。染色体断片置換系統群 (CSSLs) を利用できる親品種が、明確な抵抗性、感受性を示したコシヒカリ/ハバタキの CSSLs の各ラインに BMV-F 系統の感染試験を行った結果、単一染色体の特定の領域に感染性の決定因子が座乗することが明らかとなった。この染色体断片を持つラインをコシヒカリと戻し交雑後、自殖した F2 種子が既に入手できていたため、それらを圃場で展開し genotyping を行い、さらに各 F2 種子から F3 種子を収穫した。F3 集団を分子マーカーでスクリーニングし、当該領域の内部で組換えが起こっていると予想される系統を選抜し、BMV-F の感染性を調査した結果、約 600 kbp にまで領域を絞り込めた。初年度に用意したインド型品種ハバタキとジャポニカ型品種コシヒカリの間で作成された染色体断片置換系統群 (CSSLs) の戻し交雑 F2 集団を用いてマッピングし、候補遺伝子領域を狭めた。しかし、当該領域内での組換え個体が予想外に少なく、次のステップに進めるだけの領域の狭小化はできなかった。一方、農水省から、インディカの IR64 背景でコシヒカリの断片をもつ CSSLs とコシヒカリ背景に IR64 の断片をもつ CSSLs を入手し、感染性を調査した結果、当該染色体領域はジャポニカイネの BMV 抵抗性の必要かつ十分な領域であることが判明した。プロトプラスト実験からジャポニカイネで見られる BMV 抵抗性は一細胞レベルでも発現していることが示唆された。

(2) BMV-F 系統がイネに感染したことから、他の入手可能な BMV 系統についてもイネにおける感染性を調査した (上図) 結果、複数の系統で感染性や病徴に差はあるものの全身感染が見られた。BMV-F 系統に感受性の IR64 のプロトプラストを用いた感染系を確立できた。イネ品種 IR64 に感染する BMV-F と感染しない BMV-KU2 はともに一細胞において少なくとも複製することが確認された。これら 2 系統間でキメラウイルスを作成し調査した結果、RNA2 の違いがイネにおける全身感染に重要であることが明らかとなった。イネ品種 IR64 への感染性に重要であることが分かった RNA2 を、感染する BMV-F と感染しない BMV-KU2 の間で組み換え、種々の遺伝子断片置換体や点突然変異体を作製し、感染性を比較した結果、RNA2 がコードする 2a タンパク質の C 末端の非保存領域にアミノ酸変化を引き起こす 4 塩基の違いが全身感染能の有無に関与することが分かった。さらに感染性の違いがウイルス感染のその過程に起因するのかを特定するために、まず F 系統、KU2 系統およびゲノム RNA 組み換え体のイネプロトプラストでの増殖能を調査した。しかし、イネプロトプラストにおいては KU2 系統、F 系統およびそれらの組み換えウイルスの増殖能に顕著な差は見られなかった。次に GFP 遺伝子を付加した変異体を用いて接種葉での細胞間移行を観察したところ、F 系統と 4 塩基置換変異を導入した KU2 変異体ではイネにおいて細胞間移行が観察されたが KU2 系統ではほとんど観察されなかった。以上の結果、BMV のイネに対する全身感染性の違いは一細胞における複製の違いではなく、少なくともウイルスの細胞間移行能の違いに由来することが分かった。キノア (*Chenopodium quinoa*) では細胞間移行能に差が認められなかったことから、変異による細胞間移行能の違いには



F1F2F3g: GFP遺伝子を持つBMV-F; K1K2¹²³⁴K3g: GFP遺伝子を持ち、RNA2の3' 端に4個のミスセンス変異を持つBMV-KU2; GFP遺伝子をもつBMV-KU2

イネ特異的な因子が関与していることが示唆された。この 2a タンパク質の C 末端非保存領域を C 末端から 25 アミノ酸ずつ欠失した変異体 RNA2 を 6 種類作製し、種々の植物のプロトプラストでウイルス蓄積と植物葉での細胞間移行を調査した。その結果、この領域にはウイルスの複製よりも、ウイルスゲノムの分解を抑制する機能が含まれていることが示唆された。

(3) 種々の BMV 系統を複数のインド型品種に接種し、増殖量と病徴の関係を詳しく調べた結果、増殖量と病徴発現には相関があることが判明した。本研究の申請時の予備実験では、病徴を誘導する BMV-F 系統と誘導しない BMV-PV180 系統には増殖量に大きな差は認められないという結果が得られていたが、本研究において定量実験に供した結果、病徴発現と増殖量に正の相関関係があることが明らかとなった。BMV がイネに誘導する病徴に関して、イネ品種 IR64 に激しい壊死病徴を誘導する BMV-KU3 と同程度に増殖するものの殆ど病徴を発現しない BMV-M2 の間で種々の組み換えウイルスを作成し調査した結果、RNA2 と RNA3 に病徴発現に関与する因子が存在していることが判明した。全身感染するものの弱い病徴しかし示さない BMV 系統を選抜し、サイレンシングベクター化を試みた。野生型で病徴を殆ど発現せず、植物遺伝子を挿入した場合に効率良くサイレンシングを誘導する BMV ベクターを作出するため、イネに効率良く感染できる系統として新たに KU4 系統の遺伝子操作系を作出した。KU4 系統が IR64 で誘起する壊死病徴発現には CP の N 末端領域の欠失が関与していることが明らかとなった。この結果を基に壊死病徴を発現しない変異型 KU4 系統あるいはそれを F 系統、M2 系統、KU3 系統と様々に組み換えたウイルスを用いて VIGS 誘導能を調べたが、病徴が軽減する BMV 組み換え体はいずれもサイレンシング誘導能を失うか大幅に低下し、実用には向かなかった。

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 14 件)

- ① Hyodo, K., Mine, A., Taniguchi T., Kaido, M., Mise, K., Taniguchi, H., and Okuno, T. (2013). ADP ribosylation factor 1 plays an essential role in the replication of a plant RNA virus. *J. Virol.* 87(1): 163-176. DOI:10.1128/JVI.02383-12.
- ② Mine, A., Hyodo, K., Tajima, Y., Kusumanegara, K., Taniguchi, T., Kaido, M.,

- Mise, K., Taniguchi, H., and Okuno, T. (2012). Differential roles of Hsp70 and Hsp90 in the assembly of the replicase complex of a positive-strand RNA plant virus. *J. Virol.* 86(22): 12091-12104. DOI:10.1128/JVI.01659-12.
- ③ Kusumanegara, K., Mine, A., Hyodo, K., Kaido, M., Mise, K., and Okuno, T. (2012). Identification of domains in p27 auxiliary replicase protein essential for its association with the endoplasmic reticulum membranes in *Red clover necrotic mosaic virus*. *Virology* 433(1): 131-141. DOI:10.1016/j.virol.2012.07.017.
- ④ Iwakawa, H.-O., Tajima, Y., Taniguchi, T., Kaido, M., Mise, K., Tomari, Y., Taniguchi, H., and Okuno, T. (2012). Poly(A)-binding protein facilitates translation of an uncapped/nonpolyadenylated viral RNA by binding to the 3' untranslated region. *J. Virol.* 86(15): 7836-7849. DOI:10.1128/JVI.00538-12.
- ⑤ Saito, H., Ogiso-Tanaka, E., Okumoto, Y., Yoshitake, Y., Izumi, H., Yokoo, T., Matsubara, K., Hori, K., Yano, M., Inoue, H., and Tanisaka, T. (2012). Ef7 encodes an ELF3-like Protein and promotes rice flowering by negatively regulating the floral repressor gene *Ghd7* under both short- and long-day conditions. *Plant Cell Physiol.* 53(4): 717-728. DOI:10.1093/pcp/pcs029.
- ⑥ Tajima, Y., Iwakawa, H.-O., Kaido, M., Mise, K., and Okuno, T. (2011). A long-distance RNA-RNA interaction plays an important role in programmed -1 ribosomal frameshifting in the translation of p88 replicase protein of *Red clover necrotic mosaic virus*. *Virology* 417(1): 169-178. DOI:10.1016/j.virol.2011.05.012.
- ⑦ Hyodo, K., Mine, A., Iwakawa, H.-O., Kaido, M., Mise, K., and Okuno, T. (2011). Identification of amino acids in auxiliary replicase protein p27 critical for its RNA-binding activity and the assembly of the replicase complex in *Red clover necrotic mosaic virus*. *Virology* 413(2): 300-309. DOI:10.1016/j.virol.2011.02.017.
- ⑧ Kaido, M., Funatsu, N., Tsuno, Y., Mise, K., and Okuno, T. (2011). Viral cell-to-cell movement requires formation of cortical punctate structures containing *Red clover necrotic mosaic virus* movement protein. *Virology* 413(2): 205-215. DOI:10.1016/j.virol.2011.02.008.
- ⑨ Iwakawa, H.-O., Mine, A., Hyodo, K., An, M., Kaido, M., Mise, K., and Okuno, T. (2011). Template recognition mechanisms by replicase proteins differ between bipartite positive-strand genomic RNAs of a plant virus. *J. Virol.* 85(1): 497-509. DOI:10.1128/JVI.01754-10.
- ⑩ Saito, H., Okumoto, Y., Yoshitake, Y., Inoue, H., Yuan, Q., Teraishi, M., Tsukiyama, T., Nishida, H., and Tanisaka, T. (2011). Complete loss of photoperiodic response in the rice mutant line X61 is caused by deficiency of phytochrome chromophore biosynthesis gene. *Theor. Appl. Genet.* 122(1):109-118. DOI:10.1007/s00122-010-1426-2.
- ⑪ Mine, A., Ochiai, K., Shimizu, A., Okumoto, Y., Fujiwara, T., and Matoh, T. (2011). Suppression of a NAC-Like transcription factor gene improves boron-toxicity tolerance in rice. *Plant Physiology* 156(3): 1457-1463. DOI:10.1104/pp.110.171470.
- ⑫ Hyodo, K., Takeda, A., Kaido, M., Mise, K., and Okuno, T. (2010). Interactions between p27 and p88 replicase proteins of *Red clover necrotic mosaic virus* play an essential role in viral RNA replication and suppression of RNA silencing via the 480-kDa viral replicase complex assembly. *Virology* 407(2): 213-224. DOI:10.1016/j.virol.2010.07.038.
- ⑬ An, M., Iwakawa, H.-O., Mine, A., Kaido, M., Mise, K., and Okuno, T. (2010). A Y-shaped RNA structure in the 3' untranslated region together with the trans-activator and core promoter of *Red clover necrotic mosaic virus* RNA2 is required for its negative-strand RNA synthesis. *Virology* 405(1): 100-109. DOI:10.1016/j.virol.2010.05.022.
- ⑭ Mine, A., Takeda, A., Taniguchi, T., Taniguchi, H., Kaido, M., Mise, K., and Okuno, T. (2010). Identification and characterization of the 480 kDa template-specific RNA-dependent RNA polymerase complex of *Red clover necrotic mosaic virus*. *J. Virol.* 84(12): 6070-6081. DOI:10.1128/JVI.00054-10.
- [学会発表] (計 35 件)
- ① Mise. Genetic analyses of incompatible interactions between bromoviruses and *Arabidopsis thaliana*. 10th International Congress of Plant Pathology, August 25-30, 2013, Beijing, P. R. China.
- ② 矢崎ら. 2a タンパク質 C 末端非保存領域の 2 アミノ酸変異によって *Brome mosaic virus* (BMV) は *Dicer-like* (DCL) 遺伝子欠損シロイヌナズナに全身感染する. 平成 25 年度日本植物病理学会大会, 2013 年 3 月 28 日, 岐阜市, 岐阜大学

- ③ Narabayashi, T. *et al.* A double-strand structure in the 5' untranslated region of *Melandrium yellow fleck bromovirus* RNA3 is involved in negative-strand RNA synthesis of RNA3. 31th Annual Meeting of American Society for Virology. July 21-25, 2012, Madison, Wisconsin, USA.
- ④ 矢崎ら. RNA3 のコードおよび非コード領域の1塩基置換によってブロムモザイクウイルス (BMV)はDCL 遺伝子欠損シロイヌナズナに全身感染する. 平成24年度日本植物病理学会大会, 2012年3月29日, 福岡市, 福岡国際会議場.
- ⑤ 檜林ら. *Melandrium yellow fleck bromovirus* (MYFV) RNA3 の5'非翻訳領域(UTR)に存在する2本鎖構造はRNA3のマイナス鎖合成に重要である. 平成24年度日本植物病理学会大会, 2012年3月29日, 福岡市, 福岡国際会議場.
- ⑥ Narabayashi *et al.* A transcription-dependent translational regulation in the subgenomic RNA of *Melandrium yellow fleck bromovirus*. 15th International Congress of Virology, September 12, 2011, Sapporo, Japan.
- ⑦ Narabayashi, T., *et al.* A novel regulation mechanism of viral gene expression via interaction between genomic and subgenomic RNAs of a plant virus. 16th Annual Meeting of the RNA Society, June 17, 2011, Kyoto, Japan.
- ⑧ *Melandrium yellow fleck virus* (MYFV) RNA3 の5'非翻訳領域(UTR)の変異はウイルス外被タンパク質 (CP) の翻訳に影響を与える. 平成23年度日本植物病理学会大会, 2011年3月27日, 府中市, 東京農工大学.
- ⑨ 新田ら. 2a複製酵素タンパク質遺伝子内のミスセンス変異は *Brome mosaic virus* (BMV) のイネにおける全身感染能を付与する. 平成22年度日本植物病理学会大会, 平成23年度日本植物病理学会大会, 2011年3月27日, 府中市, 東京農工大学.
- ⑩ 檜林ら. A novel regulation mechanism of viral gene expression via the interaction between genomic and subgenomic RNA. 第33回日本分子生物学会年会, 2010年12月9日, 神戸市, 神戸国際会議場.
- ⑪ 檜林ら. ゲノム-サブゲノム間相互作用による新規なウイルス遺伝子発現制御機構. 第58回日本ウイルス学会学術集会, 2010年11月9日, 徳島市, あわぎんホール.
- ⑫ Narabayashi, T., *et al.* Mutations in the 5' untranslated region of *Melandrium yellow fleck bromovirus* RNA3 affect translation of the coat protein gene. 29th Annual Meeting of American Society for Virology. July 17-21, 2010, Bozeman, Montana, USA.
- ⑬ 檜林ら. *Melandrium yellow fleck virus* (MYFV) RNA3 の5'非翻訳領域(UTR)の変異はウイルス外被タンパク質 (CP) の翻訳に影響を与える. 平成22年度日本植物病理学会大会, 2010年4月19日, 京都市, 国立京都国際会館.

[その他]

ホームページ等

<http://www.plant-pathology.kais.kyoto-u.ac.jp/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

三瀬 和之 (KAZUYUKI MISE)

京都大学・大学院農学研究科・准教授

研究者番号：90209776

(2) 研究分担者

奥本 裕 (OKUMOTO YUTAKA)

京都大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号：90152438

(3) 連携研究者

なし