

令和元年5月27日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2013～2017

課題番号：25221201

研究課題名(和文) ナノ病原体の統合生物学 - 宿主細胞内絶対寄生の複合生命体としての理解に向けて -

研究課題名(英文) The Integrated Biology of Nanopathogens : towards understanding intracellular obligate parasites as a united living organism

研究代表者

難波 成任 (NAMBA, Shigetou)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・特任教授

研究者番号：50189221

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 171,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究ではファイトプラズマと植物ウイルスをナノ病原体と総称し、主要な4つの研究テーマを通じてナノ病原体に関する研究を推進した。「抵抗性遺伝子・感受性遺伝子の同定と機能解析」において新規抵抗性遺伝子の同定と機能解明を果たした。「治療薬剤のスクリーニング」では阻害剤スクリーニング系を確立し、阻害剤を発見した。「病原性誘導メカニズムの解明」では新規病原性遺伝子の同定と機能解明を行った。「ナノ病原体の逆遺伝学的解明」では宿主特異性決定因子、病原性因子等の逆遺伝学的解析を行った。これらの成果を通じて、ナノ病原体の統合生物学的理解を図り、学術的にも実用的にも高い価値を有する農学研究を展開した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果は高い学術的・社会的意義を有する。本研究で解明したナノ病原体に対する抵抗性誘導機構やナノ病原体による病原性誘導機構に関する研究は、学際的な研究領域に世界に先駆けて新たなパラダイムを創出する学術的価値の極めて高い研究であり、植物病理学だけでなく、植物生理学、植物形態形成学、微生物学にも幅広く波及する。また、本研究で確立した阻害剤スクリーニング系を用いた阻害剤発見の成果、抵抗性誘導機構解明、病原性誘導機構解明の成果はそれぞれ新規農薬開発、抵抗性品種開発、新規有用品種開発に結びつく極めて実用性の高い成果である。

研究成果の概要(英文)：In this study we called phytoplasmas and plant viruses as nanopathogens and developed research for nanopathogens under four main themes. In "the characterization of resistance and susceptible genes", we determined novel resistance genes and characterized the functions of resistance and susceptible genes. In "the screening of nanopathogen inhibitors", we created a novel screening system for nanopathogen inhibitor. In "the characterization of the pathogenicity induction mechanism", we determined novel pathogenicity genes and characterized the functions of them. In "the reverse genetic analysis on nanopathogens", we employed a reverse genetic approach to elucidate the roles of host specificity genes and pathogenicity genes. The results of these studies led us to the integrated biological understanding of nanopathogens, resulting in development of valuable agricultural research in both academically and practically.

研究分野：植物病理学

キーワード：ナノ病原体 ファイトプラズマ 植物ウイルス 抵抗性遺伝子 阻害剤 病原性因子

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ファイトプラズマに代表される(Liberibacter や Phlomobacter など)超微小植物病原細菌は1000種以上の植物に感染する。また植物ウイルスは世界中で800種以上あり、両方で年間被害総額は10兆円を超える。いずれも世界中で農作物に甚大な被害を及ぼす培養困難な微生物群である。申請者は、これらの微生物に存在する多くの共通性を指摘してきた。いずれも細胞内絶対寄生性で、ゲノムサイズは1Mベース以下であり、宿主植物・媒介昆虫への感染機構や病原性誘導機構など数多くの点で共通している。一般の植物病原微生物(一般細菌・糸状菌類)の多くは木部などの経路を通じて宿主植物に全身感染するのに対し、これらは篩部を通じ全身移行する。また、多くが昆虫により媒介されるため、被害拡大を助長している。さらに、これらは共通して植物に形態異常を引き起こす。いずれも効果的な防除薬剤が見出されておらず、抵抗性品種の例なども少ない。地球温暖化による媒介昆虫生息域の拡大に伴い、被害が拡大する傾向にある点においても共通している。しかし、ファイトプラズマや植物ウイルスはこれまで個別に研究されてきており、これらを統合的に捉え解析した例はない。

2. 研究の目的

本研究では、ファイトプラズマ・植物ウイルスをナノ病原体と総称し、申請者がこれまでの研究で培った知的・技術的基盤を展開することにより、ナノ病原体に対する統合生物学的研究を行う。すなわち、ナノ病原体に対する植物の抵抗性遺伝子、感受性遺伝子を同定し、それらの機能を解析することにより、ナノ病原体に対する防御応答メカニズムを解析し、ナノ病原体に対する耐性戦略の基盤知見とする。そして、ナノ病原体の増殖を再現する *in vitro* 増殖系を確立し、ナノ病原体の増殖を抑制する物質の同定を試みる。また、ナノ病原体の病原性遺伝子の同定・機能解析を行い、発病誘導に関わる宿主植物経路を特定することにより、病原性発現メカニズムを解明する。さらにこれらの研究により解明されたナノ病原体の宿主特異性決定因子、病原性決定因子の逆遺伝学的解析を通じてナノ病原体横断的な理解を目指す。以上の成果に基づき、ナノ病原体の統合生物学的研究を展開する。

3. 研究の方法

本研究では4つの主要な研究項目を通じてナノ病原体の統合的解明に必要な研究基盤の構築を図った。「抵抗性遺伝子・感受性遺伝子の機能解析」では多数の植物系統あるいは変異体集団にナノ病原体を接種し、ナノ病原体に抵抗性を示す植物のスクリーニングを通じて抵抗性遺伝子・感受性遺伝子の単離とその機能解析を行った。「治療薬剤のスクリーニング」ではナノ病原体の *in vitro* 増殖系の確立を行い、ナノ病原体の増殖を阻害する物質の探索を試みた。「病原性誘導経路の解明」においてはファイトプラズマ分泌タンパク質ならびに植物ウイルスタンパク質等を植物で発現させ、植物の形態変化等に関わる病原性因子とそれらの機能を明らかにした。「ナノ病原体遺伝子の逆遺伝学的解析」ではナノ病原体を利用したベクター構築を通じて、宿主特異性決定因子、病原性因子の逆遺伝学的解析を行った。以上の研究を通じて、ナノ病原体の感染機構、*in vitro* 増殖機構、病原性誘導機構、宿主植物の耐性機構を包括的に解明し、ナノ病原体の統合的理解に迫った。

4. 研究成果

(1) 抵抗性・感受性遺伝子の機能解析

< 抵抗性遺伝子 JAX1 の機能解析 >

研究代表者らがシロイヌナズナから単離した抵抗性遺伝子 JAX1 は、植物ウイルスに対する新規抵抗性機構「レクチン抵抗性」を誘導し、幅広い植物ウイルスに高度な抵抗性を示すが、その発動メカニズムは不明である。本研究では JAX1 の機能を解析するため、まず JAX1 抵抗性に関与するウイルス側因子を解析した。接ぎ木接種法を利用して高い接種圧でウイルスを接種し、抵抗性打破ウイルスの単離に成功し、JAX1 抵抗性に関与するウイルス側因子が複製酵素であることを明らかにした(論文 21)。次いで研究項目 2 で確立した植物ウイルスの *in vitro* 増殖系を利用して JAX1 の機能解析を行い、JAX1 がウイルスの極めて初期の感染過程で複製酵素と結合することによりウイルス複製工場前駆体とよばれる高分子量タンパク質複合体に侵入し、ウイルスのゲノム複製を阻害することを明らかにした(論文 3)。レクチンを介した植物ウイルス免疫機構のメカニズムの解明は初めてであり、植物ウイルス病の防除に大きく寄与すると期待される。

< 感受性遺伝子 nCBP の同定と機能解析 >

これまでの感受性遺伝子に関する研究で、一部の植物ウイルスが植物の生存に必須な翻訳装置を構成する翻訳開始因子 4E のアイソフォーム eIF4E と eIFiso4E を感受性遺伝子として利用することが分かっていたが、植物ウイルスが nCBP を利用するかどうか不明であった。本研究でアルファおよびベータフレキシウイルス科の複数のウイルスが nCBP を感受性遺伝子として利用することを明らかにし、nCBP 遺伝子に変異した植物では、ウイルスの移行タンパク質の蓄積が阻害されることにより、細胞間移行が阻止されることを明らかにした(論文 7)。

< 感受性遺伝子 EXA1 の同定と機能解析 >

新規な感受性遺伝子を同定するため、シロイヌナズナを用いた変異体スクリーニングを行い、

抵抗性変異体を得た。原因遺伝子のファインマッピングを行い、原因遺伝子が機能未知遺伝子をコードすることを明らかにし、*Essential for potexvirus Accumulation 1* (EXA1)と名付けた(論文9)。EXA1 遺伝子が変異した植物では、単細胞レベルのウイルス複製が阻害されることを明らかにし、ポテックスウイルス属ウイルス、ロラウイルス属ウイルスに幅広く抵抗性を示すことを明らかにした(論文2)。感受性遺伝子を利用したウイルス抵抗性品種作出の事例は極めて限られているため、様々な作物においてゲノム編集などにより不活性化することで、新たなウイルス抵抗性品種の開発が期待される。

(2) 治療薬剤のスクリーニング

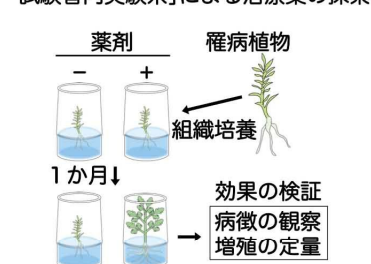
<ファイトプラズマの in vitro 遺伝子発現制御系の確立>

ファイトプラズマは、植物と昆虫に交互に寄生する「ホストスイッチング」に伴い、自身の遺伝子発現を切り替えているが、その機構は明らかになっていない。本研究ではファイトプラズマに共通して保存される転写開始因子(シグマ因子) RpoD に着目し、in vitro 転写系を開発し、RpoD により転写制御される遺伝子の網羅的特定に成功した(論文11)。RpoD はハウスキーピング遺伝子に加えてホストスイッチングに伴い発現変動する遺伝子など、ゲノム上の500カ所以上の転写制御に関わっており、RpoD がファイトプラズマの宿主寄生戦略に共通する重要転写因子であることが証明された。また、感染植物からファイトプラズマの mRNA を特異的かつ網羅的に解読する技術を初めて開発し、RpoD 以外による転写制御が存在することも解明した(論文5)。本研究は、動物に感染するナノ病原体の遺伝子発現解析においても有効な解析手法として期待される。

<ファイトプラズマの in vitro 増殖系確立を通じた増殖阻害剤の同定>

ファイトプラズマは培養困難なため防除薬剤の探索が困難で、これまで有効な防除薬剤はほとんどないとされてきた。本研究では、培養困難なファイトプラズマを植物に感染させたまま培地上で培養する「in vitro 増殖系」を用いて、培地中に様々な薬剤を添加して効果を検証する実験系を確立した。

「試験管内実験系」による治療薬の探索



治療薬の効果



各薬剤の作用機作

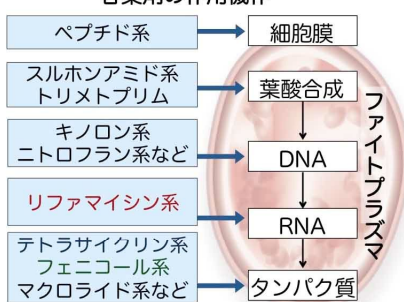


図1. ファイトプラズマ阻害剤の同定

様々な薬剤を調べた結果、複数の増殖阻害剤を見出し、感染植物からファイトプラズマを消し去り、植物を回復させることにも成功した(論文4)。本研究成果は、歴史的または商業的に価値のある樹木等の治療、ファイトプラズマへの遺伝子工学的利用技術の開発など、幅広い用途が期待されるとともに、他のナノ病原体の増殖阻害剤スクリーニングへの利用も期待される。

<植物ウイルスの in vitro 増殖系の確立>

タバコに由来する培養細胞抽出液 (Komoda et al., 2004) を利用してポテックスウイルスで初めて無細胞ウイルス翻訳・複製系を確立した(論文3)。

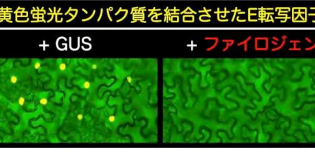
この実験系を利用し、抵抗性遺伝子 JAX1 を発現させるとウイルスタンパク質の翻訳は阻害されず、ウイルス複製が阻害された。JAX1 が単独でウイルス複製を阻害したことから、抗ウイルス剤としての応用が期待される。

(3) 病原性誘導メカニズムの解明

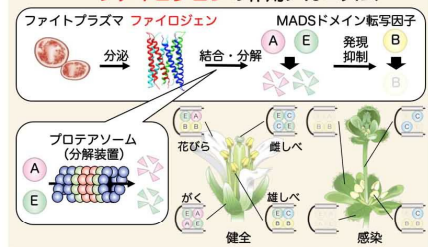
<ファイトプラズマ葉化因子 phyllogen の同定と機能解析>

ファイトプラズマ感染により花を葉に変え

ファイトプラズマによる葉化症状



ファイロジェンの作用メカニズム



パチュニア



ヒマワリ



図2. 花を葉にする病原性メカニズムの解明

る葉化症状のメカニズムは不明であった。本研究では花が葉になる葉化症状の原因遺伝子が数多くのファイトプラズマのゲノムに共通して存在する遺伝子であることを発見し「ファイロジェン」と名付けた(論文 10, 18)。ファイロジェンは、植物で共通して花器官の形成を制御する MADS ドメイン転写因子群に結合し、タンパク質分解装置であるプロテアソームでの分解を誘導することを示した。転写因子群の分解により、下流の遺伝子発現カスケードが抑制され、花器官が葉に退化してしまうことを初めて発見した。また、X 線結晶構造解析によりファイロジェンの立体構造を解明した。ファイロジェンは、標的である MADS ドメイン転写因子同士の結合を担う領域の構造を模倣することで、幅広い植物の MADS ドメイン転写因子同士の結合を阻害しつつ結合・分解することを明らかにした。本成果は、ファイトプラズマの病原性因子の立体構造が解明された初めての例である(論文 1)。ファイトプラズマは非常に多くの植物に感染し葉化を引き起こすことが知られているため、ファイロジェン遺伝子の導入により、病原体に感染させることなく緑色の花を咲かせる新たな園芸品種を開発できると予想される。

<ファイトプラズマによるパープルトップ症状誘導メカニズムの解明>

ファイトプラズマ感染により植物体の葉縁が紫色に変色するパープルトップと呼ばれる症状が誘導されるが、その誘導メカニズムは不明であった。本研究では、アントシアニン生合成に関与する遺伝子である chalcone synthase (chs) や dihydroflavonol 4-reductase の発現量が、ファイトプラズマ感染植物で有意に上昇していること、chs 欠失変異体においてパープルトップが生じない一方で、植物の細胞死が誘導されたことから、パープルトップはアントシアニン蓄積が原因であり、植物の耐病性機構の一環であることを明らかにした(論文 19)。

<植物ウイルスの RNA サイレンシングサプレッサー TGBp1 の機能解析>

RNA サイレンシングは広く真核生物に見られる RNA 分解機構であり、ウイルスなどの異物の感染に対する防御機構としても働く。植物ウイルスは RNA サイレンシングを抑制する RNA サイレンシングサプレッサーをコードするが、宿主植物の遺伝子発現制御を攪乱することにより、植物ウイルスによる病原性誘導に関わる。本研究では植物ウイルスのタンパク質(TGBp1)が植物において二本鎖 RNA 合成の過程を阻害するタンパク質であることを初めて明らかにした(論文 15)。TGBp1 が二本鎖 RNA を合成する植物側のタンパク質の複合体(SGS3/RDR6 body)に結合することを明らかにし、TGBp1 がそれらを細胞質中で取り囲み凝集させる様子を特殊な高解像度・高感度レーザー顕微鏡により視覚的に捉えることに成功した。本研究成果により、RNA サイレンシングサプレッサーの標的薬剤を開発すれば、植物免疫を強化する、これまでと異なる新たなウイルス特効薬を開発し、病気に強い作物を作ることが可能になると期待される。

<ファイトプラズマ病原性因子 TENGU の作用機構ならびに新たな機能の解明>

ファイトプラズマは感染植物の矮化・叢生を伴う天狗巣症状を誘導するが、その病原性因子 TENGU が 38 アミノ酸のペプチドであることを既に明らかにしている。本研究では、TENGU が植物体内でプロセッシングを受け、さらに短いペプチド断片として機能することを明らかにし、最小機能領域が 11 アミノ酸であることを明らかにした(論文 21)。また、ファイトプラズマ感染植物では種子が形成されない不稔症状が誘導されることが明らかになっていたが、TENGU が不稔症状の病原性因子でもあることを明らかにした(論文 13)。TENGU による不稔症状にジャスモン酸経路遺伝子が関わり、TENGU 形質転換植物ではジャスモン酸の蓄積が減少していることを明らかにした。TENGU 機能領域の解明は TENGU 作用機作の全容解明に大きく貢献すると期待され、また不稔症状への TENGU の関与を示唆したことにより 1 つの病原性因子が 2 つの病徴に関わることを示した点でも新規性が高い。

(4) ナノ病原体の逆遺伝学的解析

<ファイトプラズマの宿主特異性決定遺伝子の同定>

多くの病原細菌では、宿主への接着・侵入に接着因子と呼ばれる膜タンパク質が重要な働きを担うが、ファイトプラズマでは未同定である。ファイトプラズマゲノムから接着因子モチーフ類似配列を持つ遺伝子 pam289 (P38) を同定し、接着因子モチーフに変異を導入した P38 を作成して接着能解析を行ったところ、植物においては違いが認められなかったが、昆虫に対しては変異導入による接着能の低下が認められた(論文 14)。本研究により、初めて昆虫宿主特異的接着因子を明らかにし、P38 の昆虫への接着はモチーフ配列依存的であることを示唆した。

<植物ウイルスの細胞死誘導因子の逆遺伝学的解析>

植物ウイルス感染により植物に細胞死を誘導するが、その誘導因子をウイルスベクターを用いて逆遺伝学的に解明した。植物ウイルス遺伝子をポテックスウイルスベクター(論文 17)で発現させたところ、NTB 遺伝子を発現したときに細胞死が誘導されることを明らかにした(論文 12)。また、NTB を発現させると ER 膜構造が大きく変化することを示した。細胞死誘導の最小領域は NTB の N 末端領域に含まれる両親媒性ヘリックスであることを明らかにし、ウイルスタンパク質による ER 構造の変化と細胞死誘導が密接に関与することを示した。

<病原性因子の逆遺伝学的解析>

ファイトプラズマの葉化因子ファイロジェンの機能を効率的に解析する逆遺伝学的な研究手法を確立した。まず、広範な宿主範囲を持つ ALSV ベクターを利用して、ファイロジェンをナス科(ペチュニアなど)、キク科(ヒマワリなど)、ゴマ科(ゴマ)の植物において発現させたところ、いずれの植物においても花の葉化が確認され、ファイロジェンが植物普遍的な葉化因子として機能することを証明した。また、一過的発現系により単子葉植物、裸子植物、シダ植物の MADS ドメイン転写因子についてもファイロジェンが結合・分解することを明らかにした

(論文 6)。さらに、TRV ベクターを用いて、変異導入したファイロジェンの機能をシロイヌナズナにおいて効率的に解析する実験系を開発した(論文 1)。これらの逆遺伝学的解析手法により、ファイロジェンの詳細な機能解明が進み、葉化病の治療技術の開発や、より強力な葉化活性を持つファイロジェンの開発が期待される。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 4 5 件)

(以下全て査読有り)

1. Iwabuchi N., Maejima K., Kitazawa Y., Miyatake H., Nishikawa M., Tokuda R., Koinuma H., Miyazaki A., Nijo T., Oshima K., Yamaji Y., Namba S., Crystal structure of phylogen, a phyllody-inducing effector protein of phytoplasma., *Biochemical and Biophysical Research Communications* 513: 952-957, 2019. DOI: 10.1016/j.bbrc.2019.04.060
2. Yusa A., Neriya Y., Hashimoto M., Yoshida T., Fujimoto Y., Hosoe N., Keima T., Tokumaru K., Maejima K., Netsu O., Yamaji Y., Namba S., Functional conservation of EXA1 among diverse plant species for the infection by a family of plant viruses., *Scientific Reports* 9:5958, 2019. DOI: 10.1038/s41598-019-42400-w
3. Yoshida T., Shiraishi T., Hagiwara-Komoda Y., Komatsu K., Maejima K., Okano Y., Fujimoto Y., Yusa A., Yamaji Y., Namba S., The plant noncanonical antiviral resistance protein JAX1 inhibits potexviral replication by targeting the viral RNA-dependent RNA polymerase., *Journal of Virology* 93:e01506-18, 2019. DOI: 10.1128/JVI.01506-18
4. Tanno K., Maejima K., Miyazaki A., Koinuma H., Iwabuchi N., Kitazawa Y., Nijo T., Hashimoto M., Yamaji Y., Namba S., Comprehensive screening of antimicrobials to control phytoplasma diseases using an in vitro plant-phytoplasma co-culture system., *Microbiology* 164:1048-1058, 2018. DOI: 10.1099/mic.0.000681
5. Nijo T., Neriya Y., Koinuma H., Iwabuchi N., Kitazawa Y., Tanno K., Okano Y., Maejima K., Yamaji Y., Oshima K., Namba S., Genome-wide analysis of the transcription start sites and promoter motifs of phytoplasmas., *DNA and Cell Biology* 36: 1081-1092, 2017. DOI: 10.1089/dna.2016.3616
6. Kitazawa Y., Iwabuchi N., Himeno M., Sasano M., Koinuma H., Nijo T., Tomomitsu T., Yoshida T., Okano Y., Yoshikawa M., Maejima K., Oshima K., Namba S., Phytoplasma-conserved phylogen proteins induce phyllody across the Plantae by degrading floral MADS domain proteins., *Journal of Experimental Botany* 68: 2799-2811, 2017. DOI: 10.1093/jxb/erx158
7. Keima T., Hagiwara-Komoda Y., Hashimoto M., Neriya Y., Koinuma H., Iwabuchi N., Nishida S., Yamaji Y., Namba S., Deficiency of the eIF4E isoform nCBP limits the cell-to-cell movement of a plant virus encoding triple-gene-block proteins in *Arabidopsis thaliana*., *Scientific Reports* 7: 39678, 2017., DOI: 10.1038/srep39678
8. Hashimoto M., Neriya Y., Yamaji Y., Namba S., Recessive resistance to plant viruses: potential resistance genes beyond translation initiation factors., *Frontiers in Microbiology* 7: 1695, 2016., DOI: 10.3389/fmicb.2016.01695
9. Hashimoto M., Neriya Y., Keima T., Iwabuchi N., Koinuma H., Hagiwara-Komoda Y., Ishikawa K., Himeno M., Maejima K., Yamaji Y., Namba S., EXA1, a GYF domain protein, is responsible for loss-of-susceptibility to plantago asiatica mosaic virus in *Arabidopsis thaliana*., *The Plant Journal* 88: 120-131, 2016. DOI: 10.1111/tbj.13265
10. Maejima K., Kitazawa Y., Tomomitsu T., Yusa A., Neriya Y., Himeno M., Yamaji Y., Oshima K., Namba S., Degradation of class E MADS-domain transcription factors in *Arabidopsis* by a phytoplasmal effector, phylogen., *Plant Signaling & Behavior* 10: e1042635, 2015., DOI: 10.1080/15592324.2015.1042635
11. Miura C., Komatsu K., Maejima K., Nijo T., Kitazawa Y., Tomomitsu T., Yusa A., Himeno M., Oshima K., Namba S., Functional characterization of the principal sigma factor RpoD of phytoplasmas via an in vitro transcription assay. , *Scientific Reports* 5: 11893, 2015., DOI: 10.1038/srep11893
12. Hashimoto M., Komatsu K., Iwai R., Keima T., Maejima K., Shiraishi T., Ishikawa K., Yoshida T., Kitazawa Y., Okano Y., Yamaji Y., Namba S., Cell death triggered by a putative amphipathic helix of radish mosaic virus helicase protein is tightly correlated with host membrane modification., *Molecular Plant-Microbe Interactions* 28: 675-688, 2015., DOI: 10.1094/MPMI-01-15-0004-R
13. Minato N., Himeno M., Hoshi A., Maejima K., Komatsu K., Takebayashi Y., Kasahara H., Yusa A., Yamaji Y., Oshima K., Kamiya Y., Namba S., The phytoplasmal virulence factor TENGU causes plant sterility by downregulating of the jasmonic acid and auxin pathways., *Scientific Reports* 4: 7399, 2014., DOI: 10.1038/srep07399

14. Neriya Y., Maejima K., Nijo T., Tomomitsu T., Yusa A., Himeno M., Netsu O., Hamamoto H., Oshima K., Namba S., Onion yellow phytoplasma P38 protein plays a role in adhesion to the hosts., FEMS Microbiology Letters 361: 115-122, 2014., DOI: 10.1111/1574-6968.12620
15. Okano Y., Senshu H., Hashimoto M., Neriya Y., Netsu O., Minato N., Yoshida T., Maejima K., Oshima K., Komatsu K., Yamaji Y., Namba S., In planta recognition of a double-stranded RNA synthesis protein complex by a potexviral RNA silencing suppressor., The Plant Cell 26: 2168-2183, 2014., DOI: 10.1105/tpc.113.120535
16. Maejima K., Oshima K., Namba S., Exploring the phytoplasmas, plant pathogenic bacteria., Journal of General Plant Pathology 80: 210-221, 2014., DOI: 10.1007/s10327-014-0512-8
17. Minato N., Komatsu K., Okano Y., Maejima K., Ozeki J., Senshu H., Takahashi S., Yamaji Y., Namba S., Efficient foreign gene expression in planta using a plantago asiatica mosaic virus-based vector achieved by the strong RNA-silencing suppressor activity of TGBp1., Archives of Virology 159: 885-896, 2014., DOI: 10.1007/s00705-013-1860-y
18. Maejima K., Iwai R., Himeno M., Komatsu K., Kitazawa Y., Fujita N., Ishikawa K., Fukuoka M., Minato N., Yamaji Y., Oshima K., Namba S., Recognition of floral homeotic MADS-domain transcription factors by a phytoplasmal effector, phyllogen, induces phyllody., The Plant Journal 78: 541-554, 2014., DOI: 10.1111/tpj.12495.
19. Himeno M., Kitazawa Y., Yoshida T., Maejima K., Yamaji Y., Oshima K., Namba S., Purple top symptoms are associated with reduction of leaf cell death in phytoplasma-infected plants., Scientific Reports 4: 4111, 2014., DOI: 10.1038/srep04111
20. Sugawara K., Honma Y., Komatsu K., Himeno M., Oshima K., Namba S., The alteration of plant morphology by small peptides released from the proteolytic processing of the bacterial peptide TENGU., Plant Physiology 162: 2005-2014, 2013., DOI: 10.1104/pp.113.218586
21. Sugawara K., Shiraishi T., Yoshida T., Fujita N., Netsu O., Yamaji Y., Namba S., A replicase of potato virus X acts as the resistance-breaking determinant for JAX1-mediated resistance., Molecular Plant-Microbe Interactions 26: 1106-1112, 2013., DOI: 10.1094/MPMI-04-13-0094-R
22. Oshima K., Maejima K., Namba S., Genomic and evolutionary aspects of phytoplasmas., Frontiers in Microbiology 4:230, 2013., DOI: 10.3389/fmicb.2013.00230
(その他 2 3 件)

〔学会発表〕(計 5 6 件)

1. Namba S., Molecular biological properties of the phytoplasmas, plant pathogenic bacteria. The 7th Meeting of the Asian Organization for Mycoplasmaology., 2017.
(その他 5 5 件)

〔図書〕(計 3 件)

1. 難波成任, 創造する破壊者 ファイトプラズマ、執筆, 東京大学出版会, 2017.
(その他 2 件)

6 . 研究組織

- (1)研究分担者
なし
- (2)研究協力者
なし

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。