

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 17 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25450055

研究課題名(和文) ウイルスの病原関連分子パターン認識を介した免疫誘導機構の解明

研究課題名(英文) Understanding the molecular mechanism underlying immune response via perception of viral pathogen-associated molecular pattern in plant

研究代表者

中原 健二 (NAKAHARA, Kenji)

北海道大学・(連合)農学研究科(研究院)・講師

研究者番号：90315606

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：タバコのカルモジュリン様タンパク質rgs-CaMが免疫受容体として多くのウイルスが持つ毒性因子であるRNAサイレンシング抑制タンパク質とカルシウム流入を感知してサリチル酸シグナリングを誘導することを新たに明らかにした。また、以前の研究で見出したrgs-CaMがウイルスのRNAサイレンシング抑制タンパク質をオートファジーによる分解に導く機能が、サリチル酸シグナリングにより活性化することも明らかにできた。そしてこれらの機能が、全身獲得抵抗性と呼ばれる植物のワクチン効果様の現象におけるウイルスに対する抵抗性増強の一翼を担っていることを示した。

研究成果の概要(英文)：Tobacco calmodulin-like protein rgs-CaM is shown to be an immune receptor to induce salicylic acid signaling via perception of viral RNA silencing suppressor and calcium influx as virus infection cues. We have previously revealed that rgs-CaM enforces antiviral RNA silencing by binding to and directing degradation of RNA silencing suppressors via autophagy. Here, we show the activation of this antiviral function of rgs-CaM by salicylic acid signaling. Our results suggest that these rgs-CaM functions contribute to systemic acquired resistance against virus.

研究分野：植物 - ウイルス相互作用・植物自然免疫

キーワード：免疫受容体 カルモジュリン様タンパク質 RNAサイレンシング 全身獲得抵抗性 サリチル酸シグナリング 植物ウイルス RNAサイレンシング抑制タンパク質

## 1. 研究開始当初の背景

動植物は病原微生物に対して的確に防御機構を働かせて身を守るために、病原微生物の侵入を認識するためのさまざまな仕組みを備えている。我々は以前、タバコのカルシウム結合タンパク質の一つである、カルモジュリン様タンパク質 rgs-CaM が植物ウイルスの多くが持つ毒性因子である RNA サイレncing 抑制タンパク質 (RNA silencing suppressor, RSS) に結合してオートファジーによる分解に導くことでウイルスの毒性を弱めていることを明らかにした。その後の研究で、rgs-CaM はそれとは別に病原ウイルスの侵入も感知し防御機構を誘導するセンサー(受容体)としても働いている可能性を見出した。

## 2. 研究の目的

rgs-CaM がどのようにしてウイルスの侵入を感知するのか、また、それが植物のウイルス免疫にどのように貢献しているのか明らかにするために研究を行った。

## 3. 研究の方法

### (1) 研究に用いた植物材料・ウイルス

植物材料：35S プロモーターを用いて以前に作製した rgs-CaM 過剰発現形質転換タバコ、rgs-CaM ノックダウン形質転換タバコ、ウイルス RSS[キュウリモザイクウイルス(CMV)の 2b とクロバ葉脈黄化ウイルスの(HC-Pro)] 発現形質転換タバコ、CMV の外皮タンパク質(CP)発現形質転換タバコ、NahG 発現形質転換タバコ及び野生タバコ(BY)、タバコ培養細胞(BY2)、2b 発現形質転換 BY2 を使用した。ウイルスは、CMV 黄化系統に加え、2b を欠損した CMV $\Delta$ 2b、ジャガイモ X ウイルス(PVX)及び、それを改変して外来遺伝子を発現できるベクター化したウイルスを主に実験に使用した。

### (2) 方法

ウイルス侵入を rgs-CaM がどのように認識して免疫反応を誘導しているのか上記植物材料・ウイルスを用いて遺伝学・分子生物学的に検証を進めた。遺伝子やタンパク質の発現、ウイルスの感染・増殖はウェスタンブロットング、ノーザンブロットング、リアルタイム PCR などにより調べた。また、緑色蛍光タンパク質(GFP)の検出には、蛍光顕微鏡も併用して検出し検証を進めた。

## 4. 研究成果

### (1) rgs-CaM を過剰また異所発現させると免疫反応及び免疫シグナルを誘導する

カリフラワーモザイクウイルス由来の 35S プロモーターの制御下で rgs-CaM を恒常的に過剰発現する形質転換タバコを作製したところ、10 系統中 2 系統で矮化し、全身の葉でえそがまだらに観察された。その部位でエバンスブルー染色により細胞死が確認され H<sub>2</sub>DCFDA を用いて活性酸素種の生成が確認さ

れた。また、病原性関連タンパク質 PR1 の発現が誘導されていた。PR1 はウイルスを含む生体栄養性病原体、すなわち生きた細胞に感染する病原体に対する防御に関わるサリチル酸シグナリングの指標遺伝子であり、2 系統では、サリチル酸シグナリングが誘導されていることが示唆された。rgs-CaM を発現する PVX ベクターを接種したところ、外来遺伝子を発現しない PVX ベクターの接種では生じないえそ斑(細胞死)を形成した。また、35S プロモーターの下流に rgs-CaM 遺伝子を組み込んだ発現カセットを野生タバコから調整したプロトプラストに導入したところ、死細胞が有意に増加し、また、活性酸素の生成も確認された。これら一連の証拠から rgs-CaM を過剰もしくは異所発現すると細胞死、活性酸素の生成などの免疫反応とサリチル酸シグナリングが誘導されると結論した。

### (2) rgs-CaM は免疫受容体としてウイルス RSS とカルシウムを同時に感知した時にサリチル酸を介した免疫シグナリングを誘導する

#### 内生の rgs-CaM が免疫反応・免疫シグナリングの誘導に関わる可能性

上記のように人為的に rgs-CaM を過剰もしくは異所発現すると免疫反応・免疫シグナリングが誘導されることから、内生の rgs-CaM もこれらの免疫応答に関わっている可能性が考えられる。rgs-CaM は、これまでウイルスとの相互作用について我々の研究も含めいくつか報告があることから、ウイルス感染に対する免疫応答に関わっている可能性が高いと考え検証した。CMV を野生タバコと rgs-CaM ノックダウンタバコに接種したところ、野生タバコの接種葉では、PR1 の発現が誘導されていたが、それ発現誘導レベルは rgs-CaM ノックダウンタバコで有意に低下していた。これらの結果は、rgs-CaM が CMV のタバコへの侵入・感染を感知して免疫反応・サリチル酸シグナリングを誘導する受容体として働いている可能性を示唆している。そして、接種タバコの上位葉では、感染 CMV が移行・増殖しているにも関わらず PR1 は誘導されなかった。さらに、RSS である 2b を欠損した CMV $\Delta$ 2b を接種した場合、野生型 CMV と同程度に感染増殖しているにも関わらず野生タバコの接種葉における PR1 の誘導は検出されなかった。背景で記述したように rgs-CaM が 2b を含むウイルス RSS に結合すること、EF ハンドモチーフを持つことから、カルシウムと結合して細胞内のカルシウムシグナルを受容・伝達しているのではないかと考えられることと合わせて、上記の結果から、我々は rgs-CaM が CMV 感染を感知する分子メカニズムについて以下のような作業仮説を立てた。

すなわち rgs-CaM はウイルスが感染細胞で発現する RSS だけでなく、接種に伴う傷によるカルシウム流入を EF ハンドモチーフを介して同時に感知した時にサリチル酸シグナ

リングを誘導するのではないかという作業仮説である。この場合、CMV 接種葉ではサリチル酸シグナリングが誘導されるが、CMV が移行・感染しても傷によるカルシウム流入のない接種個体の上葉や CMVΔ2b の接種葉では、どちらかが欠けているためサリチル酸シグナリングが誘導されなかったのではないかと考えることができる。

ウイルス RSS の発現細胞にカルシウム流入を起こすとサリチル酸シグナリングが誘導される

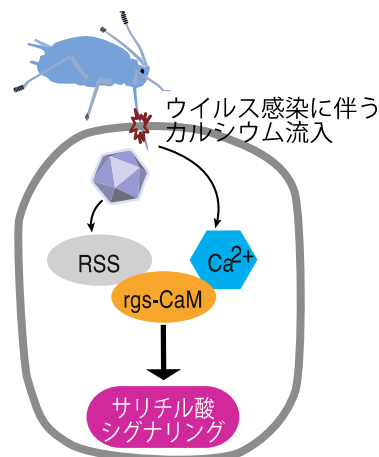
上記作業仮説の検証を行うために 2b 及び HC-Pro、CMV CP 発現形質転換タバコを用いた。サリチル酸シグナリングの誘導に、ウイルス RSS とカルシウム流入が必要十分なのか検証するためである。初めに、これら形質転換タバコ及び野生タバコを普通に生育後、何も手を加えない状態で PR1 が誘導されているか調べたところ、予想通り、PR1 の誘導は検出されなかった。そこで、数百本の虫ピンをゴムで束ねて葉を穿孔して傷つけ翌日に PR1 の発現をノーザンブロッティングで調べたところ、2b と HC-Pro を発現する形質転換タバコで著しい PR1 の誘導が検出された。一方、野生タバコや CP 発現タバコでは PR1 はほとんど誘導されていなかった。しかしながら、穿孔による傷では、カルシウム流入だけでなく、例えば、活性酸素種の生成など、様々な反応が誘発されることから、RSS 発現タバコにおけるサリチル酸シグナリングの誘導がカルシウム流入によるのか確かめるために、抗生物質の一つカルシウムイオンのフォア A23187 を用いることにした。傷の代わりに A23187 をタバコ葉に針なしのシリンジで浸潤して PR1 の発現を調べたところ、傷と同様の発現パターンを示した。さらに、RNA 依存 RNA ポリメラーゼ遺伝子 (RDR1) の発現誘導についても PR1 とほぼ同様であった。RDR1 もサリチル酸シグナリングの指標遺伝子である。また、A23187 と同時にキレート剤 EGTA を葉に浸潤してイオンのフォアによるカルシウム流入を抑えた場合には、PR1 の発現誘導が見られなくなった。これらの結果から、サリチル酸シグナリングの誘導にはウイルス RSS とカルシウム流入が必要十分であると結論した。

RSS とカルシウム流入によるサリチル酸シグナリングの誘導は rgs-CaM に依存する

RSS 発現タバコ葉に A23187 を浸潤すると PR1 や RDR1 だけでなく、rgs-CaM の発現も野生タバコや CP 発現タバコ葉に比べて有意に上昇した。この結果は、作業仮説通り、サリチル酸シグナリングが rgs-CaM を介して誘導されている可能性が考えられ、これを PVX ベクターを用いたウイルス誘導型 RNA サイレncing (VIGS) により rgs-CaM の発現を抑制して検証した。rgs-CaM を VIGS する PVX ベクターが感染した RSS 発現形質転換タバコ葉では、実際に rgs-CaM の発現が抑えられることを確認した。この状態の葉に A23187 を浸潤したところ、PR1 の誘導が検出されなかった。野

生型の PVX が感染した RSS 発現形質転換タバコでは PR1 の発現は誘導されたことから、このサリチル酸シグナルの誘導は rgs-CaM に依存することが示唆された。

以上の一連の証拠から、rgs-CaM は免疫受容体としてウイルス RSS とカルシウム流入をウイルス感染の指標として認識しサリチル酸シグナリングを誘導すると結論した(下図)。



### (3) rgs-CaM は全身獲得抵抗性における CMV に対する抵抗性増強を担っている

rgs-CaM がウイルス感染を感知してサリチル酸シグナリングを誘導することは実際ウイルス防御に貢献するのであるか? ウイルス接種試験を重ねた結果、rgs-CaM が全身獲得抵抗性に関わることが分かった。全身獲得抵抗性とは動物のワクチン効果に似た現象で、一度、ある病原体の感染を経験するとそれ以降の二次感染に抵抗性が増強する現象で、ワクチン効果と違って全身獲得抵抗性では、病原体の特異性がなく、一次感染した病原体以外の広範囲の病原体の二次感染に対して抵抗性が増強する。この全身獲得抵抗性の誘導にはサリチル酸シグナリングが必須であることが知られている。実際、病原体の一次感染の代わりにサリチル酸もしくはその類似物、BTHなどを外から与えることによっても全身獲得抵抗性は誘導される。以下に、rgs-CaM が全身獲得抵抗性に関わることが示された実験結果について説明する。

上記(2)の CMV 接種試験は全身獲得抵抗性が誘導されていない播種後 4 週間の野生タバコと rgs-CaM ノックダウンタバコに行ったとみなすことができる。この時、CMV の CP およびゲノム RNA の蓄積量を比較すると両タバコでそれらの蓄積量に有意な差は見られなかった。これは、rgs-CaM が CMV の感染を感知してサリチル酸シグナリングを誘導しても、それが有効に感染・増殖を抑えるようには働いていないと解釈される。しかしながら、播種後 7 週間生育したタバコに CMV を接種した場合、rgs-CaM ノックダウンタバコで上葉での黄化病徴の発現が早く現れたことから、播種後 7 週間のタバコでは、rgs-CaM が CMV の全身への移行増殖を阻害するように働い

ている可能性が考えられた。成長の進んだタバコでは徐々にサリチル酸が蓄積して、それがタバコモザイクウイルスの感染増殖の阻害に働くことが報告されている。本試験でも同様のサリチル酸蓄積が起きていたとしたらそれは、全身獲得抵抗性が誘導された植物に近い状態と考えられる。そこで、rgs-CaMのCMVに対する働きが全身獲得抵抗性の誘導で変化するか調べるために、人為的に、BTH塗布によりサリチル酸シグナリングを誘導してCMVを接種してみることにした。野生タバコにBTH処理後にCMVを接種するとBTH処理をしない場合に比べ、CMVの感染・増殖が著しく阻害された。これに対して、rgs-CaMノックダウンタバコでは野生タバコに比べてCMVの感染増殖の阻害の程度は弱く、特に、上葉ではウイルスの蓄積や病徴の厳しさはBTH処理の有無であまり変わりがなかった。これらの結果からrgs-CaMは普通に生育するタバコではウイルス感染を阻害するようには働かないが、全身獲得抵抗性が誘導されたタバコでは、CMVの感染を阻害するように機能が相変化していると考えられた。

#### (4) rgs-CaMのRNAサイレンシング抑制タンパク質を分解に導く抗ウイルス機能はサリチル酸シグナリングにより活性化する

全身獲得抵抗性の誘導によりrgs-CaMの機能が相変化して、CMVの感染を阻害するとしたら、それはrgs-CaMのどのような機能であろうか。rgs-CaMの機能としては、これまでに3つの機能が報告されている:1)RNAサイレンシングを抑制する機能、2)ウイルスのRNAサイレンシング抑制タンパク質に結合してオートファジーによる分解に導く機能、3)本研究で明らかにした免疫受容体としてRNAサイレンシング抑制タンパク質とカルシウム流入を感知してウイルス感染を認識しサリチル酸シグナリングを誘導する機能。これらの機能の中で、機能活性が変化することでCMVの感染を阻害するよう働く可能性が高いのは1)と2)であるが、1)のRNAサイレンシングを抑制する機能については、他の研究グループが報告しているだけで、植物においてこの活性をrgs-CaMが持つことを我々は確認できていない。そこで、2)のウイルスRSSを分解に導く機能が全身獲得抵抗性の誘導、つまり、サリチル酸シグナリングの誘導で活性化される可能性を検討した。CMVのRSSである2bを恒常的に発現するタバコBY2培養細胞の培養液中にBTHを加えて1時間後の2bの蓄積を培養細胞の免疫染色により調べた。その結果、BTHを加えた区では2bの蓄積が全く検出できなくなった。これが2bの分解がBTHにより促進されたからなのか調べるためにオートファジーの阻害剤である3MAやE64dおよび液胞の分解活性を抑制するH<sup>+</sup>-ATPaseの阻害剤、コンカナマイシンAをBTHと一緒に加えたところ、3MAでは変化がなかったが、E64dとコンカナマイシンAをBTHと一緒に加えた区では、2bの蓄積が確認された。こ

れらの結果から、サリチル酸シグナリングの誘導によりBY2細胞で発現する2bの分解が促進することが示された。HC-Pro発現形質転換タバコを用いた検証でも同様にサリチル酸シグナリングによりHC-Proの分解が促進される証拠が得られた。従って、全身獲得抵抗性の誘導されたタバコではrgs-CaMによるウイルスRSSを分解に導く機能が活性化することで、CMVに対するRNAサイレンシングによる防御活性が強まりCMVの感染が阻害されて抵抗性が增强しているのではないかと考えられた。

#### (5) 結論・展望

本研究で、rgs-CaMがウイルスの侵入・感染を感知する免疫受容体として働くことを明らかにした。これまでに、動植物で免疫受容体として働く遺伝子は、ロイシンリッチリピート領域を含むNB-LRRタンパク質もしくはレセプター様タンパク質がほとんどで、カルモジュリン様タンパク質が免疫受容体として働く例はなく、意外な画期的成果である。また、rgs-CaMが認識するのは毒性因子としてほとんどの植物ウイルスが持つRNAサイレンシング抑制タンパク質であり、rgs-CaMが広範囲のウイルス感染を感知している可能性がある。また、rgs-CaMが誘導するサリチル酸シグナリングが、自身のウイルスRSSを分解に導く、抗ウイルス機能を活性化する仕組みを明らかにし、これが全身獲得抵抗性の抵抗性増強の一翼を担っていることを証明できた。全身獲得抵抗性が誘導された植物で、ウイルスの感染が阻害される仕組みはこれまで未知であったことから、これも画期的成果である。全身獲得抵抗性の分子メカニズムの解明は病害抵抗性を作物に付与するため新たな技術開発に貢献すると思われる、引き続き本研究に取り組んでいくつもりである。

#### 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5件)

Yuka Hagiwara-Komoda, Sun Hee Choi, Masanao Sato, Go Atsumi, Junya Abe, Junya Fukuda, Mie N. Honjo, Atsushi J. Nagano, Keisuke Komoda, Kenji S. Nakahara (責任著者), Ichiro Uyeda and Satoshi Naito (2016) Truncated yet functional viral protein produced via RNA polymerase slippage implies underestimated coding capacity of RNA viruses

*Scientific Reports* 6:21411, 査読有 <http://dx.doi.org/10.1038/srep21411>

忠村一毅, 中原健二(責任著者) (2014) ウイルスに対する植物の自然免疫機構 *化学と生物* 52:805-813, 査読無

<http://doi.org/10.1271/kagakutoseibutsu.52.805>

Kenji S. Nakahara (責任著者), Chikara Masuta (2014) Interaction between

viral RNA silencing suppressors and host factors in plant immunity  
*Current Opinion in Plant Biology* 20:88-95, 査読有

<http://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.05.004>

<http://hdl.handle.net/2115/56348>

Yusuke Hisa, Haruka Suzukia, Go Atsumi, Sun Hee Choi, Kenji S. Nakahara (責任著者) and Ichiro Uyeda (2014) P3N-PIPO of *Clover yellow vein virus* exacerbates symptoms in pea infected with *White clover mosaic virus* and is implicated in viral synergism

*Virology* 449:200-206, 査読有

<http://doi.org/10.1016/j.virol.2013.11.016>

<http://hdl.handle.net/2115/53706>

Sun Hee Choi, Yuka Hagiwara-Komoda, Kenji S. Nakahara (責任著者), Go Atsumi, Ryoko Shimada, Yusuke Hisa, Satoshi Naito and Ichiro Uyeda (2013) Quantitative and qualitative involvement of P3N-PIPO in overcoming recessive resistance against *Clover yellow vein virus* in pea carrying *cyv1*

*Journal of Virology* 87:7326-7337, 査読有

<http://dx.doi.org/10.1128/JVI.00065-13>

[学会発表](計 20 件)

阿部純也, ダイズとツルマメ間の組み換え自殖系統を用いたダイズのクローバ葉脈黄化ウイルスに対する非宿主抵抗性遺伝子のファインマッピング, **平成 28 年度 日本植物病理学会大会**, 岡山コンベンションセンター(岡山県・岡山市)2016 年 3 月 21-23 日

中原健二, カルモジュリン様タンパク質 rgs-CaM の機能・働きとそこから導き出される植物の防御戦略, **日本植物病理学会北海道部会 第 219 回談話会**, 北海道大学農学部(北海道・札幌市)2015 年 10 月 15 日(招待講演)

中原健二, P3N-PIPO と相互作用するエンドウの二つの独立した防御機構はクローバ葉脈黄化ウイルスの毒性を進化的に抑制すると思われる, **平成 27 年度 日本植物病理学会大会**, 明治大学(東京都・千代田区)2015 年 3 月 28-31 日

薦田(萩原)優香, クローバ葉脈黄化ウイルスがコードする P3N-PIPO および新規タンパク質の発現機構, **平成 27 年度 日本植物病理学会大会**, 明治大学(東京都・千代田区)2015 年 3 月 28-31 日

阿部純也, ダイズとツルマメ間の組み換え自殖系統を用いたクローバ葉脈黄化ウイルスの全身感染抵抗性に関する QTL 解析, **平成 27 年度 日本植物病理学会**

**大会**, 明治大学(東京都・千代田区)2015 年 3 月 28-31 日

ゾンウンジン, Phase Change of rgs-CaM-Mediated Immune Responses that Depend on Salicylic Acid in Tobacco, **平成 27 年度 日本植物病理学会大会**, 明治大学(東京都・千代田区)2015 年 3 月 28-31 日

村上泰基, クローバ葉脈黄化ウイルス HC-Pro 発現に対するサリチル酸シグナリングの影響, **平成 27 年度 日本植物病理学会大会**, 明治大学(東京都・千代田区)2015 年 3 月 28-31 日

村上泰基, 微細穿孔葉プロテソング免疫検定法による内生及びウイルスタンパク質の葉内分布解析, **平成 26 年度 日本植物病理学会北海道部会**, 北海道立道民活動センター「かでの 2.7」(北海道・札幌市)2014 年 10 月 16-17 日

中原健二, タバコの病害抵抗性におけるカルモジュリン様タンパク rgs-CaM の機能と役割, **平成 26 年度植物感染生理談話会**, 作並温泉鷹泉閣岩松旅館(宮城県・仙台市)2014 年 8 月 6-8 日(招待講演)

中原健二, 植物の全身獲得抵抗性におけるウイルス防御メカニズム, **第 48 回夏季シンポジウム, 日本ウイルス学会北海道支部会**, 国立大雪青少年交流の家(北海道・上川郡・美瑛町)2014 年 7 月 12-13 日(招待講演)

鈴木春香, クローバ葉脈黄化ウイルス 90-1 Br2 株の P3N-PIPO はエンドウ PI 226564 の致死性全身えそ病徴に關与する, **平成 26 年度 日本植物病理学会大会**, 札幌コンベンションセンター(北海道・札幌市)2014 年 6 月 2-4 日

ゾンウンジン, The rgs-CaM-Mediated Immune Responses to Viral Infection in Tobacco, **平成 26 年度 日本植物病理学会大会**, 札幌コンベンションセンター(北海道・札幌市)2014 年 6 月 2-4 日

中原健二, タバコのグリシンプロリンリッチタンパク質は全身獲得抵抗性を負に制御する, **平成 26 年度 日本植物病理学会大会**, 札幌コンベンションセンター(北海道・札幌市)2014 年 6 月 2-4 日

阿部純也, ダイズおよびツルマメに対するクローバ葉脈黄化ウイルスの病原性の比較, **平成 26 年度 日本植物病理学会大会**, 札幌コンベンションセンター(北海道・札幌市)2014 年 6 月 2-4 日

福田隼也, タバコのグリシンリッチタンパク質のウイルス感染との関わり, **平成 25 年度 日本植物病理学会北海道部会**, 北海道立道民活動センター「かでの 2.7」(北海道・札幌市)2013 年 10 月 17-18 日

忠村一毅, タバコのカルモジュリン様タンパク質 rgs-CaM によるウイルス抵抗性の誘導条件の検討, **平成 25 年度 日本**

北海道大学・大学院農学研究院・講師  
研究者番号：90315606

**植物病理学会北海道部会**，北海道立道民活動センター「かでの2.7」(北海道・札幌市) 2013年10月17-18日

上田一郎, Dynamic interactions between clover yellow vein virus and resistance pea cultivars, **10th International Congress of Plant Pathology**, The Beijing International Convention Center (Beijing・China) 2013年8月25-30日 (招待講演)

ゾオンウンジン, Overexpression of tobacco calmodulin-like protein, rgs-CaM, elicits defense responses in tobacco, **10th International Congress of Plant Pathology**, The Beijing International Convention Center (Beijing・China) 2013年8月25-30日

チェスニ, A frameshift product, P3N-afs, from P3 cistron has effect on cell-to-cell movement of clover yellow vein virus in *Pisum sativum*, **10th International Congress of Plant Pathology**, The Beijing International Convention Center (Beijing・China) 2013年8月25-30日

鈴木春香, P3N-PIPO of clover yellow vein virus exacerbated symptoms of pea infected with White clover mosaic virus, **10th International Congress of Plant Pathology**, The Beijing International Convention Center (Beijing・China) 2013年8月25-30日

[図書](計2件)

Kenji S. Nakahara (責任著者), Kei Nishino, Ichiro Uyeda (2015) Construction of infectious cDNA clones derived from the potyviruses *Clover yellow vein virus* and *Bean yellow mosaic virus*

**Methods in Molecular Biology** 1236: 219-227, 総ページ数 292

[http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4939-1743-3\\_16](http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4939-1743-3_16)

中原健二(共著)(2014)タバコの病害抵抗性におけるカルモジュリン様タンパク rgs-CaM の機能と役割

**植物感染生理談話会論文集** 第49号, 新視点から見渡す病原体感染戦略と植物免疫ネットワーク, 総ページ数 132

<http://iss.ndl.go.jp/books/R100000002-I025609531-00>

[その他]

ホームページ等

<http://www.agr.hokudai.ac.jp/rfoa/abs/abs1-4.html>

<https://www.facebook.com/plantvirus>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中原 健二 (NAKAHARA, Kenji)