

令和元年6月4日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2018

課題番号：26292022

研究課題名(和文) ウイルス・卵菌複合抵抗性を支配する植物免疫受容体の機能解明と防除応用への分子基盤

研究課題名(英文) Molecular basis of immune receptor conferring dual resistance to virus and oomycete and its application for disease control

研究代表者

高橋 英樹 (Takahashi, Hideki)

東北大学・農学研究科・教授

研究者番号：20197164

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,300,000円

研究成果の概要(和文)：抵抗性対立遺伝子座RCY1/HRT/RPP8は、Cucumber mosaic virus (CMV)、Turnip crinkle virus (TCV)、アブラナ科べと病菌(Hpa)に対するNB-LRR型抵抗性タンパク質をコードしている。同抵抗性座の発現は、プロモーター領域のシトシンメチル化によるエピジェネティックな制御を受けており、抵抗性タンパク質の蓄積量が病害抵抗性と相関していた。さらに、同抵抗性タンパク質は、LRRドメインを介してCMV外被タンパク質(CP)を認識することにより抵抗性を誘導し、その認識には、CPのN末端のヘリックスドメインを介したCP多量体形成が関与していた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

(1)抵抗性対立遺伝子座RCY1、HRT、RPP8は、エピジェネティックな調節により発現制御を受けていること、(2)同遺伝子座がコードするNB-LRRクラス抵抗性タンパク質の病原体認識にはLRRドメインが関わっていること、(3)同抵抗性タンパク質による認識される病原体分子(非病原力因子)の高次構造を明らかにした。これらの知見は抵抗性対立遺伝子座RCY1、HRT、RPP8による病害抵抗性の分子基盤の理解と、新規な病害防除方法への応用に寄与するものと考えられる。

研究成果の概要(英文)：RCY1/HRT/RPP8 locus of *Arabidopsis thaliana* encodes NB-LRR class R-protein conferring the resistance to CMV, TCV and Hpa. The expression of RCY1/HRT/RPP8 locus was regulated by epigenetic modification through cytosine methylation of its promoter region, and accumulated level of R-protein was correlated with degree of disease resistance to pathogens. RCY1/HRT/RPP8 R-protein can recognize the molecular structure of multiple complex of CP mediated by N-terminal-helix domain of CP.

研究分野：植物病理学

キーワード：ウイルス NB-LRRクラス抵抗性タンパク質 エピジェネティクス 病害抵抗性

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

病害による農産物の減収は、依然として農業上大きな問題である。病害防除の手段を見出すには、植物の感染防御システムを根本的に制御する分子機構を解明し、それを活用する具体的な手法の提示が必要である。防御システムの鍵を握る病害抵抗性遺伝子は、約 80 種類が単離されており、その多くは NB-LRR (Nucleotide Binding-Leucine Rich Repeat) という特徴的なドメインを有する免疫受容体タンパク質をコードしていた。この NB-LRR タンパク質は、病原体が生産するエフェクター[(非)病原性因子]が作用する標的分子を監視することにより、植物体が具備する防御システムを始動させる役割を果たしていると考えられている。現在、抵抗性遺伝子の多くが国外で単離された経緯から、その機能解析が欧米で精力的に進められている。一方、国内で単離された抵抗性遺伝子は少なく、研究の遅れが深く懸念される。そこで、本研究実施者が独自に単離したウイルス抵抗性遺伝子 *RCY1* 及びその対立遺伝子である *Turnip crinkle virus* (TCV) 抵抗性遺伝子 *HRT* と卵菌類(アブラナ科べと病菌, *Hpa*)抵抗性遺伝子 *RPP8* の利点を生かして、国外の当該研究に対して優位に抵抗性分子機構の研究を展開する。応募者のこれまでの研究により、*RCY1* タンパク質へのアミノ酸変異導入による機能ドメイン解析や、*RCY1* の過剰発現による高度抵抗性誘導などを見出し、*RCY1* の下流で機能するシグナル伝達系の解析などを明らかにした。加えて研究実施者は、卵菌綱に属する *Pythium* 属菌の生産するエフェクターによる誘導抵抗性を研究してきたため、卵菌類の取扱いに豊富な経験を持つ。そこで、本研究では、ひとつの遺伝子座が異なる病原体(ウイルスと卵菌類)に対する抵抗性遺伝子に分化したユニークな *RCY1/HRT/RPP8* 遺伝子座について、ウイルス・卵菌類抵抗性を制御する分子機構を徹底的に比較解析することにより、植物免疫受容体が制御する防御システムを解明する。

2. 研究の目的

現在、約 80 の病害抵抗性遺伝子が単離され、コードされる植物免疫受容体タンパク質が同定されている。その中で、応募者が単離したウイルス抵抗性遺伝子 *RCY1* と *HRT*、卵菌類抵抗性遺伝子 *RPP8* は、対立遺伝子の関係にある(*RCY1/HRT/RPP8* 遺伝子座)。しかし、抵抗性遺伝子がコードする NB-LRR 免疫受容体タンパク質が同定されても、同タンパク質がどのように病原体を認識し、その情報を防御システムの活性化に繋げていくかは明らかになっていない。本研究では、以下の研究項目によって異なる病原体に対する抵抗性の基盤となる分子機構の類似点・相違点を明確化することにより、病原体認識と抵抗性発現を制御する分子機構の実体解明に迫る。(a)異なる病原体に対する抵抗性を制御するように分化したキュウリモザイクウイルス(CMV)抵抗性遺伝子 *RCY1* と、その対立遺伝子である *Turnip crinkle virus* (TCV) 抵抗性遺伝子 *HRT* およびアブラナ科べと病菌(*Hpa*)抵抗性遺伝子 *RPP8* を用いてキメラ遺伝子(*RCY1/HRT* と *RCY1/RPP8*)を作成する。(b)同キメラ受容体を発現する形質転換植物の CMV、TCV、べと病菌抵抗性を検定し、病原体応答の特異性を決定する機能ドメインを解析する。(c)一過的発現系により、同キメラ受容体機能ドメインと非病原性因子(エフェクター)との細胞内での相互作用を解析する。(d)同キメラ受容体機能ドメインや非病原性因子(エフェクター)に結合する宿主アダプター因子を単離する。これらのアプローチにより、免疫受容体と非病原性因子(エフェクター)の相互作用が具体的に明確になる。一方、(e)キメラ受容体タンパク質と結合する宿主シグナル伝達因子の同定と(f)活性化される下流シグナル伝達系の比較解析から、免疫受容体により共通あるいは特異的に制御されるシグナル伝達系が具体的に明確になる。以上のように、キメラ受容体タンパク質を用いて、「非病原性因子(エフェクター)→受容体」と「受容体→下流シグナル伝達系」の2つのアプローチからの研究展開により、病原体認識と抵抗性発現を制御する分子機構の実体解明に迫る。

3. 研究の方法

本研究計画は、非病原性因子(エフェクター)→(キメラ)免疫受容体の解析アプローチと(キメラ)免疫受容体→下流シグナル伝達系の解析アプローチからなる。

- (1) キメラ *RCY1/HRT* および *RCY1/RPP8* 発現形質転換体を用いた CMV、TCV、べと病菌抵抗性評価解析と病原体認識特異性決定に関わる機能ドメインの解析
 - ・ *RCY1*, *HRT*, *RPP8* との間で共通の制限酵素部位を利用して、CC, NB, LRR ドメインなどを相互に置換したキメラ *RCY1/HRT* 遺伝子シリーズとキメラ *RCY1/RPP8* 遺伝子シリーズを構築。
 - ・ キメラ *RCY1/RPP8* 遺伝子シリーズを、植物形質転換ベクター pRI201AN に導入し、シロイヌナズナ Col-0 および *Nicotiana benthamiana* に形質転換する。
 - ・ シロイヌナズナおよび *N. benthamiana* 形質転換体に CMV(Y) を接種し、抵抗性の誘導を検定する。
 - ・ シロイヌナズナ形質転換体に *Hpa* を接種し、抵抗性の誘導を検定する。
- (2) *RCY1*, *HRT*, *RPP8* 認識受容体と相互作用する非病原性因子(エフェクター)の同定と機能ドメイン解析
 - ・ *RCY1* に対する非病原性因子である CMV(Y)/CMV(B2)キメラ外被タンパク質遺伝子を、タグ付き *RCY1*, *RPP8* またはキメラ *RCY1/RPP8* を形質転換したシロイヌナズナおよび *N. benthamiana* で発現させ、過敏細胞死を指標として、非病原性因子(エフェクター)機能に関わるドメインを決定する。
 - ・ *RPP8* に対応する RXLR エフェクター遺伝子は、べと病菌 Emco5 の全ゲノム塩基配列決定および既報の EST 情報から、候補遺伝子に絞り込み、*RPP8* 形質転換 *N. benthamiana* で一

過的に発現させることにより、RPP8 に対応するべと病菌エフェクターを同定する。

- (3) 免疫受容体(RCY1, TCV, RPP8)により制御される防御システムに関わる下流シグナル伝達系の解析
- RCY1 形質転換シロイヌナズナ系統 Col::pRCY1-HA#13 (以下#13) に変異原 EMS を処理し、後代から CMV(Y)高度抵抗性が誘導されなくなる変異株[*suppressor of RCY1-mediated resistance to CMV(Y) (src)*]を独立に複数単離し、その性状を解析する。

4. 研究成果

(1) 抵抗性対立遺伝子座 RCY1, HRT, RPP8 の病原体認識特異性の解析

RCY1 とその対立遺伝子である HRT の間で RCY1/HRT キメラ遺伝子を作成し、CMV または TCV 感染 *N. benthamiana* 葉で一過的発現解析を行った。その結果、LRR ドメインの相互置換により、CMV と TCV 抵抗性が反転した。LRR ドメインは、病原体のもつ非病原因子を直接的あるいは間接的に認識することにより、抵抗性タンパク質の高次構造を変化させ、下流シグナル伝達系を活性化させることにより抵抗性を誘導するモデルが提唱されているが、この結果は、同モデルに合致するものであった。

次に、RCY1 とその対立遺伝子である RPP8 の間で RCY1/RPP8 キメラ遺伝子を作成し、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) に形質転換した。形質転換体における RCY1/RPP8 キメラ遺伝子の発現を確認した後、CMV またはアブラナ科べと病菌 (*Hpa*) の感染応答を解析した。その結果、CMV に対する抵抗性は、RCY1 の LRR ドメインが決定しているのに対し(図 1)、*Hpa* 抵抗性には RPP8 の CC, NB, LRR ドメインすべてが必要であることが明らかになった(図 2)。

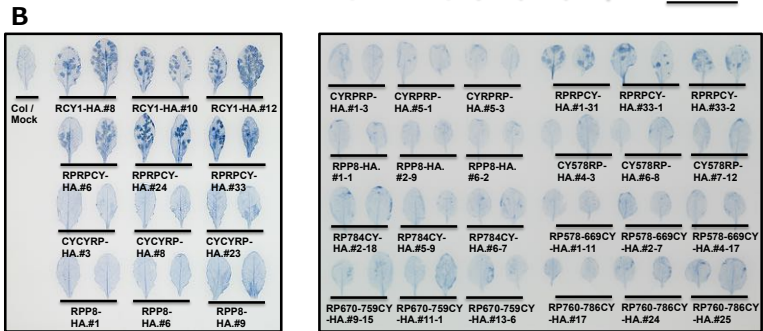
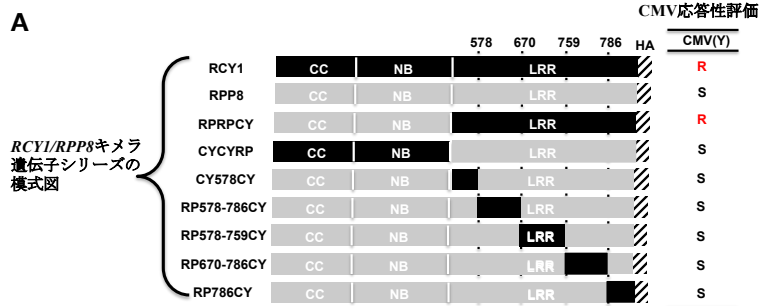


図1 RCY1/RPP8キメラ遺伝子シリーズの模式図とCMV抵抗性解析
A. CC: Coiled-coilドメイン, NB: Nucleotide-binding domain, LRR: Leucine-rich repeat domain, R: 抵抗性, S: 罹病性,
B. 抵抗性誘導の指標となる過敏細胞死(プログラム細胞死の検出)

(2) RCY1 に対応する非病原性遺伝子の解析

RCY1 タンパク質は CMV 外被タンパク質を認識することにより、CMV に対する過敏反応(HR)抵抗性を誘導する。CMV 外被タンパク質遺伝子へのランダム変異導入による非病原性機能の喪失解析では、既報の N 末端近傍 3 アミノ酸に加え、新たに 17、28、31 残基目のアミノ酸の非病原性機能への関与が示唆された(図 3)。次に、CP の

N 末端近傍アミノ酸残基が α ヘリックス構造をとることにより形成される疎水性面同士の結合が CP 多量体化・粒子形成に寄与することが構造解析から示唆されているため、この α ヘリックスドメインの欠失変異体と、アミノ酸挿入/欠失で α ヘリックスの位相をずらした変異体を作製して RCY1 形質転換体 *N. benthamiana* に接種したところ、いずれも HR を誘導しなかった。このドメインを介した CP 多量体化が RCY1 による CP 認識に必要である可能性が示された。これらの知見は抵抗性対立遺伝子座 RCY1 による病害抵抗性の分子基盤の理解に寄与するものと考えられる。

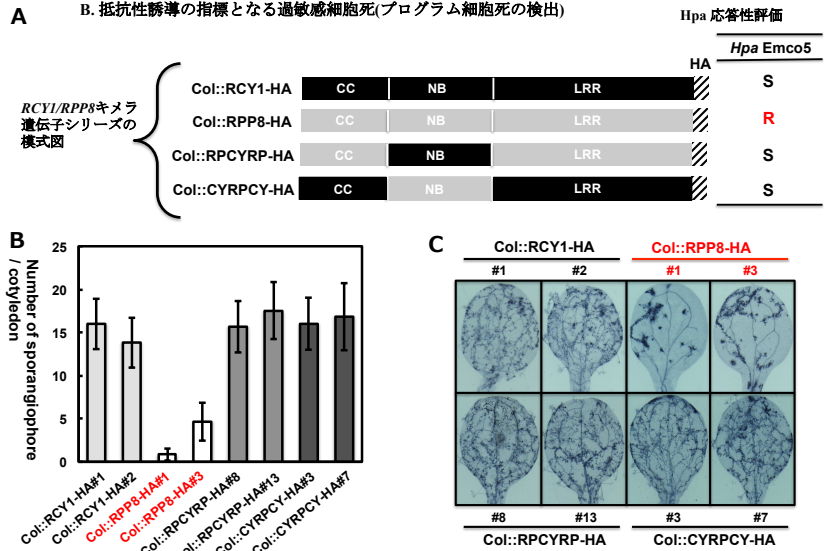


図2 RCY1/RPP8キメラ遺伝子シリーズの模式図と Hpa 抵抗性解析
A. CC: Coiled-coilドメイン, NB: Nucleotide-binding domain, LRR: Leucine-rich repeat domain, R: 抵抗性, S: 罹病性,
B. 抵抗性誘導の指標となる孢子嚢柄(Sporangia)数の測定, C. 接種葉における Hpa 菌糸の進展

また、HRT に対する TCV の非病原性遺伝子も CP であった。しかし、Hpa については、本研究実施期間中に非病原性遺伝子を単離、同定するまでには至らなかった。

(3) *RCY1* 発現と CMV(Y) 抵抗性を調節するシグナル伝達に関わる新規宿主因子の探索

RCY1 発現および CMV(Y) 抵抗性を調節するシグナル伝達に関わる新規宿主因子を単離するため、*RCY1* 形質転換シロイヌナズナ系統 Col::p*RCY1*-HA#13 (以下#13) に変異原 EMS を処理し、後代から CMV(Y) 高度抵抗性が誘導されなくなる変異株 [suppressor of

RCY1-mediated resistance to CMV(Y) (src)] を独立に 8 系統 (m1~m8) 単離した。野生型の#13 は、*RCY1* 遺伝子を 10 コピー有し、CMV(Y) に対して単一細胞レベルの高度抵抗性を誘導する。src8 系統 (m1~m8) では、CMV(Y) 初期感染部位において過敏感細胞死が誘導されず CMV(Y) が全身移行した。また m1~m8 系統では#13 に比べて *RCY1* 蓄積量が 1/100 前後に減少していた (図 4)。したがって、変異株における CMV(Y) 高度抵抗性誘導能の欠失は、*RCY1* mRNA レベルの低下を介した *RCY1* タンパク質蓄積量の減少に起因することが考えられた。

m1~m8 系統では、*RCY1* 発現を制御する因子に変異が生じている可能性が考えられたことから、*RCY1* 発現が#13 の 1/100 前後減少している src1-src8 系統と#13 系統間の交配後代 F2 を用いて、*RCY1* 発現量と CMV(Y) に対する応答を解析した。その結果、1-6% の個体のみが CMV(Y) に対して高度抵抗性を示した。よって src 変異による *RCY1* 発現減少は、エピジェネティックな調節に起因すると考えられた。*RCY1* 上流領域のメチル化シトシン (mC) は、#13 系統に比べて、src1-src8 系統で増加していた (図 5)。また#13 系統と src 系統間の交配後代 F2 において、*RCY1* 発現減少レベルと mC レベルが相関していた。以上より、#13 src 系統において *RCY1* メチル化が、*RCY1* 発現抑制に関与しているものと推察された。本研究では、*RCY1* 発現および CMV(Y) 抵抗性を調節するシグナル伝達に関わる新規宿主因子の単離には至らなかったが、*RCY1* 発現調節を介した CMV(Y) 抵抗性が、エピジェネティックな制御を受けているという新たな知見を得ることができた。

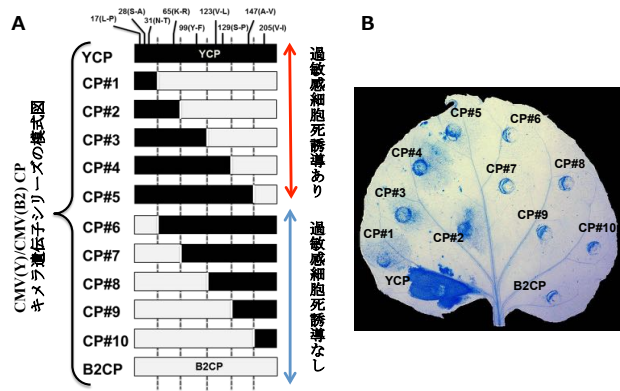


図3 RPP8/RCY1キメラタンパク質を遺伝子発現するRPP8/RCY1-HA形質転換N.benthamianaにおけるCMV(Y)/CMV(B2)キメラ外被タンパク質(CP)の一過的発現と過敏感細胞死の検出。A. 黒色：非病原性系統CMV(Y)外被タンパク質コード領域、灰色：非病原性系統CMV(B2)外被タンパク質コード領域。B. 抵抗性誘導の指標となる過敏感細胞死(プログラム細胞死の検出)

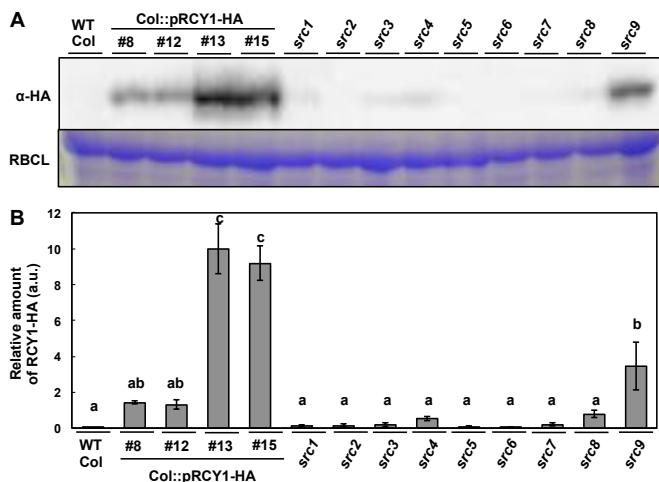


図4 src変異体シロイヌナズナにおけるRCY1タンパク質の蓄積量。A. RCY1タンパク質蓄積量をHAタグ抗体によるウエスタンブロットで検出、B. RCY1タンパク質蓄積量を免疫学的に定量。

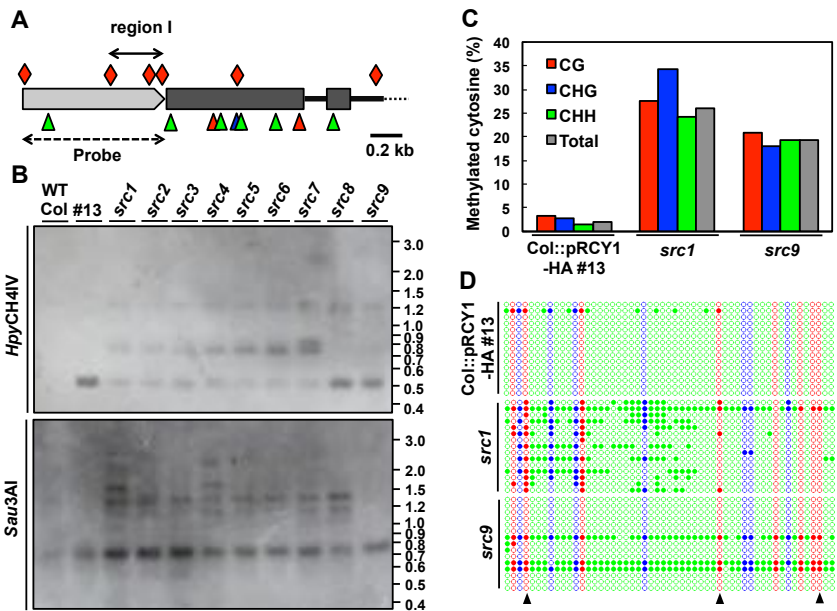


図5 src変異体のRCY1遺伝子におけるシトシンのメチル化解析。A. src変異体のRCY1遺伝子におけるシトシンのメチル化部位の模式図、B. src変異体のRCY1におけるシトシンメチル化部位制限酵素を用いたメチル化レベルの解析、C. src1およびsrc9変異体のRCY1シトシンメチル化レベルの量的解析、D. バイサルファイトシーケンスによるsrc1およびsrc9変異体のRCY1シトシンメチル化部位の解析

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 (計 24 件)

- 1) Sunao Yariyama, Sugihiro Ando, Shigemi Seo, Kazuhiro Nakaho, Shuhei Miyashita, Yoshinori Kanayama and Hideki Takahashi (2019) Exogenous application of L-histidine suppresses bacterial diseases and enhances ethylene production in rice seedlings. *Plant Pathology* (in press) DOI: 10.1111/ppa.13037 (査読あり)
- 2) Sugihiro Ando, Shuhei Miyashita, and Hideki Takahashi (2019) Plant defense systems against cucumber mosaic virus: lessons learned from CMV–Arabidopsis interactions. *Journal of General Plant Pathology* 85, 174-181, DOI: 10.1007/s10327-019-00845-x (査読あり)
- 3) Manami Igata, Md. Aminul Islam, Asuka Tada, Michihiro Takagi, AKM Humayun Kober, Leonardo Albarracin, Hisashi Aso, Wakako Ikeda-Ohtsubo, Kenji Miyazawa, Kazutoyo Yoda, Fang He, Hideki Takahashi, Julio Villena, and Haruki Kitazawa (2019) Transcriptome modifications in porcine adipocytes via Toll-like receptors activation. *Frontiers in Immunology* 10, Article 1180, DOI: 10.3389/fimmu.2019.01180 (査読あり)
- 4) Albarracin L, Komatsu R, Garcia-Castillo V, Aso H, Iwabuchi N, Xiao J-Z, Abe F, Takahashi H, Villena J, and Kitazawa H. (2019) Deciphering the influence of paraimmunobiotic bifidobacteria on the innate antiviral immune response of bovine intestinal epitheliocytes by transcriptomic analysis. *Beneficial Microbes* 10: 199-209, doi.org/10.3920/BM2018.0024 (査読あり)
- 5) H. Takahashi, A. Tian, S. Miyashita, Y. Kanayama, S. Ando, and R. Kormelink (2018) Survey of the response of 82 domestic landraces of *Zea mays* to cucumber mosaic virus (CMV) reveals geographical region-related resistance to CMV in Japan. *Plant Pathology* 67, 1401-1415, DOI: 10.1111/ppa.12848 (査読あり)
- 6) Hideki Takahashi, Yuko Matsushita, Toyooki Ito, Yutaka Nakai, Masami Nanzyo, Takashi Kobayashi, Shinji Iwaishi, Tomoyoshi Hashimoto, Shuhei Miyashita, Toshiyuki Morikawa, Shigenobu Yoshida, Seiya Tsushima and Sugihiro Ando (2018) Comparative analysis of microbial diversity and bacterial seedling disease-suppressive activity in organic-farmed and standardized commercial conventional soils for rice nursery cultivation. *Journal of Phytopathology*, 166, 249-264, DOI : 10.1111/jph.12682 (査読あり)
- 7) Julio Villena, Haruki Kitazawa, Saskia C M Van Wees, Corné M.J. Pieterse, and Hideki Takahashi (2018) Receptors and signaling pathways for recognition of bacteria in livestock and crops. *Frontiers in Immunology* 9, Article 2223, DOI: 10.3389/fimmu.2018.02223 (査読あり)
- 8) Sara E. Hanbal, Shuhei Miyashita, Sugihiro Ando, Samir A. Sidaros and Hideki Takahashi (2018) First identification and characterization of cucumber mosaic virus from *Corchorus olitorius* in Japan. *Journal of Plant Pathology* 100, 561-565, DOI: 10.1007/s42161-018-0099-6 (査読あり)
- 9) Sara E. Hanbal, Keisuke Takashima, Shuhei Miyashita, Sugihiro Ando, Kumiko Ito, Mohsen M. Elsharkawy, Toshiro Kaneko and Hideki Takahashi, (2018) Atmospheric-pressure plasma irradiation can disrupt tobacco mosaic virus particles and RNAs to inactivate their infectivity. *Archives of Virology* 163, 2835-2840, DOI: 10.1007/s00705-018-3909-4 (査読あり)
- 10) Yukiyo Sato, Shuhei Miyashita, Sugihiro Ando and Hideki Takahashi (2017) Increased cytosine methylation at promoter of the NB-LRR class R gene *RCY1* correlated with compromised resistance to cucumber mosaic virus in EMS-generated *src* mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 100, 151-162, DOI : 10.1016/j.pmp.2017.09.007 (査読あり)
- 11) K. Nakaho, S. Seo, K. Ookawa, Y. Inoue, S. Ando, Y. Kanayama, S. Miyashita and H. Takahashi (2017) Involvement of vascular hypersensitive response in quantitative resistance to *Ralstonia solanacearum* on tomato rootstock cultivar ‘LS-89’. *Plant Pathology* 66, 150-158, DOI: 10.1111/ppa.12547 (査読あり)
- 12) A. Ochi, H. Konishi, S. Ando, K. Sato, K. Yokoyama, S. Tsushima, S. Yoshida, T. Morikawa, T. Kaneko and H. Takahashi (2017) Management of bakanae and bacterial seedling blight diseases in nurseries by irradiating rice seeds with atmospheric plasma. *Plant Pathology* 66, 67-76, DOI: 10.1111/ppa.12555 (査読あり)
- 13) Seo, S., Nakaho, K., Hong, S-W., Takahashi, H., Shigemori, H. and Mitsuhashi, I. (2016) L-Histidine induces resistance in plants to the bacterial pathogen *Ralstonia solanacearum* partially through the activation of ethylene signaling. *Plant Cell Physiol.* 57, 1932-1942, (査読あり)
- 14) Yukiyo Sato, Sugihiro Ando, and Hideki Takahashi (2014) Role of intron-mediated enhancement on accumulation of an Arabidopsis NB-LRR class R-protein that confers resistance to *Cucumber mosaic virus*. *PLoS ONE* 9, e99041. (査読あり)
- 15) Sugihiro Ando, Atsuya Obinata, and Hideki Takahashi (2014) WRKY70 interacting with RCY1 disease resistance protein is required for resistance to *Cucumber mosaic virus* in *Arabidopsis thaliana*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 85, 8-14. (査読あり)
- 16) Takahashi, H., Nakaho, K., Ishihara, T., Ando, S., Wada, T., Kanayama, Y., Asano, S., Yoshida, S., Tsushima, S. and Hyakumachi, M. (2014) Transcriptional profile of tomato roots exhibiting *Bacillus thuringiensis*-induced resistance to *Ralstonia solanacearum*. *Plant Cell Reports* 33: 99-110. (査読あり)

〔学会発表〕（計 87 件）

- 1) Takahashi, H. (2018) Latent plant-virus interactions and their impact on plant stress tolerance. WUR-TU Plant Science Workshop 2018, オランダ, Wageningen, 2018 年 12 月 17-19 日
- 2) Ainan Tian · Shuhei Miyashita · Sugihiro Ando · Hideki Takahashi (2018) Comparative analysis of two-type of cell death developed in cucumber mosaic virus-inoculated leaves of *Arabidopsis thaliana*, 平成 30 年度日本植物病理学会大会、神戸市、2018 年 3 月 25-27 日
- 3) 吉澤 峻 · 宮下脩平 · 安藤杉尋 · 福原敏行 · 高橋英樹 (2018) シロイヌナズナへの無病徴感染に関わるキュウリモザイクウイルスのゲノム RNA と宿主因子の解析、平成 30 年度日本植物病理学会大会、神戸市、2018 年 3 月 25-27 日
- 4) 高橋英樹 · 田原 緑 · 平山裕也 · 宮下脩平 · 安藤杉尋 · 川野秀一 · 福原敏行 (2018) キュウリモザイクウイルスに無病徴感染したシロイヌナズナにおける RNA-seq 解析、平成 30 年度日本植物病理学会大会、神戸市、2018 年 3 月 25-27 日
- 5) 佐藤有希代 · 宮下脩平 · 安藤杉尋 · 高橋英樹 (2017) シロイヌナズナ *cpl3* 変異体における NB-LRR 型抵抗性タンパク質 *RCY1* を介したキュウリモザイクウイルス抵抗性の充進、平成 29 年度日本植物病理学会東北部会、弘前市、2017 年 9 月 28-29 日
- 6) 佐藤有希代 · 宮下脩平 · 安藤杉尋 · 高橋英樹 (2017) EMS 変異誘発シロイヌナズナ系統における NB-LRR クラス抵抗性遺伝子 *RCY1* プロモーター領域シトシンメチル化と CMV 抵抗性レベル低下の相関、平成 29 年度日本植物病理学会大会、盛岡市、2017 年 4 月 26-28 日
- 7) 西條悠希 · 安藤杉尋 · 高橋英樹 · 宮下脩平 (2016) CMV CP の多量体化・粒子形成に寄与するとされる α ヘリックスドメインは R 遺伝子による CP の認識に必要なである、平成 28 年度日本植物病理学会東北部会、福島市、2016 年 9 月 29-30 日
- 8) 安藤由起 · 宮下脩平 · 安藤杉尋 · 高橋英樹 (2016) R 遺伝子による細胞死誘導の回避に寄与するキュウリモザイクウイルス外被タンパク質の 1 アミノ酸変異はウイルスの全身移行能を喪失させる、平成 28 年度日本植物病理学会大会、岡山市、2016 年 3 月 21-23 日
- 9) 高橋英樹 · 鈴木 匡 · 竹下 稔 · 増田 税 · 安藤杉尋 (2014) Molecular basis of *RCY1/RPP8* locus-conferred dual resistance to *Cucumber mosaic virus* and *Hyaloperonospora arabidopsidis*. 3rd Japan-Korea Joint Symposium, 韓国, 釜山, 2014 年 10 月 23 日-24 日
- 10) Hideki Takahashi, Yuki Ando, and Sugihiro Ando (2014) Analysis of pathogen-recognition domain in NB-LRR class *RCY1/RPP8* locus conferring dual resistance to cucumber mosaic virus and *Hyaloperonospora arabidopsidis* in *Arabidopsis thaliana*. XVI International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions, ギリシア, Rhodos, 2014 年 7 月 6-10 日

〔図書〕（計 3 件）

- 1) Yukiyo Sato and Hideki Takahashi (2019) “Reverse genetic analysis of antiviral resistance signaling and the resistance mechanism in *Arabidopsis thaliana*”. Antiviral Resistance in Plants: Methods and Protocols, In Methods in Molecular Biology (Eds. Kobayashi, K. and Nishiguchi, M.), Springer, Hardcover ISBN: 978-1-4939-9634-6, Number of Pages: IV, 278, DOI 10.1007/978-1-4939-9635-3
- 2) Chikara Masuta and Hideki Takahashi (2018) “Host Responses: Resistance” in Chapter 5, “Cucumber Mosaic Virus”, Edited by Peter Palukaitis and Fernando García-Arenal, ISBN: 978-0-89054-609-3, Publish Date: 9/2018, Pages: 380
- 3) Ishihara, T, Sato, Y. and Takahashi, H. (2015) “Microarray Analysis of R-Gene-Mediated Resistance to Viruses”. Plant Virology Protocols Methods in Molecular Biology (Eds. I. Uyeda and C. Masuta), Springer, Vol. 1236, pp 197-218.

〔産業財産権〕

- 出願状況（計 0 件）
- 取得状況（計 0 件）

〔その他〕

ホームページ： <http://www.agri.tohoku.ac.jp/ppathol/index.html>

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：安藤 杉尋

ローマ字氏名：Ando Sugihiro

所属研究機関名：東北大学

部局名：大学院農学研究科

職名：准教授

研究者番号：10442831

(2)研究協力者

なし