

令和 6 年 6 月 12 日現在

機関番号：34315

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2019～2023

課題番号：19H02959

研究課題名（和文）ウイルス感染時に誘導されるRNAサイレンシング活性化機構の解明

研究課題名（英文）Analysis of activation mechanisms of RNA silencing in virus-infected plants

研究代表者

竹田 篤史（Takeda, Atsushi）

立命館大学・生命科学部・教授

研究者番号：60560779

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,300,000円

研究成果の概要（和文）：植物は、ウイルスに対する抵抗性機構としてRNAサイレンシング機構を備えている。この抵抗性機構においてウイルスのRNAを切断する役割を担うAGO2遺伝子は、ウイルス感染時に発現誘導されることが知られている。しかし、ウイルスの何が認識され、どのようにAGO2遺伝子の発現が誘導されているのかは不明であった。本研究では、red clover necrotic virusとベンサムアーナタバコをモデルとして、ウイルスの複製が植物に認識されることで、転写レベルでAGO2遺伝子の発現が誘導されることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

先行研究において、ウイルス抵抗性機構で重要な働きをするAGO2遺伝子の発現が植物ウイルス感染時に誘導されることが知られていた。しかし、その発現誘導機構は不明なままであった。本研究では、ウイルスの複製が植物によって認識されることで、転写レベルでAGO2遺伝子の発現が誘導されることを明らかにした。これらの成果は、植物病理学上学術的な意義のある成果であるとともに、将来的にウイルス抵抗性品種の作出や植物ウイルス病に有効な植物免疫活性化剤の開発に活かされる可能性をもつ社会的にも意義深い成果である。

研究成果の概要（英文）：RNA silencing is a resistance mechanism against viruses in plants. In the anti-virus RNA silencing pathway in plants, AGO2 cleaves viral RNAs. It has been shown that AGO2 gene is activated when plants are infected by various viruses. However, the mechanism behind AGO2 induction in the anti-virus RNA silencing remains unclear. In this study, by utilizing agroinfiltration method in *Nicotiana benthamiana*, we showed that plant virus replication induces AGO2 expression at the transcriptional level.

研究分野：植物保護科学

キーワード：植物ウイルス RNAサイレンシング RNAサイレンシングの活性化 ウイルス複製 RNAサイレンシングサブレッサー

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、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

(1) 植物は、RNA サイレンシングを利用してウイルス感染を防いでいる。図 1 は、モデル植物のシロイヌナズナにおいて、主に遺伝学的な解析によって明らかにされてきた抗ウイルス RNA サイレンシング経路の模式図である。RNA ウイルスの複製中間体または内在性の RNA 依存 RNA ポリメラーゼ(RDR1、RDR6)の作用で生じた二本鎖ウイルス RNA が、DCL4 または DCL2 によって切断される。この切断によって生じたウイルス由来 vsiRNA が、主に AGO1 タンパク質または AGO2 タンパク質に取り込まれる。これらの AGO-vsiRNA 複合体が、配列特異的にウイルス RNA を切断する。このうち、AGO1 タンパク質は 5'末端が U の vsiRNA を好んで取り込み、AGO2 タンパク質は 5'末端が A の vsiRNA を好んで取り込むことが知られていた。

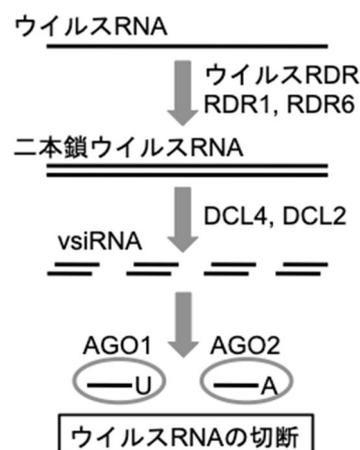


図1. 抗ウイルスRNAサイレンシング経路の模式図

(2) 他方、図 1 の抗ウイルス RNA サイレンシングを回避して感染するために、植物ウイルスは、RNA サイレンシングサプレッサー(RSS)を用いて対抗している。植物ウイルスがコードする RSS の主な作用点は、vsiRNA または AGO タンパク質であることが明らかにされている。つまり、DCL2/DCL4 によるウイルス由来二本鎖 RNA の切断ではなく、AGO1/AGO2 によるウイルス RNA 切断を阻害することが、ウイルス感染に重要であると考えられていた。

(3) 研究開始当初までの先行研究によって、上述の抗ウイルス RNA サイレンシングに關与する因子群とそれらの役割、および様々な植物ウイルスの RSS の作用点が報告されていた。つまり、抗ウイルス RNA サイレンシングとウイルス RSS による RNA サイレンシング抑制の質的な枠組みがほぼ固まりつつあった一方で、時間的・量的・構造的な視点からの詳細な解析は非常に少ない状況であった。例えば、シロイヌナズナの AGO2 や AGO5 など、いくつかの AGO 遺伝子の発現がウイルス感染時に誘導されることが示されていたが、他の RNA サイレンシング関連遺伝子の発現が変化するかどうかは、詳細に検証されていなかった。また、特定の AGO 遺伝子の発現が誘導される際に、ウイルス側の何が植物に認識されるのかは不明であり、その発現がどのような経路を介して誘導されるのかも不明であった。

(4) 図 2 は、我々が研究に用いてきた red clover necrotic mosaic virus (RCNMV) のゲノム構造の模式図である。RCNMV は、RNA1 および RNA2 の二分節(+)鎖の一本鎖 RNA をゲノムとして持ち、RNA1 に p27 と p88 と呼ばれる複製酵素成分をコードしている。p27 と p88 は複製複合体を形成し、RCNMV RNA を複製する。先行研究において、RCNMV 感染細胞から p27 と p88 を免疫沈降したところ、AGO2 タンパク質が共精製されていた。AGO2 タンパク質が複製酵素成分と共局在する事例は他のウイルスでは報告されていなかった。



図2. RCNMVのゲノム構造の模式図

2. 研究の目的

これまで、ウイルス感染時における RNA サイレンシング関連遺伝子の発現誘導について、その詳細な分子機構や生物学的な意義に踏み込んだ研究はあまり行われていない。本研究の主要な目的は、以下の(1)~(4)の4点である。

(1) AGO2 遺伝子の発現を誘導するのに必要なウイルス側の因子を同定し、植物にウイルス側の因子が認識される機構を解析すること：何種類かの植物ウイルス感染時に AGO2 遺伝子の発現が誘導されることが示されている。しかし、ウイルス側の何が植物に認識されることで AGO2 遺伝子の発現が誘導されるかは不明である。そこで、本研究ではウイルス側の何が植物に認識されて AGO2 遺伝子の発現が誘導されているのかを明らかにすることを目指した。

(2) ウイルス感染後のどの段階で AGO2 遺伝子の発現が誘導され、いつまで発現誘導が続くのかを明らかにすること：AGO2 遺伝子の発現誘導がウイルス感染のどの時期に誘導され、その発現誘導がいつまで続くのかはあまり調べられていない。そこで、本研究では RCNMV 感染後の AGO2 遺伝子の発現変動を経時的に調べることで、AGO2 遺伝子の発現調節機構を明らかにすることを目指した。

(3) AGO2 遺伝子の発現誘導機構を植物側から解析して明らかにすること：植物ウイルス感染時に AGO2 遺伝子の発現が誘導されることは示されているが、この発現誘導が転写レベルの活性化によるものか、あるいは転写後レベルの発現制御によるものかは詳しく調べられていない。また、AGO2 発現誘導に植物側のどの因子が関与しているかは不明である。そこで、本研究では AGO2 発現誘導に関与する植物側の因子を明らかにすることを目指した。

(4) RCNMV 以外のウイルス感染時にも同様の分子機構で AGO2 遺伝子の発現が誘導されるかどうかを検証すること：複数種類のウイルス感染時に AGO2 遺伝子の発現誘導が起こることから、各ウイルス間で共通の分子パターンによって AGO2 遺伝子の発現が誘導されていると予想される。そこで、本研究では RCNMV 以外のウイルスの感染時にも RCNMV 感染時と同様の機構によって AGO2 遺伝子の発現が誘導されるのかどうかを明らかにすることを目指した。

3. 研究の方法

(1) アグロインフィルトレーションを用いて RCNMV の因子を単独または組み合わせて発現させることで、AGO2 遺伝子の発現誘導に必要な RCNMV の因子の同定を試みた。その結果を元に、RCNMV 感染過程の何が植物に認識されて AGO2 遺伝子の発現が誘導されているのかを検証した。AGO2 遺伝子の発現量は RT-qPCR によって定量した。

(2) RCNMV を感染させたプロトプラストにおいて、あるいはアグロインフィルトレーションで RCNMV を感染させた接種葉において、AGO2 遺伝子の発現変動を経時的に調査した。AGO2 遺伝子の発現量は RT-qPCR によって定量した。

(3) RCNMV 感染時に転写レベルで AGO2 遺伝子発現が誘導されるかどうかを調べるためにレポーターアッセイを行った。また、RCNMV 感染時に転写後レベルで AGO2 遺伝子発現誘導が制御されるかどうかを調べるために miR403 の影響を評価した。またゲノム編集タバコを作出し、ウイルス抵抗性に関与する RNA サイレncing 関連因子が AGO2 遺伝子の発現誘導に必要なかどうかを検証した。

(4) RCNMV 以外のウイルス感染時にも同様の分子機構で AGO2 遺伝子の発現が誘導されるかどうかを検証するために、RCNMV と同属に属する carnation ringspot virus (CRSV) をアグロインフィルトレーションで感染させる系を構築した。その後、CRSV の感染性クローンを用いて AGO2 発現誘導機構の一般性を検証した。

4. 研究成果

(1) アグロインフィルトレーションを用いて RCNMV の因子を単独または組み合わせて発現させ、AGO2 遺伝子の発現誘導の有無を調べたところ、以下の成果が得られた。

RCNMV の複製に必要な因子が揃っている場合に限り、AGO2 遺伝子の発現誘導が確認された。

RCNMV の複製因子は、自身の複製能だけでなく、RNA サイレncing の抑制能も持つ。RCNMV の 5'UTR 配列を人工配列に置換したコンストラクトを用いた実験から、RCNMV による RNA サイレncing 抑制が起こる場合でも AGO2 遺伝子の発現誘導が起こらない場合があることを見出した。この結果から、RCNMV 感染による AGO2 遺伝子の発現誘導には RNA サイレncing 抑制は必要なく、ウイルス RNA の複製が必要であることが示された。

p27 および p88 変異体を用いた実験から、AGO2 遺伝子の発現誘導が複製とリンクしていることが確認された。

(2) RCNMV を感染させたプロトプラストにおいて AGO2 遺伝子の発現変動を経時的に調査した結果、接種 12 時間後で AGO2 発現量がピークとなり、その後 AGO2 遺伝子の発現量が減少していくことが明らかとなった。また、アグロインフィルトレーションで RCNMV を感染させた接種葉において AGO2 遺伝子の発現変動を経時的に調査した結果、接種 2 日後に AGO2 遺伝子の発現量がピークとなり、その後 AGO2 遺伝子の発現量が減少していくことが明らかとなった。これらの結果から、RCNMV による AGO2 遺伝子の発現誘導は複製と強くリンクしており、ウイルスの複製が完了した際には AGO2 遺伝子の発現量がウイルス感染前のレベルに下降していくことが明らかとなった。

以上の(1)と(2)の結果はウイルスの複製と AGO2 遺伝子の発現誘導の関係を明確に示したものであり、意義深い成果である。

(3)

RCNMV 感染時にレポーターアッセイを行った結果、転写レベルで AGO2 遺伝子発現が誘導されていることが強く示唆された。AGO2 プロモーターを部分的に欠失させる実験から、転写レベルでの AGO2 遺伝子発現誘導に必要な領域を絞り込んだ。他方、レポーターアッセイで認められたレポーター遺伝子の発現上昇が AGO2 遺伝子そのものの発現上昇と比べると緩やかであったため、RCNMV 感染時には未知の転写後レベルの制御によって AGO2 遺伝子の発現が上昇している可能性が示唆された。

AGO2 mRNA の 3'UTR 中にある miR403 の標的部位を改変する実験から、RCNMV 感染時には miR403 を介した転写後レベルでの AGO2 遺伝子の発現制御は AGO2 遺伝子の発現誘導に重要ではないことが示唆された。

ゲノム編集によって作出された rdr6 変異体、dcl2/dcl4 変異体を用いた実験から、AGO2 遺伝子の発現誘導には、複製に引き続いて細胞内で起こる vsRNA 生合成の過程は必要ないことが強く示唆された。

ゲノム編集によって作出された ago2 変異体を用いた実験から、AGO2 は RCNMV に対する抵抗性に関与していることが示された。また、ago2 変異体では AGO2 遺伝子の発現誘導がほぼ起こらないことが示された。

(4) RCNMV 以外のウイルス感染時にも同様の分子機構で AGO2 遺伝子の発現が誘導されるかどうかを検証するために、RCNMV と同属に属する CRSV をアグロインフィルトレーションで感染させる系を構築した。CRSV の感染性クローンを用いて AGO2 発現誘導機構を検証した結果、RCNMV 同様に CRSV の複製によっても AGO2 遺伝子の発現が誘導されることが示唆された。この結果から、複製を介した AGO2 遺伝子の発現誘導機構は、少なくともダイアンソウイルス属に属するウイルス間で共通であることが強く示唆された。

(5) 本研究でアグロインフィルトレーションを行っていた過程で、コントロール用に用いていた空ベクターが RNA サイレncing を誘導することを見出した。短すぎる T-DNA 領域は、植物にトランスポゾンのように認識されると考えられた。この結果を原著論文として報告した。また、この結果を踏まえて、以前に完了していた空ベクターをコントロールとして用いていたアグロインフィルトレーション実験を新たなコントロールとともに全てやり直した。

コロナ禍の影響が大きく、当初予定していたすべての実験を完了させることはできなかったが、本研究によってウイルスの複製を介した AGO2 遺伝子の発現誘導機構の一端が明らかとなった。今後、本研究で得られた成果を基盤として、RNA サイレncing を介したウイルス抵抗性機構がより詳細に解明されていくと期待される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Motomura Kazuki, Sugi Naoya, Takeda Atsushi, Yamaoka Shohei, Maruyama Daisuke	4. 巻 13
2. 論文標題 Possible molecular mechanisms of persistent pollen tube growth without de novo transcription	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1020306
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fpls.2022.1020306	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Motomura Kazuki, Takeuchi Hidenori, Notaguchi Michitaka, Tsuchi Haruna, Takeda Atsushi, Kinoshita Tetsu, Higashiyama Tetsuya, Maruyama Daisuke	4. 巻 12
2. 論文標題 Persistent directional growth capability in Arabidopsis thaliana pollen tubes after nuclear elimination from the apex	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 2331~2331
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41467-021-22661-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Iwakawa Hiro-oki, Lam Andy Y.W., Mine Akira, Fujita Tomoya, Kiyokawa Kaori, Yoshikawa Manabu, Takeda Atsushi, Iwasaki Shintaro, Tomari Yukihide	4. 巻 35
2. 論文標題 Ribosome stalling caused by the Argonaute-microRNA-SGS3 complex regulates the production of secondary siRNAs in plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 109300 ~ 109300
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.celrep.2021.109300	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Matsumoto Ayumi, Schluter Titus, Melkonian Katharina, Takeda Atsushi, Nakagami Hirofumi, Mine Akira	4. 巻 3
2. 論文標題 A versatile Tn7 transposon-based bioluminescence tagging tool for quantitative and spatial detection of bacteria in plants	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Communications	6. 最初と最後の頁 100227 ~ 100227
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.xplc.2021.100227	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

1. 著者名 Motomura Kazuki, Arae Toshihiro, Araki-Uramoto Haruka, Suzuki Yuya, Takeuchi Hidenori, Suzuki Takamasa, Ichihashi Yasunori, Shibata Arisa, Shirasu Ken, Takeda Atsushi, Higashiyama Tetsuya, Chiba Yukako	4. 巻 61
2. 論文標題 AtNOT1 Is a Novel Regulator of Gene Expression during Pollen Development	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 712 ~ 721
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz235	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Iwakawa Hiro-oki, Lam Andy Y.W., Mine Akira, Fujita Tomoya, Kiyokawa Kaori, Yoshikawa Manabu, Takeda Atsushi, Iwasaki Shintaro, Tomari Yukihide	4. 巻 -
2. 論文標題 Ribosome stalling caused by the Argonaute-miRNA-SGS3 complex regulates production of secondary siRNA biogenesis in plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2020.09.10.288902	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Matsumoto Ayumi, Schluter Titus, Melkonian Katharina, Takeda Atsushi, Nakagami Hirofumi, Mine Akira	4. 巻 -
2. 論文標題 A versatile Tn7 transposon-based bioluminescence tagging tool for quantitative and spatial detection of bacteria in plants	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2021.02.11.430857	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Motomura Kazuki, Arae Toshihiro, Araki-Uramoto Haruka, Suzuki Yuya, Takeuchi Hidenori, Suzuki Takamasa, Ichihashi Yasunori, Shibata Arisa, Shirasu Ken, Takeda Atsushi, Higashiyama Tetsuya, Chiba Yukako	4. 巻 61
2. 論文標題 AtNOT1 Is a Novel Regulator of Gene Expression during Pollen Development	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 712 ~ 721
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcz235	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Iida Emi, Kuriyama Kazunori, Tabara Midori, Takeda Atsushi, Suzuki Nobuhiro, Moriyama Hiromitsu, Fukuhara Toshiyuki	4. 巻 40
2. 論文標題 Structural features of T-DNA that induce transcriptional gene silencing during agroinfiltration	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 289 ~ 299
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.23.0719a	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計25件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 大橋卓、上四元晴香、元村一基、田原緑、竹田篤史
2. 発表標題 nbago2ゲノム編集植物におけるred clover necrotic mosaic virusの感染性に関する研究
3. 学会等名 日本植物学会第87回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 上田颯一、渡邊瑞輝、谷口耀子、元村一基、田原緑、竹田篤史
2. 発表標題 Nicotiana benthamiana における rdr6 ゲノム編集植物の表現型解析
3. 学会等名 日本植物学会第87回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 北村真規、内藤佑里菜、堀裕和、元村一基、竹田篤史
2. 発表標題 Nicotiana benthamianaにおけるago2/ago7ゲノム編集個体の表現型解析
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡邊瑞輝、元村一基、田原緑、松本建人、宮崎光洋、福原敏行、竹田篤史
2. 発表標題 Nicotiana benthamiana DCL欠損変異体の表現型解析
3. 学会等名 日本植物学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 篠田快望、駒井俊亮、竹田篤史、三瀬和之、高野義孝、峯彰
2. 発表標題 AHL9の過剰発現は高温に対するレジリエンスを備えた細菌抵抗性をシロイヌナズナに付与する
3. 学会等名 令和4年度日本植物病理学会関西支部会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡邊瑞輝、田原緑、福原敏行、竹田篤史
2. 発表標題 Nicotiana benthamiana DCL多重変異体を用いたDCL遺伝子の機能解析
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 元村一基、杉直也、竹田篤史、山岡尚平、丸山大輔
2. 発表標題 A possible molecular mechanism for directional growth of pollen tubes devoid of the nuclei from the apical cytoplasm
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 田村孝太郎、竹田篤史、三瀬和之、高野義孝、峯彰
2. 発表標題 比較ゲノミクスによる <i>Pseudomonas syringae</i> 系統間の病原性差異を生み出すエフェクターの同定
3. 学会等名 令和5年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 渡邊瑞輝、田原緑、宮崎光洋、松本建人、福原敏行、竹田篤史
2. 発表標題 ゲノム編集による <i>Nicotiana benthamiana</i> DCL3欠損変異体の作出
3. 学会等名 日本植物学会第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 渡邊瑞輝、田原緑、宮崎光洋、松本建人、福原敏行、竹田篤史
2. 発表標題 抗ウイルスRNAサイレンシングにおける <i>Nicotiana benthamiana</i> DCL遺伝子の遺伝学的解析
3. 学会等名 令和3年度日本植物病理学会関西部会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 渡邊瑞輝、田原緑、宮崎光洋、松本建人、福原敏行、竹田篤史
2. 発表標題 Cas9を用いたRNAサイレンシング欠損 <i>N. benthamiana</i> 変異体の作出
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 飯田笑美、栗山和典、田原緑、竹田篤史、鈴木信弘、森山裕充、福原敏行
2. 発表標題 アグロインフィルトレーションにおけるT-DNAの違いによる遺伝子サイレンシング誘導への影響
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 峯彰、松本歩、石川真太郎、竹田篤史、三瀬和之、高野義孝
2. 発表標題 高温と高湿度は細菌の栄養獲得に関わる遺伝子発現に影響を与え病原性を高める
3. 学会等名 令和4年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 元村 一基, 武内 秀憲, 野田口 理孝, 土 春菜, 竹田 篤史, 木下 哲, 東山 哲也, 丸山 大輔
2. 発表標題 シロイヌナズナ花粉管は無核の状態でも正常に伸長して胚珠へ到達する能力を保持している
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鈴木 大河, 鈴木 新, 佐野 彩葉, 竹田 篤史, 丹生谷 博, 松下 保彦, 佐々木 信光
2. 発表標題 CRISPR/Cas9 ゲノム編集による BBF 遺伝子ノックアウトタバコの作製
3. 学会等名 令和二年度日本植物病理学会関東部会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 峯 彰, 松本 歩, Titus Schluter, Katharina Melkonian, 中神 弘史, 竹田 篤史
2. 発表標題 Tn7トランスポゾンを介したluxCDABEオペロンのゲノム挿入によるPseudomonas syringaeの植物内増殖の定量と可視化
3. 学会等名 令和二年度日本植物病理学会関西支部会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 飯田 笑美, 澤野 光, 栗山 和典, 田原 緑, 竹田 篤史, 森山 裕充, 福原 敏行
2. 発表標題 アグロバクテリウム感染による転写および転写後遺伝子サイレンシングの誘導
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Akira Mine, Kaori Fukumoto, Ryohei Thomas Nakano, Yoshinori Kanaoka, Atsushi Takeda, Kenichi Tsuda
2. 発表標題 Stomatal movements in the assembly of plant-bacteria holobiont
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 駒井 俊亮, 竹田 篤史, 峯 彰
2. 発表標題 植物免疫シグナリングにおけるAHL転写因子の二重機能
3. 学会等名 令和3年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 上四元 晴香, 峯 彰, 海道 真典, 竹田 篤史
2. 発表標題 RCNMV複製とAGO2発現誘導の関係についての研究
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yurina Naito, Hirokazu Hori, Akira Mine and Atsushi Takeda
2. 発表標題 Analysis of target mRNA specificity of AGO2-miR390 in plants
3. 学会等名 UIUC Plant Science Symposium (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Akira Mine, Ayumi Matsumoto and Atsushi Takeda
2. 発表標題 Temporal transcriptome profiling reveals distinct gene expression signatures associated with suppression of plant immunity by high temperature and high humidity
3. 学会等名 IS-MPMI XVIII congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 下川 心平, 元村 一基, 津田 賢一, 竹田 篤史, 峯 彰
2. 発表標題 免疫活性化に伴って発現誘導される花粉発生に必要な long noncoding RNA
3. 学会等名 令和元年度日本植物病理学会関西支部会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 元村 一基, 荒江 星拓, 鈴木 悠也, 武内 秀憲, 鈴木 孝征, 市橋 泰範, 柴田 ありさ, 白須 賢, 竹田 篤史, 東山 哲也, 千葉 由佳子
2. 発表標題 A scaffold protein of deadenylase complex is important for dynamic change in gene expression during pollen development
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 峯 彰, 松本 歩, 竹田 篤史
2. 発表標題 高温・高湿度環境下における植物免疫応答の時系列トランスクリプトーム解析
3. 学会等名 令和2年度日本植物病理学会大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計2件

産業財産権の名称 異種タンパク質の大量生産が可能なナス科植物の変異体	発明者 竹田篤史、宮崎光洋	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、特願2022-548371	出願年 2022年	国内・外国の別 国内

産業財産権の名称 異種タンパク質の大量生産が可能なナス科植物の四重変異体	発明者 竹田篤史、渡邊瑞輝	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、特願2023-189645	出願年 2023年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔その他〕

-

6. 研究組織			
	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	海道 真典 (Kaido Masanori) (20314247)	摂南大学・農学部・准教授 (34428)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	松村 浩由 (Matsumura Hiroyoshi) (30324809)	立命館大学・生命科学部・教授 (34315)	
研究分担者	岩崎 信太郎 (Iwasaki Shintaro) (80611441)	国立研究開発法人理化学研究所・開拓研究本部・主任研究員 (82401)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関