

## 平成18年度科学研究費補助金（基盤研究（S））研究状況報告書

◆ 記入に当たっては、「平成18年度科学研究費補助金（基盤研究（S））研究状況報告書記入要領」を参照してください。

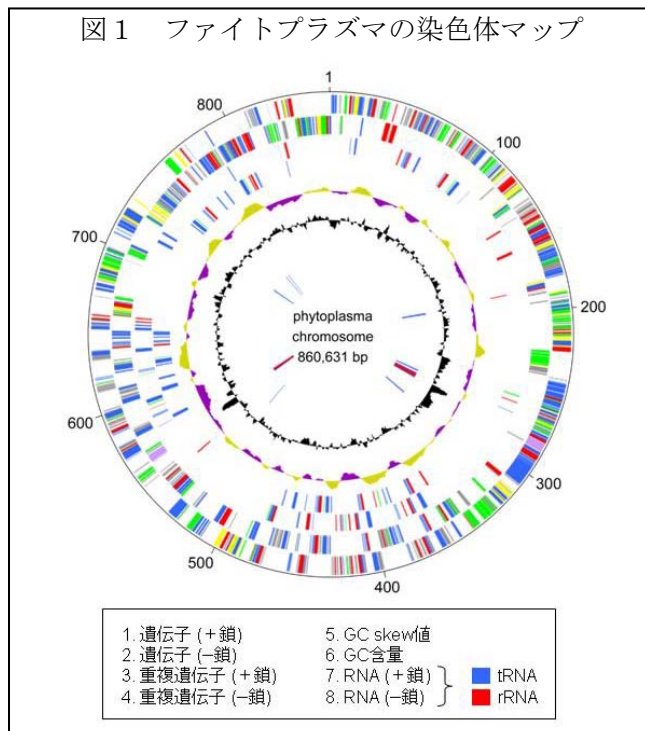
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |                       |                                                                           |                                                           |              |        |                      |        |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|---------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|--------------|--------|----------------------|--------|
| ローマ字                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |                       | NAMBA SHIGETOU                                                            |                                                           |              |        |                      |        |
| ①研究代表者氏名                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |                       | 難波 成任                                                                     |                                                           | ②所属研究機関・部局・職 |        | 東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授 |        |
| ③研究課題名                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 和文                    | 細胞内寄生植物病原細菌のポストゲノミクス                                                      |                                                           |              |        |                      |        |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 英文                    | Postgenomics of plant pathogenic microorganisms that live intracellularly |                                                           |              |        |                      |        |
| ④研究経費                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                       | 平成16年度                                                                    | 平成17年度                                                    | 平成18年度       | 平成19年度 | 平成20年度               | 総 合 計  |
| 18年度以降は内約額<br>金額単位：千円                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                       | 30,100                                                                    | 19,700                                                    | 11,300       | 10,500 | 10,200               | 81,800 |
| ⑤研究組織（研究代表者及び研究分担者） *平成18年3月31日現在                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |                       |                                                                           |                                                           |              |        |                      |        |
| 氏 名                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 所属研究機関・部局・職           | 現在の専門                                                                     | 役割分担（研究実施計画に対する分担事項）                                      |              |        |                      |        |
| 難波 成任                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授  | 植物病理学                                                                     | 総括；ファイトプラズマの全ゲノム解析を行い、そのデータを解読し、宿主感染因子を解明し、感染機作の分子機構を究明する |              |        |                      |        |
| 石川 幸男                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 東京大学・大学院農学生命科学研究科・助教授 | 応用昆虫学                                                                     | ファイトプラズマの昆虫宿主細胞内において特異的に発現する遺伝子プロファイルの解析                  |              |        |                      |        |
| ⑥当初の研究目的（交付申請書に記載した研究目的を簡潔に記入してください。）                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                       |                                                                           |                                                           |              |        |                      |        |
| <p>細胞内寄生性の植物病原細菌は、農業生産上甚大な被害を引き起こす昆虫媒介性の細菌の一群である。これらの細菌は動植物という異なる生物界の宿主に寄生する細胞壁を欠いたユニークなマルチホスト型微生物である。最近、これらの一種「ファイトプラズマ属細菌」が昆虫の卵のほか、植物種子を通じて次世代に伝染することや、昆虫非伝搬性変異株の作出・維持が可能であることが明らかになった。これらのことは、この微生物群の存続にはマルチホスト型である必要がないことを示唆している。ではなぜ自然界では例外なくマルチホスト型なのか？ これらのマルチホスト型微生物は、宿主を替える際に、その遺伝子発現プログラムをシフトさせ、それぞれの宿主に適応していると考えられている。本研究ではファイトプラズマのゲノムデータに基づき、そのポストゲノムを通じて、異なる防御機構を回避し、両宿主に侵入する能力を獲得した特異な微生物の病原性ならびに宿主決定の分子機構を解明するとともに、特殊環境に生きる細菌の巧みなライフスタイルの謎に迫る。本研究により、細胞内寄生植物病原細菌の感染における動植物宿主との相互作用の分子機構が明らかになり、耐病性導入戦略の構築が期待される。また、ファイトプラズマなどでは、感染植物に花器の葉化・緑化やてんぐ巣症状など特徴的な形態変化を引き起こすことから、植物の形態制御に関わる新たな育種素材が得られる事も期待される。</p> |                       |                                                                           |                                                           |              |        |                      |        |

⑦これまでの研究経過（研究の進捗状況について、必要に応じて図表等を用いながら、具体的に記入してください。）

・ファイトプラズマのゲノム解析

平成16年度は、ゲノム解読を中心に研究を進め、その結果ファイトプラズマの全ゲノム解読に世界で初めて成功した（図1）（Oshima *et al.*, *Nature Genetics*, 2004）。全構造解析の結果、ファイトプラズマゲノムは、DNA複製や転写、翻訳に必要な基本的遺伝子が認められた一方で、アミノ酸合成系、脂肪酸合成系、TCA回路、酸化的リン酸化に関与する遺伝子を欠いていた。これはマイコプラズマ同様、代謝に必要な物質の多くを宿主細胞に依存していることを示すものと思われる。しかし、ペントースリン酸回路やPTS、ATP合成酵素に関する遺伝子も欠いており、自律増殖する生物において、最少遺伝子を持つとされるマイコプラズマより代謝関連遺伝子が少なかった。これはファイトプラズマがマイコプラズマと異なり、細胞内寄生で栄養豊富な植物篩部に生息するため、退行的進化により遺伝子の多くを失ったのであろう。逆に、ファイトプラズマゲノムには、マイコプラズマには無い膜輸送系遺伝子が多数コードされていた。また、アミノ酸や糖、リンゴ酸などのほか、マンガンや亜鉛、マグネシウム、コバルトなど金属イオンの取り込みに関与する膜輸送系も数多くコードされ、植物の生育に必要なこれらの金属イオンが、ファイトプラズマの感染により宿主から収奪され、ファイトプラズマ病に特徴的な病徴のひとつである養分欠乏に似た症状を引き起こす一因になっている可能性が考えられた。

図1 ファイトプラズマの染色体マップ

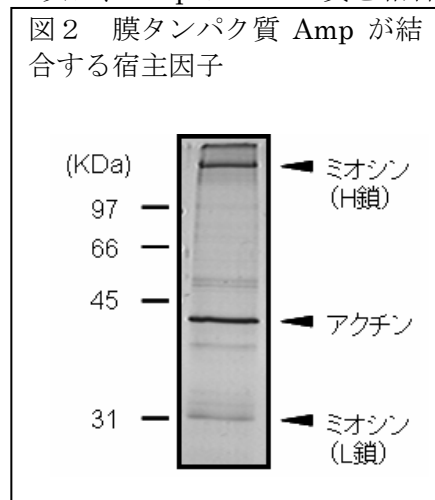


・昆虫宿主を決定する分子メカニズムの解析

ファイトプラズマと媒介昆虫の組み合わせは非常に特異性が高く、それぞれ特定のヨコバイにより伝搬されることが知られている。この宿主決定の分子機構を明らかにする目的で、まずファイトプラズマの昆虫体内における局在を組織・細胞レベルで解析した。ファイトプラズマの細胞膜上に豊富に存在することが知られているAmpタンパク質に対する抗体を用いて免疫組織化学的観察を行ったところ、腸管を包む筋組織において、ファイトプラズマと昆虫のアクチンとの局在が一致していた。

次に、Ampタンパク質を結合させたアフィニティーカラムを作成し、これを用いてAmpと相

図2 膜タンパク質 Amp が結合する宿主因子



互作用する昆虫宿主タンパク質を同定した。その結果Ampは、媒介昆虫の細胞骨格であるマイクロフィラメントを構成するアクチンやミオシンと複合体形成することが明らかとなった（図2）。これらの結果から、ファイトプラズマはAmpを介して媒介昆虫の中腸のマイクロフィラメントに対して接着していると考えられた。さらに、このAmp-マイクロフィラメント複合体形成について異なる昆虫を用いて解析を行ったところ、媒介能のある昆虫では複合体の形成が観察されたが、ファイトプラズマを媒介しない昆虫では複合体の形成が認められなかった。これらの結果は、Amp-マイクロフィラメント複合体形成がファイトプラズマの媒介昆虫決定に大きく関与することを示しており、この複合体形成は感染成立のための重要な機能を担っていると考えられた（Suzuki *et al.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2006）。

⑧特記事項 (これまでの研究において得られた、独創性・新規性を格段に発展させる結果あるいは可能性、新たな知見、学問的・学術的なインパクト等特記すべき事項があれば記入してください。)

### ・ファイトプラズマの全ゲノム解読

本研究により、700 種以上の植物に病気を引き起こす病原細菌「ファイトプラズマ」の全ゲノム解読に世界で初めて成功した(Oshima *et al.*, *Nature Genetics*, 2004)。これは動植物細胞内に感染する細菌としても初めてのゲノム解読である。

「生物として成り立つための最少の遺伝子セット」のモデルとされるマイコプラズマより更に重要な代謝系遺伝子を欠いており、究極的に退化を遂げた微生物であることが分かった。生物の「最少ゲノム」については、これまで数多くの研究があるが、ファイトプラズマゲノムはエネルギー合成系をも欠き、栄養豊富な環境に適応した、新しいタイプの「最少ゲノム」であった(図3)。生物は生活する環境によって想像以上に多様な遺伝子構成で生きてゆけることを示唆しており、植物病理学のみならず広い分野に影響を与える学術的価値のある結果であった。

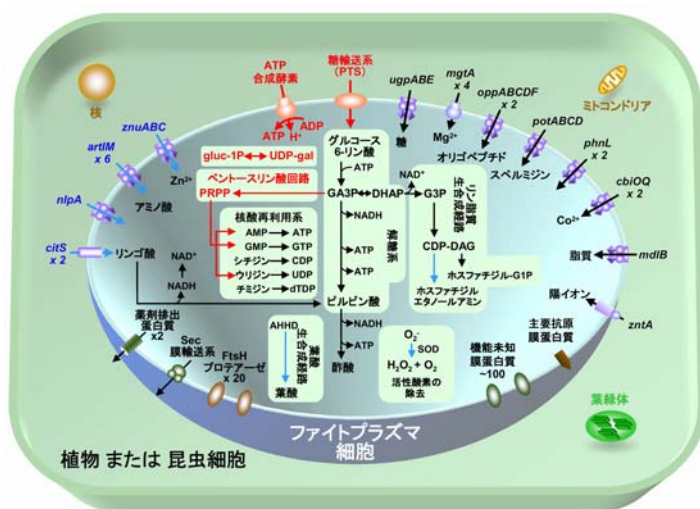
普通の細菌は、毒素遺伝子や病原性遺伝子を持っているが、ファイトプラズマには特徴的なものは見あたらない。これまでと全く異なる仕組みで特徴的な病気を植物に引き起こしていると考えられる。今回のゲノム解析により、ファイトプラズマ病を防除する道に新たな方法が確立される見込みがでてきた。

### ・ファイトプラズマの昆虫宿主決定機構の解明

ファイトプラズマは、同種のファイトプラズマでも系統ごとに特定のヨコバイによって媒介され、他のヨコバイにより媒介されることはない。このようにファイトプラズマも含め、多くの昆虫媒介性病原菌は特定の昆虫によって媒介されるが、その特異性を決めているメカニズムはこれまで不明であった。本研究により、ファイトプラズマの膜タンパク質 Amp が昆虫の細胞骨格タンパク質と結合できるかどうかによって、媒介能が決定されていることが明らかとなった。哺乳動物では病原菌の表面タンパク質と宿主細胞の細胞骨格との間に相互作用があることは知られていたが、「感染するかどうかを決定する重要なメカニズムであることを明らかにした」のはこれが初めてである(Suzuki *et al.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2006)。今回の成果をもとに、Amp と細胞骨格の結合を阻害する薬剤を見つけることによって、ファイトプラズマ病が昆虫により広がるのを抑えることが可能となる。

赤痢菌やサルモネラ菌などの病原菌は、哺乳類の細胞骨格と相互作用し、これを感染細胞内での

図3 ファイトプラズマの代謝系・膜輸送系の概要



→  
マイコプラズマは持つがファイトプラズマは持たない代謝経路

→  
ファイトプラズマは持つがマイコプラズマは持たない膜輸送系・代謝経路

運動性に利用していることが知られている。興味深いことに、動植物の双方に感染できるファイトプラズマは哺乳動物に感染する赤痢菌とは系統学的に離れている。また、両者の宿主範囲や菌体表面の構造は大きく異なる。しかし、どちらも宿主の細胞骨格を利用することによって感染するという共通のメカニズムを有していることが今回明らかになった。このことは、細胞骨格を利用した感染メカニズムが他の多くの病原菌でも広く認められる可能性を示唆している。この成果は、他の昆虫媒介性の病気対策にもヒントを与えるものであり、また、細菌が動植物に感染するしくみの解明につながることを期待される。

⑨研究成果の発表状況 (この研究費による成果の発表に限り、学術誌等に発表した論文 (掲載が確定しているものを含む。 ) の全著者名、論文名、学協会誌名、巻 (号)、最初と最後のページ、発表年 (西暦)、及び国際会議、学会等における発表状況について記入してください。なお、代表的な論文3件に○を、また研究代表者に下線を付してください。)

#### 原著論文

Kakizawa, S., Oshima, K., Jung, H.Y., Suzuki, S., Nishigawa, H., Arashida, R., Miyata, S., Ugaki, M., Kishino, H. & Namba, S. (2006). Positive selection acting on a surface membrane protein of plant-pathogenic bacteria, phytoplasma. *J. Bacteriol.* (in press).

○Suzuki, S., Oshima, K., Kakizawa, S., Arashida, R., Jung, H.Y., Yamaji, Y., Nishigawa, H., Ugaki, M. & Namba, S. (2006). Novel interaction between the membrane protein of an insect-transmissible pathogen and insect microfilament complex determines insect vector specificity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 4252-4257.

Fukuzawa M., Fu, X., Tatsuki, S. & Ishikawa, Y. (2006) cDNA cloning and in situ hybridization of  $\Delta 11$ -desaturase, a key enzyme of pheromone biosynthesis in *Ostrinia scapularis*. *J. Insect Physiol.* (in press).

Li, G. & Ishikawa, Y. (2006) Leaf epicuticular wax chemicals of the Japanese knotweed *Fallopia japonica* as oviposition stimulants for *Ostrinia latipennis*. *J. Chem. Ecol.* (in press).

Ohno, S., Ishikawa, Y., Tatsuki, S. & Hoshizaki, S. (2006) Variation in mitochondrial COII gene sequences among two species of Japanese knotweed-boring moths, *Ostrinia latipennis* and *O. ovalipennis* (Lepidoptera: Crambidae). *Bull. Entomol. Res.* (in press).

Nakano, R., Ishikawa, Y., Tatsuki, S., Surlykke, S., Skals, N. & Takanashi, T. (2006) Male ultrasound as courtship signal in the Asian corn borer moth, *Ostrinia furnacalis*. *Naturwissenschaften* (in press).

Takanashi, T., Huang, Y., Takahashi, R., Hoshizaki, S., Tatsuki, S. & Ishikawa, Y. (2005) Genetic analysis and population survey of sex pheromone variation in the adzuki bean borer moth, *Ostrinia scapularis*. *Biol. J. Linnean Soc.* 84, 143-160.

Kayukawa, T. & Ishikawa, Y. (2005) Detection of chill injuries in the pupae of the onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Appl. Entomol. Zool.* 40, 193-198.

Chen, B., Kayukawa, T., Jiang, H., Monteiro, A., Hoshizaki, S. & Ishikawa, Y. (2005) DaTrypsin, a novel clip-domain serine proteinase gene up-regulated during winter and summer diapause of the onion maggot, *Delia antiqua*. *Gene* 347, 115-123.

Tabata, J. & Ishikawa, Y. (2005) Genetic basis to divergence of sex pheromones in two closely related moths, *Ostrinia scapularis* and *O. zealis*. *J. Chem. Ecol.* 31, 1111-1124.

Li, G. & Ishikawa, Y. (2005) Oviposition deterrents from the egg masses of adzuki bean borer, *Ostrinia scapularis* and Asian corn borer, *O. furnacalis*. *Entomol. Exp. Appl.* 115, 401-407.

Fu, X., Fukuzawa, M., Tabata, J., Tatsuki, S. & Ishikawa, Y. (2005) Sex pheromone biosynthesis in *Ostrinia zaguliaevi*, a congener of the European corn borer moth *O. nubilalis*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 35, 621-626.

Sakamoto, H., Ishikawa, Y., Sasaki, T., Kikuyama, S., Tatsuki, S. & Hoshizaki, S. (2005) Transinfection reveals the crucial importance of *Wolbachia* genotypes in determining the type of reproductive alteration in the host. *Genet. Res.* 85, 205-210.

Tsukamoto, T., Ishikawa, Y. & Miyazawa, M. (2005) Larvicidal and adulticidal activity of alkylphthalide derivatives from rhizome of *Cnidium officinale* against *Drosophila melanogaster*. *J. Agric. Food. Chem.* 53, 5549-5553.

Kayukawa, T., Chen, B., Miyazaki, S., Itoyama, K., Shinoda, T. & Ishikawa, Y. (2005) Expression of mRNA for the t-complex polypeptide-1, a subunit of chaperonin CCT, is upregulated in association with increased cold hardiness in *Delia antiqua*. *Cell Stress Chaperones* 10, 204-210.

- ⑨研究成果の発表状況（続き）（この研究費による成果の発表に限り、学術誌等に発表した論文（掲載が確定しているものを含む。）の全著者名、論文名、学協会誌名、巻（号）、最初と最後のページ、発表年（西暦）、及び国際会議、学会等における発表状況について記入してください。なお、代表的な論文3件に○を、また研究代表者に下線を付してください。）

Munyiri, F.N. & Ishikawa, Y. (2005) Feeding glucose or sucrose, but not trehalose, suppresses the starvation-induced premature pupation in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*. *J. Insect Physiol.* 51, 1005-1012.

Munyiri, F.N. & Ishikawa, Y. (2005) Endocrine changes associated with the starvation-induced premature metamorphosis in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 144, 150-155.

Chen, B., Kayukawa, T., Monteiro, A. & Ishikawa, Y. (2005) The expression of HSP90 gene in response to winter and summer diapause and thermal-stress in the onion maggot, *Delia antiqua*. *Insect Mol. Biol.* 14, 697-702.

Miyazawa M., Yamafuji, C. & Ishikawa, Y. (2005) Volatile components of *Cirsium japonicum* DC. *J. Essent. Oil Res* 17, 12-16.

Fu, X., Tatsuki, S., Hoshizaki, S. & Ishikawa, Y. (2005) Study of the genetics of female sex pheromone production and male behavioral response in a moth, *Ostrinia orientalis*. *Entomol. Sci.* 8, 363-369.

Wei, W., Kakizawa, S., Jung, H.Y., Suzuki, S., Tanaka, M., Nishigawa, H., Miyata, S., Oshima, K., Ugaki, M., Hibi, T. & Namba, S. (2004). An antibody against the SecA membrane protein of one phytoplasma reacts with those of phylogenetically different phytoplasmas. *Phytopathology* 94, 683-686.

Wei, W., Kakizawa, S., Suzuki, S., Jung, H.Y., Nishigawa, H., Miyata, S., Oshima, K., Ugaki, M., Hibi, T. & Namba, S. (2004). *In planta* dynamic analysis of onion yellows phytoplasma using localized inoculation by insect transmission. *Phytopathology* 94, 244-250.

- Kakizawa, S., Oshima, K., Nishigawa, H., Jung, H.Y., Wei, W., Suzuki, S., Tanaka, M., Miyata, S., Ugaki, M. & Namba, S. (2004). Secretion of immunodominant membrane protein from onion yellows phytoplasma through the Sec protein-translocation system in *Escherichia coli*. *Microbiology-(UK)* 150, 135-142.

- Oshima, K., Kakizawa, S., Nishigawa, H., Jung, H.Y., Wei, W., Suzuki, S., Arashida, R., Nakata, D., Miyata, S., Ugaki, M. & Namba, S. (2004). Reductive evolution suggested from the complete genome sequence of a plant-pathogenic phytoplasma. *Nature Genet.* 36, 27-29.

Kageyama, D., Nishimura, G., Ohno, S., Takanashi, T., Hoshizaki, S. & Ishikawa, Y. (2004) Wolbachia infection and all-female trait in *Ostrinia orientalis* and *O. zaguliaevi* (Lepidoptera: Crambidae). *Entomol. Exp. Appl.* 111, 79-83.

Munyiri, F.N., Shintani, Y. & Ishikawa, Y. (2004) Evidence for the presence of a threshold weight for entering diapause in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*. *J. Insect Physiol.* 50, 295-301.

Miyazawa, M., Tsukamoto, T., Anzai, J. & Ishikawa, Y. (2004) Insecticidal effect of phthalides and furanocoumarins from *Angelica acutiloba* against *Drosophila melanogaster*. *J. Agric. Food. Chem.* 52, 4401-4405.

Li, G. & Ishikawa, Y. (2004) Oviposition deterrents in larval frass of four *Ostrinia* species fed on an artificial diet. *J. Chem. Ecol.* 30, 1445-1456.

Fukuzawa, M., Tatsuki, S. & Ishikawa, Y. (2004) Rearing of *Ostrinia palustralis* (Lepidoptera: Crambidae) with a switchover of two kinds of artificial diets. *Appl. Entomol. Zool.* 39, 363-366.

Fu, X., Tabata, J., Huang, Y., Takanashi, T., Ohno, S., Honda, H., Tatsuki, S. & Ishikawa, Y. (2004) Female sex pheromone of *Ostrinia orientalis* – throwing a light on the relationships between *O. orientalis* and the European corn borer *O. nubilalis*. *Chemoecology* 14, 175-180.

⑨研究成果の発表状況（続き）（この研究費による成果の発表に限り、学術誌等に発表した論文（掲載が確定しているものを含む。）の全著者名、論文名、学協会誌名、巻（号）、最初と最後のページ、発表年（西暦）、及び国際会議、学会等における発表状況について記入してください。なお、代表的な論文3件に○を、また研究代表者に下線を付してください。）

Miyazawa, M., Fujita, T., Yamafuji, C., Matsui, M., Kasahara, N., Takagi, Y. & Ishikawa, Y. (2004) Chemical composition of volatile oil from the roots of *Periploca sepium*. *J. Oleo Sci.* 53, 511-513.

Asano, W., Munyiri, F.N., Shintani, Y. & Ishikawa, Y. (2004) Interactive effects of photoperiod and temperature on diapause induction and termination in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*. *Physiol. Entomol.* 29, 458-463.

Munyiri, F.N. & Ishikawa, Y. (2004) Endocrine changes associated with metamorphosis and diapause induction in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*. *J. Insect Physiol.* 50, 1075-1081.

#### 総説等

Namba, S., Oshima, K. & Gibb, K. (2005). Phytoplasma Genomics. in *Mycoplasmas: Molecular Biology, Pathogenicity and Strategies for Control* (ed. Alain Blanchard and Glenn Browning, Horizon Bioscience), 1-20.

Oshima, K. & Namba, S. (2005). Metabolic pathways encoded in the small genomes of bacterial parasites. *Recent Res. Devel. Bioener.* 3, 45-61.

大島研郎, 難波成任 (2004). 植物病原細菌ファイトプラズマの全ゲノム解読の意義 — 退行的進化を遂げた微生物の生存戦略 蛋白質・核酸・酵素 49, 649-653.

大島研郎, 難波成任 (2004). 怠け者の小さな植物病原微生物 — 生物はどこまで遺伝情報を減らすことが出来るのか? 化学と生物 42, 154-160.

#### 国際学会発表

Namba, S. : Phytoplasma Genomics. (2nd Meeting of the Asian Organization for Mycoplasmaology, Guilin City, China, 2005 年 10 月 22-24 日)

Oshima, K., Kakizawa, S., Suzuki, S., Arashida, R. & Namba, S. : Reductive evolution of phytoplasma revealed by the complete genome sequence. (1st Meeting of the Asian Organization for Mycoplasmaology, National Institute of Infectious Diseases, Japan, 2004 年 9 月 30-2 日)

Wei, W., Arashida, R., Suzuki, S., Oshima, K. & Namba, S. : An antibody against the SecA membrane protein of one phytoplasma reacts with those of phylogenetically different phytoplasmas. (1st Meeting of the Asian Organization for Mycoplasmaology, National Institute of Infectious Diseases, Japan, 2004 年 9 月 30-2 日)

Oshima, K., Suzuki, S., Wei, W. & Namba, S. : Reductive evolution of metabolic pathways suggested from the complete genome sequence of plant-pathogenic phytoplasma. (15th International Congress of the International Organization for Mycoplasmaology, ジョージア大学, 2004 年 7 月 12-16 日)

Arashida, R., Oshima, K., Suzuki, S. & Namba, S. : The complete genome sequence of phytoplasma, a cell-wall-less plant pathogenic bacterium. (15th International Congress of the International Organization for Mycoplasmaology, ジョージア大学, 2004 年 7 月 12-16 日)

Wei, W., Oshima, K. & Namba, S. : Dynamic analysis of phytoplasma in the host plant using a localized inoculation technique. (15th International Congress of the International Organization for Mycoplasmaology, ジョージア大学, 2004 年 7 月 12-16 日)

他、国内学会発表 8 件