

## 植物における RNA 顆粒

濱田 隆宏, 渡邊 雄一郎

東京大学大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系  
〒153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1

RNA granules in plants

Keywords: RNA granules,

Takahiro Hamada, Yuichiro Watanabe

Department of Life Sciences, Graduate School of Arts and Sciences, The  
University of Tokyo  
3-8-1 Komaba, Meguro-Ku, Tokyo 153-8902  
DOI: 10.24480/bsj-review.8b7.00117

真核細胞には核やオルガネラなどの多くの膜で区切られた構造が存在する。それらの構造は細胞質とは明確に区別され、電子顕微鏡観察において明瞭な構造として認識できる。一方、細胞質には不明瞭な構造も多く存在する。RNA 顆粒 (RNA granules) は、そのような構造物の代表格であると言える。

RNA 顆粒について生物の教科書ではほとんど記述がなく、一般には馴染みのない構造である。厳密な定義は研究者によって異なるが、RNA 顆粒とは「RNA とタンパク質を含む生体膜で覆われていない細胞質顆粒」といえる。その大きさは小さな顆粒で直径 100 nm 程度、大きな顆粒だと直径数  $\mu\text{m}$  まで巨大化することもあり、多くのオルガネラよりも大きな構造になり得る。この RNA 顆粒は、RNA 代謝の場として働き、mRNA の輸送や翻訳抑制、分解などに関わる構造であると言われている。例えば、近年、植物の発生において microRNA の重要性が示されているが、microRNA 依存的な mRNA 分解も AGO タンパク質を構成因子とした RNA 顆粒で起きていると考えられる。

本レビューでは、転写から分解までに至る mRNA の基本的な制御メカニズムを概説した後、RNA 顆粒に関するトピックを紹介する。

### 1. 概説 : mRNA 制御メカニズム

DNA には親から子へ引き継がれる遺伝情報が書き記されている。それらの遺伝情報

が発生段階や周辺環境の変化に応じて機能するためには、必要な DNA 領域から mRNA が転写され、機能を持ったタンパク質へと翻訳されることが必要である（セントラルドグマ、図 1）。

現在、セントラルドグマを支える遺伝子発現制御メカニズムは詳細に解析され、多くの知見が得られている。例えば、DNA からの mRNA 転写開始は、DNA 上に記された転写開始点に転写因子と呼ばれるタンパク質群が結合することで

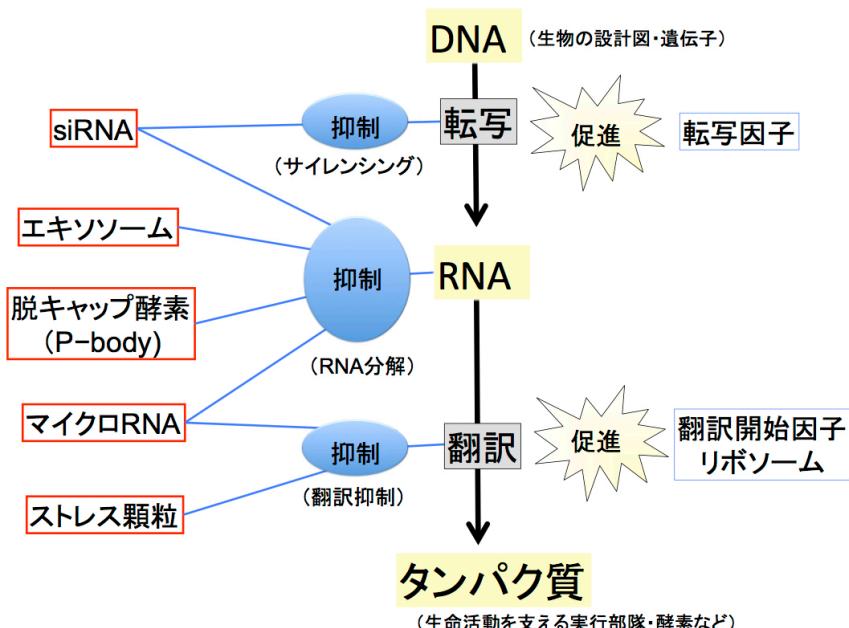


図1 生物には遺伝子発現のアクセル(促進)とブレーキ(抑制)の両方が必要である

促進されている（熊倉 & 栗原 2017）。さらに転写された mRNA はスプライシングされ、不要なイントロン領域が取り除かれ、同時に核外、すなわち細胞質へと輸送されていく（大谷 2017）。細胞質に辿り着いた mRNA はリボソームへと運ばれ、タンパク質に翻訳される。

一方、負の遺伝子発現制御（ネガティブレギュレーション）も存在し、転写抑制、mRNA の選択的分解、タンパク質の翻訳抑制などにより、遺伝子の発現の on-off が適切に調節されている（図 1）。転写レベルでは、DNA メチル化やヘテロクロマチンなども関わり、発生・分化状態や環境変化に応じた転写抑制が引き起こされることも知られてきた。

転写された mRNA の 5'末端にはキャップ構造が、3'末端にはポリアデニル鎖が (polyA 化) 付加される。これらの構造は翻訳開始に重要な構造であると共に、mRNA 自身の安定性にも寄与している。mRNA レベルのネガティブレギュレーションとしては、CCR4-NOT 複合体による 3'末端の脱アデニル化（鈴木ら 2017）や Decapping 複合体による 5'末端のキャップ構造分解が重要であることが知られている。一般的には 3'末端の脱アデニル化が引き起こされた後に、5'末端のキャップ構造分解が起こると考えられている。また新たなネガティブレギュレーションメカニズムとして、microRNA による

ターゲット RNA の分解や翻訳抑制制御も明らかとなっている。さらに翻訳レベル・タンパク質レベルでは、翻訳開始因子のリン酸化や結合タンパク質などを介した翻訳抑制、またユビキチンープロテアソーム系によるタンパク質分解経路なども明らかとなっている。

## 2. RNA 顆粒の分類と役割

真核生物における代表的な RNA 顆粒として P-body (processing body)、ストレス顆粒 (stress granules)、神経細胞顆粒 (neuronal granules)、生殖細胞顆粒 (germ cell granules) などが知られている (Anderson & Kedersha 2006)。植物においては、これまでに P-body やストレス顆粒に加え、microRNA や siRNA などの small RNA を含む顆粒などが存在することが知られている (図 2)。それぞれの RNA 顆粒には主要構成因子が存在するが、その一方、共通して存在する構成因子も多数あると考えられている。

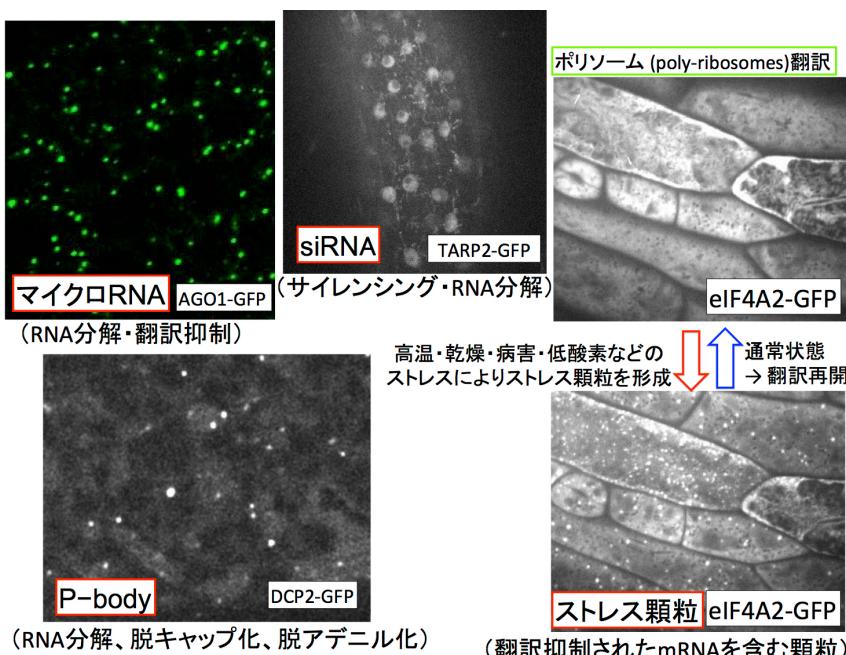


図2 遺伝子発現抑制に関わる植物RNA顆粒

P-body は RNA の分解 (5'末端のキャップ構造分解と 3'末端の脱アデニル化) に関する RNA 顆粒であり、その構成因子として脱キップ酵素である DCP2 とその相互作用因子である DCP1, 5'末端エキソヌクレアーゼ XRN1 に加え、脱アデニル化酵素である CCR4-NOT 複合体などが含まれている (Iwasaki et al. 2007, 鈴木ら 2017)。*dcp1* 変異体はホモ接合体では胚性致死の表現型を示すことから、初期の発生段階での役割が示唆される (Iwasaki et al. 2007; Motomura et al. 2012)。

ストレス顆粒は、細胞が生死に関わるような強いストレスを受けた際に形成される

RNA 顆粒である。これまでに、動物細胞や酵母では、高温、ヒ素、ウイルス感染、UV 照射、栄養飢餓などにより、ストレス顆粒が誘導されることが知られている (Kedersha et al. 2013)。植物では、高温、低酸素、高塩濃度、メチルジャスモン酸などの刺激によりストレス顆粒が誘導される (Weber et al. 2008, Pomeranz et al. 2010, Sorenson & Bailey-Serres 2014, Yan et al. 2014, Gutierrez-Beltran et al. 2015)。ストレス顆粒の主な構成因子としては、mRNA に加え、翻訳開始因子群 (eIFs)、ポリ A 結合タンパク質群、40S リボソーム小サブユニットなどが知られている。これらの構成因子は、非ストレス条件下では翻訳マシンナリーとして細胞質に分散するように観察されるが、ストレス条件下では顆粒を形成する (図 2)。

microRNA は Argonaute タンパク質 (AGO) と RISC (RNA-induced silencing complex) を形成し、相補的な配列を持つ RNA の分解を引き起こす。植物の発生・組織分化過程では個々の細胞が動けないため、細胞の位置情報に基づいて細胞の分化状態が決定されている。この細胞の位置情報、すなわち細胞分化の境界を明確に区別するのが、いくつかの植物 microRNA の代表的な役割と言える。microRNA とその分解ターゲットである転写因子 mRNA は異なる細胞で発現し、隣接する細胞へ移動する。microRNA と転写因子 mRNA と出会うと、その細胞では転写因子が発現できず、そこが組織分化の境界となる。例えば、miR165/miR166 は HD-ZIPIII 転写因子ファミリーを制御し、葉の表裏の境界決定や根の分化境界決定に関わっている (Mallory et al. 2004a, Kidner & Martienssen, 2004, Carlsbecker et al. 2010, Miyashima et al. 2011, Sakaguchi & Watanabe, 2012)。また miR164 は NAC 転写因子ファミリーを制御し、茎頂分裂組織境界の決定、側根形成、葉の鋸歯形成などに関わっている (Laufs et al. 2004, Mallory et al. 2004b, Guo et al. 2005, Nikovics et al. 2006)。先に紹介した *dcp1* 変異体では、いくつかの miRNA の蓄積が減少していることが見いだされているが (Motomura et al. 2012)、その減少する miRNA 種に miR165/166 および miR164 がふくまれている。DCP1/P-body がこうした境界決定の過程に関与し、初期発生の進行に寄与しているのかもしれない。

一方、siRNA も AGO タンパク質、RDR6、SGS3 と共に siRNA body を形成している (Kumakura et al. 2009, Jouannet et al. 2012)。siRNA はウイルス RNA などの外来 RNA を分解ターゲットとし、ウイルス感染を防御する役割を持っている (Ruiz-Ferrer & Voinnet 2009)。siRNA も細胞間を移動するため、ある葉でウイルス感染が起り siRNA が合成されると、その siRNA は植物体全体へ広がることが知られている。この siRNA の合成には、ターゲット RNA を鋳型として 2 本鎖 RNA を形成する RNA 依存的 RNA ポリメラーゼ (RDR) が働く。なおポリ A を欠いた植物自身の mRNA が異常に蓄積した場合、

それらの mRNA からも siRNA が生成され, siRNA の RNA 抑制メカニズムが諸刃の剣として植物の生育を阻害することが知られている (Cao et al. 2014; Martínez de Alba et al. 2015; Zhang et al. 2015, 岩川 2017)。また siRNA は RNA 指向性 DNA メチル化 (RNA directed DNA Methylation, RdDM) というメカニズムにより核内 DNA メチル化を誘導し, トランスポゾンの抑制や遺伝子の転写調節に働くことも知られている (Matzke et al. 2015)。

### 3. RNA 顆粒ダイナミクス

動物における多くの先行研究から様々な RNA 顆粒の形成メカニズムが明らかとなっている。ストレス顆粒の形成に関しては、翻訳開始因子である eIF2 $\alpha$  のリン酸化やストレス顆粒誘導タンパク質 TIA-1 の発現が重要であることが知られていた (Kedersha et al. 1999)。近年では多くの RNA 顆粒局在タンパク質が、特定の立体構造は持たないが、IDR (intrinsically disordered regions)配列や LC (low complexity) 配列と呼ばれる特定のアミノ酸残基による繰り返し配列を持ち、タンパク質—タンパク質間相互作用に働くことが明らかとされている。これらの配列を持つタンパク質は溶液中でアミロイド様纖維を形成してゲル状に凝集するため、RNA 顆粒の基礎となる可能性が示唆されている (Kato et al. 2012, Han et al. 2012)。この相転換現象 (LLPS : liquid- liquid phase separation) は細胞内でも起こるとされ、ストレス顆粒や P-body, 生殖細胞顆粒などの RNA 顆粒のみならず、核小体、カハールボディなど核内 RNA 構造体にも共通するメカニズムであると考えられている (Banani et al. 2017)。植物においては TIA-1 ホモログであるとされる UBP1 が同定され、ストレス顆粒への局在が確認されている (Sorenson & Bailey-Serres 2014)。しかしながら、その詳細な分子メカニズムやその他の RNA 顆粒誘導因子についてはほとんど知見がない。

植物においても、RNA 顆粒形成メカニズムの基本原理は共通する点が多いと考えられるが、その一方で植物独特な発生や環境応答メカニズムにおける RNA 顆粒の働きや、その構成因子は植物独特である可能性も高い。例えば、植物の mRNA や microRNA は細胞間を移動することで、細胞間コミュニケーションの基盤となり、発生・組織分化を支えている。また植物全体でも篩管を通じた microRNA, siRNA, mRNA などの輸送が確認されている (Molnar et al. 2010, 野田口 2017)。これら RNA の細胞間移行は、細胞間で細胞質を繋ぐ植物特有の構造であるプラズモデスマータを介して行われていると考えられている。しかしながら、そのメカニズムに関しては不明な点が多く残されている。一方、動物では microRNA がエキソサイトーシス/エンドサイトーシスによって分

泌小胞であるエキソソームに依存して輸送されることが知られており (Mittelbrunn & Sanchez-Madrid 2012) , 植物においても microRNA, siRNA, mRNA などがプラズモデスマータのみならず, エキソソーム依存的に輸送される可能性も考えられる。現在, 植物細胞内では, RNA 顆粒が長距離輸送される場合はアクチン纖維依存的に行われ, 細胞表層では微小管上に係留されることが知られている (Hamada et al. 2012, Steffens et al. 2014)。細胞間の RNA 輸送に関しては, 詳細な RNA 顆粒イメージングを基盤とした研究により, 更なる知見が得られることが期待される。

また環境応答においても, 独特な制御が存在する可能性がある。興味深いことに通常生育条件である 22°Cで生育させたシロイヌナズナでは, P-body の構成因子である decapping 酵素の活性中心である DCP2 の大半が細胞質に存在していた。細胞質に拡散していた DCP2 が, 高温条件におかれると DCP1 で標識した P-body に集積することが確認され, 高温条件特異的に P-body における decapping 活性が高まっている可能性が示唆されている (Motomura et al. 2015)。RNA 顆粒は, 生体膜で覆われておらず, 細胞質に存在する RNA-タンパク質の顆粒である。そのため異なる RNA 顆粒が隣接して接触するだけで, RNA の受け渡しができる可能性がある。例えば, 同じ高温条件で誘導されるストレス顆粒は, P-body に隣接して局在することが知られており, ストレス顆粒内で翻訳抑制された RNA は, 状況に応じて, RNA 分解に送られている可能性が考えられる。このような RNA 顆粒間での RNA のやり取りなどは動物でも不明な点が多く, 今後の課題である。

#### 4. 今後の展開

植物において「RNA 顆粒研究」と銘打った研究はこれまで少なく, 黎明期であると言える。しかしながら RNA 顆粒研究の基礎となった古典的な実験の多くは, 実は植物で行われてきた。例えば, ストレス顆粒は「環境変化に対応するためにハウスキーピング遺伝子の翻訳を抑制し, 新たな環境に適応するためのタンパク質を発現させる」役割を担っているとされているが, この実験はトマト培養細胞で行われている (Nover et al. 1989)。彼らは 25°Cと 40°Cのトマト培養細胞の全タンパク質プロファイル及び, 生化学的に精製したストレス顆粒画分 (Heat shock granules) から抽出した mRNA を用いて *in vitro* 翻訳させたタンパク質プロファイルを比較解析し, 結論を得ている。

動物の神経細胞顆粒 (neuronal granules), 生殖細胞顆粒 (germ cell granules) などは翻訳抑制された状態で細胞内を運ばれ, そのあと適切な場所・タイミングで翻訳が開始されることが知られている。このような mRNA の輸送は 1930 年代に行われた巨大単細

胞藻類であるカサノリ（1細胞で最大 10 cm）を用いた実験で発見されており、基部にある核から傘が形成される上部まで情報伝達物質（mRNA）が送られることが示唆されていた(Haemmerling 1963)。現在、モデル植物として使われるシロイヌナズナを含む陸上植物では、発生制御に関わるような翻訳抑制顆粒の存在自体は見つかっていないが、類似したメカニズムが存在する可能性は高いと思われる。

RNA 顆粒は、植物の発生や組織分化、環境応答などを支える RNA 代謝の基盤であり、果たしている役割は大きい。今後、「RNA 顆粒」という構造に注目した研究が本格化することで、さらなる植物科学研究の発展と深化が期待される。

## 5. 謝辞

本研究は JSPS 科研費 JP16H01229, JP15H04628 の助成を受けたものです。

## 6. 引用文献

- Banani, S.F., Lee, H.O. & Hyman, A.A. 2017. Biomolecular condensates: organizers of cellular biochemistry. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 18, 285–298.
- Cao, M., Du, P., Wang, X., Yu, Y.-Q., Qiu, Y.-H., Li, W., Gal-On, A., Zhou, C., Li, Y. & Ding, S.W. 2014. Virus infection triggers widespread silencing of host genes by a distinct class of endogenous siRNAs in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 14613–8.
- Carlsbecker, A., Lee, J. Y., Roberts, C.J., Dettmer, J., Lehesranta, S., Zhou, J., Lindgren, O., Moreno-Risueno, M. a, Vatén, A., Thitamadee, S., Campilho, A., Sebastian, J., Bowman, J.L., Helariutta, Y. & Benfey, P.N. 2010. Cell signalling by microRNA165/6 directs gene dose-dependent root cell fate. *Nature* 465, 316–321.
- Guo, H. S., Xie, Q., Fei, J.-F. & Chua, N.-H., 2005. MicroRNA Directs mRNA Cleavage of the Transcription Factor NAC1 to Downregulate Auxin Signals for *Arabidopsis* Lateral Root Development. *Plant Cell* 17, 1376–1386.

- Gutierrez-Beltran, E., Moschou, P.N., Smertenko, A.P. & Bozhkov, P. V, 2015. Tudor staphylococcal nuclease links formation of stress granules and processing bodies with mRNA catabolism in Arabidopsis. *Plant Cell* 27, 926–943.
- Hamada, T., Tominaga, M., Fukaya, T., Nakamura, M., Nakano, A., Watanabe, Y., Hashimoto, T. & Baskin, T.I. 2012. RNA processing bodies, peroxisomes, Golgi bodies, mitochondria, and endoplasmic reticulum tubule junctions frequently pause at cortical microtubules. *Plant Cell Physiol.* 53, 699–708.
- Han, T.W., Kato, M., Xie, S., Wu, L.C., Mirzaei, H., Pei, J., Chen, M., Xie, Y., Allen, J., Xiao, G. & McKnight, S.L. 2012. Cell-free formation of RNA granules: Bound RNAs identify features and components of cellular assemblies. *Cell* 149, 768–779.
- Iwasaki, S., Iwasaki, S., Takeda, A., Motose H., & Watanabe, Y. 2007. Characterization of Arabidopsis decapping proteins AtDCP1 and AtDCP2, which are essential for post-embryonic development. *FEBS Letters* 581, 2455-2459.
- Jouannet, V., Moreno, A.B., Elmayan, T., Vaucheret, H., Crespi, M.D. & Maizel, A. 2012. Cytoplasmic Arabidopsis AGO7 accumulates in membrane-associated siRNA bodies and is required for ta-siRNA biogenesis. *EMBO J.* 31, 1704–1713.
- Kato, M., Han, T.W., Xie, S., Shi, K., Du, X., Wu, L.C., Mirzaei, H., Goldsmith, E.J., Longgood, J., Pei, J., Grishin, N. V., Frantz, D.E., Schneider, J.W., Chen, S., Li, L., Sawaya, M.R., Eisenberg, D., Tycko, R. & McKnight, S.L. 2012. Cell-free formation of RNA granules: Low complexity sequence domains form dynamic fibers within hydrogels. *Cell* 149, 753–767.
- Kedersha, N., Ivanov, P. & Anderson, P. 2013. Stress granules and cell signaling: More than just a passing phase? *Trends Biochem. Sci.* doi:10.1016/j.tibs.2013.07.004
- Kedersha, N.L., Gupta, M., Li, W., Miller, I. & Anderson, P. 1999. RNA-binding proteins TIA-1 and TIAR link the phosphorylation of eIF-2 $\alpha$  to the assembly of mammalian stress granules. *J. Cell Biol.* 147, 1431–1441.

- Kidner, C. & Martienssen, R. 2004. Spatially restricted microRNA directs leaf polarity through ARGONAUTE1. *Nature* 428, 81–84.
- Kumakura, N., Takeda, A., Fujioka, Y., Motose, H., Takano, R. & Watanabe, Y. 2009. SGS3 and RDR6 interact and colocalize in cytoplasmic SGS3/RDR6-bodies. *FEBS Lett.* 583, 1261–1266.
- Laufs, P., Peaucelle, A., Morin, H. & Traas, J. 2004. MicroRNA regulation of the CUC genes is required for boundary size control in *Arabidopsis* meristems. *Development* 131, 4311–4322.
- Mallory, A.C., Dugas, D. V., Bartel, D.P. & Bartel, B. 2004. MicroRNA regulation of NAC-domain targets is required for proper formation and separation of adjacent embryonic, vegetative, and floral organs. *Curr. Biol.* 14, 1035–1046.
- Mallory, A.C., Reinhart, B.J., Jones-Rhoades, M.W., Tang, G., Zamore, P.D., Barton, M.K. & Bartel, D.P. 2004. MicroRNA control of *PHABULOSA* in leaf development: importance of pairing to the microRNA 5' region. *The EMBO journal* 23, 3356–3364.
- Martínez de Alba, A.E., Moreno, A.B., Gabriel, M., Mallory, A.C., Christ, A., Bounon, R., Balzergue, S., Aubourg, S., Gautheret, D., Crespi, M.D., Vaucheret, H. & Maizel, A. 2015. In plants, decapping prevents RDR6-dependent production of small interfering RNAs from endogenous mRNAs. *Nucleic Acids Res.* 43, 2902–2913.
- Matzke, M., Kanno, T. & Matzke, A. J. M. 2015. RNA-Directed DNA Methylation: The Evolution of a Complex Epigenetic Pathway in Flowering Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66, 243–267.
- Mittelbrunn, M. & Sánchez-Madrid, F. 2012. Intercellular communication: diverse structures for exchange of genetic information. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 13, 328–335.

- Miyashima, S., Koi, S., Hashimoto, T. & Nakajima, K., 2011. Non-cell-autonomous microRNA165 acts in a dose-dependent manner to regulate multiple differentiation status in the *Arabidopsis* root. *Development* 138, 2303–2313.
- Molnar, A., Melnyk, C.W., Bassett, A., Hardcastle, T.J., Dunn, R. & Baulcombe, D.C. 2010. Small silencing RNAs in plants are mobile and direct epigenetic modification in recipient cells. *Science* 328, 872–875.
- Motomura, K., Le, Q.T.N., Kamakura, N., Fukaya, T., Takeda, A. & Watanabe, Y., 2012 . Decapping proteins are involved in the accumulation of miRNA in *Arabidopsis thaliana*. *RNA Biology* 9, 644-652.
- Motomura, K., Le, Q.T.N., Hamada, T., Kutsuna, N., Mano, S., Nishimura, M. & Watanabe, Y. 2015. Diffuse decapping enzyme DCP2 accumulates in DCP1 foci under heat stress in *arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 56, 107–115.
- Nikovics, K., Blein, T., Peaucelle, A., Ishida, T., Morin, H., Aida, M. & Laufs, P. 2006. The balance between the MIR164A and CUC2 genes controls leaf margin serration in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 18, 2929–2945.
- Nover, L., Scharf, K.D. & Neumann, D. 1989. Cytoplasmic heat shock granules are formed from precursor particles and are associated with a specific set of mRNAs. *Mol. Cell. Biol.* 9, 1298–308.
- Pomeranz, M.C., Hah, C., Lin, P.-C., Kang, S.G., Finer, J.J., Blackshear, P.J. & Jang, J. C. 2010. The *Arabidopsis* tandem zinc finger protein AtTZF1 traffics between the nucleus and cytoplasmic foci and binds both DNA and RNA. *Plant Physiol.* 152, 151–165.
- Ruiz-Ferrer, V. & Voinnet, O. 2009. Roles of plant small RNAs in biotic stress responses. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60, 485–510.
- Sakaguchi, J. & Watanabe, Y. 2012. miR165/166 and the development of land plants. *Develop. Growth Differ.* 54, 93-99.

- Sorenson, R. & Bailey-Serres, J. 2014. Selective mRNA sequestration by OLIGOURIDYLATE-BINDING PROTEIN 1 contributes to translational control during hypoxia in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 2373–2378.
- Steffens, A., Jaegle, B., Tresch, A., Hülskamp, M. & Jakoby, M. 2014. Processing-body movement in Arabidopsis depends on an interaction between myosins and DECAPPING PROTEIN1. *Plant Physiol.* 164, 1879–92.
- Weber, C., Nover, L. & Fauth, M. 2008. Plant stress granules and mRNA processing bodies are distinct from heat stress granules. *Plant J.* 56, 517–530.
- Yan, C., Yan, Z., Wang, Y., Yan, X. & Han, Y. 2014. Tudor-SN, a component of stress granules, regulates growth under salt stress by modulating GA20ox3 mRNA levels in Arabidopsis. *J. Exp. Bot.* 65, 5933–5944.
- Zhang, X., Zhu, Y., Liu, X., Hong, X., Xu, Y., Zhu, P., Shen, Y., Wu, H., Ji, Y., Wen, X., Zhang, C., Zhao, Q., Wang, Y., Lu, J. & Guo, H. 2015. Suppression of endogenous gene silencing by bidirectional cytoplasmic RNA decay in Arabidopsis. *Science* 348, 120–123.
- 岩川弘宙 2017. 植物のRNAサイレンシング機構が自己のmRNAを攻撃しないメカニズム *BSJ-review* 8, 58-70.
- 大谷美沙都 2017. pre-mRNAスプライシングが制御する植物の発生・環境応答・器官再生 *BSJ-review* 8, 81-99.
- 熊倉直祐 & 栗原志夫 2017. RNAサイレンシングと植物ウイルス *BSJ-review* 8, 48-57.
- 鈴木悠也, 荒江星拓 & 千葉由佳子 2017. mRNAのポリA鎖を介した転写後制御 *BSJ-review* 8, 111-121.
- 野田口理孝 2017. 植物の全身を長距離移行する RNA *BSJ-review* 8, 122-130.