

令和 2 年 6 月 23 日現在

機関番号：15101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07718

研究課題名(和文)病害抵抗性品種の開発を志向したイネの防御関連二次代謝における多様性の解明

研究課題名(英文)Studies on natural variation in defensive secondary metabolites for breeding of disease resistant cultivars

研究代表者

石原 亨 (ISHIHARA, Atsushi)

鳥取大学・農学部・教授

研究者番号：80281103

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：イネは、病原菌の感染を防ぐために抗菌性化合物ファイトアレキシンを蓄積する。本研究では、ファイトアレキシン生産の種内変異(ナチュラルバリエーション)を明らかにした。様々な品種のイネを調べたところ、サクラネチンを蓄積する品種と前駆物質のナリンゲニンを蓄積する品種があった。この違いをもたらす遺伝子は、生合成遺伝子NOMTであった。サクラネチンは糸状菌に強い抗菌活性を示すが、ナリンゲニンは細菌に強い活性を示す。抗菌活性の違いがケモタイプの進化をもたらしたのかもしれない。もう一つのファイトアレキシン、オリザレキシンAにも種内変異があり、その原因遺伝子が生合成遺伝子のKSL10であることもわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物は外敵に対する防御のため、さまざまな化学物質を蓄積します。例えば、病原菌が感染するとファイトアレキシンと呼ばれる抗菌性物質を蓄積します。イネは20種におよぶファイトアレキシンを蓄積するのですが、品種によってファイトアレキシンの種類や蓄積量が大きく異なることがわかりました。この結果を利用すれば、交配育種などの方法でファイトアレキシンの組成を操作することができ、特定の病原菌に強い品種を作り出せると考えられます。また、異なるファイトアレキシンを蓄積する系統を同時に栽培することで病気の広がりを抑えることができる可能性が生まれました。

研究成果の概要(英文)：Rice plant accumulate phytoalexins for preventing of pathogen infection. We investigated the natural variation in the accumulation of the flavonoid phytoalexin sakuranetin in rice. Among the cultivars from various regions in the world, there were sakuranetin accumulating and naringenin accumulating cultivars. Naringenin is the immediate precursor of sakuranetin. The causal gene for this difference was the sakuranetin biosynthetic gene NOMT. Sakuranetin showed strong antifungal activity, while naringenin showed strong antibacterial activity. This difference in antimicrobial activity may be the driving force for the development of different chemotypes. We also found the natural variation in the accumulation of the diterpenoid phytoalexin oryzalexin A. The causal gene of the different chemotypes was again the biosynthetic gene KSL10.

研究分野：天然物化学

キーワード：イネ ファイトアレキシン 種内多様性 ケモタイプ サクラネチン オリザレキシン 二次代謝

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

イネは、世界の人口の約半数を支える穀物である。しかし、その生産は多くの病害の影響を受け、特に発展途上国での被害は甚大である。そのため、病害に抵抗性を有する品種の開発は常に重要な課題である。植物は、病原菌が感染すると抗菌性二次代謝産物、ファイトアレキシンを蓄積する。近年、誘導性二次代謝産物は、植物の抵抗性の発現において重要な因子であることが証明され始めた。申請者も、生合成阻害剤によってイネの誘導性代謝産物の一つ、セロトニンの蓄積を抑制すると植物が感染によって大きなダメージを受けることを見出した。このような背景から、誘導性二次代謝を利用し、植物の抵抗性を増大させることが現実的に想定されるようになった。そのための基盤となるのが、種内の様々な系統における二次代謝産物の蓄積量の違い(多様性)の把握とその原因の同定、そして個々の代謝産物の役割の解明である。代謝産物の蓄積量に系統による違いあり、その原因が判明していれば、抵抗性と強く関連する化合物を高濃度に蓄積する形質を別の系統に導入し、抵抗性品種を作出することが可能になると考える。

イネには、フラボノイド型ファイトアレキシンのサクラネチンや、10種類以上のジテルペン型ファイトアレキシンが存在する。さらに申請者は、セロトニンや桂皮酸アミド類も病原菌感染によって誘導されることを見出した。これらの誘導性代謝産物は、それぞれ異なる役割を果たしている。例えば、セロトニンはごま葉枯れ病菌の感染を抑制するのには重要であるが、いもち病菌には前駆物質のトリプタミンを蓄積する方がより効果的であることが変異体の解析などから明らかになった。イネは、抗菌スペクトルが異なる多数の物質を蓄積し、病害から身を守っていると考えられる。誘導性代謝産物の病害抵抗性における役割を明確にし、蓄積量を適切に制御すれば、それぞれの病害に、より適合した抵抗性品種を育成することが可能となる。

また、申請者は、イネの誘導性二次代謝産物の中で、サクラネチンの蓄積を世界の様々な品種で調べた。図1は、個々の品種におけるサクラネチンとその前駆物質ナリングゲニンの蓄積量をプロットしたものである。イネには、サクラネチンを蓄積する系統に加えナリングゲニンを蓄積する系統があることが分かった。この違いと、ジャポニカ、インディカといった亜種の違いは関係しないが、ナリングゲニンを蓄積する品種は南アジアに偏って存在することも見出した。サクラネチンはナリングゲニンより、いもち病菌に対する抗菌活性が強く、その防御に重要な役割を果たす。一方、南アジアでは、いもち病とは別のこの地域で重要な病害に対抗するため、ナリングゲニンを蓄積する性質が選抜されたものと推定された。さらに、サクラネチンを蓄積する品種日本晴とナリングゲニンを蓄積する品種カサラスを解析し、ナリングゲニンをサクラネチンに変換する酵素をコードする遺伝子の発現量の違いが代謝物に違いをもたらすことも突き止めた。蓄積量に目を向けると、日本晴を遙かにしのぐ量の化合物を蓄積する系統も存在していた。このように、サクラネチンとナリングゲニンという限られた化合物に対してではあるが、イネの誘導性二次代謝には大きな多様性があることを示すとともに、その原因も特定することができた。種内の多様性は、育種の源泉である。他の誘導性代謝産物についても多様性を明らかにすることが、抵抗性品種育成の基礎となる。

二次代謝の種内多様性は、世界的にも注目を集めつつある。シロイヌナズナでは、カラシ油配糖体の種類や量と昆虫による食害との関連が示された。トウモロコシでもベンゾキサジノン類の蓄積とアブラムシや甲虫に対する抵抗性との関係が明らかにされている。これらの研究は二次代謝の生体防御における重要性を示すとともに、育種での応用に大きな期待を抱かせる。イネでも、二次代謝についての大規模な解析が行われたが、病害抵抗性に関わる誘導性代謝産物を対象とした研究はなく、本研究は、今まさに取り組むべき重要な課題である。

2. 研究の目的

これまでの研究成果は、イネの誘導性二次代謝全体にも大きな変異が存在することを示唆している。そこで、本研究では、誘導性二次代謝の種内での多様性を把握した上で、その多様性をもたらす原因を究明する。さらに、個々の代謝産物が病原菌との相互作用においてどのような意味をもつのかを明らかにし、抵抗性品種開発への端緒とする。具体的には以下の実験を実施する。

多様な系統を用いて誘導性代謝産物の蓄積量を調べる。大きな種内変異があることが分かったサクラネチンも含め、代謝産物の病害抵抗性における役割を解明する。蓄積量が異なる系統の地理的分布も役割の解明の手がかりとする。代謝産物に多様性をもたらす原因遺伝子を特定する。特定した原因遺伝子を導入して代謝産物を高濃度に蓄積させた組換え植物をモデルとして、病害抵抗性を調べ、二次代謝を利用した抵抗性付与の有効性を確認する。

3. 研究の方法

(1) 植物材料

農業生物資源ゾーンバンクの世界のイネコアコレクション(WRC)、国立遺伝学研究所の野生イネ(*Oryza rufipogon*)保存系統を実験に使用した。

(2) 誘導性二次代謝産物の分析

フラボノイド型ファイトアレキシンであるサクラネチン、およびナリンゲニン、ジテルペン型ファイトアレキシンであるオリザレキシン A をの標品を用いて、LC-MS/MS によるマルチプルリアクションモニタリングの条件を最適化した。オリザレキシン A は、イネの紫外線で処理した葉から抽出・調製した。

(3) ジャスモン酸 (JA) 処理と抽出物の分析

二次代謝産物の誘導には JA を用いる。一定時間、JA 溶液に葉を浮かべた後、メタノールで抽出する。HPLC と LC-MS/MS のマルチプルリアクションモニタリングにより分析し、品種ごとの誘導性代謝産物の組成の違いを明らかにする。

(4) 抗菌活性の測定

ごま葉枯病菌 (*Bipolaris oryzae*) やいもち病菌 (*Pyricularia oryzae*) などの糸状菌と、白葉枯病菌 (*Xanthomonas oryzae*) などの細菌に対する抗菌活性を調べた。糸状菌の場合には孢子発芽阻害と菌糸の伸長阻害を、細菌の場合には培地中での増殖阻害を指標に活性を評価した。

(5) QTL 解析による原因遺伝子の推定

日本晴とカサラスから作出された組換え自殖系統群 (RILs) や染色体断片置換系統群 (CSSLs) を用いて、誘導性代謝産物の蓄積量を測定して量的遺伝子座 (QTL) 解析を行い、代謝物の蓄積量に変異をもたらす染色体領域を特定した。さらに、ゲノム情報を利用して NOMT および LSL10 がファイトアレキシンの組成に影響をもたらす原因遺伝子であると推定した。これらの遺伝子について、リアルタイム PCR 法により遺伝子の発現量を調べた。また、大腸菌を用いて組換えタンパク質を調製する。逆転写反応により候補遺伝子の完全長 cDNA 配列を取得し、種々の発現ベクターに組み込む。大腸菌発現系から得られた組換えタンパク質を用いて、酵素活性の測定を行った。

4. 研究成果

(1) イネにおけるフラボノイド型ファイトアレキシン、サクラネチンの蓄積に関する種内多様性

日本晴はサクラネチンを高濃度に蓄積するが、カサラスはサクラネチンをあまり蓄積しないことがわかった。サクラネチンはナリンゲニンから naringenin-7-O-methyltransferase (NOMT) によって生合成される。本研究では、イネの様々な品種を対象にサクラネチンの蓄積量に関する多様性を明らかにした上で、その原因を追求した。

農業生物資源ジーンバンクから分譲された世界のイネ・コアコレクションを植物材料に用いた。播種後 14 日目の幼苗から得た第 3 葉の切片を 1 mM のジャスモン酸 (JA) 溶液に浮かべ、JA 処理とした。一定時間後、80%メタノールで抽出し、サクラネチンとナリンゲニンを LC-MS/MS で定量した。一方、葉を緩衝液中で磨砕して調製した粗酵素を用いて、S-アデノシルメチオニンとナリンゲニンを反応させ、NOMT 活性を測定した。NOMT 転写産物の蓄積量は、定量的 RT-PCR により測定した。日本晴およびカサラス由来の NOMT 遺伝子を大腸菌に発現させ、組換え NOMT を調製し、NOMT 活性を測定した。

世界のイネ・コアコレクション 69 品種の第 3 葉を JA で処理し、サクラネチンの蓄積量を測定した。サクラネチンを多く蓄積する品種、ナリンゲニンを多く蓄積する品種、どちらも蓄積しない品種が存在した。サクラネチンを多く蓄積する品種では、NOMT 活性が高く、NOMT 遺伝子の発現量も大きいことがわかった。一方、ナリンゲニンを多く蓄積する品種では、NOMT 活性はほとんど検出されず、NOMT 遺伝子の発現量も低レベルであった。続いて、NOMT 遺伝子を大腸菌で発現させ、組換え NOMT タンパク質を調製し、酵素活性を測定した。カサラス由来の NOMT は日本晴由来の NOMT と比較して k_{cat} が約 10 分の 1 であった。これらの結果から、NOMT 遺伝子の発現量と NOMT の酵素活性の両方がサクラネチンの蓄積に関する種内多様性に関わっていると推定された。

サクラネチンをあまり蓄積しないカサラスにおいて、NOMT 遺伝子の酵素機能の低下をもたらすアミノ酸変異を同定した。カサラス型 NOMT では、日本晴型 NOMT の 132 番目の Pro が Thr に変異しており、その結果、 k_{cat} が大きく低下するとともに S-アデノシルメチオニンに対する K_m が増大することがわかった。

さらに世界のイネコアコレクションと *O. rufipogon* の複数の系統を用いて NOMT 遺伝子のイントロンの塩基配列を決定し、系統樹を作成した。その結果、サクラネチンを蓄積しない形質を示す、イネから得られた NOMT 遺伝子は 2 つのクラスターを形成した。この結果から、イネの栽培化以降、サクラネチンを蓄積しない形質は少なくとも 2 度進化したことが示唆された。

ナリンゲニンとサクラネチンの様々な病原菌に対する抗菌活性を比較した。その結果、ナリンゲニンは、白葉病菌や籾枯細菌病菌に対して、サクラネチンより強い抗菌活性を示した。一方でサクラネチンは、いもち病菌や馬鹿苗病菌などについて、ナリンゲニンより強い活性を示した。したがって、サクラネチンの蓄積を欠損し、ナリンゲニンを蓄積する形質は、イネの細菌病に対する適応である可能性が示唆された。実際熱帯アジアでは、白葉枯病菌がイネのもっとも深刻な病害である。図1にサクラネチン非蓄積系統の進化を模式的に表す。

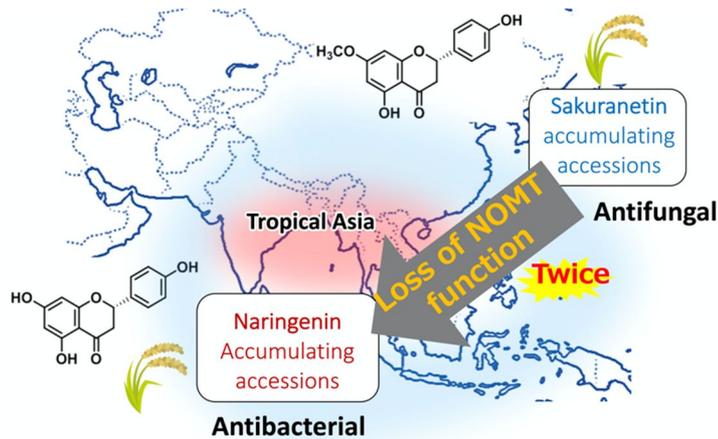


図1 サクラネチン非蓄積系統の進化

(2) イネにおけるジテルペノイド型ファイトアレキシンの蓄積に関するナチュラルバリエーション

世界のイネ・コアコレクションを用いた分析から、サクラネチン、モミラクトン類およびオリザレキシン類の蓄積に種内多様性が存在することを見出された。そこで、テルペノイド型ファイトアレキシンの一つであるオリザレキシン A に着目し、オリザレキシン A を蓄積する品種と蓄積しない品種が存在する原因を明らかにすることを目的とした。

オリザレキシン A を蓄積する日本晴と蓄積しないカサラス、これらの品種から作出された染色体断片置換系統と戻し交雑自殖系統、農業生物資源ジーンバンクから分譲された世界のイネ・コアコレクションを用いて実験を行った。ファイトアレキシンの蓄積を誘導するために、それぞれの系統を播種後 14 日間生育させた後、第三葉に 10 分間紫外線を照射した。さらに 72 時間インキュベートした後、80%メタノールで抽出し、オリザレキシン A を LC-MS/MS を用いて定量した。また、紫外線照射 24 時間後にオリザレキシン生合成遺伝子の転写産物蓄積量を定量的 RT-PCR により測定した。

染色体断片置換系統、および戻し交雑自殖系統を使用したマッピングの結果、12 番染色体長腕上にオリザレキシン A の蓄積量に大きな影響を及ぼす領域が見出された。この領域には *ent-sandaracopimara-8(14), 15-diene synthase* をコードする *KSL10* が座上していた。*KSL10* は、オリザレキシン類の生合成に関与する酵素遺伝子である。そこで、日本晴とカサラスの幼苗に紫外線照射し *KSL10* の発現量を調べた。日本晴では、紫外線照射による *KSL10* 転写産物の顕著な増加が見られたが、カサラスでは転写産物の蓄積は検出されなかった。続いて、世界のイネ・コアコレクションを用いて紫外線を照射した葉におけるオリザレキシン A と *KSL10* 転写産物の蓄積量を調べた。オリザレキシン A を蓄積する系統では *KSL10* 転写産物の蓄積が認められたのに対し、オリザレキシン A を蓄積しない系統では *KSL10* 転写産物は検出できなかった。以上の結果から、*KSL10* の発現の有無がオリザレキシン A の蓄積を決定していることが明らかになった(図2)。

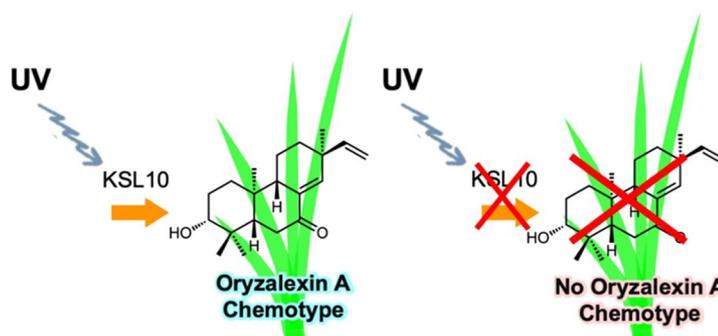


図2 オリザレキシン A の欠損は *KSL10* の発現低下の結果である

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Koichi Murata, Takashige Kitano, Riko Yoshimoto, Ryo Takata, Naoki Ube, Kotomi Ueno, Makoto Ueno, Yukinori Yabuta, Masayoshi Teraishi, Cynthia K. Holland, Georg Jander, Yutaka Okumoto, Naoki Mori, Atsushi Ishihara	4. 巻 101
2. 論文標題 Natural variation in the expression and catalytic activity of a naringenin 7-O-methyltransferase influences antifungal defenses in diverse rice cultivars.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1103-1117
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14577	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 該当する
1. 著者名 Keisuke Kariya, Koichi Murata, Yu Kokubo, Naoki Ube, Kotomi Ueno, Yukinori Yabuta, Masayoshi Teraishi, Yutaka Okumoto, Naoki Mori, Atsushi Ishihara	4. 巻 166
2. 論文標題 Variation of diterpenoid phytoalexin oryzalexin A production in cultivated and wild rice.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Phytochemistry	6. 最初と最後の頁 Article 112057
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.phytochem.2019.112057	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 Morimoto Noriko, Ueno Kotomi, Teraishi Masayoshi, Okumoto Yutaka, Mori Naoki, Ishihara Atsushi	4. 巻 82
2. 論文標題 Induced phenylamide accumulation in response to pathogen infection and hormone treatment in rice (<i>Oryza sativa</i>)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 407-416
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1080/09168451.2018.1429889	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 Atsushi Ishihara, Rie Kumeda, Noriko Hayashi, Yukari Yagi, Nanase Sakaguchi, Yu Kokubo, Naoki Ube, Shin-ichi Tebayashi, Kotomi Ueno	4. 巻 81
2. 論文標題 Induced accumulation of tyramine, serotonin, and related amines in response to <i>Bipolaris sorokiniana</i> infection in barley.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 1090-1098
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2017.1290520	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 Ube Naoki, Nishizaka Miho, Ichiyonagi Tsuyoshi, Ueno Kotomi, Taketa Shin, Ishihara Atsushi	4. 巻 141
2. 論文標題 Evolutionary changes in defensive specialized metabolism in the genus <i>Hordeum</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Phytochemistry	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2017.05.004	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 Yu Kokubo, Miho Nishizaka, Naoki Ube, Yukinori Yabuta, Shin-ichi Tebayashi, Kotomi Ueno, Shin Taketa, Atsushi Ishihara	4. 巻 81
2. 論文標題 Distribution of the tryptophan-pathway-derived defensive secondary metabolites gramine and benzoxazinones in Poaceae.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 431-440
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2016.1256758	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16件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 假谷佳祐、宇部尚樹、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネにおけるテルペノイド型ファイトアレキシン生産の種内多様性
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 村田晃一、宇部尚樹、寺石政義、上野誠、上野琴巳、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネのインディカ亜種に特異的に蓄積するファイトアンティシピン
3. 学会等名 日本農薬学会第45回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 村田晃一、高田諒、宇部尚樹、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネにおけるフラボノイド型ファイトアレキシン、サクラネチンの蓄積に関する種内多様性
3. 学会等名 植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 假谷佳祐、宇部尚樹、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 におけるテルペノイド型ファイトアレキシン生産の種内多様性
3. 学会等名 イネ植物化学調節学会第54回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Koichi Murata, Ryo Takata, Naoki Ube, Kotomi Ueno, Masayoshi Teraishi, Yutaka Okumoto, Naoki Mori, Atsushi Ishihara
2. 発表標題 Natural variation in the expression and catalytic activity of a naringenin 7-O-methyltransferase influence antifungal defenses in diverse rice cultivars
3. 学会等名 International Symposium on Agricultural, Food, Environmental and Life Sciences in Asia, 2019 (The 16th International Joint Symposium between Korea and Japan) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 村田晃一、高田諒、宇部尚樹、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネにおけるフラボノイド型ファイトアレキシン、サクラネチンの蓄積に関するナチュラルバリエーション
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 假谷佳祐、村田晃一、宇部尚樹、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネにおけるテルペノイド型ファイトアレキシン、オリザレキシンAの蓄積に関するナチュラルバリエーション
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 村田晃一、高田諒、宇部尚樹、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネにおけるフラボノイド型ファイトアレキシン、サクラネチンの蓄積に関する種内変異
3. 学会等名 日本農薬学会第44回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 假谷佳祐、村田晃一、宇部尚樹、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネにおけるテルペノイド型ファイトアレキシン、オリザレキシンAの蓄積に関する種内変異
3. 学会等名 日本農薬学会第44回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小久保悠、村田晃一、假谷佳祐、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネのファイトアレキシン生産における種内多様性
3. 学会等名 日本農芸化学会2018年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石原亨
2. 発表標題 イネ科植物における防御関連二次代謝の進化
3. 学会等名 植物微生物研究会第28回研究交流会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takashige Kitano, Noriko Morimoto, Riko Yoshimoto, Sayaka Nishiguchi, Koichi Murata, Kotomi Ueno, Makoto Ueno, Yukinori Yabuta, Masayoshi Teraishi, Georg Jander, Yutaka Okumoto, Atsushi Ishihara
2. 発表標題 Natural variation of phytoalexin sakuranetin production in rice cultivars.
3. 学会等名 The joint meeting of the 33rd Annual meeting of International Society of Chemical Ecology and the 9th meeting of the Asia Pacific Association of Chemical Ecology. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 森本紀子、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネにおける植物ホルモン処理によるフェニルアミド類の誘導
3. 学会等名 日本農芸化学会関西・中四国・西日本支部2017年度合同大阪大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 森本紀子、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 イネ科植物におけるジャスモン酸処理によるフェニルアミドの誘導
3. 学会等名 日本農芸化学会中四国支部第47回講演会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 森本紀子、上野琴巳、寺石政義、奥本裕、森直樹、石原亨
2. 発表標題 病原菌感染や植物ホルモン処理がイネにおけるフェニルアミド類の蓄積に及ぼす影響
3. 学会等名 日本農芸化学会2017年度大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 石原亨
2. 発表標題 イネ科植物における二次代謝多様性の進化
3. 学会等名 日本農芸化学会2017年度大会（招待講演）
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔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	寺石 政義 (TERAISHI Masayoshi) (80378819)	京都大学・農学研究科・講師 (14301)	