

令和 4 年 6 月 17 日現在

機関番号：14603

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2021

課題番号：18K14398

研究課題名(和文) イネにおけるコール酸応答の包括的理解と分子機構の解明研究

研究課題名(英文) Comprehensive analysis of molecular mechanism of cholic acid induced stress responses of rice

研究代表者

清水 崇史 (Shimizu, Takafumi)

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教

研究者番号：40636172

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：本研究ではイネのコール酸(CA)応答的あるいは器官特異的なファイトアレキシン(phys)生産について、64品種のイネを用いた比較解析を行い、イネのphys生産に関する品種間多型を明らかにしたとともに、イネのphys生産機構を研究するための有用品種を複数単離した。また本研究で得たCA非感受性イネ品種を用いた解析から、イネのCA応答はジャスモン産(JA)応答と部分的に重複していることも明らかにした。以上の成果は国内外の学会やワークショップで報告した。また、本研究から派生した関連研究としてシロイヌナズナの新規JA-Ile生合成酵素の機能解明研究も行い、本成果はPlant Journal誌に掲載された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

イネのコール酸応答はイネに耐病性を付与することが知られており、また、イネのphysには植物病原菌に対する抗菌性だけでなく抗ガン活性などの薬理効果が報告されているものも存在する。本研究により得られたイネのphys生産に関する品種間多型の知見は、分子育種学的手法によるイネの耐病性向上や、コメへの機能性成分の蓄積などを目標とした応用研究を展開していく上での基盤情報となると期待される。また、派生研究として行った新規JA-Ile生合成酵素に関する研究の成果からは、植物の花成やストレス応答等における新規なJA類の機能発現制御機構の存在が示唆され、植物科学分野における学術的意義の高い知見が得られた。

研究成果の概要(英文)：In this study, we performed a comparative analysis of rice CA-responsive or organ-specific phytoalexin production among 64 rice cultivars and revealed polymorphisms related to rice phytoalexin production.

We found several useful varieties for studying rice phytoalexin production. Using the CA-insensitive rice varieties obtained by this study, we revealed that the CA response of rice partially overlapped with the JA response. These results were reported at domestic and international academic societies and workshops.

In addition, as a related study derived from this study, we also elucidated the function of a novel JA-Ile biosynthetic enzyme gene in Arabidopsis thaliana, and the content of this study was published in The Plant Journal.

研究分野：農芸化学

キーワード：イネ 二次代謝 ストレス応答 コール酸 ジャスモン酸

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

植物は病原菌の感染を認識すると、ファイトアレキシン(以下 phys と略記)と総称される抗菌性二次代謝物の生産など様々な病害抵抗性反応を誘導する。イネではモミラクトン類、ファイトカサン類を始めとする 16 種類の環状ジテルペン型化合物と、フラボノイド化合物であるサクラネチンが主要な phys として知られている。これらは病原菌感染以外にもキチンオリゴ糖や塩化銅、紫外線、植物ホルモンであるジャスモン酸類(JA)やサイトカイニン(CK)などによっても生産誘導される。モミラクトン類とファイトカサン類はほとんどの刺激に対して同調的に蓄積するが、これは各生合成酵素遺伝子の同調的発現により制御されており、それを制御する DPF や TGAP1 などの転写因子も同定されている。

一方で、イネは動物の産生する胆汁酸の一種であるコール酸(CA)に応答し、細胞死やグルカナーゼ活性の上昇、phys 生産誘導などの病害抵抗性反応を示すことが知られる(参考文献 1)。この際にはモミラクトン類はほとんど蓄積せず、ファイトカサン類が極めて優先的かつ多量に蓄積することが報告されていた。このことは、これまで他の多くの研究で明らかにされてきたモミラクトン類、ファイトカサン類の同調的な生産制御とは異なる、ファイトカサン類特異的な未知の生産誘導システムが CA によって誘導されていることを示唆している。

また、本研究課題提案のための予備実験として、研究材料としてよく用いられる日本晴やインディカイネなど複数種の栽培イネ系統に対し、CA 処理と、JA の一種であるジャスモン酸メチル(MeJA)処理を行い、蓄積する代謝物を HPLC により網羅的に比較したところ、日本晴など複数種のイネで、MeJA では誘導されず CA 特異的に蓄積する代謝物が検出された一方で、それが見られないイネ系統も存在していた。このことから、イネには JA 応答と異なる CA 特異的な代謝制御が存在すること、その CA 特異的応答にはイネ品種間で差が存在することが考えられた。

シロイヌナズナでは胆汁酸の一種であるデオキシコール酸処理により、JA 及びサリチル酸の蓄積が誘導されるとともに、種々の抵抗性に関わる転写因子の発現誘導が起こり、病害抵抗性が付与されることが示されている(参考文献 2)。このことから、少なくとも高等植物において胆汁酸に対する応答は広く保存されていた重要な反応であると考えられる。しかし、胆汁酸処理から JA 等に至るまでの分子メカニズムや、イネで観察されているような JA 応答だけでは説明できない CA 特異的な応答機構については全く未解明である。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、イネの CA 処理によって引き起こされる応答を代謝物、ホルモン応答、遺伝子発現のレベルで網羅的に明らかにするとともに、phys 生産誘導において CA と部分的に作用が重複している JA 応答との比較を行うことで、イネの CA 特異的応答機構を明らかにすることである。当初は CA 処理によるモミラクトン類とファイトカサン類の生産性の違いを指標とした研究展開を主な内容として計画していたが、研究遂行過程で CA 処理は既報と異なりモミラクトン類もファイトカサン類のいずれも強く誘導することが明らかとなったため、イネ品種間での CA 応答性の比較によるイネの CA 応答機構解明を主な研究目的として設定した。

### 3. 研究の方法

#### (1) CA 処理実験法の確立と、「日本晴」における CA 処理時の phys 生産誘導の検討

イネの CA 誘導性 phys 生産についての解析を行うに先立ち、CA 処理方についての検討を行った。具体的にはイネ成葉から調製したリーフディスクを CA 溶液に浮かべる方法、無菌ポット内の寒天培地上で栽培した芽生えに対するスプレー噴霧や地際部への CA 溶液の滴下などの方法で 10~2000  $\mu\text{M}$  の濃度で CA 処理を行い、phys 蓄積量及び phys 生合成遺伝子の発現解析を行うことで、CA 応答性の phys 生産誘導について検討するために有効な栽培条件、処理方法、CA 濃度の検討を行った。

#### (2) イネの CA 応答時及び器官特異的な phys 生産の品種間比較

(1) の検討で確立した実験方法を用い、農研機構から入手した「世界のイネコアコレクション」の内、研究室内で良好に栽培することができた 64 品種について CA 処理実験を実施し、phys 生産誘導についての比較を行った。また同時に、同 64 品種のモミにおける phys 蓄積量も分析し、CA 誘導的な phys 生産との比較を行った。

#### (3) CA 非感受性イネ品種を用いた CA 及び JA 応答性の比較解析

(2) において、モミでの phys 蓄積が認められる一方、CA 誘導的には phys を生産しない品種「R50」が得られた。そこで「日本晴」と「R50」の CA 応答性及び JA 応答性の比較を行うことで、イネの CA 応答機構について追究することとした。

無菌的にポット栽培した第 3 葉展開中の「日本晴」と「R50」芽生えに対し、CA 処理及び JA 処理を行い、処理後 3 日における第 3 葉の長さを測定することによる生育比較、LC-MS/MS による phys 生産量の定量、及び qRT-PCR による phys 生合成関連遺伝子の発現解析を行った。また、phys 分析に用いたものと同じサンプルを用いた RNA-seq によるトランスクリプトーム解析を实

施し、各処理間及び品種間のトランスクリプトーム比較を行った。

#### 4. 研究成果

##### (1) CA 処理実験法の確立と、「日本晴」における CA 処理時の phys 生産誘動の検討

CA 処理実験について、「日本晴」を材料にポットで土壌栽培した成葉を用いたリーフディスクを CA 溶液に浮かべる方法、無菌的に水寒天あるいは 1/2MS 寒天培地上で栽培したイネに対し CA 溶液をスプレー処理する方法や CA 溶液を培地上に滴下する方法について実験を行い、各サンプルの phys 蓄積量及び phys 性合成酵素遺伝子の発現解析を調べた。その結果、1/2MS 培地を用いて栽培したイネに対し 2000  $\mu$ M の CA 溶液を培地上に滴下処理し、処理後 3 日以内に phys 分析を行う方法が、最も phys 蓄積量が多く、かつ mock 処理（滅菌水）区での phys 蓄積が認められない条件であった。以上の結果から、以降の実験ではこの方法を用いた CA 及び処理実験を行うこととした。

また、本実験検討中、いずれの条件においても CA 処理により、モミラクトン類及びファイトカサン類両方のジテルペン型 phys の蓄積が認められた。本研究では「日本晴」を、既報(参考文献 1)では「あきたこまち」を使用していたことから、「あきたこまち」も用いた検討も行ったが、「日本晴」と同様、モミラクトン類、ファイトカサン類の両方が CA 処理により生産誘導された。このことから、背景で述べたこれまでの報告とは異なり CA 処理はイネのモミラクトン類及びファイトカサン類両方を誘導する効果があることが示された。

##### (2) イネの CA 応答時及び器官特異的な phys 生産の品種間比較

イネの CA 応答性 phys 生産についての品種間多型を明らかにするために、「世界のイネコアコレクション」を中心としたイネ 64 品種について (1) の方法で CA 処理を行った。また、イネが器官特異的に phys を蓄積することが知られているモミの分析も同時に行うことで、各品種の CA 応答性について評価した (図 1)。分析の結果、品種ごとに phys 蓄積量に大きなばらつきが認められたが、たとえば温帯ジャポニカイネ類は比較的ファイトカサン類に比べモミラクトン類の蓄積割合が多いこと、逆に aus やインディカイネ類は比較的ファイトカサン類の蓄積比率が高い傾向などが見出された。また、各個別の品種に着目した場合、R50 はモミでは多品種と遜色ないレベルで phys 蓄積が認められるのに対し CA 応答的な phys 蓄積が認められないことや、逆に R16 は CA 誘動時に比べモミでの phys 蓄積が低いこと、R20 はいずれの組織においても phys 蓄積が認められないことなどが明らかとなった。以上本研究によりイネ各品種の CA 応答的、あるいはモミ特異的な phys 生産傾向を明らかにすることができ、品種ごとの phys 蓄積傾向は CA 処理区と、籾とでは異なっていることから、両者は異なる機構により制御されていることが示唆された。以上の結果は 2018 年開催の国際ワークショップ及び第 61 回日本植物生理学会年会にて報告した。

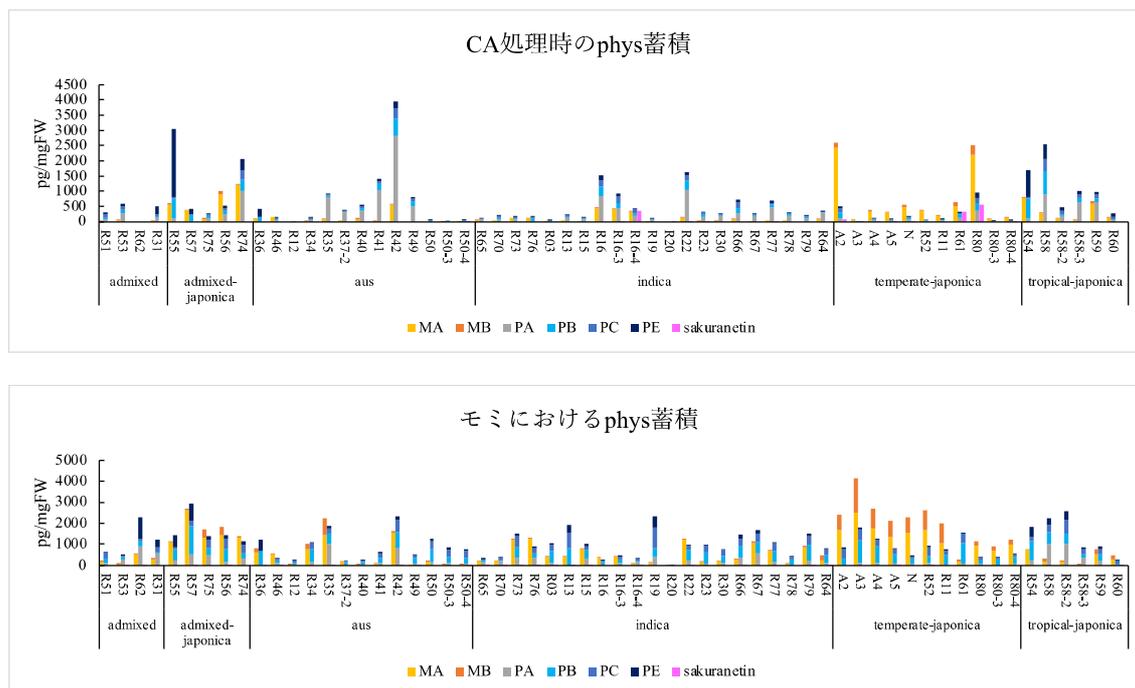


図 1 : 各イネ品種における phys 蓄積量の定量結果

上段は CA 処理時、下段はモミにおける phys 蓄積量を示す(データは各 n = 1)。横軸の N は「日本晴」、A は「あきたこまち」、Rxx の番号でイネの品種を表し(表 1 参照)、複数回検討を行った品種については R16-1, R16-2...のように番号を付した。また、横軸はイネの亜種ごとに品種を分類しまとめた。MA: モミラクトン A, MB: モミラクトン B, PA: ファイトカサン A, PB: ファイトカサン B, PC: ファイトカサン C, PE: ファイトカサン E,

### (3) CA非感受性イネ品種を用いたCA及びJA応答性の比較解析

(2)の結果、CA応答的なphys蓄積の認められないR50はイネのCA応答性を検討する上での良い実験材料になることが考えられた。そこで「日本晴」と「R50」の比較解析を実施した。両品種のJA処理時及びCA処理時のphys蓄積について分析した結果、R50ではJA処理に対するphys生産誘導も認められないことがわかった。一方で、JAやCAをイネに処理することで成長抑制が観察されるが、この成長抑制効果についてはJA、CAいずれの処理時にも「日本晴」と「R50」とで同等に認められた。以上の結果から、イネのCA応答時のphys生産誘導機構はJA応答と部分的に共通しており、この共通部分について日本晴とR50との間に差異があることが示唆された。イネのCA及びJA応答を更に網羅的に比較するとともに、日本晴とR50の各処理への応答性の違いを追究するためRNA-seq解析を実施した。phys蓄積が顕著である各処理後3日でのRNA-seq解析を実施した結果、phys生合成関連遺伝子群を含む日本晴のCA誘導性遺伝子の内8割以上がJA誘導性遺伝子に内包されることが示された。また、日本晴とR50とで共通のCA応答遺伝子はほとんど存在していなかった。以上の結果、イネはCAに反応してJAシグナルを部分的に活性化し、phys生産誘導を制御していることが示唆された。また日本晴とR50のCA応答性には大きな違いがあることも示唆された。

### (4) シロイヌナズナにおける新規活性型JA生合成酵素の探索と機能解明

(3)までの研究で、イネのCA応答はJA応答を部分的に活性化している可能性が考えられた。植物におけるJAシグナルはCOI1受容体下流で機能する多様な転写因子群により様々なシグナルに分岐していくと考えられている一方、多様なJA類の分子種によっても異なる機能を有する可能性が考えられるが、その詳細は未解明な点も多い。例えば、最もよく研究されているシロイヌナズナにおいてさえ、活性型JA類であるJA-Ileの生合成酵素遺伝子*AtJAR1*についてはJAシグナルに全体において部分的な機能しか有していないことが示唆されているが、他のJA-Ile生合成酵素遺伝子などは明らかにされていない。このような、JAシグナル伝達制御の理解は、本研究で明らかにした、イネにおけるCAによるJAシグナルの部分的活性化の分子メカニズムの理解を進めるうえで不可欠であると考えられる。そこで本研究の関連研究として、シロイヌナズナを用いた活性型JA生合成制御機構の解明研究にも取り組み、活性型JAの化合物種や生合成酵素の多様化に関する基礎的知見を明らかにすることを目的とした研究も展開することとした。シロイヌナズナの遺伝子配列比較から*AtGH3.10*が*AtJAR1*と同様の機能を持つことは予測されたため、当該酵素を大腸菌で発現させ、当該組換え酵素の生化学的な機能解明を行った。その結果、*AtGH3.10*はJA-Ile生合成活性を有することが示された。さらに興味深いことに*AtGH3.10*は*AtJAR1*に比べIle以外のアミノ酸をJAに結合させる活性が高いことも示された。

*AtGH3.10*の生理機能解明のため*atgh3.10*欠損変異体と*atjar1 atgh3.10*二重欠損変異体をゲノム編集により作出し、その性状解析を行った。その結果*atgh3.10*や*atjar1*の単独欠損変異体ではJAによる制御が知られる花芽の成熟や葉の傷害応答において顕著な表現型を示さなかったのに対し、*atjar1 atgh3.10*二重欠損変異体では花の形質異常や雄性不稔、あるいは傷害応答の低下が観察された。さらにそれぞれの組織における内生JA量を定量した結果、JA-Ileや120H-JA-Ile、JA-ValなどのJA-アミノ酸結合体類の蓄積量が他の変異体と比べ有意に低下していた。

以上の結果から*AtGH3.10*は新規なJA-Ile生合成酵素であり、シロイヌナズナのJAを介した花成や稔性の制御、傷害応答に関与することが示された。今後さらに研究を進めることでJA-Ile以外のJA-アミノ酸結合体の生理機能などが明らかにされていくものと考えている。

イネには*AtGH3.10*オルソログは保存されていないことも本研究内で明らかとなったが、イネには*JAR1*のホモログである*JAR2*が存在することが既に明らかとなっている。イネの病害応答などにおいては*JAR1*が主要な機能を有していることが考えられているが、*JAR1*と*JAR2*との基質特異性の違いなどは未解明であり、今後このような観点からイネ*JAR1*、*JAR2*の機能分化について調べることで、新たなJAシグナルの制御様式が明らかにできるものと期待される。

本研究成果は植物生理学会、農芸化学会、植物化学調節学会において報告したとともに、2022年にはPlant Journal誌へ掲載された(参考文献3)。

### (5) イネの耐ストレス応答に関わる二次代謝多型の解析

研究成果(2)に示したように、今回用いたイネ品種群はphysに限っても様々な蓄積様式を示すことが明らかとなった。このことから今回用いたイネ品種群の示す二次代謝多型と、イネの様々な表現型の多型についての関連研究を行うことで、イネの示す様々な表現型の制御等に関わる代謝物の推定ができると考えた。そこで関連研究として、イネの耐塩性に関わる代謝多型についての解析を行った。

「世界のイネコアコレクション」の内、コントロールとする「日本晴」と10品種のインディカ系統のイネについて塩ストレス耐性試験を行うとともに、各品種塩ストレスの有無における葉に蓄積した代謝物のHPLC-PDAを用いた分析を行った。塩ストレス耐性試験は、本研究のCA処理と同様の方法で、無菌的に寒天培地上で栽培した第3葉期のイネ芽生えに対し、終濃度200mMとなるようNaCl溶液を培地上に滴下することで行った。塩耐性の評価は第3葉および第4葉の枯死率をカウントすることによって評価した。代謝物分析は塩処理後0、3、5日における芽生え

地上部から 80%MeOH を用いて抽出した溶液について行った。結果を図 2 に示す。

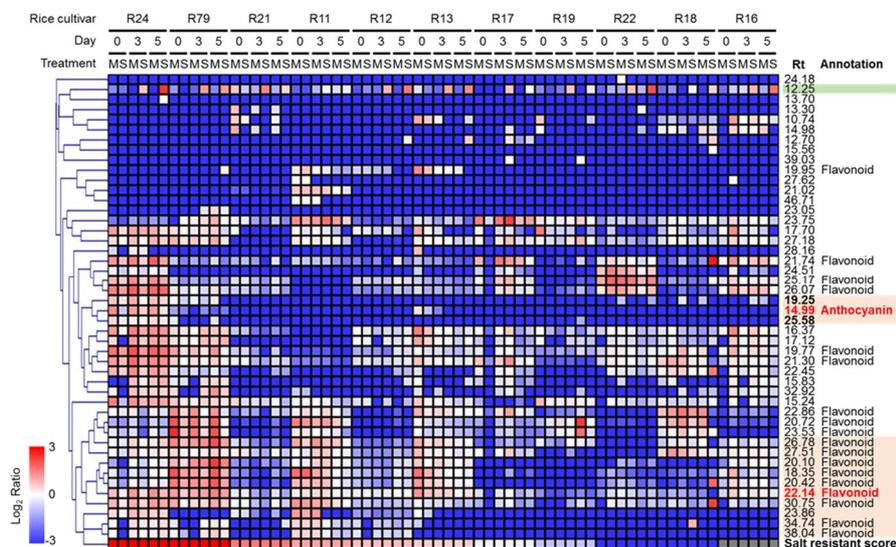


図 2 HPLC-PDA を用いた代謝物分析と耐塩性との関連解析の結果

HPLC-PDA を用いて検出された代謝物の蓄積傾向と各イネ品種の耐塩性スコアを用いた階層的クラスタリング解析結果のヒートマップ(n=1)。Rxx 番号 (表 1 参照) でイネの品種を、M は mock 処理区、S は塩処理区を示す。また、イネ品種は左から耐塩性スコアの低い順に示した。縦軸には検出された代謝物群と、最下段には耐塩性スコアを示している。カラスケールはサンプル間の平均検出量に対する log<sub>2</sub> fold change の値で示しており、赤いほど相対蓄積量が高く青いほど低いことを示す。また、特に着目した代謝物を緑と橙の網掛け文字で示した。

解析の結果、いずれの品種でも塩ストレスに誘導される代謝物が 1 種認められ (図 2 緑の網掛け) これは UV スペクトルからインドール系化合物であると推定された。また、耐塩性の高い品種ほど多様なフラボノイド類を多量に蓄積している傾向が認められた。以上の結果からこれら着目した化合物群がイネの耐塩性に関与することが示唆された。本研究成果は 2020 年度の日本植物生理学会年会で報告した。

### 参考文献

1. Koga et al, 2006, Plant Physiol, 140: 1475-83
2. Zarattini et al, 2017, Mol Plant Pathol, 18: 540-54
3. Delfin et al, 2022, Plant J, 110(4): 1082-96

表 1: 本研究で用いたイネ一覧

line	コアコレクション ID	品種名	亜種の分類	line	コアコレクション ID	品種名	亜種の分類
R03		Mudgo	indica	R48	WRC 39	BADARI DHAN	aus
R05		Kasalath	aus	R49	WRC 40	NEPAL 555	aus
R07		Nipponbare	temperate-japonica	R50	WRC 41	KALUHEENATI	aus
R10		IR64	indica	R51	WRC 42	LOCAL BASMATI	admixed
R11	WRC 01	NIPPONBARE	temperate-japonica	R52	WRC 43	DIANYU 1	temperate-japonica
R12	WRC 02	KASALATH	aus	R53	WRC 44	BASILANON	admixed
R13	WRC 03	BEI KHE	indica	R54	WRC 45	MA SHO	tropical-japonica
R14	WRC 04	JENA 035	aus	R55	WRC 46	KHAO NOK	admixed-japonica
R15	WRC 05	NABA	indica	R56	WRC 47	JAGUARY	admixed-japonica
R16	WRC 06	PULUIK ARANG	indica	R57	WRC 48	KHAU MAC KHO	admixed-japonica
R17	WRC 07	DAVAO 1	indica	R58	WRC 49	PADI PERAK	tropical-japonica
R19	WRC 10	SHUUSOUSHU	indica	R59	WRC 50	REXMONT	tropical-japonica
R20	WRC 11	JINGUOYIN	indica	R60	WRC 51	URASAN 1	tropical-japonica
R22	WRC 13	ASU	indica	R61	WRC 52	KHAU TAN CHIEM	temperate-japonica
R23	WRC 14	IR 58	indica	R62	WRC 53	TIMA	admixed
R24	WRC 15	CO 13	indica	R64	WRC 57	MILYANG 23	NA
R25	WRC 16	VARY FUTSI	indica	R65	WRC 58	NEANG MENH	indica
R30	WRC 21	SHWE NANG GYI	indica	R66	WRC 59	NEANG PHT ONG	indica
R31	WRC 22	CALOTOC	admixed	R67	WRC 60	HAKPHAYNHAY	indica
R32	WRC 23	LEBED	admixed	R69	WRC 62	KEMASN	indica
R33	WRC 24	PINULUPOT 1	admixed	R70	WRC 63	BLEIYO	indica
R34	WRC 25	MUHA	aus	R71	WRC 64	PADI KUNING	indica
R35	WRC 26	JHONA 2	aus	R72	WRC 65	RAMBHOG	indica
R36	WRC 27	NEPAL 8	aus	R73	WRC 66	BINGALA	indica
R37	WRC 28	JARJAN	aus	R74	WRC 67	PHULBA	admixed-japonica
R38	WRC 29	KALO DHAN	aus	R75	WRC 68	KHAO NAM JEN	admixed-japonica
R39	WRC 30	ANJANA DHAN	aus	R76	WRC 97	CHIN GALAY	indica
R40	WRC 31	SHONI	aus	R77	WRC 98	DEEJIAOHUALUO	indica
R41	WRC 32	TUPA 121-3	aus	R78	WRC 99	HONGCHEUH ZAI	indica
R42	WRC 33	SURJAMUKHI	aus	R79	WRC 100	VANDARAN	indica
R45	WRC 36	RATUL	aus	R80		KOSHIHIKARI	temperate-japonica
R46	WRC 37	ARC 7047	aus	A		AKITAKOMACHI	temperate-japonica
R47	WRC 38	ARC 11094	aus				

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 Delfin Jay C., Kanno Yuri, Seo Mitsunori, Kitaoka Naoki, Matsuura Hideyuki, Tohge Takayuki, Shimizu Takafumi	4. 巻 110
2. 論文標題 AtGH3.10 is another jasmonic acid amido synthetase in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1082 ~ 1096
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/tpj.15724	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8件（うち招待講演 0件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 清水 崇史, デルフィン ジェイ カミソラ, 菅野 裕理, 瀬尾 光範, 北岡 直樹, 松浦 英幸, 峠 隆之
2. 発表標題 シロイヌナズナAtGH3.10はジャスモン酸-アミノ酸結合酵素として機能する
3. 学会等名 日本農芸化学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Delfin Jay Camisora, 峠 隆之, 清水 崇史
2. 発表標題 GH3.10はシロイヌナズナの花成や傷害応答においてJAR1と重複した機能を有する
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 Delfin Jay Camisola, 峠 隆之, 清水 崇史
2. 発表標題 シロイヌナズナDFL2の花成と傷害応答における機能解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第55回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小林 智輝, 岡田 憲典, 峠 隆之, 清水 崇史
2. 発表標題 イネにおけるジテルペン型ファイトアレキシン産生能の多様性解析
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 Jay Delfin, Takayuki Tohge, Takafumi Shimizu
2. 発表標題 Functional Analysis of Arabidopsis DFL2 in Its Putative Involvement in JA-Ile Biosynthesis
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 都馬 阿英夫, 峠 隆之, 清水 崇史
2. 発表標題 イネの塩ストレス応答時における代謝変動の多様性研究
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 小林智輝、岡田憲典、峠隆之、清水崇史
2. 発表標題 イネにおけるジテルペン型ファイトアレキシン産生能の多様性解析
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 Tomoki Kobayashi, Takayuki Tohge, Takafumi Shimizu
2. 発表標題 Functional analysis of cholic acid on phytocassane specific phytoalexin production in rice
3. 学会等名 International workshop at BASIC METHODS IN PLANT MOLECULAR BIOLOGY AND PLANT PHYSIOLOGY (国際学会)
4. 発表年 2018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

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