

令和 5 年 5 月 28 日現在

機関番号：15501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H02887

研究課題名(和文)植物「嗅覚(揮発性化合物を認識し生体シグナルへと変換する過程)」の解明

研究課題名(英文)Plant olfaction: the process of recognizing volatile compounds and converting them into biological signals

研究代表者

松井 健二 (Matsui, Kenji)

山口大学・大学院創成科学研究科 ・教授

研究者番号：90199729

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,700,000円

研究成果の概要(和文)：植物が香り化合物を受容し防衛応答を誘導するプロセスを理解するため、香り受容の構造活性相関解析とGCaMPを用いたCa²⁺センシングを実施した。トウモロコシ実生でZmCyst遺伝子発現を誘導を指標に構造活性相関解析を実施したところ、トウモロコシ実生はhex-3-en-1-ol構造を特異的に認識していることを明らかにした。一方、GCaMP発現シロイヌナズナ、トマトでCa²⁺動態を観察したところ、高濃度の香り化合物受容で細胞質へのCa²⁺流入が観察されるが生理学的に妥当な濃度では応答が見られず、植物の香り受容でCa²⁺流入が主要なイベントでないことが推察された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物が「嗅覚」を持つことは明らかになっているが、そのメカニズムは不明である。本研究では植物嗅覚が香り化合物の構造を極めて精細に見分けていることを明らかにした。ただ、このシステムは動物嗅覚とは異なるプロセスで香り化合物受容に細胞質へのイオン流入を必須としないことも明らかとなった。こうした知見を集積することで植物嗅覚の全容を明らかにすることが期待できる。また、こうした植物が本来持つ環境適応システムを人為的に制御することも可能になり、これまで発想されていなかった新しい農業管理システムの開発にも資すると期待できる。

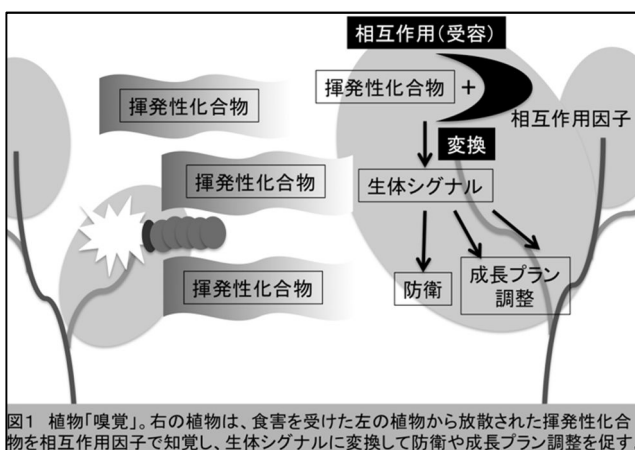
研究成果の概要(英文)：To understand the process by which plants perceive volatile compounds and induce defense responses, structure-activity relationship analysis of volatile perception and Ca²⁺ sensing using GCaMP were conducted. Structure-activity relationship analysis by monitoring induction of ZmCyst gene expression in maize seedlings revealed that maize seedlings specifically recognize the hex-3-en-1-ol structure. On the other hand, when we observed Ca²⁺ dynamics in GCaMP-expressing Arabidopsis and tomato, we observed Ca²⁺ influx into the cytosol at high concentrations of volatile compounds, but response was hardly observed at physiologically relevant concentrations, suggesting that Ca²⁺ influx is not a major event in plant aroma reception.

研究分野：植物生理生化学

キーワード：植物嗅覚 みどりの香り 構造活性相関解析 カルシウム動態

1. 研究開始当初の背景

「嗅覚」とはにおいに対する感覚、と定義される。動物で香り化合物は嗅覚受容体に受容され、惹起された嗅覚シグナルは中枢系へと伝達され、何らかの「行動」あるいは「生理作用」を誘導する。植物は環境中の揮発性化学物質を受容、あるいは吸収し、その揮発性化学物質がどこから、なぜ生成されたのかを「意味付け (= 知覚)」し、その「意味」依存的に、適切な防衛、あるいは成長プランの変更を通して、生育している環境での適応度を最適化する (図1)。つまり、植物は揮発性化学物質を知覚し、自らの行動を決定する (= 植物は「嗅覚」を具えている)。1983年に植物に揮発性化学物質知覚現象が報告されて以来、植物「嗅覚」に関して懐疑的な論調が支配した時期もあったが、実証研究例が数多く報告され、2014年のメタ解析で植物「嗅覚」の存在が最終的に確認された (Karban R et al. (2014) *Ecol Lett* **18**, 44-52)。植物の「嗅覚」は植物が生存環境をモニターし適応度を高める能力のひとつで、植物が環境中で様々な生物と相互作用し生き延びてきた要因のひとつと考えられている。そのため、植物を主な構成員とする陸域生態系の理解には植物「嗅覚」の仕組みを解き明かすことが必須である。植物は中枢神経系を持たない代わりに器官、あるいは組織、細胞レベルで情報処理して対応する分散型の情報処理システム、つまり「分散知能」を発達させた。外環境のモニターも個体のそれぞれの部位で対応できる植物独自の感覚システムを発達させており、動物の感覚システムとは根本的な設計原理が異なる。それは「嗅覚」についても同様で、ほ乳動物では G タンパク質共役受容体による香り化合物の特異的認識、生体電気信号への変換とその信号の脳への伝達が嗅覚を支えるが、植物で揮発性化学物質受容に関与する G タンパク質共役受容体は報告されておらず、動物の脳に相当する機能も分散されているため植物の「嗅覚」は動物の嗅覚とのアナロジーでは解明できない独自のシステムと考えられる。



2. 研究の目的

本研究の核心をなす学術的「問い」は「植物はどのような仕組みで揮発性化合物を知覚しているのか？」であり、植物「嗅覚」の初発段階、つまり、化学物質を生体シグナルに変換する分子機構の解明である。この「問い」の答えは未知の化学感覚メカニズムで、植物の分散知能を支える化学感覚の独自性を呈示するとともに生物が進化の過程でどのように化学感覚能を獲得したか、の理解へとつながる。これまで研究代表者らをはじめ国内外の研究者が、植物が外界の揮発性化学物質を受容すると植食者や病原体に対する抵抗性が高まる現象、根圏微生物由来揮発性化学物質が植物の成長プランを変化させる現象を確認し、植物に「嗅覚」があることを実証してきた。研究代表者らのグループはいち早く植物の揮発性化学物質受容システムの解明に取り組んできた。その中で、我々は植物が揮発性化学物質を体内に取り込み、植食者に対する防衛物質に変換することを初めて明らかにし (Sugimoto K et al. (2014) *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 7144-7149)、揮発性化合物の吸収代謝による防衛強化という植物「嗅覚」の一形態を初めて明らかにした。同時に、我々はトマト葉を用いた検討で揮発性化学物質を受容した植物が細胞膜電位や細胞内 Ca^{2+} 動態の変化を惹起することを確認しており (Zebelo SA et al. (2012) *Plant Sci* **196**, 93-100)、揮発性化学物質受容が防衛シグナルへと変換されるシステムが存在していることも明らかにしてきた。このとき、動物の嗅覚受容システムとのアナロジーから植物の嗅覚受容体の同定を試みたが、少なくとも動物嗅覚受容体との配列相同性に基づくアプローチは失敗し、動物嗅覚とは異なるシステムの存在が示唆された。植物が揮発性化学物質を受容し、生体シグナルに変換する分子機構は不明で、そのシステムは動物嗅覚システムとは明らかに異なる、これまで誰も知り得なかった新規の化学感覚システムであろう。その分子機構は学術的独自性、創造性が極めて高い、挑戦に値する課題で、本研究ではその機構を紐解くことを目的とする。

3. 研究の方法

戦略 1

ケミカルプローブを用いた受容体の標識は未知の受容体を同定する有効な手段で、動

植物細胞で多くの成功例が報告されている。この手法ではケミカルプローブのデザインが成否を分ける。そこで、植物の揮発性化学物質受容体同定のためのケミカルプローブデザインの基盤的データ収集のため、揮発性化学物質受容の構造活性相関解析を実施した。これまでに研究代表者らによって報告されたデータに基づき、生態学的に意義のある濃度のみどりの香り関連化合物で顕著な遺伝子誘導を示す実験系としてトウモロコシ実生への(Z)-3-hexenyl acetate (Z3HAC) 曝露によるシスタチン遺伝子誘導をモニターすることとした。用いた化合物としてはZ3HACの官能基、鎖長、立体構造を系統的に変化させた。その際に、市販されていないいくつかの化合物については研究分担者の渡辺が合成した。

また、受容体を介さない揮発性化学物質による防衛誘導では揮発性化学物質の組織内への取り込みと配糖体化が関連している。トマト原種のイントログレーションラインを活用して長らく未知であったこの配糖体化酵素遺伝子の同定を試み、当該遺伝子がコードする配糖体化酵素の酵素学的性質を解析した。

一方、揮発性化学物質受容後のセカンドメッセンジャーとしてCa²⁺が細胞質内へ流入する可能性が指摘されている。そこで、埼玉大学豊田らが作成したCa²⁺モニタータンパク質GCaMP3発現シロイヌナズナを用い、無傷葉にみどりの香り曝露し蛍光顕微鏡下で細胞質Ca²⁺濃度変化をリアルタイムで観察した。

4. 研究成果

【揮発性化学物質受容に関する構造活性相関解析】

構造がシンプルで陸上植物に共通する揮発性化学物質であるみどりの香りを防衛誘導能のある物質として研究対象に設定した。その上で、化合物受容によりクリアな遺伝子誘導が認められる実験系を探索し、発芽1週間程度のトウモロコシ実生がZ3HAC曝露に応答してシスタチン遺伝子(*ZmCyst*)を再現性良く誘導することを見出した。この時、手製のマイクロディスペンサーでZ3HACが一定濃度で持続的に揮発するシステムを構築し、実際にGC-MS分析による定量で、食害を受けたトウモロコシから放散されるZ3HACと同程度の気体濃度を再現できることを確認した。この実験系で、異なるZ3HAC濃度でトウモロコシ実生を処理したが、*ZmCyst*は比較的低いZ3HAC濃度でも顕著に発現が誘導された(図2)。そこで、Z3HAC処理したトウモロコシでRNA-seq分析を実施した。その結果、Z3HAC曝露で誘導が顕著な遺伝子は極めて限られており、*ZmCyst*の他にDAHP合成酵素遺伝子だけであった。一方、同じRNAでRT-qPCR解析を進めたところ*ZmCyst*以外にテルペン合成酵素遺伝子(*ZmTPS10*)、アレンオキシド合成

酵素(*ZmAOS1*)遺伝子の発現誘導が認められた。つまりRNA-seqはRT-qPCRに比べて感度が低く、発現量の高いものだけがヒットすることが確認された。RNA-seqデータ解析時には発現量に変化のある遺伝子を取りこぼしている可能性があることを確認する必要のある事象と言えるが、少なくともZ3HAC処理で6時間で誘導する遺伝子は極めて限られていることが明らかとなった。こうした特異性の狭さはこれらの遺伝子発現を支配する転写因子の同定に有利になると期待できる。

構造活性相関解析では分子量や極性、揮発性度が異なる化合物を用いる必要がある。この場合、マイクロディスペンサーで化合物を揮散させ、一定気体濃度を調製することは極めて困難であると考え、より簡便な溶液のスプレーによる処理を試みた。*ZmCyst*発現量をモニターしたところ、Z3HACスプレーしたトウモロコシ実生では処理1時間後から顕著な誘導が見られ、2時間後にピークを迎えることが確認された。そこで、この条件で構造活性相関解析することとした。結果の一例を図3に示す。この場合はZ3HAC構造を母核として官能基を変化させたが、エステル構造をエーテルに置換すると誘導活性が完全に消失した。また、Z3HACの酸部分の構造を極端に変化させても実質的な遺伝子誘導能が変化しないことが明らかとなった(図3)。こうした解析を13種のZ3HAC類縁体で実施し、トウモロコシ実生はhex-3-ol構造を認識して防衛応答を誘導することが確認できた。

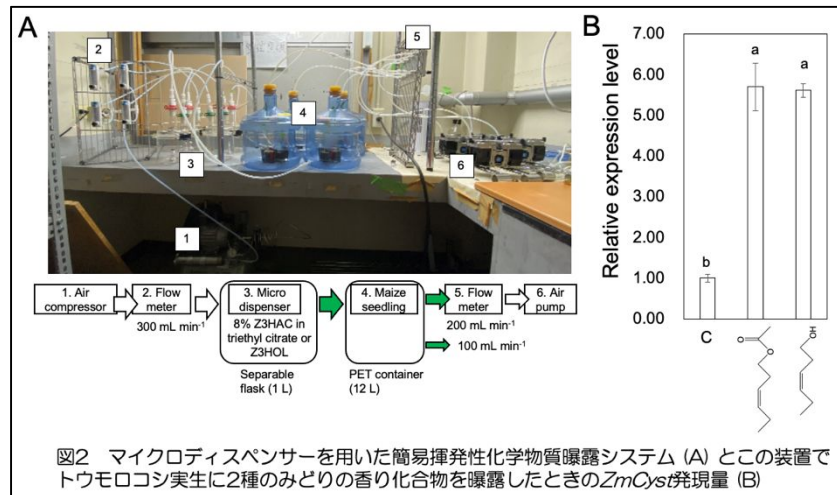


図2 マイクロディスペンサーを用いた簡易揮発性化学物質曝露システム (A) とこの装置でトウモロコシ実生に2種のみどりの香り化合物を曝露したときの*ZmCyst*発現量 (B)

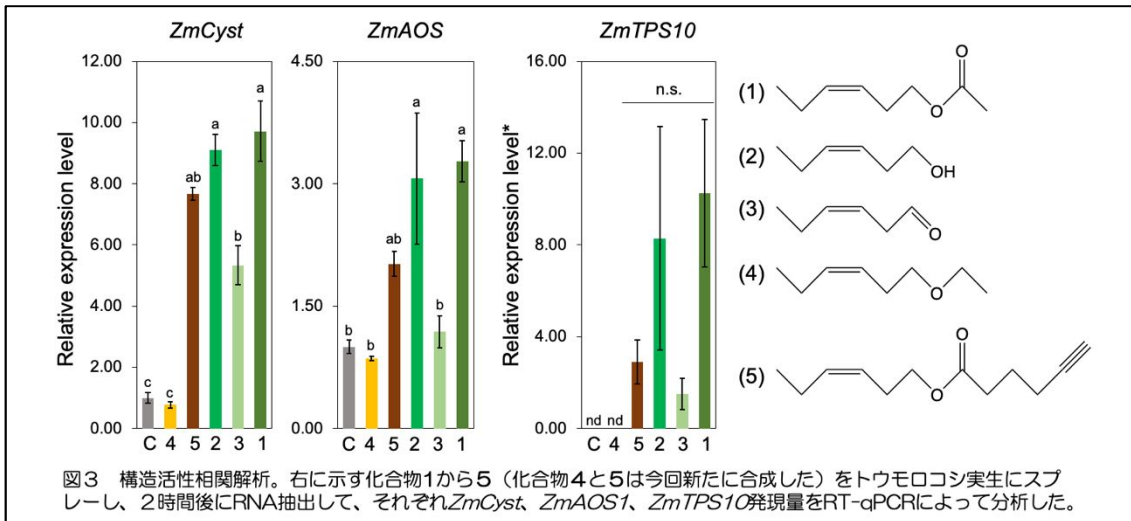


図3 構造活性相関解析。右に示す化合物1から5（化合物4と5は今回新たに合成した）をトウモロコシ実生にスプレーし、2時間後にRNA抽出して、それぞれZmCyst、ZmAOS1、ZmTPS10発現量をRT-qPCRによって分析した。

【揮発性化学物質受容に関する構造活性相関解析】

これまでに(Z)-3-hexenol (Z3HOL) 曝露がトマトに植食者抵抗性を誘導する際、空気中のZ3HOLが受容植物に取り込まれ組織内で配糖体化され、(Z)-3-hexenyl vicianosideに変換され、こうして生成蓄積した二糖配糖体が食植者防衛物質として機能することが確認されているが、Z3HOL取り込みの仕組みと組織内での代謝酵素は明らかになっていなかった。研究分担者の高林らによってトマト原種リソースのスクリーニングが実施され、*Solanum pennellii*がZ3HOL曝露しても(Z)-3-hexenyl vicianosideを蓄積しないことを見出した。高林の研究グループの杉本貢一博士が主になって*S. pennellii*と*S. lycopersicum*のイントロgressionラインを用いた遺伝学的解析により配糖体化に寄与する染色体領域を特定し、その中に配糖体化酵素候補遺伝子を複数見出した。それらの候補遺伝子について配列情報からUDP-xyloseを用いて(Z)-3-hexenyl glucosideを(Z)-3-hexenyl vicianosideに変換する候補遺伝子としてUGT91R1を特定し、当該遺伝子を大腸菌に導入し、組換え酵素を調製、その生成物基質特異性を詳細に調査することでUGT91R1がZ3HOLの二糖配糖体化に寄与していることを明らかにした。トマト葉組織内でこうした代謝が進むため組織内外での気液平衡において組織内の濃度が低下することでル・シャトリエの原理に基づき、一方向的に組織外のZ3HOLが吸収されることが示唆される。

【揮発性化学物質受容へのCa²⁺流入の重要性の評価】

GCaMP3を発現するシロイヌナズナ葉から1 cm程度離れた場所に100 mM (Z)-3-hexenal (Z3HAL) や(E)-2-hexenal (E2HAL) 溶液（溶解助剤として0.1% Tween 20を含む水溶液）を置くと数分以内で主に葉脈付近でGCaMP3蛍光が強くなることが確認された（図4）。しかしながら、100 mM溶液から放散されるZ3HAL/E2HAL気体濃度は極めて高く、生理生態学的にありえない濃度と考えられた。そこで、みどりの香り生成能の高いシロイヌナズナエコタイプのNo-0やトマトに機械傷を与え、直ちにGCaMP3シロイヌナズナに近づけたがこうした条件ではGCaMP

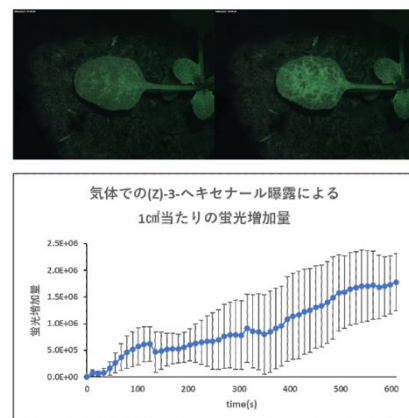
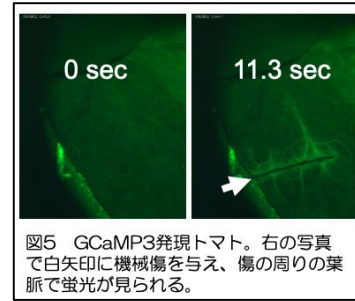


図4 100 mM溶液から揮発する(Z)-3-hexenalに曝露したGCaMP3シロイヌナズナでの蛍光観察。上の写真で左が処理前、右が処理10分後。

蛍光の増加は確認できなかった。こうした検討から、一般的な野外環境で、少なくともシロイヌナズナの香り化合物受容には Ca^{2+} の細胞質への流入は関与していないと結論した。一方、これまでに Ca^{2+} 蛍光試薬を用いた検討でハスモンヨトウ食害トマトから放散される香り化合物に曝露させたトマト葉で Ca^{2+} 蛍光の増加が認められている。食害トマトからはみどりの香り以外にも様々なテルペン類が放散されるのでトマト葉はこうした化合物の受容能が高い可能性が考えられた。現在、GCaMP3 を発現したトマトを作成しており（図 5）、植物種による受容能の違い、あるいは防衛誘導に寄与する鍵化合物の同定を進める必要がある。



（まとめ）

トウモロコシ実生の香り化合物受容の香り化合物に対する構造特異性は予想以上に狭いことが明らかとなった。このことからかなり構造特異的な受容因子が関与していることが予想される。しかしながらこの結果は同時にケミカルプローブをデザインする際のジアジリンなどの光活性化官能基やアセチレンなどのクリックケミストリー用の官能基を導入する余裕がないことを意味する。そのため当初想定していたケミカルプローブによる受容体の同定は断念せざるを得なかった。ただ、同時に Z3HAC や Z3HOL で誘導される遺伝子は限定されており、その遺伝子発現を制御するシス因子やトランス因子を探索することで香り化合物受容へとシグナル経路を辿ることができることも期待している。今後はこうした緻密な検討が必要と考えている。一方、GCaMP3 を用いた検討ではシロイヌナズナは必ずしも香り化合物受容研究に適した植物種ではない可能性が考えられた。トマトなど他の植物種での検討が必要であろう。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計18件（うち査読付論文 18件／うち国際共著 8件／うちオープンアクセス 11件）

1. 著者名 Sirikamonmsathien T, Kenji M, Dethoup T.	4. 巻 179
2. 論文標題 Potential of endophytic Trichoderma in controlling Phytophthor leaf fall disease in rubber (Hevea brasiliensis).	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Biological Control	6. 最初と最後の頁 105175
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.biocontrol.2023.105175	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 Teshima T, Funai R, Nakazawa T, Ito J, Utsumi T, Kakumyan P, Mukai H, Yoshiga T, Murakami R, Nakagawa K, Honda Y, Matsui K.	4. 巻 298
2. 論文標題 Coprinopsis cinerea dioxygenase is an oxygenase forming 10(S)-hydroperoxide of linoleic acid, essential for mushroom alcohol, 1-octen-3-ol synthesis.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 102507
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jbc.2022.102507	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 Matsui, K., Engelberth, J	4. 巻 63
2. 論文標題 Green leaf volatiles; the forefront of plant responses against biotic attack.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1378-1390
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcac117	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 Koeduka, T., Takaishi, M., Suzuki, M., Nishihama, R., Kohchi, T., Uefune, M., and Matsui, K.	4. 巻 39
2. 論文標題 CRISPR/Cas9-mediated disruption of ALLENE OXIDE SYNTHASE results in defective 12-oxo-phytodienoic acid accumulation and reduced defense against spider mite (Tetranychus urticae) in liverwort (Marchantia polymorpha).	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 191-194
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5511/plantbiotechnology.22.0328a	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 Fukuda, K., Uefune, M., Fukaki, H., Yamauchi, Y., Hara-Nishimura, I., Ozawa, R., Matsui, K., Sugimoto, K., Okada, K., Imai, R., Takahashi, K., Enami, S., Wurst, R., and Takabayashi, J.	4. 巻 18
2. 論文標題 Aerial (+)-borneol modulates root morphgology, auxin signalling and meristematic activity in Arabidopsis roots.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biology Letters	6. 最初と最後の頁 629
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsbl.2021.0629	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 7.Ntoruru, J.M., Ohnishi, T., Katsumata, F., Koeduka, T., Matsui, K	4. 巻 109
2. 論文標題 1-Octen-3-ol is formed from its primeveroside after mechanical wounding of soybean leaves.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 551-561
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11103-021-01226-9	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 Sugimoto, K., Iijima, Y., Takabayashi, J., Matsui, K.	4. 巻 12
2. 論文標題 Processing of airborne green leaf volatiles for their glycosylation in the exposed plants.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 721752
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2021.721572	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 Tanaka, M., Koeduka, T., Matsui, K.	4. 巻 12
2. 論文標題 Green leaf volatile-burst in Selaginella moellendorffii.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 731694
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2021.731694	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 Koeduka, T., Takarada, S., Fujii, K., Sugiyama, A., Yazaki, K., Nishihara, M., Matsui, K.	4. 巻 13
2. 論文標題 Production of raspberry ketone by redirecting the metabolic flux to the phenylpropanoid pathway in tobacco plants.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Metabolic Engineering Communications	6. 最初と最後の頁 e00180
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.med.2021.e00180.	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 Takizawa Ryosuke, Hatada Miki, Moriwaki Yuta, Abe Sachika, Yamashita Yuko, Arimitsu Ryoma, Yamato Katsuyuki T, Nishihama Ryuichi, Kohchi Takayuki, Koeduka Takao, Chen Feng, Matsui Kenji	4. 巻 -
2. 論文標題 Fungal-Type Terpene Synthases in Marchantia polymorpha Are Involved in Sesquiterpene Biosynthesis in Oil Body Cells	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	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) 10.1093/pcp/pcaa175	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 Phoka Nongnat, Suwannarach Nakarin, Lumyong Saisamorn, Ito Shin-ichi, Matsui Kenji, Arikitt Siwaret, Sunpapao Anurag	4. 巻 6
2. 論文標題 Role of Volatiles from the Endophytic Fungus Trichoderma asperelloides PSU-P1 in Biocontrol Potential and in Promoting the Plant Growth of Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Fungi	6. 最初と最後の頁 341 ~ 341
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/jof6040341	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 Koeduka Takao, Ueyama Yukiko, Kitajima Sakihito, Ohnishi Toshiyuki, Matsui Kenji	4. 巻 252
2. 論文標題 Molecular cloning and characterization of UDP-glucose: Volatile benzenoid/phenylpropanoid glucosyltransferase in petunia flowers	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 153245 ~ 153245
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jp1ph.2020.153245	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 Teshima Takuya, Yamada Naohiro, Yokota Yuko, Sayama Takashi, Inagaki Kenji, Koeduka Takao, Uefune Masayoshi, Ishimoto Masao, Matsui Kenji	4. 巻 183
2. 論文標題 Suppressed Methionine -Lyase Expression Causes Hyperaccumulation of S-Methylmethionine in Soybean Seeds	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 943 ~ 956
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.20.00254	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 Shiojiri Kaori, Ozawa Rika, Yamashita Ken-Ichi, Uefune Masayoshi, Matsui Kenji, Tsukamoto Chigen, Takabayashi Junji	4. 巻 36
2. 論文標題 Exposure to artificially damaged goldenrod volatiles increases saponins in seeds of field-grown soybean plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Phytochemistry Letters	6. 最初と最後の頁 7 ~ 10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.phytol.2020.01.014	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 Kumla Jaturong, Suwannarach Nakarin, Matsui Kenji, Lumyong Saisamorn	4. 巻 15
2. 論文標題 Biosynthetic pathway of indole-3-acetic acid in ectomycorrhizal fungi collected from northern Thailand	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0227478
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0227478	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 Kakumyan Pattana, Suwannarach Nakarin, Kumla Jaturong, Saichana Natsaran, Lumyong Saisamorn, Matsui Kenji	4. 巻 61
2. 論文標題 Determination of volatile organic compounds in the stinkhorn fungus Pseudocolus fusiformis in different stages of fruiting body formation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mycoscience	6. 最初と最後の頁 65 ~ 70
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.myc.2019.11.001	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 Kaori Shiojiri, Rika Ozawa, Ken-Ichi Yamashita, Masayoshi Uefune, Kenji Matsui, Chigen Tsukamoto, Junji Takabayashi	4. 巻 36
2. 論文標題 Exposure to artificially damaged goldenrod volatiles increases saponins in seeds of field-grown soybean plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Phytochemistry Letters	6. 最初と最後の頁 7-10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.phytol.2020.01.014	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 ugimoto K, Ono E, Inaba T, Tsukahara T, Matsui K, Horikawa M, Toyonaga H, Fujikawa K, Osawa T, Homma S, Kiriiwa Y, Ohmura I, Miyagawa A, Yamamura H, Fujii M, Ozawa R, Watanabe B, Miura M, Ezura H, Ohnishi T, Takabayashi J.	4. 巻 14
2. 論文標題 Identification of a tomato UDP-arabinosyltransferase for airborne volatile reception.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 677
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-023-36381-8	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 -

〔学会発表〕 計23件 (うち招待講演 9件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 田中萌菜, 松井健二
2. 発表標題 みどりの香りバーストはリボキシゲナーゼのCa ²⁺ による活性化に依存する
3. 学会等名 日本農芸化学会2023年度大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 ダイスのフレーバー成分生合成経路同定の育種学的アプローチ
3. 学会等名 第14回中国地域育種談話会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 日本農学賞受賞講演 みどりの香りの科学
3. 学会等名 日本農芸化学会2022年度中四国支部大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 田中萌菜, 松井健二
2. 発表標題 傷害誘導性みどりの香りパーストにCa ²⁺ によるリボキシゲナーゼ活性化は関与するのか？
3. 学会等名 第34回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 田中康大, 松井健二
2. 発表標題 防御関連遺伝子発現を指標としたトウモロコシのみどりの香り受容特性の評価
3. 学会等名 第34回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 みどりの香りの科学
3. 学会等名 第93回日本農学大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 手嶋琢, 府内里紗, 中沢威人, 本田与一, 伊藤隼哉, 仲川清隆, 内海俊彦, 村上柳太郎, 向井裕美, 松井健二
2. 発表標題 担子菌1-オクテン-3-オール生成に関するシクロオキシゲナーゼの解析
3. 学会等名 第65回香料・テルペンおよび精油化学に関する討論会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 植物の香り化合物を用いた生存戦略
3. 学会等名 第72回中国四国産学連携化学フォーラム（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 植物の香り生合成の進化
3. 学会等名 東京理科大学総合研究院生物環境イノベーション研究部門セミナー（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 府内里紗, 手嶋琢, Pattna Kakumyan, 内海俊彦, 向井裕美, 村上柳太郎, 肥塚崇男, 中沢威人, 本田与一, 松井健二
2. 発表標題 ウシグソヒトヨタケ1-オクテン-3-オール生成能欠損体の菌食者抵抗性の評価
3. 学会等名 日本農芸化学会中四国支部第59回講演会（例会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 田中萌菜;大田黒百音;肥塚崇男;松井健二
2. 発表標題 植物葉を傷つけるとみどりの香りを急激に生成する仕組みは進化過程でいつどのように獲得されたのか?
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 手嶋琢;府内里紗;中沢威人;本田与一;肥塚崇男;松井健二
2. 発表標題 担子菌ウシグソヒトヨタケ1-オクテン-3-オール生合成経路及びその生理・生態学的意義の解明
3. 学会等名 第52回種生物学シンポジウム
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 手嶋琢, 山田直弘, 横田侑子, 佐山貴司, 稲垣賢二, 肥塚崇男, 上船雅義, 石本政男, 松井健二
2. 発表標題 メチオニン -リアーゼ遺伝子発現の抑制は大豆種子のS-メチルメチオニン過剰蓄積を引き起こす
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 松井健二, 大田黒百音, 田中萌菜, 肥塚崇男
2. 発表標題 植物組織傷害による急激なみどりの香り生成能はいつ獲得されたのか?
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 松井健二
2. 発表標題 ゼニゴケの菌型テルペン合成酵素は油体細胞特異的に発現し油体へのセスキテルペン集積を担う
3. 学会等名 日本農芸化学会2020大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 植物はどのようにして揮発性化合物をシグナルとして認識するのか？
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 MATSUI, Kenji
2. 発表標題 Construction of an efficient system to expose plants to volatiles
3. 学会等名 8th Asian-Oceanian Symposium on Plant Lipids (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 MATSUI, Kenji
2. 発表標題 Silkworm suppress formation of green leaf volatiles through snatching fatty acid hydroperoxides
3. 学会等名 8th Asian-Oceanian Symposium on Plant Lipids (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 みどりの香りをめぐる生物達のせめぎ合い
3. 学会等名 京都大学生態学研究センターシリーズ公開講演会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 香り化合物による生物と生物の相互作用 植物の香りを中心に
3. 学会等名 第2回 ナールス研究会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 みどりの香りを巡る生存競争
3. 学会等名 機構内香り研究ネットワーク第3回勉強会機器分析と官能評価
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 リポキシゲナーゼによる脂質酸化がみどりの香りバーストを制御する
3. 学会等名 第32回植物脂質シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松井健二
2. 発表標題 香りの生態学
3. 学会等名 日本樹木医会兵庫県支部総会（招待講演）
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

松井・肥塚研究室 http://web.cc.yamaguchi-u.ac.jp/~matsui/ 松井・肥塚研究室 http://web.cc.yamaguchi-u.ac.jp/~matsui/
--

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	高林 純示 (Takabayashi Junji) (10197197)	京都大学・生態学研究センター・名誉教授 (14301)	
研究分担者	渡辺 文太 (Watanabe Bunta) (10544637)	東京慈恵会医科大学・医学部・准教授 (32651)	
研究分担者	岡田 憲典 (Okada Kazunori) (20312241)	東京大学・大学院農学生命科学研究科（農学部）・准教授 (12601)	

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			
米国	テネシー大学	テキサス大学サンアントニオ校		
タイ	チェンマイ大学			