

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月11日現在

機関番号：32665
 研究種目：基盤研究(C)
 研究期間：2009～2011
 課題番号：21510233
 研究課題名（和文）植物天然物代謝の柔軟性の基盤解析とマメ科モデル系の生合成エンジニアリング
 研究課題名（英文）Basic studies on metabolic versatility of plant natural products and biosynthetic engineering with leguminous model systems
 研究代表者
 綾部 真一（AYABE SHIN-ICHI）
 日本大学・生物資源科学部・教授
 研究者番号：40050679

研究成果の概要（和文）：植物天然物の構造多様性が生み出される機構を、生合成酵素（マメ科モデル植物ミヤコグサのフラボノール、シオンの特異なトリテルペノイドおよびアカシアのポリフェノール合成系）をコードする遺伝子の取得と酵素反応の解析により検討した。またフラボノイド系酵素遺伝子を改変したミヤコグサ毛状根培養による代謝エンジニアリングを試み、同培養細胞の微生物シグナル刺激に対するファイトアレキシン応答を解析して生合成調節に関する知見を得た。

研究成果の概要（英文）：To clarify the mechanism that creates the vast structural diversity of plant natural products, cDNAs encoding the enzymes involved in the biosynthesis of flavonols of a leguminous model plant *Lotus japonicus*, a specific triterpenoid of *Aster tataricus* and polyphenols of *Acacia mangium* were cloned, and the enzyme reactions were analyzed. Also, metabolic engineering was attempted with *L. japonicus* hairy root systems in which the expression of genes of flavonoid pathway was altered. Furthermore, the phytoalexin response of the cultured *L. japonicus* cells against various microbe signals was analyzed in order to facilitate the engineering efficiencies.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：複合新領域

科研費の分科・細目：生物分子科学、生物分子科学

キーワード：二次代謝産物・植物形質転換・フラボノイド・トリテルペノイド・ミヤコグサ・シオン・アカシア

1. 研究開始当初の背景

植物天然物の構造多様性は、生産植物の適応進化の過程でさまざまな構造の化合物が生物間相互作用に利用されてきたことに基づくと考えられるが（究極要因）、その構造

を構築するための仕組み（至近要因）の遺伝子レベルでの理解も進み、生合成酵素に多数のパラログ遺伝子が見られること、異なる進化起源の酵素が類似の機能をもつこと、多機能酵素が存在することなどが要因として挙げられてきた。それによってもたらされる植

物二次代謝の柔軟性は、しかしながら、バイオテクノロジーへの展開の際、特に植物自身を発現の場として利用する代謝工学などでは予測と異なる結果に結びつくことがある。そこで植物天然物代謝に関わる酵素・遺伝子に関する知見をさらに集積して多様性の要因の解析を進めることと、エンジニアリングに向けた取組みが求められていた。

2. 研究の目的

植物の二次代謝系の柔軟性の要因を、生合成酵素をコードする遺伝子の多様性を解明するとともに、酵素タンパク質の構造と反応性の関係を解析することによって探ることを目的とした。特に遺伝子ファミリーを形成する酵素遺伝子に注目し、生物間相互作用での機能の研究が進んでいるフラボノイドや際立った構造多様性を見せるトリテルペノイドの代謝に関わるものを取り上げた。一方、酵素遺伝子の発現を人為的に調節する系を作成し、環境との相互作用によって最終生成物の生産量がどのように変化するかを解析することとした。また物質生産に向けた代謝エンジニアリングに植物培養細胞を用いる可能性を検討した。

3. 研究の方法

ゲノムの情報が充実しており対微生物機能の研究が進んでいるマメ科モデル植物ミヤコグサの生態活性フラボノイド系の酵素、当該分野での生合成概念の発展に寄与したキク科植物の希少で複雑な構造のトリテルペノイド合成酵素、マメ科の中でも原始的なアカシアのポリフェノールの構造多様性に寄与することが期待されるデオキシフラボノイド系の酵素について、cDNA の取得と酵素反応の解析を行い、構造（アミノ酸配列）と反応性の関係や進化の過程について考察した。またミヤコグサの毛状根形質転換系を利用して、フラボノイド生合成系酵素遺伝子の発現調節を試み、産物の生産量を分析して生合成エンジニアリングの効果と問題点を検討した。さらに代謝工学への利用の可能性を探るため、ミヤコグサ培養細胞を微生物由来化学シグナルで刺激したときの応答を解析した。

4. 研究成果

(1) 生合成酵素の構造と反応機構

① フラボノール生合成に関与する 2-オキソグルタル酸要求性ジオキシゲナーゼ

フラボノールは植物にとって有害な紫外線から植物を防御する作用を持ち、マメ科植

物の根粒形成への関与も予想されている。その生合成には、2種の2-オキソグルタル酸要求性ジオキシゲナーゼ（2-ODD）すなわち flavanone 3 β -hydroxylase (FHT) と flavonol synthase (FLS) が必須である（図1）。最近の研究により、シロイヌナズナとウンシュウミカンの FLS がフラバノン(ナリンゲニン)からフラボノール(ケンフェロール)を生成する活性を有する二機能性酵素であることが報告された。本研究ではマメ科植物のフラボノール生合成機構の解明のために、ミヤコグサにおける FLS と FHT の2種類の 2-ODD 遺伝子の構造と機能を解析した。

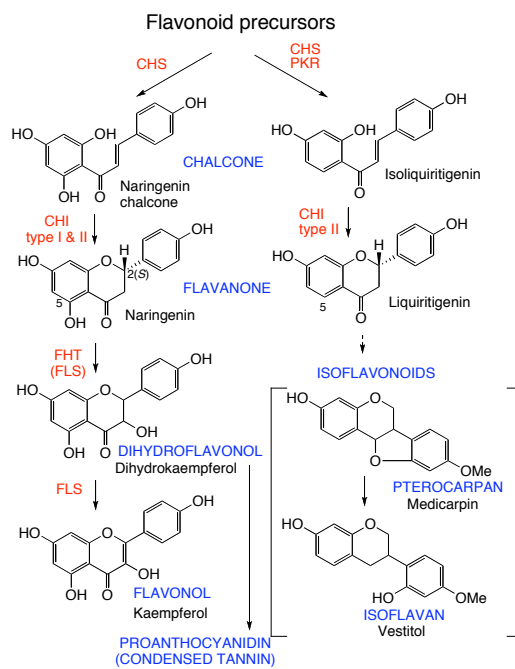


図1. フラボノイド生合成経路。青字はフラボノイドのクラス（骨格）名、赤字は酵素名を示す（略称については本文参照）。

他種植物の FHT のアミノ酸配列を元にしたディジェネレート PCR、3'-および 5'-RACE を行い、全長 CDS を含む cDNA を2種類取得した (FHT1, FHT2)。また、相同性検索により他種植物の FLS 配列と同一性の高い3つの EST 配列を見出した。これらの cDNA を含むゲノムクローンの塩基配列解析をかずさ DNA 研究所に依頼し、得られた塩基配列情報からそれぞれの遺伝子のエクソン・イントロンを推定した。その結果をもとに、全長 CDS を含む3種の FLS cDNA (FLS1, FLS2, FLS3) を RT-PCR により取得した。各 cDNA を pET21a および pET28a ベクターに挿入し、大腸菌 BL21 (DE3) に導入して各酵素タンパク質を発現させた。大腸菌から粗酵素液を調製し、基質とインキュベートした後、酵素反応生成物は ODS カラムまたはキラルセパレーションカラムを用いた高速液体クロマトグラフィー (HPLC) で

分析した。

ゲノムクローンの塩基配列から予想したミヤコグサのFHTおよびFLS 遺伝子とデータベースで公開されているシロイヌナズナの遺伝子の構造を比較すると、これらの遺伝子は全て 3 つのエクソンから構成されており、ファミリーごとにエクソン長がある程度保存されていることが判明した。

In vitro 酵素アッセイの結果、FLS1、FLS2 はジヒドロケンフェロール (ジヒドロフラボノール) からケンフェロールを生成するだけでなく、ナリンゲニンも基質として認識し、ケンフェロールを生成した。すなわち、ミヤコグサの FLS1、FLS2 はシロイヌナズナ、ウンシュウミカンの FLS と同様の不飽和化とヒドロキシル化を触媒する二機能性酵素であることを示しており、二機能性 FLS は種を越えて高等植物に広く分布している可能性が示唆された。光学分割した (2*S*)-および (2*R*)-ナリンゲニンをそれぞれ基質にした場合、FLS1、FLS2 はどちらの異性体も取り込み、ジヒドロケンフェロールとケンフェロールを生成した。シロイヌナズナ、ウンシュウミカンの FLS は、(2*S*)-ナリンゲニンを基質にした場合にケンフェロールを生成したが、(2*R*)-ナリンゲニンを基質にした場合はジヒドロケンフェロールが生成し、ケンフェロールは生成されなかったことが報告されている。同じ二機能性 FLS でも基質の立体選択性が植物によって異なることがわかった。ミヤコグサの FLS によって (2*S*)-ナリンゲニンから生成されるジヒドロケンフェロールの立体構造は FHT による反応産物とは異なることが示唆された。

これまでマメ科植物の FLS 遺伝子パラログを網羅的に解析した例は無い。本研究の成果により、FLS 遺伝子を過剰発現あるいは RNA 干渉によるノックダウンを用いたフラボノールの代謝工学の可能性が開かれた。

② 特異なトリテルペン・シオノンをつくるオキシドスクワレン環化酵素

植物トリテルペノイドは単一の基質 2,3-オキシドスクワレン 2,3-oxidosqualene (OS) の環化と骨格転位によって生じるが、その構造のバラエティーは膨大であり、個々の環状トリテルペンを合成する酵素 OS cyclase (OSC) の微妙な配列の違いによって、きわめて大きな反応特異性の変化がもたらされる。莫大な数の骨格のトリテルペン骨格を形成する OSC の同定と反応の解析、進化過程の検討は、植物二次代謝の多様性の成立要因を明らかにする上で意義深い。植物 OSC の中でもっとも複雑な骨格形成過程を触媒すると予想されていたのがフリーデリンを合成する酵素で、特に A 環の 3-oxo 構造をつくるのが特徴的であるが、酵素は 2010 年まで未同

定であった (図 2)。また特異なバックラン骨格をつくる酵素にも興味を持たれていたが、最近シロイヌナズナとステビアから 2 例が報告された。生薬として使われるキク科シオン *Aster tataricus* の成分シオノンにはバックラン骨格とフリーデリン型の A 環を併せ持つ特異なトリテルペンで、その構造は 1960 年代に G. Ourisson, 高橋武美らによって生合成仮説に基づいて解明され、その後のトリテルペン骨格形成機構の研究の礎となった化合物である。本研究ではその合成酵素を同定し、進化起源を明らかにすることでトリテルペンの多様性の基盤に関する知見を得ることを目指した。

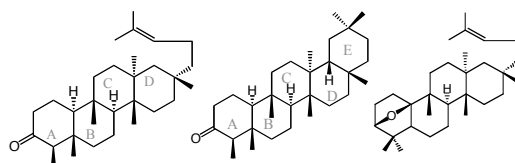


図 2. シオノン、フリーデリン、バックリスオサイドの構造式 (左より)。

シオンより既知の OSC の共通配列に基づいたディジェネレート PCR により得られた OSC cDNA のひとつについて、ラノステロール合成酵素欠損酵母発現系を用い、生成物を HPLC と NMR で詳細に解析した。その結果約 90% のシオノンと少量の β -アミリンやフリーデリンなどを生成する多産物 (multiproduct) OSC の shionone synthase (SHS) が同定された。特異的なプライマーを設計し SHS 遺伝子の発現を検討すると、生薬として使われる地下部に加えて地上部でもシオノンが合成されていることが推定された。SHS 形質転換酵母では 4-エピシオノンも検出され、SHS の本来の生成物がシオノンのエノール体であることがわかった。

関連酵素のステビアの baccharis oxide synthase (BOS)、カラコエの friedelin synthase (FRS) およびシロイヌナズナの baruol synthase (BARS) とともに分子系統樹解析を行うと、SHS はキク科の一部で β -amyrin synthase (BAS) ファミリーから進化した酵素の一つであり、BOS ともっとも近縁であるが、FRS とは離れていた。BARS はシロイヌナズナ特有の一群の酵素の一つであった。しかしこれらの酵素にはアミノ酸配列に特徴があり生成物の A 環近くの保存された DCTAE 配列近辺の変異が反応特異性と関連することが示唆された (図 3)。すなわち一部のキク科でバックラン骨格を形成するよう進化した酵素が 4-エピシオノン型 A 環構造をつくるよう変異して SHS となったと結論された。興味深いことに植物界でフリーデリンの分布は非常に広く一般的な植物生理機能が予

想されるが、シオノンのごく限られたキク科にしか報告しかない。本研究でもそのひとつの *Amphiachyris dracunculoides* について SHS cDNA の存在を検討したが、これまでのところ未検出である。将来シオノンの生産と植物の環境適応の関連に関する検討とあわせ、SHS の出現の要因を研究することは興味深い。

humanLSS	WF	WCHCY	WF	F	VS	DCTAE	Y	SFI
A. a. position	11	22222	33	4	4444444	5	555	
	99	33333	89	4	5555555	0	122	
	25	01237	71	4	3456789	3	814	
Positive site	*	*	*	*	*	*	**	
AtaSHS	WV	WSYCF	WI	F	YSDCTTI	W	III	
StrBOS	WI	WCYCY	WL	F	YSDCTTE	W	SFI	
AtBARS1	IA	WYLF	WL	F	VSDCTAE	W	VIA	
KdFRS	WT	WCYCY	WF	F	YSDCTAE	W	TFI	
KdGLS	WT	WCYCY	WF	F	YSDCTAE	W	TFI	
AseOXA1	WT	WCYCY	WF	F	VSDCTAE	W	TFI	

図 3. SHS と類似 OSC の特徴的なアミノ酸配列。ヒトのラノステロール合成酵素 LSS と比較した。ピンクとグリーンで網かけした残基はそれぞれ生成物の A 環と D 環付近に位置する。SHS の進化の過程で正の選択を受けた可能性のある残基を赤アスタリスクで示した。KdGLS, カランコエ glutinol synthase; AseOXA1, *Aster sedifolius* β-amyrin synthase. 他の OSC は本文参照。

③ アカシアマンギウムでのデオキシフラボノイド生成に関わるカルコン異性化酵素 (CHI)

フラボノイド骨格はフェニルプロパノイドのスターターにポリケタイドの酢酸単位が縮合した構造を持ち、A 環 5 位はマロニル-CoA のカルボニルに由来するヒドロキシル基が置換している。一部のフラボノイドは合成中の還元過程により 5-デオキシ型となり、特異な植物生理活性を持つ (図 1)。マメ科ソラマメ亜科の抗菌物質ファイトアレキシンの多くは 5-デオキシイソフラボノイドで、デオキシ型生成に働くポリケタイド還元酵素 PKR やデオキシ化合物を代謝することのできる II 型カルコン異性化酵素 CHI が働いて生成する。しかし非マメ科植物やソラマメ亜科以外のマメ科植物に見られる 5-デオキシ構造の生合成起源は知られていない。マメ科ネムノキ亜科アカシア属には特徴的な 5-デオキシ型フラボノイドが含まれる。特にプロアントシアニジン (縮合型タンニン) は 5-デオキシ型になることによってオリゴマー生成の際の結合部位の多様性が増し、アカシアの環境ストレス耐性や生態系での優位性に寄与していると期待される。本研究では、耐酸性ストレス能の高い *Acacia mangium* 培養細胞を材料として、ソラマメ亜科で知られている 5-デオキシ構造を構築する酵素が働いている可能性を検討した。

一般植物の I 型 CHI とソラマメ亜科に特徴的な II 型 CHI を区別して増幅するプライマ

ーを用いることにより、培養細胞の mRNA よりそれぞれの断片が増幅された。RACE 法により 2 種の全長の cDNA を得、大腸菌にクローニングして塩基配列を決定した。既知のマメ科および非マメ科の CHI との配列比較や系統樹解析を行うことにより、マメ科の成立時に遺伝子重複による多様化が起き、マメ科特有の機能を獲得したことを推定した。またポリケタイドの還元を行う PKR や 5-デオキシプロアントシアニジン合成に働く可能性のある酵素遺伝子を取得した。今後それらの機能解析を行い、これまで注目されなかった樹木のフラボノイドの多様性と生理機能の関係が明らかになることが期待される。

(2) 二次代謝遺伝子改変植物組織と培養細胞を用いた代謝機能のエンジニアリング

① ミヤコグサ毛状根を用いた CHI の *in planta* 機能解析

前項で述べたようにマメ科ソラマメ亜科では 5-デオキシ型フラボノイドを生成する酵素遺伝子が存在する。ミヤコグサでは I 型 CHI は単一の遺伝子 (*CHI2*) にコードされる一方、II 型 CHI をコードする遺伝子が 2 種 (*CHI1*, *CHI3*) 存在することが知られている。本研究では、両タイプの CHI の植物代謝における意義を明らかにするために、それぞれの遺伝子を RNA 干渉 (RNAi) によりノックダウンさせた毛状根を作製し、そのフラボノイド成分を調べた。この研究は、マメ科固有の 5-デオキシ型フラボノイド生合成経路の上流に位置する CHI の *in planta* 機能解析を通じて、マメ科代謝系のエンジニアリングの可能性を探る試みと位置づけられる。

ミヤコグサの *CHI1* (II 型) および *CHI2* (I 型) の塩基配列を元に RNAi 用ベクターを構築した。これを *Agrobacterium rhizogenes* 15834 株に導入しミヤコグサ幼植物の胚軸に接種し、誘導された毛状根を除菌処理しながら培養し無菌毛状根を確立した。CHI 遺伝子の発現を RT-PCR で調べ、それぞれ 4 系統でターゲットの CHI 遺伝子の転写レベルが低下していることを確認した。

継代 30 日後の毛状根からフラボノイドを抽出し、酸加水分解後 HPLC により分析した。II 型 CHI のノックダウン毛状根ではイソクイリチゲニン (6'-デオキシカルコン) およびクイリチゲニン (5-デオキシフラバノン) が蓄積していた。コントロールではいずれのデオキシ型化合物も検出されず、6'-デオキシカルコンは何らかの 5-デオキシフラボノイドに代謝されたことが予想された。一般にカルコンは酸加水分解処理によりある程度フラバノンに変換されるので、ここで検出されたクイリチゲニンはイソクイリチゲニンから人為的に生じたものと考えられる。す

なわち、II 型 CHI がデオキシカルコンの代謝に必須であることが示された。一方、I 型 CHI のノックダウン毛状根でも、リクイリチゲニンが検出され、ヒドロキシ型のカルコン・フラバノンの蓄積は観察されなかった。このことから、ミヤコグサ毛状根ではヒドロキシ型のカルコンやフラバノンを蓄積させないようなこれまでに知られていない何らかの調節機構が存在することが示唆された。今後その解明を通じ、マメ科固有フラボノイド生合成の合理的なエンジニアリングが可能となることが期待される。

② ミヤコグサ毛状根を用いた FLS の *in planta* 機能解析とフラボノール生合成の光依存性

ミヤコグサ FLS の *in planta* での機能を確認するために、FLS1 遺伝子を異所的過剰発現させる毛状根を作製しその特性を解析した。

カリフラワーモザイクウイルス 35S プロモーターの制御下で FLS1 遺伝子を発現させるバイナリーベクター pGWB2 cFLS1 を作製し、*A. rhizogenes* 15834 株を用いて、pGWB2 cFLS1 が組み込まれた毛状根培養系を 20 系統得た。そのうちの 6 系統で導入した FLS1 遺伝子が発現していることを RT-PCR によって確認した。

継代後 30 日後の毛状根をエタノールで抽出し、酸加水分解処理後に UPLC を用いてフラボノイドアグリコンを分析した (図 4)。ミヤコグサ地上部の主要なフラボノールであるケンフェロールとケルセチンの標品と UV およびマススペクトルを比較することで両者を同定した。その結果、通常の暗黒化での培養では、コントロール (FLS1 のかわりに GUS 遺伝子を導入) 毛状根、FLS1 過剰発現毛状根いずれも全くフラボノールが検出されなかった。一方、光照射 (16 時間日長) 条件で培養した場合にはいずれの毛状根でもケンフェロール、ケルセチンの蓄積が確認され、FLS1 過剰発現毛状根 (FLS1 8、FLS1 19) ではコントロールよりも有意に蓄積量が多かった (図 4)。

フラボノール生合成経路から分岐して生成する縮合型タンニン類は暗所培養時に蓄積した (図 4) ことから、フラボノールの前駆物質であるフラバノンおよびジフラボノールは暗所で生成されると考えられる。すなわち FLS が機能する際に未知の光依存的な過程が必須であることが示唆された。

また FLS1 遺伝子のプロモーターにレポーター遺伝子 GUS をつないだベクター pGWB FLS1 pro::GUS を作製し、pGWB2 cFLS1 と同様に毛状根に導入した。GUS が発現している領域を組織化学的に調べたところ、根端分裂組織から伸長域にかけてシグナルが検出された。このことから、フラボノールの生合成

調節が毛状根の成長と密接に関連していることが示唆された。

本研究の結果、光照射に由来する未知のフラボノール生合成調節機構の存在が示唆された。今後、フラボノール生合成に対する照射光の波長作用スペクトルや、各種植物ホルモンおよびその阻害剤の影響を調べることで、フラボノール生合成調節の分子機構が解明されると考えられる。将来、光照射と関連する代謝調節機構が明らかになれば、それは新たな代謝エンジニアリング手法の開発につながることを期待される。

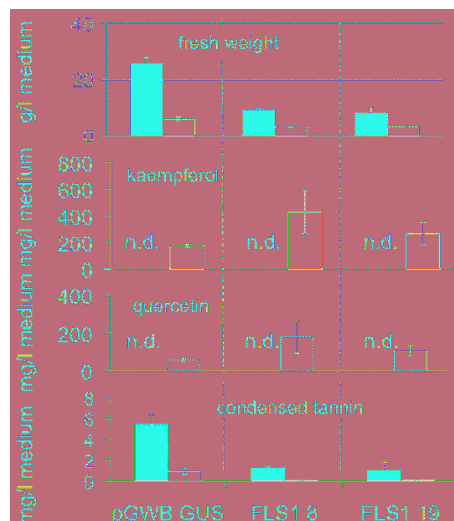


図 4. 毛状根の成長およびフラボノイド蓄積。■、暗黒化培養；□、16 時間明期/8 時間暗期条件；n. d.、検出限界以下。縦棒は標準誤差 (n=3-4) を示す。

③ ミヤコグサ培養細胞の微生物シグナルに対する応答

きわめて多様な植物二次代謝機能を、メタボリックエンジニアリングにより人間生活に役立てようとするとき、ひとつの手段として植物培養細胞を利用して外部刺激により代謝能を変化させ、エンジニアリングの効率を高めることが考えられる。マメ科植物ミヤコグサの実生において、根粒菌の感染に関連する化学シグナルのいくつかは防御応答も引き起こし、イソフラボノイド型ファイトアレキシン (PA) の生産・分泌をもたらすことを見出してきた。本課題では、同植物の培養細胞に対する微生物関連分子パターン MAMPs の作用を解析し、エンジニアリングのための基礎的知見を得ることとした。

MS 液体培地 (1 mg/l 2,4-D, 0.1 mg/l カイネチン、pH 5.8) 暗所で振盪培養したミヤコグサの細胞を用い、継代後 10 日目 (対数増殖期初期) に各種処理を行い 24 時間後に生成物を解析した。UPLC/MS/MS による解析で、培養細胞では MAMPs 処理により、PA として実

生で見られたベスティオールに加え、その合成の直前の前駆体であるメディカルピンが分泌されることが明らかになった (図1)。

根粒菌の共生シグナル Nod Factor (NF) 及び糖質 MAMPs としてキチン(0.1 mg/ml)、キトサン(0.1 mg/ml)、部分的脱アセチル化キチン (食品添加用キトサン; 0.1 mg/ml) に対する PA の生産応答を調べた (図5)。全てのサンプルからメディカルピンが検出されたが、多くの場合ベスティオールの分泌量はわずかであった。しかし部分的脱アセチル化キチン処理によりベスティオールとメディカルピンともに高い量が検出された。NF 処理では、NF の濃度が高いと分泌される PA の量が若干増える結果となった。

細菌の鞭毛タンパク質フラジェリンの N 末端側にある保存性の高いペプチド flg22 (5 μ M) に対して培養細胞は非常に強い応答を示し多量のベスティオールとメディカルピンを分泌したが、共生根粒菌 *M. loti* 由来の flg22mlr (10 μ M) に対してはほとんど反応せず少量のメディカルピンが検出されたのみであった (図5)。また、flg22 に応答した PA 生産は、MAPK 経路の阻害剤である U0126 や PD98059 により 30%~50%抑制された。

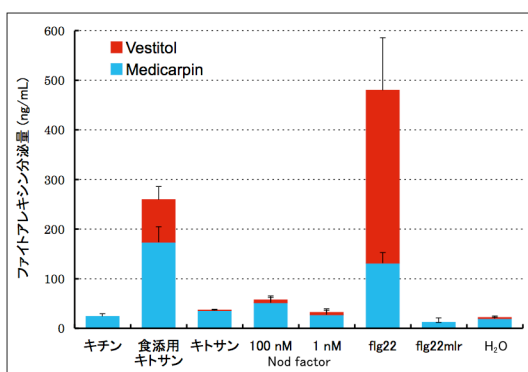


図5. 各種MAMPsに対する培養細胞のPA生産応答。

これらの結果は共生微生物由来シグナルに対しては培養細胞の PA 応答が抑制される傾向があること、キチン関連 MAMPs に対する未知の受容体が存在することなどを示唆している。また実生と培養細胞では MAMPs に対する PA 生産に相違が見られ、実生では PA 合成系の最終産物のみが培地中に分泌されたのに対して、培養細胞の分泌物は組成が複雑で、PA 系では中間産物のメディカルピンがより多量に見出された。このような違いは、まさに植物天然物合成の versatility を体現しており、その原因の追究は代謝工学的応用に極めて有用な知見につながるものと考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者に

は下線)

[雑誌論文] (計7件)

- ① Sawai, S., Uchivama, H., Mizuno, S., Aoki, T., Akashi, T., Ayabe, S., Takahashi, T., Molecular cloning of a cDNA encoding an oxidosqualene cyclase that yields shionone, a unique tetracyclic triterpene ketone of *Aster tataricus*. FEBS Letters, 査読有, 585, 2011, 1031-1036.
- ② 青木俊夫, 明石智義, 内山寛, 綾部真一, マメ科特異的 5-デオキシ型イソフラボノイド生合成遺伝子の解析からわかってきたこと、植物の生長調節、査読有、44、2009、31-42.

[学会発表] (計14件)

- ① 谷水馬和ら、マメ科ネムノキ亜科 *Acacia mangium* のカルコン異性化酵素遺伝子のクローニングと機能解析、第29回日本植物細胞分子生物学会大会、2011年9月7日、九州大学箱崎キャンパス(福岡)
- ② Ayabe, S. et al., Shionone synthase, an oxidosqualene cyclase of an Asteraceae plant that yields a unique tetracyclic triterpene ketone: molecular cloning and evolutionary view, XVIII International Botanical Congress (第18回国際植物学会議)、2011年7月29日、Melbourne Congress and Exhibition Centre (オーストラリア・メルボルン)

[図書] (計1件)

- ① Ayabe, S., Uchivama, H., Aoki, T., Akashi, T., Elsevier, Plant Phenolics: Phenylpropanoids. In: Comprehensive Natural Products II: Chemistry and Biology, Vol. 1, 2010, 1007 (pp. 929-976)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

綾部 真一 (AYABE SHIN-ICHI)
 日本大学・生物資源科学部・教授
 研究者番号: 40050679

(2) 研究分担者

青木 俊夫 (AOKI TOSHIO)
 日本大学・生物資源科学部・准教授
 研究者番号: 80287606

(3) 連携研究者

内山 寛 (UCHIYAMA HIROSHI)
 日本大学・生物資源科学部・准教授
 研究者番号: 40232871