

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 20 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25292065

研究課題名(和文)カルラクトンからストライゴラクトンに至る生合成経路の解明

研究課題名(英文)Elucidation of biosynthetic pathway from carlactone to strigolactones

研究代表者

杉本 幸裕 (SUGIMOTO, Yukihiro)

神戸大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：10243411

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：Strigolactone (SL)を生産する様々な植物によるcarlactone (CL)、carlactonoic acid (CLA)、5-deoxystrigol (5-DS)、4-deoxyorobanchol (4-DO)の変換を調べた。CLとCLAはSLの共通の前駆体であった。4-DOを経由せずにorobancholを生合成する植物が複数見出された。一方、strigolやsorgomolは5-DSを経由して生合成されることがほとんどであったが、コウモリカズラでは5-DSを経由せずにstrigolが生合成された。

研究成果の概要(英文)：Plausible biosynthetic precursors of strigolactones (SLs) were applied to SL-producing plants and conversion of the precursors to SLs was analyzed. The conversion of carlactone (CL) to carlactonoic acid (CLA) was a common reaction among the plants. Sorghum converted CL and CLA to 5-deoxystrigol (5-DS) and sorgomol, and 5-DS to sorgomol. Moonseed converted CL and CLA to strigol but not to 5-DS. The plant did not convert 5-DS to strigol, suggesting that 5-DS is not a precursor of strigol in moonseed. Coincidentally, moonseed converted exogenously applied CL to an unknown metabolite. Molecular mass of the metabolite was larger than that of CL by 16 and its major fragment ion smaller than that of CL by 2, suggesting that it is most probably a hydroxylated product of CL. Similarly, 4-deoxyorobanchol is not a precursor of orobanchol in cowpea. These results demonstrate that biosynthetic pathway of hydroxyl SLs does not necessarily pass through their respective deoxy SL as a precursor.

研究分野：生物有機化学

キーワード：カルラクトン ストライゴラクトン 生合成

1. 研究開始当初の背景

ストライゴラクトン (strigolactone, SL) は、ストライガ属 (*Striga* spp.) およびハマウツボ属 (*Orobanch* spp.) の根寄生雑草種子の発芽を誘導する物質として同定された。後に植物と共生するアーバスキュラー菌根菌の菌糸分岐を誘導する物質と同一であることが判明した。さらに、植物の枝分かれを抑制する機能が判明し、植物ホルモンの一種と考えられるようになった。他の植物ホルモンとは異なり、SL には生理活性を有する多数の類縁体が見出されていた。研究開始時点で天然から単離・構造決定されていた SL は 10 を超えていた。立体化学を考慮しなければ一連の類縁体は、5-deoxystrigol (5-DS) あるいは 4-deoxyorobanchol (4-DO) を共通の構造として有しており、6 員環 (A 環)、5 員環 (B 環) とラクトン (C 環) が連なった三環性部分およびエノールエーテルで結合したメチルフラノン (D 環) から成る。Strigol、orobanchol、sorgomol に代表されるように、一連の SL はいずれも 5-DS/4-DO の A 環あるいは B 環が酸化修飾を受けている。SL は当初セスキテルペンと考えられていたが、後にアポカロテノイドであることが判明した。枝分かれの表現型を示す SL 生合成欠損変異体の解析から、原因遺伝子として鉄含有タンパク質をコードする D27、カロテノイド開裂酵素をコードする CCD7 と CCD8、およびシトクロム P-450 である MAX1/CYP711 が単離同定された。D27 が β -carotene の 9 位をシス-トランス異性化すること、異性化反応産物の 9-*cis*- β -carotene は CCD7 と CCD8 により酸化的に開裂されたのち自発的に分子内転移し、SL の D 環に相当するメチルフラノンを有する carlactone (CL) に変換されることが報告されていた。しかし、CL は組換え酵素により生成することは確認されてはいたものの植物体からは検出されていなかった。天然から単離された全ての SL の D 環 2' 位の絶対立体配置は R であるが、酵素反応で生成した CL について、相当する C-11 位の絶対立体配置は明らかにされていなかった。また、研究代表者らが [6-²H] 5-DS の各立体異性体をいくつかの生産系に投与して SL への取り込みを調べた結果、内生の 5-DS が確認できるソルガムでは sorgomol に変換されたが、内生 5-DS が確認できないコウモリカズラでは strigol への変換は LC-MS/MS の検出限界以下であった。このことは、SL 生合成には 5-DS を経由する経路としない経路が存在することを示唆していた。

2. 研究の目的

CL の C-18 位が水酸化、C-19 位がカルボキシル化され B 環と C 環が連続的に閉環して 5-DS/4-DO が生成し、さらに 5-DS/4-DO の A 環あるいは B 環が位置選択的な酸化修飾を受けることにより一連の SL が生合成

されるとの仮説のもと、個々の変換反応を詳細に解析し、CL から 5-DS/4-DO、strigol、sorgomol、orobanchol に至る経路を解明することを目的とした。具体的には次の(1)-(4)に取り組むこととした。

(1) CL を β -carotene から酵素的に合成し、SL の D 環 C-2' 位に相当する C-11 位の絶対立体配置を決定するとともに植物での CL の存在を確認する。また、CL の効率的な有機合成法を確立する。

(2) 様々な SL 高生産植物に安定同位体で標識した CL と 5-DS/4-DO を代謝させ、CL は全ての SL の前駆体であるかどうか、また、全ての SL は 5-DS/4-DO を経由して生合成されるかどうかを明らかにする。

(3) 様々な SL 生産植物由来の MAX1/CYP711 遺伝子を異種生物で発現させ、CL を基質とした酵素反応生成物を同定する。

(4) CL およびその酸化物あるいは 5-DS/4-DO の酸化に関わるさらなる酵素遺伝子を探索し、strigol、sorgomol、orobanchol 等の生合成経路を明らかにする。

3. 研究の方法

先行研究を参考にして、ソルガム由来の CCD7 および CCD8 を用いて CL を酵素合成した。また、研究開始後に他の研究グループから SL 生合成関連化合物として carlactonoic acid (CLA) および methyl carlactonoate (MeCLA) が同定されたことを受けて、それぞれの化合物を報告された方法に従って合成した。SL 高生産系に CL、CLA および 5-DS/4-DO を投与し、水耕液あるいは培地の中に含まれる SL を LC-MS/MS 分析することで変換を確認した。実験に用いる植物を、カロテノイド生合成の鍵酵素である phytoene desaturase の阻害剤である fluridone (FL) で処理することで、分泌される SL をほぼ検出限界以下にまで抑えることができたため、計画していた基質の安定同位体標識は行わなかった。いくつかの植物について、異なる栽培条件での SL の蓄積および既知の SL 生合成関連遺伝子の発現の変動を比較して、さらなる SL 生合成酵素遺伝子の候補を選抜した。これらの組み換え酵素を作製して酵素アッセイを行い、新規な生合成遺伝子の同定を目指した。

4. 研究成果

(1) 基質の調製

既往の報告 (Alder et al., 2012) を参考にソルガムの遺伝子配列を用いて CCD7 および CCD8 組換えタンパク質を調製した。これら酵素により、9-*cis*- β -carotene を基質として CL を酵素合成した。基質の 9-*cis*- β -carotene はドナリエラ (*Dunaliella salina*) 粉末よりヘキサンで抽出しシリカゲルカラムにより精製した。酵素反応生成物はジエチルエーテル-石油エーテル混合溶液で抽出し、シリカゲルカラムで精製後、HPLC で分取した。CD スペク

トルを測定した結果、218 nm および 266 nm をピークとする正のコットン効果を示し、SL の D 環 C-2'位に相当する C-11 位の絶対立体配置が *R* であることを確認した。CLA および MeCLA のラセミ体は既往の報告に準じて合成し (Abe et al., 2014) シリカゲルカラムで精製後、HPLC で分取した。CL の合成も繰り返し試みたが、酵素合成を上回る効率で目的物質を得ることは困難であった。5-DS と 4-DO のラセミ体は以前に報告したように調製した (Nomura et al., 2013)。

(2) SL 生合成に共通の経路

以下に論じる、コウモリカズラ培養根を除く全ての植物材料において、FL 処理によって分泌される SL 量を LC-MS/MS 分析の検出限界以下にまで抑えることができた。また、酵素合成した CL は CLA および SL に変換された。これらのことから、SL が apocarotenoid であることを確認するとともに、CLA までは共通の生合成経路であることを明らかにした。また、D 環の C-2'位の絶対立体配置は CL の C-11 位と同じであると結論された。

(3) Sorgomol 生合成

Sorgomol を生産するワタ品種とソルガム品種 (Sudax) を用いた。ソルガムは 40% Long Ashton 水耕液、ワタは 1/4 Hoagland 水耕液で 2 週間栽培し、その後 3 日間は終濃度 1 μ M FL を含む水道水で栽培した。培地を終濃度 1 μ M FL を含む水道水に換え、酵素合成した CL (終濃度 0.18 μ M) あるいは有機合成した CLA (ca. 1.5 μ M)、5-DS (0.012 μ M) を投与した。24 時間後に培養液を回収し、SL を含む画分を粗精製した後、LC-MS/MS 分析した。

FL で SL の生合成を抑えたソルガムに CL を投与した結果、5-DS と sorgomol が検出された。シグナルは微弱ではあったが CLA も検出された。CLA の投与により、5-DS、sorgomol が検出された。また、5-DS を投与したときにも sorgomol が検出された。これらのことから、CL が CLA、5-DS を経由して sorgomol に変換されることが確認された。CL を投与したときに、CLA がほとんど検出できなかった理由は、CL から CLA へよりも、CLA から 5-DS への変換の方が速く、中間体である CLA が蓄積しなかったためと考えられた。ソルガムで CL が CLA に変換されることは、異種発現させたソルガム由来の CYP711 が *in vitro* で CL を CLA に変換したことで裏付けられた。

ワタについても、FL で SL の生合成を抑えた条件で CL を投与すると、CLA、5-DS、sorgomol が検出され、CLA を投与したときには、5-DS、sorgomol が検出された。また、5-DS を投与したときにも sorgomol が検出された。このことから、ソルガム同様に CL が CLA、5-DS を経由して sorgomol に変換されることが確認された。

(4) Strigol 生合成

Strigol を生産するワタ品種とコウモリカズラ培養根を材料とした。ワタは(3)で記載した通りに栽培し基質を投与した。コウモリカズラ培養根は、B5 培地で 50 日培養後、FL を投与したリン酸を含まない B5 培地に移して 24 時間培養した。その後、FL とともに基質を加えた培地に移して 24 時間培養した。培養液に含まれる SL を粗精製し LC-MS/MS 分析に供した。

FL で SL の生合成を抑えたワタに CL を投与したときには、CLA、5-DS、strigol が検出された。CLA を投与したときには、5-DS、strigol が検出された。また、5-DS を投与したときには strigol が検出された。これらのことから、CL が CLA、5-DS を経由して strigol に変換されることが確認された。

一方、コウモリカズラ培養根では 5-DS は FL 処理の有無にかかわらず検出されなかった。CL を投与すると、CLA、strigol は検出されたが 5-DS は検出されなかった。CLA を投与しても strigol は検出されたが、5-DS は検出されなかった。5-DS を投与した場合には、strigol および 5-DS はほとんど検出限界以下であった。FL 処理しても根培養系ではわずかに strigol が検出されることがあったので、[6-²H]5-DS の投与実験も行った。その結果、検出される strigol は標識されておらず、FL で生成を抑えきれなかった内生の代謝産物と確認された。これらのことから、コウモリカズラ培養根では 5-DS は strigol に変換されず、CL、CLA は 5-DS を経由せずに strigol へと変換されると結論づけた。

以上から、ワタとコウモリカズラでは CLA までは共通であるが、CLA から strigol への変換では、前者が 5-DS を経由するのに対し、後者は経由しないことが示された。

コウモリカズラにおける strigol の生合成前駆体を探索すべく、多量に CL を投与し代謝物を質量分析した結果、CL よりも分子量が 16 大きく、脱水ピークが観測されることから水酸基を有すると考えられる成分の生成が認められた。構造の解明には至っておらず strigol に変換されるかどうかも確認できていないが、strigol の前駆体であると仮定すると、A 環 4 位が水酸化された化合物でと考えられる。

(5) Orobanchol 生合成

ササゲ、アカクローバーを用いた。いずれも 1/4 Hoagland 水耕液で 2 週間栽培し、その後 3 日間は終濃度 1 μ M FL を含む水道水で栽培した。培地を終濃度 1 μ M FL を含む水道水に換え、CL、CLA あるいは 4-DO を投与した。

FL で SL の生合成を抑えた両植物に CL を投与すると、CLA、orobanchol が検出され、CLA を投与したときには、orobanchol のみが検出され、無処理の水耕液を含めて 4-DO は検出されなかった。また、4-DO を投与したときは orobanchol への変換は認められなかつ

た。このことから、ササゲとアカクローバーにおいては CL、CLA が 4-DO を經由せずに orobanchol に変換されることが確認された。

イネでは、4-DO を經由して orobanchol が生成すると報告されているのに対し、ササゲ、アカクローバーでは 4-DO を經由せずに orobanchol が生成することが明らかとなった。Orobanchol 前駆体を探索したが、コウモリカズラにおける strigol 生合成と違って、CL あるいは CLA の水酸化物と考えられる成分は見出されなかった。

(6) Helioactone 生合成

ヒマワリとコスモスを用いた。1/4Hoagrand 水耕液で 2 週間栽培し、いずれも SL 生産量が少なかったため 3 個体まとめて 3 日間、FL を含む水道水で栽培した。培地を FL を含む水道水に換え、CL、CLA あるいは MeCLA を投与した。

FL 処理することで、strigol や orobanchol 等の canonical SL と同様に helioactone の生合成も抑えられた。CL、CLA、MeCLA のいずれも helioactone に変換された。また、CL の投与では CLA が検出され、CLA の投与では MeCLA が検出された。コスモスも helioactone の生合成量が少なかったため、3 個体用いて実験を行った。ヒマワリ同様に FL 処理で helioactone が検出されなくなり、さらなる CL、CLA の投与によって helioactone が検出された。また、CL 投与では CLA が検出された。

これらの投与実験の結果から、CL は CLA、MeCLA を経て helioactone に変換されることが考えられた。酵素合成した CL が変換されたことから、推定構造を報告 (Ueno et al., 2014) した際には確定できなかった helioactone の C-11 位の絶対立体配置は R であると結論づけられた。

P450 阻害剤である uniconazole-P の処理で CLA、MeCLA の helioactone への変換効率が上昇したため、この変換には P450 が関与していないと考えられた。また、helioactone を代謝する P450 が存在する、あるいは CLA や MeCLA が P450 によって helioactone 以外の化合物に変換される経路が存在し、その変換が阻害されたことで helioactone が増加したと考えられた。Helioactone は A 環の構造から lutein や zeaxanthin などから生合成される可能性もある。本研究で他の経路を否定する実験結果は得られていないものの、MeCLA が helioactone に変換されることは確認された。

(7) Sorgomol Synthase の同定

Sorgomol を生産するソルガム品種 Sudax において、(4)に記した通り、5-DS が sorgomol に変換されることを明らかにした。この変換が P450 阻害剤である uniconazole-P によって阻害されることから、水酸化反応には P450 が関わっていると考えられた。

Sorgomol を生産するソルガム品種 Sudax をリン酸が豊富な条件 (+P) および欠乏した条件 (-P) で水耕栽培し、それぞれの根滲出物を回収し、SL を酢酸エチルで抽出後、シリカゲルクロマトグラフィーによる簡易精製を行い、LC-MS/MS 分析に供した。その結果、-P 条件では +P 条件よりも有意に多量の 5-DS、sorgomol を生産していることが確認された。この時、-P 条件では +P 条件よりも SL 生合成遺伝子の発現量が増加していることが予想された。これを検証するために、それぞれのソルガム根より Total RNA を抽出し、cDNA の合成を行い、リアルタイム PCR 解析を行った。併せて、5-DS は生産するが、sorgomol はほとんど生産しない品種である Abu70 についても同様に解析を行った。

解析の結果 Sudax 由来の cDNA で、既知の SL 生合成遺伝子である *D27*、*CCD7*、*CCD8*、*CYP711* と同様に、+P 条件よりも -P 条件において発現量が 2 倍以上に増加する複数の候補遺伝子を見出した。これらは EST 解析の結果とも良い一致を示した。一方、Abu70 由来の cDNA を用いた時には、既知の生合成遺伝子の変動は Sudax での結果と同様であったが、選抜した候補遺伝子の発現量は +P 条件、-P 条件においてほとんど変わらない、もしくは減少する傾向が見られた。これらの結果から、*Sb-SOR* と名付けた遺伝子が 5-DS から sorgomol への変換に関わっていることが強く示唆された。

選抜した候補遺伝子である *Sb-SOR* の全長配列の取得を試みた。-P 条件で栽培した Sudax の cDNA を鋳型として PCR を行った。増幅した目的サイズ付近のバンドを切り出し、TA クローニングを行い、シーケンシングにより配列の確認を行った。その結果、全長配列の取得に成功した。

Sb-SOR をアミノ酸配列は変えずに、塩基配列を大腸菌発現に適したコドンユーセージに改変した遺伝子を合成した。クローニングベクターに挿入された人工合成遺伝子を制限酵素によって切り出し、大腸菌発現用ベクター pCWori+ とライゲーションし、P450-pCWori+ コンストラクトを作製した。作製した発現ベクターを用いて、大腸菌発現系によってタンパク質の発現を行った。回収した菌体を破碎し、超遠心を行うことで上清画分、膜画分に分離した。膜画分を Triton X-100 で可溶化し、さらに超遠心することで可溶化画分を得た。上清画分、膜画分、可溶化画分をそれぞれ SDS-PAGE に供したところ、目的のサイズである 50 kDa 付近にバンドはほとんど確認できなかったが、CO 差スペクトルを測定すると、活性型 P450 に特徴的な 450 nm 付近の吸収波長のピークを確認できたため、活性型 P450 タンパク質が発現していることが確認できた。中でも、可溶化画分で最も顕著に 450 nm 付近の吸収波長のピークが得られた。

Sb-SOR 粗酵素と反応させて得た生成物を

酢酸エチルで抽出し LC-MS/MS 分析に供した結果、sorgomol 標品と一致する挙動を示す成分が確認された。この結果から、Sb-SOR は 5-DS の 9 位を水酸化し、sorgomol を生成する活性があることが明らかとなった。Sb-SOR の植物個体での機能を確認するため、5-DS を生産するが sorgomol は生産しない植物の形質転換を進めている。形質転換植物あるいは培養根が確立できたら、生産する SL のプロファイルを調べる予定である。

以上に述べたように、調べた全ての植物において CL から CLA までの変換は SL の生合成に共通であることを見出した。また、CLA は canonical、non-canonical にかかわらず全ての SL の共通の前駆体であることも判明した。4-DO を経路しないで orobanchol を生合成する植物が複数見出されたことから、イネで報告された 4-DO を経路した orobanchol の生合成は普遍的ではないと考えられる。一方、strigol や sorgomol は 5-DS を経路して生合成されることがほとんどであった。例外的にコウモリカズラでは 5-DS を経路せずに strigol が生合成された。コウモリカズラでは CL の C-4 位に水酸基が導入されてから BC 環が形成されると予想される。

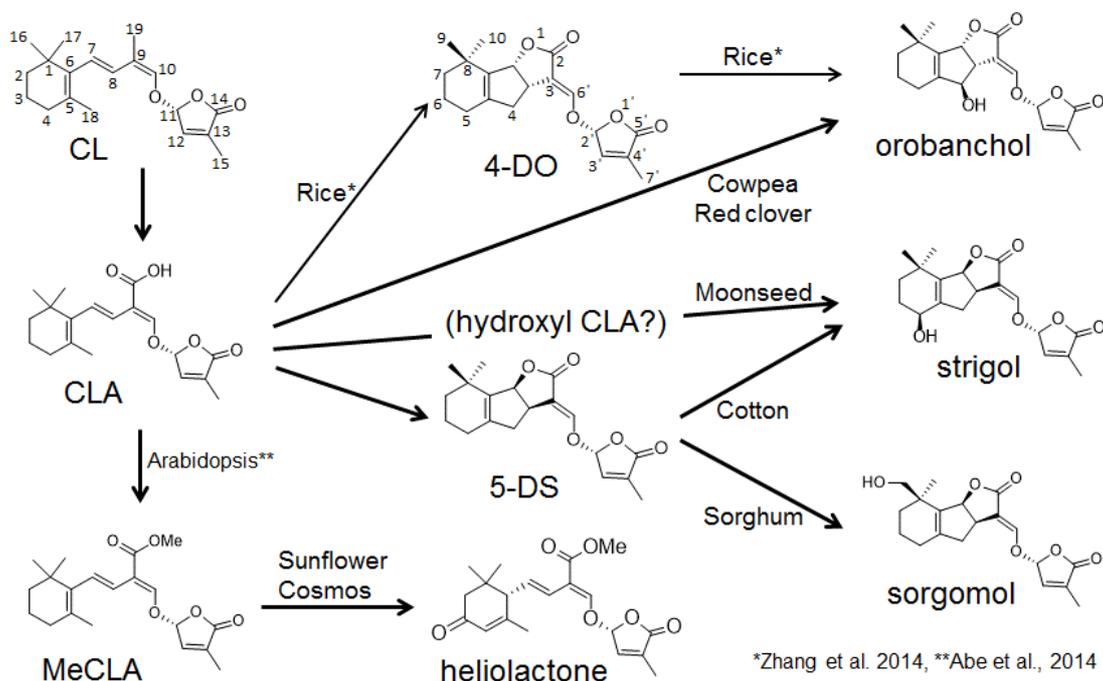
本研究を実施している間に国内外のいくつかの研究グループから SL 生合成に関する新たな知見が相次いで報告されてきた。それらと本研究で得られた知見とを合わせて、現時点で考えられる SL 生合成の全体像を下の図にまとめた。BC 環形成については、唯一、イネにおける Zhang et al. (2014) の報告があるが、上述のように、CYP711 が触媒するこの反応には普遍性はないと考えられる。BC 環形成機構の解明が SL 生合成研究に残された最大の課題と言える。

5. 主な発表論文等 〔雑誌論文〕(計4件)

- Motonami, N., Ueno, K., Nakashima, H., Nomura, S., Mizutani, M., Takikawa, H., Sugimoto, Y.: Bioconversion of 5-deoxystrigol to sorgomol by the sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench, *Phytochemistry*, **93**, 41-48, 2013
- Ueno, K., Furumoto, T., Umeda, S., Mizutani, M., Takikawa, H., Batchvarova, R., Sugimoto, Y.: Heliolactone, a non-sesquiterpene lactone germination stimulant for root parasitic weeds from sunflower, *Phytochemistry*, **108**, 122-128, 2014
- Ueno, K., Ishiwa, S., Nakashima, H., Mizutani, M., Takikawa, H., Sugimoto, Y.: Regioselective and stereospecific hydroxylation of GR24 by *Sorghum bicolor* and evaluation of germination inducing activities of hydroxylated GR24 stereoisomers toward seeds of *Striga* species, *Bioorganic and Medicinal Chemistry* **23**, 6100-6110, 2015
- Ueno, K., Sugimoto, Y., Zwanenburg, B.: The genuine structure of alectrol: End of a long controversy, *Phytochemistry Reviews*, **14**: 835-847, 2015

〔学会発表〕(計18件)

- Ueno K., Motonami N., Nakashima H., Nomura S., Mizutani M., Takikawa H., Sugimoto Y.: The bioconversion of 5-deoxystrigol to monohydroxylated strigolactones by plants, 12th World Congress of Parasitic Plants (2013)
- Sugimoto Y., Nomura S., Nakashima H., Mizutani M., Takikawa H.: Structural requirements of strigolactones for germination induction and inhibition of *Striga gesnerioides* seeds, 12th World Congress of Parasitic Plants (2013)



桑原一真、上野琴巳、三沢典彦、水谷正治、杉本幸裕：β - カロテン生産菌を用いたストリゴラクトン生合成中間体カルラクトン酵素合成の試み、植物化学調節学会第 48 回大会 (2013)

上野琴巳、本並宜子、中島瞳、水谷正治、滝川浩郷、杉本幸裕：植物における 5-デオキシストリゴールからモノヒドロキシストリゴラクトンへの変換、植物化学調節学会第 48 回大会 (2013)

上野琴巳、本並宜子、中島瞳、水谷正治、滝川浩郷、杉本幸裕：ソルガムにおける 5-deoxystrigol から sorgomol への変換反応、日本農芸化学会大会 (2014)

Ueno, K., Nakashima, H., Mizutani, M., Takikawa, H., Sugimoto, Y.: Oxidative metabolism of 5-deoxystrigol in plants. 1st International Congress on Strigolactones (2015)

上野琴巳、中島瞳、水谷正治、滝川浩郷、杉本幸裕：植物における 5-deoxystrigol 立体異性体の水酸化反応とストリゴラクトン前駆体の探索、第 50 回植物化学調節学会 (2015)

石輪俊典、上野琴巳、鈴木秀幸、水谷正治、杉本幸裕：ソルガムにおける Sorgomol 合成酵素遺伝子の同定及び機能解析、第 50 回植物化学調節学会 (2015)

井関萌絵、水谷正治、滝川浩郷、杉本幸裕：様々な植物におけるストリゴラクトン生合成の多様性の解析、第 50 回植物化学調節学会 (2015)

森采美、上野琴巳、鈴木秀幸、水谷正治、杉本幸裕：ササゲにおける orobanchol 生合成遺伝子の解明に向けた RNA-seq 解析、第 50 回植物化学調節学会 (2015)

Sugimoto, Y., Takikawa, H.: Strigolactones as germination stimulants for root parasitic weeds (invited). International Chemical Congress of Pacific Basin Societies 2015 (2015)

石輪俊典、上野琴巳、鈴木秀之、水谷正治、杉本幸裕：ソルガムにおける sorgomol synthase 遺伝子の同定及び機能解析、日本農芸化学会大会 (2016)

Mizutani, M., Ishiwa, S., Suzuki, H., Takikawa, H., Sugimoto, Y.: Identification of sorgomol synthase, an enzyme catalyzing conversion of 5-deoxystrigol to sorgomol in sorghum, 22nd International Conference on Plant Growth Substances (2016)

井関萌絵、水谷正治、滝川浩郷、杉本幸裕：カーラクトンからストリゴラクトンへの変換における多様性の解析、植物化学調節学会 (2016)

森采美、井関萌絵、水谷正治、杉本幸裕：ササゲにおける CYP711A 酵素の機能解析、植物化学調節学会 (2016)

支田香澄、水谷正治、杉本幸裕：ソルガムにおける CYP711A 酵素の機能解析、植物化学調節学会 (2016)

Iseki, M., Mizutani, M., Takikawa, H., Sugimoto,

Y.: Differential pathways for conversion of carlactone to strigolactones. 2nd International Congress on Strigolactones (2017)

Mori, A., Shida, K., Iseki, M., Mizutani, M., Sugimoto, Y.: Functional characterization of CYP711A family in sorghum and cowpea. 2nd International Congress on Strigolactones (2017)

〔図書〕
(計 0 件)

〔産業財産権〕
○出願状況 (計 0 件)
○取得状況 (計 0 件)

〔その他〕ホームページ
<http://www.edu.kobe-u.ac.jp/ans-phytochem/lab/2013/toplab.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

杉本 幸裕 (SUGIMOTO, Yukihiro)
神戸大学大学院農学研究科教授
研究者番号：1 0 2 4 3 4 1 1

(2) 研究分担者

中島 瞳 (NAKASHIMA, Hitomi)
神戸大学大学院農学研究科学術推進研究員
研究者番号：3 0 5 9 8 7 7 7

(3) 連携研究者

水谷 正治 (MIZUTANI, Masaharu)
神戸大学大学院農学研究科准教授
研究者番号：6 0 3 0 3 8 9 8