

令和 6 年 5 月 22 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20H02922

研究課題名(和文)植物のモミラクトン生合成遺伝子クラスター制御におけるシス・トランス因子の進化動態

研究課題名(英文) Evolutionary dynamics of cis-trans factors on the regulation of plant gene cluster for diterpenoid momilactone.

研究代表者

岡田 憲典 (Okada, Kazunori)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・准教授

研究者番号：20312241

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：植物の耐病性に寄与する抗菌物質モミラクトンなどのジテルペン型ファイトアレキシン(DP)の生産制御機構について、栽培イネと野生イネのゲノム比較およびトランスクリプトーム解析から、DPF転写因子とN-boxが進化的に保存された中心的な役割を担う転写制御システムであることを示した。蘚類ハイゴケのモミラクトンB合成酵素遺伝子を特定し、染色体上で、モミラクトンA生合成遺伝子クラスターと離れて存在する様子を抽出した。得られた成果は、イネ属のDP生合成遺伝子クラスター制御におけるcis-trans制御システムの進化軌跡を示すもので、ハイゴケにおける制御機構との比較においても重要な情報となる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物に競争力を与えるモミラクトンは重要作物の栽培イネのみならず、野生イネやイヌビエ、蘚類ハイゴケなど進化的に離れた植物種でも遺伝子クラスターと共に維持されている。本研究では、その制御機構の一端を明らかにした。得られた成果は、この遺伝子クラスターのcis-trans転写制御機構が、野生イネから栽培イネまでの進化過程で保存されたシステムあり、イネ以外の作物などにおけるモミラクトンの生物活性の利用の観点で、生産制御の面から学術的に価値があるだけでなく、将来的な環境保全型の農業の確立において、植物種を超えた転写制御システムを用いた有用形質の導入を目指す上で重要な情報を与えるものであり社会的意義をもつ。

研究成果の概要(英文)：Genomic comparison and transcriptome analysis of cultivated and wild rice plants showed that the DPF transcription factor and the N-box cis-element are evolutionarily conserved transcriptional regulatory systems that play a central role in regulating the production of diterpene-type phytoalexins (DP) such as momilactone, an antibacterial substance that contributes to disease resistance in rice. Besides, we identified the Momilactone B synthase gene in bryophyte *Calohypnum plumiforme* and detected how it exists on chromosomes and apart from the Momilactone A biosynthesis gene cluster in the moss. The results here provide important information on the evolutionary trajectory of the cis-trans regulatory system in the regulation of DP biosynthetic gene clusters in rice, and are important for comparison with the regulatory mechanism in the bryophyte mosses.

研究分野：植物分子生物学

キーワード：イネ ファイトアレキシン 遺伝子クラスター 転写制御

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景概要

植物の成長戦略の例として生物活性の高い二次代謝産物の合成・利用が知られている。イネが生産するジテルペン化合物のモミラクトンは、病原菌に対する抗菌活性や植物の成長を妨げるアレロパシー活性、さらに動物細胞における生長阻害活性など、幅広い活性をもつ天然化合物である。その生合成遺伝子群はゲノム上でクラスターを形成し、病虫害による攻撃や植物との混在など、様々な生物的環境ストレスにより協調的な発現制御を受ける。モミラクトン生合成遺伝子クラスターは、栽培イネと野生イネを含む数種の *Oryza* 属と水田雑草イヌビエ、そして下等植物の蘚類ハイゴケに存在する。クラスターの協調的な発現制御を担う転写因子の解析が進みつつあるが、その転写制御における詳細な分子メカニズムは不明である。そこで本研究では、植物に競争力を与える化合物「モミラクトン」の生合成遺伝子クラスター領域における制御機構を分子レベルで解明し、その進化動態にせまること目的とした。その達成に向け、以下の2つのテーマを計画した。

栽培イネと野生イネのゲノム比較に基づくシス-トランス制御機構の解明

イヌビエ・ハイゴケなど進化的に離れたモミラクトン生産植物におけるモミラクトン生合成経路の解明と制御因子の同定

これらの研究により、「モミラクトン生産植物がどのように生合成遺伝子クラスターの制御機構を発達させ利用してきたのか」の謎を追究した。

「栽培イネと野生イネのゲノム比較に基づくシス-トランス制御機構の解明」に関する背景

ジテルペン化合物のモミラクトンを生産する *Oryza* 属としては、研究代表者らの基盤研究 B (2017-2019 年度)において、野生イネ自然系統の複数種を対象とした研究から、栽培イネ以外にも、*O. rufipogon*, *O. punctata*, *O. officinalis* などの存在が明らかにされていた。また、*Oryza* 属以外のイネ科でも、イヌビエ *Echinochloa crus galli* において微量ながらモミラクトンが生産されることを明らかにしていた。さらに、進化的にイネとかけ離れた蘚類コケ植物のハイゴケ *Calohypnum plumi forme* もモミラクトン生産植物として知られていた。興味深いことに、これらの異なる植物種において、モミラクトン生合成を担う遺伝子は、全て染色体上で遺伝子クラスターを構成しており、モミラクトン生産が認められない *O. brachyantha* においては、いくつかの P450 酸化酵素遺伝子のみが、該当するクラスター領域に認められた。これらの状況は、モミラクトン生産と遺伝子のクラスター化の関係性を強く示す結果であった。

一方、これらの遺伝子クラスターにおける誘導機構については、栽培イネで生合成遺伝子に対する発現制御に関与する転写因子がいくつか見出されていた。その一つは、bHLH 型転写因子の DPF (Diterpene Phytoalexin Factor) であり、もう一つは bZIP 型転写因子の TGAP1 (TGA factor for Phytoalexin 1) で、どちらも遺伝子発現における活性化因子として働くことが知られていた。本研究計画では、このようなトランス因子とその特異的な結合配列であるシス因子が、モミラクトン生合成遺伝子クラスターを持つ栽培イネと各種野生イネにおいて保存されているのか、また、モミラクトン生産能を欠く種では、保存されていないのかという点に着目した。すなわち、野生イネと栽培イネとのゲノム配列比較および野生イネの transcriptome 解析を行う事で、そのヒントを得ようとするところから本研究を開始した。さらに、野生イネと栽培イネのモミラクトン生合成遺伝子クラスター領域におけるゲノム比較から見出されていた、高度に保存された領域のゲノム編集株の作出を進め、その解析からシス-トランス両因子の重要性を掘り下げた。

「進化的に離れたモミラクトン生産植物におけるモミラクトン生合成経路の解明と制御因子の同定」に関する背景

イネ以外のモミラクトン生産植物の中で、ハイゴケは他に類を見ない、イネから大きく進化的に離れた下等生物である。そのため、ハイゴケがなぜモミラクトンを生産しているのか、という生物学的な疑問が生まれるが、まずは、どうやって合成しているのかという点にフォーカスし、その生合成に関わる遺伝子の同定を進めてきた。既にモミラクトンのジテルペン炭化水素骨格である *syn*-ピマラジエンの合成を担う酵素遺伝子として、*HpDTC1* を得ていた。その後、基盤研究 B (2017-2019 年度)において、*syn*-ピマラジエンの酸化に関わる可能性がある誘導性の P450 酸化酵素遺伝子をリストアップし、そこからモミラクトン A に至る酸化反応を担う 2 種の P450 遺伝子の機能を同定した。その際、ベンサミアナタバコ内でモミラクトン A 生合成経路を再構成

することで、モミラクトン A のベンサミアナタバコにおける異種生産にも成功していた。しかし、生物活性が強く、ハイゴケが主要なモミラクトン種として生産するモミラクトン B への代謝ステップについては不明のままであった。そこで、上記の生合成遺伝子を取得する際に利用した塩化銅処理後の RNA-seq 解析データをさらに解析し、候補遺伝子産物のモミラクトン生産における機能同定を目指した。また、モミラクトン生合成遺伝子クラスターには、これらの候補遺伝子は含まれていないことから、モミラクトン B 合成に関わる *P450* 酸化酵素遺伝子候補を対象に、その染色体上での位置について、FISH を用いた視覚的な観察により相対的な位置情報を得る実験も計画した。また、研究の途中で海外のグループによって、栽培イネにおけるモミラクトン B 合成酵素が報告されたが、イネではモミラクトン A が主要な化合物種であるため、ハイゴケとモミラクトン B 蓄積の違いが、酵素活性の違いか転写レベルでの発現量の違いなのかなど、生合成制御についても実験的な検討を加えた。

2. 研究の目的

本研究では、研究開始当初の背景で述べた、野生イネやハイゴケなどの進化的に栽培イネと隔たりのあるモミラクトン生産植物に焦点をあて、ゲノム比較や転写レベルでの比較、さらには酵素の機能同定を基盤とした、モミラクトン生合成経路の進化および遺伝子クラスターの保存性について情報を得たい。そこから、モミラクトン生産植物がどのように生合成遺伝子クラスターの制御機構を発達させ利用してきたのかについて明らかにすることを目的とした。このような「問い」の答えは、植物の二次代謝産物合成に生物学的な重要性を見出し、植物の化学防御による頑健性を理解し利用することにつながる。

3. 研究の方法

栽培イネと野生イネのゲノム比較に基づくシス-トランス制御機構の解明

(1) トランス因子の解析

栽培イネにおいてジテルペン型ファイトアレキシンの生産誘導を担う bHLH 型転写因子として DPF が知られていた。まず、野生イネにおいてもモミラクトン、ファイトカサンといった、栽培イネで主要なジテルペン型ファイトアレキシンの生産誘導が起こるのかどうか、また、DPF ホモログ遺伝子が存在するのかどうかについて、5 種の野生イネを対象に検討した。トランス因子としての機能解析では、栽培イネのプロトプラストを用いた系で、DPF などの該当する転写因子を一過的に発現させ、その効果について、ファイトアレキシンの蓄積量および生合成遺伝子プロモーターのレポーター-ジーンアッセイによる評価を進めた。さらに、DPF 以外の新たな制御因子の探索として、ジテルペン型ファイトアレキシン生合成遺伝子群とストレス処理後の発現プロファイルがよく似た候補遺伝子を、公共データベースで利用可能な 1206 個のマイクロアレイデータセットを対象として、ピアソン相関係数を用いた解析により候補転写因子をピックアップし、上記の機能解析の対象候補とした。

(2) シス因子の解析

既に特定されていた、野生イネと栽培イネのピマラジエン合成酵素遺伝子 *KSL4* の上流領域に存在する高度に保存された領域を挟み込む形で、ガイド RNA を設計し CRISPR/Cas9 を用いたゲノム編集によって、その領域を欠損したイネ (*OsKSL4p*) を作出した。Cas9 の抜けた次世代において、ホモ変異体を選抜し、実験に用いた。得られた *OsKSL4p* 個体を発芽後、根、葉身、出穂後の花芽について、遺伝子発現とモミラクトン生産蓄積量を調べた。同様な手法により、ファイトカサン生合成遺伝子である *ent*-コパリルニリン酸合成酵素遺伝子 *CPS2* の上流領域に存在する高度に保存された領域についても、ゲノム編集によりその領域の欠損株 (*OsCPS2p*) を作出した。なお、栽培イネの *KSL4* と *CPS2* の上流保存領域には、DPF 転写因子の結合配列である N-box (5'-CACGAG-3') が存在しており、それを欠損するような形でゲノム編集を行った。

進化的に離れたモミラクトン生産植物におけるモミラクトン生合成経路の解明と制御因子の同定

(1) ハイゴケモミラクトン B 合成酵素遺伝子の特定

ハイゴケのモミラクトン A 生合成に必要なゲラニルゲラニルニリン酸から *syn*-ピマラジエン合成の環化ステップを担う CpDTC1 とその後の 3 カ所の酸化反応を担う 2 種の P450 酸化酵素 CpCYP970A14、CpCYP964A1、そして脱水素反応を経てモミラクトン A を与える CpMAS のそれぞれをコードする遺伝子は特定されていた。最終段階を担うモミラクトン B 合成酵素遺伝子の取得

にむけ、RNA-seq データで未解析だった塩化銅処理後に顕著な発現誘導を示すいくつかの *P450* 遺伝子に着目し、ベンサミアナタバコでの異種発現を用いて機能同定を進めた。研究半ばで米国 Stanford 大学から栽培イネのモミラクトン B 合成遺伝子 *OsCYP76M14* の同定が報告されたため、この遺伝子をベンサミアナにおけるアッセイのポジティブコントロールとして用いた。

(2) モミラクトン B 合成酵素遺伝子の染色体におけるクラスターとの位置関係の追求

栽培イネの *CYP76M14* 遺伝子は1番染色体に座乗しており、モミラクトン A 生合成遺伝子クラスターには含まれていない。ハイゴケのモミラクトン B 合成酵素遺伝子候補についても、少なくとも遺伝子クラスター内には存在していなかったため、この遺伝子の染色体上の位置を、FISH 法を用いて検討した。プローブとして、クラスター内の *CpCYP970A14* を Cy3 標識し、モミラクトン B 合成酵素遺伝子の候補である *CpCYP761AA2* は DIG ラベルし FITC 標識 DIG 抗体で免疫染色した。

4. 研究成果

栽培イネと野生イネのゲノム比較に基づくシス-トランス制御機構の解明

(1) *O. rufipogon* (W1943: AA ゲノム), *O. punctata* (W1514: BB ゲノム), *O. officinalis* (W0002: CC ゲノム), *O. brachyantha* (W1411: FF ゲノム), *L. perrieri* (W1529) の5種の野生イネの葉身を用いて CuCl_2 処理後の RNA-seq を行って、変動遺伝子 (DEG) をスクリーニングしたところ、2倍以上の誘導および減少を示す遺伝子が、約 500~800 遺伝子得られた。その内、logFC が 5~10 (32 倍~1024 倍) と高度に誘導されている遺伝子群には、モミラクトンおよびファイトカサン生合成遺伝子ホモログと考えられる遺伝子が多く含まれていた。このことから、野生イネにおいても、ファイトアレキシン生産がストレス応答の一環として、誘導されていることが考えられた。実際、これらの野生イネにおけるファイトアレキシンの蓄積を調べた結果、*O. rufipogon*, *O. punctata*, *O. officinalis* では、経時的にモミラクトンの誘導的な蓄積が認められた。蓄積量については、*O. punctata* および *O. officinalis* では栽培イネの約 10% 程度に留まった。残りの2種については、*O. brachyantha* からは既知のファイトアレキシンが認められなかったが、*L. perrieri* ではファイトカサンの顕著な蓄積が認められた。

DEG の中から転写因子をピックアップしたところ、5つの野生イネ全てに DPF が含まれていた。そこで、これらの遺伝子の全長 cDNA を RT-PCR により増幅し、イネプロトプラストで発現させるためのプラスミドを構築し、プロトプラストにおけるファイトアレキシン生産の検出を試みた。その結果、栽培イネの DPF と同様に、全ての野生イネ DPF ホモログの導入により、モミラクトンおよびファイトカサンの誘導が認められた。さらに、同様な系において、モミラクトン生合成遺伝子 *CYP99A2*, *OsKSL4* の上流配列を融合した *LUC* レポーターコンストラクトに対する転写誘導活性も認められた。これらの結果から、野生イネが保持する DPF ホモログは、トランス因子としてファイトアレキシン生合成遺伝子上流プロモーター配列に対し、ポジティブな転写制御因子としてはたらく機能を有していることが明らかになった。

(2) 上記5つの野生イネのうち、モミラクトン合成能を保持する *O. rufipogon*, *O. punctata*, *O. officinalis* の3種、あるいはファイトカサン合成能を保持する *L. perrieri*, *O. rufipogon*, *O. punctata*, *O. officinalis* の4種と *O. sativa* のゲノム比較を行ったところ、*KSL4* 遺伝子や *CPS2* 遺伝子上流領域に、高度に保存された領域を見出した。そこで、この領域を栽培イネ *O. sativa* においてゲノム編集により欠損させた変異株を作製した。これらの領域には DPF の結合配列と考えられている N-box が存在していた。該当するプロモーター領域を欠損した *OsKSL4p* 変異体では、塩化銅処理後の根、葉身、花芽の全てにおいて、モミラクトンの生産量の大幅な低下が認められた。一方、*OsCPS2p* 変異体におけるファイトカサンの蓄積については、根、葉身では減少が認められたが、花芽では減少が見られなかった。これらの結果は、DPF の結合モチーフである N-box を含む領域が *cis* 因子としてファイトアレキシンの生産誘導に重要な役割を果たしていることを示している。また、モミラクトンとファイトカサンでは、その生合成における誘導が、花芽とそれ以外で異なる制御を受けていることも明らかになった。これらの成果をまとめて既に BioRxiv にデポジット (doi: <https://doi.org/10.1101/2024.05.05.592300>) しており、New Phytologist への論文投稿を完了し、現在 *under review* の状態である。

進化的に離れたモミラクトン生産植物におけるモミラクトン生合成経路の解明と制御因子の同定

(1) ハイゴケのモミラクトン B 生合成遺伝子候補としては、塩化銅処理後の RNA-seq の結果

から、強い誘導を示す数種の未解析 *P450* 遺伝子のうちの一つとして、*CL1699* に着目した。*CL1699* 遺伝子のクローニング後、ベンサミアナタバコへの導入により機能解析を進めた。ベンサミアナへの導入の際には、上流の基質供給のため、アグロバクテリアに導入した *OsGGPS*, *OsDXS* と共に、*CpDTC1*, *CYP970A14*, *CYP964A1*, *AtCPR1*, *CpMAS* そして検体となる *CL1699* を同時にインジェクションした。その結果、*CL1699* を含む試行においてモミラクトン B の生産が確認できた。この結果から、*CL1699* 遺伝子産物はモミラクトン B 合成酵素として機能しており、*CpCYP761AA2* と命名した。命名に関しては、*P450* 遺伝子の命名における権威である米国テネシー大学の David Nelson 教授にコンタクトを取り、約 1000 種類の蕨類 *P450* 遺伝子配列情報を入手し、BLASTp による比較と系統樹解析から近接な候補を割り出し、Nelson 教授の判断を仰ぎ決定した。これにより、栽培イネに続いて、ハイゴケにおけるモミラクトン B 合成酵素遺伝子を特定し、モミラクトン合成経路の全貌を明らかにした。

すでに、イネにおいてモミラクトン B 合成酵素遺伝子 *CYP76M14* が報告されていたが、イネではモミラクトン A が主要な化合物として蓄積する。一方で、ハイゴケではモミラクトン B がメインの化合物として蓄積するため、イネとハイゴケにおけるモミラクトン B の生産性の相違と生合成遺伝子の寄与との関係に興味を持たれた。そこで、イネの *CYP76M14* とハイゴケの *CYP761AA2* との間の転写レベルおよび酵素活性レベルでの差の有無を探った。まず、ベンサミアナ発現系において、2 つの遺伝子のモミラクトン B 合成能の評価を行ったところ、モミラクトン A の代謝による減少について、若干、イネ *CYP76M14* を加えた方で残存が認められたが、最終的なモミラクトン B 蓄積量には、大きな差は認められなかった。一方、RT-qPCR を用いて 2 つの遺伝子の発現誘導量を経時的に調べてみた結果、それぞれの植物におけるハウスキープング遺伝子 (イネ *UBQ* 遺伝子、ハイゴケ *ACT3* 遺伝子) との相対比において、*CYP76M14* と比較してハイゴケの *CYP761AA* 遺伝子の発現は約 100 倍程度高い事がわかった。また、生合成経路の上流に位置する *syn*-コパリルニリン酸合成酵素遺伝子 *OsCPS4* および *syn*-ピマラジエン合成酵素遺伝子 *CpDTC1* の発現量との比較で見ると、イネでは *CPS4* の方が 50 倍程度 *CYP76M14* よりも高い発現量となり、ハイゴケでは *CpCYP761AA2* の方が 15 倍程度 *CpDTC1* よりも高い発現を示した。すなわち、これらの遺伝子発現レベルから判断すると、イネではモミラクトン B 合成の代謝ステップが細くなっており、逆にハイゴケでは太くなっていると言える。これらの結果から、ハイゴケにおいてモミラクトン B の合成量が多い理由は、転写レベルでの当該遺伝子 *CYP761AA2* の発現量が高いことに起因する可能性が強く示唆された。

(2) 栽培イネのモミラクトン生合成経路では、モミラクトン B 合成酵素遺伝子の *OsCYP76M14* は 1 番染色体にあり、他の生合成遺伝子とは離れた位置に座乗している。ハイゴケのモミラクトン B 合成遺伝子 *CYP761AA2* についても、その染色体上の位置に興味を持たれた。ハイゴケのゲノムシーケンス情報は得ていたが、物理地図の作製には至っていないため、本遺伝子がモミラクトン A 生合成遺伝子クラスターの近傍に位置するのかどうかについて、FISH 法で視覚的に解析した。その結果、Cy3 でラベルしたクラスター内遺伝子の *CYP970A14* と DIG ラベルし FITC 蛍光で検出可能な *CYP761AA2* のシグナルは、重なることなく核内で離れたスポットとして検出された。この結果から、少なくともモミラクトン B 合成酵素遺伝子 *CYP761AA2* はモミラクトン A 生合成遺伝子クラスターの近傍には存在していないことが示唆された。現在、これらの結果をまとめて、栽培イネに次ぐハイゴケにおけるモミラクトン B 合成酵素遺伝子の特定について論文投稿の準備に入ったところである。今後は、モミラクトン B からさらに代謝をうけて 2 つの水酸基が導入されたモミラクトン F の合成を担う酵素遺伝子の特定を進めると共に、RNA-seq でリストアップされていた、各種の誘導性転写因子の機能およびモミラクトン生産への関与について、引き続き掘り下げていく予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 12件／うち国際共著 4件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Inagaki H, Hayashi K, Takaoka Y, Ito H, Fukumoto Yuki, Yajima-Nakagawa A, Chen Xi, Shimosato-Nonaka M, Hassett E, Hatakeyama K, Hirakuri Y, Ishitsuka, Yumoto E, Sakazawa T, Asahina M, Uchida K, Okada K, Yamane H, Ueda M, Miyamoto K	4. 巻 64
2. 論文標題 Genome Editing Reveals Both the Crucial Role of OsCO12 in Jasmonate Signaling and the Functional Diversity of CO11 Homologs in Rice	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol.	6. 最初と最後の頁 405-421
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/bbb/zbad092	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 Shimada T, Minato S, Hasegawa Y, Miyamoto K, Minato Y, Shenton MR, Okada K, Kawaide H, Toyomasu T.	4. 巻 88
2. 論文標題 Characterization of diterpene synthase genes in <i>Brachypodium distachyon</i> , a monocotyledonous model plant, provides evolutionary insight into their multiple homologs in cereals.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Biosci Biotechnol Biochem.	6. 最初と最後の頁 8-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/bbb/zbad146.	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 Zhang D, Wang Z, Yamamoto N, Wang M, Yi X, Li P, Lin R, Nasimi Z, Okada K, Mochida K, Noutoshi Y, Zheng A.	4. 巻 11(9)
2. 論文標題 Secreted Glycosyltransferase RslA_GT of <i>Rhizoctonia solani</i> AG-1 IA Inhibits Defense Responses in <i>Nicotiana benthamiana</i> .	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Pathogens	6. 最初と最後の頁 1026
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/pathogens11091026	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 Knoch E, Kovacs J, Deiber S, Tomita K, Shanmuganathan R, Serra Serra N, Okada K, Becker C, Schandry N.	4. 巻 A22(1)
2. 論文標題 Transcriptional response of a target plant to benzoxazinoid and diterpene allelochemicals highlights commonalities in detoxification.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 BMC Plant Biol	6. 最初と最後の頁 402
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12870-022-03780-w	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 Wu D, Hu Y, Akashi S, Nojiri H, Guo L, Ye C, Zhu Q. H, Okada K, Fan L.	4. 巻 111
2. 論文標題 Lateral transfers lead to the birth of momilactone biosynthetic gene clusters in grass.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1354-1367
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.15893	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 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, Takabayashi J.	4. 巻 18
2. 論文標題 Aerial (+)-borneol modulates root morphology, auxin signalling and meristematic activity in Arabidopsis roots.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biol Lett.	6. 最初と最後の頁 20210629
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 Tomita Keisuke, Yashiroda Yoko, Matsuo Yasuhiro, Piotrowski Jeff S, Li Sheena C, Okamoto Reika, Yoshimura Mami, Kimura Hiromi, Kawamura Yumi, Kawamukai Makoto, Boone Charles, Yoshida Minoru, Nojiri Hideaki, Okada Kazunori	4. 巻 11
2. 論文標題 Genome-wide screening of genes associated with momilactone B sensitivity in the fission yeast <i>Schizosaccharomyces pombe</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 G3 Genes Genomes Genetics	6. 最初と最後の頁 1-14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/g3journal/jkab156	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 Valea Ioana, Motegi Atsushi, Kawamura Naoko, Kawamoto Koichi, Miyao Akio, Ozawa Rika, Takabayashi Junji, Gomi Kenji, Nemoto Keiichirou, Nozawa Akira, Sawasaki Tatsuya, Shinya Tomonori, Galis Ivan, Miyamoto Koji, Nojiri Hideaki, Okada Kazunori	4. 巻 -
2. 論文標題 The rice wound-inducible transcription factor RERJ1 sharing same signal transduction pathway with OsMYC2 is necessary for defense response to herbivory and bacterial blight	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Molecular Biology	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) 10.1007/s11103-021-01186-0	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 Inagaki H, Miyamoto K, Ando N, Murakami K, Sugisawa K, Morita S, Yumoto E, Teruya M, Uchida K, Kato N, Kaji T, Takaoka Y, Hojo Y, Shinya T, Galis I, Nozawa A, Sawasaki T, Nojiri N, Ueda M, Okada K	4. 巻 -
2. 論文標題 Deciphering OPDA Signaling Components in the Momilactone-Producing Moss <i>Calohypnum plumiforme</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Front. Plant Sci.	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) 10.3389/fpls.2021.688565	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 Shinya Tomonori, Miyamoto Koji, Uchida Kenichi, Hojo Yuko, Yumoto Emi, Okada Kazunori, Yamane Hisakazu, Galis Ivan	4. 巻 -
2. 論文標題 Chitooligosaccharide elicitor and oxylipins synergistically elevate phytoalexin production in rice	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Molecular Biology	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) 10.1007/s11103-021-01217-w	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 Toyomasu T, Shenton MR, Okada K.	4. 巻 61(11)
2. 論文標題 Evolution of Labdane-Related Diterpene Synthases in Cereals.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant & Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1850-1859
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa106	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 Mao L, Kawaide H, Higuchi T, Chen M, Miyamoto K, Hirata Y, Kimura H, Miyazaki S, Teruya M, Fujiwara K, Tomita K, Yamane H, Hayashi K, Nojiri H, Jia L, Qiu J, Ye C, Timko MP, Fan L, Okada K	4. 巻 117(22)
2. 論文標題 Genomic evidence for convergent evolution of gene clusters for momilactone biosynthesis in land plants	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci U S A	6. 最初と最後の頁 12472-12480
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1914373117	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

[学会発表] 計22件(うち招待講演 2件/うち国際学会 4件)

1. 発表者名 稲垣 秀生、湯本 絵美、高岡 洋輔、岡田 憲典、上田 実、 宮本 皓司
2. 発表標題 イネのジャスモン酸受容体OsCO12の下流シグナル伝達の解明
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松本 健、黒川留美、高瀬 恵、岡田憲典、吉田 稔
2. 発表標題 モミラクトンB による動物細胞の増殖抑制に関わる遺伝子の同定
3. 学会等名 分子生物学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 萩原寛之、安藤卓也、畠山聡、吉野康佑、小原敏明、岡田憲典
2. 発表標題 新規殺菌剤トルプロカルブに関する研究(第 21 報) -モミラクトン類の根圏土への蓄積とアレロパシー活性-
3. 学会等名 農薬学会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 Youming Liu, Naoki Yamamoto, Masaki Mori, Koji Miyamoto, David Wari, Tomonori Shinya, Ivan Galis, Gen-ichiro Arimura, Takuya Sakamoto, Hideaki Nojiri, Kazunori Okada
2. 発表標題 Fate of diterpenoid phytoalexins: from induced biosynthesis to degradation
3. 学会等名 TERPENT(国際学会)(国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名	Youming Liu, Shiho Tomiyama, Naoki Yamamoto, Masaki Mori, Koji Miyamoto, Hideaki Nojiri, Kazunori Okada
2. 発表標題	Deciphering regulatory mechanisms associated with conserved gene clusters for diterpenoid phytoalexin biosynthesis in gramineous plants
3. 学会等名	TERPENT(国際学会) (国際学会)
4. 発表年	2023年

1. 発表者名	Youming Liu, Naoki Yamamoto, Koji Miyamoto, Mengchun Lin, Hideaki Nojiri, Kazunori Okada
2. 発表標題	Antagonistic Regulatory Network of Phytoalexin Biosynthesis in Rice JA Signal Pathway
3. 学会等名	IPGSA2023(国際学会) (国際学会)
4. 発表年	2023年

1. 発表者名	劉 又銘、山本 直樹、宮本 皓司、辻井良政、野尻 秀昭、岡田 憲典
2. 発表標題	野生イネに保存されたジテルペノイドフィットアレキシン生産における転写制御機構
3. 学会等名	植物化学調節学会
4. 発表年	2023年

1. 発表者名	劉 又銘、山本 直樹、宮本 皓司、林 孟淳、野尻 秀昭、岡田 憲典
2. 発表標題	栽培イネのジャスモン酸シグナル抑制因子によるファイトアレキシン生産の拮抗的制御機構
3. 学会等名	植物化学調節学会
4. 発表年	2023年

1. 発表者名 宮崎翔、森 昌樹、岡田憲典
2. 発表標題 吸汁性昆虫によるイネへの吸汁加害とモミラクトンの関係
3. 学会等名 植物化学調節学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 秋原寛之、小原敏明、 岡田憲典
2. 発表標題 新規殺菌剤トルプロカルブに関する研究（第19報） - イネ地下部におけるモミラクトン類の蓄積動態 -
3. 学会等名 農薬学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 岡田憲典
2. 発表標題 なぜ植物は多くのspecialized metabolites をつくるのか？モミラクトンが持つ幅広い生物活性の謎にせまる
3. 学会等名 日本農芸化学会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 富田啓介、松尾安浩、八代田陽子、吉田稔、川向誠、野尻秀昭、岡田憲典
2. 発表標題 植物由来のジテルペン化合物Momilactone Bは細胞内のROSレベルを減少させることで細胞の増殖を阻害する
3. 学会等名 日本農芸化学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 富田啓介, 萩原寛之, 小原敏明, 岡田憲典
2. 発表標題 新規殺菌剤トルプロカルブに関する研究(第17報) - 圃場イネにおけるモミラクトン類の蓄積消長 -
3. 学会等名 日本農薬学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Kazunori Okada
2. 発表標題 Impacts of bioactive terpenoids of rice on living companions in phytobiomes
3. 学会等名 18th International Symposium on Rice Functional Genomics (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 劉 又銘, 田淵雄夢, 辻井良政, 山本直樹, 野尻秀昭, 岡田憲典
2. 発表標題 イネのジテルペン型ファイトアレキシン生産誘導における転写制御ネットワーク
3. 学会等名 イソプレノイド研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岡田憲典
2. 発表標題 Phytobiome におけるモミラクトンのインパクト
3. 学会等名 イソプレノイド研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鷗木 真央, 宮崎 翔, 川出 洋, 野尻 秀昭, 岡田 憲典
2. 発表標題 ハイゴケのモミラクトンB生成経路における最終段階を担う酵素遺伝子の同定
3. 学会等名 植物化学調節学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高橋明里, 鳥邊翔, 富山詩歩, 富田啓介, 有村源一郎, 萩原寛之, 小原敏明, 岡田憲典
2. 発表標題 新規殺菌剤トルプロカルブに関する研究(第13報) - イネにおけるジテルペン型ファイトアレキシン類の蓄積 -
3. 学会等名 日本農薬学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 萩原寛之, 高橋明里, 鳥邊翔, 富山詩歩, 富田啓介, 有村源一郎 ² , 岡田憲典, 小原敏明
2. 発表標題 新規殺菌剤トルプロカルブに関する研究(第12報) - イネにおけるジテルペン型ファイトアレキシン生成経路の活性化 -
3. 学会等名 日本農薬学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 茂木郁也, 富山 詩歩, 吉田 悠里, 宮本 皓司, 野尻 秀昭, 岡田 憲典
2. 発表標題 イネのファイトアレキシン生成遺伝子発現における上流保存領域の機能
3. 学会等名 日本農芸化学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鳥邊 翔, 富田 啓介, 野尻 秀昭, 岡田 憲典
2. 発表標題 モミラクトンBの環境細菌に対する影響の解明
3. 学会等名 植物化学調節学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 富田啓介, 松尾安浩, 川向誠, 八代田陽子, 吉田稔, 野尻秀昭, 岡田憲典
2. 発表標題 モミラクトンBはROSを減少させることで分裂酵母の生育を阻害する
3. 学会等名 イソプレノイド研究会
4. 発表年 2020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	澤崎 達也 (Sawasaki Tatsuya) (50314969)	愛媛大学・プロテオサイエンスセンター・教授 (16301)		
研究 分担者	宮本 皓司 (Miyamoto Koji) (90721514)	帝京大学・理工学部・講師 (32643)		

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
---------	---------