

令和 2 年 7 月 3 日現在

機関番号：35308

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03746

研究課題名(和文)植物発生・器官サイズを制御するシトクロムP450酵素の遺伝生化学的研究

研究課題名(英文) Genetic and biochemical studies of cytochrome P450 enzymes that regulate plant development and organ size.

研究代表者

桧原 健一郎 (Hibara, Ken-ichiro)

吉備国際大学・農学部・准教授

研究者番号：10595713

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題から以下の3つの成果が得られた。(1)イネの8つのCYP78遺伝子の植物体内での機能や発現パターンならびにシロイヌナズナも用いた遺伝学的解析から、CYP78の機能は保存されており、それらの生産する物質は、植物体において局所的に生産されており、その物質の移動は限定的であることが明らかとなった。(2)CYP78タンパク質の精製並びに酵素活性測定は、一般的な方法では難しく、活性測定も先行研究とは異なる結果が得られた。(3)遺伝学的解析やgeの抑圧変異体の解析から、CYP78が関与する代謝経路やシグナル伝達経路で働くと考えられる3つの新規因子を同定した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまでに植物種を超えて、側生器官、種子、果実サイズを改変できることが報告されている遺伝子はCYP78遺伝子のみである。CYP78の生産する代謝産物を同定することにより、これまで育種によって改変されてきた果実、種子サイズや葉の大きさなどを物質投与により改変することができるかもしれない。本申請課題では、作物生産において有用な機能を持つCYP78遺伝子について機能、発現、遺伝的關係といった様々な基礎的情報を取得することができた。本課題から得られた成果をさらに発展させることにより、CYP78の代謝産物同定や分子メカニズムの解明につながることを期待している。

研究成果の概要(英文)：The following three results were obtained from this research project. (1) functional and expressional analyses of eight CYP78 genes in rice and genetical studies using Arabidopsis mutants have shown that CYP78 function is conserved, and that the substances they produce are produced locally in the plant body and are transported only to a limited extent. (2) Purification of CYP78 protein and measurement of enzymatic activity were difficult to perform by conventional methods. Purified CYP78 activities also differed from that of previous study. (3) From genetical studies and analyses of ge suppressor mutants, we identified three novel factors that are thought to act in the CYP78 regulatory pathway.

研究分野：植物分子遺伝学

キーワード：シトクロムP450 CYP78遺伝子 植物発生 器官サイズ

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

これまでにシロイヌナズナを中心に側生器官や種子サイズに影響を及ぼす遺伝子が多数同定されている。それらの解析から植物の側生器官や組織が最終的に決められた大きさにまで成長する過程には細胞増殖期間の制御、植物ホルモンによる制御などいくつかの異なる調節経路を介して綿密に制御されていることが示唆されている。申請者の所属する研究室では、数多くのイネ突然変異体を用いた分子遺伝学的解析を長年進めており、葉間期や葉の大きさ・節間伸長・相転換などを制御する *PLASTOCHRON1(PLA1)* 遺伝子座、そして胚の細胞分裂、伸長および胚乳細胞死を介した胚サイズの調節に関与する *GIANT EMBRYO(GE)* 遺伝子座などを同定している。*pla1* と *ge* 変異体は全く異なる表現型を示すが、*PLA1* 遺伝子は CYP78A11 を、*GE* 遺伝子は CYP78A13 という同じファミリーに属するシトクロム P450 酵素(酸化酵素)をコードしていた。興味深いことに *CYP78* ファミリーに属する遺伝子を植物体で過剰発現すると側生器官や種子が大きくなることがイネ、シロイヌナズナ、オオムギ、コムギ、タバコなど様々な植物種で報告されている。側生器官や種子サイズの大きさに影響を及ぼす遺伝子はいくつか報告されているが、単子葉、双子葉植物を問わず、器官サイズに同様の効果をもたらす遺伝子は *CYP78* 遺伝子だけである。また、過剰発現による効果だけでなく、上述したように突然変異体を用いた解析から、葉間期、種子サイズ制御(イネ、シロイヌナズナ、オオムギ)、胚サイズ制御(イネ)、原糸体や茎葉体発生制御(ヒメツリガネゴケ)や高油分蓄積や果実肥大化に関与する QTL 座(トウモロコシ、トマト、トウガラシ)としても *CYP78* 遺伝子の関与が報告されている。これらの研究結果から、*CYP78* タンパク質を介して酸化される化合物は、植物の器官サイズの決定や植物の発生過程において重要な役割をもつ新奇ホルモン様物質であることが示唆されている。現在までに大腸菌や植物培養細胞を用いた研究から *CYP78A* 遺伝子群はラウリン酸などの短鎖脂肪酸の水酸化を触媒することが示されているが、シロイヌナズナ *cyp78a5* 変異体にラウリン酸を供与しても表現型が回復しないことから生体内での基質は異なることが推測されている。

CYP78 を介して生産される化合物は、植物種を超えて発生・成長に極めて重要な影響を及ぼすことから、世界の様々な研究室でその化合物同定が試みられているが、現在まで *CYP78* の基質や代謝産物、またその下流で働くシグナル伝達経路に関わる分子については全く分かっていない。

2. 研究の目的

シトクロム P450 酵素の一種である *CYP78* 遺伝子は様々な植物において、器官、種子、果実のサイズやそれら器官発生に影響を及ぼすことが報告されている。植物発生・成長において重要な役割をもつ *CYP78* であるが、それらが生産する化合物やその物質から派生するシグナル伝達経路については全くわかっていない。本研究課題では、イネとシロイヌナズナを用い、遺伝学的、生化学的アプローチから *CYP78* が生産する化合物ならびにその下流で働く分子を特定し、*CYP78* を介した植物の成長制御機構について包括的に理解することを目的とする。

3. 研究の方法

本研究課題では、イネ、シロイヌナズナを用いて以下の 3 つの点に着目して研究を遂行する。

【1】*CYP78* の植物体における機能検証

(1-機能解析) *CYP78* 遺伝子はイネにおいて 8 遺伝子、シロイヌナズナに 6 遺伝子が存在する。

イネ *ge* や *pla1* 単独変異体でも表現型が現れるが、シロイヌナズナ *cyp78a5 a7* 二重変異体では

さらに表現型が亢進されるため、CYP78 が植物体内で冗長的に働いていることも示唆される。一方、シトクロム P450 酵素の中には、同じファミリー遺伝子でも異なる基質を認識する例が報告されている。そこで、CYP78 ファミリータンパク質が同じ基質を認識するのかについて明らかにするため、*GE*あるいは*PLA1*のプロモーター、ターミネーター、非翻訳領域を含む転写調節領域内にイネ CYP78(8 遺伝子)の CDS を連結させたコンストラクトを *ge* や *pla1* 変異体に形質転換し、変異体表現型の相補性を確認することで 8 つのイネ CYP78 酵素機能について比較する。

(1-発現解析) これまでの研究から *PLA1*、*GE* mRNA はそれぞれ茎頂分裂組織や子房において特異的な発現を示すことを明らかにしている。そのため、イネの 8 つの CYP78 遺伝子群の様々な組織における発現量や発現パターンについて詳細な解析を行い、イネにおける *CYP78* 遺伝子の発現レベルでの相違点、共通点を明らかにする。

(1-機能保存性) シロイヌナズナ、イネ、オオムギにおいて、ある種の *cyp78* 単独変異体は葉間期の短縮や葉の縮小化といった共通した表現型を示すことが報告されている。そこでイネ、シロイヌナズナにおける全ての *cyp78* 単独変異体、複数の多重変異体を作成し、それぞれの表現型を詳細に解析・比較することで *CYP78* 遺伝子の植物発生に及ぼす効果や機能の共通性について検証する。

【2】CYP78 タンパク質の活性測定系の確立

(2-酵素活性測定) CYP78 の酵素活性を知り、生産する化合物やその代謝経路を同定するためには、*in vitro*における活性測定を行う実験系の確立が必須である。研究分担者である大西利幸博士が昆虫細胞、大腸菌などを用いて CYP78 遺伝子を発現させ、活性型 CYP78 タンパク質の精製ならびにこれまで報告されている短鎖脂肪酸を基質とした CYP78 酵素活性測定系の確立を行う。

【3】CYP78 の下流で働くシグナル伝達に関わる新奇因子の同定

(3-下流分子) 既知の植物ホルモンのシグナル伝達経路の多くは順遺伝学的アプローチから同定されているものが多いが、CYP78 の下流で働く分子についての知見はほとんどない。そのため、CYP78 から生産される化合物を介したシグナル伝達経路を遺伝学的に明らかにするため、*ge* 変異体に変異原処理して巨大胚の表現型を抑圧するサプレッサー変異体の原因遺伝子同定・機能解析を行う。これまでの申請者の研究からすでに単離している 2 つの *ge* サプレッサー変異体 (*her1*、*her2*)について次世代シーケンサーを用いて CYP78 の下流で働く分子の同定を行う。

4 . 研究成果

(1-機能解析) CYP78 タンパク質は同じ酵素機能をもつことを検証するため、*ge* 変異体と *pla1* 変異体を用いたスワップ実験を行った。GEgSWAP として、*ge-10* 変異体において *GE* プロモーター/ターミネーターの制御下(GEg)で他のイネ *CYP78* CDS を発現させることにより、*ge* 変異体の表現型を相補できるかを観察した。同様に、PLA1gSWAP として、*pla1-4* 変異体において *PLA1* プロモーター/ターミネーターの制御下(PLA1g)で他の *CYP78* を発現させた。GEgSWAP 実験における相補性は、*GE* では、*ge* 変異体の表現型を完全に相補し、*PLA1*、*CYP78A12*、*CYP78A14*、*GEgA15*、*GEgA16* は、多少の差はあったが高い相補性を示した。一方、*CYP78D1* では中程度の相補性とどまり、*CYP78A17* ではごくわずかの個体で弱く相補が観察された。PLA1gSWAP 実験における *pla1* 変異体に対する相補性は、*PLA1* では、変異体の表現型を完全に相補し、*GE*、

CYP78A12、CYP78A14、CYP78A15、CYP78A16では、高い相補性を示した。またCYP78D1では中程度の相補性にとどまったが完全不稔である *pla1* 変異体において種子が取れる程度までは回復したが、CYP78A17では全長 3cm ほどの非常に小さな穂しかできなかつたうえ、苞葉が伸長しており、種子は全く実らなかつた。以上の結果のまとめると、7つの A サブファミリー属するイネ CYP78 遺伝子では CYP78A17を除く 6 遺伝子は高いレベルで酵素機能が保存されており、異なるサブファミリーの CYP78D1もある程度共通の機能を保持していることが明らかとなった。

(1-発現解析) イネ CYP78 の発現量を Real-time PCR を用いて解析を行った。*ge* 変異体の表現型が顕在化する受粉後 5 日目の子房では、GE の発現量が 8 つの CYP78 遺伝子の発現量の総和のうち約 95%を占めることがわかったが、*pla1* 変異体の表現型が現れる茎頂および花序では、PLA1 の発現量はそれぞれ全体の 20%弱と 40%弱であり、PLA1 よりも CYP78A15 と CYP78D1 の発現量が高かつた。そこで、発現量ではなく、発現パターンの重要性について検証するため、播種後 10 日目の茎頂、花器官分化期の花序における PLA1、CYP78A15、CYP78D1 遺伝子の発現パターンを *in situ* hybridization 法により観察した。茎頂の縦断、横断切片で発現を観察したところ、PLA1 は、P1 ~ P3 葉原基の基部背軸側を中心に、維管束を避けるような発現パターンを示したのに対して、CYP78A15 は P3 葉原基以降で維管束を取り囲むように、CYP78D1 は P3 葉原基以降の維管束の木部で、それぞれ発現が見られ、茎頂分裂組織で PLA1、CYP78A15、CYP78D1 の発現領域は重複していないことが明らかとなった。また、花序においてもこれら 3 つの遺伝子の発現領域の重複は観察されなかつた。CYP78 遺伝子の発現パターンは特異的に制御されているものが多いが、近接して発現する遺伝子も存在することが明らかとなったことから、CYP78 の生産する物質は、植物体全体で作られるわけではなく、局所的に生産される物質であり、その物質の移動はかなり限定的であることが示唆された。

(1-機能保存性)イネ、シロイヌナズナにおける全ての *cyp78* 単独変異体を単離するため、シロイヌナズナは T-DNA 挿入系統、イネは CRISPR-Cas9 法を利用した。各単独変異体では、すでに報告されている変異体の表現型は観察することができたが、その他の単独変異体では顕著な形態的表現型は観察されなかつた。二重変異体作成を行ったところ、*pla1 ge* 二重変異体では *cyp78a5 a7* 同様に *pla1* の表現型を亢進し、*pla1* には見られないほど葉が小さく、数枚の葉を作り枯死する致死性を示した。これらの結果から、PLA1 と GE は機能重複して働くことが示唆された。しかし、この二つの遺伝子の胚発生での発現パターンや発現量は大きく異なることから、二重変異体の表現型は CYP78 の代謝産物が細胞非自律的に移動よることを示しているのかもしれない。

pla1ge 二重変異体の表現型は、申請者の研究室で同定されていた *goliath (go)* 変異体と酷似していた。そこで *pla1ge* 二重変異体の完熟胚の切片を作成し観察すると、幼根が複数形成される、子葉鞘と胚盤の境界が曖昧になる、葉原基と幼根がなす角が広がるなど、*go* 変異体で見られる特徴的な表現型がしばしば観察された。このことから、GO 遺伝子も CYP78 が触媒する代謝経路あるいはシグナル伝達経路上で機能することが示唆された。今後、これらの遺伝子間の発現レベルや遺伝的関係性についても明らかにしていく必要があるだろう。

シロイヌナズナでは 6 つの CYP78 遺伝子を破壊した六重変異体の作出を目指した。CYP78A5 遺伝子のみヘテロ接合、残りの 5 遺伝子がホモ接合とした系統(*a5/+a6a7a8a9a10*)から収穫した種子を播種し、芽生えた個体の遺伝子型確認を行ったが六重変異体は存在しなかつた。そこで、

胚発生過程の表現型解析を行ったところ、*a5/+a6a7a8a9a10* の鞘には球状で発生停止する胚が観察されたことからシロイヌナズナ *cyp78* 六重変異体は胚性致死を示すことが示唆された。これらの結果から、シロイヌナズナの 6 つの *CYP78* 遺伝子は胚発生過程において機能重複しており、胚発生初期から植物発生に極めて重要な物質を生産していることを明らかにすることができた。

(2-酵素活性測定)

CYP78 タンパク質の活性測定系を確立するため、イネ *PLA1*、*GE* 遺伝子やシロイヌナズナ *KLUH/CYP78A5* 遺伝子などいくつかの *CYP78* 遺伝子を昆虫細胞で発現させ、少量ながら酵素活性を示すタンパク質の精製を確認することができたが、以後の実験遂行に必要な大量精製は困難であった。そのため、コンストラクションを工夫し、大腸菌を用いた実験により *CYP78* タンパク質を精製する系を確立した。大腸菌を用いた実験から生成されたタンパク質 (*KLUH/CYP78A5*) は活性型 P450 であることは確認できたが、先行研究で示されていた短鎖脂肪酸の水酸化は示さなかった。 P450 としての活性を保持しているにも関わらず、先行研究で得られた化学反応を示さないという報告例はほとんどないため、このような結果となった明確な解答には至っていない。*In vitro* 系を用いた *CYP78* のタンパク質精製系の確立は、*CYP78* の基質や代謝経路を明らかにしていく上ではとても重要な実験ステップであるため、今回得られた失敗や成果を踏み台に *CYP78* タンパク質の酵素活性測定の確立を目指していく必要がある。

(3-下流分子)

これまでの研究では、*CYP78* が関与する生合成経路やシグナル伝達経路で働く分子の報告はほとんどない。そこで、*ge* 変異による表現型を抑圧するサプレッサー変異体の同定および解析を試みた。具体的には、*ge-10* 変異体種子約 10,000 粒に EMS 変異原処理を行い、 M_2 種子のスクリーニングで *ge-10* 変異をホモで持つにもかかわらず、胚の巨大化が外観上抑圧された 10 系統を単離した。その内の 5 系統は、すでに *ge* と二重変異体にするとう胚が縮小化することが報告されている *REDUCED EMBRYO1 (RE1)* 遺伝子あるいは *RE2* 遺伝子に変異が確認された。残りの 5 系統について、次世代シーケンスを用いたゲノムリシーケンスを行った結果、1 系統(*her1*) は ARF 型転写因子、残りの 4 系統(*her2*) は同じ MATE トランスポーターに変異を持つアリルであることを同定した。これらの変異が *ge* の表現型抑制に寄与しているのかを確かめるため、CRISPR-Cas9 法により *ge* 変異存在下でこれらの遺伝子を破壊したところ、*ge* の胚サイズが減少したことから *HER1*、*HER2* 遺伝子は *CYP78* のシグナル伝達経路で働く遺伝子である可能性が高い。一方、人工交配、CRISPR-Cas9 法を用いて *HER1*、*HER2* 遺伝子を *pla1* 変異存在下で破壊したが、表現型を回復することはできなかった。この理由として、*HER1*、*HER2* 遺伝子ともにイネにおいて複数のパラログ遺伝子(それぞれ 5 遺伝子(*HER1*)、3 遺伝子(*HER2*))が存在することが挙げられる。*HER1*、*HER2* 遺伝子が *CYP78* のシグナル伝達経路に関わる因子であるのかを今後明らかにしていく予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計16件（うち査読付論文 16件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Ohnishi T	4. 巻 43
2. 論文標題 Recent advances in brassinosteroid biosynthetic pathway: insight into novel brassinosteroid shortcut pathway.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 J Pestic Sci.	6. 最初と最後の頁 159-167
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1584/jpestics.D18-040.	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 大西利幸	4. 巻 44
2. 論文標題 「香り」や香気配糖体が織りなす化学防御システム? 「香り」や香気配糖体が植物の身を守る?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Pesticide Science	6. 最初と最後の頁 65 ~ 66
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1584/jpestics.w19-05	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 Hamachi A, Nisihara M, Saito S, Rim H, Takahashi H, Islam M, Uemura T, Ohnishi T, Ozawa R, Maffei ME, Arimura GI.	4. 巻 249
2. 論文標題 Overexpression of geraniol synthase induces heat stress susceptibility in <i>Nicotiana tabacum</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Planta	6. 最初と最後の頁 235-249
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00425-018-3054-z.	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 Tanaka T, Ikeda A, Shiojiri K, Ozawa R, Shiki K, Nagai-Kunihiro N, Fujita K, Sugimoto K, Yamato KT, Dohra H, Ohnishi T, Koeduka T, Matsui K.	4. 巻 178
2. 論文標題 Identification of a Hexenal Reductase That Modulates the Composition of Green Leaf Volatiles.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Physiol.	6. 最初と最後の頁 552-564
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.00632.	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 Takai H, Ozawa R, Takabayashi J, Fujii S, Arai K, Ichiki RT, Koeduka T, Dohra H, Ohnishi T, Taketazu S, Kobayashi J, Kainoh Y, Nakamura S, Fujii T, Ishikawa Y, iuchi T, Katsuma S, Uefune M, Shimada T, Matsui K.	4. 巻 8
2. 論文標題 Silkworms suppress the release of green leaf volatiles by mulberry leaves with an enzyme from their pinnerets.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Sci Rep.	6. 最初と最後の頁 11942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-30328-6.	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 Matsui K, Takemoto H, Koeduka T, Ohnishi T.	4. 巻 66
2. 論文標題 1-Octen-3-ol Is Formed from Its Glycoside during Processing of Soybean [Glycine max (L.) Merr.] Seeds.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 J Agric Food Chem.	6. 最初と最後の頁 7409-7416
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.jafc.8b01950.	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 Takeuchi J, Mimura N, Okamoto M, Yajima S, Sue M, Akiyama T, Monda K, Iba K, Ohnishi T, Todoroki Y.	4. 巻 13
2. 論文標題 Structure-Based Chemical Design of Abscisic Acid Antagonists That Block PYL-PP2C Receptor Interactions.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 ACS Chem Biol.	6. 最初と最後の頁 1313-1321
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acscchembio.8b00105.	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 Uchiyama H, Iwai A, Dohra H, Ohnishi T, Kato T, Park EY.	4. 巻 102
2. 論文標題 The effects of gene disruption of Kre6-like proteins on the phenotype of -glucan-producing Aureobasidium pullulans.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Appl Microbiol Biotechnol.	6. 最初と最後の頁 4467-4475
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00253-018-8947-z.	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 Yoneyama Kaori, Mori Narumi, Sato Tomoyasu, Yoda Akiyoshi, Xie Xiaonan, Okamoto Masanori, Iwanaga Masashi, Ohnishi Toshiyuki, Nishiwaki Hisashi, Asami Tadao, Yokota Takao, Akiyama Kohki, Yoneyama Koichi, Nomura Takahito	4. 巻 218
2. 論文標題 Conversion of carlactone to carlactonoic acid is a conserved function of 1 homologs in strigolactone biosynthesis MAX	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1522-1533
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.15055	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 Fujimoto M, Sazuka T, Oda Y, Kawahigashi H, Wu J, Takanashi H, Ohnishi T, Yoneda JI, Ishimori M, Kajiya-Kanegae H, Hibara KI, Ishizuna F, Ebine K, Ueda T, Tokunaga T, Iwata H, Matsumoto T, Kasuga S, Yonemaru JI, Tsutsumi N	4. 巻 115
2. 論文標題 Transcriptional switch for programmed cell death in pith parenchyma of sorghum stems.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 E8783-E8792
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1807501115.	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 Shimano S, Hibara KI, Furuya T, Arimura SI, Tsukaya H, Itoh JI.	4. 巻 145(7)
2. 論文標題 Conserved functional control, but distinct regulation, of cell proliferation in rice and Arabidopsis leaves revealed by comparative analysis of GRF-INTERACTING FACTOR 1 orthologs.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev159624
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.159624	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 Honda E, Yew CL, Yoshikawa T, Sato Y, Hibara KI, Itoh JI.	4. 巻 59(2)
2. 論文標題 LEAF LATERAL SYMMETRY1, a Member of the WUSCHEL-RELATED HOMEBOX3 Gene Family, Regulates Lateral Organ Development Differentially from Other Paralogs, NARROW LEAF2 and NARROW LEAF3 in Rice.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 376-391
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcx196.	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 Yazaki K, Arimura GI, Ohnishi T.	4. 巻 58(10)
2. 論文標題 'Hidden' Terpenoids in Plants: Their Biosynthesis, Localization and Ecological Roles.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1615-1621
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcx123.	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 Yokota T, Ohnishi T, Shibata K, Asahina M, Nomura T, Fujita T, Ishizaki K, Kohchi T.	4. 巻 136
2. 論文標題 Occurrence of brassinosteroids in non-flowering land plants, liverwort, moss, lycophyte and fern.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Phytochemistry	6. 最初と最後の頁 46-55
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.phytochem.2016.12.020	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 Ishimoto K., Sohonahra S., Kishi-Kaboshi M., Itoh J-i., Hibara K-i., Sato Y., Watanabe T., suneaki, Abe K., Miyao A., Nosaka-Takahashi M., Suzuki T., Ta N. K., Shimizu-Sato S., Suzuki T., Toyoda A., Takahashi H., Nakazono M., Nagato Y., Hirochika H., Sato Y.	4. 巻 146
2. 論文標題 Specification of basal region identity after asymmetric zygotic division requires mitogen-activated protein kinase 6 in rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev176305
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.176305	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 Inaji Aoi, Okazawa Atsushi, Taguchi Taiki, Nakamoto Masatoshi, Katsuyama Nao, Yoshikawa Ryoka, Ohnishi Toshiyuki, Waller Frank, Ohta Daisaku	4. 巻 61
2. 論文標題 Rhizotaxis Modulation in Arabidopsis Is Induced by Diffusible Compounds Produced during the Cocultivation of Arabidopsis and the Endophytic Fungus Serendipita indica	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 838 ~ 850
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa008	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13件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 八田 大成、水野 泉、桧原 健一郎、伊藤 純一
2. 発表標題 イネGE遺伝子のシュート再生過程における機能解析
3. 学会等名 日本育種学会第135回講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 桧原 健一郎
2. 発表標題 植物発生・器官サイズを制御するシトクロムP450の代謝産物、シグナル伝達経路の解明に向けて
3. 学会等名 ナノ・マイクロ横断型人材育成セミナー（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 八田 大成、水野 泉、桧原 健一郎、伊藤 純一
2. 発表標題 植物の成長制御に関与する CYP78のイネのカルス組織に対する効果
3. 学会等名 日本育種学会第134回講演会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 桧原健一郎
2. 発表標題 胚 - 胚乳サイズ制御と新しい植物ホルモン
3. 学会等名 岡山大植物研・作物イノベーション研究ワークショップ（第1回）（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大西利幸
2. 発表標題 植物の生長や化学防御に寄与する二次代謝産物の生合成研究
3. 学会等名 第35回日本植物細胞分子生物学会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Koujirou Totsuka, Naoya Sakai, Tsuyoshi Katsuno, Naoharu Watanabe, Toshiyuki Ohnishi
2. 発表標題 Volatile C13-norisoprenoid and monoterpene alcohols contribute sweet muscatel-like scent in Oolong tea “Oriental Beauty” manufactured by <i>Camellia sinensis</i> in response to attacks by insect herbivores
3. 学会等名 The 13th International Meeting on Biosynthesis, Function and Synthetic Biology（国際学会）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 桧原 健一郎, 武田 真, 伊藤 純一
2. 発表標題 オオムギMANY-NODED DWARF遺伝子群による葉間期制御
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 桧原 健一郎、水野 泉
2. 発表標題 胚サイズを制御するシトクロムP450酵素の機能解明に向けた取り組み
3. 学会等名 種子生理生化学研究会第40回年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Karen Chuman, Koharu Ogiso, Fumiya Katsumat, Takao Koeduka Yukie Ohba, Hideyuki Suzuki, Jun Takeuchi, Yasushi Todoroki, Kouhei Sato, Mase. Watanabe Naoharu and Toshiyuki Ohnishi
2. 発表標題 The biosynthetic machinery of rose aroma mono-glucosides.
3. 学会等名 TERPNET 2019 - The 14th International Meeting on Biosynthesis, Function and Synthetic Biology of Isoprenoid (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤本 源、渡部 太緒、荒川 恵理、小出 陽平、門田 有希、寺石 政義、伊藤 純一、松原 健一郎、長戸 康郎、奥本 裕、吉川 貴徳
2. 発表標題 イネの生育相転換に関与するqJA1、qJA2が地域適応性に及ぼす効果
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 船越 孝之、松原 健一郎、小川 拓水、手塚 孝弘、太田 大策、横井 修司
2. 発表標題 イネ種子の -オリザノール含量を規定する候補因子の探索
3. 学会等名 日本育種学会第137回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 塚原壮彦、海山香菜子、肥塚崇男、竹本裕之、竹内純、大西利幸
2. 発表標題 芋焼酎の香気に関するサツマイモ由来香気配糖化酵素の解明
3. 学会等名 第63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 2019年

1. 発表者名 中馬かれん, 肥塚崇男, 小木曾こはる, 勝又章椰, 鈴木秀幸, 竹内純, 轟泰司, 佐藤浩平, 間瀬暢之, 竹本裕之, 渡辺修治, 大西利幸
2. 発表標題 パラの香気成分の貯蔵メカニズム
3. 学会等名 第63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 2019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	大西 利幸 (Ohnishi Toshiyuki) (60542165)	静岡大学・農学部・准教授 (13801)	