

令和 4 年 6 月 22 日現在

機関番号：14603

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03249

研究課題名(和文) 果実作物モデルにおける有用代謝形質の多面的な分子育種の創生

研究課題名(英文) Metabolomics-assisted molecular breeding approach of model fruit-species on specialized metabolism

研究代表者

峠 隆之 (Tohge, Takayuki)

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・准教授

研究者番号：30415236

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,500,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、果実モデル作物であるトマトについて、栽培品種と種間交雑可能な野生種トマト群との比較解析から、果実の質向上および病害耐性などの多面的有用代謝形質の分子育種戦略モデルを構築するとともに、トマトの植物種レベルでの生合成経路全容の捕捉、および有用代謝形質育種のための即戦力遺伝子群を複数特定することに成功した。また、他の作物種の有用物質代謝の種間多型解析を可能とする新たな方法論の構築や、ナス科作物、アブラナ科作物やマメ科作物種を対象に多層的オミクス統合解析による有用物質産生の鍵遺伝子群の特定および機能解析を行った。研究成果は、査読付き国際科学雑誌(27報)および学会発表(32件)で発表した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、栽培品種と種間交雑が可能な野生種との代謝比較オミクス解析を用いて、植物種特異的なポリフェノール類などの代謝多様性やストレス耐性向上に関わる鍵遺伝子群を複数特定することができたことから、植物特化代謝の機構解明という点において学術的意義は高い。また、様々は作物種について、野生種を含む幅広い植物種を対象とした作物育種をデザインすることができる点や、育種計画段階でゲノム解析なしで有用代謝形質を捕捉することができ、作物育種戦略の将来的なスタンダードになりえるため、社会的意義も高い。研究成果の多くは、国際科学雑誌などで発表していることから、今後の波及効果も期待できると考えている。

研究成果の概要(英文)：In this research project, we investigated multi-functional specialized metabolism for metabolomics-assisted molecular breeding approach of Solanum fruit-species by characterizing the species-wide biosynthetic framework and novel functional genes via cross-species metabolomics analysis across tomato cultivars and relative wild species. We additionally have developed a methodology of an integrative omics approach with MS-based metabolomics for inter/intra-species metabolomics-assisted molecular breeding approach using their tissue/species-specificity of specialized metabolism. The developed integrative omics approach was applied to other crop species in the Solanaceae, Brassicaceae and Fabaceae families for functional genomic analysis. The final outputs derived from this research project were published in 27 peer-reviewed scientific journals and 32 conference presentations.

研究分野：植物科学

キーワード：二次代謝物 オミクス統合解析 種間比較 トマト 果実 ナス科作物 メタボロミクス

1. 研究開始当初の背景

持続可能な未来社会の実現において、変動する自然環境下でも安定した作物供給を可能とするパイプラインの構築は重要な課題である。作物育種の長い歴史において、ほとんどの栽培品種はストレス耐性や形質頑健性に関わる遺伝子群の多くが欠損していることが知られている(栽培化症候群: domestication syndrome)。この問題に対し、近年の研究では、花粉源による種間交雑可能な野生種植物との比較解析から、有用形質に関わる遺伝子群もしくはゲノム領域を特定し、その遺伝子領域選択的に短期間で効率的に分子育種を行うことで、有用代謝形質を付加する分子育種戦略の試みがなされている。そのため、作物近縁野生種の遺伝子資源としての研究価値は非常に高く、育種デザインの起点となりうる「有用形質や多様性の植物種ワイドレベルでの生合成全容の捕捉」を行うことは、作物育種戦略の今後のスタンダードになると考えられる。

作物の重要な有用代謝形質のひとつとして、目的に応じた二次代謝物(特化代謝物)の選択的な蓄積が挙げられる。作物に含まれる特化代謝物は、栄養価、風味や健康効果などの食物としての付加価値を生み出すものも多いが、光や乾燥などに対するストレス耐性機構や、病害虫に対する忌避効果や貯蔵期間延長効果など、栽培安定化や流通の点において有用であるものも多い。一般的に、植物の特化代謝物の生合成経路は、自生地における環境適応進化の過程において、獲得・欠失を繰り返すことで多様性を獲得してきたと考えられている。そのため、同一植物種内においても、代謝物蓄積パターンに違い(代謝多型)が観察されることが多い。特に、特定の遺伝子群がタンデム複製により異なる機能に分化した新機能分化領域や植物種特異的に分化した遺伝子群が、二次代謝物の多様性の鍵であることが最近の研究で明らかとなってきた。

研究代表者のグループは、シロイヌナズナ野生型コレクションの花序代謝多型の研究において、植物の紫外線ストレス耐性を強化する新規芳香族化合物と、それらの産生の鍵となるフェニルアシル基転移酵素遺伝子群の新規機能分化領域を発見した(Tohge *et al.*, 2016, *Nat Commun*)。また、この新機能分化領域が自生地における紫外線などの光選抜による自然淘汰と関連性があることを発見した。一方トマトを用いた研究では、栽培品種トマト(*S. lycopersicum*)と、環境ストレスに耐性を持つ野生種トマト(*S. pennellii*)のゲノム比較解析を行い、野生種トマトのゲノムには、レトロトランスポゾンなどの遺伝子複製が多数存在し、特化代謝関連の遺伝子数が多いことを明らかにしている(Bolgar *et al.*, 2014 *Nat Genet*)。また、トマト栽培種と野生種の代謝多型解析においては、*S. pennellii*の果肉では特化代謝物蓄積が定性・定量的にも著しく高いことを見出し、それらの交雑ライン(IL: introgression line)の代謝量的遺伝子座(mQTL)解析によって、果肉の特化代謝産生に関わる600以上のmQTL領域を特定した(Alseikh and Tohge *et al.*, 2015 *Plant Cell*)。さらに、同様の交雑ラインについて、イスラエル圃場で複数年栽培したトマトの果肉サンプルについて代謝物変動解析を行い、ANOVAとRxNV(Reaction norm of the variance)を組み合わせたco-variantの評価により、天候変化に伴い変動する圃場栽培条件に対応したトマトの農作物としての安定性(canalization)評価の解析を行い、100以上のcmQTL(canalization metabolic QTL)を特定した(Alseikh *et al.*, 2017, *Plant Cell*)。特定したmQTL領域は、栽培品種トマトの果肉品質向上の交配育種に用いることが可能な即戦力遺伝子群であるが、特化代謝物は蓄積器官特異性や機能が異なる場合が多いため、トマト果肉でのmQTLが、他の器官で多面的に機能するかは不明であった。また、他の作物種においても、栽培品種と種間交雑可能な野生種群など代謝多型解析から、作物としての質向上および病害耐性などの有用代謝形質の分子育種戦略に応用可能な多面的な機能遺伝子領域を特定する方法論の検証も不十分であった。

2. 研究の目的

本研究では、まずトマト(*S. lycopersicum*)を果実作物のモデルとして、花粉源による種間交雑が可能な野生種トマトの詳細な解析から、栽培品種の分子育種に多面的な機能を付加することができる植物種特異的に分化した即戦力遺伝子群や有用物質の新機能分化領域を捕捉することを目的としている。本研究は、葉や種子、花序などに蓄積する、忌虫効果、抗酸化活性、健康効果、果実貯蔵期間延長効果および紫外線保護機能を持つ特化代謝物の代謝多型解析の多面的有用代謝形質の分子育種戦略モデル構築の方法論の確立を目指した。また、トマトの有用代謝形質の分子育種モデルの起点となりうる栽培種や野生種を含む植物種レベルでの生合成経路の全体像の捕捉や、既に特定している果肉や葉トリコーム、種子などで発見されている代謝多型およびmQTL領域、野生種トマト(*S. pennellii*)のゲノム情報、遺伝子発現(e)QTLなどのトランスクリプトームデータとの多層的オミクス統合解析により、トマト野生種を活用した有用代謝形質の育種に有効なゲノム領域の特定を計画した。さらに、他の作物種を対象とした有用物質代謝の種間多型解析を可能とする新たな方法論の構築や、ナス科作物、アブラナ科作物やマメ科作物種を対象に多層的オミクス統合解析と、有用物質産生の鍵遺伝子群の特定法の構築を目指した。トマトを用いて代謝産生能の多面的な分子育種戦略を構築することにより、次々とゲノム解読完了がすすんでいる他の果実モデル作物への応用が可能であるため、果実分子育種の新しい戦略モデルとしての意義は高い。一方で、本研究で得られる代謝物多型データは、様々な組み合わせによる今後の統合解析により、相関解析やモデリングに活用できるため、変動する栽培条件に対応した農作物としての安定性評価の解析にも応用可能であると考えた。

3. 研究の方法

本研究は、以下の項目に沿って実施した。

(1) トマト栽培品種および野生種の包括的な代謝多型分析

種間交雑可能植物種 (species-wide) レベルでの物質合成経路の全体像を捕捉するため、栽培種と野生種について、GC-MS および LC-MS を用いた一次・二次代謝多型解析を計画した。得られた分析結果から、蓄積パターン相関解析および MS/MS 解析などから化合物の構造を推定し生合成経路の構築をおこない、ストレス防御物質産生能の鍵となる酵素反応ステップの全容を明らかにする解析法の構築を行う。

(2) 葉や種子に蓄積する忌虫物質および抗酸化活性物質を標的とした mQTL 解析とトランスクリプトームデータとの統合解析

実験温室にて生育した IL ライン (*S. lycopersicum* x *S. pennellii*)、および *S. habrochaites* IL ライン (*S. lycopersicum* x *S. habrochaites*) の葉について、LC-MS を用いた詳細なメタボロミクス分析を行い、研究代表者が先行研究で得たトランスクリプトームデータ (Koenig *et al.*, 2013 PNAS) および公共データベースのトランスクリプトームデータ (葉の eQTL データ: Schilmiller *et al.*, 2010) との統合解析を行い、産生に関わるゲノム領域および遺伝子群を特定する解析を行う。

(3) 花序に蓄積する紫外線ストレス防御に関わる代謝物を標的とした mGWAS 解析

圃場でサンプリングされたトマト栽培種と野生種の花序について、GC-MS および LC-MS を用いた、一次・二次代謝多型解析を行う。得られた結果は、SNPs データとの相関解析、研究協力者が既に解析を始めている RNAseq トランスクリプトームデータとの統合を行い、有用代謝形質に関わるゲノム領域および遺伝子群を特定する。

(4) mQTL と eQTL の統合解析から得られた候補遺伝子群の機能解析

上記(1)-(3)において、mQTL と eQTL の統合解析やトランスクリプトーム解析との統合解析から得られた候補遺伝子群の機能を実験的に検証する。組換えタンパク質を用いた酵素活性試験、タバコもしくは作物型トマトを用いた形質転換技術により遺伝子機能を明らかにする。

(5) 他の作物種への応用展開の検討

上記(1)-(4)で構築した研究手法を他の作物種へ展開するために、ナス科作物、アブラナ科作物やマメ科作物種を対象とした多層的オミクス統合解析を実施し、トマト栽培種と野生種の代謝比較解析で構築した方法を検証するとともに、それぞれの作物種におけるストレス防御物質産生能の生合成経路全容の特定、および有用物質産生の鍵遺伝子群の特定法の構築を目指した。

4. 研究成果

上記「3. 研究の方法」に示した本研究の研究計画項目について、トマトや他の作物種について代謝多型解析、遺伝子発現相関解析、遺伝子多型解析や種間比較ゲノム解析の統合オミクス解析を実施した。成果として、果実の質向上および病害耐性などの多面的有用形質の分子育種戦略モデルを構築するとともに、トマトの植物種レベルでの生合成経路の捕捉や有用代謝形質育種のための即戦力遺伝子を複数特定することができた。また、作物種の有用物質代謝の種間多型解析を可能とする新たな方法論の構築や、ナス科作物、アブラナ科作物やマメ科作物種を対象に多層的オミクス統合解析による有用物質産生の鍵遺伝子群の特定や機能解析を行った。

研究成果は、査読付き国際科学雑誌 (27 報) および学会発表 (32 件) で発表した。各研究項目について、以下に説明する。

(1) トマト栽培品種および野生種の包括的な代謝多型分析

トマト種間の包括的な代謝物分析を実施し、トランスクリプトーム解析の統合解析を行うことで、MS/MS 解析やシロイヌナズナの代謝変異体抽出物の reference extract 解析などと組み合わせ、トマト栽培品種および野生種の完熟果実、未熟果実、葉、根、花序において検出される特化代謝物化合物の構造を推定し、生合成経路の構築を行い、ストレス防御物質産生能の鍵となる酵素反応ステップの全容を明らかにした (Tohge *et al.*, 2020, *Mol Plant*) (図 1)。また、抗酸化活性を有する紫外線防御化合物として知られるフラボノイド類の安定性に関わる配糖化酵素遺伝子 2 つについて、シロイヌナズナ過剰発現体および組み換えタンパク質を用いた酵素活性試験、もしくはトマト果実を用いた VIGS (virus-induced gene silencing) ラインの代謝変動解析により、それぞれの機能を特定した。

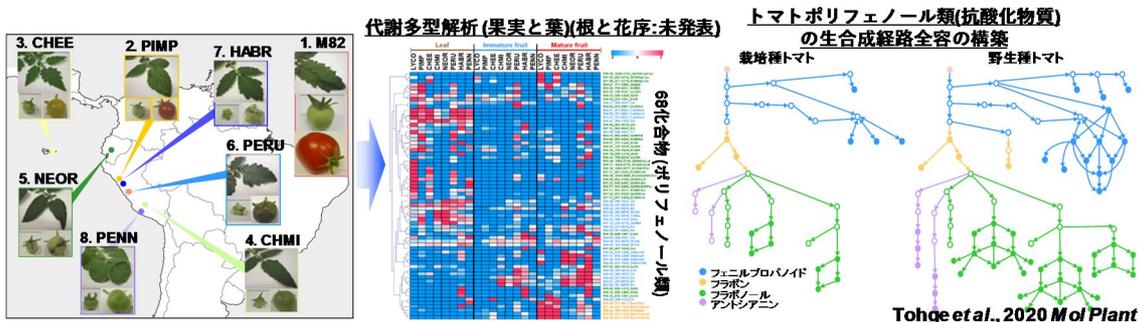


図 1 トマト栽培品種と野生種の種間代謝多型解析と生合成経路の構築

(2) 葉や種子に蓄積する忌虫物質および抗酸化活性物質を標的としたオミクス統合解析

上記(1)で得られた解析結果で、栽培品種では産生されないが特定の野生種において特異的に産生される有用代謝物のうち、抗酸化活性および花粉症軽減活性を示すことが既に報告されている化合物が検出された。そこで、実験温室にて生育したILライン (*S. lycopersicum* x *S. pennellii*) について、LC-MSを用いた詳細なmQTL解析を行った。その結果、特定のILラインにおいて、栽培品種では産生されない標的有用代謝物の産生が観察されたことから、標的有用代謝物質の分子育種戦略に応用可能な遺伝子領域を特定することができた。また、研究代表者が先行研究で得たトランスクリプト - ムデ - タ (Koenig *et al.*, 2013 PNAS) および葉のeQTLデータとの統合解析を行い、候補遺伝子を複数特定することができた (図2、未発表データ)。

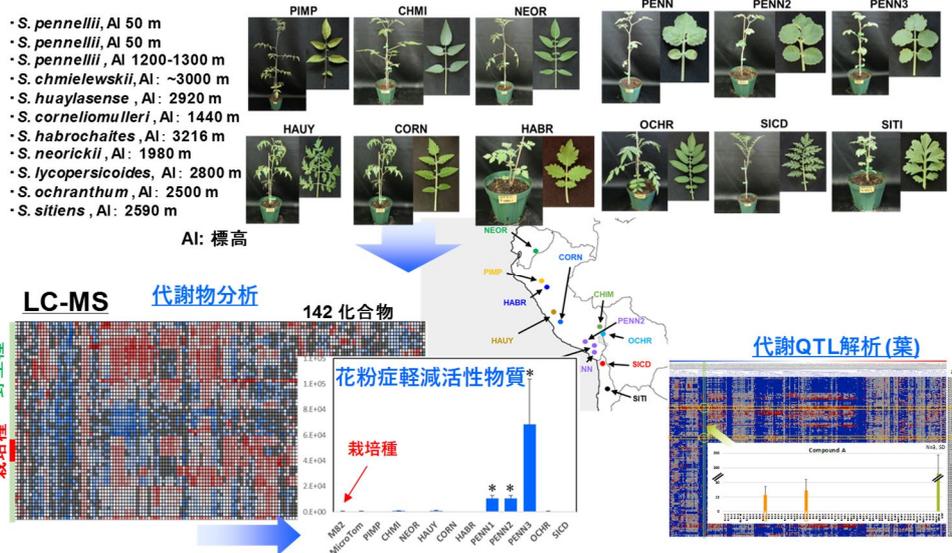


図2 野生種トマトの葉の代謝多型解析 (未発表データ)

また、野生種トマト *S. pennellii* の種子特異的に検出されたグリコアルカロイドおよびフラボノイドの代謝多型に着目した、mQTL解析を行い、グリコアルカロイドおよびフラボノイドそれぞれの2つの修飾遺伝子の機能を特定した (Alseikh *et al.*, 2020, *Plant J.*)。解析に用いた解析法は、代謝物分析 (Parry *et al.*, 2020, *Plant Direct*; Alseikh *et al.*, 2021, *Nat Methods*)、新機能分化領域の遺伝子発現ネットワーク解析 (Tohge & Fernie, 2020, *Plants*)、比較ゲノム解析 (Naake *et al.*, 2020, *Plant Physiol.*; Saigo *et al.*, 2020, *Curr Opi Plant Biol.*; Liu *et al.*, 2021, *Plants: Aneklaphakji et al.*, 2021, *Front Plant Sci.*) (図3)、代謝比較解析 (Ferrari *et al.*, 2020, *Plant Cell*; Schulz *et al.*, 2021, *Plant Cell Physiol.*; Aarabi *et al.*, 2021, *Plant Physiol.*; Okada *et al.*, 2021, *J Nat Med.*; Liu *et al.*, 2021, *Front Plant Sci.*)で発表した。

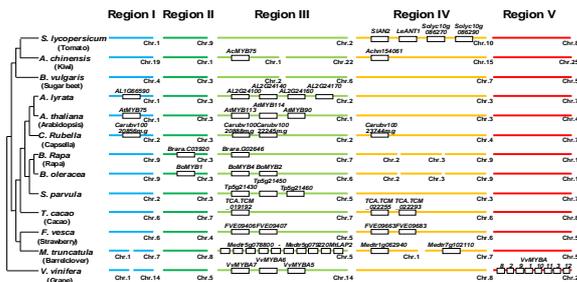


図3 フラボノイド制御 MYB 転写因子の遺伝子に着目した種間比較ゲノム解析 (Saigo *et al.*, 2020, *Curr Opi Plant Biol*)

(3) 花序に蓄積する紫外線ストレス防御に関わる代謝物を標的とした mGWAS 解析

(1)で得られたトマト栽培種及び野生種の代謝多型データから、特定の野生種特異的に産生される抗酸化活性物質を特定した。そこで、圃場でサンプリングされたトマト栽培種と野生種の花序サンプルの一部について、GC-MS および LC-MS を用いた一次・二次代謝代謝多型解析を行っている。得られた代謝物蓄積データは、SNPs データや RNAseq トランスクリプト - ムデ - タとの統合を行う予定であるが、コロナ禍により、最終的にドイツへの滞在と一部の実験とデータ解析は行えなかったが、今後も研究とマックスプランク研究所との連携を継続し、研究を完了する。

(4) mQTL と eQTL の統合解析から得られた候補遺伝子群の機能解析

上記(1)-(3)において、mQTL と eQTL の統合解析やトランスクリプトーム解析との統合解析から、有用代謝物産生の産生に関わると考えられる複数の候補遺伝子が得られた。得られた候補遺伝子群のうち、転写因子(SIWD40)については機能解析実験を行い、トマトの完熟過程の制御に関わる因子であることを明らかにした (Feng *et al.*, 2022, *Plant Physiol.*)。現在は、他の候補遺伝子について、実験的な機能解析を行っている。また、トマトの代謝に関連する研究成果として、果実のサイトカニン-ジベレリン制御 (Israeli *et al.*, 2021, *PLoS Genet.*)、カロテノイド-アプシジン酸制御 (McQuinn *et al.*, 2020, *Plant Biotech J.*) に関わる解析を行い、成果を発表した。

(5) 他の作物種への応用展開の検討

上記(1)-(4)で構築した研究手法を他の作物種へ展開するために、ナス科作物、アブラナ科作物やマメ科作物種を対象とした多層的オミクス統合解析の検証と応用展開を試みた。有用物質産生の鍵遺伝子群の特定法の構築を目指した。研究結果として、ナス科果実作物の果実完熟過程における代謝変動多型解析 (Calumpang *et al.*, 2020, *Metabolites*)、落花生 (Aneklaphakij *et al.*, 2021, *Front Plant Sci.*)(図 4)、ドリアン果実 (Sangpong *et al.*, 2021, *Front Plant Sci.*)、とうきび (Bottcher *et al.*, 2021, *Bragantia*)、漢方薬 (Okada *et al.*, 2021, *J Nat Med.*)、イネ (Zhan *et al.*, 2020, *Nat Plants*; Watanabe *et al.*, 2020, *Plant Cell & Environment*; Hu *et al.*, 2020, *PLoS One*)、イヌカタヒバ (Ferrari *et al.*, 2020, *Plant Cell*)を実施し、結果を発表した。

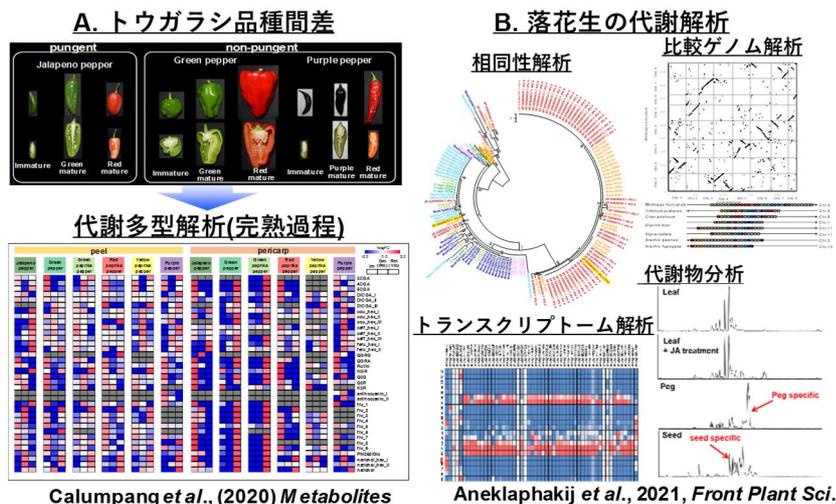


図 4 トウガラシ品種間差解析および落花生の代謝解析 (Calumpang *et al.*, 2020, *Metabolites*; Aneklaphakij *et al.*, 2021, *Front Plant Sci.*)

コロナ禍により、最終的に研究協力者であるドイツマックスプランク研究所への滞在と一部の実験は行えなかったが、研究は概ね順調に完了したといえる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計28件（うち査読付論文 17件 / うち国際共著 13件 / うちオープンアクセス 15件）

1. 著者名 Ferrari Camilla, Shivhare Devendra, Hansen Bjoern Oest, Pasha Asher, Esteban Eddi, Provart Nicholas J., Kragler Friedrich, Fernie Alisdair, Tohge Takayuki, Mutwil Marek	4. 巻 32
2. 論文標題 Expression Atlas of Selaginella moellendorffii Provides Insights into the Evolution of Vasculature, Secondary Metabolism, and Roots	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Cell	6. 最初と最後の頁 853 ~ 870
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1105/tpc.19.00780	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 Hayashi Shunya, Watanabe Mutsumi, Kobayashi Makoto, Tohge Takayuki, Hashimoto Takashi, Shoji Tsubasa	4. 巻 61
2. 論文標題 Genetic Manipulation of Transcriptional Regulators Alters Nicotine Biosynthesis in Tobacco	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1041 ~ 1053
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcaa036	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 McQuinn Ryan P., Gapper Nigel E., Gray Amanda G., Zhong Silin, Tohge Takayuki, Fei Zhangjun, Fernie Alisdair R., Giovannoni James J.	4. 巻 18
2. 論文標題 Manipulation of ZDS in tomato exposes carotenoid and ABA specific effects on fruit development and ripening	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology Journal	6. 最初と最後の頁 2210 ~ 2224
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pbi.13377	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 Hu Chaoyang, Rao Jun, Song Yue, Chan Shen-An, Tohge Takayuki, Cui Bo, Lin Hong, Fernie Alisdair R., Zhang Dabing, Shi Jianxin	4. 巻 15
2. 論文標題 Dissection of flag leaf metabolic shifts and their relationship with those occurring simultaneously in developing seed by application of non-targeted metabolomics	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0227577
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0227577	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 Tohge Takayuki, Scossa Federico, Wendenburg Regina, Frasse Pierre, Balbo Ilse, Watanabe Mutsumi, Alseekh Saleh, Jadhav Sagar Sudam, Delfin Jay C., Lohse Marc, Giavalisco Patrick, Usadel Bjoern, Zhang Youjun, Luo Jie, Bouzayen Mondher, Fernie Alisdair R.	4. 巻 13
2. 論文標題 Exploiting Natural Variation in Tomato to Define Pathway Structure and Metabolic Regulation of Fruit Polyphenolics in the Lycopersicum Complex	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecular Plant	6. 最初と最後の頁 1027 ~ 1046
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.molp.2020.04.004	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 Richter Andreas S., Tohge Takayuki, Fernie Alisdair R., Grimm Bernhard	4. 巻 375
2. 論文標題 The genomes uncoupled-dependent signalling pathway coordinates plastid biogenesis with the synthesis of anthocyanins	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20190403
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2019.0403	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 Tohge Takayuki, Fernie Alisdair R.	4. 巻 9
2. 論文標題 Co-regulation of Clustered and Neo-functionalized Genes in Plant-Specialized Metabolism	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 622 ~ 622
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9050622	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 Watanabe Mutsumi, Walther Dirk, Ueda Yoshiaki, Kondo Katsuhiko, Ishikawa Satoru, Tohge Takayuki, Burgos Asdrubal, Brotman Yariv, Fernie Alisdair R, Hoefgen Rainer, Wissuwa Matthias	4. 巻 43
2. 論文標題 Metabolomic markers and physiological adaptations for high phosphate utilization efficiency in rice	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant, Cell & Environment	6. 最初と最後の頁 2066 ~ 2079
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pce.13777	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 Calumpang Carla Lenore F., Saigo Tomoki, Watanabe Mutsumi, Tohge Takayuki	4. 巻 10
2. 論文標題 Cross-Species Comparison of Fruit-Metabolomics to Elucidate Metabolic Regulation of Fruit Polyphenolics Among Solanaceous Crops	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Metabolites	6. 最初と最後の頁 209 ~ 209
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/metabo10050209	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 Alseekh Saleh, Ofner Itai, Liu Zhongyuan, Osorio Sonia, Vallarino Jose, Last Robert L., Zamir Dani, Tohge Takayuki, Fernie Alisdair R.	4. 巻 103
2. 論文標題 Quantitative trait loci analysis of seed specialized metabolites reveals seed specific flavonols and differential regulation of glycoalkaloid content in tomato	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 2007 ~ 2024
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14879	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 Tohge Takayuki	4. 巻 13
2. 論文標題 From Fruit Omics to Fruiting Omics: Systematic Studies of Tomato Fruiting by Metabolic Networks	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecular Plant	6. 最初と最後の頁 1114 ~ 1116
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.molp.2020.07.012	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 Parry Geraint, Provart Nicholas J., Brady Siobhan M., Uzilday Baris, Multinational Arabidopsis Steering Committee.	4. 巻 4
2. 論文標題 Current status of the multinational Arabidopsis community	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Direct	6. 最初と最後の頁 e00248
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/pld3.248	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 Zhan Chuansong, et al., Tohge Takayuki, Qu Lianghuan, Liu Xianqing, Fernie Alisdair R., Chen Ling-Ling, Yuan Meng, Luo Jie	4. 巻 7
2. 論文標題 Author Correction: Selection of a subspecies-specific diterpene gene cluster implicated in rice disease resistance	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Plants	6. 最初と最後の頁 100 ~ 100
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41477-020-00838-1	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 Naake Thomas, Maeda Hiroshi A, Proost Sebastian, Tohge Takayuki, Fernie Alisdair R	4. 巻 185
2. 論文標題 Kingdom-wide analysis of the evolution of the plant type III polyketide synthase superfamily	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 857 ~ 875
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiaa086	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 Aneklaphakij Chaiwat, Saigo Tomoki, Watanabe Mutsumi, Naake Thomas, Fernie Alisdair R., Bunsupa Somnuk, Satitpatipan Veena, Tohge Takayuki	4. 巻 12
2. 論文標題 Diversity of Chemical Structures and Biosynthesis of Polyphenols in Nut-Bearing Species	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1 ~ 15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2021.642581	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 Liu Yuting, Watanabe Mutsumi, Yasukawa Sayuri, Kawamura Yuriko, Aneklaphakij Chaiwat, Fernie Alisdair R., Tohge Takayuki	4. 巻 12
2. 論文標題 Cross-Species Metabolic Profiling of Floral Specialized Metabolism Facilitates Understanding of Evolutional Aspects of Metabolism Among Brassicaceae Species	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1 ~ 13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2021.640141	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 Saigo T, Tong W, Watanabe M, Tohge T	4. 巻 55
2. 論文標題 Diversity of anthocyanin and proanthocyanin biosynthesis in land plants.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Opinion in Plant Biology	6. 最初と最後の頁 93-99
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pbi.2020.04.001	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 -

1. 著者名 西郷 知樹、峠 隆之	4. 巻 37
2. 論文標題 植物の天然物化学構造情報のデータマイニングを起点とした機能ゲノミクス	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本化学会情報化学部会誌	6. 最初と最後の頁 33-36
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11546/cicsj.37.33	査読の有無 無
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 Bottcher Alexandra, Domingues-Junior Adilson Pereira, Souza Leonardo Perez de, Tohge Takayuki, Araujo Wagner Luiz, Fernie Alisdair Robert, Mazzafera Paulo	4. 巻 80
2. 論文標題 Sugarcane cell suspension reveals major metabolic changes under different nitrogen starvation regimes	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Bragantia	6. 最初と最後の頁 1
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1590/1678-4499.2021-0009	査読の有無 無
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 Sangpong Lalida, Khaksar Gholamreza, Pinsorn Pinnapat, Oikawa Akira, Sasaki Ryosuke, Erban Alexander, Watanabe Mutsumi, Wangpaiboon Karan, Tohge Takayuki, Kopka Joachim, Hoefgen Rainer, Saito Kazuki, Sirikantaramas Supaart	4. 巻 12
2. 論文標題 Assessing Dynamic Changes of Taste-Related Primary Metabolism During Ripening of Durian Pulp Using Metabolomic and Transcriptomic Analyses	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2021.687799	査読の有無 無
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 Alseekh Saleh, et al, Tohge Takayuki, Wang Yulan, Wen Weiwei, Wu Si, Xu Guowang, Zamboni Nicola, Fernie Alisdair R.	4. 巻 18
2. 論文標題 Mass spectrometry-based metabolomics: a guide for annotation, quantification and best reporting practices	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Methods	6. 最初と最後の頁 747 ~ 756
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41592-021-01197-1	査読の有無 無
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 Aarabi Fayeze, Rakpenthai Apidet, Barahimipour Rouhollah, Gorka Michal, Alseekh Saleh, Zhang Youjun, Salem Mohamed A, Brueckner Franziska, Omranian Nooshin, Watanabe Mutsumi, Nikoloski Zoran, Giavalisco Patrick, Tohge Takayuki, Graf Alexander, Fernie Alisdair R, Hoefgen Rainer	4. 巻 187
2. 論文標題 Sulfur deficiency-induced genes affect seed protein accumulation and composition under sulfate deprivation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 2419 ~ 2434
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiab386	査読の有無 無
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 Okada Taketo, Namiki Takao, Tohge Takayuki, Kanaya Shigehiko	4. 巻 76
2. 論文標題 Cheminformatics modeling of the correlation between Bupleurum Root-formula medicines and Excess and Deficiency pattern in the diagnostic criteria of Sho in Kampo (traditional Japanese medicine) by non-targeted direct infusion mass spectrometry with machine learning	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Natural Medicines	6. 最初と最後の頁 306 ~ 313
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11418-021-01577-z	査読の有無 無
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 Lemaire-Chamley Martine, Koutouan Claude, Jorly Joana, Assali Julien, Yoshida Takuya, Nogueira Marilise, Tohge Takayuki, Ferrand Carine, Peres Lozaro E P, Asamizu Erika, Ezura Hiroshi, Fraser Paul D, Hajirezaei Mohammad-Reza, Fernie Alisdair R, Rothan Christophe	4. 巻 63
2. 論文標題 A Chimeric TGA Repressor Slows Down Fruit Maturation and Ripening in Tomato	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 120 ~ 134
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcab150	査読の有無 無
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 Liu Yuting, Fernie Alisdair R., Tohge Takayuki	4. 巻 11
2. 論文標題 Diversification of Chemical Structures of Methoxylated Flavonoids and Genes Encoding Flavonoid-O-Methyltransferases	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 564 ~ 564
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants11040564	査読の有無 無
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 Delfin Jay C., Kanno Yuri, Seo Mitsunori, Kitaoka Naoki, Matsuura Hideyuki, Tohge Takayuki, Shimizu Takafumi	4. 巻 110
2. 論文標題 AtGH3.10 is another jasmonic acid amido synthetase in Arabidopsis thaliana	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 1082 ~ 1096
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbj.15724	査読の有無 無
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 Zhu Feng, Jadhav Sagar Sudam, Tohge Takayuki, Salem Mohamed A, Lee Je Min, Giovannoni James J, Cheng Yunjiang, Alseekh Saleh, Fernie Alisdair R	4. 巻 -
2. 論文標題 A comparative transcriptomics and eQTL approach identifies SlWD40 as a tomato fruit ripening regulator	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant 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/plphys/kiac200	査読の有無 無
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 Borghi Monica, Perez de Souza Leonardo, Tohge Takayuki, Mi Jianing, Melandri Giovanni, Proost Sebastian, Martins Marina C M, Al-Babili Salim, Bouwmeester Harro J, Fernie Alisdair R	4. 巻 -
2. 論文標題 High-energy-level metabolism and transport occur at the transition from closed to open flowers	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant 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/plphys/kiac253	査読の有無 無
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32件（うち招待講演 10件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 野あおい、渡邊むつみ、峠 隆之
2. 発表標題 プロアントシアニジン生合成の転写制御と蓄積機構の解明
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 峠 隆之
2. 発表標題 植物が産生するポリフェノール類の代謝多型解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会 シンポジウム
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西郷知樹、Chaiwat Aneklaphakij、渡邊むつみ、Thomas Naake、Alisdair R. Fernie、Somnuk Bunsupa、Veena Satitpatipan、峠 隆之
2. 発表標題 ナッツ類に含まれるポリフェノールの化学構造多様性と生合成遺伝子
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Carla Lenore Ferrolino Calumpang、Tomoki Saigo、Mutsumi Watanabe、Takayuki Tohge
2. 発表標題 Cross-species fruitomics to elucidate biosynthetic structure and metabolic regulation of fruit polyphenolics in the Solanaceous species
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yuting Liu、Sayuri Yasukawa、Yuriko Kawamura、Chaiwat Aneklaphakij、Mutsumi Watanabe、Takayuki Tohge
2. 発表標題 Cross-species comparison of floral specialized metabolites deciphering evolutionary aspects in Brassicaceae species
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Delfin Jay Camisora、峠 隆之、清水 崇史
2. 発表標題 GH3.10はシロイヌナズナの花成や傷害応答においてJAR1と重複した機能を有する
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 峠 隆之
2. 発表標題 植物の代謝多型に基づく機能ゲノミクス
3. 学会等名 植物科学シンポジウム 2020 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Delfin Jay Camisola、Takayuki Tohge、Takafumi Shimizu
2. 発表標題 シロイヌナズナDFL2の花成と傷害応答における機能解析
3. 学会等名 植物化学調節学会第55回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 峠 隆之
2. 発表標題 植物の代謝多型とその活用
3. 学会等名 第8回 奈良まほろば産学官連携懇話会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 峠 隆之
2. 発表標題 分析プラットフォームの構築に携わってきて
3. 学会等名 機器・分析技術研究会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 峠 隆之
2. 発表標題 作物種のメタボロミクス研究と食の評価について
3. 学会等名 日本食品化学学会 第26回総会・学術大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takayuki Tohge
2. 発表標題 Metabolomics-assisted functional genomics on plant phenolic secondary metabolism
3. 学会等名 Guest Lecture in Gadjah Mada University（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takayuki Tohge
2. 発表標題 Metabolomics-assisted functional genomics on plant polyphenolic secondary metabolism
3. 学会等名 UGM BioMIC 2019 International Conference on Bioinformatics, Biotechnology, and Biomedical Engineering (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takayuki Tohge
2. 発表標題 Discovery of functional genes from plant genome
3. 学会等名 Guest Lecture in IPB University (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takayuki Tohge
2. 発表標題 Discovery of functional genes from plant genome
3. 学会等名 University seminar in Mahidol University (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Takayuki Tohge
2. 発表標題 Discovery of functional genes from plant genome
3. 学会等名 University seminar in Chulalongkorn University (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 峠 隆之
2. 発表標題 アブラナ科植物の紫外線ストレス環境適応進化と代謝多型解析
3. 学会等名 第56回 植物化学シンポジウム「植物化学研究の基礎と展開」(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Carla Lenore F. Calumpang, Mutsumi Watanabe, Takayuki Tohge
2. 発表標題 Cross-species comparison of fruit-metabolomics to define pathway structure and metabolic regulation of fruit polyphenolics in different species of pepper (Capsicum spp.)
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 Tong Wang, Tomoki Kobayashi, Mutsumi Watanabe, Takayuki Tohge
2. 発表標題 Cross-species comparison and functional analysis of flavonoid type MYB transcription factors
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 Jay Delfin, Takayuki Tohge, Takafumi Shimizu
2. 発表標題 Functional Analysis of Arabidopsis DFL2 in Its Putative Involvement in JA-Ile Biosynthesis
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 山口玲於, 峠隆之, 渡邊むつみ
2. 発表標題 シロイヌナズナにおける γ -Substituted Alanine Synthase (BSAS) 遺伝子の機能解析
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 小林智輝, 岡田憲典, 峠隆之, 清水崇史
2. 発表標題 イネにおけるジテルペン型ファイトアレキシン産生能の多様性解析
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 西元峻太, 中山加奈, ライナーホフゲン, アリスダーファーニー, 渡邊むつみ, 峠隆之
2. 発表標題 アブラナ科作物種 <i>B. oleracea</i> の硫黄欠乏応答の解析
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 山際天衣子, 峠隆之, 渡邊むつみ
2. 発表標題 シロイヌナズナのセリンアセチル転移酵素 class III 遺伝子の機能解析
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 西郷知樹, 丸居寛, Tong Wang, 渡邊むつみ, 峠隆之
2. 発表標題 アントシアニンの化学構造と制御因子の多様性解析
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 都馬阿英夫, 峠隆之, 清水崇史
2. 発表標題 イネの塩ストレス応答時における代謝変動の多様性研究
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 尾上真里奈, 岡嶋大樹, アリスダーファーニー, 渡邊むつみ, 峠隆之
2. 発表標題 トマトにおける二次代謝の多様性解析
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 峠 隆之
2. 発表標題 作物の栽培化症候群改善育種に向けた代謝多様性解析
3. 学会等名 日本食品化学学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Liu Yuting, Takayuki Tohge
2. 発表標題 Analysis of chemical diversity of methoxylated-flavonoids and the genes encoding flavonoid-O-methyltransferases
3. 学会等名 第63回 植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 新屋 和花、清水 崇史、渡邊 むつみ、峠 隆之
2. 発表標題 アブラナ科植物におけるインドール特化代謝物産生の種間比較解析
3. 学会等名 第63回 植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 渡邊 むつみ、山際 天衣子、塚田 良、峠 隆之
2. 発表標題 硫黄欠乏応答遺伝子群の植物種間比較
3. 学会等名 第63回 植物生理学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 新屋 和花、丸山卓郎、峠 隆之、林 茂樹、安食 菜穂子、高浦(島田) 佳代子、袴塚 高志、森田 洋行、川原 信夫、小松 かつ子、高橋 京子、木内 文之
2. 発表標題 インドジャボク及び同属植物における含有成分の多様性解析
3. 学会等名 日本生薬学会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 馬場 健史、平山 明由、松田 史生、津川 裕司	4. 発行年 2021年
2. 出版社 羊土社	5. 総ページ数 334
3. 書名 メタボロミクス実践ガイド	

〔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
---------------------------	-----------------------	----

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			
ドイツ	Max Planck 研究所			
タイ	Mahidol 大学	Chulalongkorn 大学		