【解説】

植物の傷害応答時における ジャスモン酸類の代謝と移動

松浦英幸

生理活性物質の代謝、移動、到達点での生理活性発現解析のために様々な手法が用いられ、研究が行われてきた。特に植物内での移動実験に関しては ^{14}C などの放射性なラベル体を用いた実験が多く見受けられるが、移動先での検出は多くの場合、放射活性を測定するのみであり、実際の化合物の化学構造については議論がなされていない。しかし、放射活性を有したまま化合物が構造変換を受け、移動した場合、上記の手法には限界がある。一方、昨今の質量分析機器の性能の向上は目覚ましく、迅速な微量物質の分析が可能になった。この技術を安定同位体ラベルされた目的化合物と組み合わせ、上記の問題解決を試みたので本稿で紹介したい。また、この技術を利用してジャスモン酸(JA)類の代謝経路に関わる酵素の単離精製に至った経緯もあわせて紹介する。

現在までに知られている JA 類縁体と代謝、移動

現在までに知られている JA 類を図1に示した。JA は糸状菌 *Lasiodiplodia theobromae* の培養濾液より植物の生長阻害物質として初めて単離され⁽¹⁾、当初は化合物1の(3R, 7R)の絶対立体配置をもつ化合物として発表された。その後、Vickら⁽²⁾のアマ(*Linum usitatissimum* L.)を用いた生合成研究により、本来、生体内で

は化合物2の(3R, 7S)の絶対立体配置をもつ化合物として生合成されることが明らかとなった。この点はJA関連の論文を書く上でネックとなっている。なぜなら、本来の絶対配置の化合物を異性化させた化合物(7-iso)として表記しなくてはならないからである。図1では、本来生合成される化合物を示した。したがって、図1に示したすべての化合物が7-iso JA 類縁体となる。生合成経路が明らかとなった以降に発見された生理活性物質、たとえば7-iso 12-OH-JA, 7-iso 12-O- β -D-Glc-JA はそれぞれ、tuberonic acid (TA, 4), tuberonic acid glucoside (TAG, 5)と名づけられている^(3, 4)。生理活性については、(3R, 7S)の絶対立体配置をもつ7-iso JA 類が活性の本体であることを支持する報告が数多くあり、極く最近では(+)-7-iso jasmonoyl-L-isoleucine (11, 7-iso JA Ile)がJAの情報伝達系において活性を示し、(-)-JA-L-Ileは活性を示さないことが示された⁽⁵⁾。しかし、(3R, 7R)の絶対配置で有意に活性を示す事例も存在し、ネムノキ(*Albizia saman*)の就眠物質として報告された7-iso TAGがこれにあたる⁽⁶⁾。以上、立体に関して述べたが、図1に示す様々な7-iso JA 類縁体が植物界に広く分布しており、多くの場合(3R, 7R)の絶対配置で単離されている。

化合物3, methyl 7-iso jasmonate (7-iso MeJA) は

Translocation and Metabolism of Jasmonic Acids Responding to Wounding Stress
Hideyuki MATSUURA, 北海道大学大学院農学研究院

図1 ■ 現在までに存在の確認されている主な 7-iso JA 類の化学構造

ジャスミンの香気成分として発表されたが、植物に対して多くの生理作用を示すことが知られている⁽⁷⁾。化合物 4, 5 はバレイショ (*Solanum tuberosum* L.) の葉部に含

まれ、バレイショ塊茎形成誘導物質として報告された化合物である^(3, 4)。TA に関しては、JA の関与する植物の傷害応答情報伝達における JA の不活性型で、JA の作

図2 ■ JA 類の代謝経路

用を弱める火消し役とも報告されている⁽⁸⁾。化合物 6, cucurubic acid はカボチャ (*Cucurbita pepo* L.) 種子に含まれる植物生長阻害物質として単離されている⁽⁹⁾。化合物 7, 11-hydroxy-7-iso jasmonic acid (11-OH-7-iso JA) はバレイショ葉に含まれる化合物として見いだされ、特にバレイショ茎断片に外部より JA を与えた場合、顕著に蓄積されてくる化合物であることが知られている⁽¹⁰⁾。

ハナビシソウの仲間, *Eschscholtzia* の組織培養体から 11-OH-7-iso JA のグルコース配糖体が単離されている⁽¹¹⁾。化合物 8 の 12-O-sulfonyl-7-iso JA ($\text{HSO}_3\text{-7-iso JA}$) はシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) にその存在が初めて確認されたが⁽¹²⁾、他の植物にも存在することが証明されている⁽⁸⁾。その生理作用はいまのところ不明と思われる。化合物 9~15⁽¹³⁾ は 7-iso JA のアミノ酸結合体である。これら以外にも他のアミノ酸結合体が報告されているが、先述のように、JA 類の中では、いま現在最も話題性の高い化合物は 7-iso JA Ile (11) といっても過言ではない。なぜなら、JA の関与する植物の傷害応答情報伝達の活性本体であろうとされているからである⁽⁵⁾。7-iso JA Ile (11) に関しては、JA 系のシグナル伝達をブロックしているタンパク質 (JAZ protein) のユビキチン化と、それに引き続く JAZ protein の分解、JA 系のシグナル伝達系の作動に関与する遺伝子の転写開始に必須な化合物とされている。具体的には、7-iso JA Ile は Col 1 タンパク質と結合し、その結合体が JAZ protein と複合体を形成し、JAZ protein のユビキチン化が促進される^(14,15)。

化合物 16 は、タバコ (*Nicotiana tabacum*) Bright Yellow-2 培養細胞へ JA を添加した代謝実験によって見いだされた⁽¹⁶⁾。シロイヌナズナでの存在が報告されて

いない点に興味をもたれる。化合物 17 は 7-iso JA Ile の TA タイプである。7-iso JA Ile の TAG タイプは証明されていないが、植物に含まれるものと予想される。化合物 18 は 7-iso JA Ile の C12-カルボン酸タイプである。いずれも最近になって、シロイヌナズナに含まれると報告された化合物であり、その存在はキャピラリー NMR と LC-MS を組み合わせた手法により証明されている⁽¹⁷⁾。この際に 11-OH-7-iso JA (7) の存在も示された。

7-iso JA の生合成に関しては多くの論文で紹介されているので本稿では省かせていただくが、現在のところ、7-iso JA の代謝に関しては図 2 に示す代謝経路が提唱されている。この中で実際に代謝に関与する酵素が単離精製されている例は 4 例のみである。7-iso をメチルエステル体 (Me 7-iso JA) へ代謝する酵素として JA methyltransferase (JMT) が単離されている⁽¹⁸⁾。後述の全身獲得抵抗性におけるシグナル伝達物質がサリチル酸メチル (methyl salicylate)⁽¹⁹⁾ であることや、Me 7-iso JA も 7-iso JA 様の生理活性を有することから、傷害性全身獲得抵抗性におけるシグナル伝達物質ではないかと想定でき、大変興味深い。しかし、傷害を伝える伝令物質としての役割については否定的な論文が報告されている⁽²⁰⁾。7-iso JA とイソロイシン (Ile) との結合体を生成する酵素として JA amino acid synthetase 1 (JAR1) が報告されている⁽²¹⁾。7-iso JA Ile の傷害葉から非傷害葉への移動を証明するためにタバコ (*Nicotiana attenuata*) を用いて実験が行われたが、傷害葉から移動してきたと想定される化合物は非傷害葉では検出には至っていない⁽²²⁾。

7-iso JA そのものを代謝する酵素は上述の JMT, JAR1 の 2 例であるが、7-iso JA 類縁体である TA (12-OH 7-

iso JA) をグルコース配糖体 (TAG), スルホン酸体 (12-H₂SO₄ 7-iso JA) へ導く酵素として、イネ (*Oryza sativa*) の培養細胞ならびにシロイヌナズナよりそれぞれ、Os salicylic acid glucosyltransferase (OsSGT)⁽²³⁾, sulfo-transferase 2a (ST2a)⁽¹²⁾ が単離報告されている。TA のグルコース配糖体 (TAG) への代謝活性に関してはイネ以外の植物においても証明されており、植物界に普遍的に存在していると示唆された。放射活性を有する JA をバレイショ葉にラノリンとともに塗布したところ、投与葉で JA→TAG への代謝が確認され、非投与葉部、花芽、根部、バレイショ塊茎においても放射活性が確認されたことから、TAG が移動体ではないかと示唆された⁽²⁴⁾。また、最近では ¹¹C イメージングを用いた Me JA の移動実験も報告されている⁽²⁵⁾。

UPLC MS/MS, Tof/MS を用いた JA 類の定量実験

植物ホルモン類の微量分析には質量分析法を用いる手法が一般的である。定量に関しては、簡便性や、回収率が測定結果に影響しないことから内部標準法が主に用いられてきた。内部標準法に関しては重水素化合物を原料に用いて目的化合物を合成しなくてはならないが、筆者の研究室では安定同位体ラベルされた目的化合物を逐一合成し、微量に存在する植物ホルモンおよび目的化合物の定量を行なっている。具体的には、JA 類の 10, 11, 12 位を重水素ラベル化した化合物を内部標準物質として用い、図 1 の破線の四角で囲った以外の化合物については重水素ラベル体を有している。この結果、内部標準由来のピークが確認でき、植物由来の目的化合物のピークが確認できない場合は検出限界以下、もしくは生合成されていないと判断し、両ピークが確認できた場合はそれぞれのピークのエリア面積を比較することで内生量を割り出している。なお、植物由来の 7-iso JA, 7-iso JA 類は精製過程でほぼ異性化しており、内部標準に *trans* 体の JA 類の重水素ラベル化体を使用することができ、それぞれの保持時間の若干のズレは同位体効果と考えている。

これまでに JA について様々な分析法が報告されているが、多くの場合、誘導体化後、GC-MS での定量が主流であった。しかし、測定器機に関しては、最近の技術として頻繁に用いられている UPLC MS/MS を筆者らは用いている。大変、高額な機器であるが、それ相応の働きが期待できる。本機器導入前には、植物体の抽出、抽出液への内部標準物質の添加、C₁₈ カートリッジカラム、DEA カートリッジカラム、HPLC による部分精製、こ

の後、LC MS 分析もしくは、誘導体化、GC MS による分析を行なっていた。UPLC MS/MS 導入後は、植物体の抽出、抽出液への内部標準物質の添加、C₁₈ カートリッジカラム、UPLC MS/MS による分析というように、大幅な労力の削減が可能になった。また、親イオンを選択的に集め、次いで目的化合物に最適なエネルギーを与えて親イオンを破壊し、目的化合物に特徴的な解裂イオン (娘イオン) を測定する multiple reaction monitoring (MRM) モードを用いることで超高感度分析を実現している。検出限界については、MS 部に JA 類が 1 ng 導入された場合、良好なピークが観察できたが、0.1 ng の場合 S/N 比的に満足なチャートは得られなかった。また、UPLC による分離もすぐれており、従来の方法では区別のつかない、11-OH-7-iso JA (7) と 12-OH-7-iso JA (TA, 4) ならびに 7-iso JA Ile (11) と 7-iso JA Leu (10) の判別がチャート上で確認できるほどである。「植物内では 7-iso JA Ile は 7-iso JA Leu より多く存在するので、このピークは 7-iso JA Ile に由来する」として定量されていたピークを、確信をもって 7-iso JA Ile であると断定できる。以上に述べた技術を応用し、以降の実験結果を得たので紹介したい。

傷害応答時における JA 類の経時変化

植物は大地に根を張り、その場で様々な環境要因、ストレスに呼応して生活環を終結させなくてはならない。したがって、様々な環境要因、ストレスに対して植物は独自の応答機構を有している。たとえば毛虫などの虫害を受けた場合、傷害を受けた部位より非常事態を知らせるシグナルが非傷害部位へ発せられ、さらなる攻撃に備える。さらに、近隣の植物は障害を受けた植物より発せられた揮発性物質により近傍の非常事態を察知し、自身の防御機構を発動させる。これは植物における集団防御システムとも解釈でき、病原虫の蔓延を食い止めるための重要な応答機構の一つと考えられる。

一般に、生きた植物細胞を利用して増殖しなくてはならないウイルスなどによる攻撃に対する防御システムは全身獲得抵抗性と呼ばれている。このとき非傷害部位へウイルスの攻撃があったことを知らせる伝令物質としてサリチル酸メチルが報告されている⁽¹⁹⁾。一方、病虫害による細胞壊死を伴う傷害に対する防御システムは傷害性全身獲得抵抗性と呼ばれている。傷害時、被傷害部位へ緊急を知らせるシグナル物質の研究が鋭意行なわれている。現在のところ、ジャスモン酸 (JA, 図 1) が以下の①～③の事例からその第一候補として挙げられている⁽²⁶⁾。

①病虫害を被った際の傷害葉での即応的な蓄積量の増加

②ラジオアイソトープラベル JA (^{14}C -JA) を植物に塗布した場合、非投与部位における放射活性の確認⁽²⁷⁾

③葉部維管束系周辺細胞における JA 生合成関連酵素群の局在⁽²⁸⁾

しかし、傷害に対して即応的に生合成された JA の代謝経路が特定されておらず、非傷害部位への移動形態も不明であるため、第一候補と提唱されているにとどまっている。そこで、筆者らの研究室では、JA ならびに多くの JA 類縁体の重水素ラベル体を有していること、UPLC MS/MS、Tof/MS の両機器を利用できる環境にあることから、傷害応答時における傷害葉、非傷害葉における JA 類の蓄積量の経時変化、ならびに傷害を与えると同時に重水素ラベル JA を投与し、非傷害葉での重水素ラベル JA の検出、他の化合物への代謝を観察することを計画した⁽²⁹⁾。

実験植物にタバコ (*N. tabacum*) を用い、播種後、40～50 日目まで傷害を与えた。蓄積量の有意検定については、傷害を与えていない植物の内生量をコントロール (0 時間) として比較した。傷害は、葉部をピンセットで潰し、機械的なダメージを与えた。傷害を与える部位は、十分に展開した上位葉を第 1 葉とした場合、第 4、5 葉に傷害を与え、第 1、2、3 葉を非傷害葉として分析を試みた。

傷害葉、非傷害葉について、傷害後、0.5 時間、1 時間、2 時間、3 時間、6 時間、24 時間後の葉部を採取し、計量後、即座に液体窒素で凍結した。粉碎後の葉部を所定の溶媒で抽出し、図 1 に示す重水素ラベル化合物を内部標準として加え、粗精製の後、UPLC MS/MS に供した。このうち、7-iso JA、TA、TAG、7-iso JA Ile、Me 7-iso JA 以外の化合物については内部標準物質のピークは確認できたが植物由来のピークが観察されなかったことから、生合成されていないか検出限界以下の含量であると判断した。グルコースエステル配糖体の 7-iso JA Glc ならびにスルホン酸体の 12- H_2SO_4 7-iso JA については、標品を用いて精密分子量、UPLC での保持時間を比較しながら Tof/MS を使用して分析したが、検出されなかった。

一方、7-iso JA (2)、TA (4)、TAG (5)、7-iso JA Ile (11)、Me 7-iso JA (3) に関しては蓄積量を測定できた。非傷害葉、傷害葉ともに傷害後、30 分にして、7-iso JA (非傷害葉：最大蓄積量 $2.4 \mu\text{g/g}$ 生重量、2 時間；傷害葉：最大蓄積量 $0.9 \mu\text{g/g}$ 生重量、2 時間)、7-iso JA Ile (非傷害葉：最大蓄積量 $0.02 \mu\text{g/g}$ 生重量、1 時間；傷害葉：最大蓄積量 $0.08 \mu\text{g/g}$ 生重量、1 時間) の蓄積が確認された。7-iso JA ならびに 7-iso JA Ile が最大蓄積量を示

し、その蓄積が減少するとともに TA (非傷害葉：最大蓄積量 $0.7 \mu\text{g/g}$ 生重量、6 時間；傷害葉：最大蓄積量 $0.7 \mu\text{g/g}$ 生重量、6 時間)、TAG (非傷害葉：最大蓄積量 $0.9 \mu\text{g/g}$ 生重量、6 時間；傷害葉：最大蓄積量 $0.8 \mu\text{g/g}$ 生重量、6 時間) の蓄積量が増加する傾向であった。なお、Me 7-iso JA に関しては、傷害を与えた後の傷害葉、非傷害葉において検出される蓄積量が、傷害前の検出量に対して有意に変化していなかったことから、傷害シグナルには呼応していないと判断した。

検出限界以下の化合物に関しては何の考察もできないが、以上の結果は、傷害葉、非傷害葉において 7-iso JA の代謝経路として、7-iso JA→TA→TAG および 7-iso JA→7-iso JA Ile の 2 経路が存在することを示している⁽²⁹⁾。したがって、これら 2 つの代謝系に依存したシグナル伝達系の存在が示唆された。これを支持するデータとして Wang らの報告がある⁽³⁰⁾。彼らの最近の報告では、タバコ (*N. attenuata*) に Me JA、JA Ile を別個に与え、傷害応答時に活性化される遺伝子の発現をマイクロアレイによって解析した。その結果、異なる発現パターンを示したことから、それぞれの 2 つの代謝経路が担う別々のシグナル伝達経路があるのではないかと示唆された⁽³⁰⁾。しかし、7-iso JA→TA の代謝に関しては、活性型の 7-iso JA を不活性型にするための“火消し役”の役割⁽⁸⁾であるとの報告もあり、「シグナル伝達経路ではなく、不活性化の経路」との解釈もあり、今後の研究の進捗が期待されるところである。

傷害応答時における重水素ラベル JA の移動

傷害応答時のシグナル伝達物質の第一候補として 7-iso JA が挙げられることから、傷害を施すと同時に重水素ラベル JA を投与し、傷害葉での重水素ラベル JA および関連物質の検出を試みた⁽²⁹⁾。放射活性化合物を用い、遠隔部位での放射レベルのみで議論されてきた研究法とは異なり、この研究は UPLC における保持時間、ならびに Tof/MS によって導き出される組成式をもとにダイレクトに化合物の正体を明らかにしようとするもので、既存の研究法とはまったく異なり、新規性があるものと自負している。目的の化合物が代謝されたとしても、代謝情報と標品から、重水素ラベル化された代謝産物の同定につながる。

実際の実験としては、所定濃度の重水素ラベル JA / 0.1% Tween 水溶液を水滴状に葉面に載せ、葉部と水滴ごとピンセットで押しつぶし、傷害と投与を同時に行った。傷害後、所定の時間にて非傷害葉を採取し、内

図3 ■ 傷害葉へ与えた重水素ラベル JA (JA d6) の非傷害葉への移動

傷害とともに JA d6, 5 mM の Tween 溶液を 0.1 ml 施し, 45 分後に非傷害葉を negative ion mode にて UPLC ToF/MS を用いて分析した。実験に用いた条件では標品の JA は 8.25 分に観察される。(A) m/z 215 を選択的にモニターし, 8.25 分付近に m/z 215.1547 の精密分子量を有する化合物が検出された。JA d6 ($[M-H]^{-1}$, $C_{12}H_{11}D_6O_3$) の計算値は m/z 215.1554 である。(B) m/z 209 を選択的にモニターし, 8.25 分付近に m/z 209.1183 の精密分子量を有する化合物が検出された。JA ($[M-H]^{-1}$, $C_{12}H_{17}O_3$) の計算値は m/z 209.1178 である。

部標準物質を加えない点は異なるが, 上述と同様の方法で粗精製の抽出物を用意した。この移動実験に関しては, 親イオンを検出したいことから UPLC ToF/MS を用いた。傷害後 45 分での JA に関するデータを図 3 に示した。傷害に伴う 7-iso JA のピークとともに重水素ラベル化された JA が確認できた。しかし, TA, TAG, JA Ile に関しては重水素ラベル化された目的化合物の検出はできなかった。一方, 傷害 2 時間後に非傷害葉部を刈り取って同様の実験を試みた結果, 重水素ラベル化された JA, ならびに TA の検出に成功した。以上の結果より, 傷害葉から非傷害葉へのダイレクトな JA の移動が初めて確認され, 移動した JA が TA に代謝されていることも合わせて証明された⁽²⁹⁾。

TA グルコシルトランスフェラーゼの発見

先述のように, JA に関する代謝酵素については 4 例の報告がある。そのうち, TA グルコシルトランスフェラーゼ (OsSGT) は筆者らの研究室において報告された酵素である⁽²³⁾。筆者らの研究室では, JA の代謝経路は 2 系統存在し, それぞれ別々のシグナル伝達系を担っていると想定している。特に 7-iso JA → TA → TAG が重要と考え, この変換を触媒するタンパク質の精製を進めた。将来的には RNAi などの技術を駆使してノックアウト植物を作製し, 表現型や傷害応答時における TA, TAG の働きを証明したいと考えている。TA が火消し役であったならば, TA 生合成ノックアウト植物は火の車であらうか?

生理活性物質の単離, いわゆる「物取り」に際して必須な道具として, 「再現性があり確実にその生理活性を評価できる検定法」が必要である。今回は「物取り」にあたるどころが「タンパク質精製」であるが, 「検定法」に関しては植物由来の化合物と区別するために重水素ラベル 7-iso TA を基質として用い, ターゲットの重水素ラベル 7-iso TAG は UPLC MS/MS を用いて検出した。実験植物にはゲノム配列の明らかなイネを用い, 植物そのものではなく, イネ培養細胞を用いた。糖の供与体は植物に一般的な UDP-Glc とし, タンパク質の精製に着手した。得られた粗酵素溶液を DEAE およびヒドロキシアパタイトカラムで精製を進め, アフィニティーカラムの一種である Blue Sepharose を用いてさらに精製した。UDP-Glc を糖供与体として用いるグルコシルトランスフェラーゼは 50 kDa 付近の分子量であることから, 50 kDa 付近のバンドを切り出した。得られたバンドをトリプシン処理後に MALDI-ToF/MS 解析を行なった。その結果, 機能的には UDP-Glc を糖供与体として用い, 基質としてサリチル酸 (SA), 生成物にサリチル酸グルコシド (SAG) を与えるであろうと予想されていたタンパク質 (OsSGT) の同定に成功した。

常法に従い大腸菌を用いて発現後, タンパク質を精製し, 目的タンパク質を得た。K_m 値や V_{max} については, 前述のように JA 類の活性本体が cis 体であるが, 実際の計測には trans 体を使わざるをえないことから正確なことは調べることができなかった。しかし, 以下の諸性質, ①～④を明らかにした⁽²³⁾。

①UDP-Glc を糖供与体として用い, 基質として SA, 生成物に SAG を与える

②UDP-Glc を糖供与体として用い, 基質として TA, 生成物として TAG を与える

③イネ培養細胞の JA, TA, SA 処理により mRNA の発現が促進される

④イネ葉部に細胞壊死を伴う傷害を与えた場合, JA, TA, TAG の内生量が優位に上昇し, SA, SAG の含有量に有意な差はなかった.

以上のことから, OsSGT は細胞壊死を伴う傷害時に発現が誘導され TA の代謝に関わる酵素であることが明らかとなった. ウイルス感染などの細胞壊死を伴わない傷害時には JA は誘導されず, SA が誘導されることから, 「植物は傷害の種類によって低分子化合物を使い分けているが, 代謝に関しては共通の経路を使っているのではないか」という仮説が考えられた.

細胞の移動シグナルについて

本稿で述べた実験事実(経時変化, 移動, 代謝)によって, 傷害に伴う JA の代謝に関しては, 7-iso JA→TA→TAG および 7-iso JA→7-iso JA Ile が主な代謝経路であることが明らかとなった(図4). また, 傷害とともに与えられた外部投与の JA が非傷害葉へ移動することも証明できた(図3). しかし, 外部投与された化合物の移動が証明されたからといって, その化合物が移動性のシグナル物質であるという証明にはならない. まずは外部投与された JA がどの程度の量で移動するのか証明しなくてはならない. この際, 生物学的に起こりうる蓄積量で与えられたときの非傷害部への移動, ならびに傷害応答性のタンパク質の mRNA レベルの上昇を確認できるか否かが分かれ道ではないだろうか. また, JA 以外の化合物についても外部投与の移動実験が必要であり, 移動の

図4 ■ 想定される傷害応答時の JA の代謝経路と JA d6 の移動

しやすさでは JA, TA, TAG, JA Ile のいずれの化合物が最も移動しやすいのだろうかという点について究明する必要がある. 究極的には JA, TA, TAG, JA Ile の生合成がブロックされた変異体の作製が望ましく, 接ぎ木が可能なタバコ, トマトなどが有望ではなかろうか. 変異体の入手のしやすさではシロイヌナズナに勝るものはないが, 接ぎ木実験に供することができないことが弱点である.

今後, この分野の研究を進めるにあたって, JA, TA, TAG, JA Ile の生合成がブロックされた変異体植物の作製が必須の要件と思われる. 極く最近の論文では全身獲得抵抗性に azelaic acid が関与しているとの報告もあり⁽³¹⁾, 傷害応答に関わる未知の因子が存在している可能性は十分にある. また, ホルモンどうしのクロストークとなると話がもっと複雑になるが, 生体内で起こりうる濃度の化合物を与えて目的化合物間の相互作用を観察する実験はほとんど皆無である. 一般的には, 生体内で起こりうる濃度に対して十分に濃すぎるほどの化合物を与え, 結論が導き出されているが, この点は十分に注意しなくてはならないのではないだろうか. これからの展開が期待される場所である.

本稿の結果に辿り着くまで多くのことを現所属の研究室で学びました. 筆者の博士論文の主査をご担当いただきました市原耿民先生が本年4月に永眠なされました. 皆様もご存知のように JA の情報伝達を担っている Col1 タンパク質の同定の原動力となった天然物, コロナチンは市原先生の研究グループが発見された生理活性物質です⁽³²⁾. 本稿を市原先生に捧げるとともに, 心からご冥福をお祈りいたします.

文献

- 1) D. C. Ajdridge, S. Galt, D. Giles & W. B. Turner: *J. Chem. Soc. (C)*, 1623 (1971).
- 2) B. A. Vick & C. D. Zimmermani: *Plant Physiol.*, **75**, 458 (1984).
- 3) Y. Koda, E. A. Omer, T. Yoshihara, H. Shibata, S. Sakamura & Y. Okazawa: *Plant Cell Physiol.*, **29**, 1047 (1988).
- 4) T. Yoshihara, E. A. Omer, H. Koshino, S. Sakamura, Y. Kikuta & Y. Koda: *Agric. Biol. Chem.*, **53**, 2835 (1989).
- 5) S. Fonseca, A. Chini, M. Hamberg, B. Adie, A. Porzel, R. Kramell, O. Miersch, C. Wasternack & R. Solano: *Nature Chem. Biol.*, **5**, 344 (2009).
- 6) Y. Nakamura, H. Kiyota, T. Kumagai & M. Ueda: *Tetrahedron Lett.*, **47**, 2893 (2006).
- 7) R. A. Creelman & J. E. Mullet: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**, 4114 (1995).
- 8) O. Miersch, J. Neumerkel, M. Dippe, I. Stenzel & C. Wasternack: *New Phytol.*, **177**, 114 (2007).
- 9) H. Fukui, K. Koshimizu, Y. Yamazaki & S. Usada: *Agric. Biol. Chem.*, **41**, 175 (1997).
- 10) H. Matsuura & T. Yoshihara: *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **67**, 1903 (2003).
- 11) Z. Q. Xia & M. H. Zenk: *Planta Medica*, **59**, 575 (1993).
- 12) K. S. Gidda, O. Miersch, J. Schmidt, C. Wasternack & L. Varin: *J. Biol. Chem.*, **278**, 17895 (2003).
- 13) F. Schaller, A. Schaller & A. Stintzi: *J. Plant Growth Regul.*, **23**, 179 (2005).

- 14) B. Thines, L. Katsir, M. Melotto, Y. Niu, A. Mandaokar, G. Liu, K. Nomura, S. Y. He, G. A. Howe & J. Browse: *Nature*, **448**, 661 (2007).
- 15) A. Chini *et al.*: *Nature*, **448**, 666 (2007).
- 16) A. Swiatek, von W. Dongen, E. L. Eamama & von H. Onckelen: *Plant Physiol.*, **135**, 161 (2004).
- 17) G. Glauser, E. Grata, L. Dubugnon, S. Rudaz, E. E. Famer & J. Wolfender: *J. Biol. Chem.*, **283**, 16400 (2008).
- 18) H. S. Seo, J. T. Song, J. J. Cheong, Y. H. Lee, Y. W. Lee, I. Hwang, J. S. Lee & Y. D. Choi: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98**, 4788 (2001).
- 19) S. W. Park, E. Kaimoyo, D. Kumar, S. Mosher & D. F. Klessig: *Science*, **318**, 113 (2007).
- 20) C. C. Dahl & I. T. Baldwin: *Physiol. Plant.*, **120**, 474 (2004).
- 21) P. E. Staswick & I. Tiryaki: *Plant Cell*, **16**, 2117 (2004).
- 22) L. Wang, S. Allmann, J. Wu & I. T. Baldwin: *Plant Physiol.*, **146**, 904 (2008).
- 23) Y. Seto, S. Hamada, H. Matsuura, M. Matsushige, C. Sato, K. Takahashi, C. Masuta, H. Ito, H. Matsui & K. Nabeta: *Phytochemistry*, **70**, 370 (2009).
- 24) Y. Yoshihara, M. Amanuma, T. Tsutsumi, Y. Okumura, H. Matsuura & A. Ichihara: *Plant Cell Physiol.*, **37**, 586 (1996).
- 25) M. R. Thorpe, A. P. Ferrieri, M. M. Herth & R. A. Ferrieri: *Planta*, **226**, 541 (2007).
- 26) C. Wasternack, I. Stenzel, B. Hause, G. Hause, C. Kutter, H. Maucher, J. Neumerkel, I. Feussner & O. Miersch: *J. Plant Physiol.*, **163**, 297 (2006).
- 27) Z. P. Zhang & I. T. Baldwin: *Planta*, **203**, 436 (1997).
- 28) B. Hause, I. Stenzel, O. Miersch, H. Maucher, R. Kramell, J. Ziegler & C. Wasternack: *Plant J.*, **24**, 113 (2000).
- 29) C. Sato, Y. Seto, K. Nabeta & H. Matsuura: *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **73**, 1962 (2009).
- 30) L. Wang, S. Allmann, J. Wu & I. T. Baldwin: *Plant Physiol.*, **146**, 904 (2007).
- 31) H. W. Jung, T. J. Tschaplinski, L. Wang, J. Glazebrook & J. T. Greenberg: *Science*, **324**, 89 (2009).
- 32) A. Ichihara, K. Shiraishi, H. Sato, S. Sakamura, K. Nishiyama, R. Sakai, A. Furusaki & T. Matsumoto: *J. Am. Chem. Soc.*, **99**, 636 (1977).

プロフィール

帯田 孝之 (Takayuki Obita) <略歴> 1997年九州大学薬学部薬学科卒業／1999年同大学大学院薬学研究科修士課程修了／2002年同博士後期課程修了(薬博)／同年同大学生体防御医学研究所博士研究員／2005年英国医学研究評議会分子生物学研究所(MRC-LMB)博士研究員、現在にいたる<研究テーマと抱負> ESCRT複合体の役割、膜離脱機構(membrane scission machinery)の理解など<趣味> 棋

河合 慶親 (Yoshichika Kawai) <略歴> 1998年名古屋大学農学部応用生物化学科卒業／2001年日本学術振興会特別研究員(DC1)／2003年名古屋大学大学院生命農学研究科博士課程(後期課程)修了／同年徳島大学医学部栄養学科助手／2004年同大学大学院ヘルスバイオサイエンス研究部助手、現在、同助教<研究テーマと抱負> 疾病に関わる酸化ストレス反応の解析、低分子化合物(主に食品)による疾病予防のメカニズム<趣味> 草野球

喜多 恵子 (Keiko Kita) Vol. 41, No. 6, p. 416 参照

桑原 重文 (Shigefumi Kuwahara) <略歴> 1980年東京大学農学部農芸化学科卒業／1982年同大学大学院農学系研究科農芸化学専門課程修士課程修了／1984年同博士課程中退／同年同大学農学部助手／1990年茨城大学農学部助手／1994年同助教／2000年東北大学大学院農学研究科助教／2001年同教授、現在にいたる

<研究テーマと抱負> 生物活性を有する天然有機化合物の全合成と構造活性相関研究による高活性医薬・農薬の創製<趣味> 野球、韓国ドラマ

千田 貢 (Mitsugi Senda) <略歴> 1951年京都大学農学部農林化学科卒業後、同大学大学院(旧制)を経て、1957年同大学農学部助手、同講師、助教授、教授を経て、1992年同大学名誉教授／同年福井県立大学生物資源学部教授／2001年同大学名誉教授<研究テーマと抱負> 生物電気化学、電気分析、物理化学

伊達 紫 (Yukari Date) <略歴> 1987年大分医科大学医学部医学科卒業／1995年宮崎医科大学大学院修了／同年国立循環器病センター生化学部COE研究員／2002年宮崎大学医学部COE研究員／2004年同COE特任助教授／2006年同大学フロンティア科学実験総合センター生理活性物質探索分野教授、現在にいたる<研究テーマと抱負> 肥満制御因子の探索およびエネルギー代謝調節における雌雄差の研究<趣味> ジョギング、登山、テニス、音楽、読書

田中 寛 (Kan Tanaka) <略歴> 1985年東京大学農学部農芸化学科卒業／1990年同大学大学院農学系研究科博士課程修了(農博)／同年日本学術振興会特別研究員(PD)／1991年東京大学応用微生物研究所助手／1993年同大学分子細胞生物学研究所助手／1997年同助教／2007年同准教授／2008年千葉大学大学院園芸学

研究科教授、現在にいたる<研究テーマと抱負> バクテリア細胞における生長・増殖制御、特にシアノバクテリアにおける光環境適応、細胞の共生進化と真核細胞のグランドデザイン<趣味> 軽登山、生き物一般

寺尾 純二 (Junji Terao) <略歴> 1973年京都大学農学部食品工学科卒業／1975年同大学大学院農学研究科修士課程修了／同年同大学食糧科学研究所助手／1989年農林水産省食品総合研究所室長／1997年徳島大学医学部助教授／1999年同教授／2004年同大学大学院ヘルスバイオサイエンス研究部教授、現在にいたる<研究テーマと抱負> 食品抗酸化成分の生理機能、生体内脂質過酸化反応機構と反応産物の生理機能<趣味> 物見遊山

東原 和成 (Kazushige Touhara) Vol. 41, No. 3, p. 170 参照

西田 洋巳 (Hiromi Nishida) <略歴> 1990年東京大学農学部農芸化学科卒業／1995年同大学大学院農学生命科学研究科応用生命工学専攻博士課程修了／同年日本学術振興会特別研究員／1996年理化学研究所基礎科学特別研究員／1997年東京大学分子細胞生物学研究所助手／2003年(独)理化学研究所ゲノム科学総合研究センター研究員／2005年東京大学大学院農学生命科学研究科特任准教授、現在にいたる<研究テーマと抱負> 微生物情報科学<趣味> プロ野球批評