

令和 2 年 6 月 2 日現在

機関番号：17601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07608

研究課題名(和文) 牧草・芝草におけるゲノム編集による新たな育種技術の基盤構築

研究課題名(英文) Construction of new breeding technology base by genome editing in forage and turfgrass

研究代表者

権藤 崇裕 (Gondo, Takahiro)

宮崎大学・フロンティア科学総合研究センター・助教

研究者番号：10437949

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、牧草のゲノム編集技術の開発および芝草の形質転換系の確立を行った。牧草では、バヒアグラスを用いてリグニン生成のCAD遺伝子を標的に、ベクターの一過性発現によるゲノム編集に挑戦したものの、残念ながらゲノム編集された変異体の獲得には至らなかった。次に、形質転換によるゲノム編集を試みたところ、得られた形質転換カルス44系統のうち7系統でゲノム編集が認められ(15.9%)、再分化した変異体を獲得したことから、牧草類において、初めてゲノム編集に成功した。芝草では、コウシュンシバについてアグロバクテリウムによる効率的な形質転換系(12.5%)を確立し、ゲノム編集による育種展開が可能となった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ゲノム編集技術は、標的遺伝子のノックアウトおよびノックインがピンポイントで行うことができ、作物の育種技術に革新をもたらす技術として注目されている。また、外来遺伝子の挿入がない場合は、遺伝子組換えの規制対象外として、日本でも2019年度より流通・栽培が認められている。本研究で対象とする牧草・芝草は、家畜の飼料だけでなく、近年では緑化資材やバイオエネルギー作物としても着目されており、本研究でゲノム編集技術を確立することで実用的な品種育成が可能となり、世界に先駆けた牧草・芝草の育種研究が可能となることから、学術的にも産業的にも意義が高いと考えられる。

研究成果の概要(英文)：This study developed genome editing technology in forage grass and established the transformation system in turfgrass. In forage grass, we tried genome editing bahiagrass as a target for the CAD gene of lignin biosynthesis by transient expression of plasmid vector. However, genome-edited mutants could not be obtained. Next, we tried genome editing by transformation. Genome-edited calli were found in 7 of the 44 transformed callus lines (15.9%), and these have successfully regenerated as mutant plants. This is the first report of producing genome-edited forage grass. In turfgrass, an efficient Agrobacterium transformation system was established for Zoysia matrella (12.5%), and it can be possible to develop genome editing in turfgrass.

研究分野：植物遺伝育種学

キーワード：ゲノム編集 形質転換 牧草 シバ リグニン 育種素材

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

現在、植物のゲノム編集技術は、簡便性およびその汎用性が高いことから、RNA 誘導型ヌクレアーゼを用いた CRISPR/Cas9 システムが主に用いられ、標的とする (変異を与える) 配列のガイド RNA を含むベクターをアグロバクテリウム法によりゲノム中に組込む方法がよく用いられている。しかしながら、この方法では、ゲノム編集を起こした後に、自家受粉させた後代でベクターを取り除く作業が必要となり、牧草・芝草などの栄養繁殖やアポミクシス性、他殖性の植物には適用することが困難である。近年、植物においても動物細胞と同様にプロトプラスト細胞にエレクトロポレーションにより Cas9 タンパクとガイド RNA を導入する方法 (Nature Bio. 33:1162-1164, 2015) やパーティクルガンによりプラスミドベクターを細胞へ導入し、一過性の発現でゲノム編集を起こす方法 (Nature Communi. 7:12617, 2016) など、つまり、ゲノム中にベクターを組込まずにゲノム編集を起こす TransGene (TG)-free のゲノム編集法が開発されている。本手法では当代で変異体が獲得でき、また、TG-free でゲノム編集過程において遺伝子組換えの工程を全く含まないため、GMO の規制に関わる懸念が緩和されることも期待される。

2. 研究の目的

これまで、我々は、遺伝子組換えによる牧草・芝草の育種研究を展開してきたものの、遺伝子組換え体は、外来遺伝子の拡散や安全性などの規制が厳しく、また、社会的にも容認されていないため、品種として実用化することは、困難である。一方で、ゲノム編集技術は、外来遺伝子の導入を伴わないため、これまでの遺伝子組換えの規制を受けず、米国では、既にゲノム編集個体の栽培から流通および販売が行われている。日本では、2019 年度より、ゲノム編集により開発された食品は、遺伝子組換えの規制対象外として流通が認められている (厚生労働省、9 月 13 日発表)。そのため、本技術により、牧草の実用化を見据えた品種開発が現実のものとなっている。

本研究は、ゲノム編集による牧草・芝草の新たな育種を展開するため、これまで申請者が確立してきた遺伝子組換え手法を用いて、実用化に向けた育種技術を開発する。牧草では、バヒアグラスをモデルに不定胚を用いたベクターの一過性発現による TG-free のゲノム編集と、通常用いられるカルスを用いた形質転換によるゲノム編集を試み、リグニン生合成に関わる *CAD* 遺伝子のノックアウトを行った。シバでは、コウシュンシバを用い、ゲノム編集の第一段階である形質転換系の確立を目指す。

3. 研究の方法

<牧草 (バヒアグラス) のゲノム編集>

(1) ゲノム編集ベクターの構築

標的配列であるガイド RNA は、バヒアグラスの *CAD* 遺伝子の塩基配列から検索し、PAM 配列 (NGG) の手前に制限酵素サイトを有する配列を公開ソフトウェア CRISPRdirect (<https://crispr.dbcls.jp>) より選定した。設定したガイド RNA は、*Mlu* I 制限酵素サイトを含む 5' -GGGCGCGGACGCGTACC-3' の 17bp であり、この配列をゲノム編集ベクターに挿入し、導入ベクターとして用いた。

(2) エンブリオジェニックカルスの誘導と継代培養

バヒアグラスは、完熟種子を用い、種子の内・外穎を取り除き、滅菌処理後 (70% エタノール 2 分、2% 次亜塩素酸ナトリウム 15 分)、滅菌水で 3 回洗浄し、実験に供した。カルスは、滅菌種子を 2mgL^{-1} 2,4-D、 0.1mgL^{-1} BAP、 $50\ \mu\text{M}$ CuSO_4 および 0.3% ゲランガムを添加した MS 固形培地 (DBCH 培地) に置床し、 31°C 、明条件下にて誘導した。形成されたエンブリオジェニックカルスはコンパクトで増殖旺盛なカルスのみを選抜し、同培地に 14 日間隔で継代を行った。

(3) 不定胚へのゲノム編集ベクターの導入と変異挿入の解析

不定胚は、顕微鏡下でエンブリオジェニックカルスより摘出し、ガン処理に用いた。ガン処理は、gondo ら (J of Plant Physiol. 162: 1367-1375, 2005) のパーティクルインフローガンの方法により行った。浸透圧処理は、不定胚を 0.3M マンニトールおよび 0.3M ソルビトールを添加した DBCH 培地でガン処理前 4 時間、処理後 16 時間培養することにより行った。ガン処理後、浸透圧処理を施した不定胚は、DBCH 培地で 10 日間培養した後、ホルモンフリーの MS 培地 (Free 培地) に移植し、20 日間培養した。その後、 0.01mgL^{-1} NAA、 2mgL^{-1} BAP 添加の MS 培地 (BN 培地) で 50 日間培養し、植物体の再分化を促した。再分化したシュートは、1/2MS 培地に移植し、発根させた。

標的配列における変異の確認は、ガン処理 10 日後の不定胚および再分化した植物体について、HMA 解析により評価した。HMA 解析は、それぞれの組織より DNA を抽出した後、標的配列を含む DNA 領域で PCR を行い、塩基の変異によるヘテロ二本鎖の移動度の違いを MultiNA 電気泳動装置により解析した。

(4) カルスへのゲノム編集ベクターの導入と形質転換体の獲得

カルスへの遺伝子導入は、上記の条件でガン処理を行った。浸透圧処理したカルスは、DBCH 培地で 3 日間培養した後、 5mgL^{-1} ビアラホス添加の同培地で 60~70 日間選抜培養した。ビアラホスに耐性を示す形質転換カルスは、標的配列の変異を確認した後、 5mgL^{-1} ビアラホス添加の

Free 培地で 21 日間、 5mgL^{-1} ビアラホス添加の BN 培地で 30 日間培養することで植物体再分化を行った。再分化した植物体は、 5mgL^{-1} ビアラホス添加の 1/2MS 培地で発根を促した。

(5) 形質転換カルスおよび植物体の変異挿入の解析

形質転換カルスにおける標的配列の変異は、CAPS 解析により評価した。すなわち、カルスより DNA を抽出した後、標的配列を含む DNA 領域で PCR を行い、変異が挿入される配列に位置する制限酵素 (*Mlu* I) で処理した後、バンドパターンの違いにより、変異の有無を確認した。変異が認められたカルス系統は、PCR 産物をサブクローニング後、シーケンス解析を行い、標的配列を確認した。形質転換カルスより再分化した植物体についても、同様の解析を行い、ゲノム編集個体を選抜するとともに標的配列を確認した。

<シバ (コウシュンシバ) の形質転換系の確立>

(1) 成長点の摘出とエンブリオジェニックカルスの誘導

供試材料は、著者の研究グループで品種育成したコウシュンシバ品種「わかば」であり、宮崎大学圃場で栽培しているものである。成長点は、甸甸茎の先端 2~3 節の茎節を滅菌処理後、腋芽より摘出し、 2mgL^{-1} 2,4-D、 0.1mgL^{-1} BAP、 $5\ \mu\text{M}$ CuSO_4 添加の MS 培地 (DBCL 培地) に置床し、 27°C 、暗所でカルスを誘導した。培養 90 日後、誘導された良質なエンブリオジェニックカルスのみを選抜し、同培地で継代培養を行い、形質転換に用いた。

(2) アグロバクテリウムによる形質転換

形質転換は、プラスミド pANIC8B (ハイグロマイシン耐性遺伝子、GUS 遺伝子) が導入されたアグロバクテリウム菌株 EHA105 を用いた。菌濃度は、 4.27gL^{-1} MES 水和物、 2mgL^{-1} 2,4-D、 0.1mgL^{-1} BAP、Silwet-77 (終濃度 0.02%) を添加した MS 液体培地で OD_{600} :1.0 に調整し、感染は、菌懸濁液にカルスを浸漬し、60 分間浸透することにより行った。その後、カルスはろ紙上に移し、余分な菌液を取り除いた後、 400mgL^{-1} L-システイン、 154.2mgL^{-1} ジチオトトレイトール添加の MS 固形培地で 28°C 暗条件下にて共存培養を行った。感染および共存培養におけるアセトシリゴン濃度は、0、100、200、 $400\ \mu\text{M}$ を設定し、共存培養日数は、0、1、3、5、10 日に設定し、検討した。共存培養後、一過性の GUS 発現を示すカルスおよびその強度を指標として、最適条件を検討した。

(3) 形質転換カルスの選抜と植物体再分化

アグロバクテリウムとの共存培養後、カルスは、滅菌水で 3 回洗浄し、ろ紙上で余分な水分を除去した後、DBCL 培地で 3 日間培養した。その後、カルスは、 50mgL^{-1} ハイグロマイシン添加の DBCL 培地に移植し、14 日間隔で同培地で選抜培養を行なった。培養 80~90 日後、選抜培地で増殖するカルスは、 50mgL^{-1} ハイグロマイシン添加の Free 培地で 30 日間培養し、再分化した植物体は、同濃度のハイグロマイシン添加の 1/2MS 培地で発根を促した。その後、植物体は、GUS 遺伝子の発現が確認され、発現が認められた個体は土へと順化された。

4. 研究成果

<牧草 (バヒアグラス) のゲノム編集>

(1) 不定胚を用いた一過性発現によるゲノム編集

ゲノム編集は、*CAD* 遺伝子を標的とし、カルスより摘出した不定胚 (約 0.2-0.4mm) を用いて (図 1a, b)、パーティクルガン法により行った。ゲノム編集ベクターは、*CAD* の配列情報より PAM 配列 (*Cas9* の認識配列) の直前に制限酵素サイト (*Mlu* I) を持つガイド RNA を設計し、*Cas9* および *bar* 遺伝子をコードする植物発現カセットに挿入して構築した。ガン処理後、DBCH 培地で増殖する不定胚 (図 1c) より DNA を抽出し、*CAD* 遺伝子の標的配列を挟み、PCR による HMA 解析を行ったところ、培養 10 日後にヘテロ二本鎖のシフトしたバンドが検出され、ゲノム編集による変異の挿入が細胞レベルで確認できた (図 2)。その後、不定胚は植物体再分化培地に移植され、培養 2 ヶ月後には、ガン処理した不定胚 84 個より、約 2000 個の植物体が再生した (図 1d-f)。再分化した植物体の約 500 個は、発根培地に移植され (図 1g)、変異挿入の確認を行ったところ、標的配列における塩基の欠失は認められず、ゲノム編集された変異体の獲得には至らなかった。

非公開

図 1. バヒアグラスの不定胚を用いた一過性発現によるゲノム編集。a) エンブリオジェニックカルスび密集する不定胚 (矢印)、b) ガン処理 0 日目の不定胚、c) ガン処理 10 日目の DBCH 培地で増殖する不定胚、d,e) 不定胚からの再分化過程、f) 植物体再分化、g) 再分化植物体の発根。

非公開

図 2. パーティクルガン処理 10 日後の不定胚における HMA 解析。

(2) カルスをを用いた形質転換と標的配列の変異

不定胚を用いた一過性発現によるゲノム編集では、発根した植物体 500 個体を解析に供試したにもかかわらず、変異個体の獲得には至らなかった。そのため、本手法による変異体の獲得は、効率的にかなり低いものと考えられ、暖地型イネ科牧草に適用することは困難であると判断した。本実験では、より確実に目的とする変異体を獲得するため、一旦、編集ベクターをゲノムに導入し、得られた形質転換カルスまたは植物体から目的の変異体を選抜する手法を試みた。

パーティクルガンによりゲノム編集ベクターをカルスに導入し (図 3a)、ピアラホス存在下で形質転換カルスを選抜した。合計 720 個のカルスにガン処理を行ったところ、ピアラホスに耐性を示す形質転換カルスが 44 個得られ (図 3b)、その形質転換効率は、6.1%であった (表 1)。図 5 は、形質転換カルスの CAPS 解析による変異の有無を示したものである。7 個の形質転換カルス系統において、非形質転換カルスとは異なるバンドパターンが認められ、ゲノム編集による制限酵素サイトの変異により、消化されないバンドやそれらがシフトしたバンドが確認された。その後、ゲノム編集が確認された形質転換カルスの PCR 産物を用いて、サブクローニングを行い、得られたクローンをシーケンスすることで標的配列の変異パターンを調査した。7 系統の形質転換カルスについて、標的配列に変異が認められるクローンの割合は、22~100%の範囲であり、平均 62.6%であった (図 4)。このことから、得られた形質転換カルスの細胞塊のうち高い割合でゲノム編集が誘導されたことが明らかとなった。また、シーケンスによる標的配列の解析では、1~2 bp の塩基の挿入や欠失が多く、中には 20 や 30 bp の塩基の欠失や挿入も認められた。次に、上記のゲノム編集された形質転換カルスをピアラホス存在下の再分化培地に移植したところ、7 系統の形質転換カルスのうち 4 系統が植物体を再生した (図 3c)。その後、再分化植物体を 1/2MS 培地で発根させ (図 3d)、個体レベルで CAPS 解析を行なった。解析の結果、ほとんどの個体で PAM 配列手前の制限酵素配列の変異による不消化のバンドが認められた。また、不消化バンドより低分子側には、消化されたバンドが 2 本認められたことから、標的とした *CAD* の遺伝子座は、全て片方のアリルのみ変異し、野生型と変異型のヘテロな遺伝子型であることが判明した (図 6)。

以上のことから、ガン処理した 720 個のエンブリオジェニックカルスの中から 44 系統の形質転換カルスを獲得した。CAPS 解析により、標的配列の変異の有無を確認したところ、そのうち 7 系統で変異が認められ、制限酵素サイトの変異により、消化されないバンドやそれらがシフトしたバンドが確認された。次に、変異が認められたカルスの植物体再分化を行い、同じ解析を行ったところ、それらの殆どで同様のバンドパターンが認められ、*CAD* 遺伝子座が変異したゲノム編集個体を牧草類ではじめて作出することができた。本実験のゲノム編集効率は、15.9% (7 / 44) であり、他の作物の報告とほぼ同様の結果であったことから、本手法は、牧草のゲノム編集に十分適用できると判明した。今後は、ゲノム編集個体の後代を展開し、導入ベクターの除去と *CAD* 変異遺伝子座のホモ化(固定)を進める。また、本育種素材の牧草としての利用性・有効性を検証して行きたい。

非公開

図 3. パビアグラスのカルスを用いたゲノム編集. a) ガン処理に用いたエンブリオジェニックカルス、b) ピアラホスに耐性を示す形質転換カルス、c) 形質転換カルスの植物体再分化、d) 再分化植物体の発根。

表 1. パビアグラスの形質転換とゲノム編集効率。

非公開

非公開

図 4. 変異を含む形質転換カルス系統の PCR 産物のサブクローニングによるシーケンス解析. *CAD* 標的配列を挟んだ PCR 産物をサブクローニングし、得られたクローンをそれぞれシーケンス解析した. それぞれのカルス系統における標的配列の変異パターンと変異率を示す。

非公開

図 5. ゲノム編集ベクターを導入した形質転換カルスにおける *CAD* 標的遺伝子座の CAPS 解析. 図中の番号は、変異が含まれると判断された形質転換カルスの系統番号。

非公開

図 6. 再分化植物体における *CAD* 標的遺伝子座の CAPS 解析. 図 5 の変異が認められた形質転換カルスより再分化した個体を用いて解析した。

<シバ（コウシュンシバ）の形質転換系の確立>

(1) エンブリオジェニックカルの誘導と継代培養

シバのエンブリオジェニックカルスは、節部腋芽の成長点より誘導され、培養 90 日には、一部の成長点からコンパクトなカルス塊が認められた。初期のカルス塊は、多数の毛状突起が認められたが、21 日間隔の継代の際に、それらの組織が認められない増殖旺盛なカルスのみを継代することで、図 7a の様な良質なカルス系統を獲得した。本カルス系統は、増殖旺盛で長期の継代培養においても再分化能力が低下することなく、アルビノ個体の再生も認められなかった。

(2) アグロバクテリウムにおける感染および共存培養条件の検討

アグロバクテリウムによる形質転換において、菌濃度を $OD_{600}:1.0$ 、感染時間を 60 分に固定し、感染および共存培養におけるアセトシリンゴン濃度と共存培養日数を検討した。カルスは、アグロバクテリウムとの共存培養後、GUS 遺伝子の一過性発現を指標に検討した。その結果、カルスの一過性の GUS 発現は、アセトシリンゴン濃度 $100 \mu\text{M}$ 添加区で顕著に高くなり、それ以上の高濃度添加区においても同様の結果であった（表 2）。共存培養日数は、5 日が高い一過性の GUS 発現を示すカルス数が最も高く（図 7b, c）、その割合は 13.5 %を示した。10 日の共存培養では、5 日の GUS 発現と有意な差は認められなかったものの、アグロバクテリウムの過増殖により、カルスの褐変が確認された（表 3）。このことから、アグロバクテリウム法によるコウシュンシバの形質転換において、カルスへの感染および共存培養でのアセトシリンゴン濃度は $100 \mu\text{M}$ 、共存培養日数は 5 日間が最も効率的であることが明らかとなった。

(3) 形質転換体の作出

共存培養後、カルスは、 50mgL^{-1} ハイグロマイシン添加の DBCL 培地で培養し、形質転換カルスを選抜した。選抜培養 90 日後、ほとんどのカルスは、枯死していたものの、その一部よりハイグロマイシンに耐性を示すカルスが増殖し（図 7d）、それらは GUS 遺伝子の発現が認められた（図 7e）。その後、得られた形質転換カルスを 50mgL^{-1} ハイグロマイシン添加の Free 培地に移植し、多くの植物体を再生させた（図 7f）。再分化植物体は、1/2MS 培地で発根を促し（図 7g）、土に順化して育成した。得られた形質転換体の形態は、非形質転換体と同等であり（図 7h）、導入遺伝子（GUS）の発現も安定していた（図 7i）。本実験において、数個の形質転換カルスが得られており、それらは全て、植物体再分化が認められた。本形質転換効率は、約 12.5%と高く、現在、その反復実験を行っており、再現性を確認している。

以上のことから、シバにおける効率的な形質転換体の作出に成功した。本研究により、シバにおけるゲノム編集技術を用いた新たな育種展開が可能となり、今後は、Base Editor による塩基置換を試み、除草剤耐性の付与など、ゲノム編集を用いた新規育種素材を開発する。

表 2. アグロバクテリウムの感染および共存培養におけるアセトシリンゴン濃度がカルスの GUS 発現に及ぼす影響。



表 3. アグロバクテリウムの共存培養日数がカルスの GUS 発現に及ぼす影響。



図 7. コウシュンシバの形質転換。a) 増殖旺盛で良質なエンブリオジェニックカルス、b) アグロバクテリウムとの共存培養 5 日目の様子、c) 高い一過性の GUS 発現を示すカルス、d) ハイグロマイシンに耐性を示すカルス、e) 形質転換カルスの GUS 発現（左：非形質転換カルス、右：形質転換カルス）、f) 形質転換カルスの植物体再分化、g) 再分化植物体の発根、h) 特定網室で生育する形質転換体（WT：野生型、TP：形質転換体）、i) 形質転換体の葉の GUS 発現（左：非形質転換体、右：形質転換体）。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 権藤崇裕	4. 巻 38
2. 論文標題 暖地型イネ科牧草類のバイオ技術 ―組織培養・遺伝子組換え技術の確立からゲノム編集技術の開発まで―	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 975-980
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	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 Takahiro Gondo, Nafiatul Umami, Melody Mugerza, Ryo Akashi	4. 巻 34
2. 論文標題 Plant regeneration from embryogenic callus derived from shoot apices and production of transgenic plants by particle inflow gun in dwarf napier grass (<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Biotechnology	6. 最初と最後の頁 143-150
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.5511/plantbiotechnology.17.0623a	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

〔学会発表〕 計7件（うち招待講演 1件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 牛山真里、張震、明石良、権藤崇裕
2. 発表標題 コウシュンシバにおけるアグロバクテリウム法による遺伝子組換え系の確立
3. 学会等名 日本植物細胞分子生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 権藤崇裕、湯浅玲奈、明石良
2. 発表標題 バヒアグラスにおけるリグニン生合成に関わるCAD遺伝子のゲノム編集
3. 学会等名 日本草地学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 権藤崇裕・明石 良
2. 発表標題 暖地型イネ科牧草類における効率的な組織培養系の確立と遺伝子組換え技術の開発
3. 学会等名 日本植物細胞分子生物学会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takahiro Gondo, Nafiatul Umami, Ryo Akashi
2. 発表標題 Particle inflow gun-mediated transformation of embryogenic callus in dwarf napier grass (<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.)
3. 学会等名 Japan-China-Korea Grassland Conference（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 権藤崇裕・山田智仁・湯浅玲奈・明石 良
2. 発表標題 バヒアグラス遺伝子組換え体におけるCAD遺伝子の発現抑制がPAL、COMT遺伝子の発現とリグニン含量に及ぼす影響
3. 学会等名 日本草地学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 権藤崇裕・山田智仁・明石 良
2. 発表標題 暖地型イネ科牧草の新しいゲノム編集技術確立に向けた 不定胚培養法の検討
3. 学会等名 日本草地学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山田智仁・権藤崇裕・明石 良
2. 発表標題 パヒアグラスにおけるリグニン生成に関与するCOMTおよびCAD遺伝子の単離とその解析
3. 学会等名 日本草地学会
4. 発表年 2018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