

令和 5 年 6 月 2 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K05970

研究課題名(和文) ムギ類に特異的な澱粉粒が形成される機構とその変異の利用

研究課題名(英文) Mechanism of starch granule formation specific to barley and use of its mutations

研究代表者

松島 良 (Matsushima, Ryo)

岡山大学・資源植物科学研究所・准教授

研究者番号：80403476

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：澱粉は植物が合成するグルコースの多量体で、穀物の種子中の70%以上を占める主要物質である。種子に貯蔵された澱粉は植物が発芽する時のエネルギーとして使われるが、人間にとっても種子は主食であり大切なエネルギー源である。本研究では、澱粉合成に関わる遺伝子に変異を持つオオムギ突然変異体を2種類単離した。この2つの変異を組み合わせた二重変異体のオオムギ種子では、澱粉が少なくなり、グルコースやスクロースなどの糖類が多く含まれていた。この二重変異体は従来のオオムギと異なる種子成分を持つことから、新しい用途に利用できる可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

オオムギは、醸造用、食用、飼料用、飲料用に利用される多用途作物であり、種子の澱粉特性や成分特性は重要形質である。本研究で作出した二重変異体の種子は、澱粉が少なく単糖類や二糖類が野生型よりも多いため、新しい用途を開発できる可能性がある。また、単離した変異体の1つであるhv1a1の原因遺伝子であるイソアミラーゼは、トウモロコシではスイートコーンの原因遺伝子として利用されており、本研究で得られたhv1a6変異がイソアミラーゼ変異の表現型を亢進するという知見は、トウモロコシのスイートコーン育種に利用できる可能性がある。

研究成果の概要(英文)：Starch is a chain of glucose and is the major substance in cereal seeds, accounting for more than 70% of their composition. The starch stored in the seeds is utilized as energy for plant germination and is also an essential source of energy for humans, as seeds are a staple food. This study isolated two barley mutants with mutations in the genes involved in starch synthesis. The double mutant seeds combined these two mutations contained less starch and more sugars, such as glucose and sucrose. This double mutant has a different seed composition than conventional barley, which could lead to new applications.

研究分野：澱粉育種学

キーワード：オオムギ 胚乳 種子 成分育種 アミロペクチン 突然変異体 澱粉 穀類

1. 研究開始当初の背景

澱粉は植物が光合成産物として作るグルコースの多量体であり、不溶性の α -グルカンである。澱粉は、我々の主食としてだけでなく、糖化製品、食品添加物、工業製品などの加工製品としても利用されている。「澱粉粒」とは、植物細胞内で合成された澱粉が形成する直径 1-100 μm の粒子のことであり、その形状は種間多様性を示す。特にイネ科植物の胚乳においては、その形状多様性は顕著である。例えば、イネ胚乳の澱粉粒は複数の澱粉粒子が集合して出来ている。これは複粒型と呼ばれており、イネ科植物では祖先型であり主要型である。一方、1つの澱粉粒子から構成される単粒型を発達させる植物種も存在する。オオムギやコムギでは、単粒型の中でも一つの細胞内に大小二極性を示す澱粉粒が共存する「二極性単粒型」を発達させる。二極性単粒型は、イネ科植物の中でも数属にしか見られない特異的な澱粉粒である。二極性単粒型がどのような分子機構で形状を規定しているかは未解明である。

一方で、主要な澱粉合成酵素は植物種間でよく保存されている。澱粉合成酵素(Starch synthase, SS)はグルコース鎖の伸長を、澱粉枝付け酵素(Starch branching enzyme, BE) はグルコース鎖の分岐形成を、澱粉枝切り酵素(Starch debranching enzyme, DBE)は不要なグルコース鎖の除去を担当する。植物はこれらの酵素のアイソザイムを複数持っており、これらのアイソザイムのいくつかの変異は澱粉粒の形状に影響を与える。例えば、コムギの *ss4* 変異体やオオムギの DBE の一つである *Hordeum vulgare ISOAMYLASE1 (HvISA1)* 遺伝子の変異体は複粒型澱粉粒を発達させる。また近年、澱粉関連酵素に結合し、その機能を補助する非酵素タンパク質が同定されている。これらのタンパク質には、CBM48 ドメインが保存されており、澱粉関連酵素の多糖類への結合を促進する。イネの FLOURY ENDOSPERM 6 (FLO6) はイネ科植物で最もよく研究されている CBM48 タンパク質である。オオムギ *Franubet* 変異体 (*hvflo6* とも呼ばれる) は、イネ *FLO6* のオルソログである *HvFLO6* に変異を持つ。この変異体の胚乳には不規則な単粒型澱粉粒と複粒型澱粉粒が混在する。

これらの澱粉関連遺伝子の変異が組み合わさった場合に、変異間でどのような遺伝的相互作用があり、澱粉特性にどのような影響を与えるかについては、その組み合わせの多さから全容解明には至っていない。また、既存のオオムギの澱粉関連変異体は多様な遺伝的背景から単離されているため、交配後に異なるゲノムの混合効果を考慮する必要があり、遺伝的相互作用を正確に評価することは困難であった。

2. 研究の目的

本研究では上記の研究背景を踏まえて、以下の2つの問いに対する新しい知見獲得を目的として研究を進めた。

1. 二極性単粒型の形状を規定する遺伝子やその遺伝的相互作用はどのようなものか？
 2. 二極性単粒型の形状変化は、澱粉特性ならびに種子特性にどのような影響を与えるのか？
- 本研究ではまず、オオムギで澱粉粒の形状に異常を示す突然変異体のスクリーニングを行なった。研究代表者は、以前に穀類の澱粉粒の簡便観察法を開発している (Matsushima et al. 2010)。本研究では、この方法を用いて澱粉粒の形を指標にして突然変異体をオオムギ変異集団から単離した。また、これらの変異体同士の交雑により得た多重変異体の解析から、変異間の遺伝的相互作用が澱粉粒の形ならびに澱粉特性、種子特性に与える影響を明らかにした。

3. 研究の方法

(1) 植物材料

オオムギ品種「はるな二条」ならびに「Morex」の種子ならびに突然変異集団の種子については、ナショナルバイオリソースプロジェクト(NBRP-Barley)から提供を受けた。オオムギは、グロースキャビネット内で 22°C/18°C (明/暗条件)または約 23°C で 16 時間 /8 時間の明暗条件で栽培した。スクリーニングは澱粉粒の簡便観察法を用いて、1 系統あたり少なくとも 5 粒の種子の澱粉粒を顕微鏡観察を行い実施した。

(2) テクノビット樹脂を用いた薄切顕微鏡による澱粉粒の観察法

胚乳中の澱粉粒を観察するために、テクノビット切片を作製した。テクノビット切片(1 μm)は、ウルトラマイクロトームを用いて作成した。澱粉粒を染色するために、切片のヨウ素染色は、ルゴール液(ヨウ素/ヨウ素カリウム液)を用いた。

(3) 澱粉量の測定

穀粒中の澱粉量は、レジスタントスターチキット (Megazyme 社) 中の酵素を用いて行った。精製した澱粉をアミラーゼならびにアミログルコシダーゼで処理し、遊離したグルコース量から澱粉量を計算した。

(4) フィトグリコーゲン量の測定

穀粒中の可溶性 α -グルカン (フィトグリコーゲン)量は、レジスタントスターチキット (Megazyme 社) に含まれる酵素を用いて行った。穀粒抽出液を遠心分離と溶媒抽出により、可溶性 α -グルカンであるフィトグリコーゲンを分画し、酵素分解後に遊離したグルコースの量からフィトグリコーゲン量を計算した。

(5) グルコース鎖長分布解析

グルコース鎖長分布解析は、蛍光標識とキャピラリー電気泳動 (Beckman Coulter) を用いて解析した。

(6) 単糖と二糖の測定

穀粒中のグルコース、フルクトース、スクロース、マルトース量を、ガスクロマトグラフィー質量分析計(GC-MS)を用いて解析した。

4. 研究成果

(1) 澱粉粒の形態が変化したオオムギ変異体の単離

澱粉粒の簡便観察法を用いて、はるな二条の突然変異集団 4519 系統、Morex の突然変異集団 226 系統から澱粉関連変異体のスクリーニングを行った。得られた変異体のうち、澱粉粒の形状が野生型と異なる変異体を複数系統単離した。オオムギ野生型の胚乳では、二極性単粒型澱粉粒を発達させるが (図 1a)、

hvisa1-3 の胚乳では、一部の細胞では複粒型澱粉粒が形成され、別の細胞では単粒型澱粉粒が形成されていた (図 1b, c)。また、複粒型澱粉粒と単粒型澱粉粒が共存している細胞も観察された。一方、*hvflo6-2* 変異体では、一部の細胞が複粒型澱粉粒を形成し、他の細胞は巨大化した単粒型澱粉粒が形成されていた (図 1d, e)。

オオムギの *Risø17* および *Notch-2* 変異体は、DBE の 1 つである *HvISA1* 遺伝子に変異を持つことが知られている。表現型の類似性から、*hvisa1-3* 変異体でも *HvISA1* 遺伝子に変異を持つ可能性が考えられたので、*hvisa1-3* 変異体における *HvISA1* 遺伝子を含むゲノム領域の DNA 配列を決定した。その結果、*hvisa1-3* 変異体では、*HvISA1* 遺伝子の first ATG の下流 3387 bp に位置するグアニン残基がアデニンに置換されていた (図 1f)。この変異により、490 番目のアミノ酸にストップコドンが導入される。この変異により、活性中心

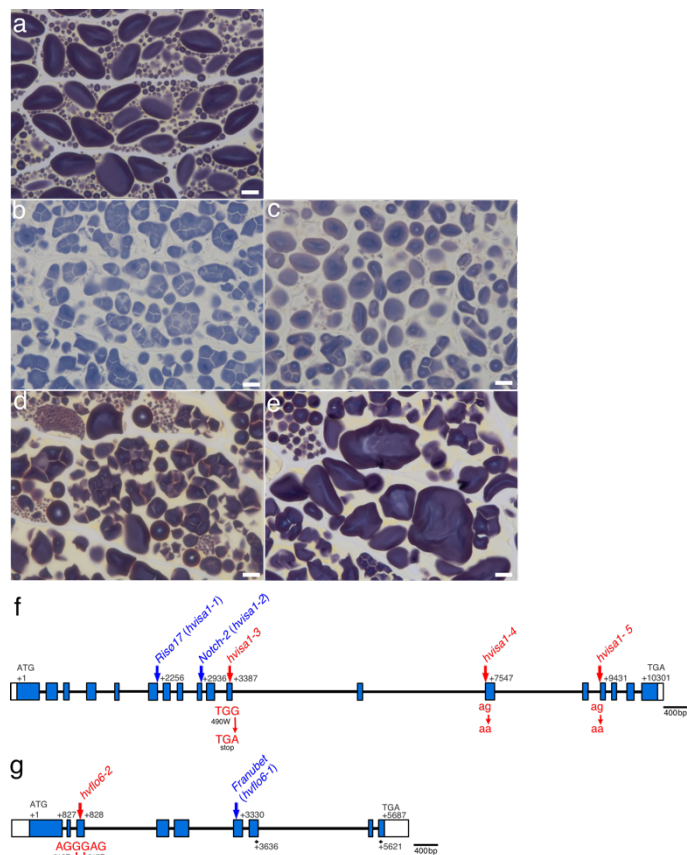


図 1

の一部ならびに C 末端の二量体化ドメインが欠損する。また、Morex 変異原集団から *hvisa1-3* と同様の表現型を持つ 2 つの変異体 (*hvisa1-4* および *hvisa1-5*) を単離した。*hvisa1-4* と *hvisa1-5* 変異体は、それぞれ first ATG の下流 7547 bp と 9431 bp にグアニンからアデニンへの塩基変化があった (図 1f)。これらの変異はいずれも、スプライシングアクセプターと考えられる部位に位置

していた。イムノブロット解析の結果、*hvisal-3*、*hvisal-4*、*hvisal-5*、*Risø17*では、HvISA1 タンパク質が蓄積していなかった（発表論文の Fig. 1k 参照）。*hvflo6-2* 変異体の澱粉粒の形状は、以前単離されていた *Franubet* 変異体の澱粉粒の形状と類似していた。そこで、*Franubet* 変異体の原因遺伝子である *HvFLO6* 遺伝子を含むゲノム領域を *hvflo6-2* 変異体において決定した。その結果、*hvflo6-2* 変異体では first ATG の下流の 827 bp と 828 bp の 2 つの連続するグアニンがともにアデニンへ塩基置換が起きていた（図 1g）。後者の置換により、217 番目のアミノ酸にストップコドンが導入される。この変異により、HvFLO6 タンパク質の C 末端に位置する CBM48 ドメインならびに Coiled coil region が欠損する。

hvflo6-2 変異体と *Franubet* 変異体の交配で得た F1 種子は、両親と同様の表現型が観察された。また、F2 集団の種子はすべて変異体型の表現型を示した（ $n=36$ ）。これらの結果は、*hvflo6-2* 変異と *Franubet* 変異は対立遺伝子関係にあることを意味する。本報告書では、*Franubet* 変異を *hvflo6-1* と呼ぶことにする。

(2) *hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体の胚乳における澱粉粒の形状について

交配により *hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体を作出した。*hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体の完熟種子は扁平で、種子重ならびに澱粉蓄積量が、はるな二条ならびにそれぞれの単独変異体と比較して減少していた（図 2 a-c）。*hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体の登熟種子の胚乳切片をヨウ素染色により澱粉粒を観察した結果、胚乳が 2 つの領域に分化しており、一方は紫色、他方はピンク色に染色された（発表論文の Fig. 3h-j 参照）。紫色に染まった領域では複粒型澱粉粒が観察されていたが、ピンク色に染まった領域では内部がピンク色に染まった風船状の構造物が観察された。上記の結果は、*hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体では、登熟過程で澱粉合成が阻害されており、その結果、完熟種子における澱粉蓄積量が減少したことを示唆する。また、澱粉量の減少が完熟種子の形状が扁平になった原因と考えられる。別の対立遺伝子変異である *hvflo6-1* と *hvisal-3* の二重変異体でも同様の表現型が観察された（発表論文の Supplementary Fig. 11 参照）。

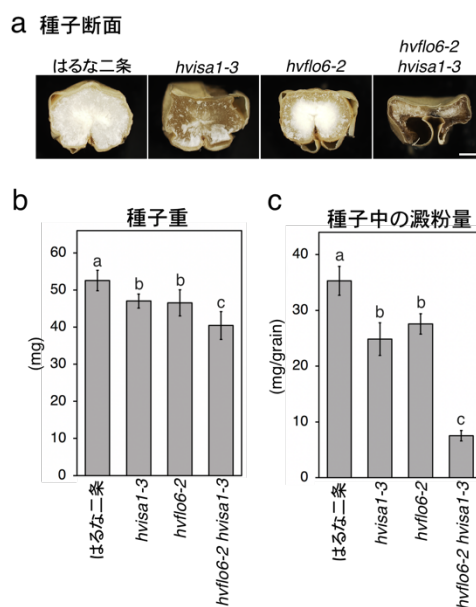


図 2

(3) *hvflo6-2 hvisal-3* 種子中のフィトグリコーゲン量の蓄積について

以前に単離されていた *HvISA1* 遺伝子の変異体 (*Risø17* および *Notch-2*)では、不溶性 α -グルカンである澱粉が減少する一方で、可溶性 α -グルカンであるフィトグリコーゲンが野生型に比べて高蓄積していることが報告されていた。そこで、野生型のはるな二条、*hvisal-3* 変異体、*hvflo6-2* 変異体、*hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体の完熟種子に含まれるフィトグリコーゲン量を定量した。その結果、*HvISA1* 遺伝子の単独変異体である *hvisal-3* 変異体では、フィトグリコーゲン量ははるな二条に比べて、高蓄積していた。そして、*hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体では、*hvisal-3* 変異体よりもさらに高蓄積していることが分かった（図 3）。このデータに対して、二元配置の分散分析を行なったところ、*hvflo6-2* 変異と *hvisal-3* 変異の間の交互作用の項に統計的に有意差が確認できた。この結果は、*hvflo6-2* 変異と *hvisal-3* 変異の間に相乗的な遺伝的相互作用があることを示唆した。

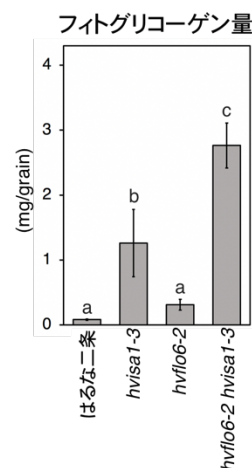


図 3

(4) 変異体におけるグルコース鎖長分布について

様々な植物種の *isa1* 変異体では野生型と比較して、 α -グルカンの鎖長分布が変化し、短いグルコース鎖が増加し、長いグルコース鎖が減少することが知られている。この変化は、主に高度に分岐したフィトグリコーゲンの増加によるものであると報告されている。したがって、*hvisal-3* 単独変異体ならびに *hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体において、 α -グルカンの鎖長分布も影響を受けている可能性が考えられた。この可能性を検証するためグルコース鎖長分布を行った結果、

hvisal-3 では、はるな二条に比べて短いグルコース鎖（グルコース重合度 [DP] <10）が増加し、長いグルコース鎖（DP>10）は減少していた。この *hvisal-3* で観察された DP の変化（長鎖から短鎖へのシフト）は、*hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体ではより顕著に亢進していた。この結果は、*hvflo6-2 hvisal-3* においてフィトグリコーゲンの量が増加したことと一致する結果であった（発表論文 Fig. 6 参照）。

(5) *hvflo6-2 hvisal-3* 種子中の単糖ならびに二糖の蓄積について

hvflo6-2 hvisal-3 の完熟種子の澱粉蓄積量は、はるな二条の約 21%であった。種子における澱粉蓄積量は単糖ならびに二糖の蓄積量と負の相関を示すことが知られている。また、いくつかの植物種で *isal* 変異体で単糖ならびに二糖が高蓄積していることも知られている。そこで、単独変異体ならびに二重変異体の完熟種子におけるグルコース、フルクトース、スクロース、マルトース量を GC-MS を用いて定量した。*hvisal-3* 変異体では、グルコースとフルクトースがはるな二条や *hvflo6-2* に比べて高蓄積していた。また、スクロースとマルトースも、統計的に有意な増加ではないものの、*hvisal-3* でははるな二条よりも蓄積量が多かった。一方、*hvflo6-2 hvisal-3* 二重変異体では、*hvisal-3* 単独変異体よりもグルコース、フルクトース、スクロース、マルトースの全てで、高蓄積していた（図 4）。

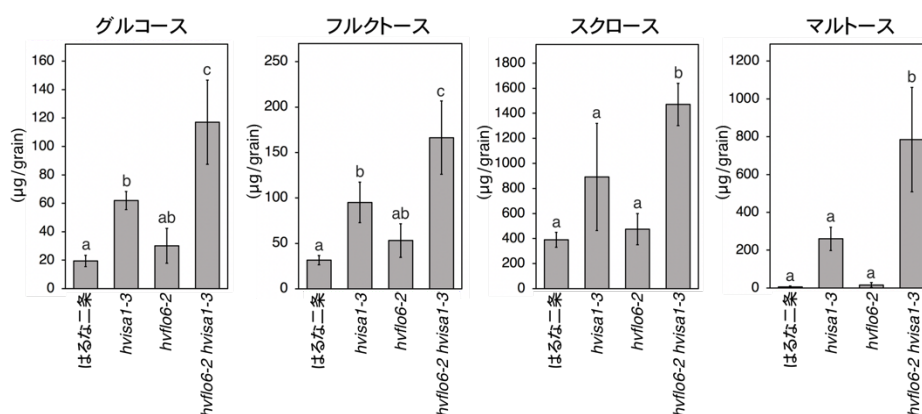


図 4

(6) 考察

本研究で得られた結果は、*hvflo6* 変異が *hvisal* 変異による表現型を亢進することを意味する。*hvisal-3* 変異体では HvISA1 タンパク質が蓄積していないことから、*hvisal-3* 変異は null 変異だと考えられる。イネでは、FLO6 タンパク質は ISA1 タンパク質と結合し、ISA1 の機能を補助する役割があると提唱されている。しかし、二重変異体で表現型が亢進されるという結果は、HvISA1 タンパク質が存在しない条件でも、HvFLO6 は何らかの役割があることを意味している。したがって、オオムギにおける HvFLO6 の機能は、ISA1 の機能を補助するだけでなく、別の機能を持つと考えられる。昨年、イネでは FLO6 は ISA1 だけでなく、他の澱粉関連酵素とも結合する事が報告された。また、複数の植物種で澱粉関連酵素は、巨大なタンパク質複合体を作った状態で澱粉を合成していることが示唆されている。したがって、複数の澱粉関連酵素と結合能を有する FLO6 は複合体形成に寄与している可能性がある。今後はこの可能性の検証と *hvflo6-2* 変異と *hvisal-3* 変異の遺伝的相互作用の背景にある分子機構の解明を行う必要がある。また、得られた変異体同士の交雑より多重変異体の作出を進め、新しい澱粉特性、種子特性を有するオオムギの育種に取り組む予定である。

(7) 発表論文

Matsushima, R., Hisano, H., Galis, I., Miura, S., Crofts, N., Takenaka, Y., Oitome, N. F., Ishimizu, T., Fujita, N., Sato K.

FLOURY ENDOSPERM 6 mutations enhance the sugary phenotype caused by the loss of ISOAMYLASE1 in barley.

Theor. Appl. Genet. 136: 94, 2023

<https://doi.org/10.1007/s00122-023-04339-5>

<引用文献>

- ① Matsushima, R., Maekawa M., Fujita, N., Sakamoto, W. A Rapid, Direct Observation Method to Isolate Mutants with Defects in Starch Grain Morphology in Rice *Plant Cell Physiology* 51: 728-741, 2010

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 Ida, T., Crofts, N., Miura, S., Matsushima, R. and Fujita, N.	4. 巻 on line
2. 論文標題 Starch biosynthetic protein complex formation in rice ss2a be2b (+) double mutant differs from their parental single mutants	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 J. Appl. Glycosci.	6. 最初と最後の頁 on line
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/jag.jag.JAG-2021_0015	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 Nagamatsu S, Wada T, Matsushima R, Fujita N, Miura S, Crofts N, Hosaka Y, Yamaguchi O, Kumamaru T.	4. 巻 108
2. 論文標題 Mutation in BE11b mitigates the negative effect of the mutation in ISA1 on grain filling and amyloplast formation in rice	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Mol Biol.	6. 最初と最後の頁 497-512
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11103-022-01242-3	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 Ida, T., Crofts, N., Miura, S., Matsushima, R. and Fujita, N.	4. 巻 68
2. 論文標題 Structure and Properties of Starch in Rice Double Mutants Lacking Starch Synthase (SS) IIa and Starch Branching Enzyme (BE) IIb	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 J. Appl. Glycosci.	6. 最初と最後の頁 31-39
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5458/jag.jag.JAG-2021_0002	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 Matsushima, R., Hisano, H., Galis, I., Miura, S., Crofts, N., Takenaka, Y., Oitome, N. F., Ishimizu, T., Fujita, N., Sato K.	4. 巻 136
2. 論文標題 FLOURY ENDOSPERM 6 mutations enhance the sugary phenotype caused by the loss of ISOAMYLASE1 in barley.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Theor. Appl. Genet.	6. 最初と最後の頁 94
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00122-023-04339-5	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 -

〔学会発表〕 計16件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Matsushima, R.
2. 発表標題 Cytological studies of starch grain morphologies of cereals - Towards the understanding of the morphological diversity of starch grains.
3. 学会等名 2021 Starch Round Table (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 井田圭美・クロフツ尚子・三浦聡子・保坂優子・松島 良・藤田直子
2. 発表標題 スターチシンターゼ (SS) IIaと枝作り酵素 (BE) IIbの二重変異体米が登熟胚乳で形成する澱粉生合成関連酵素の超高分子量タンパク質複合体の解析
3. 学会等名 日本応用糖質科学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 在間玄香・井上 博・久野 裕・松島 良・小林括平・山岡直人・中神弘史・八丈野孝
2. 発表標題 オオムギうどんこ病菌による宿主表皮細胞プラスチド内在デンプンの分解メカニズムの解析
3. 学会等名 第85回日本植物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 久野裕・松島良・佐藤和広
2. 発表標題 遺伝子改変能を付与した低澱粉オオムギ変異系統の開発
3. 学会等名 第16回 ムギ類研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松島良・久野裕・Ivan Galis・竹中悠人・追留那緒子・石水毅・藤田直子・佐藤和広
2. 発表標題 澱粉が減少し、糖が高蓄積するオオムギ変異体の単離
3. 学会等名 第16回 ムギ類研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松島良
2. 発表標題 澱粉蓄積量可変のオオムギの開発と機能性多糖の蓄積への応用
3. 学会等名 岡山大学新技術説明会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松島良
2. 発表標題 澱粉粒の形状多様性とオオムギの種子澱粉改変に向けての取り組み
3. 学会等名 第2回植物研究拠点アライアンス公開シンポジウム
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松島良・久野裕・Ivan Galis・竹中悠人・追留那緒子・石水毅・藤田直子・佐藤和広
2. 発表標題 種子中の澱粉量が減少し、糖を高蓄積するオオムギ変異体の作出
3. 学会等名 第141回 日本育種学会講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松島 良、久野 裕、追留那緒子、藤田直子、佐藤和広
2. 発表標題 澱粉粒の形状に異常を示すオオムギ突然変異体の表現型解析
3. 学会等名 第15回ムギ類研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松島 良、久野 裕、追留那緒子、藤田直子、佐藤和広
2. 発表標題 澱粉粒の形状に異常を示すオオムギ突然変異体の澱粉特性評価
3. 学会等名 第12回中国地域育種談話会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松島 良、久野 裕、三浦聡子、保坂優子、追留那緒子、高橋里香、藤田直子、佐藤和広
2. 発表標題 澱粉粒の形状に異常を示すオオムギ突然変異体の遺伝学的解析
3. 学会等名 日本育種学会 第138回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 井田圭美、クロフツ尚子、三浦聡子、保坂優子、松島良、藤田直子
2. 発表標題 スターチシンターゼ(SS)IIaと枝作り酵素(BE)IIbの二重変異体米の澱粉構造とその性質
3. 学会等名 日本応用糖質科学会 第69回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 井田圭美, クロフツ尚子, 三浦聡子, 保坂優子, 松島良, 藤田直子
2. 発表標題 スターチシンターゼ(SS)IIaと枝作り酵素(BE)IIbの二重変異体米が登熟胚乳で形成する澱粉合成関連酵素の超高分子量タンパク質複合体の解析
3. 学会等名 日本育種学会 第138回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松島良, 久野裕, Ivan Galis, 三浦聡子, クロフツ尚子, 追留那緒子, 藤田直子, 佐藤和広
2. 発表標題 オオムギ多重変異体を用いた澱粉関連遺伝子の遺伝的相互作用解析
3. 学会等名 第17回ムギ類研究会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松島良
2. 発表標題 澱粉関連遺伝子間の遺伝的相互作用
3. 学会等名 オオムギ研究の未来開拓ワークショップ
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松島良, 久野裕, 金俊植, Ivan Galis, 三浦聡子, クロフツ尚子, 追留那緒子, 藤田直子, 佐藤和広
2. 発表標題 多重変異体を用いたオオムギ澱粉変異の遺伝的相互作用解析
3. 学会等名 第143回日本育種学会講演会
4. 発表年 2023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	久野 裕 (Hisano Hiroshi) (70415454)	岡山大学・資源植物科学研究所・准教授 (15301)	

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