

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 23 日現在

機関番号：14101

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23580005

研究課題名(和文) サツマイモ栽培種の効率的な交配育種に向けた自家・交配不和合性の人為的打破

研究課題名(英文) Breakdown of Self- and Cross-incompatibility of Sweet Potato

研究代表者

土屋 亨(Tsuchiya, Tohru)

三重大学・生命科学研究支援センター・准教授

研究者番号：30293806

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円、(間接経費) 1,230,000円

研究成果の概要(和文)：サツマイモ栽培種には交配不和合性が存在し、効率的な交配育種が困難である。この交配不和合性は、サツマイモ野生種の自家不和合性に立脚しており、この解明がサツマイモ栽培種の交配不和合性の打破に繋がる。本研究では、サツマイモ野生種の自家不和合性の自他認識に直接的に関与する一側のS遺伝子をバイオアッセイにより決定すると共に、一側のS遺伝子の候補遺伝子を同定し、それらの機能を推定した。自家不和合性の人為的打破には遺伝子導入が簡便であるが、本研究では抗体等の利用でそれを回避する技術の開発を試みたが達成できなかった。本研究の成果を元に、今後、その方策を検討する。

研究成果の概要(英文)：Cultivated sweet potato (*Ipomoea batatas*) species/cultivars carry cross-incompatibility mechanism; therefore efficient cross breeding is not achieved. This cross-incompatibility of *I. batatas* is based on the self-incompatibility system of wild type diploid species (*I. trifida*) which related to cultivated sweet potato, so the research on self-incompatibility of *I. trifida*, will directly reflect on the breakdown of cross-incompatibility of *I. batatas*. In this research, we determine the male-part S-gene of *I. trifida* by bioassay, in which applying male-S-gene product on the surface of stigma upon pollination, and we identified female-S-candidate genes. Function of these S-gene and S-candidate genes were verified by homology search against DNA and protein databases on the net. However, Breakdown the cross- and self-incompatibility of sweet potato is not achieved by GM and non-GM ways.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農学・育種学

キーワード：植物育種・遺伝 植物分子育種 遺伝子・タンパク質 植物ゲノム情報

1. 研究開始当初の背景

中南米を原産とするサツマイモ栽培種 (*Ipomoea batatas*) は、コロンブスの新大陸発見によりヨーロッパにもたらされ、その後、中国を経て 1600 年に琉球に持ち込まれた。このサツマイモ栽培種は、その後、薩摩を経由し、享保の大飢饉の後に青木昆陽により関東に導入された。一方で、コロンブスの時代以前に太平洋を 2 つのルートで渡り、オセアニア諸国や太平洋島嶼国にもたらされ、それぞれ独自のサツマイモ文化を育んだ。

我が国におけるサツマイモ育種は、第 2 次世界大戦以前は、サツマイモの開花特性により、沖縄での交配育種が盛んに行われた。戦中・戦後では、救荒作物として多用されたサツマイモの育種は全国各地で行われ、三重県においても護国藩 (昭和 13 年: 高系 4 号 (高知県育成) と同一) が育成されたが、戦後になりサツマイモ育種は、沖縄、南九州、南関東に収斂されるに至っている。

I. batatas の交配育種で問題になるのが、交配不和合性の存在である。*I. batatas* の交配不和合性は自家不和合性と同一のメカニズムによって制御されており、不和合花粉が柱頭の乳頭細胞上に受粉しても、花粉管の発芽が抑制され、結果的に種子が得られない。この交配不和合性があるために、交配組み合わせが限定されてしまうのが現状である。しかしながら *I. batatas* の自家不和合性研究は殆ど進んでいない。これは *I. batatas* が 6 倍体であることも一因であるとも考えられる。しかし、これまでの交配育種の過程において、20 数種類の交配不和合群の存在が確認されており、我が国の主要品種はそのうち A 群~C 群に属するものが多い。

I. batatas が属するヒルガオ科の植物は、自家不和合性種 (他殖性種) と自家不和合性種 (自殖性種) に大別できる。自家不和合性種には *Lindica* (宿根アサガオ)、*I. purpurea*、*I. tricolor* などがあがるが野生種が多いこともあり、これらの自家不和合性研究は行われていない。一方、*I. batatas* に最も近縁な野生種とされる *I. trifida* (メキシコアサガオ) については昭和 40 年代に我が国に遺伝資源として導入されて以降、その自家不和合性研究が脈々と行われてきた。*I. trifida* の野生集団中には 2 倍体、4 倍体、6 倍体が見出されていること、2 倍体種の染色体倍加と交雑により 6 倍体種が人為的に合成されたこと、また遺伝解析から、*I. batatas* ($2n=6x=90$) は *I. trifida* ($2n=2x=30$) の同質 6 倍体である事が示された。従って、サツマイモ野生 2 倍体種である *I. trifida* の自家不和合性研究を進めることで、*I. batatas* の交配不和合性を解明でき、その成果を育種現場に応用できることとなる。

本研究課題を遂行する以前の *I. trifida* の自

家不和合性研究により、本課題の研究代表者らは、以下の事実を明らかにしてきた。

- (1) *I. trifida* の自家不和合性は、アブラナ科と同じ胞子体型自家不和合性である。
- (2) アブラナ科の胞子体型自家不和合性の *S* 遺伝子のホモログは機能していない。
- (3) *I. trifida* の自家不和合性を制御している遺伝子座 (*S* 遺伝子座) を単離し、ここに座乗する遺伝子を同定した。
- (4) *S* 遺伝子座上の遺伝子のうち生殖器官特異的な発現をする *AB2* (♂側)、*SE2*・*SEA* (♀側) が *S* 遺伝子としての条件を満たしていた。
- (5) *AB2* は小胞子期の葯のタペート組織で、*SE2*・*SEA* は開花期の柱頭の乳頭細胞で発現しており、胞子体型自家不和合性の発現と矛盾していなかった。
- (6) *AB2* はリガンドタンパク質として、*SE2*・*SEA* は膜結合型のリセプターまたはチャネルタンパク質として機能している可能性が示唆された。

I. trifida の自家不和合性の自己認識において機能していると考えられる *S* 遺伝子は、既知の自家不和合性植物の *S* 遺伝子とは異なるものであったことから、サツマイモ栽培種 (*I. batatas*) の交配不和合性を解決するためには、*I. trifida* が持つ、ヒルガオ科植物に共通な新規の自家不和合性機構の解明が必須である。

2. 研究の目的

前項に示した通り、サツマイモ栽培種 (*I. batatas*) はサツマイモ野生 2 倍体種 (メキシコアサガオ: *I. trifida*) の同質 6 倍体であることから、これらの自家不和合性機構は同一であり、これが基盤となり交配不和合性を支配していることになる。また、これまでの研究成果により、ヒルガオ科の自家不和合性機構は、これまで、アブラナ科、バラ科、ナス科、ケシ科などで明らかになっている自家不和合性機構とは異なることが示され、*I. batatas* の交配不和合性を解決するためには、ヒルガオ科独自の自家不和合性機構を明らかにする必要がある。

本研究においては、これまでの研究成果を踏まえ、(1) *I. trifida* の *S* 候補遺伝子が真の *S* 遺伝子であるか否かを検討し、(2) 形質転換による自家不和合性形質の変更を試みると共に、(3) 形質転換に依存しない形での自家不和合性形質の変更を試みた。

これら一連の研究を行うことにより、ヒルガオ科のサツマイモ栽培種 (*I. batatas*) の交配不和合性の打破に向けた基礎的知見を得ることを、本研究の目的とした。

3. 研究の方法

・実験植物の栽培

サツマイモ栽培種 (*I.batatas*) とサツマイモ野生 2 倍体種 (*I.trifida*) は、6 号鉢に定植し、冬季は温室内 (26°C、自然日長) で、夏季は屋外で栽培した。これら自家不和合性種を種子で系統維持することは不可能であり、また *I.trifida* は海外からの導入系統であることから、全ての植物について無菌条件下での系統維持を行った。無菌条件下での系統維持には、1/2 MS 寒天培地 (1/2 MS 無機塩類、B5 ビタミン、3% Sucrose、1% Agar、pH5.8) を植物培養フラスコに作成し (培地 40ml/100ml フラスコ、培地 80ml/300ml フラスコ)、植物インキュベーター内 (14 時間日長、昼温 28°C / 夜温 22°C) で育成した。無菌培養植物を鉢上げする際には、培養容器から植物体を取り出し、培地を十分に除去した上で、培養土を入れたプラントボックスに移植し、根の伸長が確認された時点で馴化を行い、鉢に定植した。

・ゲノム DNA の単離

I.batatas および *I.trifida* の葉からのゲノム DNA の単離には、Thomas らの方法 (Theor. Appl. Genet. 86: 173-180, 1993) を改変して適用した。改変箇所は、エタノール沈殿の際の遠心分離の代わりに、穏やかにエタノールを混和することで DNA 繊維を紡ぎ、先端を切ったピペットにより取り出す点である。

・生殖器官 mRNA の単離

I.batatas および *I.trifida* の開花 2 週間前、開花 1 週間前、開花前日の蕾より、葯と柱頭を単離し、液体窒素で凍結後 -80°C で使用まで凍結保存した。これら試料からの mRNA の単離精製は、QuickPrep micro mRNA isolation kit (GE Healthcare) を用いて行った。

・1 本鎖 cDNA の合成

単離した mRNA を鋳型に、First strand cDNA synthesis kit (GE Healthcare) を用いて 1 本鎖 cDNA を合成した。

・PCR による目的 DNA 断片の増幅

PCR による *I.batatas* および *I.trifida* の *S* 候補遺伝子の増幅、および、各種遺伝子のプロモーター領域の増幅には、PrimeStar GXL DNA polymerase (Takara-Bio) または、KOD FX neo (Toyobo) を用い、Takara PCR Thermal Cycler Dice (Takara) または、Master Cycler Gradient (Eppendorf) を使用した。使用するプライマーは、目的 DNA に特異的なプライマーを随時合成 (Operon) して使用した。

・塩基配列の決定

I.batatas および *I.trifida* の *S* 候補遺伝子の配列決定、および構築した遺伝子の配列確認には、DYEnamic ET Cycle sequencing kit (GE Healthcare) または、BigDye terminator cycle sequencing kit (Lifetechnologies) を用いて反応を行い、ABI Prism 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) で解析した。得られた塩基配列データは、Sequencher (GeneCodes) および、CLC Main Workbench (CLC Bio) を用いて解析した。

・導入遺伝子の構築

I.trifida への遺伝子導入を行うため、バイナリーベクター pBI101 上の Nos terminator の上流に、*S* 候補遺伝子のプロモーター::*S* 候補遺伝子 cDNA を導入した。使用した *S* 候補遺伝子は、*S₇*、*S₁₀*、*S₂₉* の各 *AB2*、*SE2*、*SEA* である。構築したプラスミドは、*Agrobacterium tumefaciens* (*Rhizobium radiobacter*) LBA4404 に導入した。

・*I.trifida* への遺伝子導入

I.trifida への遺伝子導入には、既に報告されている Kakeda らの方法 (Breed. Sci. 59: 95-98, 2009) を適用した。

・*S* 候補遺伝子産物 *AB2* のペプチド合成

♂側 *S* 候補遺伝子産物である *S₇*-*AB2* の成熟ペプチドのアミノ酸配列を複数の領域に分割し、それぞれのペプチドを化学合成した (Operon)。

・*S* 候補遺伝子産物の抗体の作成

♂側 *S* 候補遺伝子産物である *S₇*-*AB2*、♀側 *S* 候補遺伝子産物である *S₇*-*SE2*、*SEA* の成熟ペプチド配列を元にエピトープ予測を行い、当該エピトープに対するポリクローナル抗体を、ウサギを用いて作成した (Operon)。

・バイオアッセイ

合成した複数の *S₇*-*AB2* のペプチドを混合した水溶液 (30µg/ml) に *S₇* 柱頭を 15 分間浸漬した後に、*S₇* および *S₃* 花粉を受粉し、花粉管伸長を観察した。

4. 研究成果

・*S* 候補遺伝子の構造および機能の推定

I.trifida の *S* 候補遺伝子である *AB2* (♂側)、*SE2*、*SEA* (♀側) は、ゲノム当たり 1 コピーで存在する遺伝子である。しかしながら、これまでの研究で、複数種の転写産物が存在することが示唆されていた。それらのいずれが真の機能しうる *S* 候補遺伝子の転写産物であるのかを確認するために、各遺伝子の転写産物の網羅的な解析を行った。

S₇ ホモ型系統の葯と柱頭に由来する mRNA を元に合成した 1 本鎖 cDNA を鋳型に用い、

各 *S* 候補遺伝子の 5'-および 3'-非翻訳領域中にデザインしたプライマーを用いた RT-PCR により、複数の転写産物 (*S_J-AB2* : 3 種、*S_J-SE2* : 16 種、*S_J-SEA* : 17 種) を得た (図 1)。

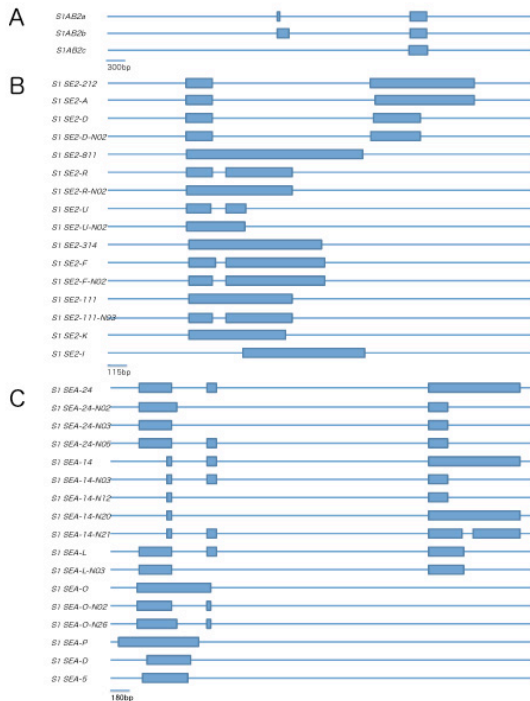


図 1. *S_J-S* 候補遺伝子の転写パターン
ボックス部分が Exon を示す。A : *S_J-AB2*, B : *S_J-SE2*, C : *S_J-SEA*。

過去に行ったノーザン分析と RT-PCR 分析と照らし合わせ、これら複数の転写産物のうち、機能するタンパク質をコードしている転写産物を、各遺伝子に由来する転写産物と判断した。複数分子種の転写産物の大半のスプライシング部位が、GT-AG ルールに適合していることから選択的スプライシングに依存している可能性もあるが、RT-PCR のエラーに依存する可能性もある。この点に関しては、今後、詳細に検討する予定である。

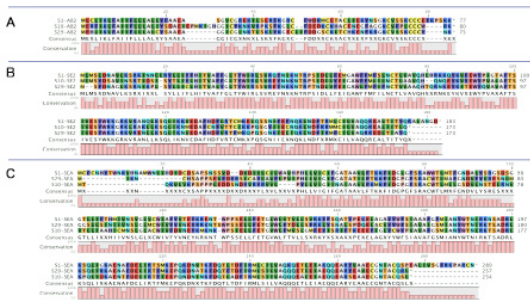


図 2. *S_J-S₁₀-S₂₉-S* 候補遺伝子間の相同性
A : AB2, B : SE2, C : SEA。

更に、複数の *S* 遺伝子型の *S* 候補遺伝子の機能する転写産物を増幅し、それらの相同性を確認したところ、アミノ酸配列レベルで各々 46~69% の相同性を示した (図 2)。この

多型性のレベルは、既知の他の自家不和合性植物の *S* 遺伝子産物間の多型性と同等であり、これらが *S* 遺伝子として機能している可能性が高まった。

これら *S* 候補遺伝子の機能を推定するために DNA データベースに対して相同性検索を行ったが、得られた相同性は低いものであった。そこで各 *S* 候補遺伝子がコードするタンパク質の特徴的な配列を元に、自他認識に関わるタンパク質について類似の構造を検索したところ、AB2 の成熟ペプチド中には 8 つのシステイン残基が保存されていたことから、ディフェンシン様のタンパク質であることが明らかになった (図 3)。ディフェンシン様のタンパク質である SP11/SCR はアブラナ科植物の自家不和合性の ♂側 *S* 遺伝子産物であり、リガンド分子として機能している可能性が示唆されている。*I. trifida* の AB2 も同様の機能がある可能性が示唆された。

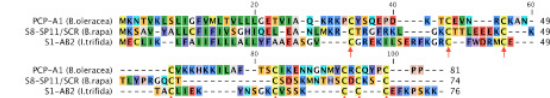


図 3. AB2 と類似したタンパク質
最上段が *Brassica oleracea* の PCP-A1、中央が *B. rapa* の *S₈-SP11/SCR*、最下段が *S_J-AB2*。

一方、♀側の SE2, SEA に関しては、膜貫通ドメインの数、膜外ドメインの長さなどから類似のタンパク質を検索したところ、ショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) の Flower タンパク質に類似した構造を持つ、ケシ科の配偶体型自家不和合性において ♂側の *S* 遺伝子産物として機能する PrpS タンパク質が見出された (図 4)。これらのタンパク質は Ca^{2+} イオンチャネルとして機能していることが推定されており、SE2, SEA についても同様の機能があると推定される。

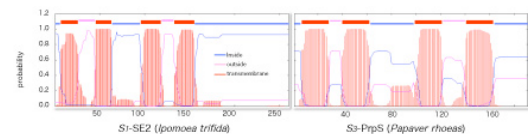


図 4. SE2, SEA と類似したタンパク質
右が *Papaver rhoeas* の *S₃-PrpS*、左が *S_J-SE2*。

興味深い点は、孢子体型自家不和合性を示す *I. trifida* の ♂側 *S* 候補遺伝子が、同じ孢子体型自家不和合性を示すアブラナ科の ♂側の *S* 遺伝子と、*I. trifida* の ♀側の *S* 候補遺伝子産物が、配偶体型自家不和合性を示すケシ科の ♂側の *S* 遺伝子と、それぞれ構造が類似している点である。

このことは、自家不和合性の自他認識に関わる *S* 遺伝子に関しては、植物種毎に「使いやすい」遺伝子を利用している可能性を示しており、自他認識以降のシグナル伝達に関しては、植物種間で共通のシグナル伝達機構を利用している可能性も示している。

・導入遺伝子の構築と形質転換

S 候補遺伝子から S 遺伝子を絞り込むためには、当該遺伝子を導入した形質転換植物を作出し、それらを用いた交配実験を行うことが、最も直接的な方法である。

そこで、 S_7 - S 候補遺伝子 3 種のプロモーター領域に、各々の S 候補遺伝子の cDNA をセンス方向に連結した遺伝子を構築し (図 5)、 S_{10} ホモ型系統の *I. trifida* に導入を試みた。

しかしながら、有効な形質転換体は得られなかった。*I. trifida* の形質転換においては、形質転換後の再分化の効率が低く、形質転換体作出の障害となっている。今後、この点を改善し、 S 候補遺伝子を導入した形質転換体の作出と、それらを用いた S 遺伝子の決定を行う予定である。

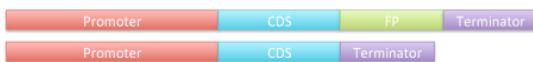


図 5. 導入遺伝子のデザイン

S 候補遺伝子プロモーターに S 候補遺伝子の cDNA を連結した。C 末端側に蛍光タンパク質を連結した導入遺伝子も構築した。

・バイオアッセイによる S 遺伝子の決定

I. trifida の♂側の S 候補遺伝子産物である AB2 が、アブラナ科の S 遺伝子産物である SP11/SCR と類似した構造を示したことから、AB2 もリガンドとして機能している可能性が示唆された (上記)。

AB2 が *I. trifida* の自家不和合性の自他認識反応に直接的に機能しているのであれば、AB2 タンパク質を受粉時に供するバイオアッセイにより、その機能を直接的に証明できる (図 6)。即ち、 S_1 -AB2 を受粉前に S_1 柱頭に処理することにより S_1 花粉はもとより S_1 以外の花粉の花粉管伸長をも抑制できれば、AB2 が♂側の S 遺伝子産物であると言える。

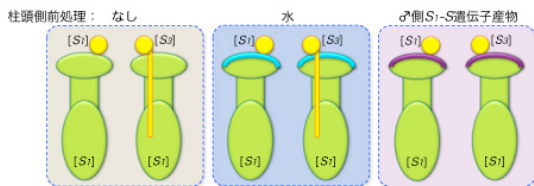


図 6. バイオアッセイのアウトライン

柱頭に対して、処理をしない、もしくは水処理の場合は、正常な自家不和合性を示すが、機能する♂側の S 遺伝子産物を処理することにより、自家不和合性反応が人為的に誘導される。

そこで、 S_1 -AB2 の成熟ペプチドを複数のパーツに分け、それぞれのペプチドを合成し、それらを混合した水溶液 (30 μ g/ml) を調製し、柱頭をそれに浸漬した後に、 S_1 および S_3 花粉をそれぞれ受粉した (図 7)。

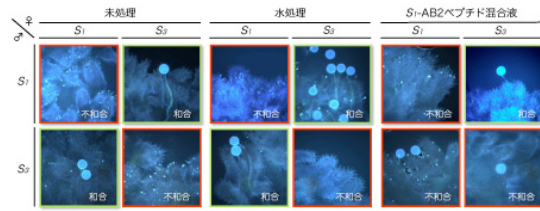


図 7. AB2 ペプチドによる非自己花粉の拒絶

S_1 -AB2 の混合ペプチド水溶液を S_1 柱頭に処理することにより、 S_3 花粉の花粉管伸長が阻害された。

この結果より、AB2 が *I. trifida* の自家不和合性の自他認識反応に直接的に関与していることが確認された。現在、これが全ての S 遺伝子型において証明できるかについて、検討を行っている。

・*I. batatas* の S 候補遺伝子

I. trifida の S 候補遺伝子を増幅するプライマーを用いて、*I. batatas* のゲノム DNA の増幅を試みたところ、一部の S 候補遺伝子の増幅が認められた (表 1)。おそらく、これら遺伝子が *I. batatas* の交配不和合性において機能している可能性が高い。

表 1. *I. batatas* の *I. trifida* の S 候補遺伝子ホモログ

品種名	交配不和合群	<i>I. trifida</i> の S 候補遺伝子							
		S_{29} -AB2	S_{29} -SE2	S_2 -AB2	S_3 -SE2	S_3 -SEA	Sc-AB2	Sc-SEA(1)	Sc-SEA(2)
元苑	A	-	-	+	+	-	+	-	+
豊林1号	B	-	-	+	+	-	+	-	+
豊林4号	C	-	-	+	+	-	+	-	+
タムユタリ	C	-	-	+	+	-	+	-	+
千系681-2	C	-	-	+	+	-	+	-	+
九州45号	D	-	-	+	+	-	+	-	+
関東83号	E	-	-	+	+	-	+	-	+
Caroline Lea	F	-	-	+	+	-	+	-	+
九系17-3028	G	-	-	+	+	-	+	-	+
L290	H	-	-	+	+	-	+	-	+
ES9号	I	-	-	+	+	-	+	-	+
福高D10-71	K	-	-	+	+	-	+	-	+

・自家不和合性打破に向けたアプローチ

I. trifida の S 候補遺伝子産物である、 S_1 -AB2、 S_1 -SE2、 S_1 -SEA の一部ペプチド配列に対する抗体を調製した。図 6 で示したバイオアッセイと同様に、これら抗体を処理することにより、自家不和合性反応を人為的に抑制することも可能であると考え、抗体を受粉時に供したが、自家不和合性反応を抑制し、自殖を促進することはできなかった。

作成した抗体のエピトープが、*I. trifida* の自家不和合性の自他認識に関わるドメインではなかった可能性が高く、今後、この点を改善して改めて実験を行い、形質転換に依らない形での自家不和合性の打破により、育種現場への貢献を目指して研究を推進する。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 3 件)

1. Enlarging cells initiating apomixis in *Hieracium praealtum* transition to an embryo sac program prior to entering

mitosis. Okada T., Hu Y., Tucker M.R., Taylor J.M., Johnson S.J., Spriggs A., Tsuchiya T., Oelkers K., Roderiques J.C.M. and Koltunow A.M.G. *Plant Physiology* 163, 216-231 (2013). 【査読有】

2. Three cone opsin genes determine the properties of the visual spectra in the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Engraulidae, Teleostei). Kondrashev S.L., Miyazaki T., Lamash N.E. and Tsuchiya T. *Journal of Experimental Biology*. 216, 1041-1052 (2013). 【査読有】
3. Sexual reproduction is the default mode in apomictic Hieracium subgenus Pilosella, in which two dominant loci function to enable apomixis. Koltunow A.M., Johnson S.D., Roderiques J.C.M., Okada T., Hu Y., Tsuchiya T., Wilson S., Fletcher P., Ito K., Suzuki G., Mukai Y., Bicknell R.A. *Plant Journal*. 66: 890-902. (2011) 【査読有】

〔学会発表〕(計 7 件)

1. マイワシ色覚オプシン遺伝子のバリエーション. 土屋 亨、宮崎 多恵子、Sergei L. Kondrashev. 日本水産学会春季大会. 2014 年 3 月 29 日. (北海道大学(函館キャンパス)).
2. サツマイモ野生種の胞子体型自家不和合性機構. 土屋 亨. 日本育種学会第 124 回講演会・ワークショップ. 2013 年 10 月 12 日(鹿児島大学).
3. Allo-recognition in sporophytic self-incompatibility system of *Ipomoea trifida*, a close relative of sweet potato. Tsuchiya T. International Symposium on the Mechanisms of Sexual Reproduction in Animals and Plants (Joint Meeting of the 2nd Allo-authentication Meeting and the 5th Egg-Coat Meeting (MCBEEC)). 2012 年 11 月 14 日(名古屋ガーデンパレスホテル, 名古屋).
4. サツマイモ野生種の自家不和合性における自他認識メカニズム. 土屋 亨. 第 7 回アサガオ研究集会. 2012 年 9 月 9 日. (九州大学).
5. サツマイモ野生種の自家不和合性における自他認識分子機構の解明. 土屋 亨. シンポジウム「細胞間相互認識とアロ認証」2012 年 1 月 10 日~12 日(筑波大学).
6. サツマイモ野生種 *Ipomoea trifida* の胞子体型自家不和合性を制御する遺伝子 (*S-gene*) の決定に向けて. 中川彩実、土屋 亨. 第 19 回 育種学会中部地区談

話会 2011 年 12 月 10 日. (三重大学).

7. 原始紅藻ウシケノリの EST カタログの構築. 藤井陽平、榎木亜美、荒木利芳、土屋 亨. 日本水産学会秋季大会. 2011 年 9 月 29 日(長崎大学).

〔図書〕(計 2 件)

1. Self-Incompatibility system of *Ipomoea trifida*, a wild-type sweet potato. Tsuchiya T. in *Sexual Reproduction in Animals and Plants*. (Sawada H., Inoue N. and Iwano M. eds.) Springer. p.305-325 (480p) (2014).
2. 被子植物の受精 1: 自家不和合性因子の多様性と共通原理. 岩野 恵、土屋 亨、掛田 克行. 動植物の受精学(澤田均・編) 化学同人. p.88-102 (332p) (2014).

〔産業財産権〕

○出願状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

○取得状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.gene.mie-u.ac.jp>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

土屋 亨 (TSUCHIYA, Tohru)
三重大学・生命科学支援センター
・准教授(遺伝子実験施設)

研究者番号: 30293806

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし