

## ミニレビュー

## コムギにおける形質転換技術の現状

小川 泰一\*

農業生物資源研究所

(平成22年2月1日受理)

**Keywords:** Acetolactate synthase, *Agrobacterium*, particle bombardment, plant regeneration, genetic transformation, *Triticum aestivum*.

## はじめに

コムギは、トウモロコシやイネと並ぶ、最も重要な穀物の一つであり、世界全体では約6億トン以上の生産が行われている (FAO Food Outlook, June 2009)。地球規模の環境変動や需要の増大が予想される中、コムギの持続的な生産を行っていくことは非常に重要な課題であることは明らかである。一方、形質転換技術は、様々な生物を遺伝子の供給源として利用し新しい性質を付与できるという可能性から、病虫害抵抗性、不良環境に対する耐性、低アレルゲン化や栄養価改善など多くのニーズへの対応を可能にする手段として、今後の課題解決への活用が期待される技術である。コムギの形質転換技術の開発は主要穀物の中では最も遅れていたが、その原因となっていた組織培養面での困難さが解消されるのに伴い、1992年以降、数多くの成功例が報告されるようになった<sup>1)</sup>。現在では、コムギ形質転換技術の改良が進み、育種素材の開発や遺伝子機能解析のため多くの研究機関で広く用いられる技術になってきている。このミニレビューでは、コムギ形質転換技術の開発とその利用の現状について最近の動きを中心に解説する。

## 1. 遺伝子導入法

形質転換コムギの作出は大きく2つの過程をとる。第一に、外来の遺伝子 (DNA) を植物細胞のゲノム中に組み込み、第二に、この細胞を培養し植物体にまで再生させる。その第一のステップである遺伝子の導入に関しては、初期の研究では、ポリエチレングリコール法や電気パルス法などによりプロトプラストへDNA分子を直接導入する方法が

検討されたが、現在ではパーティクルガン法とアグロバクテリウム法が主として用いられている。

## (ア) パーティクルガン法

パーティクルガン法による遺伝子導入法はコムギの形質転換では現在最も信頼性の高い方法として広く利用されている。この方法では、直径1ミクロン程度の金属粒子に目的遺伝子が座乗したプラスミドDNAを吸着させ加速装置を用いて高速度で受け手の細胞へ打ち込む。加速装置としては、圧縮ヘリウムガスを用いるバイオラッド社のPDS-1000/Heなどが用いられる。遺伝子が導入された細胞のみを選抜しさらに培養し形質転換体を再生させる。導入対象としては未熟胚の胚盤細胞などがよく用いられる。

コムギにおける最初の形質転換体作出はパーティクルガン法により行われ<sup>1)</sup>、現在までに数多くの事例が報告されている。この方法で得られた形質転換体では導入した遺伝子が染色体へ組み込まれる過程で断片化や結合が起こることが多く、導入されるDNAコピー数が多くなるという傾向がある<sup>2)</sup>。そのことが予期せぬサイレンシングを引き起こし導入した遺伝子の発現が安定しない原因となっていると考えられている<sup>3)</sup>。しかし、この方法により比較的長いゲノム断片を用いた形質転換による相補性実験<sup>4)</sup>も実施されており実用上は大きな問題ではないのかもしれない。導入コピー数を制御するための工夫も行われており、プラスミドから発現カセット部分のみを切り出し導入すると1コピーのみ持つ個体が増加することが報告されている<sup>5)</sup>。トウモロコシではさらに導入するDNA量及び金粒子量を減少させることによる効果も指摘されており<sup>6)</sup>、コムギにおいても同様の改良が可能であろうと推察される。

## (イ) アグロバクテリウム法

土壌細菌アグロバクテリウムは植物への感染時に自身が持つTiプラスミド上のT-DNA領域を植物細胞の核内を送

\* 〒305-8602 茨城県つくば市観音台2-1-2

独立行政法人 農業生物資源研究所 基盤研究領域 植物ゲノム研究ユニット

\* E-mail: togawa@affrc.go.jp

©Pesticide Science Society of Japan

り込む。この特性を利用した形質転換法が双子葉植物において開発されていたが、アグロバクテリウム感染の困難さのため、従来、単子葉植物には適用困難であった。しかし、イネでの成功がきっかけとなり現在では他のイネ科作物でもこの方法での形質転換が可能となっている<sup>7)</sup>。コムギにおいては1997年にChengらにより最初の成功例が報告された<sup>8)</sup>。これまでは技術開発に関する報告が大部分であり、実用形質遺伝子の導入や遺伝子機能解析にはあまり用いられていない。最近、相次いでこの方法についての詳細なプロトコールが発表されており今後の普及が進むものと思われる<sup>9-11)</sup>。

アグロバクテリウム法の利点は、特殊な機械が不要であることのほか、導入される遺伝子のコピー数が少なく、遺伝子発現が安定することである。これまでの報告では、形質転換体のうち単一コピーの導入遺伝子を持つもの割合は23~67%で、パーティクルガン法に比べその割合が高い<sup>12-14)</sup>。アグロバクテリウム法では目的遺伝子をバイナリベクターと呼ばれるT-DNA領域を持った環状DNAを用い遺伝子導入用ベクターを構築する必要がある。最近ではコムギを含むイネ科作物に適したバイナリベクターが開発されており、これらは入手も容易である<sup>15)</sup>。

受精直後の穎花や種子をアグロバクテリウム菌液に曝し、細胞の培養を行うことなく直接形質転換種子や個体を作成する試みが報告されている<sup>16,17)</sup>。こうした試みについては再現性に疑問があり、さらなる検討が必要だと考えられている。

## 2. 形質転換効率に影響を及ぼす諸要因

### (ア) コムギの組織培養特性

コムギにおいて形質転換技術の開発が遅れたのは、細胞からの植物体再生が困難であったためだと考えられている<sup>18)</sup>。イネやトウモロコシの場合には、合成オーキシンである2,4-Dの存在下で培養すると種子の胚盤などの外植片からカルスが生じ、そのカルスを2,4-Dを含まない培地へ移植すると植物体が形成される。ところが、コムギは、同じ胚盤組織から2,4-D存在下ではカルスが発達せず、カルスを經由せず直接的に植物体が再生する。同じイネ科作物ながらこのように外植片からの植物体形成過程が異なるため、先行するイネやトウモロコシの事例に追従できなかったことも開発の速度に影響したものと思われる。

コムギの培養特性の問題は現在では大きく改善されているが、その改善のポイントは外植片の種類と供試品種・系統の選定であった。Vasilらによるパーティクルガン法を用いコムギ形質転換体を作成した最初報告においては未熟胚が外植片として用いられた<sup>1)</sup>。未熟胚は、アグロバクテリウム法においても形質転換に用いられ<sup>8)</sup>、現在、最も広く用いられる外植片となっている。コムギにおいては、未熟

胚を培養する際の取り扱い方が他作物とは異なることが知られている。すなわち、培地置床前に胚軸部分（生長点を含む領域）を取り除くことが重要である<sup>19)</sup>。この処理により、培地置床後の胚盤細胞の発達が盛んとなり、植物体再分化の効率が大きく改善される。

未熟胚のほかには幼穂<sup>20)</sup>や完熟胚<sup>21)</sup>を外植片として用いた形質転換体作出の成功例が報告されている。未熟胚を常時準備するため周年栽培するには設備や労力を必要とするという制約があるが、完熟胚にはそうした制約がないことから今後のその利用が広がっていくことが期待される。

未熟胚からの植物体再生率については用いる品種により効率に大きな差異があることが知られている<sup>22,23)</sup>。国際トウモロコシ・コムギ改良センターにより育成された春小麦品種のBobwhiteは、未熟胚からの植物体再生率が極めて高く、一度に多数の形質転換体を獲得できることが報告されている<sup>24)</sup>。パーティクルガン法およびアグロバクテリウム法のいずれにも利用されており、現在では、世界的に広く利用されている。Bobwhiteは農業形質が劣っているため、より優良な品種を形質転換実験に用いようと、形質転換効率の高い品種に探索も進められており、これまでにFlorida, あかだるま及びCertoなど比較的効率よく形質転換できる品種も見いだされている<sup>22,23,25)</sup>。著者らもBobwhiteとともに農林61号やLeaderなどの品種を用いパーティクルガン法による形質転換実験を行っているが、Bobwhiteに比べ再分化効率がおよそ1/10~1/100程度まで低下するという経験をしている。硝酸銀及び塩化ナトリウムの添加<sup>26,27)</sup>や低培養温度<sup>28)</sup>が植物体再生率を向上させることが報告されており、低効率品種の未熟胚の反応を高めるための培養条件の検討も重要であろう。これまでにQTL解析などによって培養反応性に影響を及ぼす領域が複数の染色体上にあることが明らかにされている<sup>29)</sup>。培養反応性遺伝子が同定され、その機能を踏まえ培養条件が確立されているイネと同様に<sup>30)</sup>、将来的にはBobwhiteなどが持つ高い再分化能力についてもQTL解析等により遺伝子およびその機能が同定され、培養条件が大きく改善されていくことが望まれる。

### (イ) 選抜マーカー

遺伝子導入処理を行った際、外来DNA分子が細胞のゲノム中に組み込まれた形質転換細胞の割合は導入対象となっている細胞集団全体からみればごく僅かである。そこで、薬剤などに対する耐性遺伝子などを導入し選抜薬剤を含む培地上での選抜を行ない形質転換細胞のみを効率的に選抜する必要がある。この選抜のために用いられる耐性遺伝子等は選抜マーカーと呼ばれる。コムギの形質転換でよく用いられている選抜マーカーをTable 1にまとめた。これらの選抜マーカーの多く(*bar*<sup>1,25)</sup> *nptII*<sup>8)</sup>, *hpt*<sup>11,31)</sup>, *EPSPS*<sup>32)</sup>, *GOX*<sup>32)</sup>)は選抜薬剤を代謝・無毒化し、それにより形質転

Table 1. Selectable marker genes commonly used in wheat transformation.

Gene	Encoded enzyme	Origin of gene	Selective agent	Reference
<i>bar</i>	Phosphinothricin acetyltransferase	<i>Streptomyces hygroscopicus</i>	Phosphinothricin, bialafos	1, 25
<i>nptII</i>	Neomycin phosphotransferase	<i>Escherichia coli</i>	Kanamycin, G-418	8
<i>hpt</i>	Hygromycin phosphotransferase	<i>Escherichia coli</i>	Hygromycin	11, 31
<i>EPSPS</i>	5-Enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase	<i>Agrobacterium</i> sp.	Glyphosate	32
<i>GOX</i>	Glyphosate oxidoreductase enolpyruvylshikimate-5-phosphate synthase	<i>Achromobacter</i> sp.	Glyphosate	32
<i>cah</i>	Cyanamide hydratase	<i>Myrothecium verrucaria</i>	Cyanamide	33
<i>pmi</i>	Mannose-6-phosphate isomerase	<i>Escherichia coli</i>	Mannose	34
<i>mALS</i>	Acetolactate synthase	<i>Oryza sativa</i>	Bispyribac sodium	35

換細胞が生存する。また、*cah*<sup>33)</sup> や *pmi*<sup>34)</sup> は、本来コムギ細胞が利用できない化合物をコードする酵素により利用可能な化合物に変換する遺伝子で、その作用により形質転換細胞のみが生存できる。

最近、著者らは、コムギでは報告がなかった「耐性型」酵素の遺伝子を利用した新しい選抜法を開発することに成功した<sup>35)</sup>。選抜マーカーとしてイネ由来のアセト乳酸合成酵素 (ALS) 遺伝子を用いた。ALS は、植物において、必須分岐アミノ酸の生合成の第1ステップを触媒する酵素であり、多くの除草剤の標的酵素となっている。ところが、ALS タンパク質中の特異的な位置でアミノ酸置換が生じるとこの酵素を標的とする除草剤に対し耐性型となる。そこでアミノ酸置換変異を持つ ALS タンパク質をコードするイネ由来変異型 ALS 遺伝子をコムギ末熟胚へパーティクルガン法により導入し除草剤成分ビスピリバックナトリウムにより選抜を行った。その結果、導入された遺伝子が発現し耐性型 ALS が産生され、それによりコムギが除草剤耐性となり生き残ることが分かり、この選抜システムにより効率的なコムギの形質転換体選抜法を確立することができた。変異型 ALS タンパク質は、植物が本来持つ ALS タンパク質と同様に生合成や代謝がなされるので植物の生育に対する影響がないものと考えられる。また、ALS 遺伝子および ALS タンパク質はすべての植物が有するものであるので、食の安全に関する懸念も小さいものと推察される。変異型 ALS 遺伝子はこのような長所をもつ選抜マーカーであり将来的に利用が広がっていくことが期待される。

このほか、GFP 遺伝子による生物発光により視覚的に選抜する方法<sup>36)</sup> や得られたすべての再生植物体を PCR 法でスクリーニングし形質転換体を得る方法<sup>37)</sup> が報告されているが、実用性には疑問が持たれる。

### 3. 形質転換による重要農業形質の改良

10年以上も前から小麦粉生地の特性を改良するため高分

子量グルテニンサブユニット (HMW-GS) 遺伝子を導入した形質転換コムギの開発が行われている<sup>38)</sup>。これらの種子タンパク質組成を改変した形質転換系統については導入した HMW-GS 遺伝子の農業形質への影響評価<sup>39)</sup>に加え、最近では圃場での収穫物を用いた品質特性の解析を進められている<sup>40-42)</sup>。コムギ種子の硬軟性を支配するピュロインドリリン遺伝子を過剰発現させた形質転換系統においても同様に、圃場での収穫物を用いた製粉特性の解析が行われている<sup>43)</sup>。

耐病性の付与は主要な育種目標の一つであるが、特に赤かび病 (FHB) による被害は最も深刻であり、形質転換による FHB に対する抵抗性素材の作出が盛んに行われている。オオムギグルカナーゼ遺伝子及びオオムギキチナーゼ遺伝子を導入した形質転換系統については圃場での検定が行われ、これらの遺伝子が FHB 抵抗性を高めることが確認された<sup>44,45)</sup>。シロイヌナズナの全身獲得性に関わる *AtNPR1* 遺伝子<sup>46)</sup> や赤かび病菌に対するモノクローナル抗体と *Aspergillus giganteus* 由来抗菌性ペプチドの融合タンパク質をコードする遺伝子<sup>47)</sup> の導入も FHB 抵抗性を高めることが報告されている。しかし、これらの形質転換体の示す FHB 抵抗性は不十分であり、さらなる取り組みが必要である。その他最近の報告としてはエチレン反応性に関与する *TIERF* 遺伝子に導入によりコムギ株腐病抵抗性が高まることが報告されている<sup>48)</sup>。

登熟期間中に起こる穂発芽も種子の品質を劣化させるため、穂発芽耐性コムギの育成もまた大きな育種目標の一つとなっている。Li ら<sup>49)</sup> は、種子の発芽時に中心的な役割を果たす遺伝子として h 型チオレドキシシン 9 (*Trx h*) 遺伝子を単離し、アンチセンス法によりこの遺伝子の発現が抑制された形質転換コムギを作出した。この形質転換体を調査し、*Trx h* 遺伝子の発現が抑制されると穂発芽が抑制されることを示した。しかも収量性や種子品質には影響を受けることがない、と報告しており注目される。

## おわりに

近年、コムギにおいても形質転換技術が研究ツールの一つとして広がってきたが、依然として制約があり、特に日本国内においては普及が遅れている状況である。一方で、イネ科作物では近年ゲノムシーケンスやDNA マーカーなどゲノムリソースが急速に充実しており、コムギにおいても有用遺伝子の単離が加速しており、その遺伝子機能の解析のため形質転換の必要性が増している。また、一時は停滞時期に入ったと思われた形質転換を利用した遺伝子組換えコムギの開発も諸外国においては実用化・商品化を目指した動きが活発化してきている<sup>50)</sup>。このような状況を考えたとき、コムギの形質転換技術の重要性は今後さらに増すことは間違いなく、さらなる開発・改良に向けた努力が求められる。

## 引用文献

- 1) V. Vasil, A. M. Castillio, M. E. Fromm and I. K. Vasil: *Bio/Technology* **10**, 667–674 (1992).
- 2) E. Stoger, S. Williams, D. Keen and P. Clistou: *Transgenic Res.* **7**, 463–471 (1998).
- 3) A. Anand, H. N. Trick, B. S. Gill and S. Muthukrishnan: *Plant Biotechnol. J.* **1**, 241–251 (2003).
- 4) L. Yan, D. Fu, C. Li, A. Blechl, G. Tranquilli, M. Bonafede, A. Sanchez, M. Valarik, S. Yasuda and J. Dubcovsky: *PNAS* **103**, 19581–19586 (2006).
- 5) Q. Yao, L. Cong, J. Chang, K. Li, G. Yang and G. He: *J. Exp. Bot.* **57**, 3737–3746 (2006).
- 6) B. A. Lowe, S. Prakash, M. Way, M. T. Mann, T. M. Spencer and R. S. Boddupalli: *Transgenic Res.* **18**, 831–840 (2009).
- 7) A. K. Shrawat and H. Lörz: *Plant Biotechnol. J.* **4**, 575–603 (2006).
- 8) M. Cheng, E. J. Fry, S. Pang, H. Zhou, C. M. Hironaka, D. R. Duncan, T. W. Conner and Y. Wan: *Plant Physiol.* **115**, 971–980 (1997).
- 9) H. D. Jones, A. Doherty and H. Wu: *Plant Methods* **1**, 5 (2005).
- 10) Y. Wan and J. Layton: “Wheat (*Triticum aestivum* L.)” ed. by K. Wang, *Agrobacterium* Protocols second edition, Humana Press, Totowa, pp. 245–253, 2006
- 11) G. Hensel, C. Kastner, S. Oleszczuk, J. Riechen and J. Kumlehn: *Int. J. Plant Genomics* 2009, Article ID 835608 (2009).
- 12) T. Hu, S. Metz, C. Chay, H. P. Zhou, N. Biest, G. Chen, M. Cheng, X. Feng, M. Radionenko, F. Lu and J. Fry: *Plant Cell Rep.* **21**, 1010–1019 (2003).
- 13) H. K. Khanna and G. E. Daggard: *Plant Cell Rep.* **21**, 429–436 (2003).
- 14) H. Wu, C. A. Sparks and H. D. Jones: *Mol. Breeding* **18**, 195–208 (2006).
- 15) A. Himmelbach, U. Zierold, G. Hensel, J. Riechen, D. Douchkov, P. Schweizer and J. Kumlehn: *Plant Physiol.* **145**, 1192–1200 (2007).
- 16) T. Zhao, S. Zhao, H. Chen, Q. Zhao, Z. Hu, B. Hou and G. Xia: *Plant Cell Rep.* **25**, 1199–1204 (2006).
- 17) J. M. Zale, S. Agarwal, S. Loar and C. M. Steber: *Plant Cell Rep.* **28**, 903–913 (2009).
- 18) H. D. Jones: *J. Cereal Sci.* **41**, 137–147 (2005).
- 19) N. S. Nehra, R. N. Chibbar, N. Leung, K. Caswell, C. Mallard, L. Steinhauer, M. Baga and K. K. Kartha: *Plant J.* **5**, 285–297 (1994).
- 20) C. A. Sparks, C. K. Castleden, J. West, D. Z. Habash, P. J. Madgwick, M. J. Paul, G. Noctor, J. Harrison, R. Wu, J. Wilkinson, W. P. Quick, M. A. J. Parry, C. H. Foyer and B. J. Mifflin: *Ann. Appl. Biol.* **138**, 33–45 (2001).
- 21) D. Patnaik, D. Vishnudasan and P. Khurana: *Curr. Sci.* **91**, 307–317 (2006).
- 22) S. Takumi and T. Shimada: *Genes Genet. Syst.* **72**, 63–69 (1997).
- 23) A. Varshney and F. Altpeter: *Mol. Breeding* **8**, 295–309 (2001).
- 24) A. Pellegrineschi, L. M. Noguera, B. Skovmand, R. M. Brito, L. Velazquez, M. M. Salgado, R. Hernandez, M. Warburton and D. Hoisington: *Genome* **45**, 421–430 (2002).
- 25) H. Wu, C. Sparks, B. Amoah and H. D. Jones: *Plant Cell Rep.* **21**, 659–668 (2003).
- 26) S. Rasco-Gaunt, A. Riley, M. Cannell, P. Barcelo and P. A. Lazzeri: *J. Exp. Bot.* **52**, 865–874 (2001).
- 27) A. Pellegrineschi, R. M. Brito, S. McLean and D. Hoisington: *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* **77**, 245–250 (2004).
- 28) C. Tam kg, P. Szcs, M. Rakszegi, L. Tam kg and Z. Bed: *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* **79**, 39–44 (2004).
- 29) H. Jia, D. Yi, J. Yu, S. Xue, Y. Xiang, C. Zhang, Z. Zhang, L. Zhang and Z. Ma: *Mol. Cells* **23**, 323–330.
- 30) A. Nishimura, M. Ashikari, S. Lin, T. Takashi, E. R. Angeles, T. Yamamoto and M. Matsuoka: *PNAS* **102**, 11940–11944 (2005).
- 31) J. P. A. Ortiz, M. I. Reggiardo, R. A. Ravizzini, S. G. Altabe, G. D. L. Cervigni, M. A. Spitteler, M. M. Morata, F. E. Elias and R. H. Vallejos: *Plant Cell Rep.* **15**, 877–881 (1996).
- 32) H. Zhou, J. W. Arrowsmith, M. E. Fromm, C. M. Hironaka, M. L. Taylor, D. Rodriguez, M. E. Pajean, S. M. Brown, C. G. Santino and J. E. Fry: *Plant Cell Rep.* **15**, 159–163 (1995).
- 33) J. T. Weeks, K. Y. Koshiyama, U. Maier-Greiner, T. Schiffer and O. D. Anderson: *Crop Sci.* **40**, 1749–1754 (2000).
- 34) M. Wright, J. Dawson, E. Dunder, J. Suttie, J. Reed, C. Kramer, Y. Chang, R. Novitzky, H. Wang and L. Artim-Moore: *Plant Cell Rep.* **20**, 429–436 (2001).
- 35) T. Ogawa, H. Kawahigashi, S. Toki and H. Handa: *Plant Cell Rep.* **27**, 1325–1331 (2009).
- 36) M. C. Jordan: *Plant Cell Rep.* **19**, 1069–1075 (2000).
- 37) H. R. Permingeat, M. L. Alvarez, G. D.L. Cervigni, R. A. Ravizzini and R. H. Vallejos: *Plant Mol. Biol.* **52**, 415–419 (2003).
- 38) F. Barro, L. Rooke, F. Békés, P. Gras, A. S. Tatham, R. Fido, P. A. Lazzeri, P. R. Shewry and P. Barceló: *Nature Biotech.* **15**, 1295–1299 (1997).
- 39) P. R. Shewry, S. Powers, M. J. Field, R. J. Fido, H. D. Jones, G. M. Arnold, J. West, P. A. Lazzeri, P. A. Barcelo, F. Barro, A. S. Tatham, F. Bekes, B. Butow and H. Darlington: *Theor. Appl. Genet.* **113**, 128–136 (2006).
- 40) M. Rakszegi, G. Pastori, H. D. Jones, F. Bekes, B. Butow, L. Lang, Z. Bedo and P. R. Shewry: *J. Cereal Sci.* **47**, 310–321 (2008).
- 41) E. León, R. Aouni, F. Piston, M. Rodríguez-Quijano, P. R. Shewry, A. Martín and F. Barro: *J. Cereal Sci.* **51**, 13–20 (2010).
- 42) V. R. M. Pierucci, M. Tilley, R. A. Graybosch, A. E. Blechl, S.

- R. Bean and K. A. Tilley: *J. Agric. Food Chem.* **57**, 6318–9326 (2009).
- 43) J. M. Martin, B. Beecher and M. J. Giroux: *J. Cereal Sci.* **48**, 800–807 (2008).
- 44) C. A. Mackintosh, J. Lewis, L. E. Radmer, S. Shin, S. J. Heinen, L. A. Smith, M. N. Wyckoff, R. Dill-Macky, C. K. Evans, S. Kravchenko, G. D. Baldrige, R. J. Zeyen and G. J. Muehlbauer: *Plant Cell Rep.* **26**, 479–488 (2007).
- 45) S. Shin, C. A. Mackintosh, J. Lewis, S. J. Heinen, L. Radmer, R. Dill-Macky, G. D. Baldrige, R. J. Zeyen and G. J. Muehlbauer: *J. Exp. Bot.* **59**, 2371–2378 (2008).
- 46) R. Makandar, J. S. Essig, M. A. Schapaugh, H. N. Trick and J. Shah: *Mol. Plant-Microbe Interact.* **19**, 123–129 (2006).
- 47) H. Li, J. Zhang, R. Shi, T. Huang, F. Fischer and Y. Liao: *Mol. Plant-Microbe Interact.* **21**, 1242–1248 (2008).
- 48) L. Chen, Z. Zhang, H. Liang, H. Liu, L. Du, H. Xu and Z. Xin: *J. Exp. Bot.* **59**, 4195–4204 (2008).
- 49) Y. Li, J. Ren, M. Cho, S. Zhou, Y. Kim, H. Guo, J. Wong, H. Niu, H. Kim, S. Morigasaki, P. G. Lemaux, O. L. Frick, J. Yin and B. B. Buchanan: *Mol. Plant* **2**, 430–441 (2009).
- 50) J. L. Fox: *Nature Biotech.* **27**, 974–976 (2009).

**略歴**

小川泰一（おがわ たいいち）

生年月日：1962年8月29日

最終学歴：1987年3月岩手大学大学院農学研究科修士課程  
修了研究テーマ：イネ科作物の組織培養技術及び形質転換技術に  
関する研究

趣味：読書（歴史小説など）