

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 6月 5日現在

機関番号：32658

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2007～2010

課題番号：19208016

研究課題名（和文） 産業利用を目的とした遺伝子組換えポプラの野外実験

研究課題名（英文） Field trial of transgenic poplars for industrial use

研究代表者

林 隆久（HAYASHI TAKAHISA）

東京農業大学・応用生物科学部・教授

研究者番号：70231529

研究成果の概要（和文）：キシログルカンを分解するキシログルカナーゼ（AaXEG2）を構成発現させたポプラを野外で4年間植栽した。発現レベルの変化、木部・葉・根の形態を解析した。発現のレベルは貧栄養土壌で高くなり、富栄養土壌で低くなった。葉は、陽葉の表現型を保った。プロテオミクスにより、全ての部位でストレスに関連する遺伝子の発現が増加したが、木部ではあて材に関するタンパク質の発現が認められた。木部の強度は、野生株と比べて減少し、枝を振動させると、振幅は長く続いた。

研究成果の概要（英文）：The transgenic expression of *Aspergillus* xyloglucanase cDNA (*AaXEG2*) with 35S promoter in the leaves of open-field grown poplars was studied. This level was slightly decreased in the poplars grown in fertile soil for four years. Xyloglucan content was greatly decreased in the walls of the tissues in the transgenic lines, although the degradation levels of xyloglucan were slightly lower for the poplars grown in fertile soil than for those grown in non-fertile soil. The leaves exhibited a smaller surface area with more rounded teeth than did those of the wild type plants, as if they were of the sun leaf variety that was grown in the incubation room and subsequently greenhoused. Large numbers of proteins were markedly downregulated in the leaves of the transgenic plants via proteomic analysis. Significant reduction occurred not only on the moduli of elasticity and rupture in both their live stems and dried trunks compared with those in the wild type.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	9,700,000	2,910,000	12,610,000
2008年度	8,800,000	2,640,000	11,440,000
2009年度	8,800,000	2,640,000	11,440,000
2010年度	9,100,000	2,730,000	11,830,000
総計	36,400,000	10,920,000	47,320,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：林学・林産科学・木質工学

キーワード：組織構造・材形成

1. 研究開始当初の背景

わが国の樹木で、これまでに育種改良されてきた品種はほとんどがスギである。栽

培や交配に極端に時間がかかる樹木育種は、交配ではなく、森林の中から生長に優れた木を選び、精英樹として選抜され

てきた。例えば、イネは一年生作物なので毎年交配ができるため、この百年間に単位あたりの収量は10倍近く増大し、ササニシキ・コシヒカリといった味の優れた(質の高い)銘柄とも言うべき品種が作出されている。スギの場合、選ばれた精英樹は、樹高で7%、直径で8%、木材の量にして約25%の増加が得られているに過ぎない。樹木では農作物と比べ、格段に優れた品種というものが無いのが実状である。

外国から輸入される木材の値段が安く、経済的に合わない理由もあるが、樹木が育つ山では、地形は山あり谷あり、田畑に比べて過酷で、それを育てる土地、気温、降水量などの環境条件の違いの方が生育への影響が大きいと考えられている。確かに、気象・土壌の影響は決定的であるけれども、昔のイネと現代のイネの品種の収量が違うほどに、樹木も育種改良することによって品種による木材生産量を数倍上げることが可能であると試算されている。

遺伝子組換え技術は、より早く、より確実に改良できる手法として最も有力なものである。ポプラでは約20年前から遺伝子組換えが行われ、代表的な林業樹種であるスギとヒノキの樹種では遺伝子組換えが最近やっとうまくいくようになった。農作物をはじめとして樹木の遺伝子組換えは近い将来思いのままに行えるようになることは確実となっている。今でさえタバコなどの遺伝子組換えが学部の学生の実習でやる程度のレベルになってきている。特に、時間のかかる樹木の育種では早く確実に出来るメリットは、はかり知れない。現在ある産業林の生産性・経済性を上げることは、地球上の天然林を守り生物多様性を保全することにもつながる。

2. 研究の目的

本研究は、産業利用を目的とした遺伝子組換えポプラの野外試験である。この産業利用を目的とした樹木の野外試験(農水省第一種使用)は、我が国で最初のものである。

成長が早くなるとともにセルロース含量も高くなるといった2つの相反する育種目標を掲げて、様々な遺伝子をポプラで発現させ、その効果を調べてきた。その結

果、キシログルカンを特異的に分解するキシログルカナナーゼ(コウジカビ *Aspergillus aculeatus* 由来、*AaXEG2*: accession number AY160774)をポプラ(ギンドロ、*Populus alba*)で過剰発現させると、キシログルカンが分解されて架橋が消失し、その結果一次壁の成長が促進された。野生株に比べて2倍の速度で成長し、乾燥重量あたりのセルロース含量が20%増加することによって材の比重が18%増加した。しかしながら、この組換えポプラを90°横に倒すと、G層が形成されるものの、起き上がれなくなり、重力応答が不能になった。このようなメリットとデメリットを合わせ持つ組換えポプラを野外で栽培し、木部の強度と重力屈性能の可否、これら2点に関する個体レベルの樹木生理を野外で試験することにした。

組換えポプラの野外評価をするために、産業利用を目的とした野外評価試験(第一種使用規程承認申請書「高セルロース含有ギンドロ trg300-1」及び「高セルロース含有ギンドロ trg300-2」)として農林水産大臣と環境大臣に平成17年10月申請した。その後、平成17年11月から平成18年にかけて計5回生物多様性影響評価検討会林木分科会が開かれ、平成18年9月20日での検討会で終了した。農林水産大臣と環境大臣の認可を受けて、組換えポプラの野外試験を日立市で平成19年3月から平成22年12月まで4年間実施した。

3. 研究の方法

植栽については、期間途中での伐採を考慮して十分な数を確保するとともに、隣に植栽する他の系統の影響を排除するために1系統25本程度で構成する方形プロット(12 x 12 m)とし、プロットには繰り返しを設けた。

(1) 森の生態系

安全性評価試験

組換えポプラが環境に悪影響を与えないか、多様な生物に対する安全性評価と森林土壌に対する環境負荷評価を行った。前者については、土壌中の他感物質(他の生物に影響を与える物質)の評価を行

った。森林では落葉が堆積しながら分解していく過程で、他感物質がどのように生成、消失していくのかほとんど明らかにされていない。そこで、他感物質の推移を主に根圏土壌法により調査し、組換えポプラの環境影響を評価した。また、土壌微生物、虫、雑草など他の植物にキシログルカナーゼ遺伝子を平行移動させていないか、PCR法によって確認した。

生物多様性影響評価

遺伝子組換え体を栽培した際に、その環境における影響の評価法を土壌微生物、昆虫等についてそれぞれ対応する遺伝子組換えポプラについて宿主と組換え遺伝子の組み合わせごとに個別に評価し、適正な評価技術手法を検討した。生物多様性への影響を解析した。

森の生態系解析

多様な生物に対して生態系を攪乱していないか、さまざまな生物に対する評価を行った。様々な生物からなる生態系がどのように変化するのか解析した。

(2) 森の循環系

森の循環系解析

毎年落葉する葉にタグを付けた。タグから、その葉の落葉日を知ることができるため、この葉の分解過程を重量変化によって測定した。

土壌分析

コドラート内の無機塩類(N, P, K, Ca)の分析を行って土に戻るレベルを解析した。樹木中の無機成分、そして土壌中の無機養分を比較解析して、シンクの活性化が養分を収奪・還元するレベルを解析した。この解析により、無機資源の循環を評価した。

(3) 個体レベル樹木生理

シンク機能の解析

シンク機能の活性化が組換えポプラの炭素固定能を変化させたレベルを測定した。毎年3本のポプラを伐採し、地上部と根部の重量を求めるとともに、一次壁及び二次壁のセルロース・ヘミセルロース含量の変動を測定した。セルロース含有比も算出した。

ソース機能の解析

葉面積計を用いて比葉面積(葉面積/重量)を測定した。葉の気孔密度の測定も行

った。組み換え樹木の光合成や水利用特性を評価するため、ガス交換測定装置を利用し、樹木の切り枝の光合成速度や蒸散速度、気孔コンダクタンス等を測定した。また葉や枝の炭素安定同位体比を測定し、水利用効率の評価を行った。

樹形維持能の解析

組換えポプラにa)風害による傾倒、b)雪害等による過荷重、c)害虫等による新芽食害、を想定し、a)45度傾斜固定、b)枝に荷重をかける、c)頂芽切除、の3種類の処理を施し、定期的に定位置から画像を記録した。それぞれ、姿勢や形態の変化を画像データから追った。また、材成長量の変動をも記録した。同様の処理を野生株にも施し比較することによって樹形維持能を評価した。

樹形の解析: シュート形態の特徴

組み換えポプラのシュートは、通常の植物で見られる一定の力学的安定性を維持するように成長するのかどうか検討した。

木部のプロテオミクス

木部で発現しているタンパク質の二次元電気泳動を行い、組換え体と非組換え体で異なるタンパク質を解析した。タンパク質は、LC-MS/MSによるシーケンスタグ法によって同定した。

マイクロアレイによる遺伝子発現解析

組換え樹木(ポプラ)の野外における個体レベルでの変化を遺伝子発現レベルで調査した。非組換え体と組換え体において幼苗期から1年木、数年木について比較し、網羅的な遺伝子発現解析を行なった。

(4) 産業利用

形態形成と材質の解析

組換えポプラの木部を木質バイオマスとして利用するために必要となるMFA、材比重、繊維長、ヤング率など主要な材質指標を測定した。この指標から未成熟材部と成熟材部を判定し、成熟材形成への移行について検討した。また、材の乾燥特性について調べた。あて材形成について刺激への応答性と発生する成長応力を解析し、利用効率の評価と成長応力発生機構を解明した。

生材状態及び乾燥状態でのポプラ材

の諸物性に関する評価

生材状態におけるそれぞれのポプラ材の様々な部位における物性（主として力学的性質）を求めた。キシログルカン分解に伴うセルロースマイクロフィブリルの架橋低下のレベル測定、木部におけるセルロース合成活性化に伴う力学的変化を測定した。

製紙用原料評価

TEMPO触媒酸化により、セルロースの結晶化度、結晶サイズを変えずにセルロースマイクロフィブリル表面に高密度でカルボキシル基を導入し、マイクロフィブリル単位で分散した透明セルロースナノファイバー分散液を調製した。組み換えポプラのマイクロフィブリルを野生株のものと比較した。

4．研究成果

キシログルカナーゼ遺伝子の発現レベル、根の分析、葉の分析を遂行した。隔離圃場は、富栄養区と貧栄養区からなり、組換え体 trg300-1、組換え体 trg300-2 及び野生株の3種のラインで、ウェスタンプロット並びに酵素活性のレベルを測定した。その結果、2つの組換え体それぞれにおいて富栄養区における発現レベルが半分以下に低下していることが認められた。加えて、細胞壁におけるキシログルカンの減少率も低かった。根においては、組換え体それぞれに生育の低下が見られたが、圃場であるために定量的な測定は出来なかった。そこで、根のプロテオミクス解析を行ったところ、ストレス系遺伝子の発現が見られたが、それ以上に多量の遺伝子発現が抑えられていた。すなわち野生株に比べて様々な遺伝子発現のレベルが低下していた。葉の分析については、もともと組換え体は培養室や温室で陽葉の性質を示していたが、野外でも陽葉の表現型を示した。プロテオミクス解析から、リグニン生合成の遺伝子とストレス耐性遺伝子の発現が抑えられていることが示された。キシログルカンに対する抗体 CCRCM-1 を用いたコンフォーカル顕微鏡ならびに走査型免疫電子顕微鏡観察から、二次壁においてもキシランやグルコマンナンとは異なった様式で存在していることが示された。

野外で栽培された組換えポプラのキシロ

グルカン量は、富栄養土、貧栄養土壌において、21-22%、15-16% 減少した。しかし、温室で見られた成長の促進は認められず、逆に、野外においては組換えポプラの生育が低下した。富栄養土においては、組換えポプラの地上部、及び地下部の成長は、野生株と比較してそれぞれ 24-44%、30-52% 減少した。貧栄養土壌においては全体的にバイオマス量、成長は低下し、富栄養土と同様な組換えポプラの成長低下が見られた。ポプラは、地上部を刈り取っても、翌年には根から無性的に萌芽する。この根からの萌芽の多さを組換えポプラと野生株で比較した結果、組換えポプラの方が根からの萌芽も少ないことが明らかとなり、繁殖性も低くなることが示された。また、葉の形態がキシログルカンの減少によって変化することが明らかとなった。組換えポプラの葉の表面積は小さく、陽葉と呼ばれる葉の性質に似て、厚く green 色が濃くなった。葉脈も短くなった。さらに、根についても変化も認められた。組換えポプラにおいて、細根が減少した。以上の結果から、キシログルカンの減少により、維管束系組織の形成、あるいは発達が阻害されることが推測された。

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 36 件)

（査読なし 31～33、他は全て査読あり）

Kaku T, Baba K, Taniguchi T, Kurita M, Konagaya K, Ishii K, Kondo T, Serada S, Iizuka H, Kaida R, Taji T, Sakata Y, Hayashi T: Analyses of leaves from open field-grown transgenic poplars overexpressing xyloglucanase. *J Wood Sci*, DOI 10.1007/s10086-011-1247-1・2012

Hayashi T, Kaida R: Hemicelluloses as recalcitrant components for saccharification in wood, Buckeridge MS and Goldman GH (eds.), *In Routes to Cellulosic Ethanol*, Springer Science, pp. 45-52・2011

Hartati S, Sudarmonowati E, Kaku T, Ikegaya H, Baba K, Kaida R, Hayashi T: Overexpression of xyloglucanase (AaXEG2) accelerates heteroblastic development in mangium leaves. *J Wood Sci*, 57: 463-469, 2011.

Kaku T, Kaida R, Baba K, Hartati S,

Sudarmonowati E, Hayashi T: Improvement of fermentable sugar yields of mangium through transgenic overexpression of xyloglucanase. *J Wood Sci*, 57: 545-548, 2011.

Obro J, Hayashi T, Mikkelsen JD: Enzymatic modification of plant cell wall polysaccharides, *Annual Plant Reviews*, 41: 367-388 · 2011

Dwianto W, Fitria, Gunawan H, Hayashi T: Meranti bakau as a potential wood species in Riau Peat Swamp Forest, *In Sustainable Management of Bio-resources in Tropical Peat-swamp Forest*, pp 25-41, MAB Indonesia, Cibinong · 2011

Gorshkova T, Brutch N, Chabbert B, Deyholos M, Hayashi T, Lev-Yadun S, Mellerowicz EJ, Morvan C, Neutelings G, Pilate G: Plant fiber formation: state of the art, recent and expected progress and open questions. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 31: 201-228 · 2011

Hayashi T, Kaida R: Functions of xyloglucan in plant cells. *Mol Plant* 4: 17-24 · 2011
Hartati NS, Sudarmonowati E, Fatriasari W, Hermiati E, Dwianto W, Kaida R, Baba K, Hayashi T: Wood characteristic of superior sengon (*Paraserianthes falcataria*) collection and prospect of wood properties improvement through genetic engineering, *Wood Res J* 1: 104-108 · 2010.

Yamamoto R, Saito T, Isogai A, Kurita M, Kondo T, Taniguchi T, Kaida R, Baba K, Hayashi T (2010) Enlargement of individual cellulose microfibril in transgenic poplars overexpressing xyloglucanase. *J Wood Sci*, 57, 71-75.

Hayashi T, Kaida R, Mistuda N, Ohme-Takagi M, Nishikubo N, Kidou S, Yoshida K (2010) Enhancing primary raw materials for biofuels. *In Biomass to Biofuels*, eds Vertes AA, Qureshi N, Blaschek HP, Yukawa H, Wiley, pp 459-489.

Hayashi T, Kaida R, Kaku T, Baba K (2010) Loosening xyloglucan prevents tensile stress in tree stem bending but accelerates the enzymatic degradation of cellulose. *Russian J Plant Physiol* 57, 316-320.

Kaida R, Serada, S, Norioka, N, Norioka, S, Neumetzler, L, Pauly, M, Sampedro, J, Zarra, I, Hayashi T, Kaneko, TS (2010) Potential role for purple acid phosphatase

in the dephosphorylation of wall proteins in tobacco cells, *Plant Physiol* 153, 603-610.

Kaida R, Sugawara S, Negoro K, Maki H, Hayashi T, Kaneko TS (2010).

Acceleration of cell growth by xyloglucan oligosaccharides in suspension-cultured tobacco cells, *Mol Plant* 3, 549-554.

Fujii S, Hayashi T, Mizuno K (2010)

Sucrose synthase is an integral component of the cellulose synthesis machinery. *Plant Cell Physiol* 51, 294-301.

Alonso-Simon A, Neumetzler L, Garcia-Angulo P, Encina AE, Acebes JL, Alvarez JM, Hayashi T (2010) Plasticity of xyloglucan composition in bean (*Phaseolus vulgaris*)-cultured cells during habituation and dehabituation to lethal concentrations of dichlobenil, *Mol Plant* 3: 603-609.

Kaku T, Serada S, Baba K, Tanaka F, Hayashi T (2009) Proteomic analysis of the G-layer in poplar tension wood, *J. Wood Sci.* 55, 250-257.

Kaida R, Satoh Y, Bulone V, Yamada Y, Kaku T, Hayashi T, Kaneko T (2009) Activation of β -glucan synthases by wall-bound purple acid phosphatase in tobacco cells. *Plant Physiol* 150, 1822-1830.

Baba K, Park WP, Kaku T, Kaida R, Takeuchi M, Yoshida M, Hosoo Y, Ojio Y, Okuyama T, Taniguchi T, Ohmiya Y, Kondo T, Shani J, Shoseyov O, Awano T, Serada S, Norioka N, Norioka S, Hayashi T (2009) Xyloglucan for generating tensile stress to bend tree stem. *Mol Plant* 2, 893-903.

Kaida R, Kaku T, Baba K, Oyadomari M, Watanabe T, Nishida K, Kanaya T, Shani Z, Shoseyov O, Hayashi T (2009) Loosening xyloglucan accelerates the enzymatic degradation of cellulose in wood. *Mol Plant* 2, 904-909.

② Kaida R, Kaku T, Baba K, Hartati S, Sudarmonowati E, Hayashi T (2009) Enhancement of saccharification by overexpression of poplar cellulase in sengon. *J Wood Sci* 55, 435-440.

- ②② Kaida R, Kaku T, Baba K, Hayashi T (2009) Enzymatic saccharification and ethanol production of *Acacia mangium* and *Paraserianthes falcataria* wood, and oil palm trunk. *J Wood Sci* **55**, 381-386.
- ②③ K Ozaki, A Uchida, T Takabe, F Shinagawa, Y Tanaka, T Takabe, T Hayashi, T Hattori, AK. Raid, T Takabe, Enrichment of sugar content in melon fruits by hydrogen peroxide treatment, *J Plant Physiol*, 166: 569-578 (2009)
- ②④ T Hayashi, YW Park, A Isogai and T Nomura, Cross-linking of plant cell walls with dehydrated fructose by smoke-heat treatment. *J Wood Sci*, 54: 90-93 (2008)
- ②⑤ T Taniguchi, Y Ohmiya, M, Kurita, M Tsubomura, T Kondo, YW Park, K Baba, T Hayashi, Biosafety assessment of transgenic poplars overexpressing xyloglucanase (AaXEG2) prior to field trials, *J Wood Sci*, 54:408-413 (2008)
- ②⑥ R Kaida, T Hayashi, TS Kaneko, Purple acid phosphatase in the walls of tobacco cells, *Phytochem*, 69: 2546-2551 (2008)
- ②⑦ T Takabe T, A Uchida A, F Shinagawa, Y Terada, H Kajita, Y Tanaka, T Takabe, T Hayashi, T Kawai, T Takabe, Overexpression of DnaK from a halotolerant cyanobacterium *Aphanothece halophytica* enhances growth rate as well as abiotic stress tolerance of poplar plants, *Plant Growth Reg*, 56: 265-273 (2008)
- ②⑧ S Hartati, E Sudarmonowati E, YW Park YW, T Kaku, R Kaida, K Baba, T Hayashi, Overexpression of poplar cellulase accelerates growth and disturbs the closing movements of leaves in sengon, *Plant Physiol*, 147: 552-561 (2008)
- ②⑨ T Hayashi, R Kaida, T Kaku, K Baba, Enhancement of saccharification by overexpression of various endoglycanase in poplar, *J Brasil Sci*, 55: 145-149, (2008)
- ③⑩ EJ Mellerowicz, P Immerzeel, T Hayashi, Xyloglucan: The molecular muscle of trees, *Annals Bot*, 102: 659-665 (2008)
- ③⑪ 谷口亨, 林隆久, 遺伝子組換え樹木の野外試験—キシログルカナーゼの過剰発現による高セルロース含量ポプラ—. *BRAIN テクノニュース* (2008) 130 : 22-26 (査読無)
- ③⑫ 谷口亨. 高セルロース含量ギンドロ (*Populus alba* L.)の隔離ほ場栽培試験. 北海道の林木育種 (2008) Vol.51No.1 32-34 (査読無)
- ③⑬ 谷口亨. 遺伝子組換えポプラの隔離ほ場試験の開始. 林木の育種(2007), 224, 31-33 (査読無)
- ③⑭ A Alonso-Simon, P Garcia-Angulo, AE Encina, JM Alvarez, JL Acebes and T Hayashi 2007 Increase in XET activity in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cells habituated to dichlobenil, *Planta*, 226: 765-771.
- ③⑮ N Nishikubo, T Awano, A Banasiak, V Bourquin, F Ibatullin, R Funada, H Brumer, TT Teeri, T Hayashi, B Sundberg and EJ Mellerowicz 2007 Xyloglucan *Endo*-transglycosylase (XET) Functions in Gelatinous Layers of Tension Wood Fibers in Poplar—A Glimpse into the Mechanism of the Balancing Act of Trees, *Plant Cell Physiol*, 48: 843-855.
- ③⑯ BR Urbanowicz, AB Bennett, E del Campillo, C Catalá, T Hayashi, B Henrissat, H Höfte, SJ McQueen-Mason, SE Patterson, O Shoseyov, TT Teeri and JKC Rose 2007 Structural organization and a standardized nomenclature for plant endo-1,4-β-glucanases (cellulases) of glycosyl hydrolase family 9. *Plant Physiology*, 144: 1693-1696.
- [学会発表](計7件)
- 谷口亨・栗田学・小長谷賢一・石井克明・舟橋史晃・太田誠一・馬場啓一・加来友美・海田るみ・林隆久. キシログルカナーゼを過剰発現させた組換えポプラの野外での成長と根萌芽の発生について. 第122回森林学会大会、静岡大学、3月25日～28日(2011)
- 谷口亨・栗田学・近藤禎二・石井克明・太田誠一・馬場啓一・林隆久. キシログルカナーゼ過剰発現ポプラの隔離ほ場栽培試験. 第28回日本植物細胞分子生物学会大会・シンポジウム、東北大学、9月2日～3日(2010)
- Hayashi T and Kaida R: Occurrence of xyloglucan in the cellulose microfibrils of

the secondary wall, XII Cell Wall Meeting,
July 27, 2010, Porto, Portugal.

谷口亨、栗田学、林隆久、馬場啓一、近藤禎二。キシログルカナーゼ過剰発現ポプラの食葉性昆虫に対する摂食試験。第26回日本植物細胞分子生物学会大会・シンポジウム、大阪大学、9月1日~2日(2008)

林隆久、馬場啓一：さまざまな細胞壁分解酵素を発現する組換えポプラ、理研シンポジウム、理研横浜、2月18日(2008)

林隆久: Current situation of researches on genetically modified trees in Japan、フォーラム：少資源国日本のバイオマス研究、日本分子生物学会生化学会合同大会、パシフィコ横浜、12月14日(2007)

T. Hayashi, M. Takeuchi, Y.W. Park, T. Kaku, M. Yoshida, T. Awano, R. Kaida, K. Baba: Xyloglucan creates tensile stress in the secondary wall. XI Cell Wall Meeting 15th August 2007, Copenhagen, Denmark.

〔図書〕(計2件)

林隆久編(2010) 森をとりもどすために2. 林木の育種 p171, 海青社, 大津, 滋賀, 2010年10月1日

林隆久編: 森をとりもどすために、海青社、大津、滋賀(2008)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

林隆久(HAYASHI TAKAHISA)
東京農業大学・応用生物科学部・教授
研究者番号：70231529

(2) 研究分担者(18名)

谷口亨(森林総合研究所・森林バイオ研究センター・研究員)
研究者番号：00360470

馬場啓一(京都大学・生存圏研究所・助教)
研究者番号：20238223

海田るみ(東京農業大学・応用生物科学部・研究員)
研究者番号：0398885

太田誠一(京都大学大学院・農学研究

科・教授)
研究者番号：10346033

磯貝明(東京大学大学院・農学生命研究科・教授)
研究者番号：40191879

舘野正樹(東京大学・理学研究科・准教授)
研究者番号：179730

吉田正人(名古屋大学・生命農学研究科・准教授)
研究者番号：30242845

富田(半場)裕子(京都工芸繊維大学・学内共同利用センター・准教授)
研究者番号：90314666

古田裕三(京都府立大学・生命環境科学科・准教授)
研究者番号：60343406

菊池彰(筑波大学大学院・生命環境科学研究科・講師)
研究者番号：00400648

西窪伸之(独立行政法人理化学研究所・植物科学センター・研究員)
研究者番号：30392062

荒川圭太(北海道大学大学院・農学研究科・准教授)
研究者番号：00241381

加来友美(京都大学・生存圏研究所・研究員)
研究者番号：10378911

朴龍又(京都大学・生存圏研究所・研究員)
研究者番号：00378910

栗田学(独立行政法人林木育種センター・研究員)
研究者番号：40370829

坪村美代子(独立行政法人林木育種センター・研究員)

研究者番号：70415040

渡邊 和男（筑波大学大学院・生命環境
科学研究科・教授）

研究者番号：90291806

間野 絵梨子（京都大学・生存圏研究所・
研究員）

研究者番号：60447935

(3)連携研究者

（ ）