

令和 4 年 6 月 10 日現在

機関番号：12605

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03014

研究課題名(和文)心材形成機構に迫る新規アプローチ：細胞死を制御する自己分解酵素の時空間動態の解明

研究課題名(英文)New approach to reveal heartwood formation: elucidation of temporally and spatially dynamics of autolytic enzymes that control cell death

研究代表者

半 智史(Nakaba, Satoshi)

東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・准教授

研究者番号：40627709

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、ポプラ放射柔細胞の細胞死過程に伴うデンプンや脂質などの貯蔵物質の量や核や液胞などの細胞小器官の形態学的変化を光学顕微鏡および透過電子顕微鏡を用いて明らかにした。さらに、辺材内層において増加することから自己分解に関わる可能性が高いと考えられるシステインプロテアーゼの辺材内における局在について、免疫標識法によって明らかにした。加えて、辺材内層において増加することが報告されているプロテアーゼ遺伝子を破壊したゲノム編集ポプラを作出し、木部細胞の形態や細胞壁厚などを解析することで、遺伝子破壊によって起こる変化を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

再生可能資源の中でも木質バイオマスは、カーボンニュートラルという優れた特性を有していることから、循環型炭素資源として期待されている。樹木特有の長命細胞である放射柔細胞の細胞死の制御機構を明らかにすることは、木質バイオマスの利用において重要な特性である心材の量や質の人為的なコントロールを可能とする。本研究の成果は、心材の特性を制御した高機能性樹木を創出する基盤技術の開発に向けて重要な知見を与え、化石資源に依存しない持続可能な循環型社会を構築する上で必要不可欠な木質バイオマスの高度有効利用の促進に貢献する。

研究成果の概要(英文)：In this study, the amount of storage substances such as starch and lipids and the morphological changes of organelles such as nuclei and vacuoles associated with the cell death process of poplar ray parenchyma cells were clarified by light microscopy and transmission electron microscopy. Furthermore, the localization of cysteine proteases, which might be involved in autolysis of ray parenchyma cells because it increases in the inner layer of the sapwood, was clarified by the immunolabeling method. In addition, we analyzed changes in the cell size and cell wall thickness of xylem cells in genome-edited poplar in which the protease genes were disrupted.

研究分野：木質科学

キーワード：放射柔細胞 細胞死 自己分解酵素 心材形成 ポプラ ゲノム編集

## 1. 研究開始当初の背景

再生可能資源の中でも木質バイオマスは、カーボンニュートラルという優れた特性を有していることから、次世代型のクリーンエネルギー源および循環型炭素資源として期待されている。木質バイオマスの形成機構の理解は、木質バイオマスの高度有効利用の促進に繋がり、化石資源に依存しない持続可能な循環型社会の構築に大きく貢献する。木質バイオマスを構成する二次木部細胞の分化および細胞死過程は、木質バイオマスの材質特性を決定する重要な生命現象である。樹木特有の二次木部細胞である放射柔細胞の細胞死は、樹幹の腐朽耐性の発現に重要な心材形成に深く関与する (Hillis 1987)。心材とは樹幹内方に含まれ、辺縁部に位置する辺材より一般的に濃く着色し、耐久性の高い部位である。心材の量や腐朽耐性、色、匂いなどは木質バイオマスの利用上重要な特性であり、心材形成機構を理解する上では、放射柔細胞の細胞死発現機構の解明が必要不可欠である。

放射柔細胞の細胞死過程については、顕微鏡を用いた解析による形態学的な情報が蓄積されている (例えば、Nobuchi et al. 1985, Nakaba et al. 2006)。しかしながら、放射柔細胞の細胞死を制御する分子機構については、細胞死のマーカーとなる遺伝子といった基本的な情報さえ未だ明らかではない。よって本研究では、放射柔細胞の細胞死発現機構を解明することを最終目標とする。

これまで研究代表者は、「放射柔細胞の死がどのような機構で制御されているのか？」という問いに答えるため、細胞学的・分子生物学的解析を進めてきた。細胞死の準備段階がいつ始まりどのように進行するのかを知るために、これまで研究例の無い放射柔細胞の死を特徴付ける自己分解酵素の研究に着手した。初めに、ポプラの辺材外層 (若い組織) から内層 (古い組織) までのタンパク質の量的変動に関するショットガンプロテオミクスによる網羅的な解析の実施により、放射柔細胞の細胞死直前において特徴的に増加するプロテアーゼ群を明らかにした (半ら 2016)。続いて、これらのプロテアーゼの遺伝子発現解析を行った結果、細胞死直前にこれらの遺伝子の発現に増加は認められず、自己分解酵素の長期間に渡る蓄積や細胞間輸送など、放射柔細胞の細胞死には既知のプログラム細胞死とは異なるプロセスが存在する可能性が明らかになった (半ら 2017)。したがって、自己分解酵素の局在性を明らかにすることは、放射柔細胞がもつ独自の細胞死プロセスを明らかにする上で重要な知見を与えるといえる。

心材形成の分子機構に関連して、転写因子のリアルタイム PCR 解析 (Huang et al. 2009) およびマイクロアレイ (Yang et al. 2004)、EST 解析 (Yoshida et al. 2012) や RNA-seq (Lim et al. 2016) による遺伝子発現の網羅的解析など様々な手法を用いた研究が実施されている。これらの研究においては、心材成分の生合成に関連する遺伝子についての議論が中心となっているが、その中で自己分解に関わると予想される酵素についてもいくつか言及がされている。しかしながら、直接的に自己分解酵素に関して解析を行った研究例は未だ存在しない。加えて研究代表者は、遺伝子発現レベルのみに着目した他の研究とは異なり、ショットガンプロテオーム解析の情報を元に解析する自己分解酵素の候補を選抜したことから、これらの自己分解酵素が放射柔細胞の細胞死に関わる可能性が高い。

## 2. 研究の目的

放射柔細胞の細胞死直前において特徴的に増加するプロテアーゼの局在性を明らかにすることで、放射柔細胞の細胞死過程における自己分解酵素の時空間動態を解明する。加えて、ポプラ心材形成誘導系とゲノム編集を融合させたモデル実験系を導入することで細胞死直前に増加するプロテアーゼの細胞死過程における機能を明らかにする。

## 3. 研究の方法

### (1) ポプラ放射柔細胞の細胞死過程の顕微鏡観察

森林総合研究所林木育種センター北海道支所 (北海道江別市) に生育するドロノキ (*Populus suaveolens*) 3 個体から 2019 年 9 月に試料を採取した。加えて、東京農工大学農学部府中キャンパス (東京都府中市) に生育する交雑ポプラ (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*) 2 個体を供試木として、2020 年 10 月に試料を採取した。成長錐を用いて辺材から心材までを含むコアサンプルを採取し、グルタルアルデヒド溶液によって固定した。スライディングマイクロトームによって 40  $\mu\text{m}$  厚の柁目面切片を作製し、酢酸カーミン溶液によって核を、ヨウ素ヨウ化カリウム溶液によってデンプン粒を、SudanIV 溶液によって脂質をそれぞれ染色し光学顕微鏡で観察した。また、一部の試料は四酸化オスミウムによって後固定を行なった後にエポキシ樹脂により包埋し、ウルトラマイクロトームを用いて 70 nm 厚の柁目面切片を作製し、電子染色を行い、透過電子顕微鏡 (TEM) により観察を行なった。

### (2) ポプラ放射柔細胞の細胞死過程における自己分解酵素の局在解析

東京農工大学農学部府中キャンパスに生育する交雑ポプラ (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*) 3 個体を供試木として、2021 年 10 月に試料を採取した。(1) と同様の方法でコアサンプルを採取し、4%パラホルムアルデヒドと 0.5%グルタルアルデヒドの混合液によって固定した。試料を LR White 樹脂によって包埋し、ウルトラマイクロトームを用いて 0.5  $\mu\text{m}$  厚の柁目面切片を作製した。PsrD21.1 に対するポリクローナル抗体 (一次抗体) と反応させた後、Alexa Fluor 488 色素で標識した二次抗体と反応させ、免疫蛍光染色を行なった。コントロールとして、一次抗体を除

いた条件での免疫標識を実施した。標識した切片は蛍光顕微鏡 (Ex/Em, BP450–490/BP500–550) にて観察した。また、PsuRD21.1 に対する抗体については、ドロノキ二次木部より抽出したタンパク質溶液を用いて、ウェスタンブロッティングにより特異性を評価した。

### (3) ポプラ心材形成誘導系とゲノム編集を融合させたモデル実験系による解析

放射柔細胞の自己分解に関わると考えられるプロテアーゼ遺伝子 3 種を破壊した交雑ポプラ (*Populus tremula* x *P. tremuloides*) のゲノム編集個体を作成し、木部組織の形態観察および細胞のサイズや細胞壁の厚さの計測を実施した。また、同種の交雑ポプラを人工気象器内で温度や日長をコントロールして育成し、心材形成を早期に誘導する実験を実施した。

## 4. 研究成果

### (1) ポプラ放射柔細胞の細胞死過程の顕微鏡観察

核、デンプン粒、脂質粒、タンパク質の変化について、光学顕微鏡により観察した。移行材では、紡錘形だった核が不定形に変形した後に凝縮した。脂質粒に関しては、移行材より外側の辺材と比べて量が減少していたものの、大きな球形の脂質粒がすべての放射柔細胞内に存在していた。デンプン粒は移行材より外側の辺材では多量に存在していたが、核の変形が観察される前の段階ですでにほぼ消失していた。このことから、デンプン粒は細胞内容物が分解される前に心材成分の生合成のために消費されたと考えられる。

核、液胞、ミトコンドリアの変化について、透過電子顕微鏡により観察した (図 1)。核は移行材内層から心材にかけて、核小体が消失するとともに、凝縮した核が細胞の辺縁部に残留していた。液胞は、辺材では中に凝集物を含むものが多く存在していたのに対し、移行材外層では凝集物が少なく大型の液胞、内層では小さい液胞および崩壊した液胞が存在していた。したがって、移行材において、液胞の大きさや内容物が変化し、崩壊が起これると考えられる。また、辺材で存在していたミトコンドリアが、凝縮した核をもつ細胞では観察されなかったため、分解されたと考えられた。上記の結果から、液胞の変化や崩壊に伴って、細胞小器官の分解が進行すると考えられる。

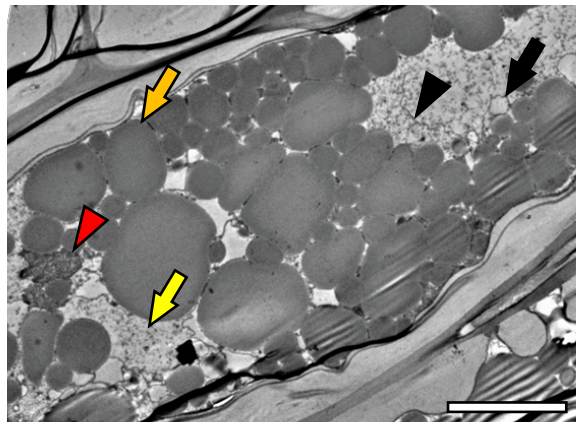


図 1 ポプラ移行材(13年輪目)、bar = 5  $\mu$ m  
移行材内層では、移行材外層のような大型の液胞は見られず、サイズの小さい液胞および崩壊したと思われる液胞膜が存在した。また、核小体を失い凝縮した核、凝集物、大型の脂質粒が認められ、ミトコンドリアは観察されなかった。黒矢印：サイズの小さい液胞、黄矢印：凝集物、橙矢印：脂質粒、赤矢頭：凝縮した核、黒矢頭：崩壊した液胞膜

### (2) ポプラ放射柔細胞の細胞死過程における自己分解酵素の局在解析

作成したペプチド抗体がポプラ RD21 を特異的に標識可能かどうかウェスタンブロッティングにより評価した結果、明瞭なバンドを確認することができたため、本研究にて用いたペプチド抗体はポプラ RD21 を特異的に標識していると判断し、切片を用いた免疫標識を実施した。コントロールとして、一次抗体を除いた条件で免疫標識を行なった切片においては、Alexa Fluor 488 由来の強い緑色蛍光は観察されなかった。それに対して、一次抗体ありの免疫標識条件においては、辺材の放射柔細胞および軸方向柔細胞内に Alexa Fluor 488 由来の強い緑色蛍光が観察された (図 2)。RD21 は辺材外層から中層にかけて放射柔細胞および軸方向柔細胞に多く存在していることが明らかになった。加えて、辺材内層においては、辺材外層から中層に比べると標識が少ない傾向が認められた。

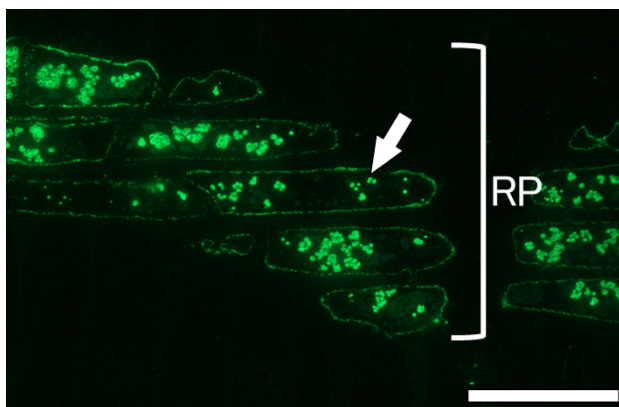


図 2 ポプラ RD21 を蛍光標識した蛍光顕微鏡画像 bar = 50  $\mu$ m

辺材外層において、標識はすべての放射柔細胞において確認され、細胞内において多くの標識が存在した。矢印：蛍光標識 RP：放射柔細胞

### (3) ポプラ心材形成誘導系とゲノム編集を融合させたモデル実験系による解析



放射柔細胞の細胞死直前において特徴的に増加するプロテアーゼの遺伝子破壊を行ったゲノム編集ポプラを出し、十分に生育させた後に、プロテアーゼ遺伝子の破壊による影響を評価するため、二次木部組織の形態観察を実施した（図3）。木部繊維のサイズや細胞壁厚などについて画像解析による定量的な解析を行った結果、プロテアーゼの遺伝子破壊によって木部繊維の細胞壁厚に影響が生じる可能性があることが明らかになった。さらに、交雑ポプラを温度や日長を制御した人工気象器で育成し、心材形成を早期に誘導する条件の検討を毎年複数回に渡って実施したが、人為的な心材形成の誘導には至らなかった。したがって、ゲノム編集ポプラを用いての人為的な心材形成誘導実験までは至らなかった。

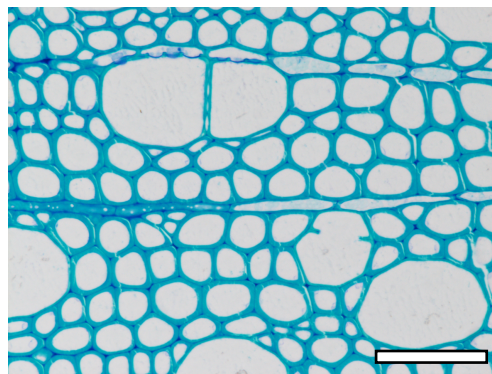


図3 ゲノム編集ポプラの木口面切片の光学顕微鏡画像 トルイジンブルー染色 bar=50 μm

#### (4) まとめ

本研究では、樹木特有の長命細胞である放射柔細胞の細胞死発現機構を明らかにする上で重要な基礎知見となるポプラ放射柔細胞の細胞死過程におけるデンプン、脂質などの貯蔵物質および核、液胞、ミトコンドリアなどの細胞小器官の変化について、光学顕微鏡および電子顕微鏡での観察を通じて明らかにすることができた。今後は、より多くの細胞を解析することで、各細胞小器官の詳細な変化について明らかにすることが必要となると考える。また、ポプラ RD21 を特異的に認識する抗体を用いた免疫標識によって、放射柔細胞の細胞死過程における RD21 の局在について明らかにした。辺材内層においては、辺材外層から中層に比べると標識が少ない傾向が認められたという結果は、これまでのプロテオーム解析の結果とは矛盾しているが、その理由については今のところ明らかではない。RD21 はポプラの道管要素や木部繊維の細胞死において重要な役割を果たすメタカスパーゼによってプロセッシングを受け活性化するプロテアーゼであることが報告されている (Bollhöner et al. 2017)。したがって、RD21 の時空間挙動に関するより詳細な解析によって、放射柔細胞と道管要素や木部繊維の細胞死の制御機構の違いが明らかになると考えられる。さらに、放射柔細胞の細胞死直前において特徴的に増加するプロテアーゼの遺伝子破壊を行ったゲノム編集ポプラを用いての人為的な心材形成誘導に至らなかったため、これらの遺伝子破壊が放射柔細胞の細胞死にどのような影響を与えるのかを明らかにすることはできなかったが、少なくとも木部繊維の形態形成に影響を与える可能性を明らかにした。どのようなプロセスを経て、プロテアーゼ遺伝子の破壊が細胞壁形成に影響を与えるのかは不明であるため、今後もゲノム編集技術を用いた詳細な解析を行う必要がある。

#### <引用文献>

- Bollhöner, B., Jokipii-Lukkari, S., Bygdell, J., Stael, S., Adriasola, M., Muñiz, L., Breusegem, V., Ezcurra, I., Wingsle, G., Tuominen, H. (2017): "The function of two type II metacaspases in woody tissues of *Populus trees*", *New Phytol.* **217**, 1551-1565.
- Hillis, WE. (1987): "Heartwood and tree exudates", Springer-Verlag, New York, pp 1-268.
- Huang, Z., Meilan, R., Woeste, K. (2009): "A *KNAT3*-like homeobox gene from *Juglans nigra* L., *JnKNAT3*-like, highly expressed during heartwood formation", *Plant Cell Rep.* **28**, 1717-1724.
- Lim, KJ., Paasela, T., Harju, A., Venalainen, M., Paulin, L., Auvinen, P., Karkkainen, K., Teeri, TH. (2016): "Developmental changes in Scots pine transcriptome during heartwood formation", *Plant Physiol.* **172**, 1403-1417.
- Nakaba, S., Sano, Y., Kubo, T., Funada, R. (2006): "The positional distribution of cell death of ray parenchyma in a conifer, *Abies sachalinensis*", *Plant Cell Rep.* **25**, 1143-1148.
- 半 智史、高橋大輔、梅澤泰史、春日 純、高田直樹、中田了五、上村松生、船田 良 (2016) ドロノキ木部放射柔細胞の放射方向におけるタンパク質変動のショットガンプロテオーム解析、第66回日本木材学会大会 (名古屋) A27-01-1100
- 半 智史、高田直樹、高橋大輔、中田了五、上村松生、船田 良 (2017) ドロノキ放射柔細胞の細胞死に関連するプロテアーゼの遺伝子発現解析、第67回日本木材学会大会 (福岡) A17-02-1615
- Nobuchi, T., Harada, H. (1985): "Ultrastructural changes in parenchyma cells of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) associated with heartwood formation", *Mokuzai Gakkaishi* **31**, 965-973.
- Yang, J., Kamdem, DP., Keathley, DE., Han, KH. (2004): "Seasonal changes in gene expression at the sapwood-heartwood transition zone of black locust (*Robinia pseudoacacia*) revealed by cDNA microarray analysis", *Tree Physiol.* **24**, 461-474.
- Yoshida, K., Futamura, N., Nishiguchi, M. (2012): "Collection of expressed genes from the transition zone of *Cryptomeria japonica* in the dormant season", *J. Wood Sci.* **58**, 89-103.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Iwami Kana, Noma Satoshi, Ban Takuya, Matsushita Yasuyuki, Arakawa Izumi, Kitin Peter, Funada Ryo, Nakaba Satoshi	4. 巻 66
2. 論文標題 Pathways of extra- and intercellular diffusion of colored substances in the blackened xylem of <i>Diospyros kaki</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Wood Science	6. 最初と最後の頁 47
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s10086-020-01895-y	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

1. 著者名 Iizuka Etsushi, Ohse Megumi, Arakawa Izumi, Kitin Peter, Funada Ryo, Nakaba Satoshi	4. 巻 42
2. 論文標題 Spatial and temporal patterns of wound periderm development in <i>Cryptomeria japonica</i> bark	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 IAWA Journal	6. 最初と最後の頁 486 ~ 496
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1163/22941932-bja10066	査読の有無 有
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 該当する

1. 著者名 Ohse Megumi, Irohara Rika, Iizuka Etsushi, Arakawa Izumi, Kitin Peter, Funada Ryo, Nakaba Satoshi	4. 巻 68
2. 論文標題 Sequent periderm formation and changes in the cellular contents of phloem parenchyma during rhytidome development in <i>Cryptomeria japonica</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Wood Science	6. 最初と最後の頁 19
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s10086-022-02027-4	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19件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 半 智史、太田 萌、飯塚悦司、船田 良
2. 発表標題 樹木の心材形成過程の解析への蛍光スペクトルイメージングの応用
3. 学会等名 第84回日本植物学会大会、名古屋
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 深見 泰河、中田了五、船田 良、半 智史
2. 発表標題 交雑ポプラ放射柔細胞の細胞死過程における内容物の変化
3. 学会等名 第71回日本木材学会大会、東京
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 太田 萌、香川 真穂、船田 良、半 智史
2. 発表標題 ロピネチン滴下実験を組み合わせたニセアカシアの心材成分沈着過程の解析
3. 学会等名 第71回日本木材学会大会、東京
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 香川 真穂、太田 萌、飯塚悦司、船田 良、半 智史
2. 発表標題 ニセアカシアの心材形成過程における放射柔細胞の細胞死および心材成分の沈着の観察
3. 学会等名 第71回日本木材学会大会、東京
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 志賀 遼太郎、飯塚悦司、乃万 了、伴 琢也、松下泰幸、船田 良、半 智史
2. 発表標題 カキノキ木部の黒色化における着色物質の蓄積および拡散過程
3. 学会等名 第71回日本木材学会大会、東京
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松田泰至、黒田克史、船田 良、半 智史
2. 発表標題 スギ木部放射組織における物質移動経路の可視化手法の検討
3. 学会等名 第71回日本木材学会大会、東京
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 半 智史、松田 泰至、船田 良、黒田 克史
2. 発表標題 樹木の木部放射組織における物質移動の蛍光トレーサーを用いた解析
3. 学会等名 第83回日本植物学会大会、仙台
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岩見 佳奈、荒川 泉、乃万 了、伴 琢也、松下泰幸、船田 良、半 智史
2. 発表標題 カキノキ木部の黒色部位における着色物質の局在解析
3. 学会等名 第83回日本植物学会大会、仙台
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 深見 泰河、荒川 泉、中田 了五、半 智史、船田 良
2. 発表標題 ドロノキ放射柔細胞の細胞死過程における細胞内容物の変化
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会、鳥取
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 半 智史、太田 萌、飯塚 悦司、船田 良
2. 発表標題 自家蛍光を用いた蛍光スペクトルイメージングによる放射柔細胞の細胞内容物の可視化条件の検討
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会、鳥取
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 太田 萌、倉橋 慧、四方 俊幸、船田 良、半 智史
2. 発表標題 自家蛍光を用いたニセアカシアの心材成分沈着過程の解析
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会、鳥取
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松田 泰至、黒田 克史、船田 良、半 智史
2. 発表標題 蛍光トレーサーを用いたスギ放射組織における物質移動経路の解析
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会、鳥取
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 岩見 佳奈、乃万 了、伴 琢也、荒川 泉、松下 泰幸、船田 良、半 智史
2. 発表標題 カキノキ木部の黒色部位における着色物質の移動経路および木部繊維細胞壁への沈着
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会、鳥取
4. 発表年 2020年



1. 発表者名 深見 泰河、粟野 達也、中田 了五、船田 良、半 智史
2. 発表標題 交雑ボブラ放射組織の接触細胞と隔離細胞における内容物の違い
3. 学会等名 第72回日本木材学会大会、名古屋・岐阜
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 荒川 泉、太田 萌、香川 真穂、原野 陽平、堀川 祥生、船田 良、半 智史
2. 発表標題 ニセアカシア心材成分の沈着過程に関する蛍光スペクトル解析
3. 学会等名 第72回日本木材学会大会、名古屋・岐阜
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 半 智史、住田 愛、飯塚 悦司、荒川 泉、波多野 友博、堀川 祥生、粟野 達也、船田 良
2. 発表標題 スギ内樹皮放射組織の細胞間隙における結晶と多糖類に関する解析
3. 学会等名 第72回日本木材学会大会、名古屋・岐阜
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 飯塚 悦司、船田 良、半 智史
2. 発表標題 スギの樹皮での傷害周皮形成の期間と分布の季節変化
3. 学会等名 第72回日本木材学会大会、名古屋・岐阜
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 矢敷 郁哉、志賀 遼太郎、乃万 了、伴 琢也、松下 泰幸、船田 良、半 智史
2. 発表標題 カキノキ木部の黒色化における着色物質の拡散経路のResin cast replica法による観察
3. 学会等名 第72回日本木材学会大会、名古屋・岐阜
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 志賀 遼太郎、矢敷 郁哉、乃万 了、伴 琢也、堀川 祥生、松下 泰幸、船田 良、半 智史
2. 発表標題 赤外分光法によるカキノキの木部の黒色部における着色物質の成分分析
3. 学会等名 第72回日本木材学会大会、名古屋・岐阜
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

東京農工大学木質資源特性科学研究室（半研究室）ホームページ <a href="http://web.tuat.ac.jp/~tokusei/">http://web.tuat.ac.jp/~tokusei/</a>
--

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	船田 良  (Funada Ryo)  (20192734)	東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授    (12605)	

6. 研究組織（つづき）

	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	粟野 達也  (Awano Tatsuya)  (40324660)	京都大学・農学研究科・助教    (14301)	
研究分担者	高田 直樹  (Takata Naoki)  (90605544)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所 森林 バイオ研究センター・主任研究員 等   (82105)	

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			
米国	University of Washington			