

令和 5 年 6 月 6 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03027

研究課題名(和文) 集団ゲノミクスによるブナ種内の適応・中立進化プロセスの解明

研究課題名(英文) Elucidation of adaptive and neutral evolution processes in *Fagus crenata* using population genomics

研究代表者

戸丸 信弘 (Tomaru, Nobuhiro)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：50241774

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：日本列島に広く分布し、冷温帯落葉広葉樹林の優占種であるブナを対象として、集団ゲノミクスの手法を用いて、リファレンスゲノムの作成、遺伝的多様性と集団遺伝構造の把握、集団動態の歴史推定、および適応進化に関わる遺伝子の探索を行った。種内には3つの集団系統(日本海側、太平洋北東側、太平洋南西側)による明瞭な集団遺伝構造が存在し、それは主に中立進化の帰結であると考えられる。一方、集団系統の間には気候勾配に関連した多様化選択による適応的差異が生じていることが示唆され、これは適応進化の結果である可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、森林樹木における種内の中立進化と適応進化を理解することに寄与すると考えられる。また、近年、急激な気候変動に対する生態系やそれを構成する生物の存続が危惧され、様々な生物の適応ポテンシャルを明らかにするための集団ゲノミクス研究が行われている。本研究は、現在起きている急激な気候変動に対する森林生態系と森林樹木の脆弱性とレジリエンスを評価し、それらの保全策を検討するための重要な知見を提供すると期待される。

研究成果の概要(英文)：Using population genomic approaches, we created a reference genome, determined genetic diversity and population genetic structure, estimated population demographic history, and explored genes involved in adaptive evolution in *Fagus crenata*, a tree species widely distributed in the Japanese archipelago and dominant in cool temperate deciduous broad-leaved forests. Within the species, there was distinct population genetic structure with three population lineages (Sea of Japan side, northeast Pacific side, and southwest Pacific side lineages), which may be mainly a consequence of neutral evolution. On the other hand, adaptive differences among the population lineages due to diversification selection related to climatic gradients were suggested, which may be a consequence of adaptive evolution.

研究分野：森林遺伝学

キーワード：一塩基多型 RAD-seq リファレンスゲノム 遺伝的多様性 集団遺伝構造 適応的遺伝変異 集団動態の歴史 小進化

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

## 1. 研究開始当初の背景

次世代シーケンサー (NGS) 技術の発展に伴って、様々な生物のゲノム配列を大量に解読することが容易となり、取得されたゲノム情報に基づいた研究が活発化している。そのような研究の一つに集団ゲノミクス研究がある。集団ゲノミクス研究では、一つの種もしくは近縁な複数種について、多数の集団から得られた多数サンプルについて、ゲノムを網羅する (ゲノムワイドな) 多数の遺伝マーカーの遺伝子型データを取得して解析し、集団動態 (デモグラフィ) の歴史の推定だけでなく、これまで困難であった適応進化に関わる遺伝子の探索が可能である (集団動態の歴史とは具体的には、過去の集団の個体数変動、分化、混合、移住などの過程を指す)。集団ゲノミクス研究の適用例は、植物では、主にシロイヌナズナやポプラなどのモデル生物に限られていたが、NGS 技術の向上によって、樹木のような非モデル生物にも適用可能となってきた。

広域に分布する森林樹木では、一般に、種内に地理的な遺伝構造がみられる。わが国の樹木種においても、遺伝マーカーとしてアロザイムやマイクロサテライトを用いた解析が行われて、遺伝構造が把握され、集団動態の歴史が推定されている。しかし、マーカー数が少ない (ゲノムワイドな解析ではない) ために、遺伝構造の把握が不十分であったり、集団動態の歴史が定性的な推定に留まり、集団の個体数変動などが定量的に推定されていなかったりすることが多かった。集団ゲノミクスの手法に加えて、コアレセント理論に基づく手法を用いることにより、集団動態の歴史 (中立進化のプロセス) が定量的かつより正確に推定できるようになる。一方、分布域の中には多かれ少なかれ地域によって環境が異なるため、樹木集団は、様々な環境から自然選択を受け、それぞれの自生環境に適応していると考えられる。しかし、適応進化のプロセスに関わる遺伝子の探索は、わが国の樹木では、スギなどを除いてほとんど行われていない。集団ゲノミクスの手法を用いることにより、これまで明らかにできなかった適応進化のプロセスを推定できる可能性がある。

## 2. 研究の目的

本研究では、集団ゲノミクスの手法を用いて、広域に分布する森林樹木における種内の適応・中立進化のプロセスを明らかにすることを目的とした。そのために、日本列島に広く分布し、冷温帯落葉広葉樹林の優占種であるブナ (*Fagus crenata* Blume) を対象として、(1) リファレンスゲノムの作成、(2) 遺伝的多様性と集団遺伝構造の把握および集団動態の歴史推定、および(3) 適応進化に関わる遺伝子の探索を行った。

## 3. 研究の方法

### (1) リファレンスゲノムの作成

ゲノム DNA は、三重大学構内の圃場に植栽されたブナ 1 個体から採取した葉から抽出した。すでに構築したブナのドラフトゲノム配列の精緻化と配列長の拡張を目的として、Omni-C 法とソフトウェア 3D-DNA、ならびにオプティカルマッピングとソフトウェア Bionano access と OMGS を駆使したハイブリッドスキャホールディングを実施し、LR\_gapcloser を用いてギャップを補充した。得られたリファレンスゲノムに対して RepeatModeler による各種の反復配列の推定を行い、それらを RepeatMasker で処理した後、exonerate、hisat2、PASA、ならびに GeMoMa を用いて CDS を推定し、引き続き BRAKER2 と EvidenceModeler を用いて遺伝子構造アノテーションを実施した。最後に、Blast2GO を使用して推定されたアミノ酸配列から遺伝子機能アノテーションを実施した。

### (2) 遺伝的多様性と集団遺伝構造の把握および集団動態の歴史推定

#### 遺伝的多様性と集団遺伝構造の把握

まず、日本海側系統と太平洋側系統 (Hiraoka and Tomaru 2009) の分布を考慮して選定した 8 集団の合計 8 個体を対象に、2 種類の制限酵素を用いる RAD シーケンシング (ddRAD-seq) を行った。4 種類の制限酵素ペアでライブラリーを作製し、NGS でリード配列を取得した。de novo でアセンブルしたリファレンス配列にリード配列をマッピングし、一塩基多型 (SNP) を検出し、フィルタリング後に最も多くの SNP が得られる制限酵素の組み合わせを決定した。次に、分布域全体にわたる 24 集団の合計 384 個体 (16 個体 / 集団) を対象に ddRAD-seq を行った。決定した制限酵素ペアでライブラリーを作製し、NGS でリード配列を得た。ブナのドラフトゲノム配列にリード配列をマッピングし、ゲノムワイドな SNP を検出した。フィルタリングを行って得られた SNP の遺伝子型データを用いて集団遺伝学的解析を行い、遺伝的多様性と集団遺伝構造を評価した。

#### ② 集団動態の歴史推定

明らかとなった集団遺伝構造 (4(2) 参照) に基づいて 3 つの集団系統を定義し、時間 (世代)、有効集団サイズ、世代あたりの移住個体数をパラメーターとして 4 つの集団分岐モデルを構築した。合計 144 個体 (48 個体 / 集団系統) のリードマッピング後の塩基配列データを用いて、SNP を検出し、フィルタリングを行って、SNP を含む塩基配列データを抽出した。このデータを用いてサイト頻度スペクトル (SFS) を算出し、プログラム fastsimcoal2 でコアレセントシミュレーションを行った。各パラメーターを最尤推定し、赤池情報量規準 (AIC) で最適モデルを選択した。

### (3) 適応進化に関わる遺伝子の探索

#### 気候勾配に関連した遺伝子の探索

別途フィルタリングして得られた 24 集団 356 個体の SNP の遺伝子型データを用いて、非中立な座 (アウトライヤー) を検出するプログラム PCAdapt と Bayscan、および気候勾配に関連する座を検出するプログラム LFMM で解析を行い、全てのプログラムで有意と判断された SNP を適応的な座の候補とした。気候勾配のデータとしては、WorldClim ver. 2 の生物気候変数 bio1~19 を利用した。適応的座の候補となった SNP の両側 1000bp ずつ合計 2001bp の配列をブナのドラフトゲノム配列から抽出し、ヨーロッパブナのリファレンスゲノム配列 (Mishra et al 2018) に対して blastn を実行し、ヒットした配列についてヨーロッパブナのアノテーションデータ (Mishra et al 2018) を利用して遺伝子を特定した。さらに、The Arabidopsis Information Resource (TAIR10) のアノテーションデータに対して blastx を実行し、遺伝子を特定した。特定された遺伝子については文献調査によって遺伝子の機能を調べた。

#### 表現形質に関連する遺伝子の探索

東京大学北海道演習林に設定された 2 つのブナ産地試験林 (試験林 I と III) の個体を対象に (2) と同様に ddRAD-seq を行い、ゲノムワイドな多数の SNP の遺伝子型を得た。得られた遺伝子型データとすでに取得されている葉形態や開芽期などの表現形質のデータを用い、rrBLUP と mrMLM の 2 つのプログラムを使用してゲノムワイド関連解析 (GWAS) を行い、表現形質と有意な関連を示す SNP を検出した。(3) と同様に、SNP を含む 2001bp の配列をブナのドラフトゲノム配列から抽出し、ヨーロッパブナのリファレンスゲノム配列 (Mishra et al 2018) に対して blastn を実行し、ヒットした配列について *F. sylvatica* のアノテーションデータ (Mishra et al 2018) を用いて遺伝子を特定した。さらに、TAIR10 のアノテーションデータに対して blastx を実行し、遺伝子を特定した。

## 4. 研究成果

### (1) リファレンスゲノムの作成

Omni-C 法から生成されたペアエンド配列 (約 152M リード、総配列長: 約 23Gb) とオプティカルマッピングから構築された 357 本のコンセンサスマップ (総ゲノムマップ長: 1015Mb、ゲノムマップ N50: 約 9.3Mb) を用いてハイブリッドスキャホールディングを実施した後、ソフトウェア NECAT を利用して塩基配列をエラー修正した Oxford Nanopore ロングリード (約 423K リード、総配列長: 約 16Gb) を用いてギャップを補充した。その結果、アセンブリサイズ約 539Mb、623 本のスキャホールド配列が得られた。そのうち、最も長い配列 12 本は、合計アセンブリサイズが約 518Mb [N50: 45Mb (範囲: 27.5~80.8Mb)] であった。遺伝子構造アノテーションの結果、約 3 万 5 千個の遺伝子が推定され、それらの遺伝子配列の平均長は約 3.5kb、遺伝子あたりの平均エキソン数は約 4.6 個であった。また、散在性反復配列がゲノム全体の約 51% に占めていた。構築されたブナの染色体スケールのリファレンスゲノム配列の特徴は、同属のヨーロッパブナで報告されたリファレンスゲノム (Misha et al. 2022) と類似していた (表-1)。また、これらの遺伝子は双子葉類の遺伝子コアセット (BUSCO v.5) の約 97% と高い相同性が認められた。さらに、相同性検索の結果、約 3 万 2 千個 (約 93%) について遺伝子機能アノテーションを実施することができた。

表-1 *De novo* アセンブリの結果およびヨーロッパブナとの比較

	ブナ (本研究)	ヨーロッパブナ (Misha et al. 2022)
Assembly size (Mb)	539.1	539.1
No. of scaffolds	623	169
Scaffold N50 (Mb)	45.0	46.6
Longest scaffolds (Mb)	80.9	74.0
Total interspersed repeats (%)	51	57
Pseudo-chromosome size (Mb)	518.2	535.4

### (2) 遺伝的多様性と集団遺伝構造の把握および集団動態の歴史推定

#### 遺伝的多様性と集団遺伝構造の把握

8 集団の合計 8 個体を対象に 4 種類の制限酵素ペアで ddRAD-seq を行った結果、*EcoRI* と *Bg/III* のペアで最も多くの SNP が検出された。この制限酵素ペアを用いて、24 集団の合計 384 個体を対象に ddRAD-seq を行った結果、1,479,470 の SNP を検出し、フィルタリングを行い、SNP を抽出した。合計 356 個体 (11~16 個体/集団) から 2,384 の SNP の遺伝子型が得られ、それらをデータとして集団遺伝学的解析を行った。集団内の遺伝的多様性と集団間の遺伝的多様性を示すパラメーターは表-2 の通りとなり、スギに比べると集団内の遺伝的多様性は低く、遺伝的分化は同程度であった。また、アロザイム (Tomaru et al. 1997) と核 SSR (Hiraoka and Tomaru 2009) で検出された集団内の遺伝的多様性の地理的クラインは、SNP では検出されなかったが、分布の

端である北方と南方に位置する集団で低下する傾向があった。集団間の遺伝的分化には、距離による隔離の効果がみられた。集団系統樹、主成分分析および STRUCTURE 解析の結果から、核 SSR の解析 (Hiraoka and Tomaru 2009) で明らかとなったように、種内には日本海側と太平洋側の 2 つの系統が存在し、さらに、太平洋側の系統は北東側と南西側の 2 つの系統に分かれることが示された (図-1)。

表-2 ブナにおける集団内と集団間の遺伝的多様性およびスギとの比較

樹種	座数	集団内				集団間		文献
		$P_I$	$N_A$	$H_E$	$F_{IS}$	$F_{ST}/G_{ST}$	$G'_{ST}$	
ブナ	2384	0.850	1.85	0.229	0.005	0.053	0.067	本研究
スギ	3930	0.898		0.328	0.010	0.051	0.077	Tsumura et al. (2014)

$P_I$ : 多型的座の割合、 $N_A$ : 座あたりのアレル数、 $H_E$ : ヘテロ接合度の期待値、 $F_{IS}$ : 近交係数、 $F_{ST}/G_{ST}$ : 遺伝的分化の指数、 $G'_{ST}$ : 標準化した遺伝的分化の指数

### 集団動態の歴史推定

3,344,906 サイト (内 126,590 が SNP) の塩基配列データを抽出し、このデータで算出した SFS を用いて、コアレセントシミュレーションを行い、最適モデルを選択した。最適モデルは日本海側と太平洋側の 2 系統がまず分岐し、太平洋側系統はさらに北東側と南東側の 2 系統に分岐するモデルであった。ブナの世代時間を 40 年 (繁殖開始年齢) および 80 年 (ブナ林の回転時間) と仮定すると、日本海側と太平洋側系統の分岐時間は約 268 万年前および約 535 万年前、太平洋の北東側と南西側系統の分岐時間は約 118 万年前および約 236 万年前と推定された。したがって、第三紀鮮新世から第四紀の寒冷化による地理的分布の分断化で 3 つの系統が分化したと考えられた。また、有効集団サイズは、一部例外を除いて、一貫して増加していること、および約 30 万年~15 万年前以降に系統間の二次的接触により遺伝子流動が盛んになったことが示唆された。

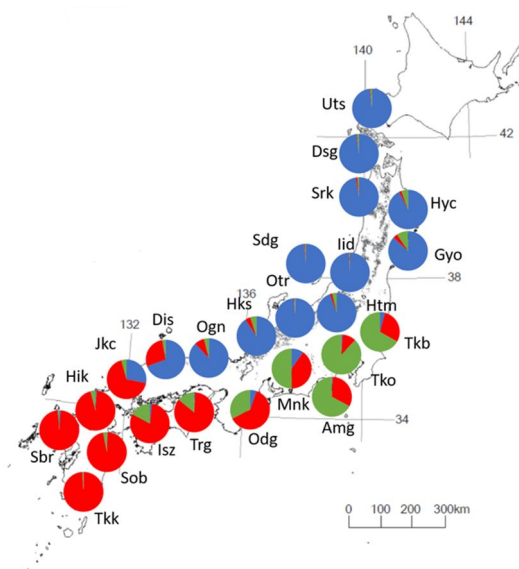


図-1 STRUCTURE 解析 ( $K=3$ ) で得られたクラスタの地理的分布

### (3) 適応進化に関わる遺伝子の探索

#### 気候勾配に関連した遺伝子の探索

フィルタリングして得られた 4604 の SNP の遺伝子型データを用いて、PCAdapt、Bayscan、LFMM の 3 つのプログラムで解析を行った結果、5 つの SNP が適応的な座の候補として検出された。さらに、5781 の SNP の遺伝子型データを用いて同様に解析した結果、もう 1 つの SNP が候補として検出された。ヨーロッパブナとシロイズナズナのデータベースに対して blast 検索を行い、近傍に座乗する遺伝子を探索した。さらに、検出された遺伝子について文献調査を行い、気温や降水量などの気候勾配との関連を考慮して遺伝子の機能を推測した。その結果、3 つの SNP は、乾燥や塩ストレスあるいは寒冷や高温ストレスに応答する遺伝子領域に座乗していることが明らかになった。また、検出された 6 つの SNP 全てについて、各集団のアレル頻度と地理的位置の関係を調べたところ、東日本の集団と西日本の集団 (図-2) 関東地方の集団とそれ以外の集団あるいは日本海側の集団と太平洋側の集団の間でアレル頻度が異なることが明らかになった。

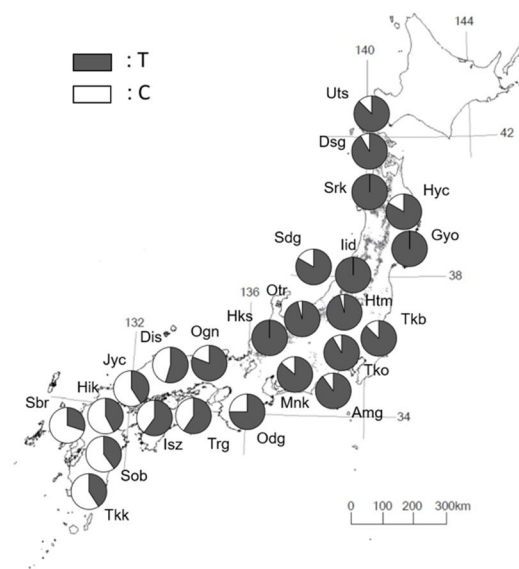


図-2 検出された適応的な 1 つの SNP のアレル頻度の地理的分布

#### 表現形質に関連する遺伝子の探索

試験林 I では 16 産地 234 個体および試験林 III では 18 産地 198 個体を対象に RAD-seq を行い、それぞれ 222 個体で 7588 SNP および 187 個体で 9968 SNP の遺伝子型を決定した。表現形質については、試験林 I では 17 種類、試験林 III では 4 種類のデータを用いた。これらの遺伝子型と表現形質のデータを用いて、rrBLUP と mrMLM で GWAS を行った。その結果、rrBLUP の解析では、試験林 I で 1 つの SNP が開芽フェノロジーに有意に関連していた。また、mrMLM では試験

林Iで 25、試験林IIIで 17 の SNP が延べ 14 種類の形質と有意に関連していた。これらの SNP について、ヨーロッパブナとシロイズナズナのデータベースに対して blast 検索を行い、近傍に座乗する遺伝子を探索したところ、延べ 40 の SNP で遺伝子がヒットした。

以上の解析を行うことにより、ブナの表現形質に関連する遺伝子を特定できることが示された。完成したリファレンスゲノムを用いて、再度、この解析を行えば、表現形質に関連する遺伝子が特定できると期待される。

#### (4) まとめ

以上の結果から、ブナ種内における 3 つの集団系統(日本海側、太平洋北東側、太平洋南西側)による集団遺伝構造は、主に中立進化の帰結であると考えられる。一方、集団系統の間には気候勾配に関連した多様化選択による適応的差異が生じていることが示唆され、これは適応進化の結果である可能性がある。将来的には、リファレンスゲノムに基づいたリシーケンス解析を行うことにより、ブナ種内の適応進化の過程がより詳しく明らかになると期待される。

#### <引用文献>

- Hiraoka K, Tomaru N (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research* 122: 269–282
- Mishra B, Gupta DK, Pfenninger M, Hickler T, Langer E, Nam B, Paule J, Sharma R, Ulaszewski B, Warmbier J, Burczyk J (2018) A reference genome of the European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Gigascience* 7: giy063
- Mishra B, Ulaszewski B, Meger J, Aury JM, Bodénès C, Lesur-Kupin I, Pfenninger M, Da Silva C, Gupta DK, Guichoux E, Heer K, Lalanne C, Labadie K, Opgenoorth L, Ploch S, Provost GL, Salse J, Scotti I, Wötzel S, Plomion C, Burczyk J, Thines M (2022) A Chromosome-level genome assembly of the European Beech (*Fagus sylvatica*) reveals anomalies for organelle DNA integration, repeat Content and distribution of SNPs. *Frontiers in Genetics* 12: 691058
- Tomaru N, Mitsutsuji T, Takahashi M, Tsumura Y, Uchida K, Ohba K (1997) Genetic diversity in *Fagus crenata* (Japanese beech): influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity* 78: 241–251
- Tsumura Y, Uchiyama K, Moriguchi Y, Kimura MK, Ueno S, Ujino-Ihara T (2014) Genetic differentiation and evolutionary adaptation in *Cryptomeria japonica*. *G3 Genes|Genomes|Genetics* 4: 2389–402

## 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 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 榊原 朱望, 鳥丸 猛, 赤田 辰治, 石原 正恵, 石井 弘明, 東 若菜, 戸田 求	4. 巻 69
2. 論文標題 ブナの乾燥関連性遺伝子における一塩基多型の探索と地域間の遺伝的分化	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 中部森林研究	6. 最初と最後の頁 5-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18999/chufr.69.5	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 -

1. 著者名 Tukamoto, M., Akada, S., Matsuda, S., Jouyu, H., Kisanuki, H., Tomaru, N., and Torimaru, T.	4. 巻 125
2. 論文標題 Assessments of fine-scale spatial patterns of SNPs in an old-growth beech forest	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Heredity	6. 最初と最後の頁 240-252
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41437-020-0334-8	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 -

1. 著者名 Hinako Ao, Takeshi Torimaru, Yasuaki Akaji, Shinji Akada, Yosuke Matsuda, Hiromitsu Kisanuki	4. 巻 167
2. 論文標題 Free-proline and total flavonoid responses in leaves of Fagus crenata current-year seedlings to short-term soil drought stress	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Sylwan	6. 最初と最後の頁 26-36
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.26202/sylwan.2023006	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12件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 藤森 悠菜, 内山 憲太郎, 三須 直也, 後藤 晋, 高橋 誠, 鳥丸 猛, 戸丸 信弘
2. 発表標題 ブナの表現形質に関する一塩基多型を用いたゲノムワイド関連解析
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 青 日菜子, 鳥丸 猛, 赤路 康朗, 赤田 辰治, 松田 陽介, 木佐貫 博光
2. 発表標題 短期間の土壌乾燥ストレスに対するブナ実生の特性評価
3. 学会等名 第133回日本森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 藤森 悠茉, 三須 直也, 内山 憲太郎, 後藤 晋, 高橋 誠, 鳥丸 猛, 戸丸 信弘
2. 発表標題 産地試験林を用いたブナのゲノムワイド関連解析
3. 学会等名 森林遺伝育種学会第9回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 榊原 朱望, 鳥丸 猛, 赤田 辰治, 石原 正恵, 石井 弘明, 東 若菜, 戸田 求
2. 発表標題 ブナの乾燥関連性遺伝子における一塩基多型の探索
3. 学会等名 第10回中部森林学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 アジマン 優仁, 鳥丸 猛, 石原 正恵, 石井 弘明, 東 若菜, 戸田 求
2. 発表標題 SSR マーカーと SCoT マーカーを用いたブナ集団の地理的な遺伝的変異パターンの比較
3. 学会等名 第10回中部森林学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 三須 直也, 内山 憲太郎, 鳥丸 猛, 中尾 勝洋, 戸丸 信弘
2. 発表標題 ブナの分布域における集団構造パターンと気候勾配に関連した適応的遺伝変異
3. 学会等名 第132回日本森林学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 戸丸 信弘, 三須 直也, 鳥丸 猛, 内山 憲太郎, 中尾 勝洋, 竹内 やよい, 遠山 弘
2. 発表標題 普通種ブナにおける遺伝的多様性保全のための統合的研究 - ゲノムから個体群動態まで
3. 学会等名 第70回日本生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Cheng-Yun Lai, 玉木 一郎, 中尾 勝洋, 三須 直也, 鳥丸 猛, 内山 憲太郎, 戸丸 信弘
2. 発表標題 ブナにおけるデモグラフィの歴史の推定
3. 学会等名 第134回日本森林学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 佐藤 駿祐, 鳥丸 猛, 戸丸 信弘
2. 発表標題 ブナ集団におけるストレス反応・フェロジー関連候補遺伝子の塩基配列変異の検出
3. 学会等名 第134回日本森林学会大会
4. 発表年 2023年



1. 発表者名 青 日菜子, 鳥丸 猛, 赤路 康朗, 赤田 辰治, 松田 陽介, 木佐貫 博
2. 発表標題 短期間の土壌乾燥ストレスに対するブナの当年生実生の葉と根系における遊離プロリンと総フラボノイドの濃度変化
3. 学会等名 第12回中部森林学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 青 日菜子, 鳥丸 猛, 赤路 康朗, 赤田 辰治, 松田 陽介, 木佐貫 博光, 戸丸信弘
2. 発表標題 ブナ実生の土壌乾燥ストレスに対する葉の発現変動遺伝子の探索
3. 学会等名 第134回日本森林学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 鳥丸 猛, 山田 ひかり, 松下 通也, 永松 大, 西村 尚之
2. 発表標題 ブナ稚樹の個体群動態と林冠状態、地形状況、および種内競争の関係
3. 学会等名 第134回日本森林学会大会
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	鳥丸 猛  (Torimaru Takeshi)  (10546427)	三重大学・生物資源学研究科・准教授   (14101)	

## 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	内山 憲太郎  (Uchiyama Kentaro)  (40501937)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・研究室長    (82105)	

	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
研究協力者	中尾 勝洋  (Nakao Katsuhiro)  (30758587)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所関西支所・主任研究員 等   (82105)	
研究協力者	後藤 晋  (Goto Susumu)  (60323474)	東京大学・農学生命科学研究科・准教授   (12601)	
研究協力者	高橋 誠  (Takahashi Makoto)  (90370824)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所 林木育種センター・育種部長   (82105)	
研究協力者	玉木 一郎  (Tamaki Ichiro)  (00898091)	岐阜県立森林文化アカデミー・准教授   	
研究協力者	三須 直也  (Misu Naoya)	名古屋大学・生命農学研究科・大学院生	
研究協力者	藤森 悠茉  (Fujimori Yuma)	名古屋大学・生命農学研究科・大学院生	

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
研究協力者	ライ チュンユン  (Lai Cheng-Yun)	名古屋大学・生命農学研究科・大学院生	

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