

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 15 日現在

機関番号：12605

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24380090

研究課題名(和文) 樹木の二次木部細胞の分化および細胞死制御機構の直接イメージング解析

研究課題名(英文) Direct imaging analysis of mechanism of differentiation and cell death of secondary xylem cells in trees

研究代表者

船田 良 (Funada, Ryo)

東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：20192734

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)：交雑ポプラの培養細胞から、細胞全体に厚い細胞壁を堆積し有縁壁孔を形成する二次木部様の管状要素が誘導された。また、培養細胞に乾燥ストレスを与えたところ、管状要素の誘導率が向上した。一方、トチノキの培養細胞から、せん孔様の構造など高度に分化した管状要素が誘導され、複雑な分化過程の解析に有効な新しい誘導系を確立することができたといえる。さらに、GFP-MAP4遺伝子を導入した交雑ポプラ培養細胞を作出し、微小管の挙動を共焦点レーザー走査顕微鏡を用いて連続的に観察したところ、表層微小管の局在と消失が観察された。微小管の動的な挙動が壁孔の形成位置など細胞壁構造の形成制御機構に深く関与しているといえる。

研究成果の概要(英文)：We induced directly secondary xylem-like tracheary elements that formed highly developed structure of secondary walls, such as bordered pits and broad regions of thick cell walls, from cultured cells of woody plants such as hybrid poplar (*Populus sieboldi* × *P. grandidentata*) and *Cryptomeria japonica*. In addition, we induced vessel elements-like cells that formed broad regions of thick cell walls and perforations from suspended culture cells derived leaves of *Aesculus turbinata* in vitro. Our system allows the detailed analysis of the process of differentiation of secondary xylem. Moreover, we analyzed the orientation and localization of microtubules and actin filaments using stable expression of genes for microtubule-associated proteins or actin binding domains with green fluorescent protein (GFP). The microtubules play an important role in cell differentiation such as the determination of localization of secondary wall and sites of pits.

研究分野：木質科学

キーワード：木質バイオマス形成 樹木二次木部 管状要素分化 細胞壁 細胞死 細胞骨格 微小管 培養細胞

1. 研究開始当初の背景

再生可能な植物バイオマスの高度有効利用は、循環型社会の構築のために重要である。植物バイオマスの大部分は、木材など木質バイオマスである。したがって、植物バイオマスの有効利用のためには、木材の材質特性に関する情報をさらに集積するとともに、それらの特性を決定する木材の形成機構を十分に明らかにすることが不可欠である。

木材は、樹木の形成層が生産する二次木部の集合体であることから、形成層活動の違いは木材の生産量を決定する。また、木材の比重やマイクロフィブリル傾角などの材質特性は、形成層由来の二次木部の形態形成過程と密接な関連性がある。二次木部の組織構造に関しては、各種顕微鏡を駆使した研究により、これまでに多くのことが明らかにされている。しかしながら、二次木部細胞の分化制御機構に関する細胞生物学や分子生物学的知見は十分ではなく、形成層細胞の分裂から二次木部の細胞死までの過程、すなわち木材がどの様にして形成されるかについての全貌は明らかになっていないのが現状である。

樹木の二次木部の形成制御機構に関する知見が十分ではない理由のひとつとして、細胞分化に関する優れた実験モデル系が確立されていない点があげられる。一次木部の分化制御機構に関しては、モデル植物である *Zinnia* (ヒャクニチソウ) や *Arabidopsis* (シロイヌナズナ) などを用いて精力的に研究が行われており、優れた成果が得られている。それに対し、二次木部細胞の分化制御機構に関しては、依然十分な知見は得られていない。特に、樹木がどのような制御下で二次木部細胞を形成するかについては情報が十分ではないのが現状である。

2. 研究の目的

本研究課題では、細胞全体で厚い二次壁を堆積し、壁孔やせん孔など複雑な修飾構造を形成する仮道管や道管要素などに類似した二次木部細胞を樹木の培養細胞(カルス)から高頻度で直接誘導する新規モデル系を確立し、二次木部の形成制御機構に関する新しい知見を得ることが重要である。

特に、培養細胞から高頻度で二次木部様細胞を誘導する条件の確立、細胞の形態形成や細胞壁構築過程における微小管やアクチンフィラメントなど細胞骨格の動的変化や立体的配置、細胞死過程における細胞小器官の解析、などをリアルタイム・イメージング技術を駆使して直接可視化することにより、木

材の形成機構に関する新知見を得る。

3. 研究の方法

樹木の形成層領域、葉の断片、球果からとり出した未成熟種子、などからカルスを誘導し、オーキシンやサイトカイニンなどの植物ホルモンを添加して、カルスを増殖させた。増殖させたカルスの培地条件を網羅的に検討し、二次木部への直接誘導条件の確立を行った。管状要素への誘導が成功したかどうかを明らかにするため、培地より定期的に細胞塊を取り出し、微分干渉顕微鏡で細胞の形態や二次壁の有無を解析した。分化誘導開始後の出現率を計算し、同調性を検討した。

培養細胞を微小管に対する抗体を用いて蛍光抗体染色を行い、共焦点レーザー走査顕微鏡で観察を行った。また、培養細胞に GFP 融合タンパク質を発現させて微小管付随タンパク質やアクチンフィラメントの動的挙動を解析した。また、培養細胞を微小管に対する抗体を用いて蛍光抗体染色を行い、共焦点レーザー走査顕微鏡で観察を行った。

4. 研究成果

(1) ポプラ培養細胞からの管状要素の誘導
交雑ポプラ (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*) の葉柄由来のカルスを、ブラシノステロイドを含む誘導培地において培養したところ、管状要素が誘導された。管状要素の割合は、誘導開始 3~4 週にかけて顕著な増加が認められた。誘導された管状要素には、らせん紋肥厚型など一次木部の特徴をもつものと混在して、細胞全体に厚い二次壁が堆積し有縁壁孔を形成する管状要素が認められたことから、二次木部の特徴をもつ管状要素の誘導に成功したといえる。

そこで、管状要素への誘導率を向上させるために、一時的な乾燥処理を行ったところ、誘導培地にブラシノステロイドを加えた条件において、乾燥処理によって有為に管状要素面積率が変化した。最も高い管状要素面積率を示したのは、乾燥処理を 90 分間行った後、ブラシノステロイドを含む培地で誘導を行う条件であり、面積率は $27.2 \pm 10.7\%$ まで増加した。一方、乾燥処理は管状要素の構造には影響を与えなかったため、乾燥処理によって二次木部の特徴をもつ管状要素の量が著しく増加することが明らかになった。

(2) 管状要素における細胞骨格の解析

交雑ポプラのカルスに、GFP-MAP4 遺伝子(微小管観察用)または GFP-ABD2 (アクチ

ン観察用)を保有するアグロバクテリウムを散布して共存培養を行った後、液体培地で洗浄し、カナマイシンを含む培地で形質転換培養細胞を選抜した。選抜した細胞は、低濃度の抗生物質培地に移し替え、安定増殖させた。

培養株を共焦点レーザー走査顕微鏡下で観察すると、二次壁が堆積する位置で微小管を示す蛍光シグナルが局在して観察された。微小管は複数が集まって束状に配向しており、時間の経過に伴い微小管の束の幅は太くなっていった。細胞の壁孔部分を取り囲むように円状に強い微小管のシグナルが認められたが、時間の経過に伴い微小管は円の中心部分に向かうようにして収縮していった。

管状要素へ分化中の細胞の表層微小管は、配向性が高く、二次壁の堆積している配向や局在とほぼ一致していた。壁孔の位置には、Rhodamine wheat germ agglutinin (WGA) WGA で染色される二次壁の堆積位置の内側の縁に沿うようにして円状の強いシグナルが認められた(図1)。

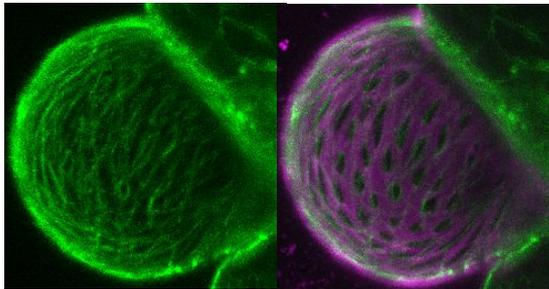


図1 交雑ポプラ培養細胞から分化した管状要素

左図；微小管局在位置(緑：GFP-MAP4)
右図；微小管と二次壁堆積位置(赤：WGA)との重ね合わせ像

表層微小管の配向が、壁孔の形成位置を制御しているといえる。一方、壁孔周囲で円状に配向した表層微小管に他の部分から伸長してきた表層微小管が合流するようにして円状の微小管束が形成される様子が観察された。円状の微小管束で囲まれた領域には表層微小管が全く認められない訳ではなく、領域の外側から内側に伸びるようにして繊維状のシグナルが観察された。この繊維状のシグナルは周囲の微小管の束と比べると細く、一定位置で長時間連続して観察されることはなかった。約17時間の経時観察後も微小管のシグナルが観察されており、細胞死は起こらなかった。ヒヤクニチソウ単離葉肉細胞からの管状要素の分化過程では、二次壁の肥厚が観察された後6時間以内に液胞が崩壊し細胞死を起こすことが報告されているが、本研

究で用いた管状要素誘導系では連続した速やかな細胞死は観察されず、異なる結果が示された。

一方、アクチン由来の蛍光シグナルが原形質系に沿って観察された。また、細胞長軸に平行に配向しているアクチンも認められた。

細胞の形態や細胞壁構造の制御に微小感やアクチンなどの細胞骨格の立体的な配向が密接に関与しているといえる。

(3) 交雑ポプラ以外の樹木の培養細胞からの管状要素の誘導

スギ(*Cryptomeria japonica*)、トガサワラ(*Pseudotsuga japonica*)、イチヨウ(*Ginkgo biloba*)などの葉から誘導されたカルスを2,4-Dを含むMS培地、mCD培地、LP培地で培養したところ、カルスの一部に偏光顕微鏡下で複屈折を有する管状要素が認められた。裸子植物の培養細胞においては、誘導を行った直後の培養細胞中にすでに管状要素が存在していることが強く示された。また、管状要素には、有縁壁孔を形成するといった二次木部の特徴をもつものも存在していた。

一方、トチノキ(*Aesculus turbinata*)の葉柄部分からカルスを誘導し、さらに活発に増殖する交雑ポプラのカルスとの共存培養を試みた結果、増殖性の良いカルスが得られた。カルス中には管状要素が認められた(図2)。

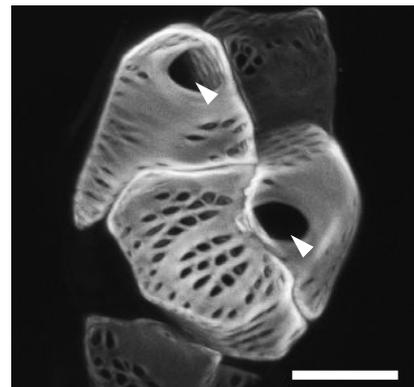


図2 トチノキ培養細胞中のせん孔様の構造(矢頭)もつ管状要素(Bar = 20 μm)

誘導された管状要素には、広い二次壁と壁孔様の構造とは明らかに異なる、せん孔様の構造が観察された。また、せん孔様の構造を1細胞で複数もつ管状要素もわずかではあるが観察された。以上の結果より、トチノキ葉柄由来のカルスは道管要素の特徴である、せん孔の形成機構を理解するための優れたモデル系としての活用が充分期待できる。

以上の結果から、樹木の培養細胞を用いて、管状要素が含まれていない状態から二次木

部の特徴をもつ管状要素を誘導する新規の実験モデル系を確立したといえる。また、培養細胞内の細胞骨格をリアルタイムでイメージング解析し、細胞壁形成における細胞骨格の重要性に関する知見を得た。

本研究の成果は、国内や国際学会で発表し、論文や著書で発表した。また成果は、1) 第63回日本木材学会大会(2013年盛岡大会)優秀ポスター賞; コブシおよびシデコブシの組織培養による植物体再生に関する研究(岡加奈子氏ら)、2) 第26回(2014年度)日本木材学会奨励賞; 樹木の木部放射組織における細胞死発現機構に関する研究(半智史氏; 研究分担者)、3) 第1回(2014年度)日本木材学会優秀女子学生賞; 落葉性広葉樹環孔材における孔圏道管形成機構の解明(工藤佳世氏; 研究協力者)、において表彰された。

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 10件)

- 1) Kudo, K., Yasue, K., Hosoo, Y., Funada, R.: Relationship between formation of earlywood vessels and leaf phenology in two ring-porous hardwoods, *Quercus serrata* and *Robinia pseudoacacia*, in early spring, **Journal of Wood Science** (doi: 10.1007/s10086-015-1487-6, 2015 (in press)). (査読有り)
- 2) Yamagishi, Y., Uchiyama, H., Sato, T., Kitamura, K., Yoshimoto, J., Watanabe, U., Nakaba, S., Funada, R.: *In vitro* induction of the formation of tracheary elements from suspension-cultured cells of the conifer *Cryptomeria japonica*. **Trees** (doi: 10.1007/s00468-014-1139-2, 2015 (in press)). (査読有り)
- 3) Nakaba, S., Takata, N., Yoshida, M., Funada, R.: Continuous expression of genes for xylem cysteine peptidases in long-lived ray parenchyma cells in *Populus*. **Plant Biotechnology** 32, 21-29 (2015). (査読有り)
- 4) Kudo, K., Nabeshima, E., Begum, S., Yamagishi, Y., Nakaba, S., Oribe, Y., Yasue, K., Funada, R.: The effects of localized heating and disbudging on cambial reactivation and formation of earlywood vessels in seedlings of the deciduous ring-porous hardwood, *Quercus serrata*, **Annals of Botany** 113, 1021-1027 (2014). (査読有り)
- 5) Nakaba, S., Sano, Y., Funada, R.: T Disappearance of microtubules, nuclei and starch

during cell death of ray parenchyma in *Abies sachalinensis*, **IAWA Journal**, 34, 135-146 (2013). (査読有り)

- 6) Yamagishi, Y., Yoshimoto, J., Uchiyama, H., Nabeshima, E., Nakaba, S., Watanabe, U., Funada, R.: In vitro induction of secondary xylem-like tracheary elements in calli of hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*), **Planta**, 237, 1179-1185 (2013). (査読有り)
- 7) Nugroho, W.D., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Begum, S., Marsoem, S.N., Ko, J.H., Jin, H.O., Funada, R.: T Gibberellin mediates the development of gelatinous fibers in the tension wood of inclined *Acacia mangium* Willd. seedlings, **Annals of Botany**, 112, 1321-1329 (2013). (査読有り)
- 8) Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., Funada, R.: Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees, **Physiologia Plantarum**, 147, 46-54 (2013). (査読有り)
- 9) Nugroho, W.D., Yamagishi, Y., Nakaba, S., Fukuhara, S., Begum, S., Marsoem, S.N., Ko, J.H., Jin, H.O., Funada, R.: Gibberellin is required for the formation of tension wood and stem gravitropism in *Acacia mangium* seedlings, **Annals of Botany**, 110, 887-895 (2012). (査読有り)
- 10) Yamagishi, Y., Sato, T., Uchiyama, H., Yoshimoto, J., Nakagawa, R., Nakaba, S., Kubo, T., Funada, R.: Tracheary elements that resemble secondary xylem in calli derived from conifers, *Torreya nucifera* and *Cryptomeria japonica*, **Journal of Wood Science**, 58, 557-562 (2012). (査読有り)

[学会発表](計 28件)

- 1) 山岸祐介、井出寿々加、工藤佳世、半智史、船田良: トチノキ培養細胞中のせん孔様の構造をもつ管状要素の解析、第65回日本木材学会大会、タワーホール船堀(東京)、2015年3月18日。
- 2) 井出寿々加、山岸祐介、吉本靖東、半智史、船田良: ポプラの培養細胞由来の管状要素誘導系を用いたリグニンの沈着過程に関する研究、第65回日本木材学会大会、タワーホール船堀(東京)、2015年3月18日。
- 3) 小口あずさ、山岸祐介、大谷拓己、辻幸子、梶田真也、半智史、船田良: ホオノキの器官培養および magnolol 生産に関する研究、第65回日本木材学会大会、タワーホ

ール船堀 (東京) 2015年3月18日.

4) 栢野旭代、山岸祐介、井上涼平、岡 可奈子、朴 仁善、戸丸信弘、半 智史、船田良: シデコブシおよび人工授粉を施したホオノキの未成熟種子由来の不定胚形成細胞を經由した植物体再生に関する研究、第 65 回日本木材学会大会、タワーホール船堀(東京) 2015年3月18日.

5) 井上涼平、山岸祐介、岡加奈子、栢野旭代、工藤佳世、桑山明希、安江 恒、半 智史、船田良: タイサンボクおよびオオヤマレンゲの組織培養による植物体再生に関する研究、第 65 回日本木材学会大会、タワーホール船堀 (東京) 2015年3月18日.

6) 土屋知由、山岸祐介、酒井瑞穂、井上涼平、栢野旭代、安部 久、半 智史、船田良: チャンチンモドキの不定胚形成細胞を經由した増殖系の確立、第 65 回日本木材学会大会、タワーホール船堀 (東京) 2015年3月18日.

7) 工藤佳世、鍋嶋絵里、Md Hasnat Rahman、山岸祐介、Shahanara Begum、織部雄一郎、半 智史、船田良: コナラ苗木樹幹に対する摘芽処理およびオーキシン輸送阻害剤塗布処理が道管形成に与える影響、第 65 回日本木材学会大会、タワーホール船堀(東京) 2015年3月18日.

8) 須藤紹博、三ツ屋佑樹、山岸祐介、船田良、半 智史: アカマツとモミの放射柔細胞の二次壁形成および細胞死過程における微小管挙動に関する研究、第 65 回日本木材学会大会、タワーホール船堀 (東京) 2015年3月18日.

9) Md Hasnat Rahman, Yusuke Yamagishi, Kayo Kudo, Yugo Matsuoka, Shahanara Begum, Yuichiro Oribe, Satoshi Nakaba, Ryo Funada: Cambial reactivation and xylem differentiation induced by localized heating of stems in conifer sawara (*Chamaecyparis pisifera*) trees, International Symposium on Wood Science and Technology 2015 (IAWPS 2015), Tokyo (Japan), 2015年3月16日.

10) Yusuke Yamagishi, Suzuka Ide, Joto Yoshimoto, Ugai Watanabe, Satoshi Nakaba, Ryo Funada: Effect of partial desiccation on induction of secondary xylem like tracheary element from cultured cells of hybrid poplar, International Symposium on Wood Science and Technology 2015 (IAWPS 2015), Tokyo (Japan), 2015年3月16日.

11) Satoshi Nakaba, Izumi Arakawa, Hikaru Morimoto, Naoki Takata, Makoto Yoshida,

Yuzou Sano, Ryo Funada: Cell biological analysis of the death of long-lived ray parenchyma cells, International Symposium on Wood Science and Technology 2015 (IAWPS 2015), Tokyo (Japan), 2015年3月16日.

12) Kayo Kudo, Eri Nabeshima, Shahanara Begum, Yusuke Yamagishi, Satoshi Nakaba, Koh Yasue, Yuichiro Oribe, Ryo Funada: The effects of localized heating to dormant stems on formation of the earlywood vessels in deciduous ring-porous hardwood, *Quercus serrate*, International Symposium on Wood Science and Technology 2015 (IAWPS 2015), Tokyo (Japan), 2015年3月16日.

13) Izumi Arakawa, Hikaru Morimoto, Ryogo Nakada, Ryo Funada, Satoshi Nakaba: Morphological changes and disappearance of nuclei in ray parenchyma cells during heartwood formation in *Cryptomeria japonica*, International Symposium on Wood Science and Technology 2015 (IAWPS 2015), Tokyo (Japan), 2015年3月16日.

14) 半 智史、高田直樹、吉田 誠、船田良: ポプラ Xylem Cysteine Peptidase の細胞内局在および放射柔細胞における遺伝子発現解析、第64回日本木材学会大会、愛媛大学 (松山) 2014年3月15日.

15) 工藤佳世、松岡佑悟、山岸祐介、Shahanara Begum、鍋嶋絵里、織部雄一郎、半 智史、船田良: 広葉樹環孔材コナラにおける当年最初の孔圏道管形成位置、第64回日本木材学会大会、愛媛大学 (松山) 2014年3月14日.

16) 山岸祐介、北村 圭、吉本靖東、渡辺宇外、半 智史、船田良: 交雑ポプラ培養細胞からの管状要素分化に対する乾燥処理の影響、第 64 回日本木材学会大会、愛媛大学 (松山) 2014年3月13日.

17) 井上涼平、山岸祐介、工藤佳世、桑山明希、林 大河、安江 恒、半 智史、船田良: タイサンボクおよびオオヤマレンゲの組織培養による植物体再生に関する研究、第 64 回日本木材学会大会、愛媛大学 (松山) 2014年3月13日.

18) 栢野旭代、山岸祐介、井上涼平、酒井瑞穂、岡加奈子、谷早央里、戸丸信弘、半 智史、船田良: コブシおよびシデコブシの種子由来の不定胚形成細胞を經由した植物体再生に関する研究、第 64 回日本木材学会大会、愛媛大学 (松山) 2014年3月13日.

19) 小口あずさ、大谷拓己、山岸祐介、辻 幸子、梶田真也、半 智史、船田良: モクレン科樹木の培養細胞における magnolol 生産

に関する研究、第 64 回日本木材学会大会、愛媛大学 (松山) 2014 年 3 月 13 日.

20) Ryo Funada: Mechanism of wood formation in trees, International seminar on wood biomass based biotechnology and advanced wood science at Chonnam National University, Gwangju (Korea), 2013 年 12 月 6 日.

21) Yusuke Yamagishi, Hiromu Uchiyama, Joto Yoshimoto, Satoshi Nakaba, Ugai Watanabe, Ryo Funada: Dynamic behavior of microtubules in differentiating secondary xylem like tracheary elements in vitro, The 8th Pacific Regional Wood Anatomy Conference, Nanjin (China), 2013 年 10 月 17-21 日.

22) 藤原智子、山岸祐介、半 智史、船田 良: ドロノキ培養細胞からの管状要素誘導に関する研究、第 63 回日本木材学会大会、岩手大学 (盛岡) 2013 年 3 月 28 日.

23) 井上涼平、岡加奈子、山岸祐介、工藤佳世、安江 恒、半 智史、船田 良: オオヤマレンゲの組織培養による植物体再生に関する研究、第63回日本木材学会大会、岩手大学 (盛岡) 2013年3月28日.

24) 岡加奈子、山岸祐介、小磯桃子、朴 仁善、谷早央里、戸丸信弘、船田 良: コブシおよびシテコブシの組織培養による植物体再生に関する研究、第63回日本木材学会大会、岩手大学 (盛岡) 2013年3月28日.

25) 大谷拓己、山岸祐介、辻 幸子、梶田真也、半 智史、船田 良: ホオノキ(Magnolia obovata)培養細胞におけるフェニルアラニン添加の magnolol 生産に与える影響、第63回日本木材学会大会、岩手大学 (盛岡) 2013 年3月28日.

26) 北村 圭、山岸祐介、内山大夢、半 智史、船田 良: トガサワラ培養細胞を用いた管状要素誘導系に関する研究、第 63 回日本木材学会大会、岩手大学 (盛岡) 2013 年 3 月 28 日.

27) 山岸祐介、吉本靖東、内山大夢、北村 圭、藤原智子、渡辺宇外、半 智史、船田 良: 交雑ポプラ培養細胞から誘導された管状要素の有縁壁孔形成過程における表層微小管の経時観察、第 63 回日本木材学会大会、岩手大学 (盛岡) 2013 年 3 月 27 日.

28) Funada, R.: Cellular biology of secondary xylem differentiation in trees -the role of cytoskeleton in the pattern formation of cell wall-, The 6th Bio-Energy and Biotechnology Symposium, Gwangju (Korea), 2012 年 11 月 23 日.

〔図書〕(計 6 件)

- 1) Nakaba, S., Kitin, P., Yamagishi, Y., Begum, S., Kudo, K., Nugroho, W.D., Funada, R.: Three-dimensional imaging of cambium and secondary xylem cells by confocal laser scanning microscopy. In: Yeung, E.C.T., Stasolla, C., Summer, M.J., Huang, B.Q. (eds.) Plant Microtechniques: Methods and Protocols, Springer (2015, in press).
- 2) Funada, R., Yamagishi, Y., Begum, S., Kudo, K., Nabeshima, E., Nugroho, W.D., Oribe, Y., Nakaba, S.: Xylogenesis in trees: from cambial cell division to cell death. In: Kim, Y.S., Funada, R., Singh, A. (eds.) Biology of Wood, Elsevier (2015, in press).
- 3) 船田 良: 木質バイオマスの形成と地球環境、生態工学ハンドブック (電子版) Vol.7 陸域環境と生態工学 (生態工学会編)、アドスリー、東京 p.6-11 (2015).
- 4) 船田 良、杉山淳司、梅澤俊明: 生き物としての樹木と木材、木の時代は甦る (日本木材学会編) 講談社、東京 p.18-37 (2014).
- 5) Funada, R., Kajita, S.: Improvement of woody biomass. In: Tojo, S., Hirasawa T. (eds.) Sustainable Biomass Systems, Academic Press, Oxford, UK, p.88-106 (2014).
- 6) 船田 良: 重力刺激応答、植物細胞壁 (西谷和彦、梅澤俊明編著) 講談社、東京 p.199-203 (2013).

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.tuat.ac.jp/~keisei/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

船田 良 (Funada Ryo)

東京農工大学・大学院農学研究院・教授
研究者番号: 20192734

(2) 研究分担者

梶田 真也 (Kajita Shinya)

東京農工大学・大学院農学研究院・准教授
研究者番号: 40323753

半 智史 (Nakaba Satoshi)

東京農工大学・大学院農学研究院・助教
研究者番号: 40627709

渡辺 宇外 (Watanabe Ugai)

千葉工業大学・工学部・准教授
研究者番号: 70337707