

植物と人を支える細胞壁の科学

飛松 裕基^{1*}

Plant Cell wall: a crucial supporter of plant and human life

Yuki Tobimatsu^{1*}

概要

植物が進化の過程で多様化・複雑化させてきた細胞壁は陸上植物の進化の道筋や環境適応の仕組みを理解する上で重要な研究対象である。一方、細胞壁は、その固まりである木材に代表されるように、人の暮らしに欠くことのできない再生可能資源（木質バイオマス）でもある。すなわち、複雑かつ多様な細胞壁の構造と機能、植物がそれを作り出す仕組みを理解することは、脱化石資源社会の実現に資する新たなテクノロジーの創出にも寄与する。本稿では、特に二次細胞壁の主要成分であるリグニンに着目して、天然における細胞壁の多様性と可変性、バイオマス利用への応用も視野に入れた遺伝子工学による細胞壁リグニンの改質研究などについて紹介する。

1. はじめに

植物の細胞は厚く硬い細胞壁で覆われている。植物は進化の過程で水を効率的に体内に輸送するための通水細胞と体を支えるための支持細胞を発達させた。前者は乾燥した環境での生命維持を、後者は重力に逆行した植物体の大型化を可能とし、約4億7千万年前に達成されたとされる植物の陸上進出とその後現在まで続く生活圏の拡大と繁栄を成功に導く決定打となったと考えられている。これら陸上植物に必須の細胞がその機能を発揮する際に中心的な役割を果たしているのが細胞壁（特に二次細胞壁）である。また細胞壁は、紫外線防御、微生物や動物による病害・傷害への耐性と防御応答など、過酷な陸上環境で植物が生き延びるために欠くことのできない様々な役割を担っている。複雑で多様な細胞壁の構造と機能、そして植物がそれを作り出す機構を明らかにすることは、陸上植物の進化の道筋や環境適応の仕組みを解明する重要なヒントとなる。

また視点を変えれば、細胞壁には人の暮らしに欠くことのできないバイオマス資源という側面もある。植物が生産する木質バイオマスは地球上の再生可能資源の中でも最も蓄積量が多く、その大半は森林の木材や農作物の非食用部などに蓄積された細胞壁に由来する。木材やそれに由来する紙パルプ、天然繊維など、人は古来、細胞壁を様々な生活用途に利用してきた。深刻化する環境問題やエネルギー問題を背景に、石油由来製品を代替する燃料や化学製品を細胞壁から作り出す循環型の資源利用システム（バイオリファイナリー）の構築が強く求められている。すなわち、人の暮らしを豊かにする新たなテクノロジーの創出という応用的側面からも細胞壁の研究が注目されている。

本稿では、特に陸上高等植物の細胞壁の主要構成成分であるリグニンに着目して、天然における細胞壁の多様性と可変性、バイオリファイナリーへの応用も視野に入れた遺伝子工学による細胞壁リグニンの改変について、著者がこれまでに関わった研究を中心に紹介する。

2017年7月5日受理。

¹〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所森林代謝機能化学分野

* E-mail: ytobimatsu@rishi.kyoto-u.ac.jp

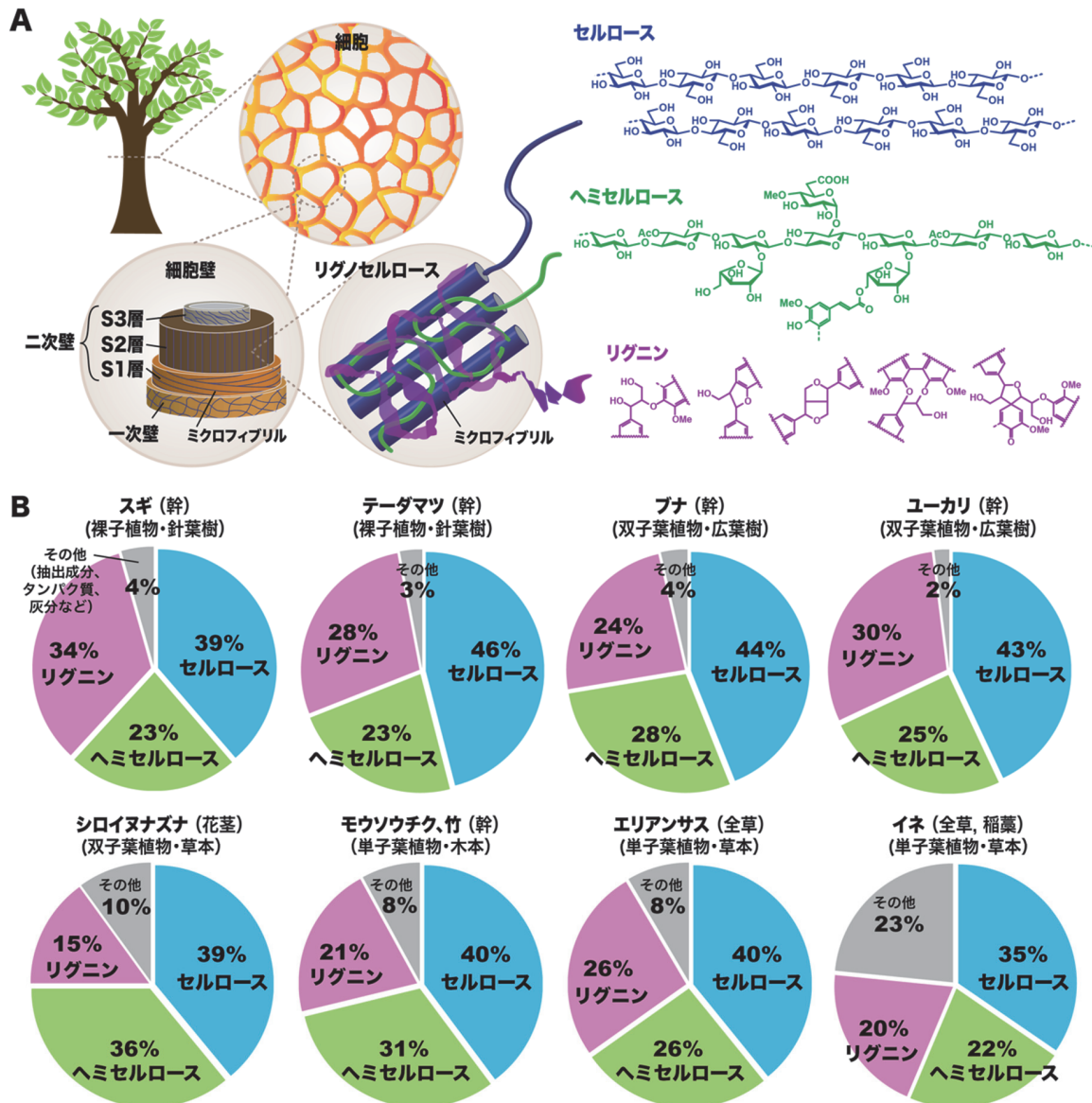


図1：細胞壁およびそれを構成するリグノセルロースの基本構造 (A) と様々な乾燥植物試料 (主に二次細胞壁のリグノセルロースに由来) の化学成分組成 (B)。Bのグラフは文献³⁻⁵⁾のデータに基づき作成。

2. 細胞壁の基本構造

2.1 一次細胞壁と二次細胞壁^{1,2)}

一般に、植物の細胞壁は一次細胞壁と二次細胞壁に分類される (図1A)。一次細胞壁は、細胞分裂時に細胞膜の周囲に形成される薄い細胞壁であり、全ての植物細胞に見られる。一次細胞壁は、強靱ではありながら柔軟性を持ち、細胞の成長過程で拡大・伸長し、細胞の形態形成を様々な機構で制御している。一方、二次細胞壁は、一次細胞壁の内側に形成されるより厚く強固な細胞壁であり、維管束植物の水分輸送や構造支持を担う特定の細胞 (通水細胞と支持細胞) においてのみ形成される。二次細胞壁の形成は、細胞の成長が停止した後、プログラム細胞死と連動して進行する。すなわち、二

次細胞壁の形成を完了した細胞は原形質を失い空洞化した筒状の死細胞である。通水細胞（裸子植物では仮道管、被子植物では道管細胞）は水道管のように空洞化した細胞の内側に水を通すことで効率的にその機能を発現する。またこのような空洞化した構造は、高い強度を保持しつつ、軽量性と断熱性を有する支持細胞（繊維細胞）の機能発現にも大きく寄与している。

前に述べたように、一次細胞壁が植物細胞全般で形成されるのに対し、二次細胞壁は主に通水細胞や支持細胞など特定の細胞においてのみ形成される。とはいえ、植物がその生涯を通して蓄積する量としては、細胞の数は少なくとも厚みで大きく上回る二次細胞壁の方が一次細胞壁よりも圧倒的に量が多い。すなわち、我々が資源として扱う細胞壁（木質バイオマス）の大半は二次細胞壁に由来する。

2.2 リグノセルロース -二次細胞壁を構成する高分子複合体-^{1,2)}

木質バイオマスの実体である二次細胞壁の主要構成成分は、多糖であるセルロースとヘミセルロース、加えて、芳香族高分子であるリグニンであり、総じてリグノセルロースと呼ばれる（図 1A）。各成分の構成比は植物種、組織・細胞の種類、成長段階などにより変動するが、セルロースが 40-50%、ヘミセルロースとリグニンがそれぞれ 15-35%程度である（図 1B）³⁻⁵⁾。

セルロースはグルコースが直線状につながった高分子である。各セルロース分子鎖は互いに水素結合により集まった（結晶化した）マイクロフィブリルと呼ばれる強靱な束を形成し、隣接するマイクロフィブリルは同じ方向を向いて一定の間隔を空けて並ぶ。セルロースの化学構造は植物種によってほぼ違いはないが、分子の集まり方（結晶型）やマイクロフィブリルの大きさや形には違いがある。

ヘミセルロースは様々な糖（キシロース、マンノース、グルコース、アラビノースなど）が一定の分岐をもってつながった多糖分子の総称である。ヘミセルロースは、セルロースのように結晶化はせず、マイクロフィブリルの束を部分的に覆い、架橋するように存在すると考えられている。本稿では以下、主にリグニンを中心とした話をするが、二次細胞壁や一次細胞壁を構成するヘミセルロースの構造や機能も植物種によって大きく異なり、植物の進化とも密接に関わっていると考えられている。^{1,2)}

リグニンは主に *p*-ヒドロキシケイ皮アルコール類からなる前駆体が酸化酵素（ペルオキシダーゼやラッカーゼ）の作用により脱水素重合し、複雑多様な結合様式でつながった芳香族高分子である。後で詳しく述べるように、リグニンの化学構造は植物種や組織、成長段階により大きく異なる。リグニンはセルロースマイクロフィブリルとヘミセルロースの隙間を充填し、細胞壁内のセルロースマイクロフィブリルを強固に結着すると共に隣接する細胞同士の結着にも寄与している。リグニンは、多糖と比較すると疎水的であるため、湿潤状態における細胞壁の物理強度の保持と水分通導の効率化を大きく促進する。さらに複雑多様で難分解性のリグニンにより被覆されることで、細胞壁には微生物や昆虫に対する強い抵抗性が付与される。

なお、一次細胞壁は二次細胞壁と同様にセルロースとヘミセルロースが主要成分であるが、それらの隙間を埋める役割は、リグニンではなく、多糖であるペクチンや構造タンパク質が担う¹⁾。

3. 細胞壁とリグニンの起源

細胞壁の構造とリグニンの存在は陸上植物の進化と密接に関連している（図 2）。

最初に陸上進出を果たした植物は、淡水に生息する車軸藻類（緑藻類）から進化し、現在のコケ植物あるいはシダ植物に近かったと考えられている（図 2）。車軸藻の一次細胞壁ではすでに陸上植物の二次細胞壁でよく見られる結晶構造（I_β型）を持つセルロースからなる強靱なマイクロフィブリルが合成されることが示されている⁶⁾。コケ植物は、葉や茎の中心に“ハイドロイド”と呼ばれる通水組織を形成することが知られている。ハイドロイドはリグニンを沈着しない一次細胞壁のみからなるが、リグニンの沈着した二次細胞壁からなる維管束植物の通水細胞（仮道管と道管）と同様に、原形質を失い空洞化した筒状の死細胞により構成されている。最近、ヒメツリガネゴケ（*Physcomitrella patens*）

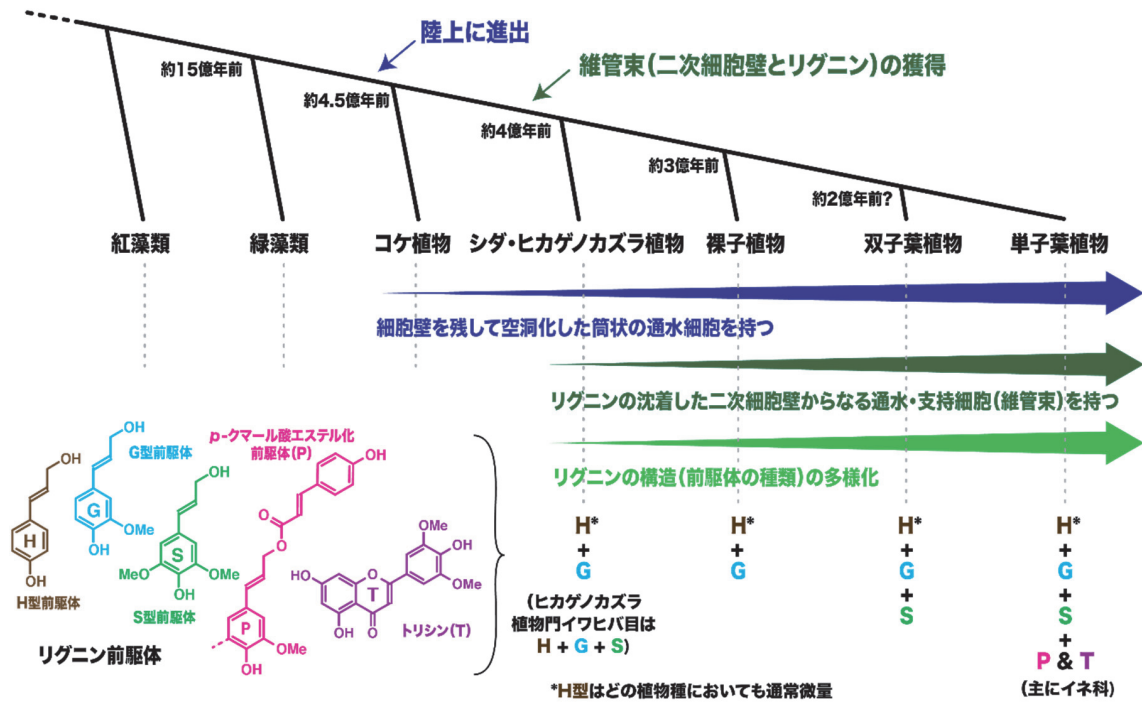


図 2：細胞壁リグニンの形成と植物の系統・進化の関係

が持つハイドロイドの形成をコントロールする遺伝子が、被子植物が持つ通水細胞（道管細胞）の形成をコントロールする遺伝子と同じ機構で働くよく似た遺伝子（VNS 転写因子）であることが示されている。このことは、自ら細胞を死なせて筒状の通水細胞を作る共通の仕組みが、維管束植物が誕生する以前の陸上植物ですでに確立されていたことを示し、この仕組みの獲得による水分輸送の効率化が植物の陸上進出の鍵となった可能性を示唆している⁷⁾。

リグニンの起源については諸説あるが、確実かつ量的にリグニンが確認されるのはシダ植物以降の維管束植物である（図 2）^{2,8)}。約 3 億 8,500 万年前に存在したとされる高さ約 8 m の最古の木本性植物（厳密には樹木ではない）は現在のシダ類の仲間であったと考えられている⁹⁾。また石炭紀（約 3 億年前）には高さ 30 m を超えるシダ植物の大森林が形成したとされている。恐らく、リグニンを充填した二次細胞壁の獲得により大幅に増強された水分輸送機能と構造支持機能がこれら原始維管束植物の巨大化をはじめて可能としたのだろう⁸⁾。

4. 細胞壁リグニンの多様性と可変性

4.1 維管束植物におけるリグニンの多様性と進化

一口にリグニンと言っても、維管束植物の二次細胞壁で形成されるリグニンの化学構造は多様であり、またリグニンの化学構造と植物系統との間には強い相関が見られる（図 2）。これは、維管束植物が進化の過程で、何らかの目的（諸説あるが不明）で、リグニンの化学構造を変化させて細胞壁の改良を行ってきたことを示唆している。

シダ植物や裸子植物（針葉樹）の二次細胞壁では、一部の例外を除き、ほぼグアイアシル（G）型前駆体のみが重合した G 型リグニンが合成される。一方、被子植物の中で双子葉類（広葉樹が含まれ

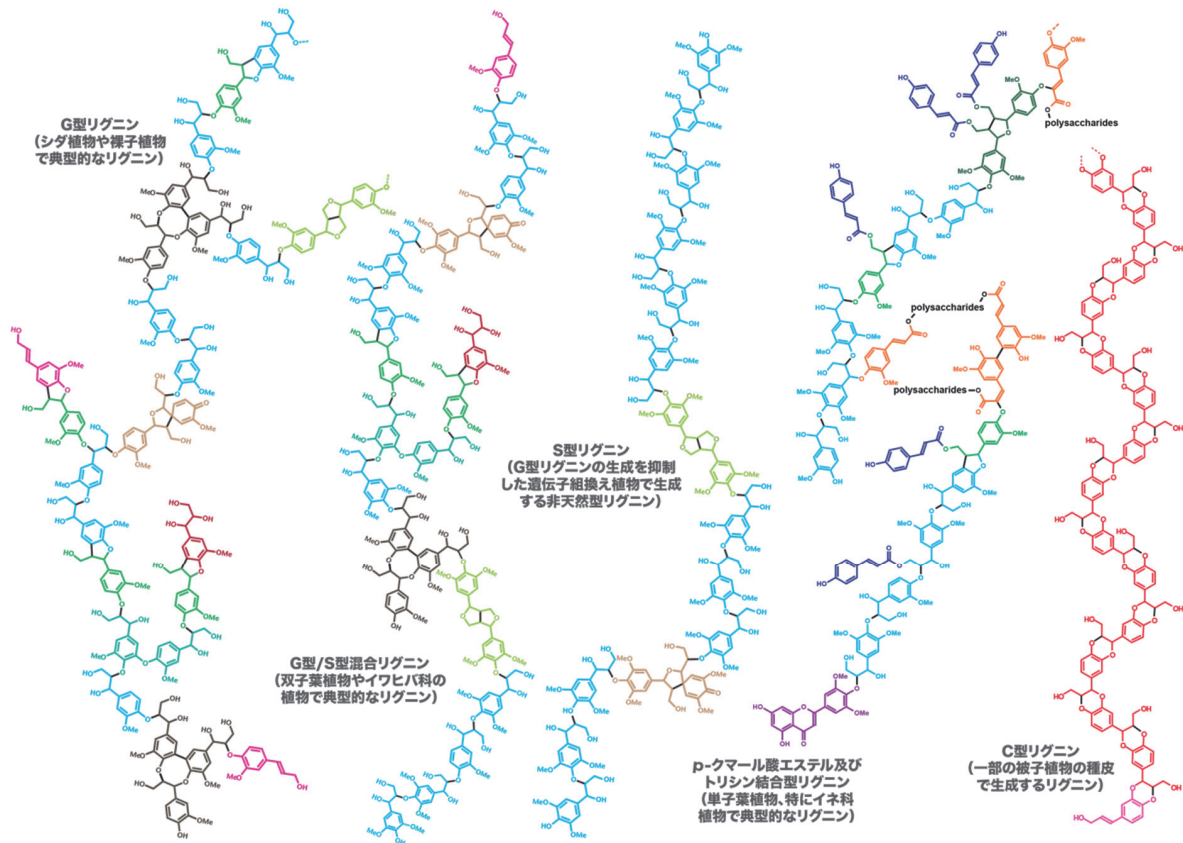


図3：様々なリグニンの分子モデル図

る)では、G型前駆体に加えてシリングル(S)型前駆体が共重合したG/S型リグニンが合成される¹²⁾。さらに、単子葉類特にイネ科植物などでは、G型前駆体とS型前駆体に加えて、それらが*p*-クマール酸エステル化された前駆体(P)も重合に寄与する¹⁰⁾。また比較的最近になって、イネ科植物を中心とする単子葉類全般と一部の双子葉類の二次細胞壁においては、フラボノイドの1種であるトリシン(T)も他のリグニン前駆体と共に共重合して高分子リグニンに取り込まれることが明らかになった¹¹⁾。なお全ての植物種において、微量の*p*-ヒドロキシフェニル(H)型前駆体の重合で生成するH型リグニンも検出される(図2)。

リグニン前駆体の構造は、トリシン(T)を除けば、芳香核や側鎖についたメトキシ基(-OMe)などの置換基が異なるだけで、かなり類似しているように見える(図2)。しかし、それらの重合で生成するリグニンの化学構造は大きく異なり、分子の形や反応性にも相当な違いが生じる(図3)。これはリグニンの重合反応(脱水素重合反応)における様々な結合の生成パターンが前駆体の置換基の違いに大きく影響を受けるためである¹²⁾。リグニンの化学構造は複雑多様で解析が容易ではなく、未だ完全には解明されていないものの、最新の核磁気共鳴(NMR)法や化学分析法を用いた解析でその詳細が明らかになりつつある(図3)。

4.2 植物個体内におけるリグニンの多様性

リグニンの構造は、植物種のみならず、一植物個体内においても、組織、細胞、細胞壁層、成長段階などによっても変化する。このことは植物が自らリグニン前駆体の合成(すなわちそれに関わる遺伝子の発現)を調節して異なる化学構造を持つリグニンを作り分ける能力を持つことを示している。

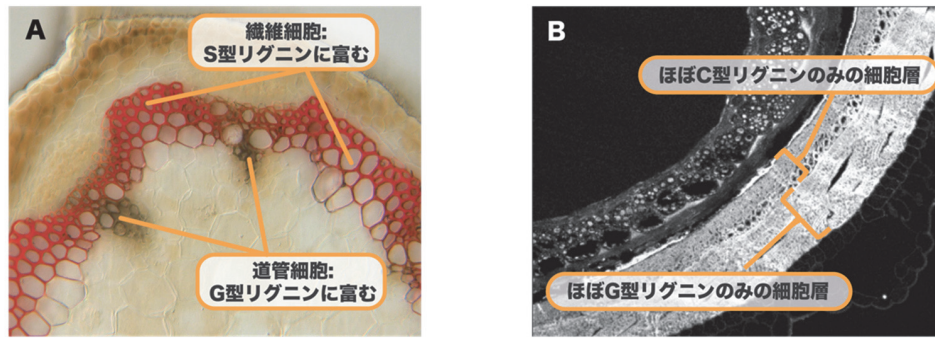


図4: (A) シロイヌナズナの花茎切片の光学顕微鏡写真。モイレ染色法により G 型リグニンに富む通水細胞 (道管) の細胞壁を褐色に、S 型リグニンに富む支持細胞 (繊維) の細胞壁を赤色に染めている¹⁴⁾。(B) クレオメの種皮切片の共焦点レーザー顕微鏡画像。細胞壁中のリグニンが発する自家蛍光を検出している¹⁷⁾。

例えば、双子葉植物においては、通水細胞として機能する道管の二次細胞壁では G 型リグニンに富み、支持細胞として機能する木部繊維の二次細胞壁では S 型リグニンに富むこと¹³⁾が古くから知られている (図 4A)¹⁴⁾。前述のように、G 型リグニンと S 型リグニンの化学構造は似て異なるものであるが (図 3)、このようなリグニンの化学構造の違いが通水細胞 (G 型リッチ) と支持細胞 (S 型リッチ) の機能にどのように関係しているのかは未だよく分かっていない。

また最近の研究において、双子葉植物のクレオメ科、トウダイグサ科、サボテン科、単子葉植物ラン科のバニラなどの種皮において、茎、葉、根などの維管束組織には全く見られないカテコール核を持つ特異なリグニン (C 型リグニン, 図 3) が合成されることが分かった¹⁵⁻¹⁷⁾。クレオメの種皮を構成する細胞壁では G 型リグニンと C 型リグニンの両方が合成されるが、受粉してから種子が成熟していく過程を顕微鏡や化学分析などにより追跡したところ、受粉後 12 日目までは種皮となる部分に G 型リグニンのみからなる細胞壁層が形成され、14 日目以降において、G 型リグニンの細胞壁層の内側に C 型リグニンのみからなる別の細胞壁層が新たに形成される様子が観察された (図 4B)。リグニン前駆体の合成に関わる酵素の活性や遺伝子発現の解析から、受粉後 12 日前後で、まるでスイッチを入れたかのように、G 型前駆体の合成から C 型前駆体の合成へと代謝の流れが急変することが確認されている¹⁷⁾。植物がなぜこのようなことをしているのかは不明だが、異なる化学構造を持つリグニンの形成が組織や成長段階に応じて緻密に制御されていることを示す際たる例といえる。

4.3 リグニンの可変性 -リグニンを改変した遺伝子組換え植物-

以上のように、植物はリグニン前駆体の合成を制御することで化学構造の異なる様々なリグニンを作り出している。この仕組みを利用して、遺伝子工学によってリグニンの化学構造を人為的に改変した様々な遺伝子組換え植物が作られている。

例えば、G 型と S 型が混じった G/S 型リグニンを作る被子植物では、G 型前駆体から S 型前駆体を合成する際に働く *Cald5H* 遺伝子の発現を強く抑制すると、裸子植物やシダ植物のようにほぼ G 型リグニンのみの細胞壁からなる植物が得られる^{18,19)}。逆に、裸子植物であるマツでこの遺伝子を強制的に過剰発現させた植物は、被子植物のように G 型リグニンに加えて S 型リグニンも細胞壁で合成するようになる²⁰⁾。最近、著者らのグループでは、単子葉類イネ科におけるリグニン生合成経路の解析をすすめており、イネ科植物特有の T 型リグニン (図 2) の合成に関与するフラボン合成酵素 *FNSII* 遺伝子を同定し、T 型リグニンを欠失したイネ変異体の単離にも成功している²¹⁾。この他にも、リグニン前駆体の合成に関与する種々の遺伝子の発現を制御することで、天然では通常ごく微量あるいは全く検出されない H 型リグニン^{22,23)} や C 型リグニン²⁴⁾、アルデヒド基^{18,25)} やアセタール構造²⁶⁾ を導

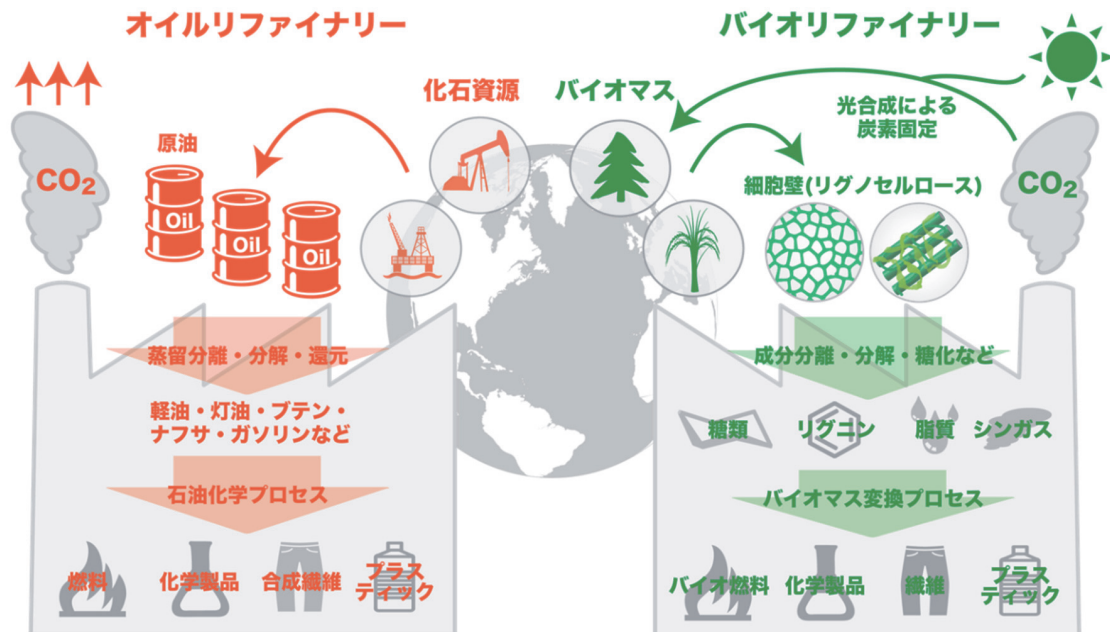


図5：オイルリファイナリーとバイオリファイナリーの概念図

入したリグニンなど、様々な改変リグニンを合成する植物が得られている。興味深いことに、植物全体のリグニンが全く別のタイプのリグニンにほぼ完全に置き換わったような組換え植物においても、少なくとも管理された実験生育条件では、植物の成長や細胞壁構造に目立った異常が現れない事例が幾つか報告されている。このことは、植物が細胞壁におけるリグニンの構造変化をかなりの度合いで許容できることを示している。次項で述べるように、このような「リグニンの可変性」が木質バイオマスの資源利用という観点から大きく注目されている。

5. バイオリファイナリーに向けた細胞壁リグニンの改質

化石資源の大量消費が招いた環境汚染やエネルギー問題などを受けて、石油資源をもとに様々な工業製品を作り出す現況の生産システム「オイルリファイナリー」から、再生産可能な細胞壁（バイオマス）資源をもとにバイオ燃料や様々な化成品を生産するカーボンニュートラルな次世代の生産システム「バイオリファイナリー」へと移行することが重要な課題となっている（図5）^{27,28)}。

細胞壁成分を余すことなく利用して、経済性の優れたバイオリファイナリーを構築するための鍵（言い換えれば厄介者）となるのはリグニンと言われている。例えば、細胞壁中の多糖から酵素糖化と発酵によりバイオエタノールを製造する試みが多くなされているが、このとき予め多糖を被覆・保護するリグニンを化学的あるいは物理的に引き剥がす前処理を行わなければならない、実用化に向けたコスト削減の重い足枷となっている^{27,28)}。一方、リグニンは安定的かつ大量に芳香族系有機物を供給できる唯一の再生可能資源であるとされるにも関わらず、現在実用化されているあるいは実用化に近いと言われている木質バイオマスの工業利用プロセス（パルプ・糖化発酵原料製造など）は専ら多糖利用に主眼をおいたものばかりである。しかも、これらの工業的プロセスで副産物として生成するリグニンの利用は、専ら熱エネルギーを回収するための燃料に限定されている。これはリグニンの構造が複雑多様で利用価値の高い製品へと効率よく変換することが困難であるためである^{27,28)}。

このように植物が進化の過程で獲得したリグニンの特異な多様性と可変性は、まさにリグニン利用

を妨げる阻害要因として敬遠されてきたきらいがこれまでであるが、それを逆手に取り、これまでとは違った新しい木質バイオマスの利用プロセスを組み立てることができるかもしれない。前項で述べたように、(遺伝子組換え技術に頼らない) 育種交配技術や最新の遺伝子工学によって、人為的にリグニンの構造を改変し、バイオマスとしての利用性を向上させた細胞壁を“デザイン”することが可能となりつつある。従来の多糖利用を主眼とした木質バイオマス利用プロセスでは、リグニンは専らただ除くべき阻害成分として捉えられてきたため、リグニン量を低減した、あるいは分解しやすい改変リグニン構造を持つバイオマス生産植物の育種開発がこれまで集中的に検討されてきた。一方、経済性に優れたバイオリファイナリーの構築に向けて、多糖のみならずリグニンからも燃料製品や付加価値を持つ芳香族系化学製品を作り出すことが以前にも増して重要視されてきている。これを受けて、従来の方向性とは逆に、リグニン量の増大²⁹⁾ やポリマー材料や低分子芳香族ケミカルの供給源として最適化した改変リグニンの作出も昨今注目され始めている。詳しくは関連の総説・解説^{30,31)} を参照いただきたいが、我々のグループも含め、世界中の研究者達がリグニンの特異な多様性と可変性に着目したバイオマス生産植物の分子育種を進めている。

参考文献

- 1) 西谷和彦, 梅澤俊明 編著, 植物細胞壁, 講談社, 2014.
- 2) 福島和彦, 船田良, 杉山淳司, 高部圭司, 梅澤俊明, 山本浩之 編集, 木質の形成, 2011.
- 3) Rabemanolontsoa, H. and Saka, S., *RSC Adv.*, **12**, 3946-3956, 2013.
- 4) Ragauskas, A.J., Beckham, G.T., Biddy, M.J., Chandra, R., Chen, F., Davis, M.F., Davison, B.H., Dixon, R.A., Gilna, P., Keller, M., Langan, P., et al., *Science*, **344**, 1246843, 2014.
- 5) Acker R.V., Vanholme, R., Storme, V., Mortimer, J.C., Dupree, P., Boerjan, W., *Biotechnol. Biofuels*, **6**:46, 2013.
- 6) 和田昌久, 杉山淳司, 岡野健, 木材学会誌, **41**, 186-192, 1995.
- 7) Xu, B., Ohtani, M., Yamaguchi, M., Toyooka, K., Wakazaki, M., Sato, M., Kubo, M., Nakano, Y., Sano, R., Hiwatashi, Y., Murata, T., Kurata, T., Yoneda, A., Kato, K., Hasebe, M., Demura, T., *Science*, **343**, 1505-1508, 2014.
- 8) アーネスト・ギフォード, エイドリアン・フォスター, 維管束植物の形態と進化, 文一総合出版, 2002.
- 9) Stein, W.E., Mannolini, F., Hernick, L.V.A., Landling, E., Berry, C.M., *Nature* **446**, 904-907, 2007.
- 10) Withers, S., Lu, F., Kim, H., Zhu, Y., Ralph, J., Wilkerson, C.G., *J. Biol. Chem.*, **287**, 8347-8355, 2012.
- 11) Lan, W., Lu, F., Regner, M., Zhu, Y., Rencoret, J., Ralph, S.A., Zakai, U.I., Moreel, K., Boerjan, W., Ralph, J., *Plant Physiol.*, **167**, 1284-1295, 2015.
- 12) Ralph, J., Lundquist, K., Brunow, G., Lu, F., Kim, H., Schatz, O.F., Marita, J.M., Hatfield, R.D., Ralph, S.A., Christensen, J.H., Boerjan W., *Phytochem. Rev.*, 2004, **3**, 29-60, 2004.
- 13) Saka, S., Thomas, R.J., Gratzl, J.S., *Tappi*, **61**, 73-76, 1978.
- 14) Tobimatsu, Y., Wagner, A., Donaldson, L., Mitra, P., Niculaes, C., Dima, O., Kim, J.I., Anderson, N., Loque, D., Boerjan, W., Chapple, C., Ralph J., *Plant J*, **76**, 357-366, 2013.
- 15) Chen, F., Tobimatsu, Y., Havkin-Frenkel, D., Dixon, R.A., Ralph, J., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 1772-1777, 2012.
- 16) Chen, F., Tobimatsu, Y., Jackson, L., Nakashima, J., Ralph, J., Dixon, R.A., *Plant J*, **73**, 201-211, 2012.
- 17) Tobimatsu, Y., Chen, F., Nakashima, J., Escamilla-Treviño, L. L., Jackson, L., Dixon, R.A., Ralph, J., *Plant Cell*, **25**, 2587-2600, 2013.
- 18) Anderson, N.A., Tobimatsu, Y., Ciesielski, P.N., Ximenes, E., Ralph, J., Donohoe, B.S., Ladisch, M.,

- Chapple, C. *Plant Cell*, **27**, 2195-2209, 2015.
- 19) Takeda Y, Koshihara T, Tobimatsu Y, Suzuki S, Murakami S, Yamamura M, Rahman Md M, Takano T, Hattori T, Sakamoto M, Umezawa T., *Planta*, **246**, 337-349, 2017.
 - 20) Wagner, A., Tobimatsu, Y., Phillips, L., Flint, H., Geddes, B., Lu, F., Ralph, J., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **112**: 6218-6223, 2015.
 - 21) Lam, P.Y., Tobimatsu, Y., Takeda, Y., Suzuki, S., Yamamura, M., Umezawa, T., Lo, C., *Plant Physiol.* **174**, 972-985, 2017.
 - 22) Bonawitz, N.D., Kim, J.I., Tobimatsu, Y., Ciesielski, P.N., Anderson, N.A., Ximenes, E., Maeda, J., Ralph, J., Donohoe, B.S., Ladisch, M., Chapple, C., *Nature*, **509**, 376-380, 2014.
 - 23) 武田ゆり, 小柴太一, 飛松裕基, Steven Karlen, 山村正臣, 服部武文, 坂本正弘, John Ralph, 鈴木史朗, 梅澤俊明, 第34回日本植物細胞分子生物学会講演要旨集, 3Aa-02, 2016.
 - 24) Wagner, A., Tobimatsu, Y., Phillips, L., Flint, H., Torr, K., Donaldson, L., Pears, L., Ralph, J., *Plant J.*, **67**, 119-129, 2012.
 - 25) Zhao, Q., Tobimatsu, Y., Zhou, R., Pattathil, S., Gallego-Giraldo, L., Fu, C., Shadle, G.L., Jackson, L.A., Hahn, M.G., Kim, H., Ralph, J., Chen, F., Dixon, R.A., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **110**, 13660-13665, 2013.
 - 26) Wagner, A., Tobimatsu, Y., Goeminne, G., Phillips, L., Flint, H., Steward, D., Torr, K., Donaldson, L., Boerjan, W., Ralph, J., *Plant Mol. Biol.*, **81**, 105, 2013.
 - 27) 渡辺隆司, 生存圏研究, **7**, 23-28, 2012.
 - 28) 梅澤俊明, 生存圏研究, **8**, 25-32, 2012.
 - 29) Koshihara, T., Yamamoto, N., Tobimatsu, Y., Yamamura, M., Suzuki, S., Hattori, T., Mukai, M., Noda, S., Shibata, D., Sakamoto, M., Umezawa, T., *Plant Biotechnol.* **34**, 7-15, 2017.
 - 30) Rinaldi R., Jastrzebski R., Clough M.T., Ralph J., Kennema M., Bruijninx P.C.A., Weckhuysen B.M., *Angew. Chem. Int. Ed.*, **55**: 8164-8215, 2016.
 - 31) 梅澤俊明, 日本エネルギー学会機関誌 えねるみくす, **96**: 336-343, 2017.

著者プロフィール



飛松 裕基 (Yuki Tobimatsu)

<略歴> 2004年京都大学農学部生物機能科学科卒業/2009年京都大学大学院農学研究科博士後期課程修了(農学博士)/同年ウィスコンシン大学生化学部門ポスドク研究員/2012年同大学同部門アシスタントサイエンティストならびに米国エネルギー省バイオエネルギー研究センター(GLBRC)サイエンティストを兼任/2014年京都大学大学院農学研究科助教/2015年同大学生存圏研究所准教授、現在に至る。<受賞>2012年アメリカ植物科学会 Robert Rabson Award /2015年日本木材学会奨励賞<趣味>散歩とコーヒー。