

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H06198

研究課題名(和文) 化学プローブを活用した木質形成の動的イメージング解析法の開発と応用

研究課題名(英文) Development and Applications of Chemical Probes for Visualization of Plant Cell Wall Lignification

研究代表者

飛松 裕基 (Tobimatsu, Yuki)

京都大学・生存圏研究所・准教授

研究者番号：20734221

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 18,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、木質バイオマスの利用拡大に向けた基盤研究として、木質細胞壁の形成や利用に関わる種々の研究に適用可能な植物細胞壁のイメージングツールの開発と応用を行った。木質の形成過程、特に細胞壁に芳香族高分子リグニンが沈着する過程を簡便かつ高感度に検出する独自の合成化学プローブを活用して、様々な植物組織における木質形成過程のイメージング解析を国内外の共同研究者とともにを行った。得られたイメージング解析データに基づき、各植物種・組織特異的な木質細胞壁形成のダイナミクスに関わる新知見を得た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、従来困難であった木質細胞壁形成の簡便かつ高感度なイメージング解析を可能とする新手法を開発し、それを活用して木質形成の分子機構に関わる様々な新知見を得た。これらは、陸上植物の進化や環境適応と密接に関わる植物細胞壁の構造・形成・機能の理解に大きく寄与するとともに、持続型社会構築を担う木質バイオマス利用の促進のための基盤構築に貢献する成果である。

研究成果の概要(英文)：In this project, we have developed a new tool for visualizing plant cell wall lignification by using synthetic chemical probes. The developed method can be implemented in various research settings aiming to investigate the elusive mechanisms of plant cell wall development and ultimately facilitate the use of plant cell wall materials as sustainable biomass resource. With collaborators, we explore the utility of the developed chemical probes to visualize the dynamics of plant cell wall lignification processes in various plant tissues and obtained several new insights into the molecular mechanisms associated with the development of plant cell walls.

研究分野：木質科学・植物代謝機能化学

キーワード：リグニン 植物細胞壁 木質バイオマス 生体イメージング 蛍光プローブ クリックケミストリー

## 1. 研究開始当初の背景

維管束植物は、進化の過程で、乾燥、重力、紫外線など、過酷な陸上環境ストレスに適応するために、細胞壁を木化 (cell wall lignification) する固有の細胞分化機構を獲得した。とりわけ、芳香族高分子リグニンで強固に補強された木質細胞壁 (二次細胞壁) の発達は、細胞壁の構造支持機能と水分通導機能の飛躍的な向上をもたらし、維管束植物の大型化と現在まで続く大繁栄を可能とした。多くの高等植物においては、維管束細胞に限らず、例えば、種皮や果皮の厚壁細胞、葯の側膜細胞 (内被)、根の内皮細胞 (カスパリー線)、器官脱離に寄与する離層細胞など、様々な器官・組織で木化が見られる。また、病傷害にตอบสนองして木化が進行し、リグニンが病原菌の蔓延を防ぐ防護壁として機能することも知られている。すなわち、木質細胞壁形成の分子機構を明らかにすることは、陸上植物の進化の道筋と環境適応の仕組みを紐解く鍵となる。一方、木質細胞壁は持続型社会構築を担う再生可能資源でもある。木質バイオマスは、現在確認されている陸上バイオマスの中で最も賦存量が多く、そのうち利用可能なものの大半は森林の木材や農作物の非食用部に蓄積された木質細胞壁である。深刻化する環境問題やエネルギー問題を背景に、木質バイオマスから燃料や有用化成品を作り出す循環型資源利用システム (バイオリファイナリー) の構築が近年一層強く求められている。従って、複雑多様な木質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、持続型社会の構築に資する新たなテクノロジーの創出にも寄与する [1,2]

植物体内における細胞壁形成プロセスの解析には、関連の遺伝子やその転写産物、代謝物の解析などに加え、組織・細胞レベルでの形態学的観察が必須である。近年、蛍光タンパク質を利用した生体イメージング技術の発達により、細胞壁形成に関与する遺伝子及びその転写産物の生体内動態に関わる知見の蓄積が急速に進んでいる。その一方、様々な技術開発が進められているものの、木質細胞壁構成成分 (リグニン及び多糖) やその前駆体を生体内で選択的に可視化する技術は乏しく、それらの生体内動態に関わる知見は著しく不足している。これに起因して、「細胞壁形成のタイミング・パターン制御機構」や「細胞壁前駆物質の輸送・貯蔵機構」といった、木質細胞壁形成の根幹を成す仕組みの多くが依然として未解明のままである [3,4]

生合成プロセスに一定の柔軟性を持つリグニンは、適切に分子修飾されたリグニンモノマー (モノリグノール) ミミックを代謝的に取り込むことが知られている。この点に着目して、研究代表者らは、合成モノリグノールプローブ (蛍光色素タグ付きモノリグノール及びケミカルレポータータグ付きモノリグノール) を活用した細胞壁リグニンの生体蛍光標識法を世界に先駆けて開発してきた (図1) [5-8]。本研究では、これら合成モノリグノールプローブを利用した細胞壁イメージング法のさらなる高度化と応用を図る研究を行った。

## 2. 研究の目的

本研究では、木質細胞壁の形成や利用に関わる種々の研究に適用可能な生体イメージングツールの開発と応用を主な目的とした。研究代表者らが独自に開発してきた合成モノリグノールプローブ群を活用した木質細胞壁の生体蛍光標識法のさらなる高度化を図り、それを活用した様々な植物組織における木質形成過程のイメージング解析を国内外の共同研究者とともにを行った。

## 3. 研究の方法

まず、蛍光色素タグ付きモノリグノール [5-7] 及びケミカルレポータータグ付きモノリグノール [8] の拡充 (パリエーションの追加と大量合成) を行った。次に、それらモノリグノールプローブを用いて、これまで未検討であったモデル植物シロイヌナズナにおける木質細胞壁形成のタイムラプス観察や蛍光タンパク質との同時観察などを検討した。また、国内外の共同研究者とともに、シロイヌナズナ、ヒノキ、ストライガ、ポプラなど、様々な植物組織における細胞壁形成過程のイメージング解析を行い、各植物種・組織特異的な木質細胞壁形成に関わる遺伝子群の同定・機能解析を行った。

## 4. 研究成果

### 4-1. 合成モノリグノールプローブの拡充

これまでに合成した蛍光色素タグ付きモノリグノール及びケミカルレポータータグ付きモノリグノールプローブを図1Cに示す。本研究完了までに、天然リグニンの主要な前駆体である H 型、G 型及び S 型モノリグノール、G 型モノリグノール配糖体 (コニフェリン) の側鎖  $\gamma$  位にアルキルスパーサーを介して蛍光色素 (DMAC あるいは NBD) を導入した蛍光色素タグ付きモノリグノールプローブ (図1A,C) ならびに生体直行型クリックケミストリーを介して蛍光標識を

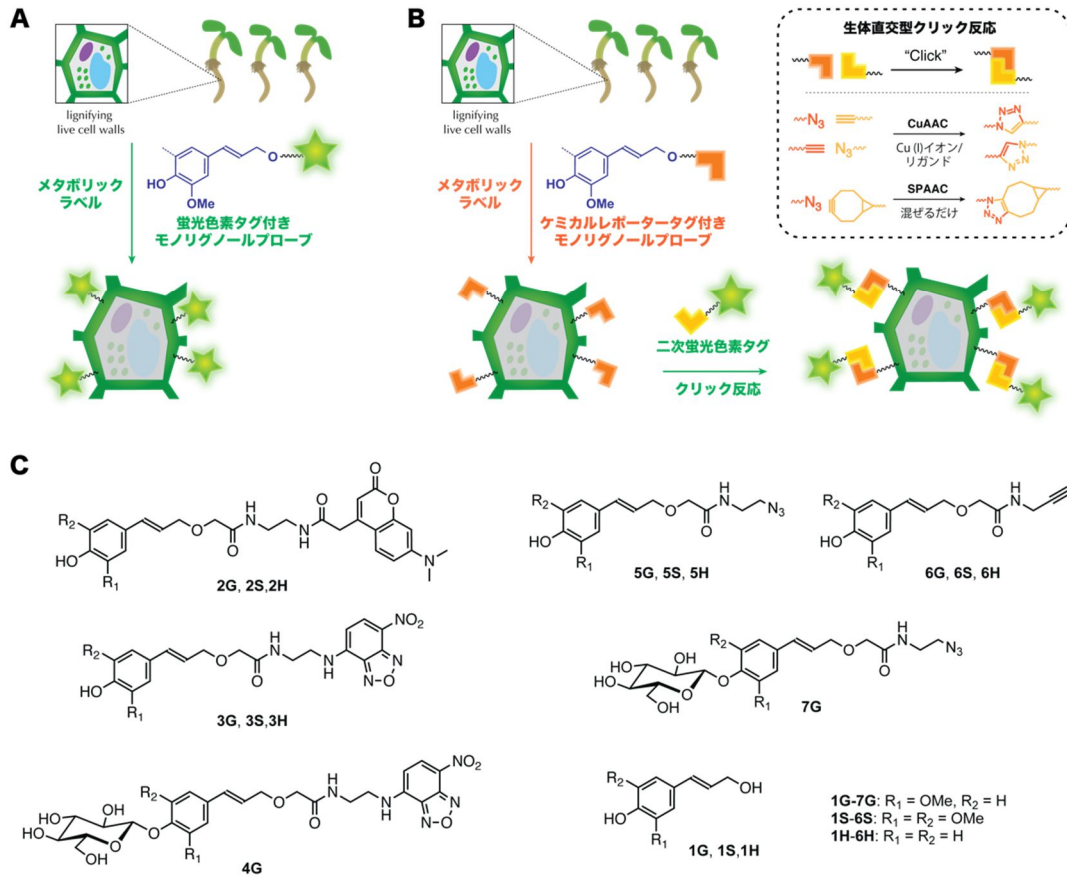


図. 1 (A) 蛍光標識タグ付きモノリグノールによる細胞壁の生体蛍光標識。  
 (B) ケミカルレポータータグ付きモノリグノールによる細胞壁の生体蛍光標識。  
 (C) これまでに合成したモノリグノールプローブ

行うケミカルレポーター(アジドあるいはアルキン)を導入したケミカルレポータータグ付きモノリグノールプローブ(図 1B,C)を揃えた。また、モノリグノールの活性部位であるフェノール性水酸基をアシル基で保護し、生細胞内導入後に非選択的脱アシル化を介して、活性化されるように設計した新規プローブも合成した。化学合成スキームを確立するとともに以降の実験で活用する主要なプローブについては大量合成を行った。

#### 4-2 . シロイヌナズナ実生における木質細胞壁形成のタイムラプス観察

本研究開始までに、蛍光色素タグ付きモノリグノールプローブ及びケミカルレポータータグ付きモノリグノールプローブによるモデル植物シロイヌナズナの茎切片や実生の根の蛍光標識実験の基本プロトコルを確立している。特に、シロイヌナズナ実生を用いた実験では、標識した実生の根を、そのまま共焦点レーザー顕微鏡を用いて直接観察することで、切片の調製や透明化処理などを行わずとも、木質細胞壁形成が活発な根の木部やカスパー線や原生木部に強い蛍光が観察される一方、伸長領域上方の後生木部は培養開始から 2-4 h で蛍光が観察された。

一方、これまでのイメージング実験では、一定時間、モノリグノールプローブで処理した植物試料のスナップショット観察に終始してきたが、本研究では、シロイヌナズナ実生におけるパルスチェイス法を利用した木質細胞壁形成のタイムラプス観察を行い、モノリグノールプローブにより標識される領域(木質細胞壁形成が活発な領域)が時間とともに徐々に変化していく様子を経時的に解析することにも成功した。アルキントグ付き G 型モノリグノールプローブを使った標準的な標識実験では、培養開始直後から伸長領域下方にカスパー線や原生木部に強い蛍光が観察される一方、伸長領域上方の後生木部は培養開始から 2-4 h で蛍光が観察された。

また、同条件の下、G 型モノリグノールプローブ、S 型モノリグノールプローブ、あるいは G 型モノリグノール配糖体プローブを導入した場合、蛍光標識のパターンや強度に特徴的な違いが観察されることも分かった。これは、各細胞壁形成部位が活用するモノリグノール構造の違いを反映したものと考えられる。また、細胞壁形成に関与する転写因子 VND7 の蛍光タンパク質 YFP との融合タンパク質を発現する形質転換シロイヌナズナ [9][出村拓博士、大谷美沙都博

士、久保稔博士ら（奈良先端科学技術大学院大学）提供]を用いて、VND7の局在と細胞壁へのリグニン沈着を同時追跡する実験なども行った。これらの実験結果については、さらにデータを蓄積して、論文に纏める予定である。

#### 4-3 . 種々の木質細胞壁イメージング研究への応用

本研究で開発した各種合成モノリグノールプローブを活用して、国内外の共同研究者とともに、様々な植物組織における細胞壁形成過程のイメージング解析を行い、各植物種・組織特異的な木質細胞壁形成に関わる遺伝子群の同定・機能解析などを行った。平出秀人博士、高部圭司博士、吉永新博士ら（京都大学）とは、針葉樹ヒノキの圧縮あて材における細胞壁形成過程をH/G/S型蛍光色素タグ付きモノリグノールを用いたイメージング解析により比較し、あて材特異的に発現し、H型モノリグノールを優先的に酸化するラッカーゼの同定に成功した[10,11]。Ohkmae K Park 博士ら（高麗大学）との共同研究では、シロイヌナズナにおいて病原性細菌の侵入にตอบสนองして形成されるリグニン拡散障壁のイメージング解析を行い、リグニン拡散障壁の形成サイトを誘導する CASPARIAN STRIP MEMBRANE DOMAIN PROTEIN (CASP) LIKE PROTEINS (CASPLs) の同定に貢献した[12]。また、Songkui Cui 博士及び吉田聡子博士ら（奈良先端科学技術大学院大学）は寄生植物ストライガの吸器形成過程のイメージング解析に[13]。船田良博士ら（東京農工大学）はポプラ培養細胞の管状要素誘導系におけるリグニン沈着の可視化[14]に蛍光色素タグ付きモノリグノール等を活用している。さらに、北岡卓也博士（九州大学）らとは、細胞壁形成を模倣したセルロースナノファイバーの機能化を目指す応用研究においても蛍光モノリグノールを利用したイメージング解析を利用した[15]。また Takenaka et al. は細胞壁形成に欠陥をもつシロイヌナズナ変異体の解析に蛍光色素タグ付きモノリグノールを利用している[16]。

#### 4-4 . まとめ

以上、本研究では、蛍光色素タグ付きモノリグノールプローブ及びケミカルレポータータグ付きモノリグノールプローブを用いた木質細胞壁形成の生体イメージング法をさらに高度化するとともに、様々な植物組織における細胞壁イメージング研究へと応用し、木質形成の分子機構に関わる種々の新知見を得た。申請代表者らの初期の合成モノリグノールプローブの報文[5-8]の公開以降、他の複数の研究グループからも本手法のアプローチと類似した合成プローブを用いた細胞壁イメージング法が幾つか報告されている[17-20]。これらは、本研究アプローチの有用性と注目度の高さをさらに裏づけるものと考えられる。なお、上記の成果に加えて、細胞壁形成に関わる種々の遺伝子の機能解析や様々な天然植物及び形質転換植物のリグニン解析なども実施し、「5. 主な発表論文等」に示す成果を得ている。

#### 参考文献

- [1] 飛松, 生存圏研究, 13:10-18 (2017).
- [2] 飛松, 食品・バイオにおける最新の酵素応用, pp.183-194、シーエムシー出版 (2019).
- [3] Tobimatsu Y., *Cell Chemical Biology*, 24:246-247 (2017).
- [4] Tobimatsu Y. and Schuetz M., *Current Opinion in Biotechnology*, 56: 75-81 (2019).
- [5] Tobimatsu Y. et al., *Biomacromolecules*, 12: 1752-1761 (2015).
- [6] Tobimatsu Y. et al., *The Plant Journal*, 76:357-366 (2013).
- [7] Schuetz M. et al., *Plant Physiology*, 166:798-807 (2014).
- [8] Tobimatsu Y. et al., *Chemical Communications*, 50:12262-12265 (2014).
- [9] Kubo M. et al., *Genes & Development*, 19:1855-1860 (2005).
- [10] 平出ら, 第 69 回日本木材学会大会, 札幌 (2019).
- [11] Hiraide H. et al., *manuscript under review*.
- [12] Lee M.-H. et al., *The EMBO Journal*, e101948 (2019).
- [13] Cui S. et al., 第 61 回日本植物生理学会年会, 大阪 (2019).
- [14] 吉田ら, 第 68 回日本木材学会大会, 京都 (2018).
- [15] Kanomata K. et al., *ACS Sustainable Chemistry and Engineering*, 8:1185-1194 (2020).
- [16] Takenaka Y. et al., *Plant Cell*, 20:2663-2676 (2018).
- [17] Bukowski N. et al., *Bioconjugate Chemistry*, 25:2189-2196 (2014).
- [18] Pandey J.L. et al., *PLoS ONE*, 10: e0121334 (2015).
- [19] Lion C. et al., *Cell Chemical Biology*, 24:326-317 (2017).
- [20] Simon C. et al., *Angewandte Chemie*, 130:16907-16913 (2018).

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計21件（うち査読付論文 20件 / うち国際共著 12件 / うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Yasuyuki Miyagawa, Yuki Tobimatsu, Pui Ying Lam, Takahito Mizukami, Sayaka Sakurai, Hiroshi Kamitakahara, Toshiyuki Takano	4. 巻 in press
2. 論文標題 Possible mechanisms for generation of phenyl-glycoside-type lignin-carbohydrate linkages in lignification with monolignol glucosides	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Takuji Miyamoto, Rie Takada, Yuki Tobimatsu, Shiro Suzuki, Masaomi Yamamura, Keishi Osakabe, Yuriko Osakabe, Masahiro Sakamoto, Toshiaki Umezawa	4. 巻 in press
2. 論文標題 Double knockout of OsWRKY36 and OsWRKY102 boosts lignification with altering culm morphology of rice.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.plantsci.2020.110466	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 Andy CW Lui, Pui Ying Lam, Chan Kwun-Ho, Lanxiang Wang, Yuki Tobimatsu, Clive Lo	4. 巻 in press
2. 論文標題 Convergent recruitment of 5' hydroxylase activities by CYP75B flavonoid B ring hydroxylases for tricin biosynthesis in Medicago legumes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16498	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 Jinshan Gui, Pui Ying Lam, Yuki Tobimatsu, Jiayan Sun, Cheng Huang, Shumin Cao, Yu Zhong, Toshiaki Umezawa, Laigeng Li	4. 巻 226
2. 論文標題 Fiber specific regulation of lignin biosynthesis improves biomass quality in Populus	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1074-1087
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16411	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 Kyohei Kanomata, Naoya Fukuda, Takuma Miyata, Pui Ying Lam, Toshiyuki Takano, Yuki Tobimatsu, Takuya Kitaoka	4. 巻 8
2. 論文標題 Lignin-inspired surface modification of nanocellulose by enzyme-catalyzed radical coupling of coniferyl alcohol in Pickering emulsion	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 ACS Sustainable Chemistry and Engineering	6. 最初と最後の頁 1185-1194
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acssuschemeng.9b06291	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 Andri Fadillah Martin, Yuki Tobimatsu, Ryosuke Kusumi, Naoyuki Matsumoto, Takuji Miyamoto, Pui Ying Lam, Masaomi Yamamura, Taichi Koshiba, Masahiro Sakamoto, Toshiaki Umezawa	4. 巻 9
2. 論文標題 Altered lignocellulose chemical structure and molecular assembly in CINNAMYL ALCOHOL DEHYDROGENASE-deficient rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 17153
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-53156-8	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 Myoung Hoon Lee, Hwi Seong Jeon, Seu Ha Kim, Joo Hee Chung, Daniele Roppolo, Hye Jung Lee, Hong Joo Cho, Yuki Tobimatsu, John Ralph & Ohkmae K Park	4. 巻 -
2. 論文標題 Lignin based barrier restricts pathogens to the infection site and confers resistance in plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The EMBO Journal	6. 最初と最後の頁 e101948
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.15252/embj.2019101948	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 Pui Ying Lam, Yuki Tobimatsu, Naoyuki Matsumoto, Shiro Suzuki, Wu Lan, Yuri Takeda, Masaomi Yamamura, Masahiro Sakamoto, John Ralph, Clive Lo & Toshiaki Umezawa	4. 巻 9
2. 論文標題 OsCALdOMT1 is a bifunctional O-methyltransferase involved in the biosynthesis of triclin-lignins in rice cell walls	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 11597
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-47957-0	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 Pui Ying Lam, Andy Lui, Masaomi Yamamura, Lanxiang Wang, Yuri Takeda, Shiro Suzuki, Hongjia Liu, Fu-Yuan Zhu, Mo-Xian Chen, Jian-Hua Zhang, Toshiaki Umezawa, Yuki Tobimatsu, Clive Lo	4. 巻 223
2. 論文標題 Recruitment of specific flavonoid B-ring hydroxylases for two independent biosynthesis pathways of flavone-derived metabolites in grasses	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 2014-2019
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.15795	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 Tobimatsu Yuki, Schuetz Mathias	4. 巻 56
2. 論文標題 Lignin polymerization: how do plants manage the chemistry so well?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Opinion in Biotechnology	6. 最初と最後の頁 75-81
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.copbio.2018.10.001	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 Lam Pui Ying, Lui Andy C.W., Yamamura Masaomi, Wang Lanxiang, Takeda Yuri, Suzuki Shiro, Liu Hongjia, Zhu Fu Yuan, Chen Mo Xian, Zhang Jianhua, Umezawa Toshiaki, Tobimatsu Yuki, Lo Clive	4. 巻 in press
2. 論文標題 Recruitment of specific flavonoid B ring hydroxylases for two independent biosynthesis pathways of flavone derived metabolites in grasses	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.15795	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 Miyamoto Takuji, Takada Rie, Tobimatsu Yuki, Takeda Yuri, Suzuki Shiro, Yamamura Masaomi, Osakabe Keishi, Osakabe Yuriko, Sakamoto Masahiro, Umezawa Toshiaki	4. 巻 98
2. 論文標題 OsMYB108 loss of function enriches p coumaroylated and triclin lignin units in rice cell walls	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 975-987
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14290	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 Mutuku J. Musembi, Cui Songkui, Hori Chiaki, Takeda Yuri, Tobimatsu Yuki, Nakabayashi Ryo, Mori Tetsuya, Saito Kazuki, Demura Taku, Umezawa Toshiaki, Yoshida Satoko, Shirasu Ken	4. 巻 179
2. 論文標題 The Structural Integrity of Lignin Is Crucial for Resistance against Striga hermonthica Parasitism in Rice	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 1796-1809
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1104/pp.18.01133	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 Takeda Yuri, Tobimatsu Yuki, Yamamura Masaomi, Takano Toshiyuki, Sakamoto Masahiro, Umezawa Toshiaki	4. 巻 65
2. 論文標題 Comparative evaluations of lignocellulose reactivity and usability in transgenic rice plants with altered lignin composition	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Wood Science	6. 最初と最後の頁 6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s10086-019-1784-6	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 Takeda Yuri, Suzuki Shiro, Tobimatsu Yuki, Osakabe Keishi, Osakabe Yuriko, Ragamustari Safendri K., Sakamoto Masahiro, Umezawa Toshiaki	4. 巻 97
2. 論文標題 Lignin characterization of rice CONIFERALDEHYDE 5-HYDROXYLASE loss-of-function mutants generated with the CRISPR/Cas9 system	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 543-554
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.14141	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 Takeda Yuri, Tobimatsu Yuki, Karlen Steven D., Koshiba Taichi, Suzuki Shiro, Yamamura Masaomi, Murakami Shinya, Mukai Mai, Hattori Takefumi, Osakabe Keishi, Ralph John, Sakamoto Masahiro, Umezawa Toshiaki	4. 巻 95
2. 論文標題 Downregulation of p-COUMAROYL ESTER 3-HYDROXYLASE in rice leads to altered cell wall structures and improves biomass saccharification	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Plant Journal	6. 最初と最後の頁 796-811
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tpj.13988	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 Lam PY, Tobimatsu Y, Takeda Y, Suzuki S, Yamamura M, Umezawa T, Lo C.	4. 巻 174
2. 論文標題 Disrupting Flavone Synthase II alters lignin and improves biomass digestibility	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 972-985
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1104/pp.16.01973">https://doi.org/10.1104/pp.16.01973</a>	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 Tarmadi D, Tobimatsu Y, Yamamura M, Miyamoto T, Miyagawa Y, Umezawa T, Yoshimura T.	4. 巻 8
2. 論文標題 NMR studies on lignocellulose deconstructions in the digestive system of the lower termite <i>Coptotermes formosanus</i> Shiraki	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1290
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-19562-0	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 Cui S, Wada S, Tobimatsu Y, Takeda Y, Saucet S, Takano T, Umezawa T, Shirasu K, Yoshida S	4. 巻 218
2. 論文標題 Host lignin composition affects haustorium induction in the parasitic plants <i>Phtheirospermum japonicum</i> and <i>Striga hermonthica</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 710-723
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.15033.	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 飛松裕基	4. 巻 13
2. 論文標題 植物と人を支える細胞壁の科学	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 生存圏研究	6. 最初と最後の頁 10-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Yuki Tobimatsu	4. 巻 24
2. 論文標題 A ' 'Double Click' ' for Illuminating Plant Cell Walls	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Cell Chemical Biology	6. 最初と最後の頁 246-247
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="http://dx.doi.org/10.1016/j.chembiol.2017.03.007">http://dx.doi.org/10.1016/j.chembiol.2017.03.007</a>	査読の有無 無
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 -

[学会発表] 計18件 (うち招待講演 11件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 Cui Songkui, Yuri Takeda, Yuki Tobimatsu, Satoko Yoshida
2. 発表標題 Bioimaging of fluorophore-tagged monolignols reveals lignification in the parasitic plant organ haustorium
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 平出秀人、飛松裕基、福島和彦、松下泰幸、小林優、吉永新、高部圭司
2. 発表標題 ヒノキ圧縮あて材における G および H リグニンの沈着に関わるラッカーゼ (CoLac1 と CoLac3)
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 福田直弥、鹿又喬平、宮田拓摩、Pui Ying Lam、高野俊幸、飛松裕基、北岡卓也
2. 発表標題 樹木の木化に学ぶ Pickering エマルションを用いた ナノセルロースの表面修飾
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 イネ科バイオマスの特徴付けるリグニンの構造多様性とその形成制御
3. 学会等名 岡山大学資源植物科学研究所 第3回作物イノベーション研究セミナー・植物機能性成分研究の最前線（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Hideto Hiraide, Yuki Tobimatsu, Yasuyuki Matsushita, Kazuhiko Fukushima, Masaru Kobayashi, Arata Yoshinaga, Keiji Takabe
2. 発表標題 A laccase oxidizes p-coumaryl alcohol in the compression wood cell walls of Japanese cypress
3. 学会等名 1st International Lignin Symposium (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 植物細胞壁の形成と制御 -持続可能なバイオ燃料・有用化成品の生産に向けて-
3. 学会等名 第33回京都大学宇治キャンパス産学交流会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 平出秀人, 飛松裕基, 吉永新, 高部圭司
2. 発表標題 ヒノキ圧縮あて材分化中木部においてラッカーゼのp-クマリルアルコール酸化重合活性を可視化する
3. 学会等名 第69回日本木材学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 代謝工学で探るセルロース系多糖とリグニンの微妙な関係：リグニン改変組換え植物におけるリグノセルロース特性の変化について
3. 学会等名 セルロース学会北海道・東北支部セミナー：何が問題、セルロース（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 代謝工学で探る細胞壁超分子構造に及ぼすリグニンの寄与
3. 学会等名 第3回動的木材化学懇談会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 平出秀人、飛松裕基、吉永新、高部圭司
2. 発表標題 ヒノキ圧縮あて材細胞壁においてラッカーゼの p-クマリルアルコール取込み能力を可視化する
3. 学会等名 第63回リグニン討論会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 自然に学ぶ木質の新デザイン：リグニンの多様性と可変性
3. 学会等名 第10回木質科学シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yuki Tobimatsu
2. 発表標題 Plant Cell Wall Structure and Chemistry
3. 学会等名 Humanosphere Science School 2017 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yuki Tobimatsu
2. 発表標題 Secondary Cell Wall Formation and Lignification: Diversity, Flexibility, and Scope for Improvement
3. 学会等名 SATREPS Capacity Developmental Seminar (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 組換え植物で探るリグニン化学構造の進化的変化の意味とバイオマス利用へのインパクト
3. 学会等名 第2回動的木材化学懇談会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 吉田裕子, 山岸祐介, 飛松裕基, 梅澤俊明, 半 智史, 船田 良
2. 発表標題 蛍光プローブによるポプラ培養細胞の管状要素誘導系におけるリグニン沈着の可視化
3. 学会等名 第68回日本木材学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yuki Tobimatsu
2. 発表標題 Plant Cell Wall Lignification: Diversity, Flexibility, and Scope for Improvement
3. 学会等名 The Hong Kong University Plant Evolution & Adaptation Workshop 2016 INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 植物と人を“支える”細胞壁の科学
3. 学会等名 第13回生存圏研究所公開講演(招待講演)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 飛松裕基
2. 発表標題 細胞壁リグニンの多様性とバイオマス利用に向けた構造改変
3. 学会等名 第1回生物資源・次世代農業セミナー「循環型炭素資源－植物 細胞壁の研究」(招待講演)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計5件

1. 著者名 飛松裕基	4. 発行年 2020年
2. 出版社 シーエムシー出版	5. 総ページ数 -
3. 書名 リグニン利活用のための最新技術動向	

1. 著者名 飛松裕基	4. 発行年 2019年
2. 出版社 シーエムシー出版	5. 総ページ数 -
3. 書名 食品・バイオにおける最新の酵素応用	

1. 著者名 飛松裕基, Pui Ying Lam, 梅澤俊明, Clive Lo	4. 発行年 2019年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 -
3. 書名 月刊 アグリバイオ 2019年6月号	

1. 著者名 Yuki Tobimatsu, Toshiyuki Takano, Toshiaki Umezawa, and John Ralph	4. 発行年 2019年
2. 出版社 Nova Science Publishers Inc.	5. 総ページ数 -
3. 書名 Lignin: Biosynthesis, Functions, and Economic Significance	

1. 著者名 飛松裕基	4. 発行年 2019年
2. 出版社 シーエムシー出版	5. 総ページ数 -
3. 書名 月刊 バイオインダストリー 2019年6月号	

〔産業財産権〕

〔その他〕

マンガ 生存圏って何?? 「植物細胞壁ってナニ」(原作:飛松裕基 作画:田中翔斗)  
[http://www.rish.kyoto-u.ac.jp/logos/wp-content/uploads/2015/11/Manga\\_020\\_No.18\\_Cell\\_wall\\_ja.pdf](http://www.rish.kyoto-u.ac.jp/logos/wp-content/uploads/2015/11/Manga_020_No.18_Cell_wall_ja.pdf)

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
研究協力者	R a l p h J o h n  (Ralph John)	ウィスコンシン大学・Deaprtment of Biochemistry・Professor	
研究協力者	平出 秀人  (Hiraide Hideto)	京都大学・農学研究科・研究員  (14301)	
研究協力者	P a r k O h k m a e  (Park Ohkmae)	高麗大学校・Deaprtment of Life Sciences・Professor	
連携研究者	高野 俊幸  (Toshiyuki Takano)  (50335303)	京都大学・農学研究科・教授  (14301)	
連携研究者	梅澤 俊明  (Toshiaki Umezawa)  (80151926)	京都大学・生存圏研究所・教授  (14301)	



## 6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携研究者	高部 圭司 (Takabe Keiji) (70183449)	京都大学・農学研究科・教授  (14301)	
連携研究者	吉永 新 (Yoshinaga Arata) (60273489)	京都大学・農学研究科・准教授  (14301)	
連携研究者	出村 拓 (Demura Taku) (40272009)	奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・教授  (14603)	
連携研究者	大谷 美沙都 (Ohtani Misato) (60435633)	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・准教授  (12601)	
連携研究者	久保 稔 (Kubo Minoru) (30342778)	熊本大学・大学院先端科学研究部・特任講師  (17401)	
連携研究者	吉田 聡子 (Yoshida Satoko) (20450421)	奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・特任准教授  (14603)	
連携研究者	S o n g k u i C u i (Songkui Cui) (20712532)	奈良先端科学技術大学院大学・バイオサイエンス研究科・特任助教  (14603)	
連携研究者	船田 良 (Funada Ryo) (20192734)	東京農工大学・農学研究科・教授  (12605)	

## 6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携 研究者	北岡 卓也  (Ki taoka Takuya)  (90304766)	九州大学・農学研究院・教授    (17102)	