

令和元年6月12日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2016～2018

課題番号：16K14958

研究課題名（和文）リグニンの新規主要構造であるリグニン-フラボノイド共重合体の形成・機能と応用展開

研究課題名（英文）Biosynthesis and Bioengineering of flavonolignins: a new and unique component of grass lignins

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） 2,900,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は、イネ科植物が蓄積するリグノセルロース（細胞壁）の主要構成成分として比較的最近見出されたリグニン-フラボノイド共重合体（フラボノリグニン）の形成機構とイネ科バイオマスの利用性に及ぼす影響の解明を目的とした。イネ科モデル植物としてイネを用い、フラボノリグニンの形成に関わる各種フラボノイド酵素遺伝子を同定し、その遺伝子発現を制御した組換えイネの特性を明らかにした。とりわけ、これら各種フラボノイド生合成酵素遺伝子の代謝工学により、イネ科バイオマス中のフラボノリグニンの量と構造を改変できること、またそれによりイネ科バイオマスの利用特性の向上が可能であることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

イネ科植物は、固有の進化を遂げた一大植物群であり、食糧生産のみならず、リグノセルロース系バイオマスの利活用においても重要な植物種を多く含む。イネ科リグノセルロースの利活用を促進し、分子育種等によりその生産性や利用性のさらなる向上を図るためには、未だ不明な点が多い、イネ科植物におけるリグノセルロースの構造と形成の理解をより一層深めていくことが重要である。本研究の成果は、世界に先駆けて、イネ科植物に特有のリグノセルロース形成機構の一端を明らかにするとともに、イネ科バイオマスの利用性向上に資する新たな分子育種アプローチを提案するものである。

研究成果の概要（英文）：Grasses, covering a range of agricultural crops as well as biomass/energy crops, are a prominent plant group expected as a potent lignocellulose feedstock for the sustainable production of biofuels and biochemicals. It is becoming increasingly evident that biosynthesis and structure of lignocellulose in grasses are substantially different from those in dicots and gymnosperms. As a prime example, it was recently discovered that grass lignins incorporate tricetin, a 3',5'-dimethoxyflavone, resulting in the formation of tricetin-lignins, or flavonolignins, in cell walls. In this study, we delineated the previously overlooked flavonoid biosynthetic pathway leading to the formation of flavonolignins in rice, one of the major model grasses and a commercially important crop, and demonstrated that molecular and genetic manipulation of the identified pathway may serve as an alternative strategy to improve the biorefinery efficiency of grass biomass.

研究分野：木質科学・植物代謝工学

キーワード：リグニン フラボノイド フラボノリグニン イネ科植物 バイオマス 代謝工学

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

単子葉類イネ科植物は、固有の進化を遂げた約 12,000 種 770 属からなる一大植物群であり、リグノセルロース系バイオマスの利活用においても重要な植物種を多く含む。例えば、穀物や糖作物に代表されるイネ科農作物からは、農業残渣として膨大な量のリグノセルロースが毎年産出されている。さらに、エリアンサス、スイッチグラス、タケなどに代表される大型イネ科バイオマス植物は、とりわけ樹木を凌ぐ高いバイオマス生産性を示すことから、バイオ燃料やバイオ化成品の生産を担う新たなリグノセルロース供給源として大きく注目されている。イネ科リグノセルロースの利活用を促進し、分子育種等によりその生産性や利用性のさらなる向上を図るためには、未だ不明な点が多い、イネ科植物における細胞壁の構造と形成の理解をより一層深めていくことが重要である<sup>1)</sup>。

イネ科植物の細胞壁に蓄積されるリグノセルロースは、他の維管束植物のリグノセルロースとは大きく異なる構造的特徴を持つことが古くから指摘されてきた。最近、そのようなイネ科リグノセルロースの特異性をさらに際立たせる新たな構成要素として、フラボノリグニン(リグニン-フラボノイド共重合体)、すなわちフラボノイド(フラボン)の一種であるトリシンを含有したリグニンの存在が明らかになった<sup>2,3)</sup>。トリシンは、イネ科植物に特有のリグニンモノマーとして、従来から知られていたリグニン前駆体(モノリグノール類)とラジカルカップリングを介して共重合し、高分子リグニンへと取り込まれる<sup>2,3)</sup>。このことは、フラボノリグニンの形成とイネ科植物が固有に発達させた何らかの細胞壁機能との間に密接な関係性があることを示唆しているが、その詳細は不明である。一方、フラボノリグニンは、イネ科リグノセルロースの各種利用特性に対しても少なからず影響しているものと推測され、持続型社会構築を担うイネ科植物の新たな育種ターゲットとしても興味深い。

### 2. 研究の目的

本研究では、イネ科植物における特異なリグノセルロースの形成機構を明らかにし、分子育種を通じたイネ科リグノセルロースの生産性と利用性の向上に向けた基盤情報を得ることを目的とする。とりわけ、イネ科植物に特有のリグノセルロース構成要素として最近見出されたフラボノリグニンに着目し、その生合成代謝経路の解明と代謝工学的改変を検討した。

### 3. 研究の方法

イネ科モデル植物としてイネ(*Oryza sativa*)を用い、本研究以前には殆ど検討の行われていなかったフラボノリグニンの形成に寄与するフラボノイド生合成酵素・遺伝子の機能解析を行った。さらに、同定したフラボノイド合成遺伝子群の発現制御によりフラボノリグニンの量と構造を改変した形質転換イネの特性解析を行い、イネの生育特性、細胞壁形成、バイオマス利用特性に及ぼすフラボノリグニンの寄与について究明を行った。

### 4. 研究成果

フラボンの一員であるトリシンは、他のフラボノイド類とともにイネ科リグニンを構成するモノリグノール類やケイ皮酸類と同様に、フェニルアラニンとチロシンから生合成される。その生合成経路は、モノリグノール類やケイ皮酸類との共通前駆体である *p*-クマロイル CoA、他のフラボノイド類との共通前駆体であるナリングエンを経て、C 環への二重結合の導入によるフラボン骨格の形成と引き続く一連の芳香核水酸化と *O*-メチル化反応による B 環の修飾からなると考えられている(図 1)。イネ科植物には、トリシン誘導体を含む様々な低分子フラボン類の存在が確認されており、それらの生合成に関連付けて、種々のフラボノイド生合成酵素・遺伝子の機能解析が行われてきたが、フラボノリグニンの形成に関連付けて行われた研究は、本研究以前には殆どなかった<sup>4,5)</sup>。本研究では、ナリングエンに至る共通経路上の酵素群も含め、フラボノリグニンの形成に関与するフラボノイド生合成酵素・遺伝子の機能解析を行い、世界に先駆けて、フラボノリグニンに至るトリシン生合成経路を明らかにするとともに、フラボノリグニンの量と構造を改変した形質転換イネの作出と特性解析を行った。以下に、これまでに発表した主な研究成果を示す。

#### 4-1. フラボノリグニンの形成に寄与する 2 つの CYP 酵素

イネにおけるフラボノリグニン形成に寄与する 2 つのシトクロム P450 (CYP) 酵素、すなわち、フラボン合成酵素 II (FNSII) とアピゲニン 3'-ヒドロキシラーゼ (A3'H) / クリソエリオール 5'-ヒドロキシラーゼ (C5'H) を同定した(図 1)。研究協力者(香港大学 Clive Lo 研究室)の以前の研究により、イネの CYP93G1 と CYP75B4 は、*in vitro* でそれぞれ FNSII 活性と A3'H/C5'H 活性を示すこと、さらに、それらの機能欠損変異イネはトリシン誘導体を含む低分子フラボン類の著しい減少を示すことが分かっていた<sup>4,5)</sup>。そこで我々は、両 CYP 酵素がフラボノリグニンを与えるトリシンの生合成に関わる FNSII と A3'H/C5'H であると予測し、CYP93G1 と CYP75B4 の機能欠損変異イネのさらに詳しい性状解析を行った。

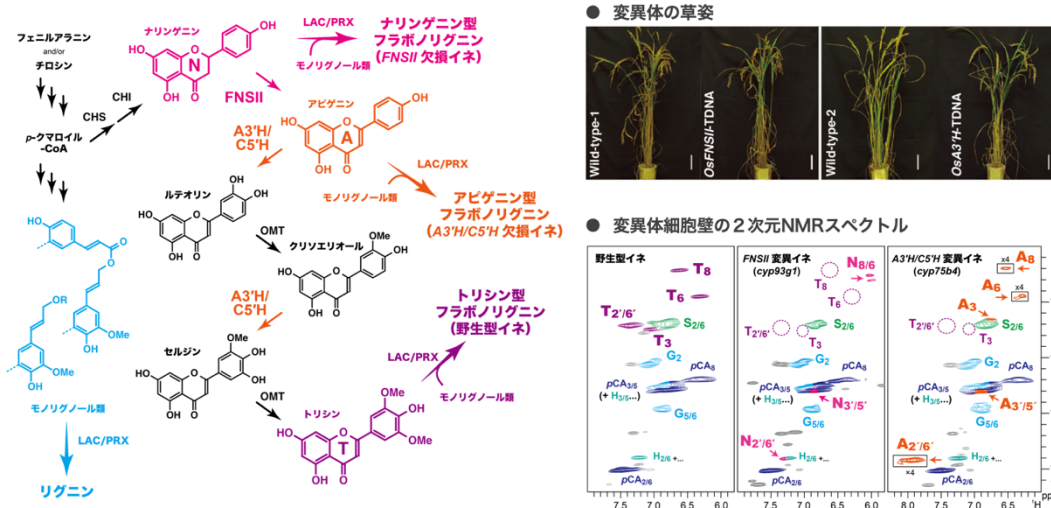


図1. イネにおけるフラボノリグニンを与えるトリシンの生合成経路とその生合成酵素の機能欠損変異体の解析 [文献 6 (Lam et al., Disrupting Flavone Synthase II alters lignin and improves biomass digestibility. *Plant Physiology*, 174:972-985, 2017, The American Society of Plant Biologists) 及び文献 7 (Lam et al., Recruitment of specific flavonoid B-ring hydroxylases for two independent biosynthesis pathways of flavone-derived metabolites in grasses. *New Phytologist*, 223: 204-219, 2019, John Wiley & Sons Inc.) から一部改訂して転載] .

CYP93G1 と CYP75B4 の T-DNA 挿入機能欠損変異イネは、少なくとも管理された実験栽培条件下では、野生型と同様の成長特性を示し、組織観察による細胞壁の形状解析においても目立った異常は見られなかった (図 1)。一方、両変異イネから調製した細胞壁試料を、各種化学分析法や多次元 NMR 法を用いて詳細に構造解析したところ、いずれもトリシヌユニットを完全に欠失したリグニンからなることが分かった (図 1)。すなわち、CYP93G1 と CYP75B4 がイネのフラボノリグニンを与えるトリシヌモノマーの生合成に必須かつ唯一の FNSII と A3'H/C5'H であることが示された<sup>6,7)</sup>。また、変異体の代謝物解析により、CYP75B4 がフラボノリグニンを含むトリシヌ誘導体の生合成に特異的に機能する一方、それと高い相同性を持つ CYP75B3 がイネの地上部に蓄積する主要な可溶性フラボノイドであるフラボン C-配糖体の生合成に特異的に機能していることも明らかにした<sup>7)</sup>。

イネ FNSII と A3'H/C5'H は、いずれもイネ科植物に特有かつよく保存された CYP サブファミリー (それぞれ 93G と 75B サブファミリー) を形成している。イネ以外の幾つかのイネ科植物 (トウモロコシ, ソルガム, スイッチグラスなど) においても、イネ FNSII (CYP93G1)-A3'H/C5'H (CYP75B4) に対応する CYP93G-CYP75B ペアが、リグニンが蓄積される植物部位・発達段階で強く遺伝子発現していることや *in vitro* でトリシヌ合成酵素活性を示すことも確認できた<sup>7)</sup>。恐らく、それら CYP93G-CYP75B ペアも各イネ科植物種におけるフラボノリグニンの形成に寄与する FNSII-A3'H/C5'H ペアとして機能しているのであろう。

一方、多次元 NMR 法による上記の CYP93G1 及び CYP75B4 の機能欠損変異イネから得た細胞壁の精密構造解析から、両変異イネの細胞壁では、トリシヌの代わりに、FNSII と A3'H/C5'H が基質とする代謝中間体であるナリンゲニンとアピゲニン少量取り込んだ非天然型のフラボノリグニンが合成されていることも分かった (図 1)<sup>6,7)</sup>。モノリグノール生合成酵素遺伝子の発現を抑制した組換え植物においても、経路上の代謝中間体やその誘導体を取り込まれた非天然型のリグニンが蓄積される例が報告されている<sup>8)</sup>。我々の研究成果は、トリシヌ生合成経路の代謝工学により、イネ科植物におけるフラボノリグニンの量と構造を改変できることを示した最初の例である。

#### 4-2. フラボノリグニンの形成に寄与するバイファンクショナルな O-メチル化酵素

イネフラボノリグニン形成に寄与する芳香核 O-メチル化酵素の同定にも成功した<sup>9)</sup>。興味深いことに、セルジンのメチル化によりトリシヌを与える O-メチル化酵素 (図 1) は、シリングルリグニンの前駆体シナピルアルコールを与える 5-ヒドロキシコニフェリルアルデヒド O-メチル化酵素 (OsCALdOMT1)<sup>10)</sup> と同一であることを明らかにした。OsCALdOMT1 を RNAi 法により発現抑制、あるいは T-DNA 挿入により機能欠損させた OsCALdOMT1 抑制イネの細胞壁を多次元 NMR 法及び各種化学分析によって解析したところ、トリシヌとともにシリングルリグニンを欠失した改変リグニンが合成されていることを明らかにした。さらに、大腸菌で発現した OsCALdOMT1 組換え酵素の活性試験を行ったところ、OsCALdOMT1 組換え酵素がトリシヌ

とシナピルアルコールを与えるセルジンと5-ヒドロキシコニフェリルアルデヒドに対に対して同程度の基質特異性を示すことも確認した。すなわち、OsCAldOMT1がイネリグニンを構成するトリシンとシリングルユニットの両方の形成に寄与するバイファンクショナルなO-メチル化酵素であることを示した<sup>9)</sup>。

#### 4-3. フラボノリグニン改変イネの細胞壁糖化性

イネ科リグノセルロースの各種利用特性に及ぼすフラボノリグニンの寄与に興味を持たれる。さしあたり、上記のFNSII, A3'H/C5'H, OsCAldOMT1抑制イネについて、バイオエタノールやバイオプラスチックの製造に用いる糖発酵原料の生産性に関連する特性として、細胞壁の酵素糖化性を評価した。その結果、いずれ変異イネも野生型を大きく上回る細胞壁糖化効率を示すことが分かった<sup>6,7,9)</sup>。これは、恐らく、糖化を阻害するトリシンユニットも含めたイネリグニン全体の量が減少したことによるものであろうと推測している。我々の研究成果は、フラボノリグニンをターゲットとしたイネ科植物の分子育種がイネ科リグノセルロースの利用性向上に有効となり得ることを示唆している<sup>6,7,9)</sup>。

#### 4-4. おわりに

本研究では、イネ科リグノセルロースに特有のフラボノリグニンの形成に関与するフラボノイド生合成酵素・遺伝子の機能解析を行い、世界に先駆けて、フラボノリグニンを与えるトリシン生合成代謝経路を明らかにするとともに、フラボノリグニンをターゲットとしたイネ科植物の分子育種がイネ科リグノセルロースの利用性向上に有効となり得ることを示した<sup>6,7,9)</sup>。合わせて関連のイネリグニンの構造・生合成・代謝工学に関する研究論文や総説の発表も行った(「5. 主な発表論文等」)。当研究グループでは、引き続き、フラボノリグニンの形成に関与するイネ科植物特有の各種酵素・転写因子のさらなる機能解析を行っており、上記の組換えイネ以外にも、フラボノリグニンの量や構造を様々に改変した組換え植物が得られつつある。これらフラボノリグニン改変植物の特性解析を通じて、イネ科植物が固有に発達させた細胞壁機能の解明とリグノセルロース利活用の新アプローチの開拓につながる有用知見が得られるのではと期待している。

参考文献：1) Umezawa, T. (2018): *Phytochemistry Reviews*, 9: 1305-1327; 2) Lan, W. et al. (2015): *Plant Physiology*, 167: 1284-1295; 3) Lan, W. et al. (2016): *The Plant Journal*, 88: 1046-1057; 4) Lam, P.Y. et al. (2014): *Plant Physiology*, 165: 1315-1327; 5) Lam, P.Y. et al. (2015): *Plant Physiology*, 168: 1527-1536; 6) Lam, P.Y. et al. (2017): *Plant Physiology*, 174: 972-985; 7) Lam, P.Y. et al. (2019): *New Phytologist*, 223: 204-219; 8) Ralph, J. et al. (2019): *Current Opinion in Biotechnology*, 56: 240-249; 9) Lam, P.Y. et al.: manuscript under revision. 10) Koshiba et al. (2013): *Plant Biotechnology*, 30: 157-167.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 (計 14 件)

- ① Lam PY,\* Tobimatsu Y,\*† Takeda Y, Suzuki S, Yamamura M, Umezawa T, Lo C,† Disrupting Flavone Synthase II alters lignin and improves biomass digestibility, *Plant Physiology* 174: 972-985, 2017. (DOI: 10.1104/pp.16.01973) (\*:共同筆頭著者; †:共同責任著者)
- ② Yuki Tobimatsu A “Double Click” for illuminating plant cell walls, *Cell Chemical Biology* 24: 246-247, 2017. (DOI: 10.1016/j.chembiol.2017.03.007)
- ③ 飛松裕基, 植物と人を支える細胞壁の科学, 生存圏研究 13: 10-18, 2017. ([https://repository.kulib.kyoto-u.ac.jp/dspace/bitstream/2433/233097/1/rish\\_01300\\_10.pdf](https://repository.kulib.kyoto-u.ac.jp/dspace/bitstream/2433/233097/1/rish_01300_10.pdf))
- ④ Tarmadi D, Tobimatsu Y,† Yamamura M, Miyamoto T, Miyagawa Y, Umezawa T, Yoshimura T,† NMR studies on lignocellulose deconstructions in the digestive system of the lower termite *Coptotermes formosanus* Shiraki, *Scientific Reports* 8: 1290, 2018. (DOI: 10.1038/s41598-018-19562-0) (†:共同責任著者)
- ⑤ Cui S, Wada S, Tobimatsu Y, Takeda Y, Saucet S, Takano T, Umezawa T, Shirasu K, Yoshida S. Host lignin composition affects haustorium induction in the parasitic plants *Phtheirospermum japonicum* and *Striga hermonthica*, *New Phytologist* 218: 710-723, 2018. (DOI: 10.1111/nph.15033)
- ⑥ Takeda Y, Tobimatsu Y,† Karlen SD, Koshiba T, Suzuki S, Yamamura M, Murakami S, Mukai M, Hattori T, Osakabe K, Ralph J, Sakamoto M, Umezawa T,† Downregulation of p-COUMAROYL ESTER 3-HYDROXYLASE in rice leads to altered cell wall structures and improves biomass saccharification, *The Plant Journal* 95: 796-811, 2018. (DOI: 10.1111/tpj.13988) (†:共同責任著者)
- ⑦ Takeda Y, Suzuki S, Tobimatsu Y, Osakabe K, Osakabe Y, Ragamustari SK, Sakamoto M, Umezawa T, Lignin characterization of rice *CONIFERALDEHYDE 5-HYDROXYLASE* loss-of-function mutants generated with the CRISPR/Cas9 system, *The Plant Journal* 97: 543-554, 2019. (DOI: 10.1111/tpj.14141)

- ⑧ Mutuku JM, Cui S, Hori C, Takeda Y, Tobimatsu Y, Nakabayashi R, Mori T, Saito K, Demura T, Umezawa T, Yoshida S, Shirasu K, The structural integrity of lignin is crucial for resistance against *Striga hermonthica* parasitism in rice, *Plant Physiology* **179**: 1796-1809, 2019. (DOI: 10.1104/pp.18.01133)
- ⑨ Takeda Y, Tobimatsu Y,<sup>†</sup> Yamamura M, Takano T, Sakamoto M, Umezawa T,<sup>†</sup> Comparative evaluations of lignocellulose reactivity and usability in transgenic rice plants with altered lignin composition, *Journal of Wood Science* **65**: 6, 2019. (DOI: 10.1186/s10086-019-1784-6) (†:共同責任著者)
- ⑩ Tobimatsu Y,<sup>†</sup> Schuetz M,<sup>†</sup> Lignin polymerization: how do plants manage the chemistry so well? *Current Opinion in Biotechnology* **56**: 75-81, 2019. (DOI: 10.1016/j.copbio.2018.10.001) (†:共同責任著者)
- ⑪ Lam PY, Lui ACW, Yamamura M, Wang L, Takeda Y, Suzuki S, Liu H, Zhu FY, Chen MX, Zhang J, Umezawa T, Tobimatsu Y,<sup>†</sup> Lo C,<sup>†</sup> Recruitment of specific flavonoid B-ring hydroxylases for two independent biosynthesis pathways of flavone-derived metabolites in grasses, *New Phytologist* **223**: 204-219, 2019. (DOI: 10.1111/nph.15795) (†:共同責任著者)
- ⑫ Miyamoto T, Takada R, Tobimatsu Y, Takeda Y, Suzuki S, Yamamura M, Osakabe K, Osakabe Y, Sakamoto M, Umezawa T, *OsMYB108* loss-of-function enriches *p*-coumaroylated and triclin lignin units in rice cell walls, *The Plant Journal*, 98: 975-987, 2019. (DOI: 10.1111/tbj.14290)
- ⑬ 飛松裕基, Pui Ying Lam, 梅澤俊明, Clive Lo, イネ科バイオマスを特徴づけるフラボノリグニンの合成と代謝工学, 月刊アグリバイオ **3**: 66-72, 2019.
- ⑭ 飛松裕基, リグニンの構造多様性とバイオマス利用に向けた代謝工学, 月刊バイオインダストリー, 36 (423): 54-65, 2019.

[学会発表] (計 26 件)

- ① ○Tobimatsu Y, Plant Cell Wall Lignification: Diversity, Flexibility, and Scope for Improvement, The Hong Kong University Plant Evolution & Adaptation Workshop 2016, May 27, 2016. (招待講演)
- ② ○飛松裕基, 植物と人を“支える”細胞壁の科学, 第 13 回生存圏研究所公開講演会, 2016 年 10 月 23 日. (招待講演)
- ③ ○飛松裕基, NMR 法で見えてきたリグニンの最新像 -多様性と可変性: 草本リグニン、種皮リグニン、組換え植物リグニン-, 第 61 回リグニン討論会ワークショップ 1 -企画講演: リグニンの最新像と関連分野との連携-, 2016 年 10 月 27 日. (招待講演)
- ④ ○飛松裕基, イネ科バイオマスを特徴付けるフラボノリグニンの形成と代謝工学的変化, 第 1 回動的木材化学懇談会, 2016 年 12 月 3-4 日. (招待講演)
- ⑤ ○飛松裕基, 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変化, 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」2017 年 1 月 21 日 (招待講演)
- ⑥ ○飛松裕基, NMR 法で探る細胞壁リグニンの多様性と可変性, 高分子学会 17-INMR 研究会 -植物系高分子と NMR-, 2017 年 5 月 19 日. (招待講演)
- ⑦ ○飛松裕基, 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, 第 10 回木質科学シンポジウム, 2017 年 6 月 24 日. (招待講演)
- ⑧ ○Tobimatsu Y, Plant cell wall structure and chemistry, Humansphere Science School, Nov. 1-2, 2017. (招待講演)
- ⑨ ○Tobimatsu Y, Secondary cell wall formation and lignification: diversity, flexibility, and scope for improvement, SATREPS Capacity Developmental Seminar, Nov. 4, 2017. (招待講演)
- ⑩ ○飛松裕基, 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, 第 2 回動的木材化学懇談会, 2017 年 12 月 2-3 日. (招待講演)
- ⑪ Lam PY, Liu H, Tobimatsu Y, ○Clive Lo, Flavone biosynthesis in rice: pathway elucidation and manipulation for improved cell wall digestibility, The 13th International Symposium on Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, Oct.17-20, 2017. (招待講演)
- ⑫ ○Tobimatsu Y, NMR approaches for studying lignin diversity and flexibility: principles and some case studies, Lignin Gordon Research Conference, Aug. 5-10, 2018. (招待講演)
- ⑬ ○飛松裕基, 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, 第 3 回動的木材化学懇談, 2019 年 1 月 12-13 日. (招待講演)
- ⑭ ○飛松裕基, 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, 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, 2019 年 1 月 21 日. (招待講演)
- ⑮ ○Tobimatsu Y, Exploring lignin biosynthesis and bioengineering in grasses, Bioengineering of lignocellulose for clean energy production: perspectives and opportunities, Feb. 27-28, 2019. (招待講演)

他 11 件

[図書] (計 1 件)

- ① Tobimatsu Y, Takano T, Umezawa T, Ralph J, Solution-state multidimensional NMR of lignins: approaches and applications. In: Lu F. and Yue F. (eds) Lignin: Biosynthesis, Functions, and Economic Significance, pp 79-110, Nova Science Publishers Inc., Hauppauge, NY, US (2019)

[その他]

アウトリーチ活動

- ① 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))
- ② 日本学術振興会 サイエンス ダイアログ プログラム 奈良県立青翔高校「スーパーサイエンス英語 II 特別授業: Science Dialogue」(講師:Pui Ying Lam; 補助講師:飛松裕基), 2018年11月28日.

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名: 鈴木史朗

ローマ字氏名: Shiro Suzuki

所属研究機関名: 京都大学

部局名: 生存圏研究所

職名: 助教

研究者番号 (8桁): 70437268

研究分担者氏名: 梅澤俊明

ローマ字氏名: Toshiaki Umezawa

所属研究機関名: 京都大学

部局名: 生存圏研究所

職名: 教授

研究者番号 (8桁): 80151926

研究分担者氏名: 吉永新

ローマ字氏名: Arata Yoshinaga

所属研究機関名: 京都大学

部局名: 農学研究科

職名: 准教授

研究者番号 (8桁): 60273489

研究分担者氏名: 高野俊幸

ローマ字氏名: Toshiyuki Takano

所属研究機関名: 京都大学

部局名: 農学研究科

職名: 准教授

研究者番号 (8桁): 50335303

(2) 研究協力者

ローマ字氏名: Pui Ying Lam (京大大学生存圏研究所・研究員)

ローマ字氏名: Clive Lo (香港大学生物科学部・准教授)

ローマ字氏名: John Ralph (ウィスコンシン大学生化学部門・教授)

ローマ字氏名: Wu Lan (スイス連邦工科大学ローザンヌ校化学工学部門・研究員)

※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、研究者個人に帰属されます。