

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 7 日現在

機関番号：15401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04478

研究課題名(和文) 土壌伝染性青枯病菌の植物認識機構 - 走化性の徹底解明

研究課題名(英文) Study on plant targetting mechanism of soil-borne plant pathogen *Ralstonia solanacearum*

研究代表者

加藤 純一 (KATO, Junichi)

広島大学・先端物質科学研究科・教授

研究者番号：90231258

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,000,000円

研究成果の概要(和文)：細菌は常時周囲の化学物質濃度を感知し、好ましい環境に集まり、好ましくない環境から逃避する走化性と呼ばれる環境応答を示す。土壌伝染性の青枯病菌は感染宿主の農作物が植えられるとその根に接近し感染する。この過程で走化性が重要な役割を果たしていると考えられている。本研究では、青枯病菌が走化性を用いどのように宿主植物に接近し感染を果たすのかを分子生物学的に解析し、成果を得た。これまで青枯病菌の駆除は臭化メチル(オゾン層破壊物質)による土壌殺菌で行われてきた。本研究の知見は、青枯病菌の走化性を標的にした臭化メチルに頼らない環境適合型の感染防除技術の開発に寄与する。

研究成果の概要(英文)：Bacteria continuously sense chemical concentrations around cells and swim to their favorite sites or away from unfavorable sites. This behavioral responses are called chemotaxis. *Ralstonia solanacearum*, a soil-borne plant pathogen, locates its host plants by moving in soil. Chemotaxis is thought to have an important role in this early stage of infection by *R. solanacearum*. In this study, we have investigated molecular biology of *R. solanacearum* chemotaxis to understand how it locates rhizosphere of host plants and how chemotaxis is involved in plant infection. Methyl bromide is effective for controlling *R. solanacearum* infection, but its usage have been banned because it is a very strong ozone-depleting substance. It is highly expected that this study provides information valuable to establish environmentally-friendly controlling method of *R. solanacearum* wilt, which is independent on methyl bromide.

研究分野：環境バイオテクノロジー、分子生態工学、応用微生物学

キーワード：走化性 青枯病菌 物質認識機構 植物感染 植物-細菌相互作用 走化性センサー

1. 研究開始当初の背景

青枯病菌 *Ralstonia solanacearum* は様々な植物に感染し青枯病を引き起こす土壌伝染性の植物病原菌である。感染宿主にはトマト、ジャガイモ、タバコ、ナス、バナナなど重要な農作物が含まれ、世界中で農業に甚大な被害を与えている。地表に農作物が植えられると *R. solanacearum* は地中から根圏に移動し、根の傷口などの開口部から植物体内に侵入し萎凋症状(青枯病)を引き起こす。

運動性細菌が化学物質の濃度勾配を感知し、誘引物質に集積し、忌避物質からは逃避する行動的環境応答を走化性と呼ぶ。*R. solanacearum* の植物感染に至るまでの土壌中の移動では走化性が主要な役割を果たしていると考えられている。*R. solanacearum* の植物感染に走化性が関与していることが実験的に証明されたのは、21世紀に入ってからである(Yao & Allen, J. Bacteriol. 188:3697-3708 (2006))。しかし *R. solanacearum* が有する22の走化性センサーの特性化は遅々として進まず、具体的にどの物質に対する走化性が植物感染に関与しているのか不明であった。

R. solanacearum の防除は臭化メチルによる土壌燻蒸殺菌が有効である。しかし臭化メチルは強いオゾン層破壊力を持つため、ほとんどの国で使用が禁止された。そのため、早急な臭化メチルに頼らない *R. solanacearum* 防除技術の開発・確立が求められている。

2. 研究の目的

本研究の大きな目的は *R. solanacearum* の植物感染最初期段階における走化性の役割を分子レベルで解明することである。その知見は生物間相互作用の最初期段階の挙動の分子レベルでの解明というサイエンティフィックな意義を持つとともに、走化性を標的とした青枯病防除という極めてユニークな防除技術の開発に寄与すると期待される。明らかにしなければならないのは、

R. solanacearum が有する22種類の走化性センサーのリガンドの特定

植物感染に関わる走化性センサーの特定

種々の条件でのそれぞれの走化性センサー-遺伝子の発現パターンの解明

植物の成長段階に応じた植物根からの分泌物の定性的、定量的解析

であり、これらの知見を得ることで植物感染における走化性の役割の全体像を詳細に描くことができよう。

本基盤研究では上記の ~ の項目に加え、複数の走化性リガンドが存在する場合の *R. solanacearum* の走化性物質認識パターンについて研究を遂行した。

3. 研究の方法

(1) **使用菌株** 走化性の解析には優れた運動性を示す *R. solanacearum* Ps29株(JTより分譲)及びその変異株、トマト感染試験には

病原性が強い *R. solanacearum* MAFF106611株(農業生物資源バンクより分譲)およびその変異株を用いた。プラスミドの構築には *Escherichia coli* JM109株、*R. solanacearum* へのプラスミドの接合伝達には *E. coli* S17-1株(Nat Biotechnol 1:784-791 (1983))を用いた。それぞれの菌株の培養は発表雑誌論文を参照せよ。

(2) **ノンマーカ-遺伝子欠失変異導入** 遺伝子破壊用プラスミド pK19mobsacB(Gene 145:69-73 (1994))に標的遺伝子の上流と下流の断片をクローニングし接合伝達で *R. solanacearum* に導入する。その後2回の相同組み換えを経てノンマーカ-遺伝子欠失変異を生じせしめる。詳しくは発表雑誌論文およびを参照せよ。

(3) **走化性測定** 独自に開発した改良キャプラリーアッセイで走化性応答を測定する(Appl Environ Microbiol 58:2250-2254 (1992))。この方法では、試験物質+1%アガロスを固め入れたガラスキャピラリーを菌体懸濁液に挿入する。そして菌体が試験物質に応答して集積する顕微画像をビデオで記録し、後にビデオ画面上の菌体数を経時的に計数することで走化性を定量的に評価する。

(4) **植物感染試験** 内径35mm x 高さ120mmのガラス容器を用い無菌的にトマト(大型福寿)を砂耕栽培する。*R. solanacearum* の菌体懸濁液(10^4 CFU/mL)50 μ Lをトマトから2.5cm離れた地点に接種し、栽培を続ける。経日的に枯死したトマトを計数し、枯死した割合で病原性の強さを評価する。詳細は発表雑誌論文を参照せよ。

4. 研究成果

(1) 走化性センサーの特性化

・D-リンゴ酸センサー(発表雑誌論文) *R. solanacearum* は天然のリンゴ酸、L-リンゴ酸だけでなく非天然のD-リンゴ酸にも強い走化性応答を示す。D-リンゴ酸の走化性センサーを特定するために *R. solanacearum* Ps29株の走化性センサー-遺伝子破壊株ライブラリー(発表雑誌論文)のスクリーニングを行った。その結果 *R. solanacearum* GM1000 RSc1156 ホモログの破壊株でD-リンゴ酸走化性応答が低下していることを見出した。RSc1156破壊ではD-リンゴ酸走化性は完全には喪失しないことから、RSc1156以外にもD-リンゴ酸走化性センサーが存在すると予想した。すでに特定されているL-リンゴ酸センサーMcpMがD-リンゴ酸をも感知していると予想し、RSc1156とmcpMの二重破壊株を構築したところ、この株はD-リンゴ酸に応答しなくなった。二重破壊株にRSc1156およびmcpMをそれぞれ導入したところD-リンゴ酸走化性が復帰したことから両走化性センサーがD-リンゴ酸センサーであると判明した。Ps29株の18重走化性センサー-遺伝子破壊株POC18株(発表雑誌論文)にRSc1156およびmcpM

を導入した株を用い D-リンゴ酸に構造が似ている化合物に対する走化性応答を測定しそれぞれのセンサーのリガンドスペクトルを調べた。その結果 RSc1156 が感知する強い誘引物質は D-リンゴ酸と L-酒石酸、中程度の誘引物質は D-酒石酸、McpM が感知する強い誘引物質は L-リンゴ酸と D-酒石酸、中程度の誘引物質は D-リンゴ酸、コハク酸およびフマル酸であることが分かった。 *R. solanacearum* は L-酒石酸を増殖基質として資化できることから RSc1156 の本来のリガンドは L-酒石酸で D-リンゴ酸は L-酒石酸に構造が類似しているため誘引物質として認識されていると考察した。そして RSc1156 を McpT と命名した。

・ホウ酸センサー（発表雑誌論文）

100 年を越す走化性研究の中でホウ酸に対する走化性は報告されていない。 *R. solanacearum* のホウ酸走化性を発見したのは偶然の賜物である。 *R. solanacearum* は他の細菌とは異なり時たまコントロールの HEPES バッファーに強い走化性応答を示すことがあった。 HEPES バッファーの調製にはホウ酸ガラス容器を用いていたことから、ホウ酸ガラスから溶出する成分に対し走化性を示したと考え、溶出が想定される成分に対し走化性試験を行ったところ、ホウ酸に対し強い誘引応答を示すことを見出した。

Ps29 株の走化性センサー遺伝子破壊株ライブラリーをスクリーニングした結果、 *R. solanacearum* GMI1000 RS_RS17100 ホモログがホウ酸センサーであることを見出し、それを McpB と命名した。大腸菌で大量発現した McpB のリガンド結合ドメインを等温滴定微量熱量計 (ITC) で試験した結果、ホウ酸が 5.4 μ M の解離定数でリガンド結合ドメインに直接結合することが分かった。

走化性センサー細胞質内ドメイン (シグナリングドメイン) のアミノ酸配列は真正細菌の走化性センサーで良く保存されているのに対し、リガンド結合ドメインのアミノ酸配列はリガンドの多様性を反映してか多様性に富んでいる。McpB のリガンド結合領域のアミノ酸配列をクウォーリーにして Blast による相同性解析したところ、多くの細菌の走化性センサーにヒットした。それらのほとんどすべてが植物病原菌であったことから、ホウ酸への走化性は植物感染に何等かの役割を果たしているのではないかと推察される。

・負の走化性のセンサー（発表雑誌論文）

D-リンゴ酸センサーの特性化試験で種々の C4 化合物に対する走化性を測定したところ、 *R. solanacearum* は誘引物質フマル酸の cis 異性体マレイン酸に対して忌避応答を示すことを発見した (Fig. 1)。Ps29 株の走化性センサー遺伝子破壊株ライブラリーのスクリーニングから *R. solanacearum* GMI1000 RSp0303 のホモログがマレイン酸センサーであることを見出した。14 重走化性センサー破

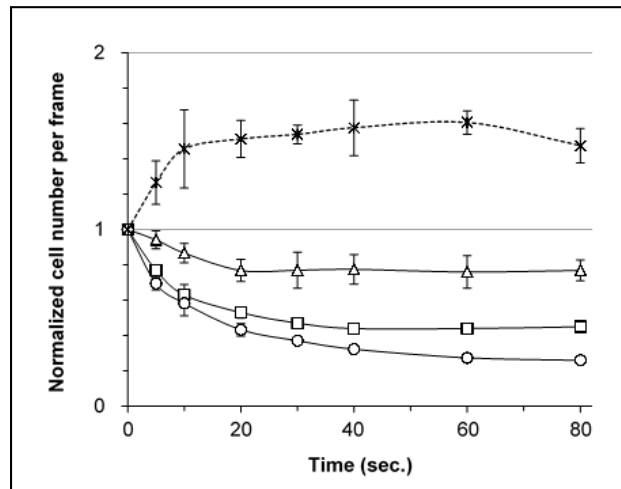


Fig. 1 マレイン酸に対する忌避応答
マレイン酸を含むキャピラリーを *R. solanacearum* Ps29 株の菌体懸濁液に挿入した後、顕微画像をビデオ録画した。x 軸は観察時間(単位は秒)、y 軸はそれぞれの観察時間での細胞数比(それぞれの観察時間のビデオ画面上の細胞数/観察開始時のビデオ画面上の細胞数)。Ps29 株はマレイン酸から逃避し、その細胞数比は経時的に減少している。忌避応答はマレイン酸濃度依存的に強くなる。マレイン酸濃度、 Δ , 5mM; \square , 2mM; \circ , 1mM; \times , 0mM(コントロール)。

壊株に RPs0303 を導入した株の特性化から、RPs0303 はマレイン酸を忌避物質として認識する一方、リン酸を誘引物質として認識することを明らかにした。このことから RPs0303 ホモログを McpP と命名した。

マレイン酸以外の忌避物質のスクリーニングを行ったところ、高濃度のエタノールが *R. solanacearum* Ps29 株の忌避応答を引き起こすことを発見した。 *R. solanacearum* Ps29 株はエタノール以外のアルコール、メタノール、プロパノール、2-プロパノール、ブタノール、1,3-プロパンジオール、プレノールにも忌避応答を示すことが分かった。エタノールセンサーを特定するために変異株ライブラリーをスクリーニングしたが、いずれの変異株も親株と同等の忌避応答を示し特定することができなかった。そこで、逐次的に走化性センサー遺伝子を欠失する多重変異株ライブラリーを構築してそれぞれのエタノール忌避応答を調べた結果、McpA、McpT、mcp09、mcpM、Mcp15 および Mcp19 の 5 センサーがエタノールセンサーであると推察された (Fig. 2)。この推察を確認するためにこの 5 センサーの遺伝子を含む 10 の走化性センサー遺伝子を破壊した株を作成しエタノール走化性を測定したところ、驚いたことに親株と同等の忌避応答を示した。これらの結果から、エタノールに対する忌避応答は特異的なセンサーのみが関与しているのではなく、不特定多数のセンサーが寄与していると考えた。

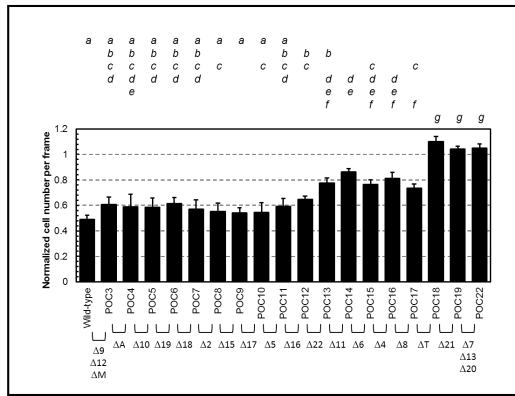


Fig. 2 Ps29 株の多重変異株のエタノールに対する忌避応答

x 軸はそれぞれの多重変異株。POC " X " の X は破壊した走化性センサー遺伝子の数を表す。株名の下にはどの遺伝子を破壊したかを示している。y 軸は 20 秒後のビデオ画面上の細胞数を観察開始時点の細胞数で割った値。忌避応答の場合その値は 1 より小さくなる。この値が 1 の時は走化性応答がないことを示す。

(2) 多重破壊株を用いた走化性センサーの特性化

(1) では走化性センサー遺伝子破壊株の「loss of function」を土台に走化性センサーの特性化を図った。しかし、当該遺伝子の発現がもともと低いもしくは発現していない場合、loss of function では特性化することはできない。そこで *R. solanacearum* が有する 22 の走化性センサー遺伝子をすべて破壊した多重破壊株(POC22 株) (発表雑誌論文) を宿主にし、特性化対象の走化性センサー遺伝子を強制発現させた株の走化性応答を調べることで特性化を行うことにした(すなわち、「gain of function」による特性化)。

Gain of function の特性化試験で面白い現象を見つけた。L-リンゴ酸センサーMcpM、アミノ酸センサーMcpA、ホウ酸センサーMcpB の遺伝子をそれぞれ単独で POC22 株に導入すると予想通り当該の走化性応答は復帰した。しかし、D-リンゴ酸センサーMcpT やリン酸センサーMcpP の遺伝子を導入しても走化性は復帰しなかった。遺伝子導入に用いたプラスミドを少数の多重破壊株に導入した場合、走化性は復帰するので、プラスミドに不具合があるわけではない。

近年、細菌の走化性センサーは、ホモダイマー、ホモダイマーのトリマー、トリマーのアレイ化というようにセンサーアレイを形成していることが分かってきた(Trends Microbiol. 23:247-256 (2015))。上記の POC22 株への *mcpT* もしくは *mcpP* 遺伝子導入の場合、うまくセンサーアレイが形成できないためにセンサー機能が発揮できないとも予想される。もうひとつの考え方として、これまで走化性センサーはホモダイマーを形成していると考えられてきたが、McpT や McpP の場合、他の走化性センサーモノマーとヘテ

ロダイマーを形成することで機能が発揮される、との予想がたてられる。いずれも極めて魅力的な研究対象であるが、極めて「重い」題材であるので、次期の研究課題としたい。

(3) 走化性センサーの植物感染への寄与

(1) で特性化できた走化性センサーの遺伝子破壊株と親株のトマト感染を比較し、それら走化性センサーの植物感染への寄与を評価した。トマト感染試験では、トマトの苗から 2.5cm 離れた地点に試験菌株を接種する。したがって *R. solanacearum* 試験菌株細胞がトマトに感染するにはこの 2.5cm の距離を移動する必要があるため、当該走化性センサーが関与する走化性が植物ターゲティングに寄与しているかを評価することができる。

D-リンゴ酸/L-酒石酸センサーMcpT の遺伝子破壊株は親株と同等のトマト感染能を示したことから、McpT が関与する走化性は少なくとも本研究の感染実験系ではトマト感染に寄与していないと言える(発表雑誌論文)。

ホウ酸センサーMcpB のホモログは植物病原菌に分布していること(発表雑誌論文)、ホウ酸は植物にとって必須な成分(細胞壁のペクチン鎖の架橋として機能)(Plant Biol. 4, 205-223 (2002))であることから、植物感染への寄与が期待される。しかし、*mcpB* 破壊株は親株と同等のトマト感染能を示した(発表雑誌論文)。ただし、この結果は想定されたものである。というのは、ホウ酸は植物の成長に必須な分子であるため、トマトの栽培にはホウ酸を含んだ培養液を用いざるをえない。この条件ではホウ酸走化性を発揮するのに必要なホウ酸の濃度勾配が形成されないため、ホウ酸走化性の植物感染への寄与の評価には不適と言える。ホウ酸走化性の植物感染寄与を評価するための試験系を工夫する必要がある。

忌避応答は植物感染への寄与よりむしろ感染防除への応用で興味ある現象である。エタノールは高濃度の時に初めて忌避応答を引き起こすので(発表雑誌論文)実用的ではない。一方、マレイン酸は mM レベルで忌避応答を引き起こすこと(Fig. 1)、また mM レベルではトマトの成長に影響を及ぼさないことから、「感染忌避剤」として期待できる。しかし、マレイン酸忌避応答は示すが感染能が低い Ps29 株以外の高感染性の *R. solanacearum* はマレイン酸忌避応答を示さなかった。これら高感染性の *R. solanacearum* 株は *mcpP* 遺伝子を保持しているし、この *mcpP* 遺伝子は Ps29 株の *mcpP* 破壊株では機能する。定量 PCR で転写を測定したところ Ps29 株では *mcpP* 遺伝子が顕著に転写されていたのに対し、高感染性の株ではほとんど転写されていなかった。したがって、高感染性の菌株がマレイン酸忌避応答を示さないのは *mcpP* 遺伝子の転写が微弱であることが原因であった(発表雑誌論文)。だとすると、マレイ

ン酸を感染忌避剤として使用するのは無理なようである。

(4) 走化性センサー遺伝子の発現パターン

走化性センサー遺伝子が転写されてセンサー蛋白質が発現して初めて走化性センサーは機能する。そこで、本研究で用いた植物感染実験系に沿って *R. solanacearum* MAFF106611 株の 22 の走化性センサー遺伝子の発現パターン（転写パターン）を調べた。測定の対象とした Ps29 細胞は、1) トマト苗を植えない砂質土壌中の細胞、2) トマト苗の根に付着している細胞、3) トマトの植物体内に存在している細胞、である。それぞれの細胞から RNA を回収して定量逆転写 PCR (qRT-PCR) によりそれぞれの走化性センサー遺伝子から転写された mRNA を定量した結果が Fig. 3 である。この結果からトマト

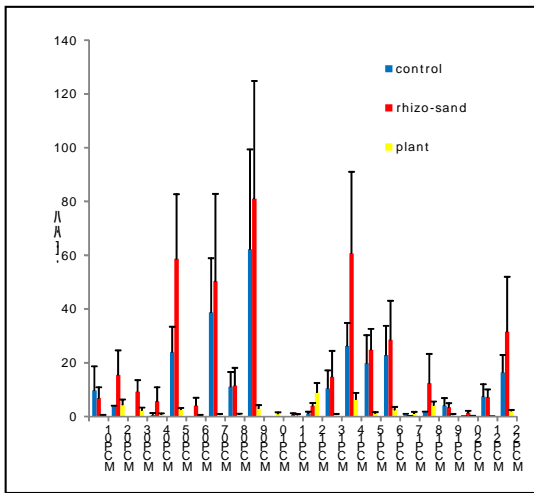


Fig. 3 *R. solanacearum* MAFF106611 株における走化性センサーの転写量

転写量は *gyrB* 遺伝子の mRNA 量で標準化した値。青のバー、対照（トマト苗を植えない砂質土壌中の細胞）；赤のバー、トマト苗の根に付着している細胞；黄色のバー、植物体内の細胞。

苗の根に付着している細胞での走化性センサー遺伝子の転写は概ね植物が存在しない状況での転写よりも高いこと、植物体内の細胞ではほとんど転写されていないことが分かる。植物根上での細胞で転写量が大いなのは Mcp05, Mcp07, Mcp07, Mcp14 (McpM) であった。McpM の転写が大いことはこの走化性センサーが植物感染に寄与していること（発表雑誌論文）と矛盾しないデータである。また Mcp01 (McpA) の転写量は小さいが、これも McpA が植物感染に寄与していないことと矛盾しない。ただ、それぞれの測定値の標準誤差は非常に大きいので、確固たる結論をだすまでには、さらなる測定を行う必要がある。

(5) 複数のリガンドが存在する中での走化性応答

自然界において単独の走化性リガンドし

が存在しないという状況は極めてまれであり、ほとんどすべての場合、複数の走化性リガンドが存在する。その時運動性細菌はどのように応答するのであろうか？それぞれの走化性リガンドが惹起する応答の「和」の応答になるのか（相加的）それとも特定の組成、濃度比率の時は相乗的になるのか？今のところ植物感染への関与が判明しているのは L-リンゴ酸に対する走化性である（発表雑誌論文）。L-リンゴ酸は多くの植物根から分泌されるごく「ありふれた」化合物である。とするならば、*R. solanacearum* はどの種類であってもよいから植物にまず接近し、その後宿主となり得る植物に感染する、というストーリーが考えられる。しかし、相乗的な応答をするのであれば、ある特定の植物（おそらくは宿主植物）に優先的に接近することも想像できよう。

そこで異なる走化性センサーによって検知されるグルタミン酸 (McpA が検知)、L-リンゴ酸 (McpM)、クエン酸 (McpP、McpC)、L-酒石酸 (McpT) を試験対象とし、単独、2~5 種混合物への走化性応答を測定、分析した。リガンドは高濃度であると走化性応答が飽和してしまうと考えられるので、走化性応答を引き起こす閾値より若干高濃度で試験を行った。もし複合リガンドに対する走化性応答が

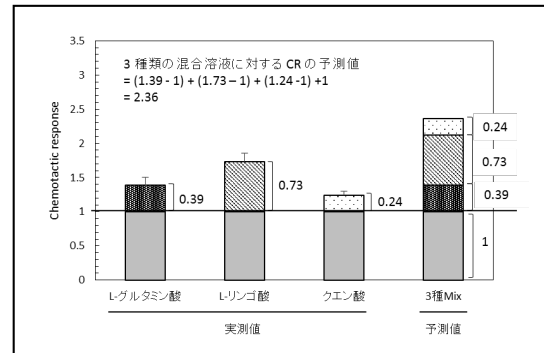


Fig. 4 複数化合物に対する走化性応答モデルの例（相加的応答）

加算的、相加的であった場合の考え方は次の通りである。混合溶液中に存在する化合物について、単独で存在する場合の走化性応答強度から応答していない基準となる 1 を差し引いたものを足し合わせる。そして、その全体に基準の 1 を足す。このモデル式で複数化合物に対する走化性応答強度を予測できるのではないかと考えた (Fig. 4)。実測値が予測値よりも大幅に大きかった場合、相乗的な応答であったと考えられる。

実験結果を Fig. 5 に示す。複合リガンドの組合せは：

- *3 種 Mix : L- グルタミン酸、クエン酸、L- リンゴ酸
- *4 種 Mix : L- グルタミン酸、クエン酸、L- リンゴ酸、フマル酸
- *5 種 Mix : L- グルタミン酸、クエン酸、L- リンゴ酸、フマル酸、L- 酒石酸

である。複合リガンドに対するいずれの応答

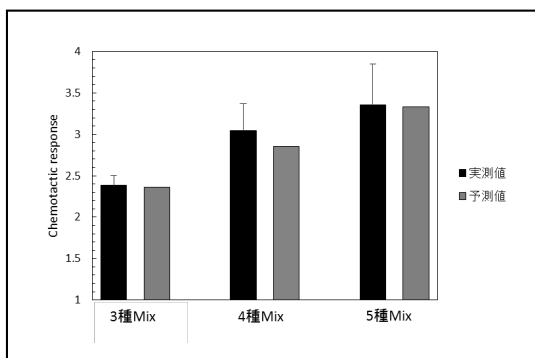


Fig. 5 混合溶液への走化性応答に関する実測値と予測値の比較

も相加的であった。この結果から少なくとも、試験した走化性センサー (McpA、McpC、McpM、McpP、McpT) の複合リガンドの感知は相加的であると結論付けた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計6件) いずれも査読付

Oku S, Hida A, Mattana T, Tajima T, Nakashimada Y, Kato J. Involvement of many chemotaxis sensors in negative chemotaxis to ethanol in *Ralstonia pseudosolanacearum* Ps29. *Microbiology*. 2017 Nov 14. doi: 10.1099/mic.0.000574 (in press).

Hida A, Oku S, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. Identification of boric acid as a novel chemoattractant and elucidation of its chemoreceptor in *Ralstonia pseudosolanacearum* Ps29. *Sci Rep*. 7(1):8609 (2017). doi: 10.1038/s41598-017-09176-3.

Tunchai M, Hida A, Oku S, Nakashimada Y, Nikata T, Tajima T, Kato J. Negative chemotaxis of *Ralstonia pseudosolanacearum* to maleate and identification of the maleate chemosensory protein. *J Biosci Bioeng*. 2017 124:647-652 (2017). doi: 10.1016/j.jbiosc.2017.07.002.

Tunchai M, Hida A, Oku S, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. Identification and characterization of chemosensors for D-malate, unnatural enantiomer of malate, in *Ralstonia pseudosolanacearum*. *Microbiology* 163:233-242 (2017). doi: 10.1099/mic.0.000408

Hida A, Oku S, Kawasaki T, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. Identification of the *mcpA* and *mcpM* genes, encoding methyl-accepting proteins involved in amino acid and L-malate chemotaxis, and involvement of McpM-mediated chemotaxis in plant infection by *Ralstonia pseudosolanacearum* (formerly *Ralstonia solanacearum* I and III).

Appl Environ Microbiol. 81:7420-7430 (2015). doi: 10.1128/AEM.01870-15

〔学会発表〕(計15件)

Kato J, Hida A, Oku S, Tunchai M, Tajima T, Vangnai A. Chemotaxis in *Ralstonia solanacearum* and its involvement in plant infection. International Joint Seminar of New Core to Core Program A. Advanced Research Network, Bangkok, Thailand, August 18, 2015.

Kato J, Hida A, Oku S, Tunchai M, Vangnai AS, Tajima T. Molecular characterization of chemotaxis involved in plant infection in *Ralstonia solanacearum*. International Biotechnology Symposium & Exhibition, Melbourne, Australia, October 25, 2016.

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計0件)

取得状況 (計0件)

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

加藤 純一 (KATO, Junichi)

広島大学・大学院先端物質科学研究科・助教

研究者番号：90231258

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

田島 誉久 (TAJIMA, Takahisa)

広島大学・大学院先端物質科学研究科・助教

研究者番号：80571116

川崎 健 (KAWASAKI, Takeru)

広島大学・大学院先端物質科学研究科・助教

研究者番号：00510299

(4) 研究協力者

Alisa S. Vangnai (VANGNAI, Alisa S.)

チュラロンコン大学・理学部・准教授