

平成22年5月21日現在

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005～2009

課題番号：17084005

研究課題名（和文） フォトトロピンを介した気孔開口運動の解明

研究課題名（英文） Studies on stomatal opening mediated by phototropins

研究代表者

島崎 研一郎（SHIMAZAKI KEN-ICHIRO）

九州大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号：00124347

研究成果の概要（和文）：

気孔の青色光による開口反応について、その情報伝達成分の解明を目指して多くの方法を用いて研究した。その結果、光のフォトトロピンによる受容から細胞膜 H^+ -ATPase の活性化にいたる経路に、シグナル伝達体として働く複数のタンパク質成分や活性化状態を同定した。また、フォトトロピンの自己リン酸化反応が下流への情報伝達に必須であり、気孔応答以外のフォトトロピンを介した青色光応答に共通の事象である事を証明した。

研究成果の概要（英文）：

To elucidate phototropin-mediated stomatal opening in response to blue light, we investigated the signaling components using various tools. We identified signaling components between phototropin and the plasma membrane H^+ -ATPase. We also found that the autophosphorylation of phototropin is essential for both stomatal response and other phototropin-mediated responses, including phototropism, chloroplast movement, and leaf flattening.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	46,800,000	0	46,800,000
2006年度	33,100,000	0	33,100,000
2007年度	30,100,000	0	30,100,000
2008年度	29,400,000	0	29,400,000
2009年度	24,900,000	0	24,900,000
総計	164,300,000	0	164,300,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・植物分子生物、生理学

キーワード：気孔、フォトトロピン、青色光、情報伝達、 H^+ -ATPase

1. 研究開始当初の背景

植物固有の働きである光合成は人類生存の基盤であり、農産物を供給するのみならず、自然林では CO_2 を吸収する一方、 O_2 を放出して地球環境を整えている。気孔は光合成に必要な CO_2 の取り入れ口で、この微小な器官の存在が無ければ陸上植物の生存は不可能に

近い。

気孔は青色光に敏感に反応して開口する。我々は青色光の入り口である光受容体と、その出口である H^+ ポンプを同定した。つまり、フォトトロピンが青色光を吸収し、シグナル伝達を経てポンプを活性化し H^+ を細胞外に放出させ、気孔開口の駆動力となるマイナスの膜電位を形成させることを示した。また、こ

のH⁺ポンプは細胞膜H⁺-ATPaseでありC-末のリン酸化により活性化されること、などを示した。こうして形成された膜電位に反応して電位依存性K⁺-チャンネル(K⁺チャンネル)が開き、カリウム(K⁺)を取り込み、それにともない水が取り込まれ、気孔開口運動に至ることが分かっている。しかし、この一連の過程で、フォトトロピンに受容されたシグナルがどのように変換され、情報伝達系へ伝えられ、細胞膜H⁺-ATPaseの活性化に至るかに関して、不明の点が多い。

2. 研究の目的

青色光はフォトトロピンに吸収され、最終的に、気孔孔辺細胞の膨圧を増加させ、気孔開口運動を引き起こす。この反応の中には植物における光情報変換反応、情報伝達、標的の活性化、イオン輸送、気孔の膨圧運動などの植物生理学的に興味深い反応が含まれている。本研究では、このような気孔をモデルとして、青色光が受容されて細胞膜H⁺-ATPaseの活性化にいたる光情報伝達系の全体像を掴む事を目的とする。

3. 研究の方法

青色光シグナルの流れはフォトトロピン-細胞膜H⁺-ATPase(H⁺-ATPase)の順序で、このほかに少なくとも、フォトトロピンの基質、未同定のカルシウムチャンネル、H⁺-ATPaseをリン酸化するプテインキナーゼなどが存在する。これらを明らかにする目的で以下の対象に対して多くの方法を用いた。

(1) タイプ1プロテインフォスファターゼ(触媒サブユニット)がこの情報伝達系に関与することを示すために、特異的阻害剤と触媒サブユニットの遺伝子をパーティクルガンを使用して直接孔辺細胞に発現させる方法を用いる。

(2) 青色光による気孔開口に細胞質カルシウムの濃度の変動が必要であることが推定されている。しかし、その直接的な証明はない。そこで、単離孔辺細胞を用いてこのことを明らかにする。この測定にはエクオリン発光を利用する。シロイヌナズナのエクオリン遺伝子導入株を入手し、孔辺細胞の青色光によるカルシウムの濃度増加を測定した。これが、H⁺ポンプの活性化の原因となるかどうかを調べる。

(3) フォスファターゼの基質となる蛋白質をその触媒サブユニットにエピトグタグを施し植物に形質転換を行い pull-down 等により探索、質量分析により同定する。触媒サ

ブユニットは孔辺細胞に9つ発現しているため、そのすべてに対して行う。さらに、

(4) 制御サブユニットの上流の蛋白質を two-hybrid 法を用いて探索する。

(5) フォトトロピンの自己リン酸化の生理的意味を解明するため、そのリン酸化部位を質量分析等によって同定する。

(6) リン酸化部位の生理的役割を調べるため、そのアミノ酸置換体を *phot1phot2* 二重変異株に導入し、青色光応答を調べる。

(7) カルシウムシグナルを受容する蛋白質を探索する。候補としてカルシウム依存性のプロテインキナーゼ(CDPK)、カルモジュリン、および、カルシニューリン様蛋白質(CBL)が挙げられる。それぞれ多くのイソ酵素が存在するので、孔辺細胞に発現しているもののノックアウトラインを利用する。

(8) 気孔の青色光情報伝達系の変異株の探索。気孔の青色光情報伝達系の変異株は得られていない。有効な選抜法が存在しないことがその主な理由である。気孔が開くと蒸散による水の消失が大きくなることを利用して選抜中であるが、加えてサーモグラフィーを用いて、青色光に反応する葉面温度の変化に基づいて選抜を行なう。変異源として EMS を用いる。変異株が得られ次第マッピングを遂行し、原因遺伝子を特定する。

(9) フォトトロピンと細胞膜H⁺-ATPaseに相互作用する蛋白質を孔辺細胞中に探索する。これに関しては two-hybrid 法、孔辺細胞発現ライブラリーによるスクリーニングを行う。

4. 研究成果

(1) フォトトロピンから細胞膜H⁺-ATPaseへの情報伝達をタイプ1プロテインフォスファターゼが仲介する事を証明した。

(2) *phot1*の自己リン酸化部位をシロイヌナズナの芽生えを用いて同定した。この実験には大量の *phot1*を調製し、これを材料にして質量分析によって *in vivo*のリン酸化部位を特定し、8つの部位を同定した。

(3) *phot1*のリン酸化部位の生理的役割を解明するため、リン酸化部位に変異を入れ、その変異 *phot1* 遺伝子を *phot1 phot2* 二重変異体に導入し、その機能相補からリン酸化部位の働きを調べた。その結果、気孔開口においてキナーゼドメインのアクチベーションループ内にある Ser-851 のリン酸化が必須

で Ser-849 が補助的役割を果たしている事が示された。

(4) Ser を Asp に置き換え疑似リン酸化すると、青色の光照射により気孔が開き、H⁺が放出された。ただし、この反応には青色光照射が必須であった。興味深いことに疑似リン酸化しておく、照射後の H⁺放出が長い間継続した。この事実は、反応の停止に脱リン酸化が関与する事を暗示する。

(5) Ser-851 のリン酸化 (pSer) 抗体を用いて、Ser-851 のリン酸化レベルを追跡すると、青色光により素早くリン酸化され、暗くすると脱リン酸化された。

(6) この自己リン酸化反応は phot1 依存の光屈性、葉緑体集合反応、葉の平滑化に必要であることから、この反応は下流への情報伝達に共通の必須過程である事を示した。変異 phot1 の in vivo における自己リン酸化活性は残存しており、リン酸化活性の大きな低下は認められなかった。

(7) phot2 のリン酸化部位の決定を、免疫沈降により単離した phot2 に対して行った。phot2 のリン酸化部位は N-末、LOV ドメインのヒンジ領域など 20 以上のリン酸化部位が見いだされた。機能に関連の予測されるアクチベーションループの部位には見出せなかった。適当なリン酸化断片が得られない事が原因であると考えられる。機能に関連の予想されるアクティベーションループに保存された Ser-761 と Ser-763 を Ala に置換した phot2 を phot1phot2 二重変異株に導入し、変異 phot2 がフォトトロピンの生理応答を正常に誘導できるか調べた。Ser-761 と Ser-763 が Ala に置換された形質転換植物では phot2 応答がすべて抑制されたが、Asp に置換された形質転換植物では phot2 応答がほとんど正常に誘導された。以上の結果は、phot2 においても青色光に依存したキナーゼアクティベーションループの自己リン酸化が下流への情報伝達に必要で、phot1 と phot2 の間で共通に必要な生化学ステップであることを示唆している。

(8) アブシジン酸によって生成するフォスファチジン酸 (PA) が、タイプ 1 プロテインフォスファターゼの触媒サブユニット (PP1c) と結合し、阻害する事を見いだした。PA は気孔開口、青色光依存のプロトン放出を阻害した。以上の結果は PP1c がアブシジン酸情報伝達をフォトトロピン情報伝達の

クロストーク部位である事を示している。

(9) サーモグラフィーによって気孔開口の変異体を単離し、現在、解析中である。そのうちの一つは、植物ホルモンブラシノライド合成の変異体であった。

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 20 件)

- ① Onodera, A., Kong, S-G., Doi, M., Shimazaki, K., Christie, J., Mochizuki, N. and Nagatani, A., Phototropin from *Chlamydomonas reinhardtii* Is Functional in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Cell Physiol.*, 査読有, 46, 2005, 367-374.
- ② Takemiya, A., Inoue, S., Doi, M., Kinoshita, T. and Shimazaki, K., Phototropins promote plant growth in response to blue light in low light environments., *Plant Cell.*, 査読有, 17, 2005, 1120-1127.
- ③ Emi, T., Kinoshita, T., Sakamoto, K., Mineyuki, Y. and Shimazaki, K., Isolation of a Protein Interacting with Vphot1a in Guard Cells of *Vicia faba*, *Plant Physiol.*, 査読有, 138, 2005, 1615-1626.
- ④ Ueno, K., Kinoshita, T., Inoue, S., Emi, T. and Shimazaki, K., Biochemical characterization of the plasma membrane H⁺-ATPase activation in guard-cell protoplasts of *Arabidopsis thaliana* in response to blue light., *Plant Cell Physiol.*, 査読有, 46, 2005, 955-963.
- ⑤ Inoue S, Kinoshita, T. and Shimazaki K., Possible involvement of phototropins in leaf movement of kidney bean in response to blue light., *Plant Physiol.*, 査読有, 138, 2005, 1994-2004.
- ⑥ Doi, M. Wada, M. and Shimazaki, K., The fern *Adiantum capillus-veneris* lacks stomatal responses to blue light., *Plant Cell Physiol.*, 査読有, 47, 2006, 748-755.
- ⑦ Takemiya, A. Kinoshita, T. and Shimazaki, K., Protein phosphatase 1 positively regulates stomatal opening in response to blue light in *Vicia faba*., *PNAS*, 査読有, 103, 2006, 13549-13554.
- ⑧ Sam-Geun K, Kinoshita T., Shimazaki K., Mochizuki N, Suzuki, T, and Nagatani A., The C-terminal kinase fragment of *Arabidopsis* phototropin 2 triggers

constitutive phototropin responses., Plant J., 査読有, 51, 2007, 862-873.

⑨ Takahashi Y, Kinoshita T. and Shimazaki K., Protein phosphorylation and binding of a 14-3-3 protein in *Vicia* guard cells in response to ABA., Plant Cell Physiol., 査読有, 48, 2007, 1182-1191.

⑩ Harada, A. and Shimazaki, K., Phototropins and Blue Light-dependent Calcium Signaling in Higher Plants., Photochem. and Photobiol., 査読有, 83, 2007, 102-111.

⑪ Shimazaki, K., Doi, M., Assmann, SM., Kinoshita, T., Light regulation of stomatal movement., Annu. Rev. Plant Biol., 査読有, 58, 2007, 219-247.

⑫ Inoue S, Kinoshita T., Takemiya A, Doi M and Shimazaki K., Leaf positioning of *Arabidopsis* in response to blue light., Mol Plant, 査読有, 1, 2008, 15-26.

⑬ Inoue S, Kinoshita T., Matsumoto M, Nakayama KI, Doi M., and Shimazaki K., Blue light-induced autophosphorylation of phototropin is a primary step for signaling., PNAS, 査読有, 105, 2008, 5626-5631.

⑭ Doi M. and Shimazaki K., The stomata of the fern *Adiantum capillus-veneris* do not respond to CO₂ in the dark and open by photosynthesis in guard cells., Plant Physiol., 査読有, 147, 2008, 922-930.

⑮ Aihara Y, Tabata R, Suzuki T, Shimazaki K and Nagatani A., Molecular basis of the functional specificities of phototropin 1 and 2., Plant J., 査読有, 56, 2008, 364-375.

⑯ Nishikawa M, Hosokawa K, Ishiguro M, Minamioka H, Tamura K, Hara-Nishimura I, Takahashi Y, Shimazaki K and Imai H., Degradation of sphingoid long-chain base 1-phosphates (LCB-1Ps): Functional characterization and expression of AtDPL1 Encoding LCB-1P lyase Involved in the dehydration stress response in *Arabidopsis*., Plant Cell Physiol., 査読有, 49, 2008, 1758-1763.

⑰ Harada, A. and Simazaki, K., Measurement of changes in cytosolic Ca²⁺ in *Arabidopsis* guard cells and mesophyll cells in response to blue light., Plant & Cell Physiol., 査読有, 50, 2009, 360-373.

⑱ Takemiya, A., Ariyoshi, C. and Shimazaki, K., Identification and Functional Characterization of

Inhibitor-3, a Regulatory Subunit of Protein Phosphatase 1 in Plants., Plant Physiol., 査読有, 150, 2009, 144-156

⑲ Tominaga, M., Harada, A., Kinoshita, T., and Shimazaki, K., Biochemical characterization of calcineurin B-like interacting protein kinase in *Vicia* guard cells., Plant & Cell Physiol., 査読有, 51, 2010, 408-421.

⑳ Matthieu de Carbonnel, Davis, P., M. Rob G. Roelfsema, Inoue, S., Schepens, I., Lariguet, P., Geisler, M., Shimazaki, K., Hangarter, R., and Fankhauser, C., The Arabidopsis PHYTOCHROME KINASE SUBSTRATE2 Protein Is a Phototropin Signaling Element That Regulates Leaf Flattening and Leaf Positioning., Plant Physiol., 査読有, 152, 2010, 1391-1405.

[学会発表] (計 38 件)

① 久保田知子, 玉内亮介, 門田康弘, 木下俊則, 島崎研一郎, 朽津和幸

タンパク質エリシターにより誘導されるタバコ培養細胞 BY-2 の pH 変化と細胞膜 H⁺-ATPase 活性の制御

日本植物学会第 69 回大会 (2005 年 9 月 20 日-23 日, 富山大学)

② 井上晋一郎, 木下俊則, 島崎研一郎

インゲンマメにおける青色光に応答する葉の運動の生化学的解析

日本植物学会第 69 回大会 (2005 年 9 月 20 日-23 日, 富山大学)

③ 木下俊則, 島崎研一郎

孔辺細胞の細胞膜 H⁺-ATPase のリン酸化反応についての生化学的解析

日本植物学会第 69 回大会 (2005 年 9 月 20 日-23 日, 富山大学)

④ 高橋洋平, 木下俊則, 島崎研一郎

ソラマメ孔辺細胞における ABA に応答する蛋白質リン酸化反応の解析

日本植物生理学会 2005 年度年会 (2006 年 3 月 19 日-21 日, 筑波大学)

⑤ 原田明子, 島崎研一郎

シロイヌナズナ孔辺細胞における青色光によるカチオン輸送

日本植物生理学会 2005 年度年会 (2006 年 3 月 19 日-21 日, 筑波大学)

⑥ 木下俊則, 島崎研一郎

孔辺細胞の細胞膜 H⁺-ATPase の *in vitro* でのリン酸化反応と複合体の解析

日本植物生理学会 2005 年度年会 (2006 年 3 月 19 日-21 日, 筑波大学)

⑦ 井上晋一郎, 木下俊則, 島崎研一郎

青色光に依存したインゲンマメの葉の運動はフォトトロピンによって制御される
日本植物生理学会 2005 年度年会 (2006 年 3 月 19 日-21 日, 筑波大学)

⑧武宮淳史、木下俊則、浅沼三和子、島崎研一郎

孔辺細胞青色光情報伝達におけるプロテインフォスファターゼ 1 の関与

日本植物生理学会 2005 年度年会 (2006 年 3 月 19 日-21 日, 筑波大学)

⑨木下俊則、高木亜美子、野田浩美、島崎研一郎

葉の重量変動を指標にしたシロイヌナズナ気孔開度変異体のスクリーニング

日本植物学会第 70 回大会 (2006 年 9 月 13 日-16 日, 熊本大学)

⑩井上眞理、江頭知穂、川口誠仁、山内崇、今村雅和、湯浅高志、島崎研一郎

耐乾性作物ササゲの水分応答とシグナル伝達

日本植物学会第 70 回大会 (2006 年 9 月 13 日-16 日, 熊本大学)

⑪張驍、武宮淳史、木下俊則、島崎研一郎

青色光に依存した気孔開口の一酸化窒素による阻害

日本植物生理学会 2006 年度年会 (2007 年 3 月 28 日-30 日, 愛媛大学)

⑫木下俊則、高橋洋平、島崎研一郎

孔辺細胞における細胞膜 H⁺-ATPase のリン酸化反応と複合体の解析

日本植物生理学会 2006 年度年会 (2007 年 3 月 28 日-30 日, 愛媛大学)

⑬高橋洋平、木下俊則、島崎研一郎

ソラマメ孔辺細胞における ABA による 61kDa 蛋白質のリン酸化と 14-3-3 蛋白質の結合

日本植物生理学会 2006 年度年会 (2007 年 3 月 28 日-30 日, 愛媛大学)

⑭井上晋一郎、木下俊則、武宮淳史、土井道生、島崎研一郎

青色光に依存したシロイヌナズナ葉の光定位

日本植物生理学会 2006 年度年会 (2007 年 3 月 28 日-30 日, 愛媛大学)

⑮井上晋一郎、木下俊則、土井道生、島崎研一郎

青色光受容体フォトトロピンの自己リン酸化部位の同定とその機能解析

日本植物生理学会 2007 年度年会 (2008 年 3 月 20 日-22 日, 札幌コンベンションセンター)

⑯原田明子、島崎研一郎

シロイヌナズナ孔辺細胞における青色光による細胞内カルシウム濃度変化

日本植物生理学会 2007 年度年会 (2008 年 3 月 20 日-22 日, 札幌コンベンションセンター)

⑰木下俊則、小野奈津子、井上晋一郎、島崎研一郎

青色光受容体フォトトロピン 2 重変異体からの気孔開度変異体の単離

日本植物生理学会 2007 年度年会 (2008 年 3 月 20 日-22 日, 札幌コンベンションセンター)

⑱土井道生、島崎研一郎

アジアナム気孔の二酸化炭素不感受性と孔辺細胞光合成に依存した気孔開口

日本植物生理学会 2007 年度年会 (2008 年 3 月 20 日-22 日, 札幌コンベンションセンター)

⑲田畑亮平、木下俊則、島崎研一郎

青色光受容体フォトトロピンのシグナル伝達に関連した気孔開度変異体の単離

日本植物生理学会 2007 年度年会 (2008 年 3 月 20 日-22 日, 札幌コンベンションセンター)

⑳島崎研一郎、武宮淳史、井上晋一郎、土井道生

光による気孔開口制御の分子機構

日本植物生理学会 2008 年度年会 (2009 年 3 月 21 日-24 日, 名古屋大学)

㉑武宮淳史、島崎研一郎

ホスファチジン酸は青色光による気孔開口を阻害する

日本植物生理学会 2008 年度年会 (2009 年 3 月 21 日-24 日, 名古屋大学)

㉒蛭子雄太、高橋洋平、木下俊則、島崎研一郎

シロイヌナズナ孔辺細胞におけるアブシジン酸情報伝達の生化学的解析

日本植物生理学会 2008 年度年会 (2009 年 3 月 21 日-24 日, 名古屋大学)

㉓井上晋一郎、友清雄大、島崎研一郎

シロイヌナズナ phototropin2 におけるキナーゼアクティベーションループのリン酸化部位の機能解析

日本植物生理学会 2008 年度年会 (2009 年 3 月 21 日-24 日, 名古屋大学)

㉔島崎研一郎

光による気孔開口の分子機構

日本生物環境工学会 2009 年福岡大会 (2009 年 9 月 6 日)

㉕高橋洋平、木下俊則、島崎研一郎

シロイヌナズナ孔辺細胞におけるアブシジン酸情報伝達の生化学的解析

日本植物学会第 73 回大会 (2009 年 9 月 17 日-20 日, 山形大学)

②⑥ 島崎研一郎、井上晋一郎、武宮淳史
気孔孔辺細胞における青色光シグナルのイ
オン輸送への変換

日本植物生理学会 2009 年度年会 (2010 年 3
月 18 日-21 日, 熊本大学)

②⑦ 武宮淳史、有吉千絵、島崎研一郎

Inhibitor-3 は PP1 調整サブユニットとして
シロイヌナズナの初期胚発生に機能する

日本植物生理学会 2009 年度年会 (2010 年 3
月 18 日-21 日, 熊本大学)

②⑧ 井上晋一郎、友清雄大、島崎研一郎

たった一つのアミノ酸置換で phot1 は phot2
の働きをする

日本植物生理学会 2009 年度年会 (2010 年 3
月 18 日-21 日, 熊本大学)

②⑨ 渡辺治隆、土井道生、島崎研一郎

青色光に依存した気孔開口における孔辺細
胞葉緑体の関与

日本植物生理学会 2009 年度年会 (2010 年 3
月 18 日-21 日, 熊本大学)

(国際会議発表 ; 招待講演)

③⑩ Simazaki, K., XVI International
Botanical Congress. Stomatal Guard Cells:
Model System for Signal Transduction.

“Protein phosphorylation and
dephosphorylation in blue light response
of stomata”. July 17-23, 2005, Vienna,
Austria.

③⑪ Simazaki, K., Gordon Research
Conferences. Photosensory Receptors and
Signal Transduction “How does a plant
process blue light to open stomata?”
April 30-May5, 2006. IlCiocco, Pisa, Italy

③⑫ Simazaki, K., Nibb 53 Conference.
“Blue light signaling for stomatal
opening in guard cells”. June 14-17, 2006,
Okazaki, Nagoya, Japan

③⑬ Simazaki, K., The Biology of
Transpiration: From Guard cells to Glove.
“Blue light regulation of stomatal
function”. October 10-14, 2006, Snowbird
Mountain Resort, UT, USA.

③⑭ Simazaki, K., The 25th Annual Missouri
Plant Bio Symposium Plant Photobiology.
Phototropin-mediated signaling in
stomatal guard cells and related responses.
May 28-31, 2008, University of
Missouri-Columbia, MO USA.

③⑮ Simazaki, K., The 4th International
Symposium on Plant Neurobiology. Stomatal
opening response by blue light. June 6-9,
2008, Fukuoka Japan.

③⑯ Simazaki, K., Finnish-Japanese Seminar
Genomics and Molecular Mechanisms of
Regulation in Photosynthetic Organisms.
Phototropin-mediated stomatal opening and
its signaling. October 28 - November 1,
2008 Vuoranta, Helsinki
Finland.

③⑰ Simazaki, K., International Symposium
of Korean Society of Photoscience. Blue
light signaling in stomatal opening
response. September 25-28, 2008 Ramada
Hotel, Jeju Island, Korea

③⑱ Simazaki, K., Memorial Symposium,
Biology of Snesing. Phototropin-mediated
Stomatal Opening. December 2-3, 2009
Inamori Hall, Kyoto University., Kyoto,
Japan.

[その他]

ホームページ等

http://cellbio.biology.kyushu-u.ac.jp/s_himazaki/

6. 研究組織

(1) 研究代表者

島崎 研一郎 (SHIMAZAKI KEN-ICHIRO)

九州大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号 : 00124347

(2) 研究分担者

土井 道生 (DOI MICHIO)

九州大学・高等教育開発推進センター・助
教

研究者番号 : 00167537

(H19→H20 : 連携研究者)

木下 俊則 (KINOSHITA TOSHINORI)

名古屋大学・大学院理学研究科・准教授

研究者番号 : 50271101

(H19→H20 : 連携研究者)