

機関番号：12608

研究種目：特別推進研究

研究期間：2007～2010

課題番号：19002015

研究課題名（和文） オートファジー分子機構とその多様性の解明

研究課題名（英文）

Molecular Mechanism and Diversity of Autophagy

研究代表者 大隅 良典（OHSUMI YOSHINORI）

東京工業大学・フロンティア研究機構・特任教授

研究者番号：30114416

研究成果の概要（和文）：

オートファゴソーム形成の基部をなす PAS では、飢餓条件下に Atg17,Atg29,Atg31 からなる安定な 3 者複合体に Atg1,Atg13 が結合した 5 者複合体が形成され、次いで他の Atg の機構単位が階層的に集合する。In vitro 再構成系を用いて、ユビキチン様結合反応系の産物である、Atg8-PE, Atg12-Atg5 の理解が進んだ。選択的オートファジーによるミトコンドリア分解に関わるミトコンドリアが膜因子 Atg32 を同定し、その機能を明らかにした。Atg タンパク質群の立体構造を多数明らかにした。

研究成果の概要（英文）：

Atg17, Atg29 and Atg31 form a stable ternary complex. Upon starvation Atg1-Atg13 joins to the complex and acts as a scaffold complex for the PAS. Other Atg proteins sequentially join to the PAS in a hierarchical manner. Using in vitro systems, we elucidated functions of the products of ubiquitin-like conjugation reactions, Atg8-PE and Atg12-Atg5. We studied selective degradation of mitochondria and identified an essential receptor, Atg32, which localizes on the mitochondrial outer membrane. Crystal structures of the most Atg proteins involved in the conjugation systems were determined.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007 年度	97,700,000	29,310,000	127,010,000
2008 年度	100,100,000	30,030,000	130,130,000
2009 年度	86,400,000	25,920,000	112,320,000
2010 年度	89,500,000	26,850,000	116,350,000
総計	373,700,000	112,110,000	485,810,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：細胞生物学

キーワード：オートファジー ・ ATG ・ タンパク質分解 ・ ユビキチン様タンパク質 ・ 膜動態

1. 研究開始当初の背景

申請者は 19 年間に亘り、ATG 遺伝子の単離

とその実体を明らかにしてきた。その成果はこの領域の発展に大きく貢献し、オートファ

ジー研究を牽引して来たことは、国際的にも広く認められている。平成 15 年にスタートした特別推進研究により、多くの知見が集積し、今後数年の間に飛躍と新しい概念の創出ができる時期となっていると確信している。本研究の掲げる課題のブレークスルーは国際的にも我々のグループにのみ可能であり、今後のオートファジー研究の展開に重要な意味を持っている。オートファジーは細胞内の自己構成成分の主要な分解経路である。多数の生物種に保存されている ATG 遺伝子の同定によりオートファジーの生理的な意義に関する研究は大変な勢いで進展している。

2. 研究の目的

本研究はオートファジーの分子機構の解明を目指して以下の 2 つの課題を進める。第一の課題として最も重要な過程であるオートファゴソーム形成の分子機構を明らかにする。オートファジーの膜動態は、18 個の Atg 間の相互作用によって説明される。これまでに、これらの因子はタンパク質キナーゼ、PI3 キナーゼ、ユビキチン様結合反応、ユビキチン様の脂質修飾、さらに機能未知の複合体からなっている。それらの機能の全容解明には個々の Atg の解析のみならず、全ての Atg の時間的空間的な関係を 1 つのシステムとして理解することが必須である。我々はオートファゴソーム形成の場として PAS を提唱しており、その実体の解明が急務である。細胞内膜の新規形成、形態形成原理を明らかにする。

第二の課題はオートファジーの様式の多様性を明らかにし、様々な条件で誘導される分解機構を解明し、構成的、ストレス誘導性のオートファジーの生理的な意義を明らかにする。これによりタンパク質、オルガネラの代謝回転、質的、量的管理システムの一層の理解を目指す。オートファジーによるミトコンドリア、ペルオキシソーム、核質、凝集性タンパク質、細菌の分解など、選択的オートファジーに関する報告が注目を集めているが、その多くは依然として形態学や ATG 遺伝子の破壊細胞の表現型解析に留まっており、オートファジーの分子機構の多様性という視点からの解析はまだない。一方増殖時にも進行する構成的オートファジーはタンパク質の寿命、代謝回転を理解する上で重要である。しかしその分子機構はまだ解析されておらず、酵母を用いた系統的な解析がこの点でも先導的な役割を果たすことが期待される。

我々はオートファジーに関する国際会議を '97 に岡崎で開始し、フランス、大阪、三島で開催し、多くの海外参加者があり、量質的ともに年々充実している。日本が文字通り国際的にリードしている数少ない領域であり、多くの変異体、プラスミド、特異抗体、

トランスジェニックマウス、などを全世界に配布するなど、研究に貢献しており、国際的な情報も十分に集まる状況にある。国際的な拠点としての機能が維持されることが極めて重要である。またこの研究の成果はオートファジーの理解に留まらず、細胞内新規膜の形成原理、脂質の存在様式や膜融合、結合反応系などの理解を深めるものである。

これまで平成 15 年度より特別推進研究によってサポートされており、他省庁から研究費の助成は一切ない。

3. 研究の方法

本研究は、2 つの中心課題を設定する。第一はオートファジーの膜動態の作動原理の解明であり、第二にオートファジーの多様性の分子基盤と生理的な意義を解明する。以下の解析は有機的に繋がっているため、構成員全員の不断の協力と弾力的な分担が必須である。平成 19 年度は

課題 I.

(1) オートファゴソーム形成に関する PAS

の理解を深める。

PAS の超微細形態学、Atg タンパク質の局

在部位と隔離膜形成の位置関係を把握する。

PAS 形成の足場タンパク Atg17, Atg11 の相互作用因子の同定を通じ PAS 局在機構を明らかにする。

PAS への Atg タンパク質の動的な集積機構を解析する。

(2) オートファゴソーム形成に必須な 2 つのユビキチン様結合反応系の解析。

invitro 再構成系による機能解析を進め、2 つの系の相互作用の機序を明らかにする。

各構成因子の変異タンパク質を網羅的に作成、解析し機能ドメインを特定する。

Invitro で明らかとなった機能が、細胞内でのオートファゴソーム形成にどのように関与しているのかについて解析を進める。

(3) Atg1 kinase の自己リン酸化と活性制御、基質として同定された Atg29 のリン酸化の機能を明らかにする。

(4) PI3P の結合タンパク質を同定し、隔離膜形成における PI3 キナーゼの役割を解明する。

(5) Atg8 と結合する PE の分子種を特定し、結合反応の場を推定する。

課題 II. オートファジー多様性の解析

(1) 好気呼吸で生存する酵母が示す構成的なオートファジーの解析とその生理機能を解明する。

この系に必要な Atg, Cvt などの因子と、分解基質の網羅的な同定を進める。

(2) ER ストレス、高温及び酸化ストレスによって誘導されるオートファジーの解析を進める。

2 年次以降はさらに

課題 1. 本研究によりオートファゴソーム形成機構を通じて細胞内脂質の存在様式と膜の基本的な概念の転換をもたらすことを期待している。

(1) PAS の実体を明らかにし、高等動植物のオートファゴソーム形成における一般性を解析する。

(2) Atg12-Atg5, Atg12-Atg5/Atg16, Atg8-PE の構造を決定し、機能の構造的基盤を解明する。

(3) 膜タンパク質 Atg9 の動態と結合する脂質や Atg8-PE の解析を通じて、膜の起源と形成原理を解明する。

(4) オートファゴソーム形成のセミインタクト細胞、さらに最終的には *in vitro* 再構成を確立する。

課題 11. 従来酵母のオートファジーは一義的に飢餓に対する応答であると考えてきたが、最近我々は酵母に構造的な分解経路を見出した。近年、高等動植物を用いて *ATG* 遺伝子破壊、ノックダウンなどの解析から単純にオートファジーの結果として議論されているが、実際には多様な様式の分解系が巧妙に使い分けられているものと思われる。酵母を用いてタンパク質とオルガネラの代謝回転を統合的に捉えることを目指す。

(1) 選択的なオルガネラ分解、特にミトコンドリアの分解機序を明らかにする。

(2) 構造的なオートファジーの基質特異性をもとにその選択性の分子基盤を明らかにする。

(3) 構造的オートファジー、様々なストレス誘導性オートファジーの分子装置の多様性とその役割の解明を図る。

4. 研究成果

5 年の研究計画として立ち上げた本研究は、最終年度を待たずに前年度申請が認められたため、4 年間で研究を終了した。この 4 年間に 33 報の原著論文と 12 報の総説を国際誌に発表した。以下にその主な成果について記す。

第 1 の柱であるオートファゴソーム形成における膜動態を支える Atg タンパク質因子の作用機序に関して新たな知見を得ることができた。

オートファゴソーム形成の場である PAS を形成する上で、これまで同定してきた 5 つの機能単位間の遺伝学的上位下位関係を 1 つの *ATG* 遺伝子の欠損が他の Atg タンパク質の PAS 局在に与える影響を網羅的に観察し定量的な解析を行い、5 つの機能単位間のヒエラルヒカルな階層性を明らかにした。

PAS 形成の基部をなす Atg17、Atg29、Atg31 が相互に依存的に 2:2:2 の複合体を形

成していることを明らかにした。3 者複合体はオートファジーが誘導される栄養飢餓に伴い Atg1、Atg13 と結合して、PAS の scaffold として機能する 5 者複合体を形成する。構造的な Cvt 経路を Atg11 欠損株を用いて遮断することで、PAS が栄養飢餓によって誘導され、栄養源の添加によって速やかに消失する極めて動的な構造であることを示した。

オートファゴソーム形成にかかわる Atg の因子で唯一の複数回膜貫通タンパク質である Atg9 が細胞質中に動くドット様の構造に存在し、Atg17 と相互作用することで PAS にリクルートされることを示した。

オートファジーに必須な PI3 キナーゼ複合体 1 のキナーゼ活性はオートファジーに必須である。その産物である PI3P を可視化することにより、隔離膜、オートファゴソーム膜上に存在すること、オートファジーの進行に伴い液胞へ輸送されることを明らかにした。PI3P が主としてオートファゴソームの内側に偏在することも明らかになった。

オートファジーに必須な機能をもつ 2 つの結合反応系に関して *in vitro* 再構成系により新しい知見を得ることに成功した。

これまで困難であった Atg12 をシロイヌナズナから精製することに成功し、Atg12、Atg8 の 2 つの系の試験管内再構成に成功した。Atg8 の *in vitro* 脂質化反応は PE のみならず、PS に対しても起こりえるが、*in vivo* では PE に特異的であるメカニズムを解析し、反応の pH 依存性や酸性脂質の存在に起因することを示した。Atg12 系が Atg8 の PE 化に必要であることが示されてきたが、Atg12-Atg5 複合体を大腸菌で作ることに成功し、Atg12-Atg5 が Atg8 の PE 化を促進するという E2 酵素 Atg3 に対する E3 様の機能を持つことを初めて明らかにした。

In vitro の Atg8 再構成系により、Atg8-PE が膜の tethering 活性を有しており、リポソームの会合を誘起し、膜の hemi-fusion 活性を持つことを証明した。この活性に必須な Atg8 の表面残基を特定し、これらの機能が *in vivo* におけるオートファゴソーム形成にも必須であることを明らかにした。

Atg2 と Atg18 は相互依存的に PAS に局在し Atg18 が PI3P と結合することが複合体の PAS 局在に必須であることを示した。

第二の柱である、オートファジーの多様性に関して以下の成果を上げることができた。

Cvt 経路の基質である Ape1 の 12 量体の構造を決定した。新たに選択的な基質としてマンノシダーゼ (Ams1) とそのレセプターとして新たに Atg34 を同定した。

非発酵性の炭素源で培養した酵母が、増殖停止期にミトコンドリアを選択的にオートファジーによって液胞内で分解する現象を見いだした。この過程に関わる遺伝子をミト

コンドリアの液胞内移行を指標として全非必須遺伝子破壊株のスクリーニングを行いその過程に関わる多数の遺伝子を同定した。中でも最も表現型が強い遺伝子を *ATG32* と命名した。*Atg32* はミトコンドリアの外膜を一回貫通するタンパク質であり、*Atg8*、*Atg11* と結合することにより mitophagy のリセプターとして機能することが明らかとなった。

この4年間に北大稲垣研との共同研究が極めて有効に働き、2つの結合反応系の因子とその複合体の構造を解くことに成功した。

Atg3、*Atg5-Atg16*、*Atg10*、*Atg4B*、*Atg3*、*Atg16* などであり、機能の理解を進める上で強力な基盤となりつつある。選択的オートファジーに関わる *Atg8/LC3* の2つの疎水性ポケットに結合する配列として *WxxL* を基調とするモチーフを世界に先駆けて AIM として提唱した。

高等植物におけるオートファジーに関しても *Atg6* の機能解析、そのノックアウトが雄性不稔となることを示した。オートファジーが、シロイヌナズナのサリチル酸シグナルを介する細菌感染を負に制御していることを明らかにした。

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33件)

1. Suzuki K, Kondo C, Morimoto M, Ohsumi Y. Selective autophagy regulates insertional mutagenesis by the Ty1 retrotransposon in *Saccharomyces cerevisiae*. *Dev. Cell*, 21, 358-365 (2011).
2. Suzuki SW, Onodera J, Ohsumi Y. Starvation induced cell death in autophagy-defective yeast mutants is caused by mitochondria dysfunction. *PLoS ONE*, 6, e17412 (2011)
3. Watanabe Y, Noda NN, Kumeta H, Suzuki K, Ohsumi Y, Inagaki F. Selective transport of alpha-mannosidase by autophagic pathways: structural basis for cargo recognition by ATG19 and ATG34. *J. Biol. Chem*, 285, 30026-30033 (2010)
4. Suzuki K, Kondo C, Morimoto M, Ohsumi Y. Selective transport of alpha-mannosidase by autophagic pathways: identification of a novel receptor, ATG34. *J. Biol. Chem*, 285, 30019-30025 (2010)
5. Yamaguchi M, Noda NN, Nakatogawa H, Kumeta H, Ohsumi Y, Inagaki F. Autophagy-related protein (Atg) 8-family interacting motif in Atg3 mediates the Atg3-Atg8 interaction and is crucial for the cytoplasm-to-vacuole targeting pathway. *J. Biol. Chem*, 285, 29599-29607 (2010)
6. Kamada Y, Yoshino K, Kondo C, Kawamata T, Oshiro N, Yonezawa K, Ohsumi Y. Tor directly controls the Atg1 kinase complex to regulate autophagy. *Mol. Cell Biol.*, 30, 1049-1058(2010)
7. Fujioka Y, Noda NN, Nakatogawa H, Ohsumi Y, Inagaki F. The dimeric coiled-coil structure of *Saccharomyces cerevisiae* Atg16 and its functional significance in autophagy. *J. Biol. Chem.*, 285, 1508-1515 (2009)
8. Kabeya Y, Noda NN, Fujioka Y, Suzuki K, Inagaki F, Ohsumi Y. Characterization of the Atg17-Atg29-Atg31 complex specifically required for starvation-induced autophagy in *Saccharomyces cerevisiae*. *Biochem. Biophys. Res. Comm*, 389, 612-615 (2009)
9. Yoshimoto K, Jikumaru Y, Kamiya Y, Kusano M, Consonni C, Panstruga R, Ohsumi Y, Shirasu K. Autophagy negatively regulates cell death by controlling NPR1-dependent salicylic acid signaling during senescence and the innate immune response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21, 2914-2927 (2009).
10. Okamoto K, Kondo-Okamoto N, and Ohsumi Y. Mitochondria-anchored receptor Atg32 mediates degradation of mitochondria via selective autophagy. *Dev. Cell*, 17, 87-97 (2009)
11. Satoo K, Noda NN, Kumeta H, Fujioka Y, Mizushima N, Ohsumi Y, Inagaki F. The structure of Atg4B-LC3 complex reveals the mechanism of LC3-processing and delipidation during autophagy. *EMBO J.*, 28, 1341-1350 (2009)
12. Hanada T, Satomi Y, Takao T, Ohsumi Y. The amino-terminal region of Atg3 is essential for association with phosphatidylethanolamine in Atg8 lipidation. *FEBS Lett.*, 583, 1078-1083 (2009)
13. Sekito T, Kawamata T, Ichikawa R, Suzuki K, Ohsumi Y. Atg17 recruits Atg9 to organize the pre-autophagosomal structure. *Genes Cells*, 14, 525-538 (2009)
14. Wada S, Ishida H, Izumi M, Yoshimoto K, Ohsumi Y, Mae T, Makino A. Autophagy plays a role in chloroplast degradation

- during senescence in individually darkened leaves. *Plant Physiol.*, 149, 885-893 (2009)
15. Kageyama T, Suzuki K, Ohsumi Y. Lap3 is a selective target of autophagy in yeast, *Saccharomyces cerevisiae*. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 378, 551-557 (2009)
 16. Noda NN, Kumeta H, Nakatogawa H, Satoo K, Adachi W, Ishii J, Fujioka Y, Ohsumi Y, Inagaki F. Structural basis of target recognition by Atg8/LC3 during selective autophagy. *Genes Cells*, 12, 1211-1218 (2008)
 17. Obara K, Noda T, Niimi K, Ohsumi Y. Transport of phosphatidylinositol 3-phosphate into the vacuole via autophagic membranes in *S. cerevisiae*. *Genes Cells*, 13, 537-547 (2008)
 18. Oh-oka K, Nakatogawa H, Ohsumi Y, Physiological pH and acidic phospholipids contribute to substrate specificity in lipidation of Atg8. *J. Biol. Chem.*, 283, 21847-21852 (2008)
 19. Obara K, Sekito T, Niimi K, Ohsumi Y. The Atg18-Atg2 complex is recruited to autophagic membranes via PtdIns(3)P and exerts an essential function. *J. Biol. Chem.*, 2008, 283, 23972-23980. (2008)
 20. Kawamata T, Kamada Y, Kabeya Y, Sekito T, Ohsumi Y. Organization of the pre-autophagosomal structure responsible for autophagosome formation. *Mol. Biol. Cell*, 19, 2039-2050 (2008)
 21. Fujioka Y, Noda NN, Fujii K, Yoshimoto K, Ohsumi Y, Inagaki F. In vitro reconstitution of plant ATG8 and ATG12 conjugation systems essential for autophagy. *J. Biol. Chem.*, 2008, 283, 1921-1928. (2008)
 22. Hanada T, Noda NN, Satomi Y, Ichimura Y, Fujioka Y, Takao T, Inagaki F, Ohsumi Y. The Atg12-Atg5 conjugate has a novel E3-like activity for protein lipidation in autophagy. *J. Biol. Chem.*, 37298-37302 (2007)
 23. Nakatogawa H, Ichimura Y, and Ohsumi Y. Atg8, a ubiquitin-like protein required for autophagosome formation, mediates membrane tethering and hemifusion. *Cell*, 130, 165-178 (2007)
 24. Kabeya Y, Kawamata T, Suzuki K, and Ohsumi Y. Cis1/Atg31 is required for autophagosome formation in *Saccharomyces cerevisiae*. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 356, 405-410 (2007)
- [総説] (計 12 件)
1. Obara K, Ohsumi Y. PtdIns 3-kinase orchestrates autophagosome formation in yeast. *J. Lipids*, 9 pages (2011)
 2. Obara K, Ohsumi Y. Atg14, a key player in orchestrating autophagy. *Int. J. Cell Biol.*, in press (2011)
 3. Mizushima N, Yoshimori T, Ohsumi Y. The role of Atg proteins in autophagosome formation. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 27, 107-132 (2011).
 4. Noda NN, Ohsumi Y, Inagaki F. Atg8-family interacting motif crucial for selective autophagy. *FEBS Lett.*, 584, 1379-1385 (2010)
 5. Suzuki K, Ohsumi Y. Current knowledge of the pre-autophagosomal structure (PAS). *FEBS Lett.*, 584, 1280-1286 (2010)
 6. Kamada Y, Ohsumi Y. The TOR-mediated regulation of autophagy in the yeast, *Saccharomyces cerevisiae*. *The Enzymes*, 28, 143-165(2010)
 7. Noda NN, Ohsumi Y, Inagaki F. ATG Systems from the Protein Structural Point of View. *Chem. Rev.*, 109, 1587-1598 (2009)
 8. Okamoto K, Kondo-Okamoto N, Ohsumi Y. A landmark protein essential for mitophagy. *Autophagy*, 5, 1203-1206 (2009)
 9. Nakatogawa H, Suzuki K, Kamada Y, and Ohsumi Y. Dynamics and diversity in autophagy mechanisms: lessons from yeast *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 10, 458-467 (2009)
 10. Obara K, and Ohsumi Y. Dynamics and function of PtdIns(3) P in Autophagy. *Autophagy*, 4, 7, 952-954 (2008)
 11. Nakatogawa H, Oh-oka K, and Ohsumi Y. Lipidation of Atg8. *Autophagy*, 4, 7, 911-913 (2008)
 12. Suzuki K, and Ohsumi Y. Molecular machinery of autophagosome formation in yeast, *Saccharomyces cerevisiae*. *FEBS Lett.* 581, 2156-2161 (2007)
- [学会発表] (計 20 件)
1. 2011.3.27-4.1 Keystone Meeting, Autophagy in Yeast : Looking Back on the Past Two Decades and Future Perspective, Whistler, Canada
 2. 2010.11.14-17 CSHL (Cold Spring Harbor Laboratory Meeting), Two

- Ubiquitin-Like Conjugation Reactions Essential for Autophagy, The Banbury Center, USA,
3. 2010.10.15-17 Sino-Japan Symposium on Autophagy, Shanxi Normal University, China, Autophagy in Yeast
 4. 2010.9.13-16 The 3rd International Symposium on Protein Community, Nara, Molecular dissection of membrane dynamics in autophagosome formation
 5. 2010.9.5-8 Swiss Yeast Meeting, Swiss, Molecular machinery and physiological roles of autophagy in Yeast.
 6. 2010.6.29-7.2 Naito Conference, Sapporo, Membrane dynamic during autophagy in yeast.
 7. 2010.6.4 Traffic Symposium, Kyoto, Lessons from yeast on the molecular machinery of autophagy.
 8. 2010.4.25-30 GRC (Gordon Research Conference) Ilcicco, Italy, Lessons from yeast on the molecular machinery of autophagy.
 9. 2010.1.9-16 Keystone Meeting, Snowbird, USA, Molecular machinery for autophagosome formation
 10. 2009.10.16-21 EMBO Meeting, Swiss, Studies on yeast, *S. cerevisiae*, revealed that 18 Atg proteins are essential for starvation-induced autophagy
 11. 2009.9.24-28 5th ISA (International Symposium on Autophagy) Ohtsu, Japan, Present knowledge of Atg proteins essential for autophagosome formation
 12. 2009.8.3-11 IUBMB, Shanghai, China, Protein degradation.
 13. 2008.8.10-14 12th International Congress on Yeasts, Plenary Lecture, Kiev, Ukraine Molecular dissection of autophagy - Intracellular recycling system -
 14. 2008. 7.14-19 The XX International Congress of Genetics, Plenary Lecture, Germany, Molecular dissection of autophagy in yeast
 15. 2008.1.6-11 GRC (Gordon Research Conference) California, USA, Mechanism of autophagosome formation in yeast
 16. 2007.12.1-5 ASCB Plenary Lecture, Washington DC, USA, Molecular dissection of membrane dynamics during autophagy

17. 2007.10.20-24 IPS (International Proteolysis Society Conference) Greek, Molecular dissection of autophagy process in yeast
18. 2007.9.18-20 EMBO Meeting, Verona, Italy, Two conjugation systems required for autophagosome formation
19. 2007.8.19-24 GRC (Gordon Research Conference) London, Critical questions on the molecular mechanism of autophagy
20. 2007.4.15-20 Keystone Meeting, California, Monterey, USA, Molecular machinery necessary for the membrane dynamics during autophagy in yeast

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.ohsumilab.aro.iri.titech.ac.jp/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大隅 良典 (OHSUMI YOSHINORI)
東京工業大学・フロンティア研究機構・
特任教授 研究者番号：30114416

(2) 研究分担者 なし

(3) 連携研究者

中戸川 仁 (NAKATOGAWA HITOSHI)
東京工業大学・フロンティア研究機構・
特任准教授 研究者番号：90414010

鈴木 邦律 (SUZUKI KUNINORI)
東京工業大学・フロンティア研究機構・
特任助教 研究者番号：20373194