

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成29年6月12日現在

機関番号：82108

研究種目：特別推進研究

研究期間：2012～2016

課題番号：24000010

研究課題名（和文） 細胞外電子移動を基軸とした生体電子移動論の開拓

研究課題名（英文） Pioneer the Physical Chemistry of Biological Electron Transfer based on Bacterial Extracellular Electron Transport

研究代表者

橋本 和仁 (HASHIMOTO, Kazuhito)

国立研究開発法人物質・材料研究機構・理事長

研究者番号：00172859

交付決定額（研究期間全体）（直接経費）：394,500,000円

研究成果の概要（和文）：

細胞外電子移動ダイナミクスの追跡等を通してその分子機構を明らかにし、細胞外電子移動の制御による代謝の可逆制御と集団的活性化を実現した。さらに細胞外電子移動能を有する微生物が環境中に広く分布していることを見出すと共に、新しい電子伝達分子の開発により本来細胞外電子移動能を持たないヒト細胞等へその概念を拡張した。こうした細胞外電子移動を基軸とした生体電子移動論の学理構築を通して、体内時計やガン細胞活性の計測・制御、そして電気に支えられた新たな代謝・生態系の提唱など、多岐に渡る分野に対して新しい方法論や視点・切り口を提供した。

研究成果の概要（英文）：

The molecular mechanism of extracellular electron transfer (EET) was clarified through the direct observation of the dynamics, leading to the development of the methodologies for reversible regulation and collective activation of cellular metabolisms. It was also revealed that microorganisms with EET ability are widely distributed in natural environments. Furthermore, we successfully applied the concept of the EET to mammalian cells that do not possess EET ability by developing cytocompatible electron mediators. Based on the systematic understandings of the EET obtained through the present study, novel methodologies and perspectives were provided to various fields, including measurement/regulation of circadian clocks and cancer cells, and proposal of new ecosystem supported by electricity.

研究分野：物理化学、電気化学、光化学

キーワード：細胞外電子移動、代謝経路制御、微生物エネルギー変換、生体電子移動ダイナミクス、電気化学的制御、微生物腐食、集団同期能現象、光合成細菌

1. 研究開始当初の背景

生体における分子を介した電子移動は光合成や呼吸など光エネルギー変換・化学エネルギーATP 生産などに関わる鍵プロセスである。この生体内の電子伝達系では非常に多くの分子が複雑かつ巧妙に関わりあっており、効率的に電子移動が進んでいる。このような複雑系生体電子移動を深く理解し、そして自在に制御することは、生物を利用したエネルギー変換の効率向上に不可欠であり、また生命機能の解明においても非常に重要な知見を与えると期待される。

2. 研究の目的

研究代表者らは、2005年より生体系における複雑系電子移動の観測・制御・効率化を目的とし、微生物を用いた研究を進めてきた。本研究では、微生物／電極間の細胞外電子伝達を切り口とし、代謝電子伝達経路の切り替えに代表される「生体固有のフレキシブルな外部環境応答」を物理化学的、特に生体電子移動論の視点より明らかにすることを目指した。

3. 研究の方法

以下の3つの研究領域課題を設定し、研究を推進した。

(1) 細胞内電子伝達経路の電極電位制御

細胞外膜シトクロムならびに細胞内膜に存在する酸化還元分子に関連する遺伝子群に焦点を当て、電位変調による代謝経路ならびに遺伝子発現の切り替えメカニズムの解明とその制御法の確立を目指す。

(2) 生体内電子移動のダイナミクス追跡

光不活性な微生物の外膜シトクロムに対して人工的な光化学反応を付与することによって、細胞外電子移動反応の光化学的制御を行う。さらにこの光化学的制御を用いて、生細胞呼吸代謝すなわちATP合成経路に関与する電子伝達ダイナミクスの直接観察を行い、生物固有のフレキシブルな外部環境応答メカニズムの解明を目指す。

(3) 細胞間情報伝達による集団同期能現象

微生物集団に見られる代謝電流の大幅な向上をもとに、シグナル分子による代謝電子伝達経路ならびに遺伝子発現様式への影響を調べるとともに、集団挙動ならびに電子移動加速の制御機構を調べる。これにより分子生物学・生化学的な観点から生体複雑電子移動の分子メカニズムの解明を目指す。

4. 研究成果

(1) 細胞内電子伝達経路の電極電位制御

本研究領域課題では、細胞膜外膜に電子伝達タンパク質・シトクロム (Outer Membrane Cytochrome: OMC) を有し、電極を含む固体と電子授受する能力を持つ、いわゆる電流生成菌における細胞内電子伝達経路の電気化学制御から着手した (1-1)。その後、OMC を有さない一般の微生物および哺乳類細胞へ

と対象を広げ(1-2)、細胞内電子伝達経路の電気化学制御の方法論、およびその効用・効果について体系的な研究を展開した。

(1-1) 電流生成菌における細胞内電子伝達経路の電気化学制御

代表的な電流生成菌である *Shewanella* 菌の電流生成能を詳細に調べ、電極電位依存的にその TCA 回路が開閉することを突き止めた。この TCA 回路の開閉は可逆的であり、これと相関する様式で遺伝子発現パターンも変化していることが明らかになった。同じ現象は別種の電流生成菌である *Geobacter* でも確認された。電極上に厚いバイオフィームを形成する *Geobacter* の特徴を活かし、異なる電極電位で電気化学培養した *Geobacter* を用いて網羅的代謝解析を行った結果、電流生成が大きいときには TCA 回路が、電流生成が小さいときには糖新生経路がそれぞれ活性化しており、電極電位に依存して細胞内の炭素代謝経路が切り替わることを見出した [論文 6]。

(1-2) 一般的な生細胞における細胞内電子伝達経路の電気化学制御

1-2-1. 電子伝達ポリマーライブラリの構築

OMC を持たない一般の生細胞の細胞内電子伝達経路を電気化学的に制御するためには、絶縁性の細胞膜を横断して電子を輸送する電子伝達分子が必須である。本研究では、細胞毒性が極めて低く、生細胞の長時間培養に使用できる電子伝達分子 (ポリマー) を新規に開発した。この電子伝達ポリマーは、細胞外電子移動能を制御しうる可変因子を数多く有する。この特徴を元に、高分子材料化学の方法論を駆使して、電子輸送の速度と方向 (電子排出・電子注入) を自在に制御可能な電子伝達ポリマーライブラリを構築した (図 1) [論文 2, 4, 8, 15]。

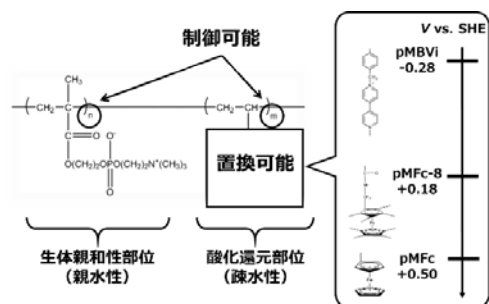


図 1 電子伝達ポリマーの分子構造

1-2-2. 電子伝達ポリマーによる細胞内電子伝達経路の変調と細胞機能発現

・バイオプラスチック (PHB) の生産性向上

Ralstonia は栄養飢餓条件下で体内に PHB を蓄積するが、その際、細胞内が過剰還元状態に陥り、一般に代謝活性が低下してしまう。電子伝達ポリマーを介した細胞外電子移動 (電子排出) により過剰還元状態を解消することで、*Ralstonia* 菌における PHB 生産能を 70% 向上させることに成功した [論文 14]。

・光合成細菌の概日時計の制御と計測

光合成細菌シアノバクテリアは 24 時間周期の内因性体内時計（概日時計）を有し、環境の明暗変化に適応して代謝制御することが知られている。シアノバクテリアは、環境の光強度依存的にプラストキノンの酸化還元状態が変化することを利用して昼夜を認識し、その情報を基に体内時計の位相を環境の明暗周期に適応させている。本研究では、電子伝達ポリマーを利用してシアノバクテリア *Synechococcus* の概日時計システムにアクセスし、光合成細菌の電気化学的な代謝制御と概日リズムの制御と検出に成功した（図 2）[論文 8, 13]。

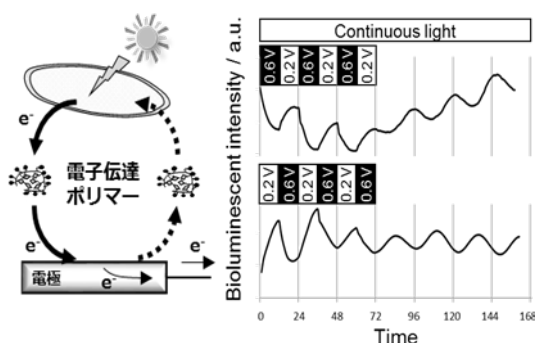


図 2 電気化学的な周期摂動によるシアノバクテリア概日リズムの制御と検出

【当初の予想を超えた発展】

本研究で開発した細胞親和性電子伝達ポリマーの適用範囲は微生物だけにとどまらず、ヒト U2OS 細胞の概日時計や乳がん細胞のアポトーシス誘導なども電気化学的に制御できることが明らかになった。さらには器官培養系でも機能することも確認しており、これらを利用した新しい薬剤開発研究へと展開している。

(2) 生体内電子移動のダイナミクス追跡

本研究領域課題では、生体内の電子移動を媒介するタンパク質に対して光応答性（ヘム鉄への CO 配位と光脱離）を付与することにより、細胞外電子移動反応を光化学的に制御し得る新たな方法論の開拓を進めた (2-1)。さらに、光合成とならび地球上の炭素固定反応を担う化学合成代謝に同手法を適用し、細胞外電子移動により生成するプロトン駆動力ならびに ATP 合成、そしてルビスコを介した炭素固定反応に由来する電子伝達反応の追跡を行った (2-2)。

(2-1) 細胞外電子移動反応の光化学制御法の開拓

生体内電子伝達計測の対象として CO₂ 固定能を有する非光合成型鉄酸化細菌の一種 *Acidithiobacillus ferrooxidans* (*A. Ferrooxidans*) を用いた。*A. Ferrooxidans* 細胞に対して CO を暴露し、CO₂ 固定に関与する

生体内電子伝達系への光応答性の付与を試みた。CO を暴露した生細胞では光照射の on-off に応答した光カソード電流が観測された。また、波長依存性の検討より、この光応答性の起源が CO 吸着 aa3 複合タンパク質であることが明らかになった。すなわち、CO を阻害剤として用いることで、プロトン駆動力の発生過程である電子伝達系 *cyc2* から *rus* を介した aa3 複合タンパク質までの一連の電子伝達反応の活性を選択的かつ可逆的に光で制御可能であることが示された（図 3）[論文 7]。さらに、プロトン駆動力の生成と共役して進行する ATP 合成ならびに CO₂ 固定に関わる電子伝達反応のダイナミクスを計測するために、*A. Ferrooxidans* の遺伝子発現量を評価する実験系を確立した。その結果、ATP 合成と CO₂ 固定を担うタンパク質群の発現比が、aa3 複合体を介して生成するプロトン駆動力の大きさに応じて変動することを明らかにした。以上の成果は、非光合成細菌が行う炭素固定反応に関わる電子伝達、プロトン駆動力の形成、そして遺伝子レベルでの代謝切り替え過程を、様々なタイムスケールでその場追跡出来ることを示すものである。

(2-2) 細胞外電子移動により駆動する炭素固定経路の追跡

Fe²⁺イオン等の電子伝達分子を含まない電気セル内で *A. Ferrooxidans* 細胞を培養すると、電極から細胞への電子注入に帰属するカソード電流の生成が観測された。また、bc1 複合体ならびにプロトンサーキットにおいてプロトン駆動力を生み出す aa3 複合体への選択的阻害剤として知られる Antimycin A および KCN を添加することでカソード電流が減少した。さらに、電流が流れる条件においてのみ、電極上に付着した細胞が増殖したことから、細胞の内部に輸送された電子が CO₂ 固定に利用されていることが明らかになった。以上の結果は、*A. Ferrooxidans* は鉄イオンが存在しない環境下においてエネルギー源を電気エネルギーに切り替え、電気独立栄養細菌 (Electrolithoautotroph) として生育すること示している [論文 7]。

これは、化学独立栄養から電気独立栄養へのエネルギー代謝切り替えを実証した最初の報告である。

【当初の予想を超えた発展】

今後、自然環境において電気独立栄養代謝の存在が実証されれば、地球上における一次生産に関する理解も大きく変わる可能性がある。すなわち、光合成と化学合成を唯一の炭素固定代謝とするこれまでの生物学の常識を超えて、電気エネルギーが第 3 のエネルギー源として位置づけられるかもしれない。さらに、長い歴史を持つ生命起源の研究分野においても、電気エネルギーが関与する新たな可能性を提示するものである [論文 3]。

エネルギー代謝の切り替え (鉄イオン⇔電気)

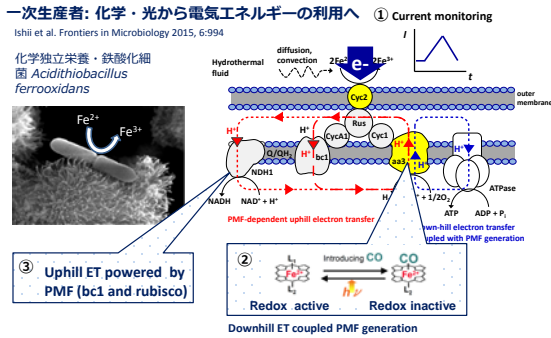


図 3 *A. Ferrooxidans* におけるエネルギー代謝の切り替え

(3) 細胞間情報伝達による集団同期能現象

本研究領域課題では、電流生成菌の集団同期能現象に関し、集団挙動(3-1)ならびに電流増大機構の解明(3-2)を試みた。

(3-1) 電流生成菌における集団同期機構

電流生成菌 *Shewanella* をモデルとして、細胞間情報伝達を担うシグナル分子の検討を行った。遺伝子破壊株や既知シグナル分子を用いた実験から、*Shewanella* で見られる集団同期能現象は既知のクオラムセンシングとは全く異なる集団挙動であり、イオン濃度や pH などの膜電位に関連する局所的な環境因子の変化が細菌の遺伝子発現に大きな影響を与えることを明らかにした。また、外膜シトクロムを介した細胞間の電子移動を促進することで、集団同期による電流値の立ち上がりが誘導されることを見出した。この結果は、細胞間電子移動による環境認識、遺伝子発現制御という新規機構の存在を示すものである。

(3-2) 集団同期時の電流増大機構

3-2-1 外膜シトクロムを介した電子移動加速機構

集団同期時に、菌体当たりの電極への電子フラックスが増大することに伴い、外膜シトクロムは構造を変化させプロトン受容体であるフラビン反応中心との相互作用を強め、これにより電子移動が加速することを明らかにした [論文 11]。また、電子移動速度論において、フラビン分子は、電子よりもプロトン移動を加速させることが同位体速度論 [論文 1] とフラビン分子の類似分子を用いた解析で明らかになった [論文 5]。該当分野では四半世紀に渡ってヘム反応中心を介した電子移動のみが議論されてきたが、本研究で明らかとなったフラビン中心そしてプロトン移動の重要性は、細胞外電子移動機構のみならず前述の膜電位や代謝とのフィードバック等、細胞外電子移動と既存の生化学を結ぶ重要な知見となっている。

さらに、本研究では硫酸還元菌の一種 *Desulfovibrio ferrophilus* が水素を介さない電子受容を行うことを明らかにしたが [論

文 9]、この *Desulfovibrio ferrophilus* も外膜シトクロムを有しており、特に電子供与体が欠乏した貧栄養環境下の細菌群に広く分布する外膜シトクロムであることを見出した。この結果は、外膜シトクロムを介した電子移動の自然界における普遍性・重要性を示しているといえる。

3-2-2 代謝反応の集団的活性化

集団同期時の電流生成増加のメカニズムを追跡した結果、細胞間の電子移動が集団同期的に TCA 回路を活性化することを見出した。また、TCA 回路が駆動されると、外膜シトクロムを介した電子移動過程が律速となること、フラビン分子を用いた手法によって確かめられた。すなわち、代謝が集団同期的に活性化されることが発端となり、外膜シトクロムも活性化し、電流値が上昇する機構が明らかとなった。さらに、高解像度二次イオン質量分析測定により一細胞レベルで電極上での代謝過程を追跡するシステムを構築して解析したところ、電極表面に最初から多くの細菌が存在し TCA 回路が働いていない場合には、細菌代謝活性に大きなばらつきがあり、集団同期状態と全く異なっていることが明らかになった [Electrochemistry, 2017, in press]。これらの結果、プロトン共役と外膜シトクロムの構造変化により電子移動が加速することで、細胞間の電子移動が個々の細胞活性と有機的な繋がりを持ち、正のフィードバックとして集団同期を誘起することが示された (図 4)。

【当初の予想を超えた発展】

本研究では、細菌が分泌するフラビン分子を介した電子移動過程は、電子を電極から引き抜く際にも重要な役割を果たしていることを明らかにしている [論文 10]。加えて、フラビン分子を介した電子移動機構は微生物発電のモデル細菌である *Geobacter* においても見出されており [論文 12]、フラビン分子による電子移動の速度制御は、外膜シトクロムを有する細菌にとって重要な環境センシング・代謝調整の機構であることが示唆された。

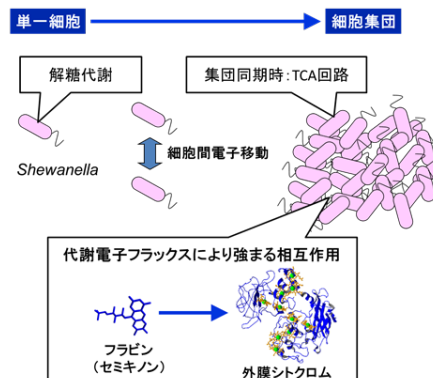


図 4 *Shewanella loihica* PV-4 における集団同期現象

異分野融合・新規分野開拓



図 5 細胞外電子移動を基軸とした生体電子移動論の研究成果の広がり

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 25 件)

主要なものを記載。これらは全て査読有

- (1) “Proton Transport in the Outer-Membrane Flavocytochrome Complex Limits the Rate of Extracellular Electron Transport” Akihiro Okamoto, Yoshihide Tokunou, Shafeer Kalathil, Kazuhito Hashimoto. *Angew Chem Int Ed.* in press. DOI: 10.1002/anie.201704241
- (2) “Cathodic supply of electrons to living microbial cells via cytocompatible redox-active polymers” Masahiro Kaneko, Masahito Ishikawa, Jieun Song, Souichiro Kato, Kazuhito Hashimoto, Shuji Nakanishi. *Electrochem Commun* **2017**, 75, 17–20. DOI: 10.1016/j.elecom.2016.12.002.
- (3) “Molybdenum Sulfide: A Bioinspired Electrocatalyst for Dissimilatory Ammonia Synthesis with Geoelectrical Current” Yamei Li, Akira Yamaguchi, Masahiro Yamamoto, Ken Takai, Ryuhei Nakamura. *J. Phys. Chem. C* **2017**, 121(4), 2154–2164. **【Cover Picture】** DOI: 10.1021/acs.jpcc.6b08343
- (4) “Molecular Design of Cytocompatible Amphiphilic Redox-active Polymers for Efficient Extracellular Electron Transfer” Masahiro Kaneko, Masahito Ishikawa, Kazuhito Hashimoto, Shuji Nakanishi. *Bioelectrochemistry* **2017**, 114, 8–12. DOI: 10.1016/j.bioelechem.2016.11.001
- (5) “Acceleration of Extracellular Electron Transfer by Alternative Redox-Active Molecules to Riboflavin for Outer-Membrane Cytochrome *c* of *Shewanella oneidensis* MR-1” Yoshihide Tokunou, Kazuhito Hashimoto, Akihiro Okamoto. *J. Phys. Chem. C* **2016**, 120 (29), 16168–16173.

DOI: 10.1021/acs.jpcc.6b00349

- (6) “Comprehensive metabolomic analyses of anode-respiring *Geobacter sulfurreducens* cells: The impact of anode-respiration activity on intracellular metabolite levels” Jieun Song, Daisuke Sasaki, Kengo Sasaki, Souichiro Kato, Akihiko Kondo, Kazuhito Hashimoto, Shuji Nakanishi. *Process Biochem.* **2016**, 51(1), 34–38. DOI: 10.1016/j.procbio.2015.11.012
- (7) “From chemolithoautotrophs to electrolithoautotrophs: CO₂ fixation by Fe(II)-oxidizing bacteria coupled with direct uptake of electrons from solid electron sources” Takumi Ishii, Satoshi Kawaichi, Hiroataka Nakagawa, Kazuhito Hashimoto, Ryuhei Nakamura. *Front. Microbiol.* **2015**, 6:994. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00994
- (8) “Electrochemical Detection of Circadian Redox Rhythm in Cyanobacterial Cells via Extracellular Electron Transfer” Koichi Nishio, Tunanunkul Pornpitra, Seiichiro Izawa, Taeko Nishiwaki-ohkawa, Souichiro Kato, Kazuhito Hashimoto, Shuji Nakanishi. *Plant Cell Physiol.* **2015**, 56 (6), 1053–1058. DOI: 10.1093/pcp/pcv066
- (9) “Electron Extraction from an Extracellular Electrode by *Desulfovibrio ferrophilus* Strain IS5 Without Using Hydrogen as an Electron Carrier” Deng Xiao, Ryuhei Nakamura, Kazuhito Hashimoto, Akihiro Okamoto. *Electrochemistry* **2015**, 83 (7), 529–531. DOI: 10.5796/electrochemistry.83.529
- (10) “Flavin Redox Bifurcation as a Mechanism for Controlling the Direction of Electron Flow during Extracellular Electron Transfer” Akihiro Okamoto, Kazuhito Hashimoto, Kenneth H. Nealson. *Angew Chem Int Ed.* **2014**, 53, 10988 – 10991. DOI: 10.1002/anie.201407004
- (11) “Cell-secreted Flavins Bound to Membrane Cytochromes Dictate Electron Transfer Reactions to Surfaces with Diverse Charge and pH” Akihiro Okamoto, Shafeer Kalathil, Xiao Deng, Kazuhito Hashimoto, Ryuhei Nakamura, Kenneth H. Nealson. *Scientific Reports* **2014**, 4, 5628. DOI: 10.1038/srep05628
- (12) “Uptake of self-secreted flavins as bound cofactors for extracellular electron transfer in *Geobacter* species” Akihiro Okamoto, Koichiro Saito, Kengo Inoue, Kenneth H. Nealson, Kazuhito Hashimoto, Ryuhei Nakamura. *Energy Environ. Sci.* **2014**, 7, 1357–1361. DOI: 10.1039/c3ee43674h

- (13) “Regulation of the cyanobacterial circadian clock by electrochemically controlled extracellular electron transfer.” Yue Lu, Koichi Nishio, Shoichi Matsuda, Yuki Toshima, Hiroshi Ito, Tomohiro Konno, Kazuhiko Ishihara, Souichiro Kato, Shuji Nakanishi, Kazuhito Hashimoto. *Angew Chem Int Ed* **2014**, 53(8), 2208-2211.
DOI: 10.1002/anie.201309560
- (14) “Extracellular Electron Transfer Enhances Polyhydroxybutyrate Productivity in *Ralstonia eutropha*” Koichi Nishio, Yuki Kimoto, Jieun Song, Tomohiro Konno, Kazuhiko Ishihara, Souichiro Kato, Kazuhito Hashimoto, Shuji Nakanishi. *Environ. Sci. Technol. Lett.* **2014**, 1, 40-43.
DOI: 10.1021/ez400085b
- (15) “Extracellular Electron Transfer across Bacterial Cell Membranes via a Cytocompatible Redox-Active Polymer” Koichi Nishio, Ryuhei Nakamura, Xiaojie Lin, Tomohiro Konno, Kazuhiko Ishihara, Shuji Nakanishi, Kazuhito Hashimoto. *ChemPhysChem* **2013**, 14, 2159-2163.
DOI: 10.1002/cphc.201300117

[学会発表] (計 163 件)

- 主要な国際発表 (招待講演) 5 件を記載
- (1) Ryuhei Nakamura “Electrocatalysis at Deep-sea Hydrothermal Vents”. *24th Solvay Conference on Chemistry: Catalysis in Chemistry and Biology*, 2016/10/20, ブリュッセル (ベルギー)
- (2) Akihiro Okamoto “Electrochemical Monitoring for Extracellular Electron Transport Kinetics in *Shewanella oneidensis* MR-1” *Post-conference workshop in The 3rd Asia-Pacific Conference of the International Society for Microbial Electrochemistry and Technology (AP-ISMET2016)*, 2016/9/2, 釜山 (韓国)
- (3) Shuji Nakanishi “Recent advances in extracellular electron transfer”. *Post-conference workshop in AP-ISMET2016*, 2016/9/2, 釜山 (韓国)
- (4) Shuji Nakanishi “Electrochemical Regulation and Detection of the Cyanobacterial Circadian Clock” *8th International Conference Engineering of Chemical Complexity*, 2015/6/24, ミュンヘン (ドイツ)
- (5) Kazuhito Hashimoto, Yue Lu, Shuji Nakanishi “Electrochemical Tuning of Metabolisms of Photosynthetic Microbes” *224th ECS meeting*, 2013/10/28 カリフォルニア (アメリカ)

[図書] (計 2 件)

- (1) Taeho Lee, Akihiro Okamoto, Sokhee Jung, Ryuhei Nakamura, Jung Rae Kim, Kazuya Watanabe, Kazuhito Hashimoto. “Manual of Environmental Microbiology, Fourth Edition” *ASM press*, **2015**, pp. 5. 1. 4-1-5. 1. 4-14.

[産業財産権]

○出願状況 (計 3 件)

- 名称: 生物時計の電気化学的検出
発明者: 中西周次、橋本和仁、西尾晃一、加藤創一郎、伊澤誠一郎、TUNANUNKUL Pornpitra
権利者: 東京大学
種類: 特許
番号: 特願 2014-070513
出願年月日: 平成 26 年 3 月 28 日
国内外の別: 国内

[その他] 課題紹介記事

- “Pioneer the Physical Chemistry of Biological Electron Transfer based on Bacterial Extracellular Electron Transport” *Impact*, 2017(2), pp. 65-67(3).
DOI:10.21820/23987073.2017.2.65

6. 研究組織

(1) 研究代表者

橋本 和仁 (HASHIMOTO, Kazuhito)
物質・材料研究機構・理事長
研究者番号: 00172859

(2) 研究分担者

中村 龍平 (NAKAMURA, Ryuhei)
理化学研究所・環境資源科学研究センター・チームリーダー
研究者番号: 10447419

中西 周次 (NAKANISHI, Shuji)
大阪大学・太陽エネルギー化学研究センター・教授
研究者番号: 40333447

石原 一彦 (ISHIHARA, Kazuhiko)
東京大学・大学院工学系研究科・教授
研究者番号: 90193341
(2016 年 4 月から参加)

但馬 敬介 (TAJIMA, Keisuke)
東京大学・大学院工学系研究科・准教授
研究者番号: 90376484
(2012 年 10 月まで参加)

(3) 連携研究者

岡本 章玄 (OKAMOTO, Akihiro)
物質・材料研究機構・エネルギー・環境材料研究拠点・主任研究員
研究者番号: 70710325

神谷 和秀 (KAMIYA, Kazuhide)
大阪大学・太陽エネルギー化学研究センター・助教
研究者番号: 50716016