

平成 22 年 5 月 28 日現在

研究種目：基盤研究（S）
 研究期間：2005～2009
 課題番号：17108002
 研究課題名（和文）微生物炭酸固定の多様性とその進化生化学的理解
 研究課題名（英文）Diversity of Microbial Carbon Dioxide Fixation Pathways and Biochemical Understanding on Their Evolutional Processes
 研究代表者
 五十嵐 泰夫（IGARASHI YASUO）
 東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授
 研究者番号：90114363

研究成果の概要（和文）：好熱性水素細菌を材料として、還元的 TCA 回路で機能する炭酸固定酵素が、炭酸固定反応を行えるようになった要因をほぼ解明した。同菌の還元的 TCA サイクルで機能する他の酵素や、炭酸固定と密接な繋がりがある酵素系の解明を通して、還元的 TCA サイクルの進化生化学的理解を深めた。さらに、同菌の完全ゲノム配列を明らかにした。加えて、カルビン回路の鍵酵素を三種類有している水素細菌を材料として、二酸化炭素濃度と炭酸固定酵素発現との関連を生化学的に解明した。

研究成果の概要（英文）：By using a thermophilic hydrogen-oxidizing bacterium, we clarified why carboxylation enzymes can catalyze such reactions in a reductive TCA cycle. Through biochemical clarification of other related enzymes, we deepened our biochemical and evolutionary understanding on TCA cycle. Also, we clarified a complete genome sequence of the bacterium. In addition, by using a hydrogen-oxidizing bacterium which possesses three kinds of RuBisCOs in its genome, we could biochemically clarify the relationship between concentration of carbon dioxide and the expression level of RuBisCOs.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005 年度	28,900,000	8,670,000	37,570,000
2006 年度	14,500,000	4,350,000	18,850,000
2007 年度	13,200,000	3,960,000	17,160,000
2008 年度	12,000,000	3,600,000	15,600,000
2009 年度	10,600,000	3,180,000	13,780,000
総計	79,200,000	23,760,000	102,960,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農芸化学・応用微生物学

キーワード：炭酸固定・還元的 TCA 回路・フェレドキシン・RubisCO、窒素同化、代謝進化

1. 研究開始当初の背景

独立栄養的に炭酸固定経路としては四種類が知られていたが、生化学的にはカルビン回路だけがきちんと特徴づけられているに留まっていた。そこで、還元的 TCA サイクルの機能性要因を探ることを中心に、非カルビンの炭酸固定経路の炭酸固定について生

化学的研究推進の必要性に思い至った。

2. 研究の目的

本研究では、主に好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* の還元的 TCA 回路で機能する炭酸固定酵素について、それらの酵素が、生物の中心的代謝において

普遍的に見られる脱炭酸反応の逆反応、即ち炭酸固定反応を行えるようになった要因を解明し、その進化の道筋を明らかにすることを目的とする。さらに、3-ヒドロキシプロピオン酸回路に特徴的なアセチル-CoA カルボキシラーゼ、アセチル-CoA 経路に特徴的な一酸化炭素デヒドロゲナーゼについても、その分布や作用機作などを追求する。加えて、カルビン回路の鍵酵素を三種類有している中温性水素細菌 *Hydrogenovibrio marinus* を材料として、二酸化炭素濃度と炭酸固定酵素発現性との関連を生化学的に解明する。

3. 研究の方法

手法的にはオーソドックスな生化学的手法を用いている。主な購入備品には Genetic Analyzer がある。

4. 研究成果

好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* の還元系 TCA 回路ならびに関連する代謝系について

(1) 2-オキソグルタル酸とイソクエン酸間の反応について

2-オキソグルタル酸の炭酸固定を2-オキソグルタル酸カルボキシラーゼが、またそれに引き続くオキサロコハク酸のイソクエン酸への還元をオキサロコハク酸レダクターゼが触媒していることを明らかにした。

(2) 2-オキソグルタル酸：フェレドキシン オキシドレダクターゼ (OGOR) について

フェレドキシンの還元系に POR 反応 (後述) を用い、また生成した2-オキソグルタル酸を反応系外に出すためと NADH の酸化により反応を追跡するために、好熱菌由来のグルタミン酸デヒドロゲナーゼをカップリングさせて、炭酸固定反応を測定した。

H. thermophilus の KOR は好氣的生育条件でも嫌氣的生育条件でも発現していること、並びに FOR は好氣的生育条件にのみ発現していることを明らかにした。

(3) ピルビン酸：フェレドキシン オキシドレダクターゼ (POR) について

フェレドキシン (後述) の還元系に OGOR 反応を用い、また生成したピルビン酸を反応系外に出すためと NADH の酸化により反応を追跡するために、好熱菌由来の乳酸デヒドロゲナーゼをカップリングさせて、炭酸固定反応を測定した。十分な炭酸固定反応が得られた。

POR の炭酸固定反応について、EPR を用い詳細な解析を行った。基質 (ピルビン酸、CoA と炭酸ガス) と還元型フェレドキシンが存在すると、ヒドロキシエチル TPP のシグナルが EPR スペクトル上で観察された。その他の観察結果ともあわせ、脱炭酸方向

で機能している POR の逆の反応系を辿ることにより炭酸固定反応が触媒されていることが明らかとなった。なお、菌体内の各種物質を網羅的に解析 (メタボローム解析) することにより、POR が生体内では炭酸固定方向に機能していることが推察された。

(4) フマル酸レダクターゼ (FRD) について

FRD を精製し、諸性質を明らかにした。*H. thermophilus* の FRD は NADH を還元力として用いる可溶性の酵素であることを明らかにした。さらに、FRD が NAD を電子受容体とした逆反応の活性を示さなかったことから、還元的 TCA サイクルが酸化的には機能しないことが分かった。

(5) グルタミンシンターゼ (GS) について

GS を精製し、諸性質を明らかにした。

(6) グルタミンシンターゼ (GOGAT) について

H. thermophilus から GOGAT を精製し、諸性質を明らかにした。なお、特筆すべきは、本菌の GOGAT は非光合成生物として始めてのフェレドキシン依存型酵素、という点である。

(7) Ferredoxin:NAD oxidoreductase について

H. thermophilus のドラフトゲノム中に上記酵素をコードする遺伝子が見出された。そこで、遺伝子クローニングの後、大腸菌での発現系を構築し、さらに、組換えタンパク質の精製系も確立した。なお、得られた酵素は還元型フェレドキシン依存の NADPH 生成活性を触媒していることが示唆された。

(8) フェレドキシンについて

H. thermophilus の代謝においてはフェレドキシンが電子伝達体として中心的な役割を担っている。そこで、フェレドキシンを軸とした網羅的研究が必要となってきた。そこでまず、ドラフトゲノム中に見出された6種類のフェレドキシン遺伝子について、大腸菌での発現系を確立した。また、フェレドキシンを担体とするアフィニティクロマトを調製し、フェレドキシンと相互作用するタンパク質を追跡した。その結果、バクテリアの酸素耐性に関わるタンパク質 (ルブレリスリン) や一酸化炭素デヒドロゲナーゼ、アルコールデヒドロゲナーゼなどのタンパク質が検出された。

(9) ルブレリスリンについて

上記の探索で検出されたルブレリスリンについて、大腸菌での発現によりタンパク質標品を得た。得られた標品を用いて、生化学的実験を行い、ルブレリスリンが NADPH を還元力としたペルオキシダーゼ活性を示すことを明らかにした。

(10) その他の代謝系について
窒素同化に関わる酵素系、核酸生合成にも関わり、言うなれば中核的代謝にかかわっているグリシン生合成系についても研究の手を伸ばしている。

中温性水素細菌 *Hydrogenovibrio marinus* の二酸化炭素応答について

3種類のRubisCOの発現をそれぞれ調節する、3種類の調節遺伝子 *cbbR1*、*cbbR2*、*cbbRm* の存在を明らかにした。3種類のRubisCO 遺伝子はそれぞれの調節遺伝子産物により正に制御されていることを明らかにした。さらに、各RubisCO 遺伝子がどのような二酸化炭素濃度で発現するかというプロファイルも得られた。

好熱性硫黄細菌 *Acidianus briarleyi* の3-ヒドロキシプロピオン酸サイクルについて

好熱性硫黄細菌 *A. briarleyi* から3-ヒドロキシプロピオン酸サイクルの鍵酵素であるアセチル-CoA カルボキシラーゼを精製し結晶化を試みている。今までのところ結晶は得られていない。

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 19 件)

1. Complete genome sequence of the thermophilic obligately chemolithoautotrophic hydrogen oxidizing bacterium *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6. Arai H, Kanbe H, Ishii M, Igarashi Y. **J. Bacteriol.**, 192(10), 2651-2652 (2010) (査読有)
2. Thiosulfate Oxidation by a Thermo-Neutrophilic Hydrogen-Oxidizing Bacterium, Hydrogenobacter thermophilus. Sano R, Kameya M, Wakai S, Arai H, Igarashi Y, Ishii M, Sambongi Y. **Biosci. Biotechnol. Biochem.**, 74(4), 892-894 (2010) (査読有)
3. Purification of three aminotransferases from *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 -novel types of alanine or glycine aminotransferase Enzymes and catalysis- Masafumi Kameya, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii and Yasuo Igarashi **FEBS J.** 277(8), 1876-1885 (2010) (査読有)
4. Enzymatic and electron paramagnetic resonance studies of anabolic pyruvate synthesis by pyruvate: ferredoxin oxidoreductase from *Hydrogenobacter thermophilus* Takeshi Ikeda, Masahiro Yamamoto, Hiroyuki Arai, Daijiro Ohmori, Masaharu Ishii and Yasuo Igarashi **FEBS J.**, 277(2), 501-510(2010) (査読有)
5. Carboxylation reaction catalyzed by 2-oxoglutarate:ferredoxin

oxidoreductases from *Hydrogenobacter thermophilus* Masahiro Yamamoto, Takeshi Ikeda, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii, Yasuo Igarashi **Extremophiles**, 14(1), 79-85 (2010) (査読有)

6. Ferredoxin-NADP reductase from the thermophilic hydrogen-oxidizing bacterium, *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6. Ikeda T, Nakamura M, Arai H, Ishii M, Igarashi Y. **FEMS Microbiol Lett.**, 297(1), 124-130 (2009) (査読有)

7. Miho Aoshima, Yasuo Igarashi. **J. Bacteriol.**, 190(6), 2050-2055 (2008) (査読有)

8. A soluble NADH-dependent fumarate reductase in the reductive tricarboxylic acid cycle of *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6. Miura A, Kameya M, Arai H, Ishii M, Igarashi Y. **J. Bacteriol.**, 190(21), 7170-7177 (2008) (査読有)

9. Isolation and characterization of a new facultatively autotrophic hydrogen-oxidizing Betaproteobacterium, *Hydrogenophaga* sp AH-24 Yoon KS, Tsukada N, Sakai Y, Ishii M, Igarashi Y, Nishihara H **FEMS Microbiol. Lett.**, 278(1), 94-100 (2008) (査読有)

10. Sequencing and Reverse Transcription-Polymerase Chain Reaction (RT-PCR) Analysis of Four Hydrogenase Gene Clusters from an Obligately Autotrophic Hydrogen-Oxidizing Bacterium, *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 Yasufumi Ueda, Masahiro Yamamoto, Takashi Urasaki, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii and Yasuo Igarashi **J. Biosci. Bioeng.**, 104(6), 470-475 (2007) (査読有)

11. A novel ferredoxin-dependent glutamate synthase from the hydrogen-oxidizing chemoautotrophic bacterium *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 Kameya M, Ikeda T, Nakamura M, Arai H, Ishii M, Igarashi Y **J. Bacteriol.**, 189(7), 2805-2812 (2007) (査読有)

12. Purification and properties of glutamine synthetase from *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 Kameya, M, Arai, H, Ishii, M, Igarashi, Y **J. Biosci. Bioeng.**, 102(4), 311-315 (2006) (査読有)

13. *Acidianus manzaensis* sp nov., a novel thermoacidophilic Archaeon growing autotrophically by the oxidation of H₂ with the reduction of Fe³⁺ Yoshida, N, Nakasato, M, Ohmura, N, Ando, A, Saiki, H,

Ishii, M, Igarashi, Y *Curr. Microbiol.*, 53(5), 406-411 (2006) (査読有)

14. Role of two 2-oxoglutarate: ferredoxin oxidoreductases in *Hydrogenobacter thermophilus* under aerobic and anaerobic conditions Yamamoto Masahiro, Arai Hiroyuki, Ishii Masaharu, Igarashi Yasuo *FEMS Microbiol. Lett.*, 263(2), 189-193 (2006) (査読有)

15. Gene structure and expression profile of cytochrome *bc* nitric oxide reductase from *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 Miho Suzuki, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii, and Yasuo Igarashi *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 70(7), 1666-1671 (2006) (査読有)

16. Purification, characterization, and gene cloning of thermophilic cytochrome *cd₁* nitrite reductase from *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 Miho Suzuki, Tadao Hirai, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii, and Yasuo Igarashi *J. Biosci. Bioeng.*, 101(5), 391-397 (2006) (査読有)

17. Anabolic five subunit-type pyruvate:ferredoxin oxidoreductase from *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 Takeshi Ikeda, Toshihiro Ochiai, Susumu Morita, Ayako Nishiyama, Eio Yamada, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii, and Yasuo Igarashi *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 340(1), 76-82 (2006) (査読有)

18. The role of two CbbRs in the transcriptional regulation of three ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase genes in *Hydrogenovibrio marinus* strain MH-110 Koichi Toyoda, Yoichi Yoshizawa, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii, and Yasuo Igarashi *Microbiology*, 151(11), 3615-3625 (2005) (査読有)

19. Two Tandemly Arranged Ferredoxin Genes in the *Hydrogenobacter thermophilus* Genome: Comparative Characterization of the Recombinant [4Fe-4S] Ferredoxins Takeshi IKEDA, Masahiro YAMAMOTO, Hiroyuki ARAI, Daijiro OHMORI, Masaharu ISHII and Yasuo IGARASHI *Biosci. Biotech. Biochem.*, 69(6), 1172-1177 (2005) (査読有)

[学会発表] (計 27 件)

(1) *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 における酸素および二酸化炭素への転写応答: 神邊悠奈、亀谷将史、新井博之、石井正

治、五十嵐泰夫 日本ゲノム微生物学会年会 2010/3/7-9 (九州大学医学部キャンパス百年講堂)

(2) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 の異化型・同化型硝酸還元酵素: 亀谷将史、神邊悠奈、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 日本農芸化学会大会 2010/03/29 (東京大学駒場キャンパス)

(3) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株の酸素耐性について: 佐藤由也、神邊悠奈、亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 日本農芸化学会大会 2010/03/29 (東京大学駒場キャンパス)

(4) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 における脱窒関連遺伝子の発現制御: 神邊悠奈、亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 日本農芸化学会大会 2010/03/29 (東京大学駒場キャンパス)

(5) ゲノム解析から見えてきた好熱性絶対独立栄養性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* の特徴(独立栄養的代謝の産業応用の基軸, シンポジウム): 新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 日本生物工学会大会 2009/9/23-25 (名古屋大学東山キャンパス)

(6) Ferredoxin-dependent nitrate reductase from a chemoautotrophic bacterium, *Hydrogenobacter thermophilus*: Kameya, M., Arai, H., Ishii, M. & Igarashi, Y. *FEBS Congress*, 2009/7/4-9 (Prague, チェコ)

(7) Purification and characterization of Fumarate reductase from *Hydrogenobacter thermophilus*: Masaharu Ishii, Akane Miura, Masafumi Kameya, Hiroyuki Arai, and Yasuo Igarashi (Gordon Research Conference) *Molecular Basis of Microbial One-Carbon Metabolism* 2008/7/20-25 (Bates College, Lewiston, アメリカ)

(8) バイオプロセスへのヒドロゲナーゼの応用(新産業創出に挑むキイーエンザイムの顔ぶれ, シンポジウム) : 石井正治, ユン基石, 五十嵐泰夫, 西原宏史 **日本生物工学会大会** 2020/8/27-29 (東北学院大学土樋キャンパス)

(9) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株由来 fumarate reductase の解析: 三浦茜子、亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2009/03/29(マリンメッセ福岡)

(10) 好熱性絶対独立栄養性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 の全ゲノム解析: 新井博之、神邊悠奈、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2009/03/29 (マリンメッセ福岡)

(11) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株の硝酸同化酵素群の解析: 亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2009/03/29 (マリンメッセ福岡)

(12) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株の ferredoxin とその関連代謝に関する研究: 佐藤由也、遠藤三千雄、亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2009/03/29 (マリンメッセ福岡)

(13) 水素利用バイオプロセスによる環境調和型物質生産の検討: 西原宏史、五十嵐泰夫、石井正治 **日本農芸化学会大会** 2009/03/28 (マリンメッセ福岡)

(14) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株由来 fumarate reductase の解析: 三浦茜子、亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **生命科学研究ネットワークシンポジウム** 2008/9/23 (東京大学本郷キャンパス)

(15) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter*

thermophilus の窒素同化代謝: 亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **極限環境微生物学会年会** 2008/11/4-5 (立教大学池袋キャンパス)

(16) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株の ferredoxin 関連タンパク質の解析: 中村みゆき、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2008/03/27 (名城大学天白キャンパス)

(17) Ferredoxin:NADP⁺ oxidoreductase from the thermophilic hydrogen-oxidizing bacterium, *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 : Takeshi Ikeda, Hiroyuki Arai, Masaharu Ishii, Yasuo Igarashi (**Gordon Research Conference**) **Molecular Basis of Microbial One-Carbon Metabolism**, July 20-25 (Magdalen College, Oxford、連合王国)

(18) Nitrogen anabolism in *Hydrogenobacter thermophilus*: Kameya, M., Arai, H., Ishii, M. & Igarashi, Y. (**Gordon Research Conference**) **Molecular Basis of Microbial One-Carbon Metabolism**, July 20-25 (Magdalen College, Oxford、連合王国)

(19) Metabolism around the rTCA cycle Masaharu Ishii (**Gordon Research Conference**) **Molecular Basis of Microbial One-Carbon Metabolism**, July 20-25 (Magdalen College, Oxford、連合王国)

(20) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* の窒素同化代謝: 亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **極限環境微生物学会年会** 2007/11/29-30 (九州大学西新プラザ)

(21) *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株由来 ferredoxin 群の異種発現、精製、及び特徴解析 中村みゆき、池田 丈、大森大二

郎, 新井博之, 石井正治, 五十嵐泰夫 **日本生物工学会大会** 2006/9/11-13 (大阪大学豊中キャンパス)

(22) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株由来 fumarate reductase の解析: 三浦茜子、亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2007/03/26 (東京農業大学世田谷キャンパス)

(23) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株由来 ferredoxin-dependent glutamate synthase の解析: 亀谷将史、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2007/03/2 (東京農業大学世田谷キャンパス)

(24) 好熱性水素細菌 *Hydrogenobacter thermophilus* TK-6 株由来 ferredoxin:NAD⁺ oxidoreductase の解析: 池田丈、中村みゆき、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2007/03/26 (東京農業大学世田谷キャンパス)

(25) *Hydrogenophilus thermoluteolus* TH-1 由来の NAD 還元型ヒドロゲナーゼの生化学的解析: 尹基石, 酒井由紀子, 船木 強, 藤澤 清史, 石井正治, 五十嵐泰夫, 西原宏史 **日本生物工学会大会** 2005/11/15-17 (つくば国際会議場)

(26) 絶対独立栄養性細菌 *Hydrogenovibrio marinus* MH-110 株の carbonic anhydrase の機能解析: 豊田晃一, 吉沢洋一, 新井博之, 石井正治, 五十嵐泰夫 **日本生物工学会大会** 2005/11/15-17 (つくば国際会議場)

(27) 海洋性細菌由来の carboxysome operon の発現制御機構: 豊田晃一、吉沢洋一、新井博之、石井正治、五十嵐泰夫 **日本農芸化学会大会** 2006/03/26 (京都女子大学)

[図書] (計 1 件)

第 II 編第 5 章 ヒドロゲナーゼ反応のエネ

ルギー供給系への応用 西原宏史、五十嵐泰夫、石井正治 微生物機能を活用した革新的生産技術の最前線、166-174、シーエムシー出版 (2007)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

(1) シンポジウムでの発表 e-バイオが目指すもの: 石井正治 e-バイオ (Electron-oriented Biotechnology) の幕開け -Downhill バイオから Uphill バイオへ- e-バイオ研究会主催シンポジウム 2009/10/27 ((財)バイオインダストリー協会 (JBA) 第 1 会議室)

(2) シンポジウムでの発表 好熱性水素細菌研究から E-バイオ (Electron-oriented Biotechnology) まで: 石井正治 **2009 年度東京大学生物生産工学研究センターシンポジウム** (環境細菌の動態研究から見える新しい微生物機能) 2009/12/11 (東京大学弥生講堂)

(3) 新聞掲載

平成 21 年 11 月 11 日: **環境新聞**

平成 22 年 1 月 18 日: **日本経済新聞**

平成 22 年 1 月 20 日: **日経産業新聞**

(4) ホームページ等

研究室のホームページ

<http://amb.bt.a.u-tokyo.ac.jp/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

五十嵐 泰夫 (IGARASHI YASUO)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授

研究者番号: 90114363

(2) 研究分担者

石井 正治 (ISHII MASAHARU)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授

研究者番号: 30193262

(3) 研究分担者

新井 博之 (ARAI HIROYUKI)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・助教

研究者番号: 70291052