

令和 2 年 6 月 3 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03788

研究課題名(和文) ヨウ素代謝微生物に関する総合的研究：甲状腺の起源を求めて

研究課題名(英文) A comprehensive study on iodine-metabolizing bacteria: Exploring the origin of thyroid hormones

研究代表者

天知 誠吾 (Amachi, Seigo)

千葉大学・大学院園芸学研究科・教授

研究者番号：80323393

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,200,000円

研究成果の概要(和文)：生物とヨウ素の共進化の謎の解明を目的として、ヨウ素蓄積細菌Arenibacter sp. C-21株、及びヨウ素酸呼吸細菌Pseudomonas sp. SCTを用いて検討を行った。C-21株において蓄積ヨウ素のほとんどが膜タンパクと結合すること、またそのタンパクが新規なバナジウム依存型ヨードペルオキシダーゼ(vIPO)であることを明らかにした。一方、SCT株の異化的ヨウ素酸還元酵素を同定し、それが新規なモリブデン鉄硫黄タンパクであることを解明した。さらに、SCT株のヨウ素酸呼吸時には、ヨウ素酸のみならず過酸化水素と酸素も電子受容体として機能するという「3分岐型電子伝達鎖モデル」を提唱した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ヨウ素蓄積細菌C-21株において、ヨードペルオキシダーゼがヨウ素の取り込みのみならず、ヨウ素の蓄積・貯蔵にも寄与することを初めて明らかにした。蓄積ヨウ素の機能は未だ不明であるが、原始的な甲状腺ホルモンが合成されている可能性もあり、ヨウ素と生物の共進化の謎にせまる興味深い結果が得られた。一方、ヨウ素酸呼吸細菌SCT株において、鍵となる酵素と遺伝子を初めて特定した。同様の遺伝子を持つ細菌は海洋・陸圏に広く分布することから、このような微生物が地球規模でのヨウ素の循環に大きく寄与する可能性がある。またこのような細菌は、放射性ヨウ素(I-129)で汚染された地下水環境の浄化に応用できるかもしれない。

研究成果の概要(英文)：Localization of iodine in Arenibacter sp. SCT was found to be the membrane fraction, in which iodine was bound to a tyrosine residue of a protein annotated as PAP2 family protein. The PAP2 family is known to include histidine phosphatases and vanadium-dependent haloperoxidases (vHPOs), and the iodinated protein of strain C-21 formed a distinct clade within the vHPOs. Further study is needed to fully understand the function of iodine accumulated in strain C-21.

Dissimilatory iodate reductase (Ildr) of Pseudomonas sp. SCT was identified by multiple proteomic and transcriptomic analyses as well as by the construction of a deletion mutant. The large subunit of Ildr (IldrA) was a novel member of the DMSO reductase family. It was also suggested that both O₂ and H₂O₂ are formed as by-products of iodate respiration. An electron transport chain model of strain SCT, in which iodate, H₂O₂, and O₂ are used as terminal electron acceptors, was proposed.

研究分野：応用微生物学

キーワード：ヨウ素 蓄積 甲状腺 呼吸 放射性ヨウ素 バクテリア

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ヒトを含めた脊椎動物にとって、ヨウ素は甲状腺ホルモン (TH) の成分として必須の元素である。ヨウ素 (ヨウ素イオン: I^-) は甲状腺に取り込まれた後、甲状腺ペルオキシダーゼ (TPO) の作用で H_2O_2 依存的に酸化される。酸化により活性化されたヨウ素は、サイログロブリンと呼ばれるタンパクのチロシン残基をヨード化し、モノヨードチロシンまたはジヨードチロシンを生じる。最後に、TPO が再びこれら残基を切り出し・縮合することで、TH であるトリヨードチロニン (T_3) またはサイロキシン (T_4) が生じる。TH は、脳中枢を中心とした細胞間情報伝達物質として重要であり、ヒト以外でも、魚類や両生類の変態や恒温動物の体温調節など、様々な機能を持つ。

一方、機能は不明なものの、甲状腺を持たない無脊椎動物や藻類もヨウ素を取り込み、TH を合成する。例えば、ナメクジウオやホヤは、内柱と呼ばれる器官で TH を合成する。また、内柱すら持たない動物 (ウニ、ヒトデ、サンゴ、海綿など) も TH を合成する。コンブは海水の数万倍ものヨウ素を蓄積するが、その取り込み様式も甲状腺と類似し、バナジウム依存型ハロペルオキシダーゼ (vHPO) が H_2O_2 依存的にヨウ素イオンを酸化する。また最近、コンブがヨウ素を無機抗酸化物質として利用していることがわかり、注目されている。

申請者はヨウ素を高度に蓄積する細菌 *Arenibacter* sp. C-21 株を海洋より分離し、その蓄積メカニズムを明らかにしてきた。C-21 株は、海水レベルのヨウ素を 5,500 倍に濃縮するが、そのヨウ素の取り込みは H_2O_2 依存的であった。また、蓄積したヨウ素の化学形態は有機態であることもわかっている。すなわち、原核生物である C-21 株においてもヨウ素から TH が合成されている可能性があるが、その詳細は不明であった。ヨウ素の地球表層における存在割合は、同じハロゲンである塩素の 6,300 分の 1、臭素の 20 分の 1 にすぎない。にもかかわらず、脊椎動物にとってヨウ素は TH の成分として必須の元素である。生命の進化の過程で、なぜヨウ素が必須元素として選択されたのかは興味深い謎である。また、原始海洋のヨウ素濃度は現在の 100 倍も高かったと考えられることから、現在でもヨウ素をエネルギー生産に積極的に利用する微生物、すなわちヨウ素栄養性細菌 (iodotrophs) が存在すると期待されるが、その詳細も不明であった。

2. 研究の目的

上記のような背景のもと、本研究では原核生物である *Arenibacter* sp. C-21 株を用いて、細菌にも TH 合成能が存在し、蓄積したヨウ素で活性酸素種 (ROS) を解毒できるかを検証した。また、生育や代謝にヨウ素を必須とするヨウ素栄養性細菌 (iodotrophs) の機能解析を目的として、ヨウ素酸 (IO_3^-) 呼吸細菌 *Pseudomonas* sp. SCT 株のプロテオーム解析とトランスクリプトーム解析を行った。これらにより、原始生命から脊椎動物の甲状腺へと繋がる、生命とヨウ素の共進化の謎の解明に資することを目的とした。

3. 研究の方法

ヨウ素蓄積細菌 *Arenibacter* sp. C-21 株を用いた実験では、まず C-21 株における蓄積ヨウ素の局在性を調べた。具体的には、C-21 株を放射性ヨウ素 ($^{125}I^-$) と共に培養後、リゾチーム処理を行い、定法に従ってペリプラズム、細胞膜、細胞質画分に分画した。これら各画分中の放射能を NaI シンチレーションシステムで測定し、蓄積ヨウ素の局在性を明らかにした。また、放射性ヨウ素でラベルされたタンパク画分を SDS-PAGE に供し、オートラジオグラムによりヨード化したタンパクを可視化した。このタンパクのバンドを切り出し、トリプシン処理後、LC-MS/MS 解析によりペプチド配列を取得、ドラフトゲノム情報との比較から標的ヨード化タンパクを同定した。さらに、ヨウ素の取り込み・蓄積に寄与すると予想される vHPO 遺伝子の発現解析や、ヨウ素蓄積細胞の過酸化水素曝露実験も行った。

一方、ヨウ素酸呼吸細菌 *Pseudomonas* sp. SCT を用いた実験では、SCT 株がヨウ素酸呼吸条件で特異的に発現するタンパク、特に異化的ヨウ素酸還元酵素 (Idr) の候補をプロテオーム解析により選抜き、その遺伝子破壊株を作成した。具体的には、SCT 株の生育がヨウ素酸に依存することを示した後、Idr を活性染色から切り出したバンドの LC-MS/MS 解析により同定した。また比較プロテオーム解析により、ヨウ素酸呼吸時に特異的に発現するタンパクを網羅的に検出すると共に、重要と考えられるタンパクをコードする遺伝子の転写解析を行った。さらに、In-Fusion クローニング法を用いて、Idr のラージサブユニットをコードすると予想される遺伝子 (*idrA*) の欠損変異株を取得した。

4. 研究成果

(1) C-21 株におけるヨウ素の局在性

Arenibacter sp. C-21 株を放射性ヨウ素と共に培養したところ、培養 48 時間後に 80% 以上のヨウ素を蓄積した。また、この時の細胞のヨウ素含有量はおよそ $100 \text{ nmol gram dry cells}^{-1}$ であった。この細胞をリゾチーム処理し、ペリプラズム画分を回収後、超遠心により膜画分と細胞質画分をそれぞれ取得した。これら 3 つの画分の放射能を測定したところ、94% のヨウ素が膜画分に存在することがわかった。また、膜画分をメタノール-クロロフォルム処理し、脂質、タンパク、および可溶性画分に分画した。これらの放射能を測定したところ、93% のヨウ素がタンパク質に存在することがわかった。以上のことから、C-21 株が蓄積したヨウ素の約 90% が、膜タンパクに結合した状態で存在することが明らかになった。

(2) ヨード化タンパクの同定

上記の膜画分を変性後 SDS-PAGE に供し、ゲル上の放射能を測定しその分布を可視化した。その結果、ゲル上部からおよそ 40 mm の部分に集中して放射能が検出された。そこでこの領域に観察されたタンパク質バンド 3 本を切り出し、それぞれの放射能を測定したところ、このうちの一本で 2588 cpm という顕著に高い放射能が検出された。このバンドをトリプシン処理後、LC-MS/MS 解析によりペプチド配列を取得し、C-21 株のドラフトゲノム情報と比較したところ、PAP2 family protein とアノテーションされたタンパク (アクセシオン番号: WP_069858609) のチロシン残基が特異的にヨード化されていることがわかった。PAP2 family protein は、ヒスチジンホスファターゼとバナジウム依存型ハロペルオキシダーゼ (vHPO) を含むスーパーファミリーとして知られている。本ヨード化タンパクの 3 次元構造を予測したところ、*Zobellia galactanivorans* のバナジウム依存型ヨードペルオキシダーゼ (vIPO) と最も類似性が高く、複数の膜貫通ドメインと、バナジン酸の結合部位も予測された (図 1)。一方、ヨウ素と共有結合するチロシン残基は親水部分に存在し、ペリプラズム側に露出すると推察された。系統解析の結果、本ヨード化タンパクは既知の vHPO とは異なるクレードに属することも明らかになった。従来、vIPO はコンブや海洋細菌のヨウ素の取り込みに寄与すると考えられてきた。本研究の結果より、vIPO がヨウ素の取り込みのみならず、自身がヨード化することでヨウ素の蓄積・貯蔵にも寄与することが初めて明らかになった。

(3) ヨウ素の抗酸化能の検討

C-21 株の洗浄菌体を用いた検討により、ヨウ素の取り込みはグルコースに依存することがわかってきた。本研究では、キシレノールオレンジを用いた過酸化水素定量法を確立し、C-21 株の洗浄菌体がグルコース依存的に過酸化水素 (最大 5 μM 程度) を生成することを初めて明らかにした。しかしながら、ヨウ素を蓄積した菌体を過酸化水素に曝露してもヨウ素の放出は観察されなかった。以上のことから、ヨウ素の取り込みには過酸化水素 (及び vIPO) が関与することが強く示唆されたものの、蓄積ヨウ素の機能はコンブで報告された抗酸化作用とは異なることが推察された。

(4) vIPO 活性の可視化と転写解析

C-21 株のヨウ素取り込みと蓄積に寄与すると考えられる vIPO についてさらに検討を行った。C-21 株の無細胞抽出液を弱い変性状態で Native-PAGE に供し、*o*-dianisidine、バナジン酸、ヨウ素イオン存在下で活性染色したところ、少なくとも 2 種類の vIPO の存在が確認された。一方、C-21 株のゲノムに確認された 3 種類の vIPO 遺伝子について、RT-PCR にて転写解析を行ったところ、全ての遺伝子で発現が確認されたものの、ヨウ素の存在・非存在下でその発現量に差は見出されなかった。

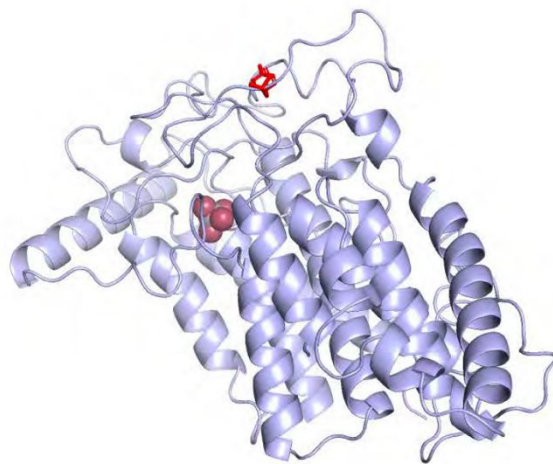


図 1 . C-21 株のヨード化膜タンパクの予測される 3 次元構造
バナジン酸を紫で、ヨード化されたチロシン残基を赤で示した

(5) SCT 株のヨウ素酸依存的生育

Pseudomonas sp. SCT 株を嫌気条件で酢酸を電子供与体、ヨウ素酸 (IO_3^-) を電子受容体として生育させたところ、添加したヨウ素酸の濃度に依存した生育が観察された。またその生育は HQNO、ロテノン、アンチマイシン A、KCN といった呼吸阻害剤によって完全に阻害された。このことから、SCT 株のヨウ素酸還元は嫌気呼吸の 1 種であることが確認された。一方、ヨウ素酸呼吸条件では、添加したヨウ素酸濃度に依存して微量の過酸化水素 (最大 8 μM 程度) が生成する

ことも明らかになった。

(6) Idr の同定

ヨウ素酸呼吸条件下で異化的ヨウ素酸還元酵素 (Idr) 活性を測定したところ、脱窒条件と比較して 19 倍高い活性が観察された。またその 85% がペリプラズムに局在した。Native-PAGE にて Idr の活性染色を行った後、活性バンドを切り出し SDS-PAGE に供したところ、3 本のバンドを得た。これらの LC-MS/MS 解析により、Idr は IdrA, IdrB, IdrP₁, IdrP₂ という 4 種類のタンパクからなる複合体であることが示唆された。IdrA はモリブデンと [3Fe-4S] クラスター結合モチーフを含み、DMSO 還元酵素ファミリーの中で新規なクレードを形成した (図 2)。IdrB は [2Fe-2S] 結合モチーフを含む Rieske タンパクであった。また、IdrP₁ と IdrP₂ はお互いに類似したジヘムタンパクで、既知のシトクロム *c* ペルオキシダーゼ (CCP) と相関があるものの、共に新規なタンパクと考えられた。SCT 株のゲノム上で、*idrABP₁P₂* 遺伝子はオペロン様の構造を示した。

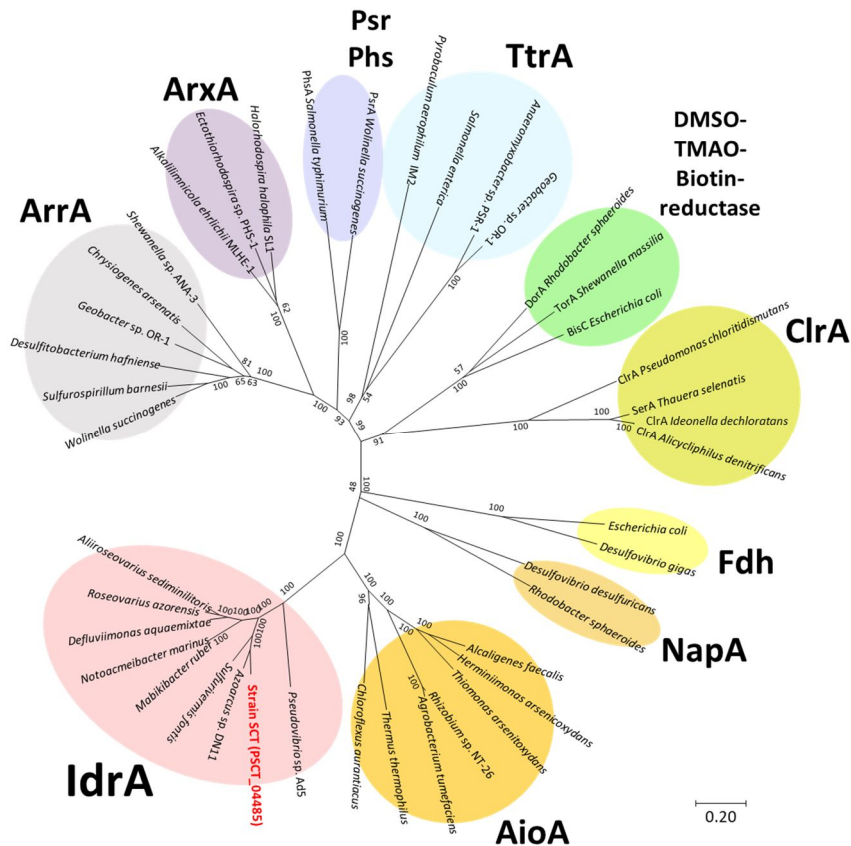


図 2 . 異化的ヨウ素酸還元酵素 IdrA の系統樹

(7) SCT 株の比較プロテオーム解析

ヨウ素酸呼吸条件または脱窒条件下で生育した SCT 株より全タンパクを抽出し、emPAI 法による半定量比較プロテオーム解析を行った。全 CDS の 62% に当たる 2,819 タンパクが検出され、このうち両条件で検出されたタンパクが 1,750、ヨウ素酸呼吸条件で特異的に検出されたタンパクが 628 存在した。両条件で発現が認められたタンパクのうち、ヨウ素酸呼吸条件で高い発現量を示した上位 10 タンパクには、IdrA と IdrP₁ のみならず、高親和性末端オキシダーゼである *Cyd* と *Cbb3* も含まれた。一方、ヨウ素酸呼吸条件でのみ検出されたタンパクのうち、高い発現量を示した上位 10 タンパクには、IdrP₂ と IdrB のみならず、亜塩素酸不均化酵素 (chlorite dismutase: *Cld*) 様タンパクと *Cbb3* も含まれた。さらにヨウ素酸呼吸条件では、*Ahp*, *SOD*, *Cat*, *CCP* といった酸化ストレス応答タンパクの高発現が確認された。以上のことから、ヨウ素酸呼吸条件では過酸化水素に加えて、酸素も発生することが予想された。

(8) 転写解析

ヨウ素酸呼吸条件、脱窒条件、好気呼吸条件下で生育した SCT 株より RNA を抽出し、逆転写反応を行った後、*16S rRNA* 遺伝子を内部標準として qRT-PCR を行い、*idrA*, *idrP₁*, *idrP₂* 遺伝子の転写量を比較した。その結果、いずれの遺伝子もヨウ素酸呼吸条件において、他条件と比較して 100 ~ 2,000 倍も転写量が上昇することがわかった。

(9) ヨウ素呼吸条件における電子伝達鎖の推定

以上の結果より、SCT株のヨウ素酸呼吸条件における電子伝達鎖の推定を行った(図3)。DMSO還元酵素ファミリーは、一般的に2電子の酸化還元反応を触媒する。酢酸に由来する6電子のうち2電子は IdrABによりヨウ素酸に受け渡され、亜ヨウ素酸(HIO)と過酸化水素が生成する。さらに2電子は IdrP₁P₂により過酸化水素に受け渡され、水が生成する。一方、HIOは Cld様タンパクにより不均化され、ヨウ素イオンと酸素が生成する。最後に、残る2電子が Cbb₃またはCydにより酸素に受け渡され、水が生成する。すなわち、ヨウ素酸呼吸では電子伝達鎖が3つに分岐し、ヨウ素酸のみならず、過酸化水素と酸素も電子受容体として機能すると予想された。

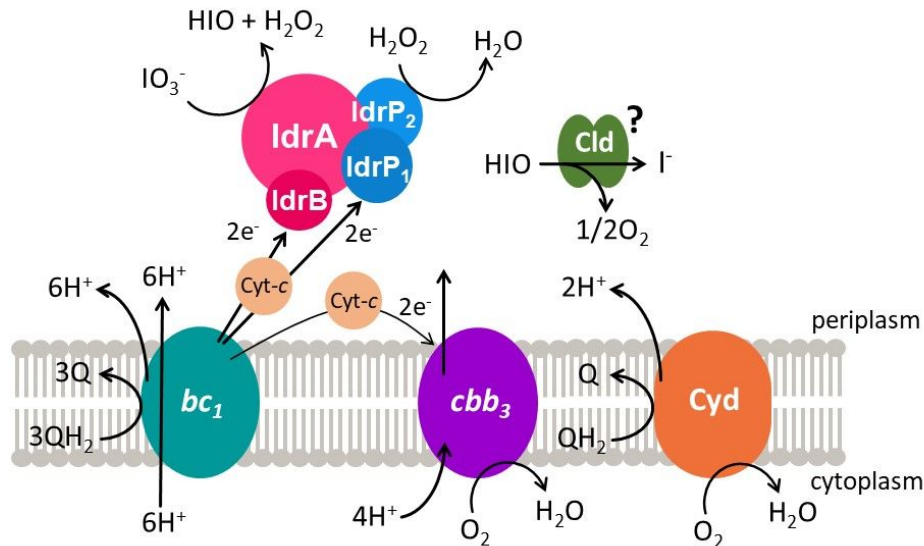


図3 . ヨウ素酸呼吸時のSCT株で予想される3分岐型電子伝達鎖

(10) *idrA*欠損変異株の構築

In-Fusion クローニング法により、約2 kbが脱落した *idrA* 遺伝子を含むプラスミド (pK18mobsacB-*idrAK0*) を作製した。 *E. coli* DH5a を形質転換後、Sm^r のSCT株、helper大腸菌を混合し接合伝達を行った。これをLBSm500Km30寒天培地に塗抹し一度目の相同組換えを誘発後、得られたコロニーを用いて二度目の相同組換えを誘発した。得られた欠損株の *idrA* 増幅サイズを確認した後、嫌氣的に無機塩培地に接種したところ、脱窒条件では生育したが、ヨウ素酸呼吸条件では生育が認められなかった。以上のことから、*idrA* がSCT株のヨウ素酸呼吸に必須の遺伝子であることが直接的に証明された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Yamazaki Chihiro, Kashiwa Sumie, Horiuchi Ayaka, Kasahara Yasuhiro, Yamamura Shigeki, Amachi Seigo	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 A novel dimethylsulfoxide reductase family of molybdenum enzyme, Idr, is involved in iodate respiration by <i>Pseudomonas</i> sp. SCT	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1462-2920.14988	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Harada Masafumi, Ito Kohei, Nakajima Nobuyoshi, Yamamura Shigeki, Tomita Masaru, Suzuki Haruo, Amachi Seigo	4. 巻 9
2. 論文標題 Genomic Analysis of <i>Pseudomonas</i> sp. Strain SCT, an Iodate-Reducing Bacterium Isolated from Marine Sediment, Reveals a Possible Use for Bioremediation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 G3; Genes Genomes Genetics	6. 最初と最後の頁 1321 ~ 1329
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1534/g3.118.200978	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Taguchi Taro, Ebihara Kyota, Yanagisaki Chihiro, Yoshikawa Jun, Horiguchi Hirofumi, Amachi Seigo	4. 巻 8
2. 論文標題 Decolorization of recalcitrant dyes by a multicopper oxidase produced by <i>Iodidimonas</i> sp. Q-1 with iodide as a novel inorganic natural redox mediator	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-018-25043-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Nihei Reiko, Usami Mizuki, Taguchi Taro, Amachi Seigo	4. 巻 189
2. 論文標題 Role of fungal laccase in iodide oxidation in soils	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Environmental Radioactivity	6. 最初と最後の頁 127 ~ 134
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2018.03.016	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yeager Chris M., Amachi Seigo, Grandbois Russell, Kaplan Daniel I., Xu Chen, Schwehr Kathy A., Santschi Peter H.	4. 巻 101
2. 論文標題 Microbial Transformation of Iodine: From Radioisotopes to Iodine Deficiency	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Adv. App. Microbiol.	6. 最初と最後の頁 83 ~ 136
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2017.07.002	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Yuliana Tri, Nakajima Nobuyoshi, Yamamura Shigeki, Tomita Masaru, Suzuki Haruo, Amachi Seigo	4. 巻 5
2. 論文標題 Draft Genome Sequence of Roseovarius sp. A-2, an Iodide-Oxidizing Bacterium Isolated from Natural Gas Brine Water, Chiba, Japan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Genomics	6. 最初と最後の頁 51 ~ 53
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7150/jgen.19846	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 中澤遙、天知誠吾
2. 発表標題 Arenibacter sp. C-21株におけるヨウ素の局在性とヨウ素結合タンパク
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 柏澄江、山崎千尋、笠原康裕、天知誠吾
2. 発表標題 細菌のヨウ素酸呼吸には新規鉄硫黄モリブデンタンパクldrが関与する
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 天知誠吾、山崎千尋、笠原康裕
2. 発表標題 細菌のヨウ素酸呼吸には新規鉄硫黄モリブデンタンパクI _{dr} が関与する
3. 学会等名 日本微生物生態学会第33回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山崎千尋、笠原康裕、天知誠吾
2. 発表標題 ヨウ素酸呼吸細菌 <i>Pseudomonas</i> sp. SCT株の有するヨウ素酸還元酵素の同定と呼吸メカニズムの推定
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山崎千尋、笠原康裕、天知誠吾
2. 発表標題 ヨウ素酸呼吸細菌 <i>Pseudomonas</i> sp. SCT株のヨウ素酸還元酵素の同定
3. 学会等名 日本微生物生態学会第32回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 天知誠吾
2. 発表標題 微生物によるヨウ素(I)の利用
3. 学会等名 環境微生物系学会合同大会2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 海野佑介、城山カンナ、天知誠吾、武田晃
2. 発表標題 表層土壌のヨウ素動態に影響を及ぼすヨウ化物イオン酸化細菌の分布調査
3. 学会等名 環境微生物系学会合同大会2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 S. Amachi, C. Yamazaki, and Y. Unno
2. 発表標題 Bacteria catalyzing the redox cycling of iodine: From radioactive iodine to thyroid hormones
3. 学会等名 23rd International Symposium of the International Society for Environmental Biogeochemistry (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 天知誠吾
2. 発表標題 新規ヨウ素酸化酵素による酵素除菌システム
3. 学会等名 酵素工学研究会第78回講演会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携研究者	笠原 康裕 (Kasahara Yasuhiro) (20273849)	北海道大学・低温科学研究所・准教授 (10101)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携 研究者	黒田 真史 (Kuroda Masashi) (20511786)	大阪大学・工学（系）研究科（研究院）・助教 (14401)	