

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 7 日現在

機関番号：13601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25870287

研究課題名(和文) リボソームGTPaseセンター構成タンパク質の機能的分子機構の解明

研究課題名(英文) Studies on the functional molecular mechanisms of protein components at the ribosomal GTPase-associated center

研究代表者

野村 隆臣 (NOMURA, Takaomi)

信州大学・学術研究院繊維学系・助教

研究者番号：90362110

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：リボソームのストークタンパク質が複数コピー存在する生物学的意義として、ストークタンパク質のリボソームへの効率的な会合とGTPase翻訳因子との相互作用に起因するタンパク質合成速度の向上にあることを明らかにした。また、リボソームとGTPase翻訳因子の生物界特異的な相互作用において、ストークタンパク質のC末端ドメインが決定的な構造的要素であるとともに、L11 (eL12) の協調的な作用も重要であることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：We proposed that the biological and functional significances for the multiple copies of ribosomal stalk protein lie in the efficient assembly of the stalk proteins into the ribosomal particles and the enhancement of the translation rate related to the interaction with GTPase translational factors. Furthermore, we revealed that the C-terminal domain of the stalk protein is a crucial structural element, although L11 (eL12) also acts in coordinated manner, for kingdom-dependent specificity of the ribosome-GTPase translational factor interaction.

研究分野：分子生物学

キーワード：リボソーム GTPaseセンター GTPase翻訳因子 ストークタンパク質 L11/eL12 生物界特異性

1. 研究開始当初の背景

生体内タンパク質合成(翻訳)の中核を担う「リボソーム」は、数種のRNAと数十種のタンパク質より構成される超巨大分子集合体である。多くの生化学的・分子生物学的解析により、リボソーム機能の中心はRNA成分が担う「リボソームはリボザイムである」という考えが定着しつつある。リボソーム粒子全体の高次構造解析においても、大部分はRNA成分であり、タンパク質成分はリボソーム表面に点在していることが示され、上記のことは強く支持されている。一方、タンパク質成分に関する解析は *in vitro* 再構成系実験が可能な一部を除いて困難であり、各々のタンパク質成分の機能的役割については、正確に理解されていないのが現状である。

リボソームの大サブユニットに位置し、各種GTPase翻訳因子が相互作用するGTPaseセンターは、リボソーム中で最もタンパク質成分に富んだ領域であり、真正細菌の場合、リボソームの突起(ストーク)構造を形成するL7/L12(真核生物ではP1-P2)、L7/L12と複合体を形成してL7/L12をリボソームに会合させるL10(真核生物ではP0)、そしてL11(真核生物ではeL12)がGTPaseセンター構成タンパク質として認識されている(図1)。

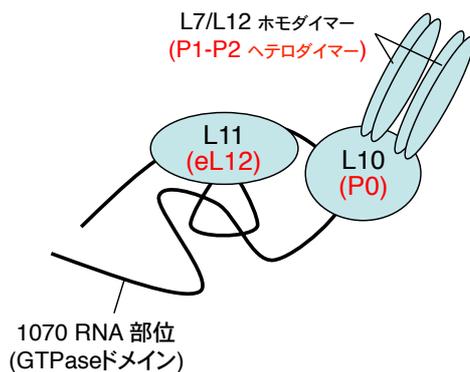


図1 GTPase センターの概略模式図

リボソームのGTPaseセンターを構成するRNAおよびタンパク質成分を示す。図中の黒文字は真正細菌、赤文字は真核生物における名称を示す。

リボソームとGTPase翻訳因子の相互作用は、厳密に制御されており、両者が同一生物界のときに限られる。これまでに我々は、真正細菌の大腸菌リボソームのGTPaseセンター構成タンパク質をラットやカイコの真核生物由来の相同体で置換したハイブリッドリボソームを *in vitro* 再構成系にて作製することに成功しており、このハイブリッドリボソームが真正細菌のGTPase翻訳因子ではなく、真核生物由来の因子と受容性を示すように性質が変化することを明らかにしている。さらに、同一生物界であっても、高度好熱性細菌 *T. thermophilus* のタンパク質成分を用いて同様の解析を行うと、GTPase翻訳因子依存のGTP加水分解活性が2~3倍に増大

することを明らかにしている。これらの結果は、GTPaseセンター構成タンパク質がGTPase翻訳因子を直接的に認識(選択)し、翻訳速度とも密接に関連することを強く示唆しているが、これらの分子機構の詳細は不明な点が多い。

2. 研究の目的

本研究の目的は、GTPaseセンター構成タンパク質に対する特異的改変を導入した大腸菌リボソームを *in vivo* および *in vitro* にて作製し、その翻訳機能を解析することによって、リボソームとGTPase翻訳因子間の相互作用における「生物界特異性」と「翻訳速度」に関するGTPaseセンター構成タンパク質の機能的分子機構を明らかにすることである。

3. 研究の方法

(1) L7/L12のコピー数と翻訳速度の関連性: ストークタンパク質L7/L12は、GTPase翻訳因子との相互作用を飛躍的に高め、翻訳速度を著しく向上させることが知られている。注目すべきは、L7/L12がリボソーム中にて唯一複数コピー(2組のダイマー)存在することであり、これが前述の機能特性に重要だと推測されるが、正確に理解されていない。これまでに、L10上のL7/L12ダイマー結合部位が同定されており、そのうちの一つであるC末端から10アミノ酸領域を削除したL10ΔC10はL7/L12ダイマー結合数が1組となることが分かっている。そこで、染色体上のL10遺伝子がL10ΔC10となるように相同組換えしたL10ΔC10株を作製し(取得済)、その生育解析(基本特性の把握)、細胞抽出液のポリソーム画分に対するL7/L12抗体(取得済)を用いた免疫ブロット解析(翻訳反応中のリボソームにおけるL7/L12の会合状態の解析)、並びに、L10ΔC10株の *in vivo* および *in vitro* 翻訳機能解析を行い、L7/L12のコピー数と翻訳速度の関連性について解析した。

(2) ストークタンパク質のGTPase翻訳因子識別機構: リボソームのストーク構造は、真正細菌ではL7/L12ホモダイマー(L7はL12遺伝子産物のN末端アセチル化体)、真核生物ではP1-P2ヘテロダイマー(P1とP2はアミノ酸配列が類似した異なる遺伝子産物)によって形成される。これらストークタンパク質に共通する特徴は、N末端ドメイン(NTD)がダイマー形成とL10(真正細菌)あるいはP0(真核生物)を介したリボソーム会合に関与すること、C末端ドメイン(CTD)がGTPase翻訳因子との相互作用に関与すること、NTDとCTDが構造的柔軟性に富むヒンジ領域で連結されることである。一方、L7/L12とP1-P2のアミノ酸配列相同性は低く、これに起因する構造的差異がGTPase翻訳因子との相互作用における生物界特異性をもたらすと考えられるが、その詳細な分子機構は分かっていない。そこで、大腸菌L7/L12の「CTD」

あるいは「ヒンジ領域から CTD」をカイコ P1 または P2 のものに置換した 4 種のドメイン置換キメラ体 (L12NH-P1C, L12NH-P2C, L12N-P1HC, L12N-P2HC) を作製し、ストックタンパク質による GTPase 翻訳因子の識別機構の解明に取り組んだ。これらストック変異体をハイブリッドリボソーム機能解析系に導入し、大腸菌あるいはカイコの GTPase 翻訳伸長因子に対する受容性を比較・解析した。

(3) 翻訳反応の生物界特異性における L11 の機能的分子機構: 大腸菌染色体上の L11 遺伝子を破壊した Δ L11 株は、生育速度が野生株と比較して 5 倍以上遅く、L7/L12 と共に L11 も GTPase 翻訳因子との効率的な相互作用に関与すると考えられる。また、ストックタンパク質と同様に、全生物界に普遍的に存在するものの相同性は低く、このことは、L11 も GTPase 翻訳因子に対する生物界特異的な識別に関連する可能性が高いことを示唆している。これらを実証するため、 Δ L11 株の細胞内にて各生物界の L11 相同体をプラスミドにて補填し、各生物界 L11 相同体の機能互換性について解析を行なった。なお、真正細菌は大腸菌 L11 (Ec_L11)、古細菌は *P. horikoshii* aL11 (Ph_aL11)、真核生物はカイコ eL12 (Bm_eL12) とし、大腸菌 L11 のプロモーター制御下にて各 L11 相同体が発現誘導されるプラスミドを構築した。

4. 研究成果

(1) L7/L12 のコピー数と翻訳速度の関連性: L10 Δ C10 株の生育は、倍加時間にして野生株よりも 7 分程度遅いだけであったが、発現ベクターを用いた大腸菌内タンパク質合成能 (*in vivo* 翻訳機能) は野生株の約 7~8 割に低下していた (図 2)。細胞内の L7/L12 存在量をイミュノブロット解析した結果、L10 Δ C10 株と野生株の細胞内には同程度の L7/L12 が存在していたことから、L10 Δ C10 株リボソーム中の L7/L12 ダイマー数は、目論見通りに野生株の 2 組から 1 組に減少してお

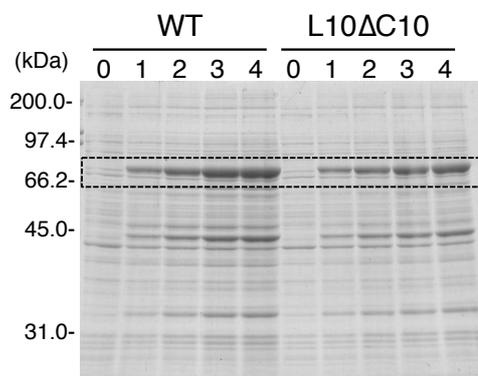


図 2 L10 Δ C10 株の *in vivo* 翻訳機能

L10 Δ C10 株および野生株 (WT) 内にて発現ベクターによるタンパク質発現解析を行なった。図中の点線で囲まれた発現タンパク質のバンドの濃さから発現量を算出した。ゲル上端の数字は発現誘導時間を示す。

り、これが翻訳機能の低下の直接的な要因であると考えられた。興味深いことに、L10 Δ C10 株から単離したリボソーム中の L7/L12 ダイマー数は 1 組よりも少ないという予想に反する結果が得られた。これは、リボソーム調製時における高塩濃度下の超遠心操作段階にて、リボソームから L7/L12 が脱離しているためであることが判明した。以上の結果より、L7/L12 は複数コピー (2 ダイマーの 4 コピー) 存在する方が、翻訳速度 (リボソーム機能) および L10 を介したリボソーム会合に有利に働くことが明確に示された。一方、その分子機構の詳細は不明であり、今後の課題として残された。

(2) ストックタンパク質の GTPase 翻訳因子識別機構: デザインした 4 種のストック変異体 (L12NH-P1C, L12NH-P2C, L12N-P1HC, L12N-P2HC) は、いずれも大腸菌 L10 との結合性を保持していた。この結果は、ストックタンパク質のリボソーム会合において、そのヒンジや CTD は直接関与しないことを示すとともに、L7/L12 ストックだけを遊離させた大腸菌リボソームに、ストック変異体を *in vitro* 再構成させることが可能であることを期待させた。実際、ストック変異体は L7/L12 を欠損させた大腸菌リボソームに目論見通り取り込まれ、ストックタンパク質の一部だけが真核生物のカイコ由来となる部分ハイブリッドリボソームを得ることに成功した。*in vitro* 翻訳機能を解析した結果、いずれのストック変異体においても、部分ハイブリッドリボソームは、真正細菌ではなく、真核生物由来の GTPase 翻訳因子との受容性を示した (図 3, 青色)。このことは、リボソームと GTPase 翻訳因子の生物界特異的相互作用はストックタンパク質の CTD によってもたらされることが明確に示された。興味深いことに、ストック変異体に加えて、GTPase センター構成タンパク質の L11 をカイコの相同体である

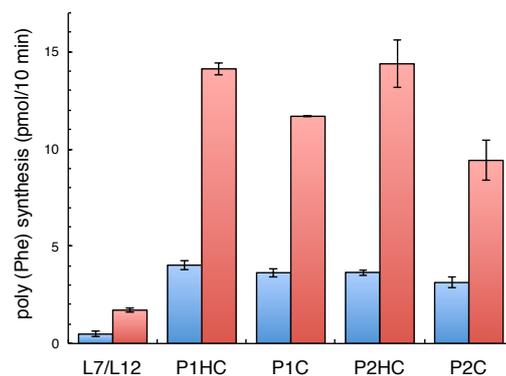


図 3 ストック変異体の *in vitro* 翻訳機能

各ストック変異体を導入したハイブリッドリボソームの polyU 依存 poly(Phe) 合成活性。GTPase 翻訳因子はカイコ由来の eEF-1 α と eEF-2 を使用した。大腸菌 L11 共存下は青色、カイコ eL12 共存下は赤色で示す。比較対象として大腸菌ストックの L7/L12 を用いて同様の解析を行なった。

eL12に置換すると、著しい機能向上が観察された(図3, 赤色)。L11だけをeL12に置換(ストックタンパク質はL7/L12のまま)してもGTPase翻訳因子の受容性は変化しないことから、ストックタンパク質のCTDが生物界特異的なGTPase翻訳因子の識別における主役であることは間違いないが、L11(eL12)も重要な役割を担うことが強く示唆された。

(3) 翻訳反応の生物界特異性におけるL11の機能的分子機構: 生育速度の遅い Δ L11株に対して大腸菌L11(Ec_L11)を細胞内補填すると、その生育は野生株と同程度まで回復した。同様の実験系を用いて古細菌の*P. horikoshii* aL11(Ph_aL11)、真核生物のカイコeL12(Bm_eL12)を補填しても生育は僅かに回復するだけであった。補填株から調製したリボソーム中の各L11(eL12)の存在を解析した結果、いずれもリボソームに取り込まれていることが判明したことから、L11(eL12)の機能補完は同一生物界のときに限られることが示された。この原因を探るため、補填株リボソームの*in vitro*翻訳機能を解析したところ、異種生物界のL11(eL12)ではGTPase翻訳因子の受容性が低下しており、この影響が生育挙動に反映されたと考えられた。これらの結果より、L11(eL12)は、ストックタンパク質(2)の結果を踏まえると主役はそのCTDと協調的に作用することで、同一生物界のGTPase翻訳因子だけを効率的に識別していると考えられる。また、L11の欠損がタンパク質合成速度の低下をもたらすことを利用した応用研究として、 Δ L11株を発現宿主としてタンパク質合成を低速化し、発現タンパク質のフォールディングに要する時間を担保する低速型新規タンパク質合成系に関する特許を申請した。

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6件)

① Shigeno, Y., Uchiumi, T., Nomura, T. (Involvement of ribosomal protein L6 in assembly of functional 50S ribosomal subunit in *Escherichia coli* cells) *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 473, 237-242, 2016, 査読有

DOI:10.1016/j.bbrc.2016.03.085.

② Nomura, T., Ito, M., Kanamori, M., Shigeno, Y., Uchiumi, T., Arai, R., Tsukada, M., Hiranbayashi, K., Ohkawa, K. (Characterization of silk gland ribosomes from a bivoltine caddisfly, *Stenopsyche marmorata*: translational suppression of a silk protein in cold conditions) *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 469(2), 210-215, 2016, 査読有

DOI:10.1016/j.bbrc.2015.11.112.

③ 平林公男, 大川浩作, 新井亮一, 野村隆臣, 塚田益裕, 阿部康次 (トビケラ目昆虫類の大量飛来時期の高精度予測手法の開発) *昆虫と自然*, 50(8), 42-45, 2015, 査読無
http://hokuryukan-ns.co.jp/magazines/archives/2015/06/20157_1.html

④ Bai, X., Sakaguchi, M., Yamaguchi, Y., Ishihara, S., Tsukada, M., Hiranbayashi, K., Ohkawa, K., Nomura, T., and Arai, R. (Molecular cloning, gene expression analysis, and recombinant protein expression of novel silk proteins from larvae of a retreat-maker caddisfly, *Stenopsyche marmorata*) *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 464, 814-819, 2015, 査読有
DOI:10.1016/j.bbrc.2015.07.041.

⑤ Ohkawa, K., Miura, Y., Nomura, T., Arai, R., Abe, K., Tsukada, M., and Hirabayashi, K. (Long-range periodic sequence of the cement/silk protein of *Stenopsyche marmorata*: purification and biochemical characterization) *Biofouling*, 29(4), 357-367, 2013, 査読有
DOI:10.1080/08927014.2013.774376.

⑥ Ohkawa, K., Hachisu, M., Nomura, T., Arai, R., Hirabayashi, K., Tsukada, M., and Abe, K. (Chain Conformational Study on Underwater Silk Proteins from Caddisfly, *Stenopsyche marmorata*: Implication of a Fiber-forming Mechanism-, *Advanced Materials Res.*, 796, 3-8, 2013, 査読有
DOI:10.4028/www.scientific.net/AMR.796.3.

[学会発表] (計27件)

① 土屋正明, 三上翼, 小西繭, 森脇洋, 野村隆臣 (新規アルギン酸資化細菌 *NubSELLA* sp. NT5 の特性解析), BMB2015, 2015年12月1~4日, 神戸ポートアイランド(兵庫県神戸市)

② 金森茉依, 大川浩作, 新井亮一, 平林公男, 塚田益裕, 野村隆臣 (水生昆虫ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) が産出するシルクのタンパク質成分), BMB2015, 2015年12月1~4日, 神戸ポートアイランド(兵庫県神戸市)

③ Nomura, T., Arai, R., Ohkawa, K., Hirabayashi, K., and Tsukada, M. (New findings on caddisfly silk revealed by transcriptome analysis - protein compositions, expressions, and translational regulation) International Workshop on Technology Foundation for Practical Bioadhesion Engineering, 2015年11月26日, Shinshu university (Ueda, Nagano, Japan)

④ Ohkawa, K., Nomura, T., Arai, R.,

Tsukada, M., and Hirabayashi, K. (Novel silk proteins from aquatic insects and possible applications) International Symposium on Frontier Biotechnology 2015, 2015年8月20日, Shinshu university (Minamiminowa, Nagano, Japan)

⑤ 大川浩作, 野村隆臣, 新井亮一, 平林公男, 塚田益裕 (ヒゲナガカワトビケラシルク (*Stenopsyche marmorata*) のキレート剤不溶性画分のアミノ酸分析), 第64回高分子学会年次大会, 2015年5月27~29日, 札幌コンベンションセンター (北海道札幌市)

⑥ 金森茉依, 大川浩作, 新井亮一, 平林公男, 塚田益裕, 野村隆臣 (水生昆虫ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) のシルクを構成するタンパク質成分の同定) 第37回日本生化学会中部支部例会, 2015年5月23日, 信州大学旭総合研究棟 (長野県松本市)

⑦ 三上翼, 土屋正明, 小西繭, 森脇洋, 野村隆臣 (新規アルギン酸資化細菌 *NubSELLA* sp. NT5 のアルギン酸資化関連遺伝子の推定とクローニング) 第37回日本生化学会中部支部例会, 2015年5月23日, 信州大学旭総合研究棟 (長野県松本市)

⑧ 土屋正明, 三上翼, 小西繭, 森脇洋, 野村隆臣 (新規アルギン酸資化細菌 *NubSELLA* sp. NT5 のアルギン酸能の評価とアルギン酸リアーゼの最適精製条件の検討) 第37回日本生化学会中部支部例会, 2015年5月23日, 信州大学旭総合研究棟 (長野県松本市)

⑨ 伊藤美穂, 古杉隼人, 野村隆臣 (タンパク質合成を減速化した新規タンパク質発現系の構築~難可溶性タンパク質の可溶化への試み~) 第37回日本生化学会中部支部例会, 2015年5月23日, 信州大学旭総合研究棟 (長野県松本市)

⑩ 重野雄太, 伊藤美穂, 野村隆臣 (リボソームタンパク質 L6 は 50S サブユニット成熟化の鍵となる?) 第37回日本生化学会中部支部例会, 2015年5月23日, 信州大学旭総合研究棟 (長野県松本市)

⑪ 志水誠, 伊藤吹夕, 小西繭, 森脇洋, 野村隆臣 (長野県の里山ため池から発見された新たなアルギン酸分解細菌の単離と同定) 第37回日本分子生物学会年会, 2014年11月25~27日, パシフィコ横浜 (神奈川県横浜市)

⑫ 坂口真代, 白雪, 山口裕子, 野村隆臣, 大川浩作, 石川えり, 阿部康次, 塚田益弘, 平林公男, 新井亮一 (ヒゲナガカワトビケラ由来新規シルク蛋白質及び関連蛋白質の同定、解析、発現系構築) 第37回日本分子生物学会年会, 2014年11月25~27日, パシフィコ横浜 (神奈川県横浜市)

⑬ 重野雄太, 古杉隼人, 内海利男, 野村隆臣 (リボソームのSRL領域結合タンパク質L6の細胞内機能解析系の構築) 第37回日本分子生物学会年会, 2014年11月25~27日, パシフィコ横浜 (神奈川県横浜市)

⑭ 塩野貴子, 鈴村菖, 西矢芳昭, 新井亮一, 野村隆臣 (グリシンオキシダーゼの基質阻害様式に関する研究) 第37回日本分子生物学会年会, 2014年11月25~27日, パシフィコ横浜 (神奈川県横浜市)

⑮ Ohkawa, K., Nomura, T., Arai, R., Hirabayashi, K., Tsukada, M., and Abe, K. (Biochemical Characterization of *Stenopsyche marmorata* Silk Gland Proteins, Smsp-1 and Smsp-4) International Symposium on Fiber Science and Technology 2014 (ISF2014), 2014年9月28日~10月1日, Tokyo Fashion Town (Koto-ku, Tokyo, Japan)

⑯ 大川浩作, 八須匡和, 野村隆臣, 新井亮一, 平林公男, 塚田益裕, 阿部康次 (ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) 幼虫シルクネット主成分タンパク質 Smsp-1-Smsp-4 間相互作用) 日本生物高分子学会2014年度大会, 2014年9月12~13日, 信州大学繊維学部 (長野県上田市)

⑰ 古杉隼人, 重野雄太, 野村隆臣 (リボソーム工学を用いた新規タンパク質合成系の構築) 日本生物高分子学会2014年度大会, 2014年9月12~13日, 信州大学繊維学部 (長野県上田市)

⑱ 重野雄太, 古杉隼人, 野村隆臣 (大腸菌リボソームタンパク質 L6 の欠損が細胞機能に与える影響) 日本生物高分子学会2014年度大会, 2014年9月12~13日, 信州大学繊維学部 (長野県上田市)

⑲ 塩野貴子, 西矢芳昭, 新井亮一, 野村隆臣 (Glycine oxidase の基質阻害に関する構造的基盤) 日本生物高分子学会2014年度大会, 2014年9月12~13日, 信州大学繊維学部 (長野県上田市)

⑳ 五味龍作, 遊佐和之, 内海利男, 野村隆臣 (stalk タンパク質のCTDがリボソームの生物界特異的なGTPase翻訳伸長因子選択性を決定する) 第16回日本RNA学会年会, 2014年7月23~25日, ウィンクあいち (愛知県名古屋)

㉑ 塩野貴子, 新井亮一, 西矢芳昭, 野村隆臣 (*Geobacillus kaustophilus* 由来 Glycine oxidase のX線結晶構造解析) 第14回日本蛋白質科学学会年会, 2014年6月25~27日, ワークピア横浜/横浜産貿ホール マリネリア (神奈川県横浜市)

㉒ 白雪, 山口裕子, 野村隆臣, 大川浩作, 石川えり, 塚田益裕, 阿部康次, 平林公男, 新井亮一 (ヒゲナガカワトビケラ由来新規シルク蛋白質及び関連蛋白質の網羅的同定と解析) 第14回日本蛋白質科学学会年会, 2014年6月25~27日, ワークピア横浜/横浜産貿ホール マリネリア (神奈川県横浜市)

㉓ 大川浩作, 八須匡和, 野村隆臣, 新井亮一, 平林公男, 塚田益裕, 阿部康次: ヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) 幼虫シルクネットタンパク質組成分析) 平成26年度繊維学会年次大会 (創立70周年記

念大会), 2014年6月11~13日, タワーホール船堀(東京都江戸川区)

②④ 大川浩作, 八須匡和, 野村隆臣, 新井亮一, 平林公男, 塚田益裕, 阿部康次(キレート剤により可溶化されるヒゲナガカワトビケラ (*Stenopsyche marmorata*) 幼虫シルクタンパク質成分) 第63回高分子学会年次大会, 2014年5月28~30日, 名古屋国際会議場(愛知県名古屋市)

②⑤ Ohkawa, K., Nomura, T., Arai, R., Hirabayashi, K., Tsukada, M., and Abe, K. (Direct solubilization of phosphorylated proteins from larval adhesive net of caddisfly, *Stenopsyche marmorata*) 2nd International Conference on Biological and Biomimetic Adhesives (ICBBA2014), 2014年5月6~9日, Marmara University (Sultanahmet-Istanbul, Turkey)

②⑥ Ohkawa, K., Hachisu, M., Nomura, T. (Byssus precursor proteins from asian freshwater mussel, *Limnoperna fortunei*) 2nd International Conference on Biological and Biomimetic Adhesives (ICBBA2014), 2014年5月6~9日, Marmara University (Sultanahmet-Istanbul, Turkey)

②⑦ 小暮剛士, 重野雄太, 内海利男, 野村隆臣(真正細菌、古細菌、真核生物 L11-like リボソームタンパク質の機能互換性) 第36回日本分子生物学会年会, 2013年12月3~6日, 神戸ポートアイランド(兵庫県神戸市)

[産業財産権]

○出願状況(計1件)

名称: 新規ベクター及びこれを用いた可溶化タンパク質の製造方法

発明者: 野村隆臣

権利者: 国立大学法人 信州大学

種類: 特許

番号: 特願2015-226253

出願年月日: 2015年11月19日

国内外の別: 国内

6. 研究組織

(1) 研究代表者

野村 隆臣 (NOMURA, Takaomi)

信州大学・学術研究院繊維学系・助教

研究者番号: 90362110