

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 23 日現在

機関番号：32663

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2012～2016

課題番号：24117005

研究課題名(和文)ハイブリッド型生物モーターのイオン選択透過分子機構の解明

研究課題名(英文)The elucidation of the molecular mechanisms of ion selectivity of hybrid bacterial flagellar motors

研究代表者

伊藤 政博(ITO, MASAHIRO)

東洋大学・生命科学部・教授

研究者番号：80297738

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 68,100,000円

研究成果の概要(和文)：多くの細菌は、運動器官であるべん毛を利用して環境中を移動する。これまで、べん毛運動はH⁺やNa⁺などのイオン駆動力によって駆動することが知られていた。本研究で、世界で初めてCa²⁺やMg²⁺などの二価陽イオンで駆動するべん毛モーターの単離に成功した。この他に、好アルカリ性バチルス属細菌由来の従来型とは異なる力チオンを利用するべん毛モーターの解析を行った。これらのべん毛モーターと従来のモーターとの間のイオン選択性の差異は、分子生物学的手法を用いて詳しく解明された。本研究の結果より、駆動エネルギーを選択的に利用できる人工ナノマシンや分子スイッチの開発が期待されている。

研究成果の概要(英文)：Many bacteria migrate through the environment using the flagellar apparatus which is a motion organelle. Until now, the flagellar motor was known to be driven by an ion motive force such as proton and sodium ion. In this study, we succeeded to isolate Paenibacillus sp. TCA20 with flagellar motors driven by divalent cations such as calcium ions and magnesium ions for the first time in the world. Besides this, we also characterized nonconventional cation-coupled flagellar motors derived from the alkaliphilic Bacillus. Differences in ion selective permeability between these flagellar motors and conventional motors were elucidated using molecular biological techniques. Based on the results of this study, it is expected to create artificial nanomachines and molecular switches that can selectively use driving energy.

研究分野：極限環境微生物学、微生物生理学

キーワード：べん毛モーター 好アルカリ性細菌 イオンチャンネル ハイブリッドモーター 枯草菌 固定子 プロトン駆動力 ナトリウム駆動力

1. 研究開始当初の背景

(1) 1973年に初めて細菌のべん毛が回転しているという報告から44年以上経つが、エネルギー変換ユニットである固定子 Mot 複合体の原子レベルの構造が未解明であるため、回転機構の詳細は現在も不明であった。べん毛モーターは、直径が約40ナノメートルで細胞膜に埋まっていて、細胞膜を横切る H^+ または Na^+ の電気化学的駆動力により回転する。モーター駆動部は回転子と固定子からなり、イオンチャンネルとして機能する固定子 Mot 複合体中を共役イオンが通過する際に、回転子複合体中の FliG タンパク質と相互作用して回転トルクが発生すると考えられていた。また、固定子は、1ユニットあたり4個の MotA 型サブユニットと2個の MotB 型サブユニットからなり、回転子の周囲に8個から最大16個の固定子ユニットが存在すると考えられていた。

(2) 研究当初は、固定子に関する研究は主に大腸菌や枯草菌が持つ H^+ 駆動型固定子 MotAB と *Vibrio* 属細菌で見つかった Na^+ 駆動型固定子 PomAB、更に、好アルカリ性 *Bacillus* 属細菌で見つかった Na^+ 駆動型固定子 MotPS で行われていた。このように、それまで発見されていたべん毛モーターの固定子は、 H^+ または Na^+ のどちらかを使うものしかなかった。しかし、2008年を境に、この分野に新たなパラダイムシフトが起こった。それは、我々のグループによる好アルカリ性細菌 *Bacillus clausii* が持つべん毛が外環境 pH に応答して H^+ と Na^+ の2種類の共役イオンを使い分けることができる新奇な“ハイブリッド型べん毛モーター”であることの発見であった (Terahara et al, *PNAS* 2008)。この結果は、単細胞の微生物であっても棲息する外環境に応じてべん毛モーターを“適応進化”させて適応していることを示唆していた。

2. 研究の目的

(1) 細菌のべん毛モーターにハイブリッド型モーターが発見されたことにより、この分野は新たな時代に入った。本研究は、好アルカリ性 *Bacillus* 属細菌のハイブリッド型べん毛モーター固定子と好中性 *Bacillus* 属細菌の単一のイオンのみを利用するべん毛モーター固定子のイオン選択透過の違いを分子生物学および構造解析手法により比較解析する方法でイオン選択透過分子機構を解明することを目的とした。

(2) 本研究では、ハイブリッド型モーターという異なるイオンを利用するメカニズムの解明であることからイオン選択や何がイオン流のエネルギー変換に本質的に重要であるかを明らかにすることが期待された。そして、回転マシナリー以外の他のイオン駆動輸送系マシナリー分子の解明にも

普遍的に拡大適用が期待された。

3. 研究の方法

(1) 枯草菌べん毛モーター H^+ 駆動型固定子 MotAB と Na^+ 駆動型固定子 MotPS の回転駆動力の発生に重要なアミノ酸残基の特定と解析および枯草菌べん毛モーター固定子におけるイオン流入経路に關与するアミノ酸残基の特定と解析をアライメント解析と部位特異的変異法、それに野生株と変異株の遊泳解析を用いて試みた。

(2) 好アルカリ性菌 *Bacillus pseudofirmus* OF4 のべん毛モーターの Na^+ 駆動型固定子 MotPS は、アルカリ性環境である pH が 8.0 以上環境では Na^+ 濃度の上昇に依存した運動性を示すが、中性環境である pH 7.0 では 100 mM 以上の Na^+ 濃度にならないと運動性を示さない。しかし、好中性細菌である枯草菌のべん毛モーターの Na^+ 駆動型固定子 MotPS は、外環境の pH が変化しても、 Na^+ 濃度の上昇に依存した運動性を示す。同じ Na^+ 駆動型固定子 MotPS を持つべん毛モーターにおいて好中性細菌と好アルカリ性細菌では中性環境において Na^+ に対する親和性に違いがあることが示唆された。そこで、好中性 *Bacillus* 属細菌の枯草菌と好アルカリ性 *B. pseudofirmus* OF4 と *B. halodurans* C-125 に着目し、中性環境における Na^+ 親和性に重要と考えられる領域の同定をアライメント解析と部位特異的変異法、それに野生株と変異株の遊泳解析を用いて試みた。

(3) これまで報告例のない Mg^{2+} や Ca^{2+} といった二価のカチオンを利用して細菌べん毛を回転させることができる細菌の探索を目的として、これらの二価カチオンを生育に要求する *Paenibacillus* sp. TCA20 株を自然界より分離した。次世代シーケンサーを用いた本菌のドラフトゲノム配列解析でべん毛固定子の同定を試みた。同定された2種類のべん毛モーター固定子 (TCA-motAB1 と TCA-motAB2) の機能を解析するために遺伝子工学的手法が容易な枯草菌の系を用いた。まず、枯草菌固定子欠損株 (運動性なし) に固定子 (TCA-MotAB1 又は TCA-MotAB2) を発現する株 (AB1 株と AB2 株) を作製し、 Mg^{2+} や Ca^{2+} 濃度に依存した運動性があるか解析を行った。これを更に検証するため、 H^+ 駆動型モーターの阻害剤 CCCP と Na^+ 駆動型モーターの阻害剤 EIPA による遊泳阻害実験を行った。AB1 株の細胞内へ Mg^{2+} が輸送しているかを確認するため、枯草菌の主要な Mg^{2+} 取り込み系を欠損させ 5mM Mg^{2+} 条件下で生育できない株 (*ykoK yfjQ* 株) を利用した。AB1 株から *ykoK* と *yfjQ* を欠損させた株 (AB1 KQ) を構築し、5mM Mg^{2+} 条件下での生育と運動性解析を行った。更に、細胞内 Mg^{2+} 濃度を測定した。

* (4) 好アルカリ性細菌 *Bacillus alcalophilus* のべん毛モーターの固定子複合体は、複数のイオンを利用できる新奇性の高い固定子である。*Bacillus alcalophilus* の MotS の構造と機能の相関についての知見を得るために、固定子として機能する最小のタンパク質の領域の決定を試みた。N 末端あるいは C 末端を段階的に欠失した MotS をコードする遺伝子断片を PCR により増幅し、MotS と複合体を形成する MotP をコードする遺伝子とともにベクター pBAD24 に連結した。作製したプラスミドは固定子 MotAB を欠失させた大腸菌 RP6894 株に導入した。導入した大腸菌を用いて遊走解析および遊泳解析を行った。また、免疫染色によって各種末端欠失型 MotS の発現量を解析した。

(5) 上記 (4) で好アルカリ性細菌 *Bacillus alcalophilus* の MotS 最小機能領域の情報も活用して、MotS の最小機能領域の親水性部分を pCold ベクター系と pET ベクター系のプラスミドにクローニングした。それらを利用した大腸菌での大量発現系の確立と精製、および結晶化を試みた。

(6) H^+ や Na^+ といった従来型の共役イオンではないカチオンを利用して駆動するべん毛モーターを自然界から探索、発見することでべん毛固定子アミノ酸配列情報から共役イオンの選択透過性の情報を得ることを試みた。具体的には、昆虫などの腸内のアルカリ性環境に生息する好アルカリ性細菌を分離し、全ゲノム解析を行うことで固定子の同定を試み、運動性解析を行うことで新規な固定子の発見を試みた。

4. 研究成果

(1) 枯草菌が持つ H^+ 駆動型固定子 MotAB の MotB サブユニットの 24 番目のアスパラギン酸残基と Na^+ 駆動型固定子 MotPS の MotS サブユニットの 30 番目のアスパラギン酸残基はイオン結合部位であると推定されていた。そこで、これら推定イオン結合部位に着目し部位特異的アミノ酸残基置換変異体を作製した。これらアスパラギン酸残基を他のアミノ酸残基へ置換した結果、MotS サブユニットの 30 番目のアスパラギン酸残基をグルタミン酸に置換した株 (MotS-D30Eup) 以外は運動性を失った。MotS-D30Eup 株の運動性は野生株に比べて非常に低下していた。また、MotB サブユニットの 24 番目のアスパラギン酸残基をグルタミン酸残基に置換した株 (MotB-D24E) と MotS サブユニットの 30 番目のアスパラギン酸残基をグルタミン酸残基に置換した株 (MotS-D30E) から自然突然変異により運動性向上株を取得した。取得した運動性復帰株 (MotB-D24Eup と MotS-D30Eup) の変異箇所は固定子遺伝子内に同定された。次に、これらの変異箇所が運動性の向上に関与し

ているのかを確認した。MotB-D24Eup から同定された MotB-T181A は、MotB サブユニットの C 末端領域に存在するペプチドグリカン結合モチーフ配列中に存在していた。大腸菌では、MotB-T181 がアミノ酸残基は複合体形成に重要であることが報告されている。次に、MotS-D30Eup から同定された MotP-L172P は、固定子のイオン流入経路を形成するチャンネルポアの面とは反対側に位置していると推定された。このことから、MotP サブユニットの 172 番目のロイシン残基がプロリン残基に置換したことによりイオン流入経路の構造が変化したことにより、 Na^+ が流入しやすくなり、運動性が回復したと推定した。今回、同定された変異は、二か所とも固定子のイオン流入経路の構造変化に関与していると考えられた。このことから、イオンチャンネルである固定子のイオン流入経路は固定子の構造に依存的なものではないかと考えた。現在、固定子の立体構造は MotB の C 末端側の親水性領域の構造のみが報告されている。今後、固定子の立体構造が明らかになれば共役イオンの流入経路に関して興味深い結果を得ることが出来ると思う。今後のさらなるイオンの流入経路解析は、べん毛モーターの回転機構の解明の有力な情報となることが期待される。

(2) MotS サブユニットの 3 番目の膜貫通領域内で好中性 *Bacillus* 属細菌と好アルカリ性 *Bacillus* 属細菌で保存性の異なるアミノ酸残基を同定した。好中性 *Bacillus* 属細菌ではリジン残基が、好アルカリ性 *Bacillus* 属細菌ではグルタミン残基が高度に保存されていた。これらアミノ酸残基に対して構築した置換変異株の運動性試験の結果、好中性 *Bacillus* 属細菌のリジン残基と好アルカリ性 *Bacillus* 属細菌のグルタミン残基は、 Na^+ 親和性には関与していないことが示唆された。枯草菌の固定子欠損株に *B. pseudofirmus* OF4 由来の Na^+ 駆動型固定子 MotPS を導入した株 (OF4PS) は pH 7.0 では $NaCl$ を 200 mM 添加しても運動性を示さなかった。そこで、運動性復帰株を取得した。運動性上株からリボソーム結合サイト (RBS) の繰り返し挿入配列と MotP サブユニットの 186 番目のアスパラギン酸がアスパラギン酸に置換された点変異 (MotP-N186D)、2 種類の変異を同定した。中性環境中での運動性の復帰には MotP-N186D が関与していることが示唆された。MotP-N186 は、MotP サブユニットの 3 番目と 4 番目のペリプラズム側のループの 3 番目の膜貫通領域の直前部分に位置していると推定した。このことから、イオン流入ポアの入り口付近のアスパラギン酸残基がマイナスの荷電を持つアスパラギン酸残基に置換されたことで、 Na^+ がイオン流入ポアに入りやすくなったために中性環境中において運動性を回復したのではないかと推定した。中性環境中においても枯草菌は低 Na^+ 濃度下

で十分な運動性を示したが、OF4PS は運動性を示さなかった。なぜ、*B. pseudofirmus* OF4 由来の Na⁺駆動型固定子 MotPS は、中性環境、低 Na⁺濃度下では運動性を示さないのか検証した。低 Na⁺濃度下における運動性向上株は全てにおいて MotS サブユニットで変異が同定された。MotS サブユニットで同定した変異箇所は、膜貫通領域や Plug 領域、基部体に固定子が組み込まれるために大きく構造変化すると考えられている C 末端領域であった。サルモネラ菌の H⁺駆動型固定子 MotAB の MotB サブユニットの Plug 領域は、固定子の不活性化のために重要だと報告されている。Plug 領域を欠損させた固定子を細胞内で発現させると共役イオン流入制御ができないため細胞内外のイオン濃度勾配を維持できないことから生育に影響する。また、*V. alginolyticus* の Na⁺駆動型固定子 PomB サブユニットの推定イオン結合部位 (D24) に変異を導入した D24N 固定子はイオンチャンネルとして機能できないので Plug 領域が欠損していてもイオンの過剰な流入が起こらない。そのため、野生株と同等の生育を示す。これらのことから、Plug 領域は固定子の共役イオンの流入制御に重要であると考えられる。低 Na⁺濃度下において取得された運動性向上株の変異導入箇所 5 ヶ所中 3 ヶ所が Plug 領域であったことから、Plug 領域が外環境の pH やイオン濃度に対応してモーターの駆動を制御している可能性が示唆された。また、今回、取得された運動性向上株のうち、他の 2 つの変異箇所については、固定子の構造的な要因が考えられた。今回の結果から、中性環境における *B. pseudofirmus* OF4 の運動性の低下の原因が、Na⁺駆動型固定子 MotPS の Na⁺の流入制御にイオン流入ポア付近に存在するアミノ酸残基(N186)や MotS サブユニットの Plug 領域が関与していることを示す結果を得ることができた。今回の結果は、べん毛モーター固定子の共役イオン流入制御機構を解明するための重要な発見となった。

(3) *Paenibacillus* sp. TCA20 株は、二価のアルカリ土類金属イオンの濃度に依存した運動性を示した。次世代シーケンサーを用いた本菌のドラフトゲノム配列解析の結果、2 種類のべん毛モーター固定子遺伝子 (TCA-motAB1 と TCA-motAB2) が同定された。次に、枯草菌固定子欠損株 (運動性なし) に固定子 (TCA-MotAB1 又は TCA-MotAB2) を発現する株 (AB1 株と AB2 株) を作製し、運動性解析を行った結果、両菌株とも運動性の回復が見られた。更に、AB1 株は Mg²⁺ や Ca²⁺ 濃度に依存した運動性を示した。また、AB1 株の運動性は、H⁺駆動型固定子や Na⁺駆動型固定子阻害剤どちらに対しても非感受性であった。この結果は、H⁺ や Na⁺ は、固定子 TCA-MotAB1 の共役イオンではないことを示していた。一方で、AB2 株の遊泳が

CCCP に感受性を示したことにより固定子 TCA-MotAB2 は、H⁺型固定子であることが示された。AB1 株が実際に細胞内へ Mg²⁺ が輸送しているかを確認するため、AB1 株から *ykoK* と *yfjQ* を欠損させた株 (AB1 KQ) を用いて 5mM Mg²⁺ 条件下での生育と運動性を観察した結果、AB1 KQ 株は、運動性を有し、野生株と同様の生育を示した。更に、細胞内 Mg²⁺ 濃度を測定した結果、AB1 KQ 株の細胞内 Mg²⁺ 濃度は、野生株と同程度であった。このことは、TCA-MotAB1 が Mg²⁺ を細胞内へ輸送していることが示された。これにより、世界で初めて二価カチオンで駆動する細菌べん毛モーターを発見し、報告した。

(4) *Bacillus alcalophilus* の MotS の N 末端から 41 番から 85 番目および、236 番目から C 末端までのアミノ酸配列を欠失した MotSΔ85Δ236 を保持する固定子 MotAB を欠失させた大腸菌 RP6894 株は LB 軟寒天培地上で遊走し、顕微鏡下でも遊泳が認められた。一方、それより N 末端側を欠失させた MotSΔ90、N 末端および C 末端側を欠失させた MotSΔ85Δ226 を発現させた株では遊走および遊泳は観察できなかった。これらの結果から MotS の最小領域は MotSΔ85Δ236 であることが分かった。大腸菌中での発現を確認したところ MotSΔ85Δ236 より短くしたタンパク質は、発現はするがべん毛タンパク質としての機能を失っていることが分かった。

(5) *Bacillus alcalophilus* の MotS の最小機能領域の親水性部分を pCold ベクター系と pET ベクター系のプラスミドにクローニングしたものから、条件検討の結果、pCold ベクターにクローニングしたものから MotS の親水性領域を大量精製する条件を確立し、結晶化を行い、現在、結晶化サンプルの確認を行っている。今後、構造解析に向けた取り組みを行う予定である。

(6) 好アルカリ性 *Bacillus alcalophilus* (BA 株) のべん毛モーターの固定子 MotPS は、共役イオンとして Na⁺ 以外にも K⁺ を利用してべん毛を回転させることができるハイブリッド型べん毛モーターの初めての報告例で、BA 株以外に共役イオンとして K⁺ を利用できる細菌は報告されていなかった。今回、カブトムシの幼虫の腸内から単離された好アルカリ性 *Bacillus tryposylicola* (BT 株) が BA 株と同様に Na⁺ と K⁺ を利用できる 2 例目のハイブリッド型べん毛モーターであ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 17 件)

Terahara, N, Noguchi, Y, Nakamura, S,

Kamiike, N, **Ito, M**, Namba, K, Minamino, T, Load-and polysaccharide- dependent activation of the Na⁺-type MotPS stator in the *Bacillus subtilis* flagellar motor. **Scientific Reports**, 査読有, 7, 2017, e46081 DOI:10.1038/srep46081

Takahashi Y, Ito M, Ion Selectivity of the flagellar motors derived from the alkaliphilic *Bacillus* and *Paenibacillus* species, **Methods in Molecular Biology**, 査読有, 1593, 2017, 297-303 DOI: 10.1007/978-1-4939-6927-2_24

伊藤政博, 世界初：2価陽イオンで駆動するべん毛モーター：Ca²⁺やMg²⁺でもべん毛は回転する、化学と生物、査読有、55巻4号、2017、240-241 DOI: 10.1271/kagakutoseibutsu.55.240

Ito M, Takahashi Y, Nonconventional cation-coupled flagellar motors derived from the alkaliphilic *Bacillus* and *Paenibacillus* species, **Extremophiles**, 査読有, 21(1), 2017, 3-14 DOI: 10.1007/s00792-016-0886-y

Imazawa R, Takahashi Y, Aoki W, Sano M, **Ito M**, A novel type bacterial flagellar motor that can use divalent cations as a coupling ion, **Scientific Reports**, 査読有, 6, 2016, e19773 DOI:10.1038/srep19773

Fujinami S, Takeda-Yano K, Onodera T, Satoh K, Shimizu T, Wakabayashi Y, Narumi I, Nakamura A, **Ito M**, Draft Genome Sequence of *Methylobacterium* sp. ME121, isolated from soil as a mixed single colony with *Kaistia* sp. 32K. **Genome Announcements**, 2015, 3(5), e01005-15, DOI: 10.1128/genomeA.01005-15

DeCaen PG, Takahashi Y, Krulwich TA, **Ito M**, Clapham DE, Ionic selectivity and thermal adaptations within the voltage-gated sodium channel family of alkaliphilic *Bacillus* species of bacteria. **eLife**, 査読有, 3, 2014, e04387 DOI: http://dx.doi.org/10.7554/eLife.04387

Attie O, Jayaprakash A, Shah H, Paulsen IT, Morino M, Takahashi Y, Narumi I, Sachidanandam R, Satoh K, **Ito M**, and Krulwich TA, Draft Genome Sequence of *Bacillus alcalophilus* AV1934, a classic alkaliphile isolated from human feces in 1934. **Genome Announcements**, 査読有, 2(6), 2014, e01175-14 DOI: 10.1128/genomeA.01175-14.

Fujinami S, Takeda-Yano K, Onodera T, Satoh K, Sano M, Takahashi Y, Narumi I, **Ito M**, Draft genome sequence of calcium-dependent *Paenibacillus* sp. Strain TCA20, isolated from a hot spring containing a high concentration of Calcium ions. **Genome Announcements**, 査読有, 2(5), 2014, e00866-14 DOI:10.1128/genomeA.00866-14.

Takahashi Y, Koyama K, **Ito M**, Suppressor mutants from MotB-D24E and MotS-D30E in the flagellar stator complex of *Bacillus subtilis*. **Journal of General and Applied Microbiology**, 査読有, 60, 2014, 131-139, DOI:10.1271/kagakutoseibutsu.55.240

Fujinami S, Takeda K, Onodera T, Satoh S, Sano M, Narumi I, **Ito M**, Draft Genome sequence of potassium-dependent alkaliphilic *Bacillus* sp. strain TS-2 isolated from a jumping spider. **Genome Announcements**, 査読有, 2(3), 2014, e00458-14 DOI: 10.1128/genomeA.00458-14

Takahashi Y, Ito M, Mutational analysis of charged residues in the cytoplasmic loops of MotA and MotP in the *Bacillus subtilis* flagellar motor. **Journal of Biochemistry**, 査読有, 156 (4), 2014, 211-220 DOI: https://doi.org/10.1093/jb/mvu030

寺原直矢、佐野元彦、**伊藤政博**、第3のイオンで駆動するハイブリッド型生物モーターの発見、生物物理、査読有、54巻1号、2014、22-23 DOI: 10.2142/biophys.54.022

伊藤政博、好アルカリ性細菌の K⁺/Rb⁺ 駆動型べん毛モーター、化学と生物、査読有、52巻12号、2014、793-795 DOI: 10.1271/kagakutoseibutsu.52.793

Fujinami S, Takeda K, Onodera T, Satoh S, Sano M, Narumi I, **Ito M**, Draft genome sequence of sodium-I-independent alkaliphilic *Microbacterium* sp. Strain TS-1. **Genome Announcements**, 査読有, 1(6), 2013, e01043-131 DOI: 10.1128/genomeA.01043-13

寺原直矢、佐野元彦、**伊藤政博**、第3のイオンで駆動するハイブリッド型生物モーターの発見、**バイオサイエンスとインダストリー**、査読無、71巻4号、2013、346-348 URL:http://www.jba.or.jp/pc/archive/201

Terahara N, Sano M, **Ito M**, A *Bacillus* flagellar motor that can use both Na⁺ and K⁺ as a coupling ion is converted by a single mutation to use only Na⁺, **PLOS ONE**, 査読有, 7(9), 2012, e46248
DOI:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046248>

〔学会発表〕(計 71 件)

Masahiro Ito, The elucidation of the mechanisms of coupling ion selectivity of alkaliphilic bacterial flagellar motors, **11th International Congress on Extremophiles**, September 12-16, 2016, Kyoto University Yoshida campus, Kyoto, Japan (**Invited oral presenter**)

伊藤政博, Motility in Neutralophilic and alkaliphilic *Bacillus*, **第 89 回日本細菌学会総会**, 2016 年 3 月 23 ~25 日、大阪国際交流センター(大阪府・大阪市)(**シンポジウム・招待講演**)

Masahiro Ito, The discovery of a novel divalent cation-driven bacterial flagellar motor, **Gordon Research Conference on Sensory Transduction in Microorganisms**, January 17-22, 2016, Ventura Beach Marriott, California USA (**Selected oral presenter**)

Masahiro Ito, Physiology and motility of alkaliphilic *Bacillus*, **The International Chemical Congress of Pacific Basin Societies 2015**, December 15-20, 2015, Sheraton Waikiki, Hawaii, USA (**Invited Speaker**)

伊藤政博, 細菌べん毛モーターのイオン選択透過機構を探る、**分子研研究会「膜タンパク質内部のプロトン透過を考える」**, 2015 年 4 月 20 ~ 21 日、岡崎コンファレンスセンター(愛知県・岡崎市)(**招待講演**)

伊藤政博, One stator that couples to multiple different ions: flagellar stator and motility of *Bacillus* spp. **第 51 回日本生物物理学会年会**, 2013 年 10 月 28 ~ 30 日、京都国際会館(京都府・京都市)(**シンポジウム・招待講演**)

伊藤政博, 多様なハイブリッド型べん毛モーターに学ぶ環境適応戦略、**第 11 回微生物研究会**, 2012 年 9 月 22 日、東京大学・弥生講堂(東京都・文京区)(**招待講演**)

その他 64 件

〔図書〕(計 2 件)

Ito M and Barquera B, Royal Society of Chemistry (RSC), Transport and Storage of Metal Ions in Biological Cells: CHAPTER 2: Sodium. Its Role in Bacterial Metabolism, 2014, 6-42,
DOI:10.1039/9781849739979-00006

Krulwich TA and Ito M, Springer Berlin Heidelberg, Prokaryotic Alkaliphiles; Prokaryotes: Prokaryotic Communities and Ecophysiology, 4th edition, 2013, 441-469,
DOI: 10.1007/978-3-642-30123-0_58

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等
<http://www2.toyo.ac.jp/~ito1107/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

伊藤 政博 (ITO, Masahiro)
東洋大学・生命科学部・教授
研究者番号: 80297738

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

今田 勝巳 (IMADA, Katsumi)
大阪大学・大学院理学研究科・教授
研究者番号: 40346143

高橋 優嘉 (TAKAHASHI, Yuka)

東洋大学・バイオナノエレクトロニクス研究センター・研究助手
研究者番号: 80757980

(4) 研究協力者

曾和 義幸 (SOWA, Yoshiyuki)
藤浪 俊 (FUJINAMI, Shun)
田口 温子 (TAGUCHI, Atsuko)
山本 まみ (YAMAMOTO, Mami)
寺原 直矢 (TERAHARA, Naoya)
野口 有希奈 (NOGUCHI, Yukina)
佐野 元彦 (SANO, Motohiko)
今澤 陸 (IMAZAWA, Riku)
若林 佑 (WAKABAYASHI, Yu)
長縄 俊 (NAGANAWA, Shun)
薄井 祥明 (USUI, Yoshiaki)