

令和 4 年 6 月 14 日現在

機関番号：32675

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02475

研究課題名(和文) 繊毛と基底小体における「9」を基本とする微小管構造の機能的意義の解明

研究課題名(英文) Functional significance of the nine-ness of ciliary and basal body microtubules

研究代表者

広野 雅文(Hirono, Masafumi)

法政大学・生命科学部・教授

研究者番号：10212177

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000円

研究成果の概要(和文)：繊毛とその形成基部である基底小体は9本の微小管を基本とする構造をもつ。この構造パターンの機能的意義を探るため、クラミドモナスの遺伝子改変と遺伝学的な手法を用いて、微小管数の異常な繊毛の運動性を解析した。その過程で、微小管数の決定機構について、中心的役割をになうタンパク質の同定に成功し、さらに、微小管が10本の繊毛はほとんど運動性を示さないことを強く示唆する結果を得た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

9本の微小管からなる繊毛・基底小体の構造は、ほとんどの真核生物に共通する普遍的構造パターンである。この構造の構築機構は細胞生物学分野において大きな謎であったが、本研究によってその理解を大きく進めることができた。さらに、微小管の数が9本とは異なる繊毛の運動性についてはこれまでまったく知られていなかったが、10本微小管の繊毛の運動性について初めて知見を得ることができた。

研究成果の概要(英文)：Cilia and basal bodies have a conserved structure consisting of nine doublet/triplet microtubules. To investigate the functional significance of this structural pattern, we analyzed the motility of cilia with an abnormal number of microtubules using genetically engineered *Chlamydomonas* cells. In the process of producing the cells, we revealed that Bld10p, a conserved centriolar protein, plays a central role in the mechanism that determines the number of microtubules. Furthermore, we obtained results suggesting that cilia with 10 microtubules show almost no motility.

研究分野：細胞生物学

キーワード：中心子 カートホイール トリプレット微小管 ダブルレット微小管

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

繊毛とその形成基部である基底小体 (basal body、以下 BB) は、細胞の運動、分裂、刺激受容など、生命にとって本質的に重要な現象を司るオルガネラである。繊毛の内部には 9 本のダブルレット微小管と 2 本の中心対微小管からなる軸系構造がある。周辺微小管の数は BB がもつ 9 本のトリプレット微小管によって規定されている (図 1)。不思議なことに、この特徴的な構造パターンはほとんどの真核生物に共通している。真核生物の 10 数億年にわたる進化の過程でこの形が厳密に保存されてきたのは、そこに理由があるからに違いない。その理由は繊毛および繊毛基部体の機能と密接に関係しているはずである。しかし、「微小管はなぜ 9 本なのか」そして「どのようにして 9 本に決定されるのか」という根本的な問いに対する答えは見つかっていない。

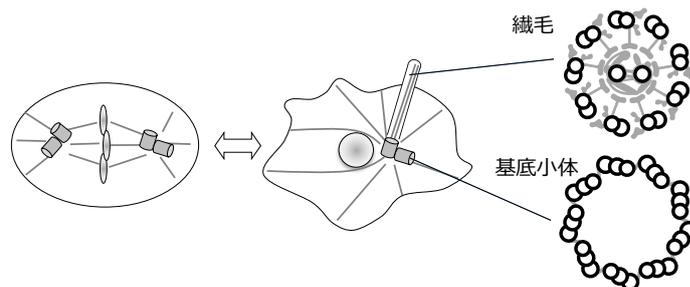


図 1. 基底小体と繊毛の機能と内部構造。基底小体は中心小体 (centriole) としても働き、紡錘体や繊毛軸系など、細胞の様々な微小管構造の形成に、いわば司令塔としての役割を担う。基底小体の 9 本のトリプレット微小管は繊毛軸系の 9 本の周辺微小管の鋳型となる。繊毛には 2 本の中心対微小管も含まれる。

我々はこれまでに、BB に異常を持つクラミドモナス突然変異株の単離と解析により、BB 微小管の数の決定にはカートホイール (以下 CW) という構造が本質的に重要な役割を果たすことを示した。CW は BB 形成初期に現れる 9 回対称性の放射状構造 (図 2) で、これが欠失したクラミドモナス変異株 (bld12) の BB と繊毛軸系では微小管の数が 7-10 本にバラつく。さらに、CW の主要構成蛋白質が SAS-6 というタンパク質であることと、SAS-6 の 2 量体が自己集合して CW 様の 9 回対称構造を形成することも明らかにした (van Breugel 博士 (MRC、英国) との共同研究)。これらのことから、CW の自己集合能が基底小体の 9 回対称構造構築の基礎であることが示唆される。



図 2. 基底小体の構築過程。形成初期にカートホイール (中央の放射状構造) と 9 本のシングレット微小管が現れ、その後、微小管はトリプレットへと成長すると同時に長軸方向にも伸長する。

しかし一方で、以下の 2 つの事実から、微小管数の決定には CW による機構とともに、それとは独立の機構も働くことが明らかになった: 1) SAS-6 と CW を欠失した bld12 変異株でも ~70% の BB は正しく 9 本の微小管をもつ、2) *in vitro* で 5-7 回対称に会合する改変 SAS-6 を bld12 に発現させても BB の微小管数への影響は限定的である。この CW 非依存的機構として、環状に集合した BB 微小管の間の架橋構造が重要な役割を果たすことが強く示唆されているが、それを担う分子の実体は不明である。

2. 研究の目的

本研究は、前述の根本的な問いに対する答えを得るため、まず、微小管架橋を担うタンパク質を同定し、さらに、そのタンパク質と SAS-6 に遺伝子工学的改変を加え、8 または 10 本の微小管からなる BB を形成しやすいクラミドモナス株を樹立する。そして、その株が形成する繊毛軸系の微小管数を三次元超解像顕微鏡観察によって明らかにすると同時に運動性を解析し、微小管の数と機能の相関を解明する。これにより、微小管が普遍的に 9 本であることの機能的な意

義を解明することを最終的な目的とする。

BBと繊毛が普遍的に「9」を基本とする微小管構造を持つことは1950年代に明らかになり、それ以来その機能的意味は謎とされていた。本研究の目的はその長年の謎を解明しようとするものである。前述のように、我々はクラミドモナス変異株の解析によって微小管数の決定機構の解明に先鞭をつけ、その後もSAS-6の改変実験などによりこの機構が複層的なものであることを明らかにしてきた。その後、我々の研究結果は哺乳類その他の生物でも広く確認されている。本研究は、我々の先導的な研究を更に進め、「なぜ進化過程で9本が選ばれたのか」という問いに挑む野心的なものである。繊毛軸系の普遍的な骨格構造の機能的意味の探求はまったく新しいアプローチであり、未だ本質の理解に達していない運動制御機構の研究に新たな展開をもたらすはずである。

3. 研究の方法

微小管数決定機構の解明と微小管数の改変

これまでの研究から、CWに依存しない微小管数決定機構にはBB微小管の間隔と配置を決定する架橋構造が本質的である可能性が高い。我々は我々自身が同定したBld10pというタンパク質がその機構の中心にあると推定している。Bld10pはヒト中心体タンパク質Cep135のホモログで、BB微小管の形成に必須であること、CWとBB微小管をつなぐ役割を担うことがわかっている。最近、二重変異株bld10bld12を用いた実験により、CWの不在でこのタンパク質のNまたはC末端を大きく欠損させるとBB微小管の数が8本前後に減少することが判明した(Noga et al., 未発表データ)。また、Bld10pはCWと微小管の間に加えて、微小管間の隙間に存在することが免疫電子顕微鏡法によってわかっていたが、最近新たな試料作製法を用いた結果、そこに新規の架橋構造が存在することが判明した(Noga, et al., 未発表データ)。これらのことから、Bld10pが微小管間の架橋とCW非依存的な微小管数決定機構を担っている可能性は極めて高い。本研究では最初にこの分子の配置を決定し、さらに詳細な機能解析を行う。

すでに、8回対称性のCWを形成するように最適化した改変SAS-6は作製済みなので、これと末端を欠損したBld10pを同時に発現する株は、高効率で微小管8本のBBと繊毛を形成するはずである。さらに、高効率で10本微小管の繊毛を形成する株を得るために、10回対称性CWを形成する改変SAS-6と、一部のアミノ酸配列を重複させて長大化したBld10pを発現する株を樹立する。10回対称性に会合する改変SAS-6はすでに作製済みである。2つの遺伝子の最適化により細胞の80-90%が微小管8または10本の繊毛を形成する株の樹立を目指す。

微小管が8または10本の繊毛の機能解析

クラミドモナスが形成する繊毛のもっとも重要な機能である運動性について、微小管の数との相関を解析する。そのためには、野生株と同じ9本の微小管を含む繊毛と、8または10本の微小管を含む繊毛を見分ける必要がある。しかし、微小管数は繊毛の横断面を電子顕微鏡で観察することによってしか決定できない。

そこで、本研究では三次元超解像顕微鏡観察とその画像処理により、軸系の微小管数を無固定のまま決定し、*in vitro*で再活性化した軸系運動と対応させる方法を用いる。近年開発された超解像蛍光イメージング技術の1つに、確率的に蛍光を発する蛍光分子(HMSiRなど)の局在を1分子ずつ決定して超解像イメージを取得する方法がある。本研究では、この方法に蛍光分子像のぼけからZ軸方向の位置情報を得る技術を組み合わせ、軸系横断面の超解像イメージを再構成することを試みる。まずは野生型繊毛の軸系を用いてこの再構成画像から軸系微小管の数が識別できるかを確認する。さらに、前述の改変遺伝子を発現する株の繊毛軸系について再構成画像を作成し、あらかじめ記録しておいた軸系運動の解析結果(高速度カメラを使用)と対応させて、軸系の微小管数と運動機能との相関を解明する。

4. 研究成果

微小管決定機構におけるCW非依存的機構の解明

これまでに得たいくつかのデータから、CW非依存的機構にはBld10pが機能する可能性が高いと考え、我々はまずこのタンパク質の基底小体底部における詳細な局在を検討した。Bld10pを欠失する突然変異株bld10にHAタグを標識したBld10pを発現させ、それらの局在を免疫電子顕微鏡法によって解析した。CWのスポークがトリプレット微小管のA小管につながる場所にはピンヘッドという電子密度の高い構造が存在するが、Bld10pは隣り合うピンヘッドどうしをつなぐように線状に局在することがわかった。この領域にはこれまで何も構造は観察されていなかったが、基底小体の調製法を改良して、短時間で単離した試料を電子顕微鏡で詳細に観察したところ、ピンヘッド間を架橋するような線状の構造が新たに見いだされた(図3)。この結果は、Bld10pがピンヘッド間を架橋する構造を構成し、微小管間の距離を適正に維持することを通して、基底小体の微小管数の決定に寄与していることを示唆する。

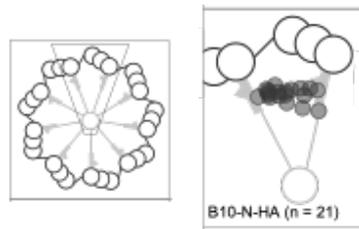


図3. 基底小体底部におけるBld10pの局在。HAで標識したBld10p（この図はN末端を標識したもの）を発現する細胞から基底小体を単離し、免疫電子顕微鏡法によって局在を検討した結果。左の底部模式図の台形で囲った部分を右図で拡大し、そこに複数の電顕写真の局在データを重ねて表示してある。右図の黒丸が局在シグナルの金コロイドの位置を表す。ピンヘッドを結ぶ線上に局在シグナルが観察される。

そこで、CWを欠失する**bld12**変異とBld10pを欠失する**bld10**変異をもつ二重変異株を作製してCWの影響を排除した後、N末端側を46%、またはC末端側を35%欠損させた短いBld10pをこの変異株に発現させた。前述の通り、CWをもたない基底小体の微小管数は、9本を中心にして7~11本に分布するが、短いBld10pを発現する株では8本を中心にして6~10本に分布した（図4）。このことから、CWに依存しない機構において、Bld10pが中心的な役割を担うことが明らかとなった。

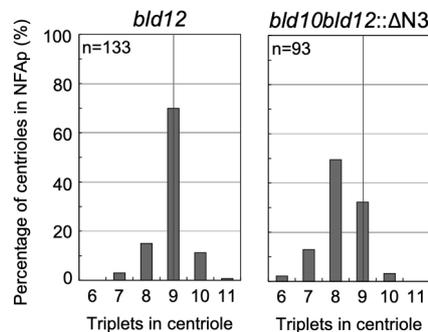


図4. CW非存在下におけるBld10p短縮の基底小体微小管数への影響。**bld12**変異株細胞および**bld10bld12**二重変異株に短いBld10p ($\Delta N3$)を発現させた細胞から、基底小体を単離し、それらの電子顕微鏡画像から基底小体あたりの微小管数を計測した結果。CWを欠失する**bld12**では9本を中心とした分布になるが、Bld10pを短くすると8本を中心とした分布へシフトする。

繊毛・基底小体の微小管数の改変

*In vitro*で5-7回対称に会合する改変SAS-6を**bld12**に発現させても、微小管数への効果は限定的であったが、Bld10pの短縮効果と合わせれば、微小管数の少ない基底小体を作製でき、そこから微小管数の少ない繊毛が形成されるはずである。そこで、そのような株を作製し、その基底小体を電子顕微鏡で観察した。期待通り8本微小管の基底小体を多く形成したが、多重変異と複数の遺伝子改変の影響により、繊毛の形成率が極めて低いという問題があることがわかった。現在、遺伝的なバックグラウンドをより繊毛形成率の高いものに変更するなどの試みが続けており、これが成功すれば、ほとんどが微小管8本の繊毛を形成する株が得られると期待される。

一方、意外な発見により、微小管数が10本の繊毛の運動性が解析可能な株が得られた。新規のクラミドモナス突然変異株（仮称MT10）の繊毛を電子顕微鏡で観察したところ、約750例の繊毛断面画像のうち、59例が微小管10本の繊毛で、残りはほぼすべて微小管9本の正常な繊毛であった。**bld12**変異株とは異なり、8本微小管の繊毛はまったく観察されなかった（図5）。すなわち、運動性の異常を示す繊毛があれば、それは微小管が10本であることに由来する異常だと判断できる。

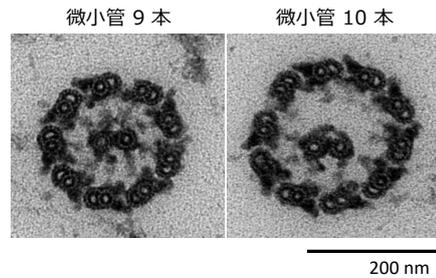


図5. クラミドモナス新規突然変異株 MT10 の繊毛断面図。この変異株から単離した繊毛を電子顕微鏡で観察し、その断面画像を 749 例観察した。そのうち正常な 9 本微小管の繊毛が 690 例、10 本微小管が 59 例であった。

微小管数の異常な繊毛の運動性解析

この MT10 変異株の細胞は、約 15% が鞭毛を形成せずに静止し、85% が正常な前進遊泳または回転運動を示した。クラミドモナスは 2 本の繊毛を使って前進遊泳をするため、片方の繊毛を欠失するかまたは運動に異常があると回転運動を示す。回転している細胞には繊毛が 1 本だけの細胞と、繊毛を 2 本もつ細胞があった。後者の細胞の運動を高速度カメラで記録したところ、2 本の繊毛の長さはほぼ等しいが、片方の繊毛は正常な波動運動を示し、もう片方ほとんど運動性を示さないことがわかった (図 6)。複数の細胞を同様に観察したが、すべて正常な運動性の繊毛とまったく動かない繊毛の組みあわせであった。このことから、動かない繊毛が微小管 10 本の繊毛であることが強く示唆される。

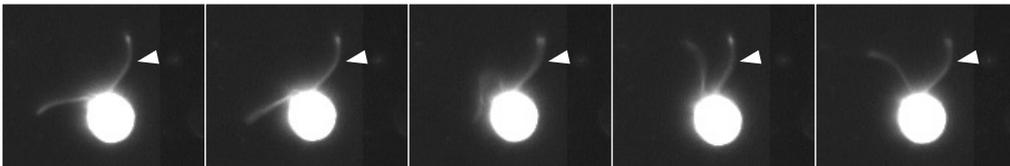


図6. クラミドモナス新規突然変異株 MT10 の繊毛の運動性。回転運動を示す細胞を高速度カメラで撮影し、0.6 秒間隔の静止画像を並べたもの。左側の繊毛は正常な屈曲運動を示すのに対し、右側の繊毛 (矢じり) はまったく運動性を示さない。

この動かない繊毛が本当に 10 本の微小管をもつ繊毛なのかを明らかにするためには、三次元超解像顕微鏡観察とその画像処理により、無固定のまま微小管数を決定する必要がある。このための予備実験として、顕微鏡の光軸方向 (試料面の Z 軸方向) に蛍光像を高解像度で再構成するため、自己明滅する蛍光色素 HMSiR を用いて検証用の試料である細菌鞭毛を染色した。その結果、マレイミド基を介して再現性良く蛍光標識して観察できるようになり、細菌鞭毛のらせん構造画像を再構成できるようになった。

研究期間の終了時までには間に合わなかったが、今後、この方法を繊毛軸糸に適用すれば、運動性を示す繊毛と示さない繊毛に含まれる微小管の数を明らかにできると期待される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 5件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Onoe Sakura, Yoshida Myu, Terahara Naoya, Sowa Yoshiyuki	4. 巻 10
2. 論文標題 Coupling Ion Specificity of the Flagellar Stator Proteins MotA1/MotB1 of Paenibacillus sp. TCA20	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biomolecules	6. 最初と最後の頁 1078 ~ 1078
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/biom10071078	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 Y Kinoshita, T Ishida, M Yoshida, R Ito, Y V Morimoto, K Goto, R M Berry, T Nishizaka, Y Sowa	4. 巻 10
2. 論文標題 Distinct chemotactic behavior in the original Escherichia coli K-12 depending on forward-and-backward swimming, not on run-tumble movements	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 15887
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-72429-1	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 M I Islam, J H Bae, T Ishida, P Ridone, J Lin, M J Kelso, Y Sowa, B J Buckley, M A B Baker	4. 巻 203
2. 論文標題 Novel Amiloride Derivatives That Inhibit Bacterial Motility across Multiple Strains and Stator Types	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Bacteriology	6. 最初と最後の頁 e0036721
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/JB.00367-21	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 Zhu X, Poghosyan E., Rezabkova L., Mehall B., Sakakibara H., Hirono M., Kamiya R., Ishikawa T., Yang P.	4. 巻 30
2. 論文標題 The roles of a flagellar HSP40 ensuring rhythmic beating	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Molecular Biology of the Cell	6. 最初と最後の頁 228-241
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1091/mbc.E18-01-0047	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 Yamanaka Y, Winardhi RS, Yamauchi E, Nishiyama SI, Sowa Y, Yan J, Kawagishi I, Ishihama A, Yamamoto K	4. 巻 293
2. 論文標題 Dimerization site 2 of the bacterial DNA-binding protein H-NS is required for gene silencing and stiffened nucleoprotein filament formation	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 9496-9505
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.RA117.001425	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 Ishida T, Ito R, Clark J, Matzke NJ, Sowa Y, Baker MAB	4. 巻 111
2. 論文標題 Sodium-powered stators of the bacterial flagellar motor can generate torque in the presence of phenamil with mutations near the peptidoglycan-binding region	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Molecular Microbiology	6. 最初と最後の頁 1689 - 1699
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mmi.14246	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 P. Zhao, X. Teng, S. N. Tantirimudalige, M. Nishikawa, T. Wohland, Y. Toyama, F. Motegi	4. 巻 48
2. 論文標題 Aurora-A breaks symmetry in contractile actomyosin networks independently of its role in centrosome maturation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Developmental Cell	6. 最初と最後の頁 631-645
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.devcel.2019.02.012	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

〔学会発表〕 計29件（うち招待講演 1件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Y. Nakazawa, M. Hirono
2. 発表標題 A suppressor mutation of a Chlamydomonas cilia-less mutant suggests a novel role of Bld10p, an essential protein for centriole assembly
3. 学会等名 第59回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 T. Ishikawa, A. Noga, M. Hirono
2. 発表標題 Outer and inner arm dynein arrangement at the proximal region of the axoneme revealed by cryo-ET with a phase plate
3. 学会等名 Dynein 2021 International Workshop (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 A. Noga, T. Ishikawa, M. Hirono
2. 発表標題 Bld10p determines the centriole structure independently of the cartwheel
3. 学会等名 19th International Conference on the Cell and Molecular Biology of Chlamydomonas (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西川正俊
2. 発表標題 背腹軸形成における力学的な対称性の破れ
3. 学会等名 線虫研究の未来を創る会2021
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石田翼, 吉多美祐, 南野徹, 曾和義幸
2. 発表標題 大腸菌FliLは低負荷条件下でべん毛モーターの回転速度を調節する
3. 学会等名 第17回21世紀大腸菌研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 T. Ishida, M. Yoshida, T. Minamino, Y. Sowa
2. 発表標題 FliL assists flagellar motor rotation in Escherichia coli under low load condition
3. 学会等名 第58回日本生物物理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Y. Sowa, T. Ishida.
2. 発表標題 Bacterial flagellar rotation at low load
3. 学会等名 第58回日本生物物理学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Akira Noga, Mao Horii, and Masafumi Hirono
2. 発表標題 Cartwheel-independent mechanism for determining the centriolar microtubule number
3. 学会等名 第71回日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 苗加彰, 堀井麻央, 廣野雅文
2. 発表標題 繊毛の微小管数を9本に決定する2つの機構
3. 学会等名 第52回日本原生生物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石田翼, 吉多美祐, 南野徹, 曾和義幸
2. 発表標題 極低負荷条件下においても大腸菌べん毛モーター回転速度は固定子ユニット数に依存する
3. 学会等名 第16回 21世紀大腸菌研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ishida T, Yoshida M, Minamino T, Sowa Y.
2. 発表標題 Load-dependent speed regulation of the bacterial flagellar motor
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kato M, Ishida T, Yoshida M, Sowa Y.
2. 発表標題 Analysis of the bacterial flagellar switch using mutant rotor components
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kumazaki Y, Ishida T, Yoshida M, Sowa Y.
2. 発表標題 Analysis of shaft-bearing interactions that support the smooth rotation of bacterial flagellar motors
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hasegawa S, Abe-Yoshizumi R, Inoue K, Kandori H, Sowa Y.
2. 発表標題 Controlling the rotation speed of the bacterial flagellar motor with light-driven rhodopsin
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Onoe S, Yoshida M, Ito M, Sowa Y.
2. 発表標題 Ion specificity of chimeric stator proteins between <i>Paenibacillus</i> sp. TCA20 MotB1 and <i>Escherichia coli</i> MotB
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Masatoshi Nishikawa
2. 発表標題 Mechanical symmetry breaking in <i>C. elegans</i> dorsal-ventral axis establishment
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nana Ito, Masatoshi Nishikawa, Yoshiyuki Sowa, Ikuro Kawagishi
2. 発表標題 Chemoreceptor clustering of <i>Escherichia coli</i> in lateral regions of the cytoplasmic membrane
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石田翼, 吉多美祐, 南野徹, 曾和義幸
2. 発表標題 負荷に依存した大腸菌べん毛モーター回転速度の調節因子
3. 学会等名 第18回 微生物研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ishida T, Yoshida M, Minamino T, Sowa Y.
2. 発表標題 FliL works as a speed regulator of the Escherichia coli flagellar motor at low load
3. 学会等名 The 1st International Symposium on Molecular Engine
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 石田翼, 笠井大司, 蔡栄叔, 曾和義幸
2. 発表標題 Mechanics of the bacterial flagellar motor in vivo
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三輪彩, 原田美咲, 内藤紗花, 廣野雅文
2. 発表標題 新規クラミドモナス突然変異株pma2の細胞巨大化と鞭毛数異常
3. 学会等名 第51回日本原生生物学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中澤友紀、長尾真仁、苗加彰、Manuel Hilbert、Michel O. Steinmetz、廣野雅文
2. 発表標題 Cellular localization of SAS6-L, a paralog of a flagellar basal body protein that self-assembles into a 9-fold symmetrical structure
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 苗加彰、堀井麻央、廣野雅文
2. 発表標題 「9」を基本とする鞭毛軸糸構造のカートホイール非依存的な決定機構
3. 学会等名 第89回日本動物学会札幌大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西山宗一郎、小野木汐里、曾和義幸、浦上弘、川岸郁朗
2. 発表標題 コレラ菌タウリン走性受容体Mip37の温度依存的遺伝子発現
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石田翼、吉多美祐、南野徹、曾和義幸
2. 発表標題 細菌べん毛モーターの回転速度と構成ユニット数の関係
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 飯島悠太, 笠井大司, 長谷川爽, 曾和義幸
2. 発表標題 光ピンセットを用いた細菌べん毛モーター回転計測系の確立
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 田島寛隆, 川口徹也, 山元季実子, 曾和義幸, 西山宗一郎, 川岸郁朗
2. 発表標題 コレラ菌新規アミノ酸走性応答系の同定
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 尾上さくら, 吉多美祐, 伊藤政博, 曾和義幸
2. 発表標題 Paenibacillus sp. TCA20がもつ二価カチオン駆動型べん毛モーター固定子MotA1MotB1の機能解析
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山崎友也, 伊藤 那奈, 西川正俊, 曾和義幸, 川岸郁朗
2. 発表標題 走化性受容体クラスター形成に対するヒスチジンキナーゼとアダプターの影響
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018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
研究 分担者	曾和 義幸 (Sowa Yoshiyuki) (10519440)	法政大学・生命科学部・教授 (32675)	
研究 分担者	西川 正俊 (Nishikawa Masatoshi) (30444516)	法政大学・生命科学部・准教授 (32675)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------