

令和 2 年 6 月 5 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H04774

研究課題名(和文)細菌べん毛の本数を制御するGTP/ATP結合タンパク質の作動機構

研究課題名(英文)Functional mechanism of the GTP/ATP-binding proteins that regulate bacterial flagellar number.

研究代表者

小嶋 誠司(Kojima, Seiji)

名古屋大学・理学研究科・准教授

研究者番号：70420362

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：ビブリオ菌は細胞の極に1本だけべん毛を形成し遊泳する。我々はべん毛形成の負の制御因子であるFlhGが、同じファミリーのMinDと異なりATP存在下で二量体を形成せず単量体で存在することを見出し、ATP結合後に細胞の極において膜タンパク質HubPを足場に正の制御因子FlhFを阻害する可能を提案した。一方FlhFは単独で極局在することができるが、GTP存在下で二量体を形成し、FlhGのN末端側依存的にGTPase活性を示すことを見出した。従って細胞の極におけるヌクレオチド結合型FlhFとFlhGの本数制御活性のバランスによって、極べん毛形成が1本に厳密に制御されていると考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

機能部位への生体分子の適量配置は、生命機能の正常な発現と維持に必須で、あらゆる生物に見られる普遍的な生命現象である。細菌べん毛は適量適所配置により運動能を実現することや、細菌の特色である増殖が早く様々な研究手法が適用可能であることから、優れた研究対象である。我々はべん毛形成を制御する正と負の因子の生化学活性と細胞内での振る舞い(極局在)を検討し、遺伝子発現レベルでの制御だけでなく、翻訳後の制御機構が因子の生化学活性と共役して細胞の極で起こることを見出した。加えて細胞の極が細胞内において特殊な状況を生み出し、超分子複合体の構築に適切な環境を与えていることを見出した点にも意義がある。

研究成果の概要(英文)：Vibrio alginolyticus has a single polar flagellum used for swimming motility. We found that FlhG, the negative regulator for flagellar number and ATPase, exists as a monomer in the presence of ATP and do not form dimer as seen for its paralog MinD. We suggest that an ATP-bound FlhG localizes at cell pole via the membrane protein HubP, and then directly inhibits FlhF, the positive regulator for flagellar number. On the other hand, FlhF intrinsically localizes at cell pole. We found that a GTP-bound FlhF forms dimer and its GTPase activity was stimulated by the N-terminal region of FlhG. Our current model proposes that the nucleotide-bound active states of FlhF and FlhG function at cell pole, and their regulatory activities to determine flagellar number is strictly balanced at pole, so as to generate only a single polar flagellum.

研究分野：生化学・分子生物学・生物物理学

キーワード：細菌べん毛 タンパク質局在 ATPase GTPase FlhF FlhG HubP SfiA

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

生体分子は、機能すべき特定の位置に適切な数が集合して活性を発現し、生理機能を実現している。生体分子の機能部位への適量配置は、基本的で必須の生命現象であるが、実現する仕組みにはまだ謎が多い。この課題に取り組むため、我々は増殖が早く、様々な解析手法の適用が可能な細菌を実験材料とし、研究の問いを「細菌の運動を担う超分子べん毛が、海洋性ビブリオ菌ではなぜ細胞の極 1 本だけ形成されるのか」と設定した。

研究の開始までに、細菌べん毛の形成位置と本数制御にはオペロンを組む正の制御因子 FlhF と負の制御因子 FlhG が関与することがわかっていた。FlhF はシグナル認識粒子(SRP)タイプの GTPase に分類され、FlhG は細胞分裂面を制御する ATPase の MinD と同じファミリーに属する。我々はビブリオ菌において、FlhF と FlhG は相互作用しべん毛本数をそれぞれ正と負に制御すること、FlhF はそれ自身が極局在する性質を持ち、FlhG 存在下では極局在が低下することを明らかにしていた。また、高い ATPase 活性を示す FlhG 変異体は野生型に比べてより極に局在しべん毛形成を強く阻害する一方、ATP 結合部位の変異体は極局在できずべん毛形成を負に制御できないことを見いだしていた。総合して、FlhG は ATP 依存的に極において FlhF に作用し、その分子数を適切な数に制御することでべん毛本数を制御するモデルを考えていた。

ところがその後、コレラ菌において極に局在し様々な蛋白質の結合プラットフォームとして機能する膜蛋白質 HubP が発見され、FlhF は関与しないが FlhG の極局在は HubP に依存することが明らかになった。海洋性ビブリオ菌でも HubP を欠失させると FlhG の極局在は完全に失われ、多べん毛になることが分かった。そこで、本研究開始当初に、FlhF の「べん毛形成促進活性」を FlhG が 2 つの異なる仕組み (1. FlhF に結合し細胞質に留めて極移行を阻害する、2. ATP かつ HubP 依存的に極に移行して活性化し、極の FlhF に直接作用して阻害する) 細胞極での FlhF 活性を制御することでべん毛本数を 1 本に制御している、というモデルを提唱した。

### 2. 研究の目的

他の菌種ではあるが FlhF と FlhG の二量体結晶構造が報告され、また FlhF と FlhG それぞれが GTPase、ATPase 活性を持つことも示されていた。しかし、これら生化学的活性とべん毛本数制御の相関は菌種により異なり、また細胞内局在との関連も未解明であった。FlhF と FlhG が細胞内および細胞極でいつ、どのように、どのような構造で相互作用し、それぞれの生化学活性が制御されるのか？ また HubP はどのように関係するのか？ HubP を介して FlhG は FlhF に作用するのか？ FlhF のべん毛形成促進活性の本質は何か？ など、FlhF/FlhG によるべん毛本数制御機構には多くの謎が残されていた。

そこで本研究では、ビブリオ菌において FlhF と FlhG の生化学的活性とべん毛本数制御の関連付けを行うことを大きな目標とした。つまり、GDP/ADP、GTP/ATP 結合フォームの存在を確認するとともに、それらの細胞内局在とべん毛本数との関連を明らかにする。FlhF ホモログの Fflh/FtsY 系では、ヘテロ二量体形成により GTPase が活性化し、GDP 加水分解後は速やかに機能部位から解離することが知られている。FlhF の場合は GTPase 活性化には FlhG が関与するとされているが、二量体形成や自身の極局在とどう関係するのか、また FlhF の FlhF(MS)リング形成促進能との関係も合わせて明らかにすることを考えた。FlhG の場合は極で ATPase 活性化が誘起される可能性を検証する。また、HubP がどのように FlhG のべん毛形成抑制活性に関与するのかを検討することも目標とした。

### 3. 研究の方法

#### (1) FlhF と FlhG のヌクレオチド結合スキームと構造

これまでの結果から、我々は細胞質に存在する FlhF、FlhG においてべん毛本数制御活性は低く、極に移行すると活性化すると考えていた。その活性は結合するヌクレオチドによって制御されると考えているが、まだ明らかではない。そこで FlhF の精製法を確立し、すでに精製が確立している FlhG と共に精製標品を用いて、まず単独での生化学的性質を解析し、ヌクレオチド結合による FlhF と FlhG の振る舞いを検討した。精製標品をゲルろ過カラムにより解析し、単独で二量体を形成するかどうか、また各ヌクレオチド存在下で単量体と二量体の変換が起こるかどうかを検証した。GTPase 活性、ATPase 活性を定法にて測定し、これまでに単離された GTPase、ATPase モチーフの変異体について同様に解析を行った。

#### (2) FlhF-GTPase, FlhG-ATPase 活性の制御機構

FlhF、FlhG 単独での生化学的性質の知見を基盤として、精製標品を用いて FlhF と FlhG の GTPase/ATPase の活性化機構解明に取り組んだ。枯草菌では FlhF-GTPase 活性が FlhG の N 末端ペプチドによって活性化することが示されているが、ビブリオ菌では不明である。そこで、野生型や以前に単離した FlhG 変異体の存在下で FlhF-GTPase 活性を測定し、FlhG による FlhF-GTPase の活性化を検証した。一方ビブリオ菌の FlhG は、単独での低い ATPase 活性が変異により高くなるため、活性化因子の存在が示唆されていた。この因子の候補として FlhF、HubP を考えた。そこで野生型および様々な FlhF 変異体の精製標品存在下で FlhG-ATPase 活性を測定し、FlhF による FlhG-ATPase 活性化を検討した。また FlhG の極局在は HubP に依存するが、その作用部位は明らかになっていない。HubP の細胞質領域は、リピート配列を含む 1000 残基以上から成りかなり大きいので、断片化して発現・精製し、FlhG との相互作用をプルダウンにより検証すると同

時に、ATPase 活性化も検討した。

### (3) SflA の極べん毛形成における役割

ビブリオ菌の  $\Delta flhFG$  株において *sflA* に欠損が起きると、べん毛が体の側に形成された個体数が増加する。従って、SflA は FliH, FliG 非存在下でべん毛形成を抑制する働きがあると考えられる。1 回膜貫通型タンパク質である SflA のべん毛形成抑制能は、C 末端側の DnaJ ドメインが担っており、我々はこのドメインのみを細胞内に発現してもべん毛形成が抑制されるのを見いだしていた。しかし、SflA がいつ発現し、どのようにしてべん毛形成を制御しているのかは全く分かっていない。そこで、SflA の N 末端 (ペリプラズム側) に mCherry を融合させたコンストラクトを染色体から発現させ、分裂中の細胞において細胞内局在を調べた。さらに、N 末端ペリプラズム領域 (SflA<sub>N</sub>) および C 末端細胞質領域 (SflA<sub>C</sub>) のみを発現するコンストラクトを作成し、ビブリオ菌内で発現させて、それぞれの領域と相互作用するタンパク質をプルダウンにより単離を試みた。さらに、大腸菌でこれらの断片を大量発現後精製し、結晶化を試みた。

### (4) ビブリオ菌における MS リング形成機構

べん毛基部体は FliF タンパク質からなる MS リングが土台となり C リングや輸送装置が構築されるが、FliF がどのように集まり MS リングを形成するのかは不明である。我々はビブリオ菌の FliF を大腸菌で過剰発現させたが、細胞膜上にリング状の構造体を見いだすことができなかった。そこで、ビブリオ菌内で FliF がどのようにしてリングを形成するのか、リング形成には他の因子が必要なのか、検証を行った。研究の初期に FliH が FliF の極局在に必要であることを見出したため、大腸菌の FliF 発現系に FliH を加え、MS リング形成が起こるかどうかを検討した。その結果、FliH を FliF と共発現すれば、大腸菌内でビブリオ菌の MS リングを形成できることがわかった。このリングの構造を高速原子間力顕微鏡や電子顕微鏡で解析を行った。

## 4. 研究成果

### (1) ビブリオ菌 FliH の GTPase 活性と GTP 依存的二量体形成

FliH は大腸菌で過剰発現すると沈殿するため、これまで可溶性画分から精製できていなかった。そこでコールドショック発現系を用いて FliH を低温下で過剰発現させたところ、菌体破碎後わずかに可溶性画分に回収された。条件の検討を重ね、破碎バッファーに MgCl<sub>2</sub> と GTP もしくは GDP を加えると可溶性画分に回収される FliH 量が増えることを見出し、FliH を十分量精製することができた。次に精製した FliH を用いて GTPase 活性を測定したところ、FliH 単独では有意な GTP 加水分解活性を示さなかったが、FliG が存在すると GTPase 活性を示すことがわかった (図 1)。

続いて FliH の機能が低下している GTPase モチーフへの点変異体 12 種の精製を試みたが、E440K 変異体を除く全てが沈殿してしまい精製できなかった。唯一精製できた E440K 変異体は FliG の存在下で GTPase 活性を示さなかった。また推定触媒残基の変異体 R334A を精製したところ、R334A も FliG の存在下で GTPase 活性を示さなかった。FliH(R334A)を  $\Delta flhF$  株で発現させると、FliH の極局在やべん毛の形成は正常に行われ、野生型 FliH を発現させたときと同様の表現型を示していた。さらにゲルろ過クロマトグラフィーの結果から、FliH は GDP 存在下では単量体だが、GTP 存在下では二量体として存在することが明らかになった。FliH は GTP 存在下で二量体を形成すると細胞の極へ移行し、べん毛形成を促進すると考えられる。また、その極局在やべん毛の形成には GTPase 活性は重要ではなく、GTP と結合することが重要ではないかと考えている。本成果は引用文献 1 に発表済みである。

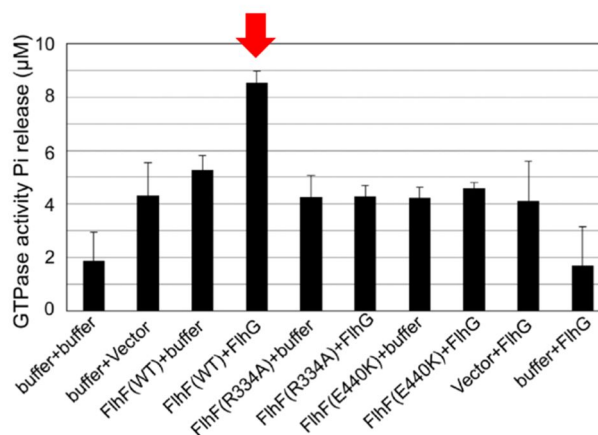


図 1 : FliG存在下でFliHはGTPase活性を示す

### (2) ビブリオ菌 FliG タンパク質の ATP 存在下での構造変化

これまでの経験から、精製した FliG は不安定で時間経過とともに凝集してしまう。そのためゲル濾過カラムに通しても、カラムに吸着してしまいほとんど溶出されない。そこでまず様々な緩衝液に精製 FliG を懸濁し、凝集を抑える条件を探索した。その結果、ATP 存在下では野生型といくつかの ATPase モチーフ変異体の凝集が抑えられたが、ADP 存在下では野生型と全ての ATPase モチーフ変異体の凝集が抑えられることが分かった。一方、高い ATPase 活性を示す D171A 変異体は、ATP 存在下において野生型や他の変異体に比べて高い凝集性を示していた。

続いて精製直後の野生型 FlhG を ATP 存在下でゲル濾過カラムに通したところ、カラムへの吸着が抑えられて単量体の位置に溶出することが分かった(図2)。同様に ADP 存在下でゲル濾過クロマトグラフィーを行うと、やはり単量体の位置に溶出した。つまり予想に反して野生型 FlhG は ATP 存在下でも単量体であり、ATP 依存的に二量体を形成するパラログの MinD とは異なる性質を持つと考えられる。D171A 変異体は ATP 存在下で高分子側へ溶出ピークが移動したことから、FlhG は ATPase 活性化の際に構造変化を引き起こす可能性が示唆された。本成果は引用文献 2 に発表した。

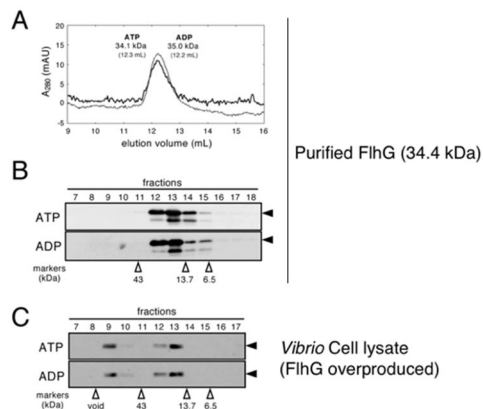


図2：FlhGはATP存在下でも単量体の位置に溶出した

### (3) FlhG の N 末端領域の機能解析

研究成果(1)に示した通り、FlhG 存在下で FlhF は GTPase 活性を示すことが明らかとなった。FlhG は MinD と同じ ATPase ファミリーに属し、結晶構造も非常に似ているが、FlhG の N 末端側には MinD には存在しない 20 残基程度の領域が存在する。枯草菌の FlhG の解析から、この領域が FlhF と相互作用し、その GTPase 活性を刺激することが知られている。ビブリオ菌 FlhG にも MinD コアに繋がる N 末端領域が存在するため、N 末端 20 残基を欠失させた FlhG 変異体の性質を解析した。するとこの変異体は FlhF-GTPase を活性化できなかった。さらにべん毛形成の抑制能も低下していたが、それはビブリオ菌内での発現量が低下したためであり、過剰発現すると抑制能を示すことがわかった。従って FlhG の N 末端はべん毛形成を抑制する活性には直接関係しないと考えられる。また、N 末端欠損により発現量が低下する原因として、FlhG の持つ二箇所の発現開始部位の一つが失われた可能性が考えられた。本成果は論文投稿準備中である。

### (4) SflA の構造と機能

SflA は FlhF と FlhG の非存在下において、べん毛の形成を阻害する機能を持つビブリオ特異的な 1 回膜貫通タンパク質である。SflA に対する蛍光タンパク質融合体は、FlhF および FlhG の存在下で細胞の極に局在したが、 $\Delta flhFG$  細胞における局在はしなかった。一方、SflA の極性局在には HubP を必要とした。SflA (SflA<sub>C</sub>) の C 末端領域だけの過剰発現によって、 $\Delta flhFG\Delta sflA$  細胞の側べん毛形成を抑制した。以上の結果は、SflA が鞭毛に局在し、SflA<sub>C</sub> が  $\Delta flhFG$  株におけるべん毛形成開始を抑制することを示唆している。また、X 線結晶構造解析により、N 末端側ペリプラズム領域 (SflA<sub>N</sub>) の構造を 1.9Å の分解能で決定した。SflA<sub>N</sub> のコア構造 (SflA<sub>N1</sub>) は、ドメインスワッピングした二量体になることにより、tetratricopeptide repeat (TPR)/Sell-like repeat (SLR) モチーフを形成していることが明らかになった。TPR/SLR モチーフは、タンパク質 - タンパク質相互作用に関与するドメインによく見られる構造である。類似構造との比較、および構造に基づいて作成した変異体の分析により、SflA がペリプラズム領域 SflA<sub>N</sub> において未知のタンパク質に結合し、その結合シグナルが SflA 機能の正確な制御に重要であることが示唆された。本成果の前半は引用文献 3、後半の構造解析は引用文献 4 に発表した。

### (5) ビブリオ菌 MS リング形成と FlhF の関係

研究の初期段階で、我々はビブリオ菌べん毛基部を形成する MS リング構成タンパク質 FlhF の極局在を、FlhF が担うことを見出していた。一方、大腸菌内でビブリオ菌 FlhF を過剰発現させても、MS リングの形成は見られないため、他のタンパク質が MS リング形成に必要であることが示唆されていた。これらの結果を踏まえ、FlhF を FlhF とともに大腸菌で発現させたところ、MS リングが効果的に形成され、FlhF が何らかの方法で MS リングの形成に寄与していることが示された。また、C リングタンパク質の FlhG を FlhF と共発現させた時も、同様に MS リング形成が観察された。大腸菌内で形成された MS リングを精製し、構造を電子顕微鏡と原子間力顕微鏡で解析すると、サルモネラ菌の FlhF によって形成された MS リングに似ていることがわかった。FlhF は、FlhF の膜上での局所濃度を高くすることで MS リング形成を促進しているのではないかと考えている。本成果は引用文献 5 に発表した。

#### < 引用文献 >

1. Biochemical analysis of GTPase FlhF which controls the number and position of flagellar formation in marine *Vibrio*. Kondo S, Imura Y, Mizuno A, Kojima S, Homma M. **Sci. Rep.** (2018) 8:12115. doi: 10.1038/s41598-018-30531-5
2. Characterization of the MinD/ParA-type ATPase FlhG in *Vibrio alginolyticus* and implications for

function of its monomeric form. Kojima S, Imura Y, Hirata H, Homma M. **Genes Cells** (2020) Apr;25(4):279-287. doi:10.1111/gtc.12754

3. Localization and domain characterization of the SflA regulator of flagellar formation in *Vibrio alginolyticus*. Inaba S, Nishigaki T, Takekawa N, Kojima S, Homma M. **Genes Cells** (2017) 7, 619-627.

4. Structure of the periplasmic domain of SflA involved in spatial regulation of the flagellar biogenesis of *Vibrio* reveals a TPR/SLR-like fold. Sakuma M, Nishikawa S, Inaba S, Nishigaki T, Kojima S, Homma M, Imada K. **J. Biochem.** (2019) 166:197-204. doi: 10.1093/jb/mvz027

5. Assembly mechanism of a supramolecular MS-ring complex to initiate bacterial flagellar biogenesis in *Vibrio* species. Terashima H, Hirano K, Inoue Y, Tokano T, Kawamoto A, Kato T, Yamaguchi E, Namba K, Uchihashi T, Kojima S, Homma M. **J. Bacteriol.** accepted, May 29, 2020.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Terashima H, Hirano K, Inoue Y, Tokano T, Kawamoto A, Kato T, Yamaguchi E, Namba K, Uchihashi T, Kojima S, Homma M.	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Assembly mechanism of a supramolecular MS-ring complex to initiate bacterial flagellar biogenesis in <i>Vibrio</i> species.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Bacteriology	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） 10.1128/JB.00236-20	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 Kojima S, Terashima H, Homma M.	4. 巻 10
2. 論文標題 Regulation of the single polar flagellar biogenesis.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biomolecules	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） 10.3390/biom10040533	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 Kojima S, Imura Y, Hirata H, Homma M.	4. 巻 25
2. 論文標題 Characterization of the MinD/ParA-type ATPase FlhG in <i>Vibrio alginolyticus</i> and implications for function of its monomeric form.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 279-287
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/gtc.12754	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 Kondo S, Imura Y, Mizuno A, Kojima S, Homma M.	4. 巻 8
2. 論文標題 Biochemical analysis of GTPase FlhF which controls the number and position of flagellar formation in marine <i>Vibrio</i> .	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/s41598-018-30531-5	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 Sakuma M, Nishikawa S, Inaba S, Nishigaki T, Kojima S, Homma M, Imada K.	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Structure of the periplasmic domain of SflA involved in spatial regulation of the flagellar biogenesis of <i>Vibrio</i> reveals a TPR/SLR -like fold.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Biochemistry	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) 10.1093/jb/mvz027	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 Inaba S, Nishigaki T, Takekawa N, Kojima S, Homma M.	4. 巻 7
2. 論文標題 Localization and domain characterization of the SflA regulator of flagellar formation in <i>Vibrio alginolyticus</i> .	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 619-629
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12501	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 Kondo S, Homma M, Kojima S.	4. 巻 14
2. 論文標題 Analysis of the GTPase motif of FlhF in the control of the number and location of polar flagella in <i>Vibrio alginolyticus</i> .	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Biophysics and Physicobiology	6. 最初と最後の頁 173-181
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2142/biophysico.14.0_173	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 Takekawa N, Kojima S, Homma M.	4. 巻 198
2. 論文標題 HubP, a polar landmark protein, regulates flagellar number by assisting in the proper polar localization of FlhG in <i>Vibrio alginolyticus</i> .	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Journal of Bacteriology	6. 最初と最後の頁 3091-3098
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1128/JB.00462-16	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 小嶋誠司	4. 巻 71
2. 論文標題 細菌べん毛の回転および本数制御機構に関する研究	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 日本細菌学雑誌	6. 最初と最後の頁 185-197
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3412/jsb.71.185	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25件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 小嶋誠司、伊村芳野、水野彬、平田ひかる、本間道夫
2. 発表標題 海洋性ビブリオ菌のべん毛本数を負に制御する因子 FliG の生化学的性質と機能の解析
3. 学会等名 第53回ビブリオシンポジウム/第56回日本細菌学会中部支部総会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 井上 祐菜、小嶋 誠司、平野圭一、寺島浩行、本間 道夫
2. 発表標題 The polar localization of FliF, composing MS-ring, is promoted by FliH in <i>Vibrio alginolyticus</i>
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 伊村 芳野、平田ひかる、本間 道夫、小嶋 誠司、
2. 発表標題 海洋性ビブリオ菌のべん毛本数を負に制御する因子FliGのATP結合と構造変化の関係
3. 学会等名 第83回日本生化学会中部支部会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 近藤翔太、伊村芳野、水野彬、小嶋誠司、本間道夫
2. 発表標題 細菌べん毛の本数と形成位置を制御するFlhFの精製と生化学的解析
3. 学会等名 第82回日本生化学学会中部支部会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小嶋 誠司、水野 彬、本間 道夫
2. 発表標題 Role of N-terminal region of FlhG in polar flagellar number regulation in <i>Vibrio alginolyticus</i>
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 伊村 芳野、小嶋 誠司、本間 道夫
2. 発表標題 The role of ATPase motif and ATPase activity of FlhG in flagellar number regulation at cell pole of <i>Vibrio alginolyticus</i>
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 井上 祐菜、小嶋 誠司、本間 道夫
2. 発表標題 Role of FlhF localized at cell pole on initiating the polar flagellar formation of <i>Vibrio alginolyticus</i>
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 小嶋誠司、本間道夫
2. 発表標題 海洋性ビブリオ菌極べん毛の本数を制御するFlhFのGTPase活性とべん毛極形成機構
3. 学会等名 第52回ビブリオシンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小嶋誠司、本間道夫
2. 発表標題 海洋性ビブリオ菌極べん毛マスター制御因子FlaKの生化学的性質とべん毛本数制御における役割
3. 学会等名 第44回日本生体エネルギー研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Seiji Kojima, Yoshino Imura, Shota Kondo, Akira Mizuno, Michio Homma
2. 発表標題 FLAGELLAR NUMBER REGULATION BY GTPASE FLHF AND ATPASE FLHG IN VIBRIO ALGINOLYTICUS
3. 学会等名 BLAST XV Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊村芳野、小嶋誠司、本間道夫
2. 発表標題 海洋性ビブリオ菌のべん毛本数制御因子FlhGのATP結合と構造変化の関係
3. 学会等名 平成30年度生物物理学会中部支部講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Seiji Kojima
2. 発表標題 Regulation of the Polar Flagellar Number and Placement in Marine Bacterium <i>Vibrio alginolyticus</i>
3. 学会等名 International meeting of the Microbiological Society of Korea (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 近藤翔太、小嶋誠司、本間道夫
2. 発表標題 海洋性ビブリオ菌の極べん毛本数と形成位置を制御するFlhFのランダム変異導入による解析
3. 学会等名 第81回日本生化学会中部支部会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Seiji Kojima, Shota Kondo, Hikaru Hirata, Akira Mizuno, Yoshino Imura and Michio Homma
2. 発表標題 Mutational and biochemical analyses of FlhF and FlhG, regulators of the polar flagellar number and placement in marine bacterium <i>Vibrio alginolyticus</i>
3. 学会等名 The 16th Awaji International Forum on Infection and Immunity (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 近藤 翔太、本間 道夫、小嶋 誠司
2. 発表標題 Purification of FlhF to detect the GTPase activity effecting on the number and location of the polar flagellum of <i>Vibrio alginolyticus</i>
3. 学会等名 第55回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 水野彬、本間道夫、小嶋誠司
2. 発表標題 ビブリオ菌の FlhG の N 末端領域 DQAxLR モチーフのべん毛本数制御機構の解析
3. 学会等名 第54回日本細菌学会中部支部総会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Seiji Kojima
2. 発表標題 Roles of nucleotide-binding proteins for regulation of flagellar number and positioning in the marine bacterium <i>Vibrio alginolyticus</i>
3. 学会等名 IGER International Symposium on Cell Surface Structures and Functions 2017 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小嶋誠司、水野彬、伊村芳野、平田ひかる、本間道夫
2. 発表標題 ビブリオ菌極べん毛本数を負に制御するFlhGの生化学的性質とN末端の役割
3. 学会等名 日本生体エネルギー研究会第43回討論会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 近藤翔太、水野彬、本間道夫、小嶋誠司
2. 発表標題 細胞プロセス制御に関与するSIMIBI型タンパク質FlhFのGTPase活性とべん毛形成制御
3. 学会等名 日本生体エネルギー研究会第43回討論会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 井上 祐菜、小嶋 誠司、本間 道夫
2. 発表標題 ビブリオ菌極べん毛の正の本数制御因子FlhFによるべん毛形成開始機構の解析
3. 学会等名 2017年度生物物理学会中部支部会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 平田ひかる、本間道夫、小嶋誠司
2. 発表標題 ATP依存的にべん毛本数を負に制御するFlhGタンパク質の性質
3. 学会等名 第80回日本生化学会中部支部例会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Seiji Kojima, Norihiro Takekawa, Soojin Kwon, Noriko Nishioka, and Michio Homma
2. 発表標題 HubP, a polar landmark protein, regulates flagellar number by assisting in the proper polar localization of FlhG in <i>Vibrio alginolyticus</i>
3. 学会等名 Gordon Research Conference "Bacterial Cell Surfaces" (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 近藤翔太、小嶋誠司、本間道夫
2. 発表標題 細菌べん毛の本数と形成位置を制御するFlhFのランダム変異導入による解析
3. 学会等名 第53回日本細菌学会中部支部総会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 近藤翔太、本間道夫、小嶋誠司
2. 発表標題 FlhFがもつGTPaseモチーフへの変異によるピブリオ菌極べん毛数と位置への影響
3. 学会等名 第54回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 水野彬、小嶋誠司、本間道夫
2. 発表標題 べん毛本数制御におけるピブリオ菌FlhGのDQAxxLRモチーフの役割
3. 学会等名 第90回日本細菌学会総会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 Takeharu Nagai/Yuichi Togashi (Editors)	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer Nature Singapore Pte Ltd	5. 総ページ数 150 (内、担当分7)
3. 書名 Minorities and small numbers from molecules to organisms in biology	

1. 著者名 今田勝巳、小嶋誠司	4. 発行年 2017年
2. 出版社 羊土社	5. 総ページ数 136 (内、担当分6)
3. 書名 実験医学 12月号 特集「少数精製物学ってなんだ? 少数で製造を制御する」	

1. 著者名 永井健治 / 富樫祐一 (編)	4. 発行年 2017年
2. 出版社 日本評論社	5. 総ページ数 178 (内、小嶋担当分9)
3. 書名 少数性生物学	

[ 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
--	---------------------------	-----------------------	----