

平成 22 年 5 月 1 日現在

研究種目： 基盤研究(A)
 研究期間： 2006 ～ 2009
 課題番号： 18207011
 研究課題名(和文) 膜超分子べん毛モーターの構造と構築機構の研究
 研究課題名(英文) Study on the structure and function of supramolecular flagellar motor

研究代表者

本間 道夫 (HOMMA MICHIO)
 名古屋大学・大学院理学研究科・教授
 研究者番号：50209342

研究成果の概要(和文)：

べん毛モーターの回転に必要なタンパク質として PomA, PomB, MotX, MotY が同定されている。MotY について、2.9 Å 分解能で X 線結晶構造を得ることができ、ビブリオ菌極べん毛モーター固定子複合体の分子集合モデルを提案した。ビブリオ菌のべん毛モーターでは、C リングの構造タンパク質がべん毛基部体から容易に解離してしまうという新しい知見を得た。また、ビブリオ菌の基部体構成タンパク質の解析から、FlgT がこれまで LP リングと考えられていた構造の外側の部分を占めることが明らかにし、これを H リングと名付けた。このリング構造が、ビブリオ特異的な高速回転を保持するための強固な軸受け構造として機能しているという可能性を示唆した。

研究成果の概要(英文)：

The proteins, PomA, PomB, MotX and MotY have been identified as the motor proteins that are necessary for the flagella rotation. The T ring newly found by us is necessary for the assembly. The structure of the component protein, MotY, of the T ring is determined with a 2.9 Å resolution. We proposed the molecule dynamic model of the flagella motor proteins to assemble as a functional motor. We showed that the C ring structure was easily dissociated from the flagella base body. Furthermore we found that FlgT was the basal body component to construct a ring outside of the LP ring. The ring was named an H ring. The new ring may contribute on the *Vibrio* motor function as a strong shaft to support the high-speed rotation of the motor.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	14,200,000	4,260,000	18,460,000
2007 年度	7,800,000	2,340,000	10,140,000
2008 年度	7,800,000	2,340,000	10,140,000
2009 年度	8,000,000	2,400,000	10,400,000
年度			
総計	37,800,000	11,340,000	49,140,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学・生物物理学

キーワード：べん毛、エネルギー変換、メンブレン、ナノバイオ、分子モーター

1. 研究開始当初の背景

膜超分子である細菌べん毛は、イオン流入のエネルギーを動力源としてらせん形のべん毛繊維を高速で回転させる、生物界において唯一の回転運動器官である。しかも、その回転速度は、毎秒 1700 回転にも達し、超遠心機をはるかに上回る。一方で、この超小型な高速マシンは、細菌の細胞の中では最大かつ複雑なタンパク質装置でもある。細菌べん毛モーターは、電気モーターと同じく、回転子とその周囲に複数個ある固定子から構成されており、それら固定子と回転子の間で回転力が発生していると考えられている。しかし、回転子と固定子のどのタンパク質が回転力を作っているかは、推定はされているが、同定されていない。また、べん毛は、極に生える極毛や菌体の周囲に生える側毛などがあり、細胞の特定の位置や数を制御する仕組みを備えているが、その制御機構は明らかではない。

べん毛の形態形成については、大腸菌やサルモネラ菌での研究が先行している。基本的にべん毛は構造の根本から先端に向けて形成されていく。始めに FliF からなる MS リングが作られ、膜に埋め込まれて構造形成が開始されると考えられている。MS リングは基部体の中心となる構造で、電子顕微鏡での観察では、べん毛形態形成の最初の段階で確認できる。FliF は一種類のタンパク質からなるにもかかわらず、二枚のリング構造を作るような複雑な形をとると考えられている。続いて、MS リングの下に、スイッチ複合体 FliG、FliM、FliN という 3 種のタンパク質からなるリング状構造が作られる。まだ、議論の余地はあるものの、MS リングに接するように FliG が構築されると考えられる。スイッチ遺伝子の欠損によりこれ以降の構造形成が見られないことから、スイッチ複合体はべん毛回転の方向性を変化させるという機能のみでなく、べん毛構造を構築する上で重要な働きをもつと考えられている。

本研究代表者らは、通常 H⁺ 駆動型べん毛モーターで回転する大腸菌の欠損株に、キメラモーターを発現させることで、大腸菌のべん毛を Na⁺ 駆動力で動かすことに成功した。一般的な H⁺ 駆動型モーターの解析の場合、H⁺ イオンがあまりにも水中に普遍的に存在するため、イオン共役に伴うエネルギー変換の解析は困難である。しかしながら、この Na⁺ 駆動型キメラモーターを使った解析は、溶液中での Na⁺ イオンの制御が容易で、イオン流入数に対する回転運動量の直接的な計測が可能である。また、H⁺ 駆動型よりも、極べん毛特異的な回転阻害剤が存在するなどの利点も多い。加えて、大腸菌の H⁺ 駆動型べん毛のモーターとの比較により研究を進めることが出来る点に特徴がある。以上のような理由から、大腸菌 Na⁺ 駆動力キメラモーターを用いた研究は、べん毛回転機構の解明において大きなブレークスルーとなることが期待され、実際に、このキメラモーターを用いて、モーター回転が 26 ステップであるという画期的な報告が可能となった。

2. 研究の目的

大腸菌の H⁺ 駆動型べん毛のモーターでは、固定子の構成因子として MotA および MotB、回転子の構成因子の一つとして FliG が同定されている。米国の研究グループは、MotA と FliG 変異体を用いた研究と FliG の結晶構造解析の結果から、MotA 細胞質領域と FliG-C 末端領域の荷電アミノ酸残基を介した静電的相互作用によってべん毛の回転力が生み出されるというモデルを提唱した。このモデルは生化学の教科書に引用されている。これに対して、申請者のグループでは、ビブリオ菌の Na⁺ 駆動型極べん毛における PomA-FliG 間の静電相互作用が、保存荷電アミノ酸残基間では生じないことを明らかにした。Na⁺ 駆動型べん毛モーターにおける PomA は、大腸菌 H⁺ 駆動型べん毛モーターの MotA に相対する因子であることから、世界的に認識されているべん毛モーターの回転機構モデルを再検討する必要性を示唆する結果となった。また、同じくイオン共役をもとにする F 型や V 型 ATPase の回転メカニズムを考える上でも大きなインパクトを与える結果である。

以上のような成果をもとにして、本研究では、べん毛の構造研究に重点をおき、その形態形成の解析も含め、回転機構を明らかにすることで、イオン共役して回転するモーター機能解明の基盤を作ることを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 膜タンパク質の構造解析：申請者らのグループが遺伝学的手法により同定した Na⁺ チャネルユニット (PomA, PomB, MotX, MotY の 4 種類) が複合体を形成していることを示す結果を得ている。MotY と PomB の C 末端断片の構造解析に成功していることから、PomB 全長および複合体の結晶化を進める。
(2) 回転子複合体の精製と構造解析：FliG-GFP で回転しているモーターを、その蛍光タンパク質を指標に精製し、蛍光Cリング超分子構造体を単離する。ビブリオ菌でCリングを基部体とともに精製することは困難であったが、Cリング構成タンパク質の一つであるFliGと基部体の精製に成功したため、電子顕微鏡による構造解析を行う。また、発見した基部体に存在するMotXとMotYからなるTリングの構造解析を行う。
(3) 試験管内モーター膜タンパク再構成系の構築：大腸菌の無細胞合成系を用いて、PomA・PomB 複合体を試験管内でプロテオリポソームに再構成して、膜電位依存的な Na⁺ の取り込み活性の検出を行う。リポソームでの再構成に成功したものの、イオン輸送活性の検出が見られなかったため、合成された PomA と PomB がどのように膜に再構成されるかを、生化学的に解析して、活性のある複合体として膜に挿入される条件を検討する。
(4) モーター膜タンパク質の膜アセンブル過程の解析：モータータンパク質の PomA および PomB と蛍光タンパク質の融合タンパク質を可視化することで、Na⁺ に依存的な動的集合の観察に成功した。この動的な集合は、回

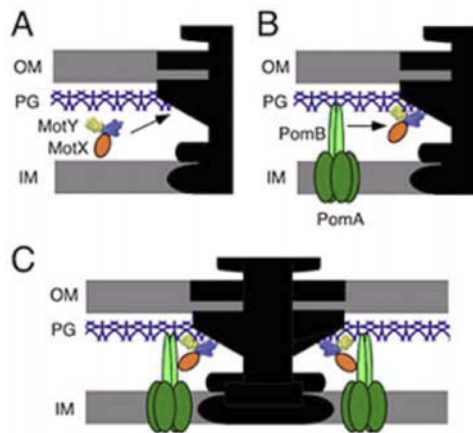
転子の FliG 変異によって阻害されたことから、PomA と FliG の相互作用こそが機能的なモーターを形成する上で必要であることが示されたため、相互作用部位の特定を目指す。(5)モーター膜蛋白精製の条件検討とモーター複合体生化学的性質の解明：エネルギー変換ユニット構成が、回転機構解明の研究の戦略を立てる上で必要な基礎情報として重要視される。そこで、Na⁺駆動型として機能する PomA・PotB 複合体の精製を行う。タンパク質の精製過程で、電子顕微鏡による直接観察、分析用超遠心機による解析、動的散乱法などを駆使し、複合体の構造を明らかにする。

4. 研究成果

Vibrio alginolyticus の極べん毛の回転に必要なモータータンパク質、PomA, PomB, MotX, MotY のうち、T リング構成タンパク質である MotY について、2.9 Å 分解能で X 線結晶構造を得ることに成功し、そのリファインメントを行い構造の最終決定を行った。

MotY は N 末端領域 (MotY-N) と C 末端領域 (MotY-C) の 2 つのドメインからなる。MotY-N は新規の構造を示したが、MotY-C は推定ペプチドグリカン (PG) 結合モチーフを含み、その構造は Pal や RmpM といった PG 結合タンパク質と高い相同性を示した。MotY-N または MotY-C 断片の解析から、MotY-N は固定子の回転子周囲への集合に必要であり、MotY-C は PG 層に結合することで、固定子-回転子間相互作用を安定化していると考えられた。これらの結果をまとめ、我々はビブリオ菌極べん毛モーター固定子複合体の分子集合モデルを新たに提案した (図 1)。

図 1 : べん毛モーター集合モデル

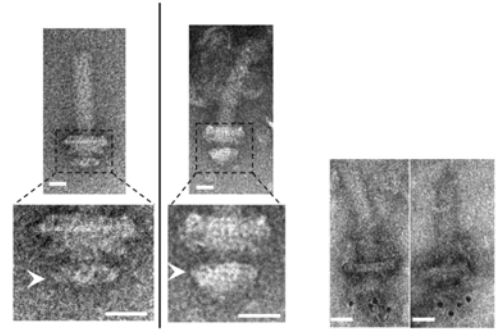


FliG, FliM, FliN から構成される C リングは、基部体の下に存在して、回転子として固定子と相互作用する。生化学的相互作用の解析の第一歩として、ビブリオ菌での C リング構造を含むべん毛基部体の精製を行った。菌体のスフェロプラスト化効率を改善し、膜の可溶性条件を検討した。FliN と FliM のシグナルは得られなかったが、界面活性剤に CHAPS を用いた場合に、強い FliG シグナルを確認できた。なお、大腸菌とは異なり、ビブリオ菌のべん毛モーターでは、C リングの

構造タンパク質が、容易に解離してしまうことが分かった(図 2)。電子顕微鏡で基部体の構造を詳細に観察することで、FliG が基部体に構造体として存在することを確認できた。

べん毛モーターの精製過程において固定子複合体が容易に失われてしまうことから、

図 2 : ビブリオ菌べん毛基部体電子顕微鏡像

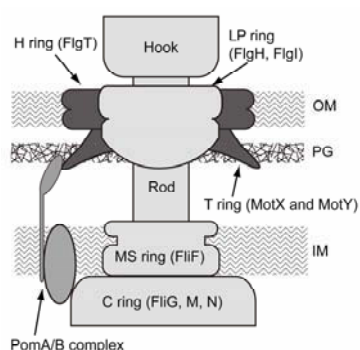


固定子を含む完全な状態のべん毛モーターの単離は未だ実現されていない。そこで我々は、回転子 P リングタンパク質と固定子タンパク質をクロスリンクさせ、固定子複合体の解離を防ぐことを考えた。これまでにを行った FlgI 及び MotB Cys 置換体の解析から、mPEG-maleimide により修飾されやすい置換体は、運動能及びタンパク質量に影響を与える置換体とはほぼ重なり合わないということが分かった。この結果を踏まえ、我々は FlgI と MotB のジスルフィド架橋における有用な Cys 置換体の候補を選択し、両者の架橋産物であると推測される産物を検出することに成功した。大腸菌において固定子はプロトンチャネルとして機能する MotA/MotB 複合体からなり、MotB の C 末端領域にある PGB (ペプチドグリカン結合) ドメインによって回転子周辺につなぎとめられていると考えられている。我々は大腸菌 MotB PGB ドメインの系統的システイン変異導入実験と、機能の全く異なるペプチドグリカン結合リポタンパク質 Pal とのキメラタンパク質解析を行い、Pal の PGB ドメインが MotB の PGB ドメインと交換可能であることを示した。これに基づき既知の Pal の立体構造に MotB PGB ドメインの一連の系統的 Cys 変異部位をマッピングし、それらの構造と機能の相関について新しい知見が得られた。

大腸菌と異なり、ビブリオ菌の基部体は、T リングが存在し、LP リングが大きいという点に特質が認められる。精製した基部体画分に含まれるタンパク質のアミノ酸配列解析を行い、FlgT が基部体に結合していることを示した。加えて、flgT 欠失変異体の運動能解析から、FlgT がべん毛の形成と回転両方に部分的に関与していることが示唆された。また、flgT 欠失変異体から基部体を精製し電子顕微鏡で観察すると、LP リング部分が小さくなったことから、FlgT は、これまで LP リングと考えられていた構造の外側の部分を占め、これまで認識されていなかった構造 (H リングと命名) を形成することを明らかにした。flgT 欠失変異体の基部体では、T リングに加え、MotX, MotY もほとんど欠損している。

共溶出実験によって FlgT と MotY が相互作用する結果が得られたことから、FlgT は、MotX、MotY を基部体に集合させることによって間接的にべん毛の回転力発生に寄与する可能性が示された。ビブリオ菌のべん毛モーターは大腸菌より 3~4 倍近く速いスピードで回転する。今回明らかとなったビブリオ菌に特異的な T リングや H リングの構造が、この高速回転を保持するための強固な軸受け構造として機能し、安定した固定子-回転子間相互作用を達成するために必要とされる可能性を示唆した。

図3:ビブリオ菌極べん毛モーター模式図



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 15 件)

1. Isolation of basal bodies with C-ring components from the Na⁺-driven flagellar motor of *Vibrio alginolyticus*. Koike, M., Terashima, H., Kojima, S. & Homma, M. *J. Bacteriol.* **192**(1): 375-378. (2010) 査読有
2. Mutational analysis of the GTP-binding motif of FlhF which regulates the number and placement of the polar flagellum in *Vibrio alginolyticus*. Kusumoto, A., Nishioka, N., Kojima, S. & Homma, M. *J. Biochem.* **146**(5): 643-650. (2009) 査読有
3. Stator assembly and activation mechanism of the flagellar motor by the periplasmic region of MotB. Kojima, S., Imada, K., Sakuma, M., Sudo, Y., Kojima, C., Minamino, T., Homma, M. & Namba, K. *Mol. Micro.* **73**(4): 710-718. (2009) 査読有
4. The peptidoglycan-binding (PGB) domain of the *Escherichia coli* Pal protein can also function as the PGB domain in *E. coli* flagellar motor protein MotB. Hizukuri, Y., Morton, J.F., Yakushi, T., Kojima, S. & Homma, M. *J. Biochem.* **146**(2):219-229. (2009) 査読有
5. Sodium-dependent dynamic assembly of membrane complexes in sodium-driven flagellar motors. Fukuoka, H., Wada, T., Kojima, S., Ishijima, A. & Homma, M. *Mol. Microbiol.* **71**(4): 825-835. (2009) 査読有
6. Flagellar motility in bacteria structure and function of flagellar motor. Terashima, H., Kojima, S. & Homma, M. *Int. Rev. Cell. Mol. Biol.* **270**:39-85. Review. (2008) 査読有
7. Cell-free synthesis of the torque-generating membrane proteins, PomA and PomB, of the Na⁺-driven flagellar motor in *Vibrio alginolyticus*. Terashima, H., Abe-Yoshizumi, R., Kojima, S. & Homma, M. *J. Biochem.* **144**(5):635-642. (2008) 査読有
8. Systematic Cys mutagenesis of FlgI, the flagellar P-ring component of *Escherichia coli*. Hizukuri, Y., Kojima, S., Yakushi, T., Kawagishi, I. & Homma, M. *Microbiology*, **154**(3): 810-817. (2008) 査読有
9. Insights into the stator assembly of the *Vibrio* flagellar motor from the crystal structure of MotY. Kojima, S., Shinohara, A., Terashima, H., Yakushi, T., Sakuma, M., Homma, M., Namba, K. & Imada, K. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* **105**(22): 7696-7701. (2008) 査読有
10. Crystallization and preliminary X-ray analysis of MotY, a stator component of the *Vibrio alginolyticus* polar flagellar motor. Shinohara, A., Sakuma, M., Yakushi, T., Kojima, S., Namba, K., Homma, M. & Imada, K. *Acta. Cryst.* **63**(2): 89-92. (2007) 査読有
11. The bidirectional polar and unidirectional lateral flagellar motors of *Vibrio alginolyticus* are controlled by a single CheY species. Kojima, M., Kubo, R., Yakushi, T., Homma, M. & Kawagishi, I. *Mol. Micro.* **64**(1): 57-67. (2007) 査読有
12. Roles of charged residues of rotor and stator in flagellar rotation: comparative study using H⁺-driven and N⁺-driven motors in *Escherichia coli*. Yakushi, T., Yang, J., Fukuoka, H., Homma, M. & Blair D. F. *J. Bacteriol.* **188**(4): 1466-1472. (2006) 査読有
13. Roles of the intramolecular disulfide bridge in MotX and MotY, the specific proteins for sodium-driven motors in *Vibrio* spp. Yagasaki, J., Okabe, M., Kurebayashi, R., Yakushi, T. & Homma, M. *J. Bacteriol.* **188**(14): 5308-5314. (2006) 査読有
14. Control of chemotactic signal gain via modulation of a pre-formed receptor array. Irieda, H., Homma, M. & Kawagishi, I. *J. Biol. Chem.* **281**(33):23880-23886. (2006) 査読有

15. The *Vibrio* motor proteins, MotX and MotY, are associated with the basal body of Na⁺-driven flagella and required for stator formation. Terashima, H., Fukuoka, H., Yakushi, T., Kojima, S. & Homma, M. *Mol. Micro.* **62**(4): 1170-1180. (2006) 査読有
- [学会発表] (計 34 件)
1. 寺島浩行、小池雅文、小嶋誠司、本間道夫
「ビブリオ属特異的べん毛タンパク質 FlgT が形成する基部体の新規リング構造」『平成 21 年度生物物理学会中部支部講演会』2010.3.29-30 (岡崎コンファレンスセンター)
 2. 西岡典子、小嶋勝、小嶋誠司、本間道夫
「周毛性ビブリオ菌となった flhFG 二重欠失株の抑圧変異体の性質と変異同定の試み」『第 83 回日本細菌学会総会』2010.3.27-29 (パシフィコ横浜)
 3. 本間道夫
“Ion flux pathway of stator complex in sodium-driven flagellar motor”『ゴードン会議』2010.1.24-29 (ベンチュラビーチマリオット・アメリカ)
 4. 本間道夫
“Structure and Function of Sodium-driven Polar Flagellar Motor of *Vibrio alginolyticus*”『VIBRIO-2009』2009.11.4-6 (リオデジャネイロ)
 5. 西岡典子、小嶋勝、小嶋誠司、本間道夫
「周毛性ビブリオ菌となった flhFG 二重欠失株の抑圧変異体を用いたべん毛形成制御の解析」『第 46 回日本細菌学会中部支部総会』2009.10.23-24 (名城大学薬学部)
 6. 小嶋誠司、今田勝己、佐久間麻由子、難波啓一、本間道夫
“Structural and functional analysis of the periplasmic domain of PomB, a stator component of the sodium-driven bacterial flagellar motor”『日本生物物理学会第 47 回年会』2009.10.30-11.1 (アスティとくしま)
 7. 檜作 洋平、小嶋 誠司、本間 道夫
「細菌べん毛モーターの再構成に向けた固定子と軸受け間のジスルフィド架橋」『第 82 回日本生化学会大会』2009.10.21-24 (神戸ポートアイランド)
 8. Yohei Hizukuri, Seiji Kojima and Michio Homma
“Attempt to Purify a Whole-set of the Bacterial Flagellar Motor with the Disulfide-cross-linked Stator”『International Symposium "Innovative Nanoscience of Supermolecular Motor Proteins Working in Biomembranes』2009.9.8-10 (京都大学芝蘭会館・稲盛ホール)
 9. Masafumi Koike, Seiji Kojima, Michio Homma
“Basal Body Isolation with C-ring Component from Na⁺-driven Flagellar Motor of *Vibrio alginolyticus*”『International Symposium "Innovative Nanoscience of Supermolecular Motor Proteins Working in Biomembranes』2009.9.8-10 (京都大学芝蘭会館・稲盛ホール)
 10. Masafumi Koike, Seiji Kojima, Michio Homma
“Attempt to purify the hook-basal body with C-ring from the Na⁺-driven flagellar motor”『BLAST V』2009.1.18-23 (Camino Real Sumiya Hotel)
 11. 小嶋誠司、佐久間麻由子、須藤雄気、児嶋長次郎、南野徹、難波啓一、本間道夫、今田勝己
「べん毛モーター固定子蛋白質 MotB のペリプラズムドメインの構造解析」『BMB2008』2008.12.9-12 (神戸ポートアイランド)
 12. 小池雅文、小嶋誠司、本間道夫
「Na⁺駆動型べん毛の Cリング付き基部体精製の試み」『日本生物物理学会第 46 回年会』2008.12.3-5 (福岡国際会議場)
 13. 檜作洋平、John Frederick Morton、薬師寿治、小嶋誠司、本間道夫
「系統的変異導入と Pal とのキメラタンパク質を用いた大腸菌べん毛固定子タンパク質 MotB の PGB (ペプチドグリカン結合)ドメインの解析」『日本生物物理学会第 46 回年会』2008.12.3-5 (福岡国際会議場)
 14. 楠本晃子、西岡典子、小嶋誠司、本間道夫
「FlhF の GTP 結合モチーフへの変異導入による *Vibrio alginolyticus* 極べん毛形成位置と本数制御の解析」『第 45 回日本細菌学会中部支部総会』2008.10.17-18 (金沢大学医学部記念館)
 15. 檜作洋平、John Frederick Morton、薬師寿治、小嶋誠司、本間道夫
「ペプチドグリカン結合 (PGB) ドメインのキメラ作成によるべん毛固定子タンパク質 MotB の構造・機能解析」『第 45 回日本細菌学会中部支部総会』2008.10.17-18 (金沢大学医学部記念館)
 16. 檜作洋平、John Frederick Morton、薬師寿治、小嶋誠司、本間道夫
「系統的変異導入と Pal とのキメラタンパク質解析を通してべん毛固定子タンパク質 MotB のペプチドグリカン結合 (PGB) ドメインの構造・機能に迫る」『第 5 回 21 世紀大腸菌研究会』2008.7.28-29 (静岡国民年金健康センター「藤枝エミナース」)
 17. 小嶋誠司、篠原明梨、寺島浩行、薬師寿治、佐久間麻由子、本間道夫、難波啓一、今田勝己
「海洋性ビブリオ菌極べん毛モーターの回転に必要なタンパク質 MotY の結晶構造」『第 72 回日本生化学会中部支部会』2008.5.24 (岐阜大学大学院医学系研究科・医学部記念会館)
 18. 檜作洋平、小嶋誠司、薬師寿治、川岸郁朗、本間道夫

- 「べん毛基部体 P リングタンパク質 FlgI と膜モータータンパク質 MotB の Cys 置換体間のジスルフィド架橋」
『第 72 回日本生化学会中部支部会』
2008.5.24 (岐阜大学大学院医学系研究科・医学部記念会館)
19. 西岡典子、楠本晃子、小嶋誠司、本間道夫
「極毛単べん毛のピブリオ菌から周毛多べん毛の変異体の単離とその解析」
『第 81 回日本細菌学会総会』2008.3.24-26 (京都国立京都国際会館)
20. 入枝泰樹、本間道夫、川岸郁朗
「In Vivo 架橋を用いた大腸菌走化性における受容体クラスターの構造機能連関の解析」『第 45 回日本生物物理学会』
2007.12.21-23 (パシフィコ横浜)
21. 小嶋勝、篠原将志、本間道夫、川岸郁朗
「双方向及び一方向回転型べん毛モータースイッチタンパク質 FliM のクローニング及び機能解析」『第 45 回日本生物物理学会』2007.12.21-23 (パシフィコ横浜)
22. 檜作洋平、小嶋誠司、薬師寿治、川岸郁朗、本間道夫
「大腸菌べん毛モーター P リングタンパク質 FlgI と固定子タンパク質 MotB 間の架橋」『第 45 回日本生物物理学会』
2007.12.21-23 (パシフィコ横浜)
23. 西岡典子、楠本晃子、小嶋誠司、本間道夫
「*Vibrio alginolyticus* の flhFG 二重変異べん毛欠損株からの多べん毛抑圧変異体の単離と解析」『第 44 回日本細菌学会中部支部総会』2007.10.11-12 (愛知県蒲郡ホテル竹島)
24. J. Yagasaki, T. Iida, S.Kojima, M. Homma
“Purification of the Type III Secretion Machineries of *Vibrio parahaemolyticus*” 『米国微生物学会第 107 回総会』2007.5.21-25 (Metro Toronto Convention Centre)
25. 楠本晃子、篠原明梨、寺島浩行、薬師寿治、小嶋誠司、本間道夫
「ピブリオ菌極べん毛の形成位置と本数を制御する FlhF タンパク質」『分子生物学会 2006 フォーラム』
2006.12.6-8 (名古屋国際会議場)
26. 檜作洋平、小嶋誠司、川岸郁朗、本間道夫
「大腸菌べん毛モーター P リングタンパク質 FlgI および固定子タンパク質 MotB の Cys 置換体の解析」
『分子生物学会 2006 フォーラム』
2006.12.6-8 (名古屋国際会議場)
27. Akiko Kusumoto, Hiroyuki Terashima, Akari Shinohara, Toshiharu Yakushi, Seiji Kojima, Michio Homma
“Mutational studies of GTP-binding motif of FlhF in regulation of the number and location of flagella in *Vibrio alginolyticus*” 『日本生物物理学会第 44 回年会』2006.11.12-16 (沖縄コンベンションセンター)
28. 小嶋勝、Igor B. Zhulin、本間道夫、川岸郁朗
- “Distinct features of the bidirectional and unidirectional flagellar motors of marine *Vibrio*” 『日本生物物理学会第 44 回年会』
2006.11.12-16 (沖縄コンベンションセンター)
29. 檜作洋平、小嶋誠司、川岸郁朗、本間道夫
“Characterization of the Cys-introduced P-ring component FlgI and the stator component MotB in the flagellar motor of *Escherichia coli*” 『日本生物物理学会第 44 回年会』2006.11.12-16 (沖縄コンベンションセンター)
30. Akari Shinohara, Katsumi Imada, Mayuko Sakuma, Toshiharu Yakushi, Seiji Kojima and Michio Homma
“Crystal structure of MotY ; an essential component of the torque generator of Na⁺-driven flagellum in *Vibrio alginolyticus*”
『日本生物物理学会第 44 回年会』
2006.11.12-16 (沖縄コンベンションセンター)
31. 本間道夫、薬師寿治、小嶋誠司
「*Vibrio alginolyticus* 極べん毛モータータンパク質 MotX と MotY が作る基部体 T リング構造」『第 43 回日本細菌学会中部支部総会』2006.10.19-20 (ぱ・る・るプラザ岐阜)
32. 檜作洋平、小嶋誠司、川岸郁朗、本間道夫、
“Systematic Cys substitution of the P-ring component FlgI and the motor component MotB in the flagellar motor of *Escherichia coli*” 『ゴードン会議 2006』 2006.6.25-30 (米国 Colby-Sawyer College)
33. 小嶋勝、薬師寿治、本間道夫、川岸郁朗、
“Single CheY species controls two types of flagellar motors of marine *Vibrio* via bidirectional and unidirectional mechanisms”,
『20th IUBMB』 2006.6.18-23 (京都国際会議場)
34. Seiji Kojima, Yukio Furukawa, Tohru Minamino, Keiichi Namba.
“Biochemical studies of the periplasmic domain of MotB, a stator component of the bacterial flagellar motor” 『20th IUBMB』
2006.6.18-23 (京都国際会議場)
6. 研究組織
(1) 研究代表者
本間道夫 (HOMMA MICHIO)
名古屋大学・大学院理学研究科・教授
研究者番号：50209342
- (2) 研究分担者
小嶋誠司 (KOJIMA SEIJI)
名古屋大学・大学院理学研究科・助教
研究者番号：70420362