

令和 5 年 5 月 31 日現在

機関番号：15101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19K10083

研究課題名(和文) クライオ電子顕微鏡によるアクセサリーピリンを含む歯周病原細菌線毛の全貌解明

研究課題名(英文) Elucidation of the whole structure of type V pilus of a periodontal pathogen by using cryo-EM

研究代表者

柴田 敏史 (SHIBATA, Satoshi)

鳥取大学・医学部・講師

研究者番号：30725057

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：線毛は細菌の環境や組織への付着、細菌同士の凝集、バイオフィーム形成および病原性に重要である。V型線毛はヒト細菌叢の主要構成細菌である Bacteroidota(旧 Bacteroidetes) 門に属する細菌に特有なものである。我々は歯周病原細菌 *Porphyromonas gingivalis* のV型線毛の構成タンパク質のモノマー構造をX線結晶構造解析し、さらに天然状態の線毛構造をクライオ電子顕微鏡構造解によって決定した。これによりV型線毛がプロテアーゼ依存的なストランド交換反応によって根元伸長する構築機構を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

V型線毛は歯周病及びそれを発端とした全身疾患を引き起こす *P. gingivalis* の感染に重要な役割を果たす。明らかになったV型線毛の構造と構築機構は創薬研究の鋳型として活用ができる。これにより歯周病および関連疾患の予防・治療に用いる事ができる線毛重合や付着阻害薬の開発が期待される。また、V型線毛は新規に分類された線毛であり、細菌線毛の多様性を理解するという細菌学の発展にも貢献できる。

研究成果の概要(英文)：Adhesive pili are essential for colonization, biofilm formation, virulence, and pathogenesis of many environmental and pathogenic bacteria. Type V pili are unique to bacteria belonging to the phylum Bacteroidota (formerly Bacteroidetes), a major member of the human microbiota. We have determined the structures of the polymerized and monomeric states of type V pili from a periodontal pathogen *Porphyromonas gingivalis* by cryo-EM and crystallography. We propose a sequential polar assembly mechanism for type V pili at the cell surface, involving protease-mediated strand-exchange.

研究分野：細菌学

キーワード：V型線毛 歯周病 Bacteroidota 門 クライオ電子顕微鏡 細菌叢 バイオフィーム

1. 研究開始当初の背景

細菌線毛は細菌の環境中の固体や宿主組織への定着、バイオフィーム形成、そして病原性に重要な役割を担っている。線毛は 1955 年 Duguid らのグループにより “fimbriae” として認識されたのを始めとし (Duguid et al., 1955, J. Path. Bact.) 研究が発展してきた。そして、細菌線毛は構築機構の違いによってシャペロン/アッシャー型線毛 (type I or P pilus)、Curli 線毛、Type IV 線毛、V 型線毛の 5 種に分類され (Hospenthal et al., 2017, Nat. Rev. Microbiol.)、構築機構、構造、病原性への関与など機能について多くの知見が得られている。また、遺伝子導入、ナノワイヤー等生体高分子材料としての利用も提案されている。このように細菌線毛の構造や構築機構の分子レベルの解明はその防除・利用に向け重要な研究課題である。

歯周病は 45 歳以上の日本人の半数以上が罹患している慢性感染症であり、歯の喪失だけでなく、糖尿病や動脈硬化症、心血管疾患等、アルツハイマーなどの全身疾患との関連が指摘される。また歯周病は個人の健康問題だけでなく、治療コストなど社会にとっても重い負担となっており、予防・治療は重要なテーマである。*Porphyromonas gingivalis* は歯周病の最も重要な病原細菌の一つである。*P. gingivalis* の病原性因子として LPS や線毛、ジンジパインプロテアーゼ (Rgp, Kgp) が知られている。なかでも線毛は歯肉溝内への定着、バイオフィーム(デンタルプラーク) 形成に重要な役割を果たしている。*P. gingivalis* は 2 種類の線毛 Fim (major) 線毛と Mfa (minor) 線毛を有しており (Yoshimura et al., 1984, J. Bacteriol., Hamada et al., 1996, Infect. Immun.)、これらの線毛は宿主接着分子 (インテグリン、ICAM-1) ケラチン、細胞外マトリックス、唾液成分と結合する。また、免疫応答分子 (Toll 様受容体、補体受容体、CD14、CXC ケモカイン受容体 4 など) と相互作用し免疫反応を引き起こすことが知られている。さらに口腔レンサ球菌等の他の口腔細菌と特異的に結合し凝集することでプラークを形成する (Enersen et al., 2013, J. Oral. Microbiol.)。疫学調査から、病原性の異なる *P. gingivalis* 株間で形態、抗原性の異なる 6 種の Fim 線毛が存在し、線毛抗原型と病原性との関連性も示されている (Nagano et al., 2012, J. oral biosci.)。

Fim 線毛はピリン FimA が数珠状にねじれ重合したものであり、X 線結晶構造・生化学的解析の結果から、(1) ピリンは NTD、CTD 2 つのドメインから成り、(2) Sec 分泌系依存的にリポタンパク質として菌体表面に移行する。次に (3) 菌体表面で N 端の ストランドがジンジパイン Rgp プロテアーゼによって切断される。この切断により (4) C 末端ストランドがフリップし、この構造変化によって FimA 構造内に疎水性の溝が生じる。(5) その溝に次の FimA の C 末端ストランド (ドナーストランド) がはまり込むことで線毛は伸長する、とするモデルが提案された。このような線毛形成機構は既知の線毛形成機構とは異なることから *P. gingivalis* の線毛とその相同の Bacteroidota 門細菌群の線毛は新規 V 型線毛に分類されることを我々は見出した (Xu Q, et al., Cell 165(3), 2017.)

V 型線毛には線毛本体であるストークを構成するピリンの他に、菌体表面に線毛を固定するためのアンカーピリン、先端に付着分子として機能するティップピリンが含まれている。これらのモノマー状態の構造は X 線結晶構造解析によって同定されたが、重合体 (線毛) の構造は不明であり、どのようにピリン同士が結合しているのか? 構造と機能 (接着・病原性) がどのように関連するか? は明らかになっていなかった。

2. 研究の目的

ヒト重要病原細菌である *P. gingivalis* の天然状態で機能的な V 型線毛の構造をクライオ電子顕微鏡解析によって近原子分解能で明らかにし、構造生物学的知見から構築機構や付着機構を解明する。研究成果は V 型線毛をターゲットとした細菌定着阻害剤などの開発に繋がり、歯周病および関連疾患の予防・治療に貢献できると考えられる。また、V 型線毛に分類される線毛は Bacteroidota 門に属する細菌独自のものであり、*P. gingivalis* の V 型線毛はモデル分子として、他の V 型線毛研究の指標となり得ると考えられる。このように本研究課題は口腔感染症研究にとどまらず、細菌の付着に関与する線毛の多様性を理解するという細菌学の発展にも貢献できると思われる。

3. 研究の方法

P. gingivalis の V 型線毛はアクセサリーピリン質を含み、不均一な構造である可能性があった。そこで、均一な線毛構造を得るために V 型線毛の試験管内再構成系を構築した。まず、ストークピリン (FimA もしくは Mfa1) をリコンビナントタンパク質として大腸菌の大量発現系を用いて作成し精製した。これを試験管内で *P. gingivalis* から精製した RgpB プロテアーゼと混合し 37 でインキュベートすると均一な線毛状繊維が得られた。この試料をクライオ電子顕微鏡グリッド上に滴下後、液体エタンで急速凍結し、液体窒素温度下でクライオ電子顕微鏡観察し像を取得した。3~4 分子のピリンが含まれる長さの繊維像を画像から抽出し、平均化、単粒子解析法を用いて三次元クライオ電験マップ構築し、これを元に原子モデルを作成した。

4. 研究成果

(1) *P. gingivalis* Fim 線毛構造

FimA のシグナル配列を除いた N 端に His-tag を融合したりコンビナント FimA (rFimA) を作成し、RgpB と混合しインキュベートすることで FimA を重合させる事ができた。これは *P. gingivalis* の菌体から粗精製した Fim 線毛と類似する構造である事が電子顕微鏡観察により確かめられた(図 1)。この rFimA 繊維を用いてクライオ電子顕微鏡による単粒子解析を行い、3.6 の分解能の立体構造を得た(EMD-0724)。ここに X 線結晶構造解析によって決定したモノマー状態 FimA 原子モデル(PDB-6JZK)を当てはめ改良し、FimA が 3 分子結合した線毛原子モデルを構築した(図 2、PDB-6KMF)。

モノマー状態の FimA はドナーストランドが Rgp 切断サイトを有するアンカーストランドのループに抱えられる様に折り畳まれていた(図 2 a)。一方、重合した FimA では N 端のアンカーストランドは喪失しており、C 端にあるドナーストランドは腕を伸ばす様に反転し、隣のピリンで露出した疎水性の溝を埋める様にドナーストランドが交換され結合していた(図 2 b-d)。

(2) V 型線毛構築機構

FimAC 末端 1 アミノ酸欠損変異株が線毛重合不全となることから、ドナーストランドの隣のピリンへの結合が C 末端から始まる事が示唆された。また、この重合不全の FimA は RgpB によってアンカーストランドが切断されても膜表面に結合している事が菌体のドットプロットにより判明した。さらに、重合した rFimA 繊維の一端に His-tag が存在することが免疫電顕から示された。加えて、架橋実験で RgpB 切断後もアンカーストランドはピリン構造中に保持されている事が判明した。これらによりピリンはアンカーストランドによって膜上に保持ながら構築される事が示唆された。以上の結果から「プロテアーゼ依存性のストランド交換によって根元伸長する」V 型線毛構築機構を新たに提案した(図 3)。

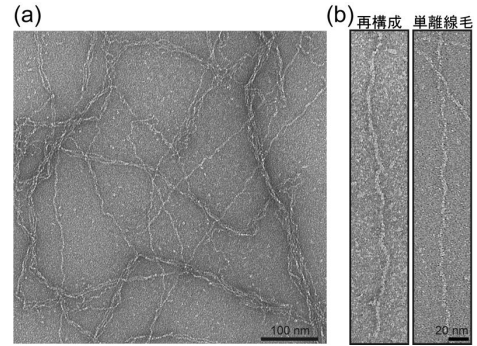


図 1. rFimA 繊維のネガティブ染色像
(a) 試験管内で重合した rFimA。(b) 菌体から単離した Fim 線毛との比較。

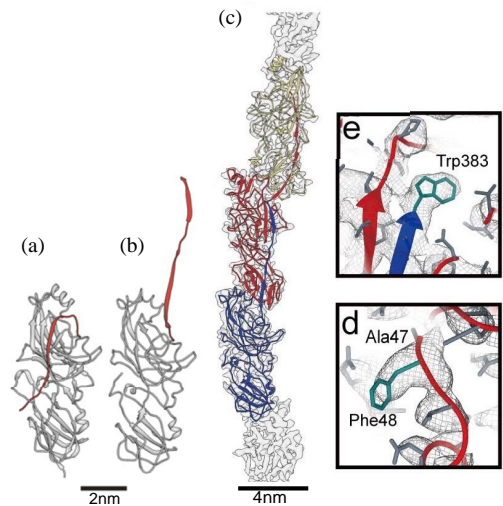


図 2. Fim 線毛クライオ電子顕微鏡マップと原子モデル

(a) モノマーと(b) 重合状態の FimA。(c-e) FimA の RgpB 切断後の N 末端(Ala47) から C 末端 (Trp383) まで全長の構造が決定できた。C 末端は隣のサブユニット内に位置していた(e)。

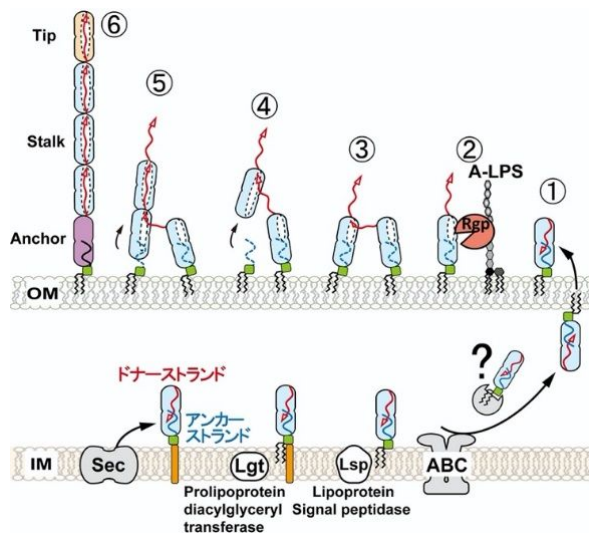


図 3. V 型線毛の構築機構

ピリンは Sec 依存的に内膜(IM) ペリプラズム側に輸送される。IM 上で脂質が付加されたピリンはシグナルペプチド(オレンジ)の切断後、リポタンパク質として菌体表面に ABC トランスポーターを介して移行されると予想されている。

菌体表面でピリンは Rgp によって切断され、C 末端ドナーストランドが反転する。この結果、CTD に疎水性の溝が現れる。CTD の溝に重合相手となるピリンのドナーストランドが C 末端から結合する。ドナーストランドの結合が引き金となり、N 端アンカーストランドからピリン本体が遊離しピリン同士がストランド交換によって強固に結合する。ピリンが根元から次々に挿入され線毛は伸長する。伸長過程にある線毛は根元に位置するピリンのアンカーストランドによって膜に保持される。アンカーピリンが結合すると線毛の伸長は停止する。先端にティップが付加されるためにはティップピリンから重合が開始する必要がある。

(3) 病原性に関する Fim 線毛上の免疫応答・機能領域

重合状態の Fim 線毛構造が明らかになったため、Fim 線毛上に存在する免疫応答分子と宿主接着分子の結合領域の正しい位置関係と構造が決定できた(図 3)。これらは創薬開発の鋳型構造としての活用が期待される。

(4) *P. gingivalis* Mfa 線毛の構造 (投稿準備中)

Fim 線毛で確立したリコンビナントピリンを用いた V 型線毛の試験管内再構成系により、マイナー線毛ストークピリン Mfa1 を重合させ、構造解析を行った。結果、約 3 Å の分解能で Mfa 線毛構造が明らかになり、Mfa 線毛も Fim 線毛同様にプロテアーゼ依存型のストランド交換によって重合することが示唆された。さらに Mfa 線毛電子顕微鏡マップ中に金属イオン結合を示す電子密度が存在し、金属イオン結合型 V 型線毛であることが示された。結合イオンも ICP 発光分光分析法によって同定できている。一方、イオン結合アミノ酸残基をアラニン置換した変異株において、正常に線毛が形成され、構築された線毛の熱安定性へも影響がなかったため、イオン結合は Mfa 線毛重合と構造安定性には関与しない事が示唆された。

Mfa 線毛上には口腔内ストレプトコッカスと結合する領域が同定されている。この領域の構造は、既知の Mfa1 モノマー状態と本研究で明らかとなった重合状態では異なっており、線毛として生体内で機能する状態の結合領域構造を明らかにすることができた。

(5) らせんパラメーターを考慮しないらせん状繊維三次元再構成法

らせん状に重合した構造体のクライオ電子顕微鏡構造解析では、らせん対称性を考慮したヘリカルリコンストラクションによって三次元構造を再構成する事が一般的である。当初、FimA 構造においてもこの手順に従い解析したが、高分解能な構造は得られなかった。そこでらせん対称性を考慮せず、初期モデルを用いた単粒子解析を行った。この手法は Mfa 線毛だけでなく、べん毛フック構造解析にも適応する事ができ、らせんフィラメント構造体の新たな三次元構造再構成法を提案することができた。

以上、本研究は *P. gingivalis* Fim 線毛をモデルとして、Bacteroidota 門細菌に共通する V 型線毛の構築機構モデルを提案できた。歯周病の重要病原細菌 *P. gingivalis* の感染や病原性に関する Fim 線毛と Mfa 線毛のストーク構造解析より、ピリン間の結合領域と疎水性相互作用による結合様式、線毛上の機能領域の構造と分布が明らかになった。今後これらを標的とした線毛重合阻害や付着阻害法の開発への展開が期待できる。一方、線毛に含まれるティップやアンカーピリンの構造解析は未達成のままである。アクセサリーピリンとストークピリンの共重合体のクライオ電子顕微鏡構造解析によって、*P. gingivalis* V 型線毛構造の全貌を解明することが今後の課題である。

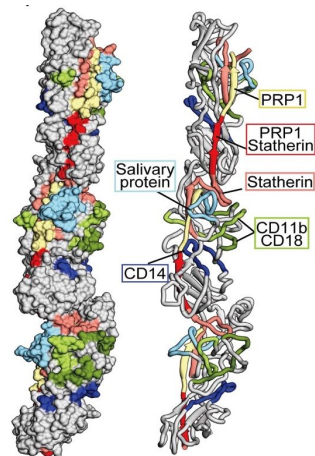


図 3 Fim 線毛上の免疫応答・機能領域
空間充填モデル(左)とリボンモデル(右)
上に機能領域を示した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計15件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 13件）

1. 著者名 Shibata Satoshi, Tahara Yuhei O., Katayama Eisaku, Kawamoto Akihiro, Kato Takayuki, Zhu Yongtao, Nakane Daisuke, Namba Keiichi, Miyata Makoto, McBride Mark J., Nakayama Koji	4. 巻 6
2. 論文標題 Filamentous structures in the cell envelope are associated with bacteroidetes gliding machinery	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Communications Biology	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/s42003-023-04472-3	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 該当する
1. 著者名 Nakane Daisuke, Shibata Satoshi	4. 巻 -
2. 論文標題 Live Cell Imaging of Gliding Motility of Flavobacterium johnsoniae Under High-Resolution Microscopy	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 277 ~ 286
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-3060-0_22	査読の有無 無
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 Shibata Satoshi, Nakane Daisuke	4. 巻 -
2. 論文標題 Isolation and Visualization of Gliding Motility Machinery in Bacteroidota	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 267 ~ 276
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-3060-0_21	査読の有無 無
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 Shibata Satoshi	4. 巻 62
2. 論文標題 Type V Pilus is Assembled by a Protease-mediated Strand-exchange Mechanism	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Seibutsu Butsuri	6. 最初と最後の頁 32 ~ 35
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2142/biophys.62.32	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 Shoji Mikio, Shibata Satoshi, Sueyoshi Takayuki, Naito Mariko, Nakayama Koji	4. 巻 64
2. 論文標題 Biogenesis of Type V pili	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Microbiology and Immunology	6. 最初と最後の頁 643 ~ 656
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1348-0421.12838	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 該当する

1. 著者名 Shoji Mikio, Shibata Satoshi, Naito Mariko, Nakayama Koji	4. 巻 2210
2. 論文標題 Transport and Polymerization of Porphyromonas gingivalis Type V Pili	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Periodontal Pathogens	6. 最初と最後の頁 61 ~ 73
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-0939-2_7	査読の有無 無
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 該当する

1. 著者名 柴田敏史	4. 巻 38(14)
2. 論文標題 細菌の新奇 型線毛でみられる原子レベルでの「ほぞ継ぎ」技法	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 実験医学	6. 最初と最後の頁 2380~2383
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Miyata Makoto et al.	4. 巻 25
2. 論文標題 Tree of motility - A proposed history of motility systems in the tree of life	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 6 ~ 21
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12737	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 Katayama Eisaku, Tahara Yuhei O., Bertin Clothilde, Shibata Satoshi	4. 巻 9
2. 論文標題 Application of spherical substrate to observe bacterial motility machineries by Quick-Freeze-Replica Electron Microscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 14765
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-51283-w	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 Shibata Satoshi, Matsunami Hideyuki, Aizawa Shin-Ichi, Wolf Matthias	4. 巻 26
2. 論文標題 Torque transmission mechanism of the curved bacterial flagellar hook revealed by cryo-EM	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Structural & Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 941 ~ 945
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41594-019-0301-3	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 Meshcheryakov Vladimir A, Shibata Satoshi, Schreiber Makoto Tokoro, Villar Briones Alejandro, Jarrell Kenneth F, Aizawa Shin Ichi, Wolf Matthias	4. 巻 20
2. 論文標題 High resolution archaeellum structure reveals a conserved metal binding site	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 EMBO reports	6. 最初と最後の頁 e46340
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.15252/embr.201846340	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 Shibata Satoshi, Shoji Mikio, Okada Kodai, Matsunami Hideyuki, Matthews Melissa M., Imada Katsumi, Nakayama Koji, Wolf Matthias	4. 巻 5
2. 論文標題 Structure of polymerized type V pilin reveals assembly mechanism involving protease-mediated strand exchange	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Microbiology	6. 最初と最後の頁 830 ~ 837
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41564-020-0705-1	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 Mizumoto Kenji, Shimakawa Yusuke, Aizawa Yoshiaki et al.,	4. 巻 -
2. 論文標題 SARS-CoV-2 IgG seroprevalence in the Okinawa Main Island and remote islands in Okinawa, Japan, 2020-2021	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 MedRxiv	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) 10.1101/2022.03.02.22271759	査読の有無 無
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 Obata Fumiko, Murota Hiromi, Shibata Satoshi, Ozuru Ryo, Fujii Jun	4. 巻 65
2. 論文標題 Investigation of Bacteria from Spoiled Bottled Salad Dressing Leading to Gas Explosion	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Yonago Acta Medica	6. 最初と最後の頁 207 ~ 214
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.33160/yam.2022.08.005	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 Schreiber Makoto Tokoro, Maign? Alan, Beleggia Marco, Shibata Satoshi, Wolf Matthias	4. 巻 7
2. 論文標題 Temporal dynamics of charge buildup in cryo-electron microscopy	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Structural Biology: X	6. 最初と最後の頁 100081 ~ 100081
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.yjsbx.2022.100081	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 -

〔学会発表〕 計7件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 柴田 敏史, 庄子 幹郎, Matthias Wolf, 藤井 潤
2. 発表標題 The assembly mechanism and structures of Type V pili
3. 学会等名 第95回日本細菌学会総会 (招待講演)
4. 発表年 2020年 ~ 2021年

1. 発表者名 柴田敏史
2. 発表標題 バクテロイデア綱細菌のV型線毛の構築機構
3. 学会等名 第15回細菌学若手コロッセウム（招待講演）
4. 発表年 2020年～2021年

1. 発表者名 柴田敏史, 庄子幹郎, 松波 秀行, Melissa Matthews, 今田 勝己, 中山 浩次, Matthias Wolf
2. 発表標題 Cryo-EM Structure of polymerized Type V pilus of <i>P. gingivalis</i> reveals assembly mechanism
3. 学会等名 第93回日本細菌学会総会（招待講演）
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 庄子幹郎, 佐々木祐子, 末吉峻幸, 柴田敏史, 松尾長大, 雪竹英治, Matthias Wolf, 内藤 真理子
2. 発表標題 Study of protein secretion mechanisms in <i>Porphyromonas gingivalis</i>
3. 学会等名 第96回日本細菌学会総会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 柴田敏史, 庄子幹郎, 松波秀行, Matthias Wolf, 藤井潤
2. 発表標題 Cryo-EM structure of the Mfa minor type V pilus from the oral pathogen <i>Porphyromonas gingivalis</i>
3. 学会等名 第96回日本細菌学会総会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 柴田敏史
2. 発表標題 細菌表面のフィラメント状超分子複合体の構造解析
3. 学会等名 第16回細菌学若手コロッセウム
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 小島嶺, 庄子幹郎, 柴田敏史, 竹川宜宏, 今田勝巳
2. 発表標題 歯周病菌Mfa53線毛の構造
3. 学会等名 第26回べん毛研究交流会
4. 発表年 2021年～2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 難波 啓一、加藤 貴之、牧野 文信編、柴田敏史(分担執筆, 範囲:4章12節 歯周病原細菌V型線毛の構造解析)	4. 発行年 2023年
2. 出版社 エヌ・ティー・エス	5. 総ページ数 460
3. 書名 クライオ電子顕微鏡ハンドブック	

〔産業財産権〕

〔その他〕

researchmap https://researchmap.jp/helical 鳥取大学医学部医学科細菌学分野HP https://www.med.tottori-u.ac.jp/introduction/medicine/about/3318/3326/23768.html 鳥取大学研究者詳細 http://researchers.adm.tottori-u.ac.jp/html/100002310_ja.html
--

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	庄子 幹郎 (SHOJI Mikio) (10336175)	長崎大学・医歯薬学総合研究科(歯学系)・准教授 (17301)	
研究分担者	松波 秀行 (MATSUNAMI Hideyuki) (80444511)	沖縄科学技術大学院大学・生体分子電子顕微鏡解析ユニット・スタッフサイエンティスト (38005)	
研究分担者	W o l f M a t t h i a s (WOLF Matthias) (90630947)	沖縄科学技術大学院大学・生体分子電子顕微鏡解析ユニット・教授 (38005)	

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