

バクテリア鞭毛モーターのモデル

*665-0875 宝塚市中筋山手3-6-24, ** 東理大 薬学部
* 三井利夫, ** 大島広行

Proposed Model for the Flagellar Rotary Motor

*Nakasuji-Yamate, 3-6-24, Takarazuka, 665-0875, Japan and **Faculty of
Pharmaceutical Sciences, Science University of Tokyo, 2641 Yamazaki, Noda,
Chiba 278-8510, Japan

*Toshio Mitsui and **Hiroyuki Ohshima

Summary: Flagellated bacteria swim by rotating helical filaments driven by motors embedded in the cell wall and cytoplasmic membrane. A model is proposed to explain the mechanism of the motor. The layer between the stator and the rotor is treated as a viscoelastic liquid. The proton passing through the channel produces very strong mean electric field in Mot A protein. Mot A is assumed to have a spontaneous polarization and its interaction with the proton-induced electric field produces piezoelectric shear stress which causes flagellar rotation. It is assumed that the switch complex Fli M, N has two stable orientations on Mot A; one orientation corresponds to positive spontaneous polarization and the other corresponds to negative polarization. The flagellar rotation velocity ω is given by $n \Delta \theta$, where n is the number of protons passing through one stator per unit time and $\Delta \theta$ is the angle of step rotation when one proton passes through one stator. Conclusions derived from the model are in agreement with the following experimental observations. (1) When the rotation velocity ω is low, the torque is constant independent of ω , but sharply decreases when ω increases beyond a critical value ω_{cr} . (2) When ω is smaller than ω_{cr} , $\Delta \theta$ is independent of the transmembrane potential difference and thus one flagellar rotation consists of a constant number of steps. (3) When ω is smaller than ω_{cr} , ω is proportional to the transmembrane potential difference. (4) The sense of the flagellar rotation is independent of the sense of the proton movement. (5) The direction of the flagellar rotation can be reversed with approximately the same absolute value of the torque.

目次

1. まえおき
 - 1.1 モデルが説明しなくてはならないこと
 - 1.2 提案したモデルの特徴
2. モデルの基本
 - 2.1 べん毛モーターの単純化した構造
 - 2.2 剪断応力 X_y , 粘弾性的 RS 層とマクスウエル模型
 - 2.3 膜中にあるプロトンがつくる電場
 - 2.4 ピエゾ効果の大きさについて

3. 定式化

- 3.1 プロトンの電場による剪断応力
- 3.2 モーターの回路モデルと回転子のステップ回転
- 3.3 力の釣り合いの条件
- 3.4 回転子の回転速度とトルクの関係
- 3.5 プロトンの通過頻度 n の膜電位差等依存
- 3.6 膜からのエネルギー供給とエネルギー効率

4. 観測結果の説明

- 4.1 べん毛回転速度の関数としてのトルク
- 4.2 H_2O を D_2O で置き換えることの効果
- 4.3 膜電位差と回転速度, 臨界回転速度, トルクとの関係
- 4.4 べん毛回転のスイッチ機構

5. 議論

参考文献

1. まえおき

最近バクテリアのべん毛モーターの回転機構についての理論的研究を発表したところ [M4~6], 「構造生物」の読者に興味をもつ人もあるかも知れないので寄稿しないかとお誘いがあり, [M4~6] の論説の一部に不備な点があり気になっていたこともあり, それらを修正したものを載せていただくこととした。

大腸菌などのバクテリアは鞭毛を回転させて泳ぐ, また ATP 合成は γ 蛋白分子の回転と関係している。これらの回転は細胞膜を通してのプロトンの流れによって起る。べん毛については例えば解説 [A1, II, N1, N2] などを参照されたい。Berg [B1] は下記のようにべん毛回転機構のモデルの満たすべき条件を挙げている。いろいろのモデルが提案されているにもかかわらず, その要件を満すモデルはまだない [B1]。本稿の目的はその要件を満すモデルを提案することである。

1.1 モデルが説明しなくてはならないこと

Berg [B1] の挙げた鞭毛モーターのモデルが説明しなくてはならない観測事実は次のようなものである。

- (1) 鞭毛の回転が遅い場合, 1 回転あたり約1000個のプロトンのチャンネル通過が必要である。
- (2) 室温では, 鞭毛回転の速度 0 から約200Hz にかけてトルクはほとんど一定である。200Hz を越すと急に減少して300Hz あたりで 0 になる。
- (3) 回転が遅くトルクがほとんど一定の状態では, トルクは温度にあまり依存しない。
- (4) 回転速度が大きくなりトルクが減少し始める臨界速度は, 温度が下るにつれ小さくなる。
- (5) 回転速度が臨界速度を超え, トルクが速度が増えるにつれ減少するとき, 低温ほど減少の傾斜が急激になる。
- (6) 外液の H_2O を D_2O に代えると, 回転が遅くトルクがほとんど一定の状態ではトルクは少し減少する。回転の速い領域では顕著に減少する。

- (7) 回転が遅くトルクがほとんど一定の状態では、回転速度は膜をはさんでの電位差及び化学ポテンシャルの差に比例する。
- (8) べん毛の回転の向きはプロトン移動の向きには依存しない。
- (9) バクテリアは鞭毛を逆回転させることができる。その際トルクの大きさは順回転と逆方向で同じである。
- (10) 鞭毛の1回転は少なくとも400ステップからなる。

1.2 提案したモデルの特徴

提案するモデルは上記の(1)~(10)を説明するためのものである。これは従来提案されたもの([L1, C1]参照)とは次の2点で違っている。(1)回転子と固定子の間の層は粘弾性流体と予想されるが、この予想に忠実に問題を考える。(2)プロトンがチャンネルを通過する際のこの層への働きかけをピエゾ効果による剪断応力で考える。この考え方を次の2節で詳しく説明する。3節ではこの考え方に基づく定式化を行う。4節では理論的な結論を実験データと比較する。5節ではまとめの議論をする。

2. モデルの基本

2.1 べん毛モーターの単純化した構造

細胞膜を通過して流れ込むプロトンを使ってべん毛を回す仕組みはべん毛モーターと呼ばれる。図1にはべん毛モーターの構造を単純化して示す。(a)は上面図、(b)は断面図である。

全体の直径は約45nmくらいで、これが厚さ平均7nmくらいの細胞膜の中に埋め込まれている。周辺にある固定子は膜に固定されている。固定子はMot複合体(Mot A + Mot B, 以下でモットと呼ぶ)からなる。モットの数は正確にははっきりしないようであるが、図では12個とした。各モットにはプロトンが通るチャンネルが1個ある。チャンネルが膜に垂直かどうかは判らないようであるが、図(b)では垂直とした。通常プロトンは外液から内液の方向に通過する。回転子の中央から細胞外にらせん状のべん毛が生えており、バクテリアはこのべん毛を回して運動する。べん毛は外液の粘度に依存して10Hzとか100Hzといった速度で回る。回転子(rotor)と固定子(stator)の間の層をRS層と呼ぶことにする。図1(a)の右側にあるモットを代表として議論する。図に示すように、この

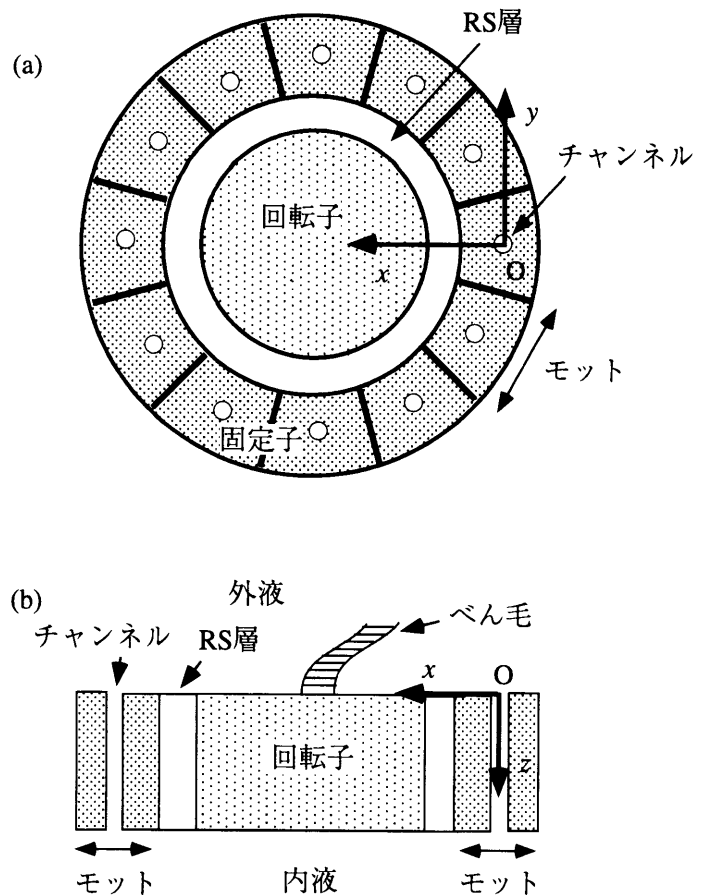


図1. べん毛回転モーターの単純化した構造。
(a) 上面図, (b) 断面図。

モットのチャンネルの外液に接する面の中心に座標原点を置き、回転子の軸に向けて x 軸をとる。これに垂直に内液に向けて z 軸をとり、これらに垂直に y 軸をとる。

2.2 剪断応力 X_y , 粘弾性的 RS 層とマクスウエル模型

一般に蛋白分子の構造は極性でピエゾ的と予想されるから、チャンネルを通過するプロトンがモットの中につくるクーロン場はモットの中にいろいろのピエゾ応力やピエゾ変形をもたらすであろう。これらの内剪断応力 X_y は、図2に示すように、べん毛回転に関係する可能性がある。図にはモットを変形前を実線の正方形で、変形後を破線の菱形で表わす。また回転子のモットに接する部分を左側の四辺形で表わす。図(a) はモットが剪断応力 X_y に対し自由に变形でき、モットと回転子の間に弾性的接続があると仮定したときに何が起こるかを示す。すなわちモットにはずれ変形 x_y が生じ、回転子の一部を矢印の方向に動かす。これは回転子がステップ回転を起すことを示す。しかし単純な弾性的接続では、剪断応力 X_y が0に戻れば、変形も0となり、回転子も元に位置に戻る。もし変形 x_y が増えるときにはモットは回転子に接続しており、 x_y が減るときには接続が切れるといった仕組みがあれば、回転子の回転が可能になるが、Feynmann [F2] が論じているように、このような仕組みは熱力学の第二法則に反する可能性が強い。しかしながら、実際の構造ではモットは膜に埋め込まれており、また回転子はモットのずれ変形に対する負荷となるから、剪断応力 X_y に対して変形 x_y が自由に起こることはあり得ない。次にこういった実情に即して考える。

RS層はその両側の高分子の側鎖が溶け込んでおり、粘弾性を示す流体の筈である。粘弾性流体は弾性体のように剪断応力 X_y を伝えることができる一方、流体のようにその中で物が動くことができる。剪断応力 X_y は x 軸に垂直な面で隣り合った物体に相互滑りの自由度がある場合に y 軸に平行な相互滑りをもたらす力である。粘弾性流体の界面にはそのような自由度があり、モット内に剪断応力 X_y が発生すると、図2(b)に示すように、RS層を通して剪断応力 X_y が回転子に働き、回転子を回転させる可能性がある。(実際にはモットは少しばかり変形するであろう。)

粘弾性流体の力学的性質を数学的に扱う模型としてマクスウエル模型がある [F1, S1]。この模型では図3の下半分に示すように、バネ S_e (e: elastic) とダッシポット S_v (v: viscous) が直列につながれている。(以下で S_e と S_v を変形を表わす変数ともなる。) マクスウエル模型の応答は入力の変形 S の場合 (図3(a)) と応力 T の場合 (図3(b)) の場合とで全く異なる。(詳しくは [M5] の2節を参照されたい) 図4には矩形波入力の場合について応答の違いを示す。図4(a1) は変形入力を時間の関数として示す。(a2) はその際ダッシポッ

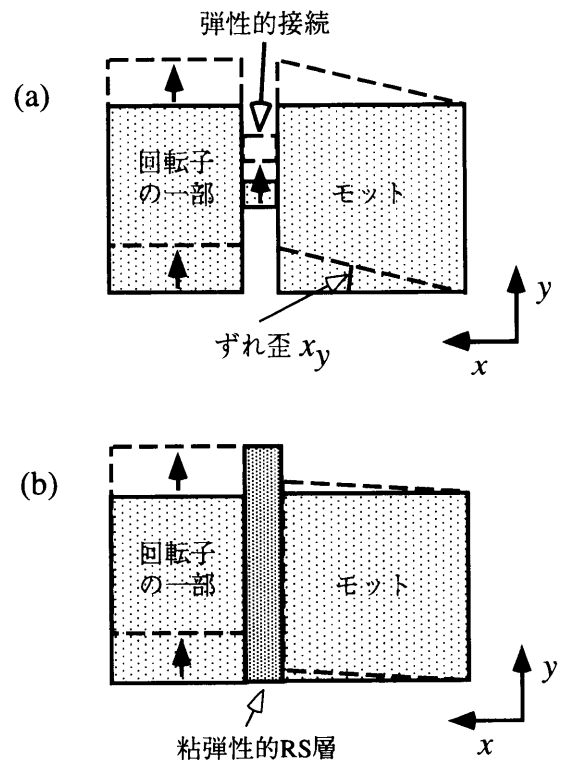


図2. 剪断応力 X_y の効果. (a) 変形が自由に起きるときの剪断 (ずれ) 歪 x_y . (b) 回転子が負荷となって x_y が大きくなれず、 X_y がモットから RS 層の粘弾性によって回転子に伝わる場合.

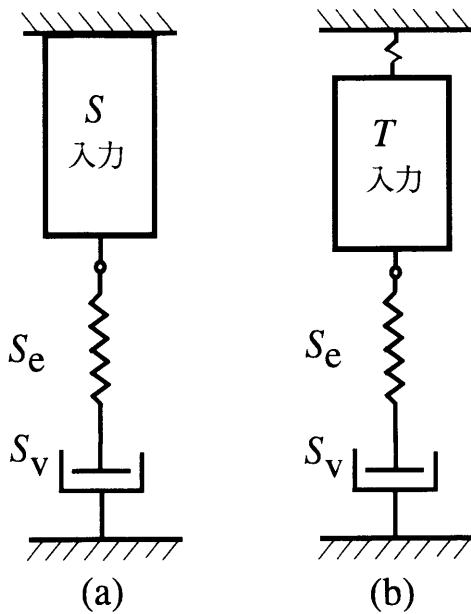


図3. マクスウエル模型への入力の2つの型. (a) 変形(S)入力, (b) 応力(T)入力.

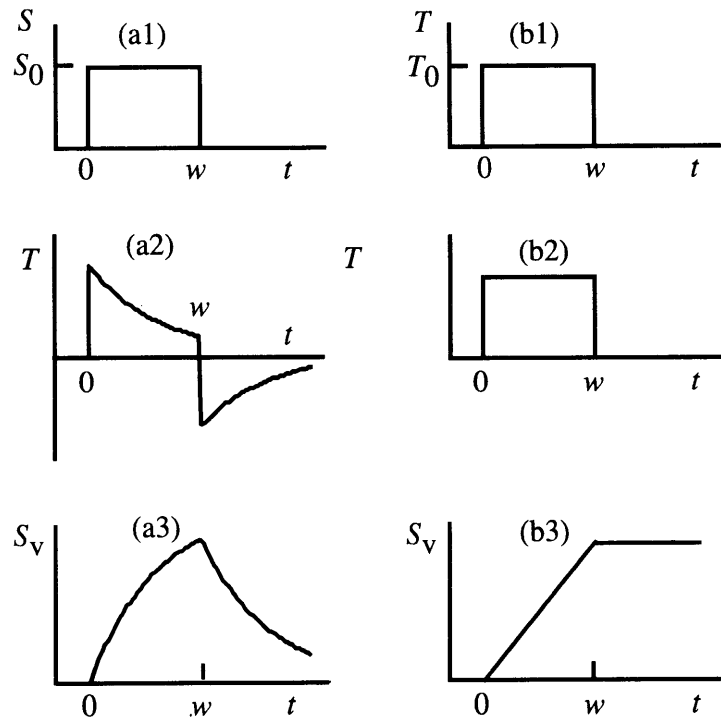


図4. マクスウエル模型の2つの型の入力への応答. (a1) 変形入力, (a2) ダッシュポットに働く力, (a3) ダッシュポットの変形. (b1) 応力入力, (b2) ダッシュポットに働く力 ((b1) に同じ), (b3) ダッシュポットの変形.

トに働く力, (a3) はダッシュポットの変形 S_v を示す。(b1) は応力入力を示し, (b2) はその際ダッシュポットに働く力 ((b1) に同じ), (b3) はダッシュポットの変形 S_v を示す。図(a3) は変形入力が0になると, しばらくして S_v も0になることを示す。これはモットからRS層への入力がパルス的な変形入力の場合移転子の回転が起こらないことを意味する。図(b3) は応力入力では入力が0となっても余効としてダッシュポットの変位が残ることを示す。これはモットからRS層への入力がパルスの応力入力の場合移転子のステップ回転が起こることを意味する。従って問題は, プロトンがチャンネルを通過する際にモットの中に発生する剪断応力が, 現実にはべん毛の回転を起こし得るほど大きいかどうかということになる。次の2.3節ではプロトンが膜中につくる電場の大きさを論じ, 2.4節ではそれによる剪断応力の大きさについて考える。

2.3 膜中にあるプロトンがつくる電場

簡単のため一様な誘電体膜を考える。それに垂直な z 軸に沿ってプロトンが細胞内に向けて動くときにその周辺につくるクーロン場を考える。プロトンの座標を z_p で表わす。 z_p は0から膜の厚さ d (7 nm) まで変わる。 z 軸の周りに半径 R の円筒を考えて電場の x 成分の平均値を求める。(計算の詳細は [M5] の3.1節を参照) クーロン場は当然プロトンの近くで非常に大きくなるが, 逆自乗則に従うので円筒の $x > 0$ の半分についての体積平均は有限になる。それを E_x と書くことにする。Bergの論文 [B1] の Fig. 1を見ると, チャンネルを持つ Mot A 分子は差し渡しは5 nm 程度なので, $R = 2.5\text{nm}$ とおき, E_x を円筒座標を用いて数値計算で求めた。図5に E_x を z_p の関数として示す。プロトン通過に伴うモット内の平均電場はおおまかなところこのようなもの

であろう。縦軸は 10^7 V/m で与えてあるが、 10^7 V/m はパラフィンの絶縁破壊電場なのでこれを縦軸の単位にした。 E_x はその10倍以上になっている。なお、人工高分子薄膜(例えば厚さ $50\mu\text{m}$)では絶縁破壊電場は大きく、 5×10^7 V/m 以上の電場を加えることができ、この電場で試料内の高分子微結晶の自発分極が反転することが知られている [M7]。生体膜の中でも 5×10^7 V/m といった電場はかなり大きな構造変化を引き起こし得るのである。

2.4 ピエゾ効果の大きさについて

2.2節で述べたように、モットは膜中に埋め込まれており、自由に変形することはできず、図2(a)のような自由な変形は現実には起きない。しか

し図2(a)の場合、 x_y が増大するときに回転子がどの程度回転するかを考えることでピエゾ効果の大きさについておおよその概念をうることができる。例として KH_2PO_4 結晶を考える。電場の z 成分 E_z と剪断歪 x_y の関係はピエゾ係数 d_{36} を用いて次のように与えられる。

$$x_y = d_{36} E_z \quad (2-4-1)$$

KH_2PO_4 結晶の d_{36} の大きさは

$$d_{36} = 2.0 \times 10^{-11} \text{ m/V (20}^\circ\text{C)} \sim 1.4 \times 10^{-9} \text{ m/V (-150}^\circ\text{C)} \quad (2-4-2)$$

である [M3]。よって、(2-4-1)で $E_z = 10^8$ V/mとおけば、

$$x_y = 2.0 \times 10^{-3} \sim 1.4 \times 10^{-1} \text{ rad} \quad (2-4-3)$$

となる。モットの場合、後述のように $x_y = d'_{16} E_x$ が問題となるが、モットがピエゾ素子として良くデザインされていれば、その x_y はこの程度にはなり得るのである。Berg [B1]のFig. 1によると、モットと回転子の半径はそれぞれ2.5nmと22nm程度なので、このような x_y による回転子の回転角は

$$(2.0 \times 10^{-3} \sim 1.4 \times 10^{-1}) \times 2.5/22 = 2.3 \times 10^{-4} \sim 1.6 \times 10^{-2} \text{ rad} \quad (2-4-4)$$

となる。実験ではべん1毛1回転あたり約 10^3 個のプロトンが関与しているので [B1]、1個のプロトンあたりのステップ回転角 $\Delta\theta$ は

$$\Delta\theta = 2\pi/10^3 = 6.28 \times 10^{-3} \text{ rad} \quad (2-4-5)$$

となる。これは(2-4-4)の値の範囲に入る。よってモットピエゾ変形が適当に大きく鞭毛回転を引き起こすことはありうることであろう。従って、プロトンの電場が誘起するピエゾ応力でべん毛回転が起こるというモデルは検討に値することとなる。

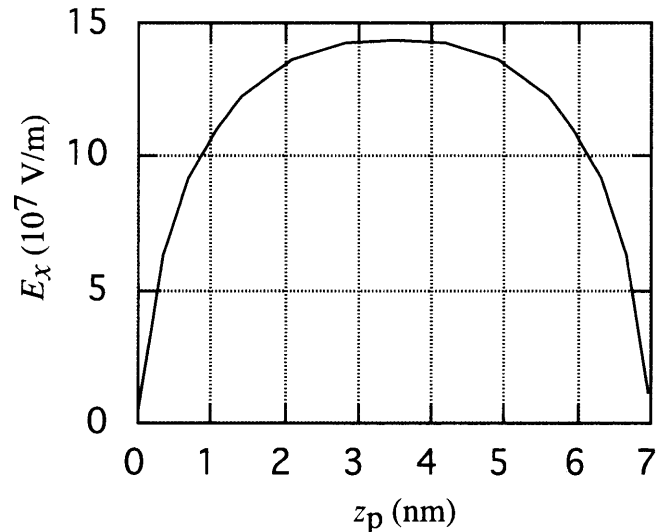


図5. z_p の関数としての E_x . z_p :チャンネル内プロトンの z 座標. E_x :プロトンによる膜内電場の z 成分の半円筒内体積平均.

3. 定式化

3.1 プロトンの電場による剪断応力

チャンネルを通過中のプロトンは剪断力を回転子に出力しながら動く。こういった動的過程をそのまま論じるのは困難なので、モットの2つの平衡状態の間の転移として考えることにする。平衡状態の議論には、歪みと分極を変数にし、ヘルムホルツの自由エネルギー A を用いることにする [M2]。2.3節のように誘電体膜を考え、プロトンによる膜内電場の成分 E_y と E_z の半円筒中の体積平均を計算すれば、 E_y は 0 となる。また E_z もプロトン通過中の平均値は 0 となる。よって E_x とそれと直接に関係した P_x だけを考えることにし、 A の x_y と P_x に関係した部分を A_n で表わすことにする。まずこれら変数の2次式近似を A_1 で表わす。すなわち

$$A_1 = (1/2)c_6x_y^2 + d_{16}x_yP_x + (1/2)\chi_1P_x^2 \quad (3-1-1)$$

ここで c_6 , d_{16} , χ_1 は定数である。後程4.4節でスイッチ機構との関連で論じるように、モットは y 方向に大きな自発分極 P_{0y} を持っていると考えられる。そうすると (3-1-1) に x_y^2 と同じテンソル変換則に従う $x_yP_{0y}P_x$ を加えなくてはならない。すなわち

$$A_2 = (1/2)c_6x_y^2 + d_{16}x_yP_x + (1/2)\chi_1P_x^2 + a_6x_yP_{0y}P_x \quad (3-1-2)$$

となる。ここで a_6 は定数である。この式は

$$A_2 = (1/2)c_6x_y^2 + (d_{16} + a_6P_{0y})x_yP_x + (1/2)\chi_1P_x^2 \quad (3-1-3)$$

とも書ける。つまり P_{0y} の効果はピエゾ係数に繰り込まれる。4.4節で論じるように、スイッチ機構が働いてべん毛の回転が逆になるとき回転速度はあまり変わらない。このことを導くには $d_{16} \ll a_6P_{0y}$ でなくてはならない。このようなことを考慮して、以下の議論ではヘルムホルツの自由エネルギーとして

$$A_3 = (1/2)c_6x_y^2 + a_6P_{0y}x_yP_x + (1/2)\chi_1P_x^2 \quad (3-1-4)$$

を用いることにする。 E_x と X_y は

$$E_x = \partial A_3 / \partial P_x = a_6P_{0y}x_y + \chi_1P_x \quad (3-1-5)$$

$$X_y = \partial A_3 / \partial x_y = c_6x_y + a_6P_{0y}P_x \quad (3-1-6)$$

で与えられる。或いは P_x と X_y を従属変数にすれば、(3-1-5) から

$$P_x = (1/\chi_1)E_x - (a_6P_{0y}/\chi_1)x_y \quad (3-1-7)$$

を得る。これと (3-1-6) から次の関係を得る。

$$X_y = (a_6P_{0y}/\chi_1)E_x + \{c_6 - ((a_6P_{0y})^2/\chi_1)\}x_y \quad (3-1-8)$$

(3-1-5) と (3-1-6) の組もしくは (3-1-7) と (3-1-8) の組はそれぞれ変数 E_x , P_x , x_y , X_y に関する2つの関係式であり、これにモットの置かれた境界条件が第三の関係式として加わると、 P_x , x_y , X_y が E_x の関数として与えられることとなる。例えば、境界が固定されモットの変形が許されない場合は、 $x_y = 0$ なる関係式が追加され、(3-1-7) と (3-1-8) から

$$P_x = (1/\chi_1)E_x, \quad x_y = 0 \quad (3-1-9)$$

$$X_y = (a_6P_{0y}/\chi_1)E_x, \quad x_y = 0 \quad (3-1-10)$$

なる関係を得る。或いはモットが自由に変形できるような場合、すなわち $X_y = 0$ のときは、(3-1-8) から

$$x_y = -[(a_6P_{0y}/\chi_1) / \{c_6 - ((a_6P_{0y})^2/\chi_1)\}] E_x, \quad X_y = 0 \quad (3-1-11)$$

となり、(3-1-7) と合わせて、

$$P_x = [(1/\chi_1) + \{(a_6 P_{0y}/\chi_1)^2 / \{c_6 - ((a_6 P_{0y})^2/\chi_1)\}\}] E_x, X_y = 0 \tag{3-1-12}$$

となる。束縛状態での応力 X_y を X_{ycl} で表わすことにすると、 X_{ycl} は (3-1-10) で与えられることになる。これはモットが誘起できる最大の X_y である。もしプロトンがチャンネル中 z_p の位置に停止するとすれば、モットの状態は定常状態 (stationary state) になるであろう。この状態での X_y を X_{yst} と記すことにする。この場合モットの変形への束縛は多少あるであろうが、状態は (3-1-11) と (3-1-12) で与えられる自由状態に近く、 X_{yst} は X_{ycl} に比べてかなり小さいものと予想される。

プロトンがチャンネル中を z_p から $z_p + \Delta z_p$ へと動くとき、モットはRS層に剪断応力を出力するわけであるが、上の議論に基づき、その出力は $(X_{ycl} - X_{yst}) \Delta z_p$ に比例すると仮定する。プロトンの移動速度を v_p とすると、

$$\Delta z_p = v_p \Delta t \tag{3-1-13}$$

となる。よって $(X_{ycl} - X_{yst}) \Delta z_p$ は次のように書ける。

$$(X_{ycl} - X_{yst}) \Delta z_p = (X_{ycl} - X_{yst}) v_p \Delta t \tag{3-1-14}$$

Δt 秒間のRS層への剪断力を $T \Delta t$ と記すと、 T は次のように書ける。

$$T = \alpha_{RS} v_p (X_{ycl} - X_{yst}) \tag{3-1-15}$$

ここで α_{RS} は定数である。(3-1-10) に見られるように、どのような形でも境界条件が定まると応力 $(X_{ycl} - X_{yst})$ は E_x に比例する。よって T は β_{RS} を定数として次のように書ける。

$$T = \beta_{RS} v_p E_x \tag{3-1-16}$$

3.2 モーターの回路モデルと回転子のステップ回転

べん毛回転モーターを図6のようにマクスウエル模型を含む回路模型で論じることとする。モットは剪断力発生機で、剪断力 T はモットから粘弾性RS層の弾性要素 S_e へ、ついで回転子へと伝えられる。回転子は T を受けて回転するが、粘性抵抗に逆らった運動なので、その動きはダッシュポット内の変位 S_v で表わす。 T の一部は S_v をもたすが、残りは回転子中に弾性変形をもたらす。これを図6の下部に“回転子中のずれ歪”と示した。この意味では回転子の表面は T を吸収する面とも考えられる。変数 S_e と S_v は次のように与えられる。

$$S_e = T/c_{RS} \tag{3-2-1}$$

$$dS_v/dt = T/\zeta \tag{3-2-2}$$

ここで c_{RS} はRS層の弾性定数で、 ζ はダッシュポットの粘性に比例する定数である。回転子の半径と回転角をそれぞれ r_R と θ で表わすと、 S_v は回転子表面の移動距離なので、次のように与えられる。

$$S_v = r_R \theta \tag{3-2-3}$$

よって (3-2-2) は次のようになる。

$$d\theta/dt = T/(b\eta) \tag{3-2-4}$$

ここで

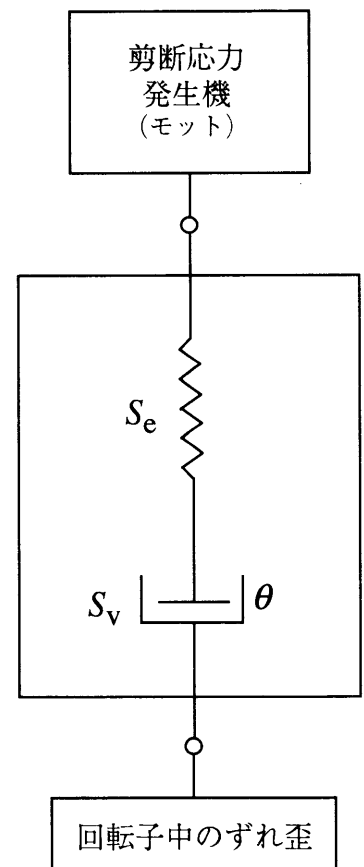


図6. べん毛モーターの回路模型.

$$b\eta = r_R \zeta \tag{3-2-5}$$

であり、 η は回転子の回転における粘性係数の平均値、 b は回転子とべん毛の形状に関係した定数である。(3-2-4) の左辺をプロトンがチャンネルを通過する時間にわたって積分したものを $\Delta\theta$ で表わすと、

$$\Delta\theta = I_T / (b\eta) \tag{3-2-6}$$

となる。ここで

$$I_T = \int T dt \tag{3-2-7}$$

である。(3-1-16) から、 $I_T = \beta_{RS} \int E_x(z_p(t)) v_p dt = \beta_{RS} \int E_x(z_p(t)) (dz_p(t)/dt) dt$ となり、よって

$$I_T = \beta_{RS} \int E_x(z_p) dz_p \tag{3-2-8}$$

となる。この I_T の表式は v_p を含まない。 v_p は膜を挟んでの電位差 $\Delta\phi$ に比例する量で、これを含まないことは I_T 従って $\Delta\theta$ が $\Delta\phi$ に依存しないことを意味する。

さらにまた $\int E_x(z_p) dz_p$ なる積分は $E_x(z_p)$ 曲線の下に面積に当たり、積分の向きに依存しない。従って (3-2-6) の $\Delta\theta$ はプロトンの移動の向きに依存しない。

なお、各ステップ $\Delta\theta$ を良い時間分解能で観測すれば、(3-2-4) の $d\theta/dt = T/(b\eta)$ と (3-1-16) の $T = \beta_{RS} E_x(z_p) v_p$ によって、その傾斜すなわち $d\theta/dt$ は v_p したがってプロトンを駆動する力に比例するであろう。

3.3 力の釣り合いの条件

RS層への dt 秒間のエネルギー入力を Wdt としよう。RS層は電氣的に導体でその中のエネルギー密度は弾性エネルギーだけであるから、(3-2-1) によって、 W は次のように与えられる。

$$W = \int T dS = T^2 / (2c_{RS}) \tag{3-3-1}$$

一方回転子によるエネルギー散逸は dt 秒あたり (3-2-3) によって $Tr_R d\theta$ で与えられる。これは (3-2-4) により次のようになる。

$$Tr_R d\theta = Tr_R (d\theta/dt) dt = \{T^2 r_R / (b\eta)\} dt \tag{3-3-2}$$

よって dt 秒間のエネルギー散逸を Ddt で表わすと、

$$D = T^2 r_R / (b\eta) \tag{3-3-3}$$

となる。しかし、この式は η が 0 に近付くと無限大になる。エネルギー入力有限なので、この式の適用範囲は限られている筈である。 D を (3-3-1) の W で割ると

$$D/W = 2c_{RS} r_R / (b\eta) = (2c_{RS} r_R / b) / \eta \tag{3-3-4}$$

となる。 D は W より小さくなくてはならない。すなわち

$$D/W < 1 \tag{3-3-5}$$

この不等式を満たす η の臨界値 η_{cr} (c: critical) は $D/W = 1$ で与えられ、(3-3-4) から

$$\eta_{cr} = 2c_{RS} r_R / b \tag{3-3-6}$$

となる。(3-3-4), (3-3-5), (3-3-6) から、 η は η_{cr} より大きくななくてはならない。すなわち

$$\eta > \eta_{cr} \tag{3-3-7}$$

(3-3-3) は力の釣り合いつまり (3-2-4) の $d\theta/dt = T/(b\eta)$ から導かれたものであるから、(3-3-7) は力の釣り合いの必要条件である。(3-3-7) が成り立てば $W - D$ は回転子の内部に伝播し、弾性歪 x_y をもたらす。こ

れを図6では“回転子中のずれ歪”と表わした。

$\eta < \eta_{cr}$, では力の釣り合いは成り立たず, 回転は滑らかでなくなる。この際の平均角速度を $d\langle\theta\rangle/dt$, それに対する平均の粘性抵抗 F で表わすと, 次の関係がある。

$$F = (b\eta)d\langle\theta\rangle/dt \quad (3-3-8)$$

この場合の平均のエネルギー散逸速度を $\langle D \rangle$ で表わすと, (3-3-2) の場合同様に考えて,

$$\langle D \rangle = Fr_R d\langle\theta\rangle/dt = b\eta r_R (d\langle\theta\rangle/dt)^2 \quad (3-3-9)$$

を得る。(3-3-1) で与えられるエネルギー入力 $W = T^2/(2C_{RS})$ はこの乱雑さを伴う回転で有効には使われないが, 有効に使用されたと仮想したときの $\langle\theta\rangle$ を θ^* と表わすと, θ^* は $\langle\theta\rangle$ の上限を与える。(3-3-9) の $d\langle\theta\rangle/dt$ を $d\theta^*/dt$ とし, $\langle D \rangle = W$ と置くと,

$$b\eta r_R (d\theta^*/dt)^2 = T^2/(2C_{RS}) \quad (3-3-10)$$

これを書き直すと次のようになる。

$$d\theta^*/dt = T/(2C_{RS}b\eta r_R)^{1/2} \quad (3-3-11)$$

プロトンの通過時間にわたっての $d\theta^*/dt$ の積分を $\Delta\theta^*$ で表わすと, (3-2-7) を用いて, 次の式を得る。

$$\Delta\theta^* = I_T/(2C_{RS}b\eta r_R)^{1/2} \quad (3-3-12)$$

これは, (3-3-6) を用いて次のように書ける。

$$\Delta\theta^* = (I_T/b)/(\eta_{cr}\eta)^{1/2} \quad (3-3-13)$$

よって, $\eta = \eta_{cr}$ の場合, (3-2-6) によって, $\Delta\theta^*$ は $\Delta\theta$ に等しい。

3.4 回転子の回転速度とトルクの関係

まず $\eta = \eta_{cr}$ の場合を考える。1つの回転子を1秒に通過するプロトンの数を n , べん毛の回転速度を ω (radian/s) と記す。(3-2-6) の $\Delta\theta$ を用いると,

$$\omega = n\Delta\theta \quad (3-4-1)$$

となる。3.2節で論じたように, $\Delta\theta$ は膜電位差 $\Delta\phi$ には依存しないから, ω は n を通してだけ $\Delta\phi$ に依存する。(3-2-6) と (3-3-6) によると, ω は次のように表わされる。

$$\omega = (nI_T/(2C_{RS}r_R))(\eta_{cr}/\eta), \quad \eta > \eta_{cr} \quad (3-4-2)$$

$\eta = \eta_{cr}$ なるときの ω を ω_{cr} と書くと, ω_{cr} は次のようになる。

$$\omega_{cr} = nI_T/(2C_{RS}r_R). \quad (3-4-3)$$

これを用いると, (3-4-2) は次のように書ける。

$$\omega/\omega_{cr} = \eta_{cr}/\eta, \quad \eta > \eta_{cr} \quad (3-4-4)$$

或いは

$$\eta\omega = \eta_{cr}\omega_{cr}, \quad \eta > \eta_{cr} \quad (3-4-5)$$

となる。(3-3-6) と (3-4-3) を用いると,

$$\eta_{cr}\omega_{cr} = nI_T/b. \quad (3-4-6)$$

を得る。3.2節で証明したように I_T は $\Delta\phi$ に依存しないので, (3-4-3) と (3-4-6) は ω_{cr} と $\eta_{cr}\omega_{cr}$ は n を通してだけ $\Delta\phi$ に依存することを示している。

$\eta < \eta_{cr}$, なる場合, ω^* を (3-3-12) の $\Delta\theta^*$ で次のように定義する。

$$\omega^* = n \Delta\theta^*, \quad \eta < \eta_{cr} \quad (3-4-7)$$

(3-3-12), (3-3-6), (3-4-3) によると

$$\omega^* = \omega_{cr} (\eta_{cr}/\eta)^{1/2}, \quad \eta < \eta_{cr} \quad (3-4-8)$$

となる。(3-4-4) と (3-4-8) で $\omega_{cr}/2\pi = 180\text{Hz}$ と置いて回転速度 ω と ω^* を η_{cr}/η の関数として計算した。結果を図7に示す。

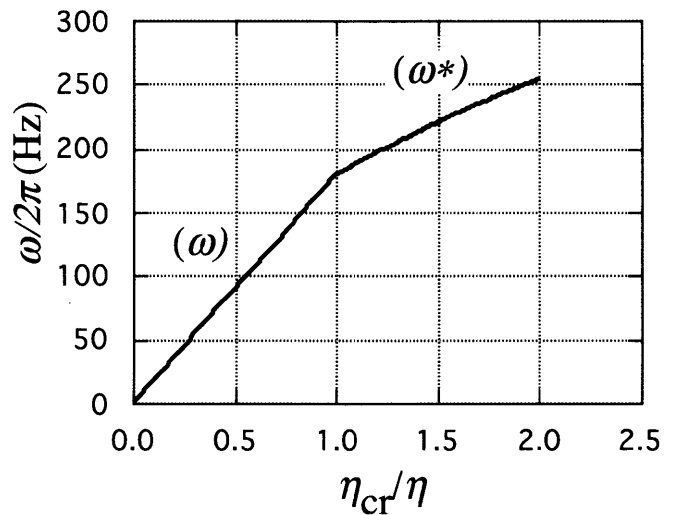


図7. η_{cr}/η の関数としての回転速度 $\omega/2\pi$. η は粘性係数. $\omega_{cr}/2\pi = 180\text{Hz}$ として計算. (ω) (3-4-4) による ω の計算値. (ω*) ω の上限, (3-4-8) による計算値.

3.5 プロトンの通過頻度 n の膜電位差等依存

膜を挟んでの電位, pH, プロトンの電氣的ポテンシャルエネルギー, 化学ポテンシャルの差をそれぞれ $\Delta\phi$, ΔpH , $\Delta\Psi_E$, $\Delta\Psi_C$, で表わすこととする。それらは次のように定義される。

$$\Delta\phi = \phi_{in} - \phi_{out} \quad (3-5-1)$$

$$\Delta\Psi_E = e\Delta\phi \quad (3-5-2)$$

$$\Delta\Psi_C = kT\ln c_{in} - kT\ln c_{out} \quad (3-5-3)$$

$$\Delta\text{pH} = \text{pH}_{in} - \text{pH}_{out} = -\Delta\Psi_C/(kT\ln 10) \quad (3-5-4)$$

ここで e はプロトンの電荷, k はボルツマン定数, T は絶対温度, c は単位体積中のプロトンの濃度である。添字の in と out は内液と外液を表わす。

単位時間に固定子を通るプロトンの数 n は次のように与えられる。

$$n = | -u_E \Delta\Psi_E - u_C \Delta\Psi_C | \quad (3-5-5)$$

ここで u_E と u_C はプロトンの移動度に比例する定数である。さらにこれらに比例する定数として p_ϕ と q_{pH} を

$$p_\phi = eu_E \quad (3-5-6)$$

$$q_{\text{pH}} = u_C/(kT\ln 10) \quad (3-5-7)$$

で定義すると, n は次のように書ける。

$$n = | p_\phi (\phi_{out} - \phi_{in}) + q_{\text{pH}} (\text{pH}_{in} - \text{pH}_{out}) | \quad (3-5-8)$$

3.6 膜からのエネルギー供給とエネルギー効率

べん毛回転に使われるエネルギーは膜電位差が供給するものと期待される。(3-1-16) と (3-3-1) がこの期待と整合することを証明しよう。積分量 I_W を次のように定義する。

$$I_W = \int W dt \quad (3-6-1)$$

積分はプロトン1個が膜を通過する時間にわたって行い, I_W はその際 RS 層に与えられるエネルギーである。

(3-1-16), と (3-3-1) と $v_p = dz_p/dt$ なる関係から

$$\begin{aligned}
 I_W &= (\beta_{RS}^2 / (2C_{RS})) \int E_x(z_p)^2 v_p^2 dt \\
 &= (\beta_{RS}^2 / (2C_{RS})) \int E_x(z_p)^2 v_p dz_p
 \end{aligned}
 \tag{3-6-2}$$

を得る。近似的にチャンネル中の電場は膜電位差 $\Delta\phi$ と膜の厚さ d で $\Delta\phi/d$ と与えられ、プロトンの移動速度 v_p はどの z_p でも $\Delta\phi/d$ に移動度を掛けたものとなる。従って v_p は z_p には依存せず、 I_W は次のように書くことができる。

$$I_W = v_p \{ \beta_{RS}^2 / (2C_{RS}) \} \int E_x(z_p)^2 dz_p \tag{3-6-3}$$

よって I_W つまり 1つのプロトンの通過にともなって RS 層へ入力するエネルギーは膜電位差 $\Delta\phi$ に比例することとなる

鞭毛モーターのエネルギー効率は、鞭毛回転の仕事に直接消費されるエネルギーをプロトンのチャンネル通過で失われる膜系のギブス自由エネルギーで割ったものになる。これについては30%とか90%とかいう値が報告されている [B1]。RS 層に流れ込む弾性エネルギー W (3-3-1) が膜が放出するエネルギーのどのくらいになるかを導くのは難しいが、外液の粘性を変えたときのエネルギー効率の相対的变化については次のような考察が可能である。

$\eta > \eta_{cr}$ なる場合を考える。RS 層に W なるエネルギー入力があって、べん毛回転に D だけ使われたとし、その効率を e_W で表わす。すなわち

$$e_W = D/W, \quad \eta > \eta_{cr} \tag{3-6-4}$$

W は (3-3-1) で、 D は (3-3-3) で与えられるので、(3-3-4) と (3-3-6) から次の関係が得られる。

$$e_W = \eta_{cr} / \eta, \quad \eta > \eta_{cr} \tag{3-6-5}$$

(3-4-5) によって、これは次のようにも書ける。

$$e_W = \omega / \omega_{cr}, \quad \omega < \omega_{cr} \tag{3-6-6}$$

$\eta = \eta_{cr}$ では e_W は 1 になるが、 $\eta < \eta_{cr}$ となると回転は乱雑になり、効率は落ちる。すなわち e_W^* を

$$e_W^* = 1 \tag{3-6-7}$$

で定義すると、 $e_W < e_W^*$ となる。図 8 には (3-6-6) による計算値を (e_W) で、 $e_W^* = 1$ を (e_W^*) で示す。

膜電位差が供給したエネルギーとべん毛回転に使われたエネルギーの比つまり全体的な効率を e で表わすと、 ω_{cr} での e を e_{cr} と書いて

$$e = e_W e_{cr}, \quad \omega < \omega_{cr} \tag{3-6-8a}$$

$$e < e_W^* e_{cr}, \quad \omega > \omega_{cr} \tag{3-6-8b}$$

となる。

4. 観測結果の説明

4.1 べん毛回転速度の関数としてのトルク

図 9 はトルクの相対値を回転速度 $\omega / (2\pi)$ の関数として示す。丸は [B1] の Fig. 3 からの引用である。我々のモデルではトルクの相対値は $\eta \omega / (\eta_{cr} \omega_{cr})$

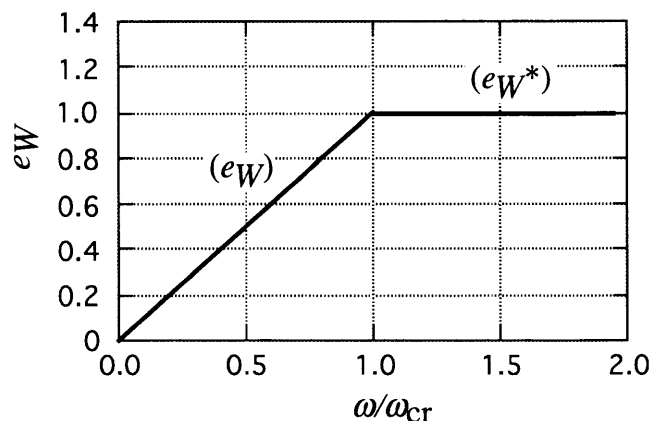


図 8. ω / ω_{cr} の関数としてのエネルギー効率 e_W . (e_W) 力の釣り合いが成り立っているときの e_W , (3-6-6) によって計算. (e_W^*) e_W の上限, (3-6-7) に対応.

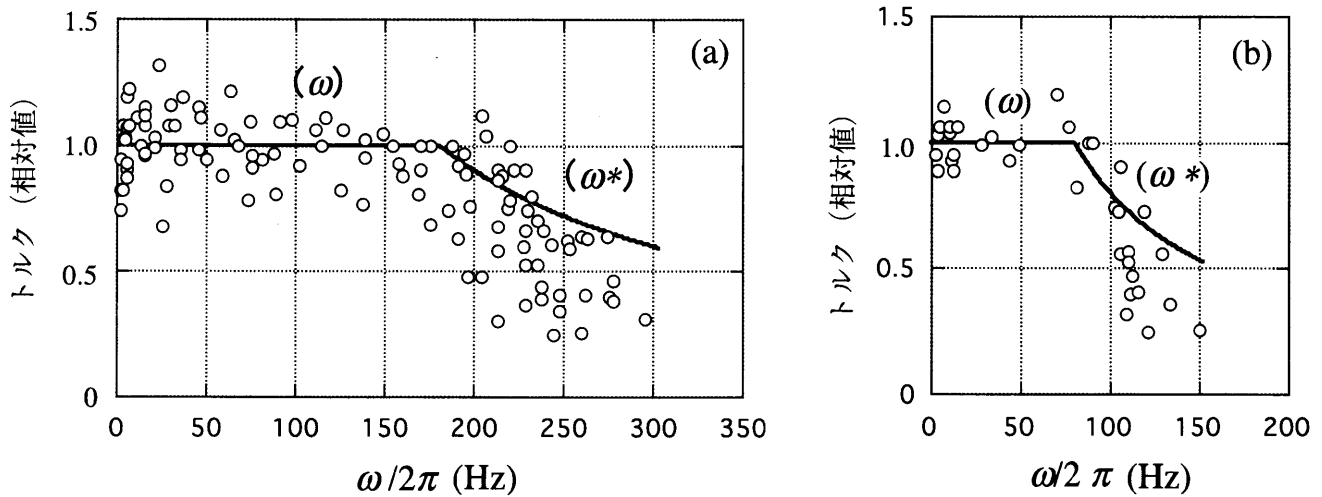


図9. $\omega/2\pi$ の関数としてのトルクの相対値. データ点は [B1] の Fig. 3 から引用. (ω) 力の釣り合いが成り立っているときのトルク, (4-1-1) に対応. (ω^*) ω の上限, (4-1-3) で計算. (a) 23°C. (b) 16°C.

に対応し, 回転速度の小さい場合, (3-4-5) から

$$\eta \omega / (\eta_{cr} \omega_{cr}) = 1, \quad \omega < \omega_{cr} \tag{4-1-1}$$

となる。図9 (a) と (b) では臨界値 $\omega_{cr}/(2\pi)$ を23°C で180Hz, 16°C で80Hz と仮定し, (4-1-1) に対応する直線を引き (ω) で示した。 $\omega > \omega_{cr}$ の場合には, (3-4-8) から,

$$\eta \omega^2 = \eta_{cr} \omega_{cr}^2, \quad \omega > \omega_{cr} \tag{4-1-2}$$

となり, 書き直すと

$$\eta \omega^* / (\eta_{cr} \omega_{cr}) = \omega_{cr} / \omega^*, \quad \omega > \omega_{cr} \tag{4-1-3}$$

となる。図9 (a) と (b) に (ω^*) と示した曲線は (4-1-3) で $\omega^* = \omega$ と置いて計算した結果である。 $\omega < \omega_{cr}$ ではデータ点は (ω) 直線の周りに分布することが期待される。一方 ω^* は ω の上限なので, データ点は (ω^*) 曲線の左下方に分布することが期待される。データ点の分布はそのような傾向を示している。

次に $\eta_{cr} \omega_{cr}$ (トルクに比例する) と ω_{cr} に対する温度の影響について考えよう。(3-4-6) によると $\eta_{cr} \omega_{cr} = nI_T/b$ となり, (3-4-3) によると $\omega_{cr} = nI_T/(2c_{RS}r_R)$ となる。これらの式中のパラメータのうち一番温度に敏感に変わるのは, 粘弾性的 RS 層の弾性定数 c_{RS} と思われる。(3-2-1) を見ると, c_{RS} は RS 層の硬さを表わしており, 温度が下がると大きくなると予想される。従って, $\eta_{cr} \omega_{cr} = nI_T/b$ からはトルクはあまり温度に依存しないことになる。これは1節の項目(3)で述べた観測結果と整合する。 $\omega_{cr} = nI_T/(2c_{RS}r_R)$ からは臨界回転速度 ω_{cr} は温度が下がると小さくなることが期待される。図9 (a) と (b) を比較すると, 観測結果もそのようになっている。

図9 (a) と (b) を比較すると, 図9 (b) の (ω^*) 曲線は (a) よりも傾斜が急であり, このことも観測結果と一致している。

4.2 H₂O を D₂O で置き換えることの効果

Chen と Berg [C2] は外液の H₂O を D₂O で代えたときのトルクの比をべん毛の回転速度 $\omega/2\pi$ の関数として

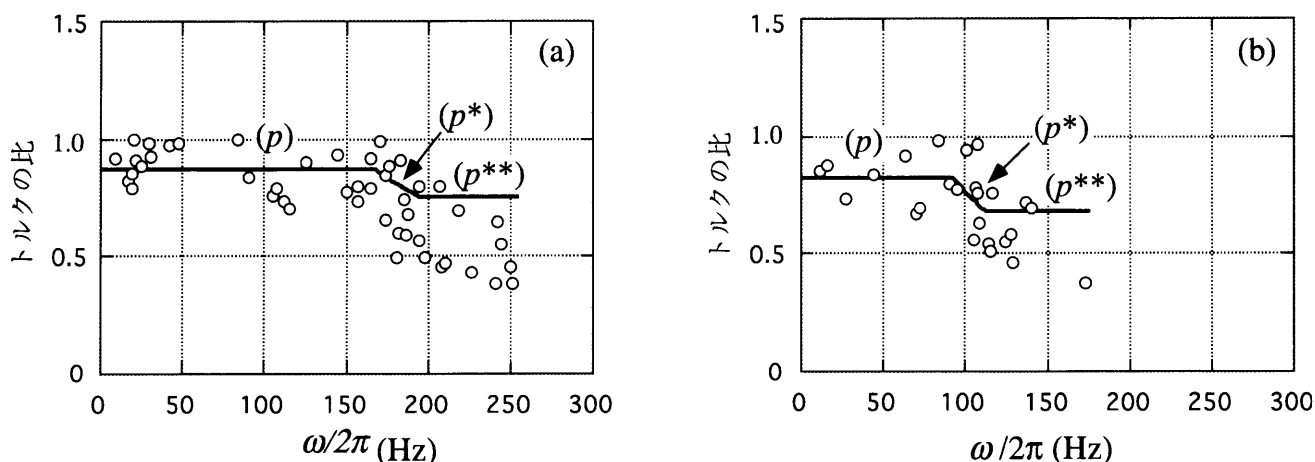


図10. H₂OをD₂Oで置き換えたときのトルクの比を $\omega/2\pi$ の関数として示す. データ点は [C2] の Fig. 1 から引用. (p) (4-2-1a) によって計算; (p*) 比の上限, (4-2-1b) によって計算; (p**) 比の上限, (4-2-1c) によって計算. (a) 22.7°C. (b) 15.8°C.

求めた。図10のデータ点は彼等の結果を示す。(3-3-6) と (3-4-3) によれば, $\eta_{cr} = 2c_{RS}r_R/b$, $\omega_{cr} = nI_T / (2c_{RS}r_R)$ であるが, これらの式中のどのパラメータが H₂O の D₂O 置換でどのように変わるかを決定するのは難しい。ただ観測結果の様相は $\eta_{crD} = \eta_{crH}$, $\omega_{crD} < \omega_{crH}$ と置くことで再現できる。ここで添字 D と H は D₂O と H₂O 中での量であることを示す。次のように比 p , p^* , p^{**} を定義する。

$$\omega < \omega_{crD} \text{ で, } p = (\eta \omega)_D / (\eta \omega)_H \tag{4-2-1a}$$

$$\omega_{crD} < \omega < \omega_{crH} \text{ で, } p^* = (\eta \omega^*)_D / (\eta \omega)_H \tag{4-2-1b}$$

$$\omega_{crH} < \omega \text{ で, } p^{**} = (\eta \omega^*)_D / (\eta \omega^*)_H \tag{4-2-1c}$$

これらの比を次のような数値を入れて計算した。

$$\omega_{crD}/2\pi = 169\text{Hz}, \omega_{crH}/2\pi = 195\text{Hz}, 22.7^\circ\text{C} \tag{4-2-2a}$$

$$\omega_{crD}/2\pi = 93\text{Hz}, \omega_{crH}/2\pi = 113\text{Hz}, 15.8^\circ\text{C} \tag{4-2-2b}$$

結果を図10に示す。(p) は (4-2-1a), (p*) は (4-2-1b), (p**) は (4-2-1c) に対応する。曲線の最初の折れ曲がりには $\omega = \omega_{crD}$ に, 2 番目の折れ曲がりには $\omega = \omega_{crH}$ に対応する。データ点は $\omega < \omega_{crD}$ では (p) 直線の周辺に, $\omega_{crD} < \omega < \omega_{crH}$ では (p*) 曲線の左下方に, $\omega > \omega_{crH}$ では (p**) の左下方に (p*) よりも大きく離れて分布することが期待される。分布の大体の傾向はそのようになっている。

4.3 膜電位差と回転速度, 臨界回転速度, トルクとの関係

Fung and Berg [F3] は E. coli を ionophore gramicidin S で処理して $\Delta\text{pH} = 0$ とし, べん毛の回転速度 ω を膜電位差 $\Delta\phi$ の関数として測定した。図11のデータ点は彼等の Fig. 4 より引用したものである。(3-4-1), (3-5-1), (3-5-8) によると回転速度 ω は次のように与えられる。

$$\omega = | -p_\phi \Delta\phi | \Delta\theta \tag{4-3-1}$$

3.2節で示したように $\Delta\theta$ は $\Delta\phi$ に依存しないから, (4-3-1) は ω が $-\Delta\phi$ に比例することを意味する。図11の直線は (4-3-1) で $p_\phi \Delta\theta/2\pi = 2.42 \times 10^{-2} \text{Hz/mV}$ と置いて計算したものである。データ点は直線の周りに

分布している。

(3-5-1) と (3-5-8) によると、 ω は次のように与えられる。

$$\omega = |p_{\phi}(\phi_{out} - \phi_{in}) + q_{pH}(pH_{in} - pH_{out})| \Delta \theta \quad (4-3-2)$$

外液の pH_{out} を変えたときに $\Delta \phi$ や pH_{in} がどのように変わるかを調べるのは難しく、(4-3-2) を直接に検証するのは難しいようである。しかしながら、 pH_{out} に対して $\Delta \phi$ や pH_{in} の変化は従属的であろうから、(4-3-2) からは、 pH_{out} が増えると ω が減ることが期待される。Manson 等 [M1] はバクテリア *Streptococcus* を用い、 pH_{out} の効果を調べた。図12のデータ点は彼等の Fig. 10から引用したものである。期待通り、 ω は pH_{out} の増大につれ減少している。Chen と Berg [C2] の *E. coli* についてのデータも似た傾向を示している。

上記のように、Fung と Berg [F3] は *E. coli* を用い、ionophore gramicidin S を使って細胞本来の ΔpH や $\Delta \phi$ を 0 とし、人為的に加えた電場に対してべん毛の回転速度がどう変わるかを調べたが、その際電位差の正負を逆転した時にべん毛の回転の向きがどう変わるかも調べている。その結果17回の実験のうち5回では電場を逆転すると短時間の間べん毛は逆向きに回転し停止した。3例では電場の向きに依らず同じ方向に短時間

回転が続いた。その他の場合は電場を逆転すると回転は停止した。後で4.4節で論じるように、べん毛の回転方向はモットの自発分極 P_{0y} の方向によって制御されていると思われる。膜電位差 $\Delta \phi$ に伴う電場を E_{ϕ_z} と書くことにすると、 $\Delta \phi = 120\text{mV}$ [B1]、膜厚 $d = 7 \text{ nm}$ として、 $E_{\phi_z} = \Delta \phi / d = 1.7 \times 10^7 \text{ V/m}$ となる。これはかなり強い電場で、 P_{0y} と E_{ϕ_z} の間には P_{0y} と E_x 同様に強い相互作用が予想される。スイッチ機構は E_{ϕ_z} の存在を前提にしてデザインされているであろうから、上記の実験事実は E_{ϕ_z} が 0 に近づいたり、符号が逆になったりするとスイッチ機構が不安定になることを示しているように思われる。ionophore gramicidin S による膜の損傷の影響も加わっているかも知れない。

Manson, et al. [M1] はバクテリア *Streptococcus* を用い、電場ではなくイオン環境を変えることでプロトン移動の向

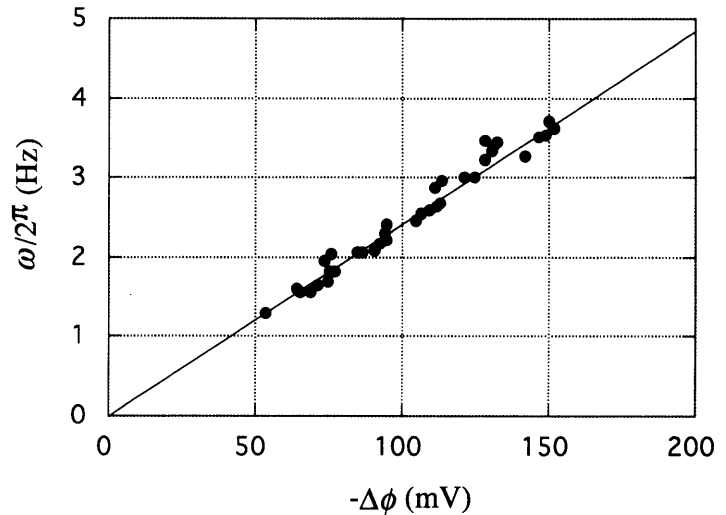


図11. 回転速度 $\omega/2\pi$ を膜電位差 $\Delta \phi$ の関数として示す。データ点は [F3] の Fig. 4 からの引用。直線は (4-3-1) に対応。

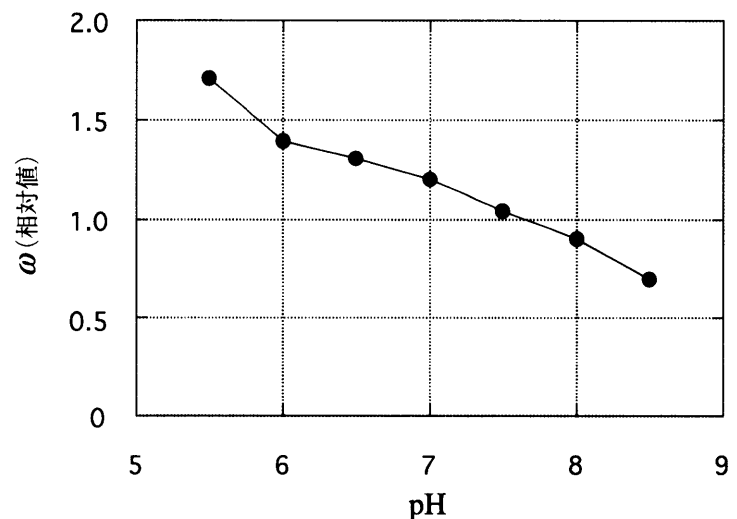


図12. 回転速度 ω の相対値と pH の関係。[M1] の Fig. 10からの引用。

きを変え、べん毛の回転を観測した。図13のデータ点は彼等 Fig. 8 から引用したものである。プロトンの移動の向きは $\text{pH} = 7.5$ 以下では内向き、以上では外向きである。図はべん毛の回転速度 ω は常に正で、大体 $|\text{pH} - 7.5|$ に比例して増大することを示す。つまり回転方向がプロトンの移動の向きには依存しないことを示している。3.2節でべん毛の回転方向はプロトンが内向きに動くか外向きに動くかには依存しないと結論したが、図13の観測結果はこの結論を支持している。

或種のバクテリアはプロトンでなく Na イオンでべん毛を駆動する。最近 Sowa ら [S2] はそのようなバクテリア (*Vibrio alginolyticus*) を用い、NaCl の濃度 [NaCl] の関数として、臨界回転速度 ω_{cr} とトルクを測定した。図14は ω_{cr} の [NaCl] 依存を示す。データ点は [S2] の Fig. 4 (b) のデータから求めたものである。(3-4-3) によると、 $\omega_{\text{cr}} = nI_T / (2C_{\text{RS}}r_R)$ で ω_{cr} は n に比例する。よって (3-5-3) と (3-5-5) によると [NaCl] の増加につれて増大する筈で、観測結果もそうになっている。図15はトルクの [NaCl] 依存を示す。データ点は [S2] の Fig. 4 (c) からの引用である。我々のモデルでは $\omega < \omega_{\text{cr}}$ でトルクは $\eta_{\text{cr}} \omega_{\text{cr}}$ に比例する。(3-4-6) によると $\eta_{\text{cr}} \omega_{\text{cr}} = nI_T/b$ 、でトルクも n に比例し、(3-5-3) と (3-5-5) によって [NaCl] の増加につれて増大する筈で、観測結果もそうになっている。

4.4 べん毛回転のスイッチ機構

バクテリアのべん毛はらせん構造をしている。らせんは多形で、左巻き右巻き或いはピッチの違うものといろいろの形をとり得る [N1]。野生株のバクテリアでは、一定方向に運動するときはすべてのべん毛は同じピッチの左巻きらせんになっており、菌体を押す方向に回転する。この際すべてのべん毛は束を形成する。このモーターの回転

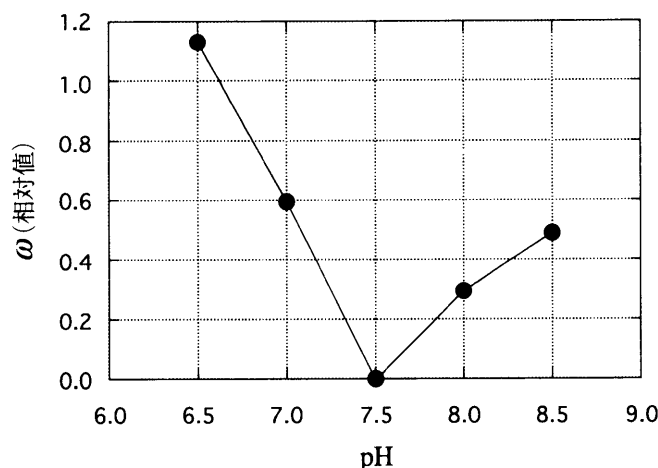


図13. 回転速度 ω の相対値と pH の関係. [M1] の Fig. 8 からの引用. プロトンの移動は $\text{pH} < 7.5$ では内向き, $\text{pH} > 7.5$ では外向き.

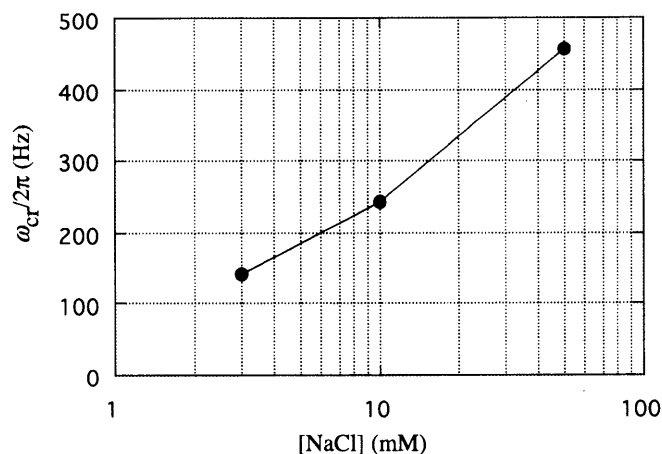


図14. 回転速度の臨界値 $\omega_{\text{cr}}/2\pi$ と [NaCl] の関係. データ点は [S2] の Fig. 4 (b) のデータから決めた.

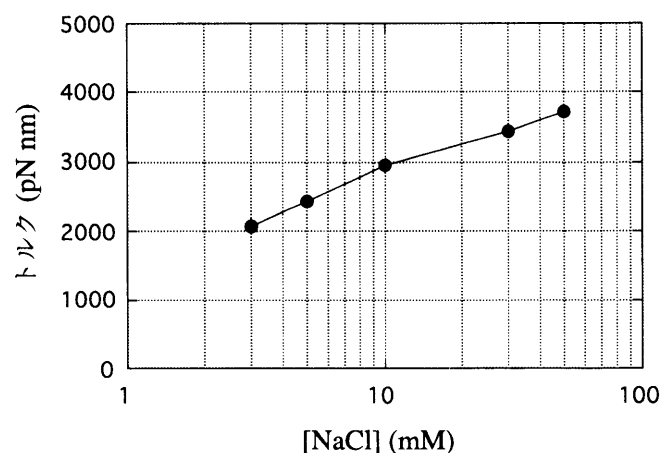


図15. $\omega < \omega_{\text{cr}}$ でのトルクと [NaCl] の関係. データ点は [S2] の Fig. 4 (c) から引用.

方向を順方向と呼ぶことにする。運動方向を変えるときにはべん毛モーターの一部もしくは全部を逆回転させる [T1]。回転方向の逆転によって生じるねじれ力でべん毛フィラメントのらせん構造は多形転移し、左巻きから右巻きになって束がほぐれ、バクテリアはつまづくようにその場に留まる。やがて再び総てのモーターが順回転するようになると、左巻きらせんの束ができて、バクテリアは直線運動することになるが、元とは違う方向の運動となる。バクテリアには直線運動につれて食べ物すなわち有機化合物の濃度が小さくなると方向変化の頻度が大きくなる仕組みが備わっており、結果として有機化合物の濃度が高い所に集まること（化学走性）になる。べん毛が逆回転しているときにべん毛1本あたり発生するトルクの絶対値は順方向と同じである [B1]。このべん毛の回転方向を逆転させるスイッチ機構がどのようなものであるかがこの節の問題である。

RS層への剪断力入力 T は (3-1-15) によって $(X_{ycl} - X_{yst})$ に比例する。 X_{yst} は X_{ycl} よりはかなり小さいと予想され、0と置いてよいと仮定する。 X_{ycl} は (3-1-10) で与えられるので、(3-1-15) は次のようになる。

$$T = (a_6 \alpha_{RS} / \chi_1) v_p P_{0y} E_x \quad (4-4-1)$$

スイッチコンプレックスは Fli M, Fli N and Fli G からなり、このうち Fli M, N コンプレックスはモットに結合しており、Fli G は回転子に結合している ([B1] 参照)。ここで Fli M, N コンプレックスはモット上で図16 (a1) と (b1) に示すような2つの安定位置を持ち、どの位置にあるかで P_{0y} の符号が決まると仮定する。電場 E_x が加わると、力 T が生じるが、その符号は (4-4-1) によって P_{0y} の符号で決まる。もしモットの変形に境界からの制約がなければ T はずれ歪 xy をもたらす。実際は強い制約があり x_y はかなり押さえられ

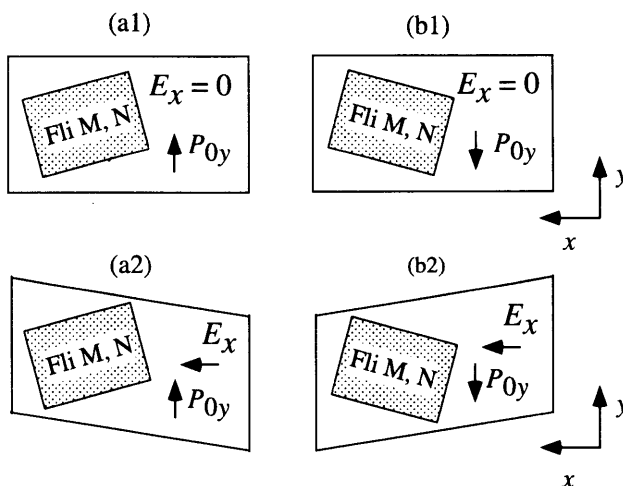


図16. Fli M, Nにはモット上に2つの安定位置があり、それぞれに対応してモットの自発分極 P_{0y} の符号が決まる。(a1) 正の P_{0y} をもたらす Fli M, Nの向き。(a2) 正の P_{0y} では電場 E_x によって正の X_y が発生する。(b1) 負の P_{0y} をもたらす Fli M, Nの向き。(b2) 負の P_{0y} では電場 E_x によって負の X_y が発生する。

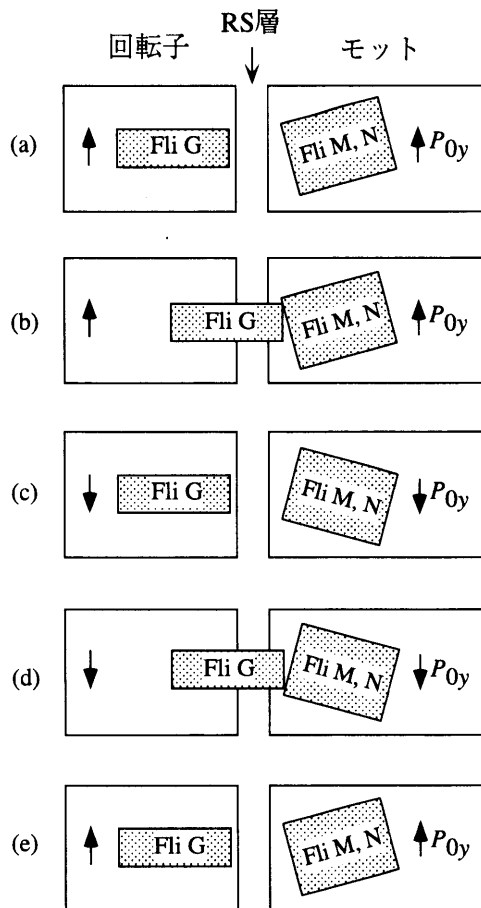


図17. べん毛回転モーターのスイッチ機構。

ているであろうが、図16(a2)と(b2)ではずれ歪を誇張して描くことで T の2つの向きを示す。(a2)の場合は順方向の回転、(b2)の場合には逆方向の回転が起る。

上の仮定からスイッチ機構は図17に示すようなものとなる。図17(a)の状態ではプロトンがチャンネルを通過すると力 T が発生するが、これは左側の矢印で示す順方向の回転をもたらす力である。回転方向を逆転させるには、1つの回転子上の総てのFli Gが動いてFli M, Nに接触し(b)、Fli M, Nの向きを変えて P_{0y} の符号を変えればよい(c)。逆方向になった回転を順方向に戻すには、またFli Gが動いてFli M, Nに接触し(d)、Fli M, Nの向きを変えて P_{0y} の符号を変えればよい(e)。

5. 議論

冒頭の1.1節では、べん毛の回転機構のモデルが説明しなくてはならない観測事実[B1]を(1)~(10)と列記した。ここでは同じ番号で我々のモデルによる説明を要約する。

- (1) 2.4節で、可能なピエゾ効果の大きさについて考察し、モットがピエゾ素子として適当にデザインされていれば、1000個のプロトンで1回転が可能であることを示した。
- (2) トルクは $\omega < \omega_{cr}$ では ω に依らず一定で、 ω_{cr} を越すと急激に減少する。これは観測結果と一致する(図9)。
- (3) 4.1節で論じたように、 $\omega < \omega_{cr}$ では、トルクは温度にあまり大きくは依存しないと予想される。観測結果もそのようになっている。
- (4) 4.1節で論じたように、臨界回転速度 ω_{cr} は温度が下ると小さくなると期待される。観測結果もそのようになっている(図9)。
- (5) 図9(b)の(a)の(ω^*)曲線を比較すると判るように、 $\omega > \omega_{cr}$ でトルクの減少の傾斜は低温ほど急激になり、観測結果と一致する。
- (6) 外液の H_2O を D_2O に代えた場合、回転が遅くトルクがほとんど一定の領域でトルクが減少するならば、回転の速い領域ではトルクはより顕著に減少する(図10(a)と(b))。
- (7) $\omega < \omega_{cr}$ では、回転速度 ω は膜電位差 $\Delta\phi$ に比例する。実験結果もそのようになっている(図11)。また ω は外液のpHが増えるにつれ減少する。これも観測結果(図12)と整合する。
- (8) 4.3節で議論したように、べん毛の回転の向きはプロトン移動の向きには依存しない(図13)。
- (9) 図16と17に示したような仕組みで、バクテリアは鞭毛を逆回転させることができる。その際トルクの大きさは順回転と逆方向でほとんど同じであり得る。
- (10) 鞭毛の1回転は少なくとも400ステップからなる。項目(1)によるとべん毛の1回転には1000個のプロトンの通過が必要である。1000を400で割ると2.5となる。これはプロトンが2個もしくは3個ほとんど同時に通過することを示し、プロトンの通過にはある協力性があることを示唆する。本論文ではこのことを議論しなかったが、次の論文で議論する予定である。

以上の問題に加えて、 ω_{cr} と $\eta_{cr} \omega_{cr}$ が外液のプロトン濃度の増大につれ増加するという結論が得られ、図14と15のような観測結果によって支持された。

プロトンの膜透過に伴ってRS層に入力されるエネルギーは(3-6-3)で与えられ、 v_p に、従って膜電位差

$\Delta\phi$ に比例する。これはべん毛回転のエネルギー源が膜電位差であるという観点から合理的である。ただ膜を挟んで電位差がなく pH 差だけがある場合に、どのようなミクロな過程で v_p が決まるかは残された問題であろう。このことも次の論文で論じることにはしたい。回転モーターの関係する生物機能としては ATP 合成系がある。次の論文はこの系にも触れることになろう。

謝 辞

べん毛モーターの実際についていろいろと御教示いただいた阪大の難波啓一教授、有益なコメントをいただいた明大の吉村英恭教授、早大の齋藤信彦名誉教授に感謝する。

参考文献

- A1. 相沢慎一：原子が生命に転じるとき，バクテリアの「べん毛モーター」の研究（1993）．光文社，カップ・サイエンス．
- B1. Berg, H.C. Constraints on models for the flagellar rotary motor. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **355** (2000) 491-501.
- C1. Caplan, S.R. and Kara-Ivanov, M. The bacterial flagellar motor. *Int. Rev. Cytol.* **147** (1993) 97-164.
- C2. Chen, X. and Berg, H.C. Solvent-isotope and pH effects on flagellar rotation in Escherichia coli. *Biophys. J.* **78** (2000) 2280-2284.
- F1. Ferry, J.D. *Viscoelastic Properties of Polymers* (1960). New York, John Wiley & Sons, Inc.
- F2. Feynman, R.P., Leighton, R.B. and Sands, M. *The Feynman Lectures on Physics* (1966). Reading, Addison Wesley. Vol. 1, Chapter 46：ファインマン物理学Ⅱ 光熱波動，岩波書店（富山小太郎訳），pp.284～2985.
- F3. Fung, D.C. and Berg, H.C. Powering the flagellar motor of Escherichia coli with an external voltage source. *Nature* **375** (1995) 809-812.
- I1. 石渡信一編：生体分子モーターの仕組み（1997）（共立出版）．
- L1. Laeuger, P. and Kleutisch, B. Microscopic models of the bacterial flagellar motor. *Comments Theor. Biol.* **2** (1990) 99-123.
- M1. Manson, M.D., Tedesco, P.M. and Berg, H.C. Energetics of flagellar rotation in bacteria. *J. Mol. Biol.* **138** (1980) 541-561.
- M2. 三井利夫，達崎達，中村英二：強誘電体，槇書店（1976）第2章．および *An Introduction to the Physics of Ferroelectrics*, New York, Gordon & Breach（1976）Chapter II．
- M3. Mitsui, T. and Nakamura, E. (eds.) (1982). Landolt-Boernstein Tables III/16b *Ferroelectrics and Related Substances*. Berlin, Springer. p.78.
- M4. 三井利夫：バクテリアべん毛モーターのモデルⅠ．物性研究 **79**. No.2 (2003) 154-175.
- M5. 三井利夫，大島広行：バクテリアべん毛モーターのモデルⅡ．物性研究 **80**. No.3 (2003) 451-470.
- M6. 三井利夫，大島広行：バクテリアべん毛モーターのモデルⅢ．物性研究 **80**. No.6 (2003) 785-797.
- M7. Mitsui, T. Subchapter 4.5 Ferroelectrics and Antiferroelectrics, Subsection 4.5.1.4. in *Springer Handbook of*

Condensed Matter and Material Data. Berlin, Springer-Verlag (eds. W. Martienssen and H. Warlimont) to be published in 2004.

- N1. 難波啓一：タンパク質のかたちと物性（中村春木，有坂文雄編集），共立出版（1998）1.3節タンパク質集合体の対称性。および，回転するナノマシンーべん毛の構造と動きに迫る，DVD（2003）。
- N2. 日本生物物理学会編：新生物物理の最前線（2001）講談社 Blue Backs.
- S1. 斎藤信彦：高分子物理学，裳華房（1976）：第7章。
- S2. Sowa, Y., Hotta, H., Homma, M. and Ishijima, A. Torque-speed relationship of the Na⁺-driven flagellar motor of *Vibrio alginolyticus*. *J. Mol. Biol.* **327** (2003) 1043-1051.
- T1. L. Turner, W.S. Ryu and H.C. Berg: Real-time imaging of fluorescent flagellar filament. *J. Bacteriol.* **93** (2000) 2793-2801.