

バクテリアべん毛モーターのモデル III

三井利夫*

大島広行**

(2003年7月7日受理)

1. まえおき	786
2. 理論的考察	786
2. 1 RS層への応力入力とプロトンの移動速度の関係	786
2. 2 回転ステップ $\Delta\theta$ はプロトンの移動速度に依存しない	789
2. 3 力の釣り合いの条件	790
2. 4 ω , ω_{kn} , $\eta_{kn}\omega_{kn}$ のプロトンの通過頻度 n 依存	791
2. 5 n の膜電位差および pH 差依存	792
2. 6 プロトン通過の際になされる仕事	793
3. 実験との比較	793
3. 1 ω , ω_{kn} , $\eta_{kn}\omega_{kn}$ の膜電位差および pH 差依存	793
3. 2 べん毛の回転方向とプロトンの移動方向の関係	795
4. まとめ	796
引用文献	797
前論文の誤字訂正	797

* 665-0875 宝塚市 中筋山手 3-6-24

** 東理大 薬学部

1. まえおき

バクテリアべん毛モーターのモデルについて本誌に2編の論文 [1, 2] が掲載されたが、それらで議論しなかった重要な問題として、べん毛の回転速度がプロトン駆動力(つまり膜をはさんでの電位差や pH 差)にどう関係するかという問題がある。べん毛の回転速度 ω はプロトンが固定子を通過する頻度 n と、1つのプロトンが通過する素過程あたりのべん毛の回転角 $\Delta\theta$ の積 $n\Delta\theta$ で与えられるから、 $\Delta\theta$ がどのように駆動力に関係するかが主な問題となる。2節で理論的考察について述べるが、 $\Delta\theta$ は駆動力の大きさにも符号にも依存しないという少し意外な結論になる。理論的に導かれた結果を3節で実験と比較する。

2. 理論的考察

2. 1 RS 層への応力入力とプロトンの移動速度の関係

論文[2]の5節「べん毛モーターの回転方向の制御機構」の議論は大筋でそのままよいが、 $\Delta\theta$ のプロトン駆動力依存を議論するには、もう少し丁寧な考察が必要である。論文[2]の5節はこの節の論述で置き換えていただきたい。

我々のべん毛モーターのモデルでは、固定子と回転子の間にRS層という粘弾性層を考えた ([1]の図1参照)。固定子は12個程度のモット蛋白分子からなり、各モットは1個のプロトンチャンネルを持つ。チャンネルを通るプロトンの作る電場によってモット中に剪断応力が発生し、それがRS層を通して回転子に伝わり回転が起こる。こういった動的な現象をそのままに論じることは難しいので、モットの2つの平衡状態の間の転移として論じることにする。

固定子中の1つのモットを考え、膜に垂直に細胞内に向けて z 軸、チャンネルから回転子の中心軸に向いた動径方向に x 軸、それに垂直に y 軸をとる。

簡単のためまず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 $d(7\text{ nm})$ 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。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[3]のFig.1を見ると、チャンネルを持つMotA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1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

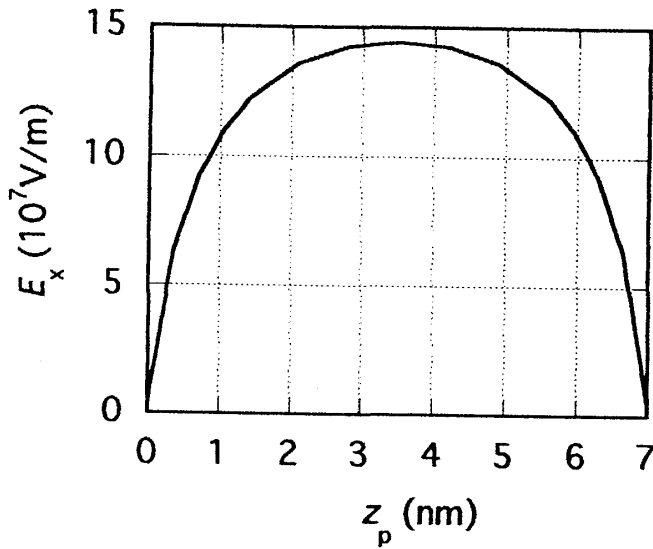


図1. 厚さ 7 nm の均一な誘電体膜に垂直な z 軸に沿ってプロトンが動くときの周辺の電場。膜は電解質溶液に中にある。
 z_p : プロトンの位置。
 E_x : z 軸の周り半径 2.5 nm の円筒中の電場の x 成分の平均値。

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標準にした。 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[4]。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であろう。

まずモットを一定温度に保たれた平衡系とし、その電気力学的状態を分極と歪の平均値で記述することを考える。こういった場合には、ヘルムホルツの自由エネルギー A を使うのが好適である([5]参照)。 A の剪断歪 x_y と関係した部分のテーラー展開を考えると x_y^2 の項が出てくるが、これと同じテンソル成分の変換則にしたがう項としては $x_y P_x P_y$ があり、これは x_y が P_x と P_y と相関があることを意味するから、 A の x_y に関する部分は

$$A = (1/2)c_6 x_y^2 + a_6 x_y P_y P_x + (1/2)\chi_1 P_x^2 + (1/2)\chi_2 P_y^2 \quad (2-1-1)$$

で与えられよう。膜が一様な誘電体膜の場合、トンネル中のプロトンからみた y 方向の電場の成分 E_y は 0 で、電場で誘起された P_y は 0 となる。モット中でもこのことが成り立つとしよう。しかし[2]の図8で仮定したように、モットは switch complex Fli M, N の配向で決まる大きな自発分極 P_{0y} を持つから、 $a_6 x_y P_{0y} P_x$ は大きくなりうる。よって A の表式は

$$A = (1/2)c_6 x_y^2 + a_6 x_y P_{0y} P_x + (1/2)\chi_1 P_x^2 + (1/2)\chi_2 P_{0y}^2 \quad (2-1-2)$$

となる。 P_{0y} は一定なので、これより

$$E_x = \partial A / \partial P_x = a_6 P_{0y} x_y + \chi_1 P_x \quad (2-1-3)$$

$$X_y = \partial A / \partial x_y = c_6 x_y + a_6 P_{0y} P_x \quad (2-1-4)$$

を得る。或いは P_x と X_y を E_x と x_y の関数として表わすと、(2-1-3)から

$$P_x = (1/\chi_1) E_x - (a_6 P_{0y} / \chi_1) x_y \quad (2-1-5)$$

となり、(2-1-5)を(2-1-4)に入れると、

$$\begin{aligned} X_y &= c_6 x_y + (a_6 P_{0y} / \chi_1) E_x - \{(a_6 P_{0y})^2 / \chi_1\} x_y \\ &= (a_6 P_{0y} / \chi_1) E_x + \{c_6 - ((a_6 P_{0y})^2 / \chi_1)\} x_y \end{aligned} \quad (2-1-6)$$

となる。(2-1-3)と(2-1-4)或いは(2-1-5)と(2-1-6)は4つの変数 E_x , P_x , x_y , X_y についての2つの関係式で、これらにモットの置かれた境界条件を考慮に入れると、 P_x , x_y , X_y が E_x の関数として決まることになる。例えば周囲が硬くモットの変形が許されないときは、 $x_y = 0$ という関係が加わり、(2-1-5)と(2-1-6)から

$$P_x = (1/\chi_1) E_x, \quad x_y = 0 \quad (2-1-7)$$

$$X_y = (a_6 P_{0y} / \chi_1) E_x, \quad x_y = 0 \quad (2-1-8)$$

となる。或いはモットの変形に制約がなく、応力が解消して $X_y = 0$ となる場合を考えると、(2-1-6)から

$$x_y = - \{(a_6 P_{0y} / \chi_1) / \{c_6 - ((a_6 P_{0y})^2 / \chi_1)\}\} E_x, \quad X_y = 0 \quad (2-1-9)$$

となり、これと(2-1-5)から

$$P_x = [(1/\chi_1) - \{(a_6 P_{0y} / \chi_1)^2 / \{c_6 - ((a_6 P_{0y})^2 / \chi_1)\}] E_x, \quad X_y = 0 \quad (2-1-10)$$

を得る。

図1のような E_x を持つ電場が加えられたときに、モットは境界が固定され変形が押さえられた状態 (clamped state) にあると仮想し、その状態での P_x , x_y , X_y を P_{ycl} , $x_{ycl}(=0)$, X_{ycl} で表わすことにする。その後周辺の変形が起り、モットもそれに応じて変形し、定常状態 (stationary state) に落ち着いたときの値を P_{xst} , x_{yst} , X_{yst} で表わそう。 P_{ycl} , x_{ycl} , X_{ycl} は(2-1-7), (2-1-8)で与えられる。 P_{xst} , x_{yst} , X_{yst} はRS層への入力が終わって内部歪みの緩和された状態で(2-1-9), (2-1-10)の状態にかなり近いであろう。応力 X_y は周辺を固定した時にもっとも大きいであろうから、 X_{ycl} は E_x のつくり出せる最大の X_y となる。それが周辺へ伝播する結果 X_{yst} に変わる。この際の剪断応力の差 $X_{ycl} - X_{yst}$ がモットが周辺に与える剪断応力に等しいと考えることは妥当であろう。(2-1-8)の例にみられるように、一般に平衡状態では X_y は E_x に比例するが、その比例定数は境界条件に依存する。また E_x は、図1に示したように、プロトンのチャンネル中の位置 z_p の関数である。よって α_{cl} と α_{st} を定数として

$$X_{ycl} = \alpha_{cl} E_x(z_p) \quad (2-1-11a)$$

$$X_{yst} = \alpha_{st} E_x(z_p) \quad (2-1-11b)$$

と書ける。図2にプロトンが膜を通り z_p が0から d まで変わる間に X_{ycl} と X_{yst} がどのように変わるかを図式的に示す。モットの変形自体にもその周辺の変形にも特有の緩和時間があるろうし、実際の事態は複雑であろうが、簡単のため以下ではプロトンがトンネル内で位置 z_p から $z_p + \Delta z_p$ へと動く間にモットから周辺へ $(X_{ycl} - X_{yst}) \Delta z_p$ なる剪断応力が出力されると考えよう。すなわち図2で矢印で示したような変化がプロトンが各場所で周辺に与える剪断応力と考える。そのうちRS層に与えられる剪断応力を X_{yRS} で表わすと、比例定数を β_{RS} と

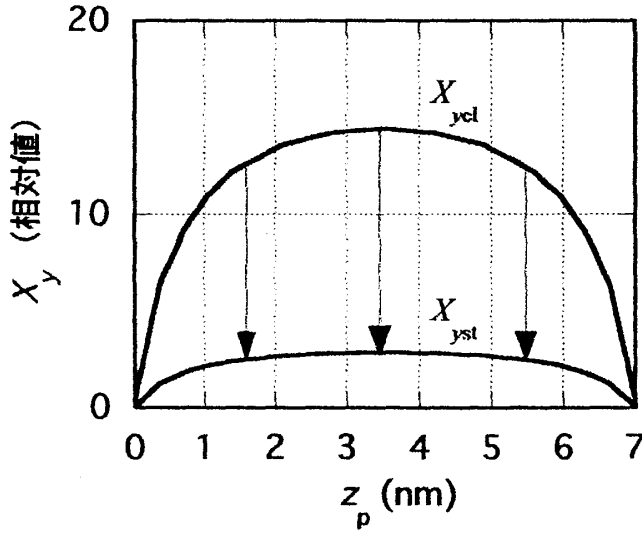


図2. モットからPS層へ放出される剪断応力は $X_{ycl} - X_{yst}$ に比例する。

置いて、

$$X_{yRS} = \beta_{RS}(X_{ycl} - X_{yst}) \quad (2-1-12)$$

と表わすことができよう。(2-1-11)と(2-1-12)から、

$$a_{RS} = \beta_{RS}(\alpha_{cl} - \alpha_{st}) \quad (2-1-13)$$

として

$$X_{yRS} = a_{RS}E_x(z_p) \quad (2-1-14)$$

と書ける。

以上の議論をまとめると、プロトンがトンネル内で z_p から $z_p + \Delta z_p$ へと動く間にモットからRS層へ $X_{yRS} \Delta z_p = a_{RS} E_x(z_p) \Delta z_p$ なる応力が伝わることとなる。プロトンのトンネル内の内向きの運動の速度を v_p と記すと、 t を時間として

$$\Delta z_p = v_p \Delta t \quad (2-1-15)$$

となる。したがって

$$X_{yRS} \Delta z = X_{yRS} v_p \Delta t \quad (2-1-16)$$

が Δt の間のRS層への剪断応力入力になる。論文[1]で定義した力 T は各時刻にモットに接する面積 A を通してRS層に入力する剪断応力の総和なので、(2-1-16)から

$$T = A X_{yRS} v_p \quad (2-1-17)$$

と書ける。(2-1-14)から、これは

$$T = a_{RS} A E_x(z_p) v_p \quad (2-1-18)$$

となる。

2. 2. 回転ステップ $\Delta \theta$ はプロトンの移動速度に依存しない

[1]の(3-3-6b)同様に、べん毛の回転角 θ は、 η を外液の粘性係数、 b をべん毛の形状に関係したパラメーターとして、

$$d\theta/dt = T/(b\eta) \quad (2-2-1)$$

で与えられる。これをプロトンが膜を通過して0から d まで動く時間に渡って積分する。[1]にならって T の積分を

$$I_T = \int T \, dt \quad (2-2-2)$$

と記す。(2-1-18)を入れると、

$$\begin{aligned} I_T &= \alpha_{RS} \int E_x(z_p(t)) v_p \, dt \\ &= \alpha_{RS} \int E_x(z_p(t)) (dz_p(t)/dt) dt \\ &= \alpha_{RS} \int E_x(z_p) dz_p \end{aligned} \quad (2-2-3)$$

となる。 $\int E_x(z_p) dz_p$ は場所による積分でもはや v_p に依らず、よってプロトンに対する駆動力(膜をはさんでの電位差やpH差)に依存しない。 I_T も同様である。この I_T を用い、(2-2-1)の左辺の積分を $\Delta\theta$ と記すと、

$$\Delta\theta = I_T/(b\eta) \quad (2-2-4)$$

となる。よって $\Delta\theta$ は、 I_T 同様に、プロトンの移動の速度、したがってプロトンへの駆動力に依存しない。

なお、各ステップ $\Delta\theta$ を良い時間分解能で観測すれば、(2-2-1)の $d\theta/dt = T/(b\eta)$ と(2-1-18)の $T = A \alpha_{RS} E_x(z_p) v_p$ 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。

(2-2-3)の右辺の被積分関数 $E_x(z_p)$ はプロトンが内向きに動くか外向きに動くかには関係なく z_p だけの関数であり、積分はプロトン移動の向きに関係なく図2の X_{yd} と X_{ys} の間の面積で決まる。したがって I_T と(2-2-4)式で与えられる $\Delta\theta$ はプロトンに移動の向きには関係しない。このことについては3.2節で議論する。

2. 3 力の釣り合いの条件

[1]の4節では、回転子が回転するときの各瞬間のエネルギーの供給と消費のバランスについて考えたが、前節の考察の結果、その中の式の係数に変化が生じたので、以下に実験との比較で問題となる点を修正する。[1]の4節の式は下記の式で置き換えていただきたい。

RS層は電解質溶液なので電場はなく、その状態は純粹に弾性的にを記述しても良いであろう。その剪断歪の各時刻における値を S と記す。(2-1-17)で定義された T はモットが回転子に接する面積 A を通過しての剪断応力入力(総和)なので、歪と応力の関係は S と T/A の関係になる。両者が比例するというのは良い近似であろうから、 c_{RS} を定数として

$$S = (T/A) / c_{RS} = T / (c_{RS} A) \quad (2-3-1)$$

と書ける。よって単位時間あたり A を通過してRS層に入力する弾性エネルギー W は

$A \int (T/A) dS$ すなわち

$$W = (1/(2c_{RS}A))T^2 \quad (2-3-2)$$

となる。なお、[1]の(4-1-1)式で与えた W の表式では $W = (v/(2c_{RS}A))T^2$ と v がついている。この v は W が何か速度が関係しているといった感じから挿入したパラメータで、根拠のはっきりしないものであった。今回の考察で、同じディメンジョンを持つパラメータとしてプロトンの移動速度 v_p が自然な形で理論に現れた。しかし v_p は(2-1-17)で T の表式に含まれており、(2-3-2)には陽に現れない。

回転子がステップ回転中 dt 秒間に $d\theta$ だけ回転するとすれば、その間のエネルギー消費量は、 r_R を回転子の半径として $Tr_R d\theta$ となる。(2-2-1)によって $d\theta/dt = T/(b\eta)$ なので、

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

となり、各時刻でのエネルギー消費 D は

$$D = (r_R / (b\eta)) T^2 \quad (2-3-4)$$

となる。 D を W で割ると、

$$D/W = \{2r_R c_{RS} A / (b\eta)\} \quad (2-3-5)$$

となる。 η_{kn} (kn : knee) を

$$\eta_{kn} = 2r_R c_{RS} A / b \quad (2-3-6)$$

で定義すると、(2-3-5)は

$$D/W = \eta_{kn} / \eta \quad (2-3-7)$$

となる。[1]で論じたように、供給されるエネルギー以上のエネルギー散逸はないから、 $D/W < 1$ でなくてはならない。よって力の釣合すなわち(2-2-1)の $d\theta/dt = T/(b\eta)$ が成り立つためには

$$\eta > \eta_{kn} \quad (2-3-8)$$

でなくてはならない。(3-3-6)に見られるように、 η_{kn} は v_p に依存しない。

2. 4 ω , ω_{kn} , η_{kn} , ω_{kn} のプロトンの通過頻度 n 依存

プロトンは 10^3 秒といった時間間隔をおいてポツンポツンとチャンネルを通過する。[1]では固定子を1秒間に通過するプロトンの数を n と記した。 n は膜をはさんでの電位差と化学ポテンシャルの差が大きいほど大きくなることが期待される。べん毛の回転速度 ω (radian/s) は

$$\omega = n \Delta \theta \quad (2-4-1)$$

で与えられる。上で論じたように $\Delta \theta$ は膜をはさんでの電位差や pH 差に依存しないので、回転速度 ω はもっぱら n を通して膜電位差や pH 差に依存することになる。

回転子の回転速度 ω は (2-2-4) の $\Delta \theta = T/(b\eta)$ と (2-3-6) の $\eta_{kn} = 2r_R c_{RS} A / b$ によって

$$\omega = n \Delta \theta = (n/T / (2r_R c_{RS} A)) (\eta_{kn} / \eta), \quad \eta > \eta_{kn} \quad (2-4-2)$$

と表せる。 $\eta = \eta_{kn}$ に対する ω を ω_{kn} と記すと、

$$\omega_{kn} = nI\eta / (2r_{RCRS}A) \quad (2-4-3)$$

となる。この ω_{kn} を使うと、(2-4-2)は

$$\omega / \omega_{kn} = \eta_{kn} / \eta, \quad \eta > \eta_{kn} \quad (2-4-4)$$

となる。或は

$$\eta \omega = \eta_{kn} \omega_{kn} \quad (2-4-5)$$

となる。(2-3-6)と(2-4-3)からは

$$\eta_{kn} \omega_{kn} = nI\eta / b \quad (2-4-6)$$

なる関係が得られる。(2-4-3)と(2-4-6)の右辺に現れるパラメーターは n 以外はプロトンの駆動力に関係しないから、 ω_{kn} と $\eta_{kn} \omega_{kn}$ は n を通してだけプロトン駆動力に関係する。

2. 5 n の膜電位差および pH 差依存

細胞内と外液の電位と pH をそれぞれ $\phi_{in}, \phi_{out}, pH_{in}, pH_{out}$ 、プロトンの化学ポテンシャルをそれぞれ Ψ_{cin}, Ψ_{cout} と記す。電位差 $\Delta \phi$ 、pH 差 ΔpH 、プロトンの電氣的ポテンシャルエネルギーの差 $\Delta \Psi_E$ 、化学ポテンシャルの差 $\Delta \Psi_C$ は次のように外液を基準にして定義する。

$$\Delta \phi = \phi_{in} - \phi_{out} \quad (2-5-1)$$

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

$$\Delta \Psi_C = kT \ln c_{in} - kT \ln c_{out} \quad (2-5-3)$$

ただし c_{in}, c_{out} は内液と外液における単位体積あたりのプロトンの数である。pH は mol/dm^3 で計ったプロトン濃度 $[H^+]$ を用いて $pH = -\log_{10}[H^+]$ で定義されるから、

$$\Delta pH = pH_{in} - pH_{out} = -\Delta \Psi_C / (kT \ln 10) \quad (2-5-4)$$

となる。

プロトンが固定子を通過する頻度を n とした。プロトン通過の駆動力は $-\Delta \Psi_E$ と $-\Delta \Psi_C$ であるが、論文[1]と[2]で考えたように、チャンネルは三層構造で、化学ポテンシャルの差がトンネル内に電場をつくるとすれば、プロトン移動に対するポテンシャル障壁はプロトンへの駆動力 $-\Delta \Psi_E$ と $-\Delta \Psi_C$ に対して異なるであろうから、 u_E と u_C を異なる定数とし、

$$n = -u_E \Delta \Psi_E - u_C \Delta \Psi_C \quad (2-5-5)$$

とおく。

$$p_\phi = eu_E \quad (2-5-6a)$$

$$q_{pH} = u_C / (kT \ln 10) \quad (2-5-6b)$$

で定数 p_ϕ と q_{pH} を定義すると、

$$n = p_\phi (\phi_{out} - \phi_{in}) + q_{pH} (pH_{in} - pH_{out}) \quad (2-5-7)$$

となる。

2. 6 プロトン通過の際になされる仕事

2.3節で論じたように、単位時間あたりにRS層に入力する弾性エネルギー W は、(2-3-2)の $W=(1/(2c_{RS}A))T^2$ で与えられる。(2-1-18)によると $T=a_{RS}AE_x(z_p)v_p$ なので、べん毛回転の各ステップあたりの W の積分 I_W は

$$I_W = \int W dt = (a_{RS}^2 A / (2c_{RS})) \int E_x(z_p)^2 v_p^2 dt \quad (2-6-1)$$

となる。右辺の積分中の v_p^2 の1つの v_p を dz_p/dt と書き換え、もう1つの v_p はプロトンへの駆動力 $-\Delta\Psi_E$ と $-\Delta\Psi_C$ に比例し z_p によらないという近似で積分の外に出すと、

$$I_W = (a_{RS}^2 A / (2c_{RS})) v_p \int E_x(z_p)^2 dz_p \quad (2-6-2)$$

となる。すなわちプロトン1個が膜を通過するときRS層に与えられるエネルギーは v_p に比例する。 v_p はプロトンへの駆動力 $-\Delta\Psi_E$ と $-\Delta\Psi_C$ に比例するとしたから、 I_W すなわちプロトン1個が膜を通過するときRS層に与えられるエネルギーはプロトンが膜通過の際に失う電気ポテンシャルと化学ポテンシャルに比例することになる。

3. 実験との比較

3. 1 ω , ω_m , $\eta_m \omega_m$ の膜電位差およびpH差依存

Fung and Berg[6]は *E. coli* を用い、ionophore gramicidin S を使って細胞が本来もっている膜をはさんでのpH差と電位差を0とし、人為的に加えた電位差 $\Delta\phi$ に対してべん毛の回転速度がどう変わるかを調べ、べん毛の回転速度 ω が $\Delta\phi$ に比例して変わることを観測した。[6]の引用文献にあるように、他の実験でも同じような結果が得られている。[6]のFig.4の一部を図3に示す。(2-4-1)により $\omega = n\Delta\theta$ であるが、 $\Delta\theta$ はプロトンに対する駆動力に

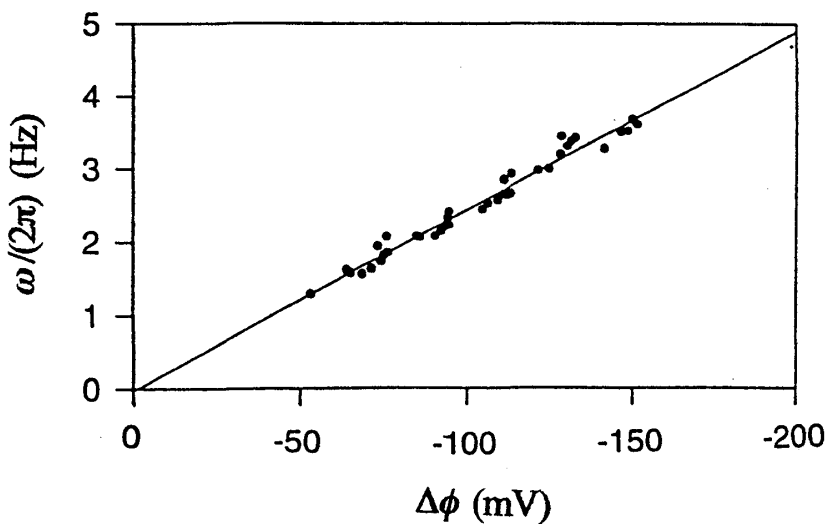


図3. 細胞膜をはさんでの電位差 $\Delta\phi$ の関数としてのべん毛の回転速度 $\omega/(2\pi)$ [6]。

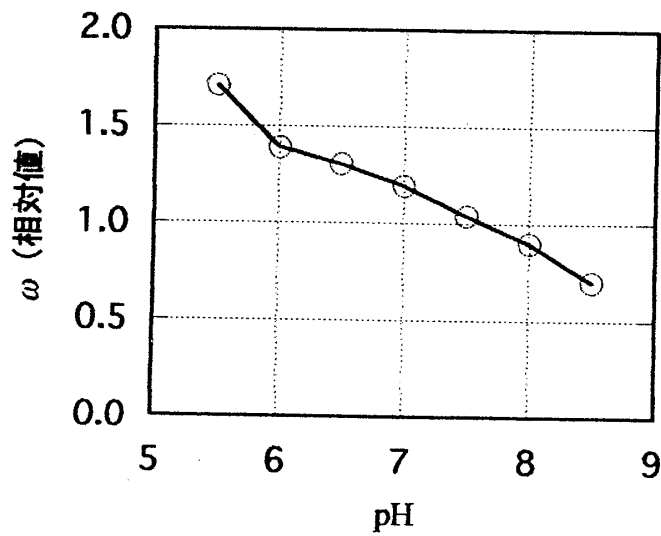


図4. 細胞外の pH の関数としてのべん毛の回転速度 ω [7].

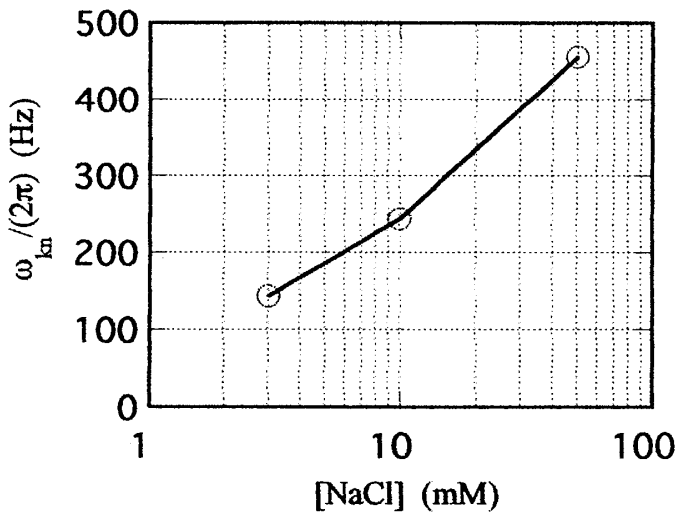


図5. トルクと回転速度の折れ曲がり点 (knee point) の回転速度 ω_{kn} と外液の NaCl 濃度の関係 [8].

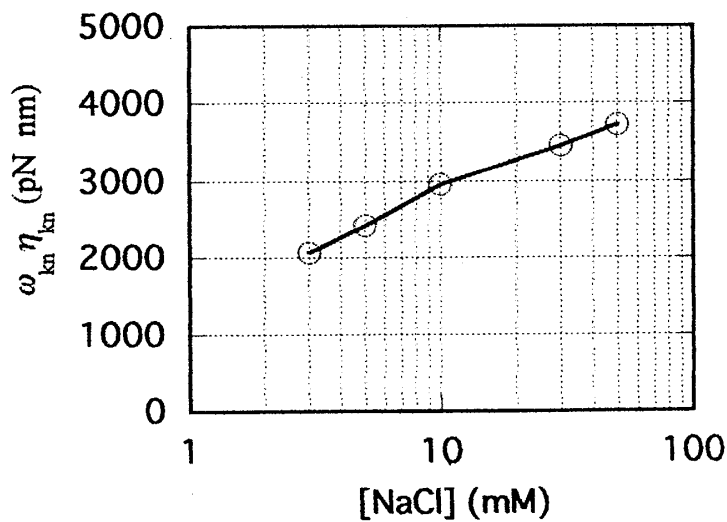


図6. 粘度の大きい場合 ($\eta > \eta_{kn}$) のトルク $\omega_{kn} \eta_{kn}$ と NaCl 濃度の関係 [8].

依存せず、 n は(2-5-7)で $\text{pH}_{\text{in}} - \text{pH}_{\text{out}} = 0$ とおくと $\Delta \phi$ に比例するので、図3の結果は理論的予想に合致している。

pH_{out} を変えると $\Delta \phi$ や pH_{in} が変わるので、(2-5-7)を総体的に検証するのは難しいようである。ただ $\Delta \phi$ や pH_{in} は pH_{out} に依存に対して従属的に変わるであろうから、 pH_{out} を増加させると、 $\omega = n\Delta \theta$ は(2-5-7)によって pH_{out} が増えるにつれ減少することが期待される。図4はManson et al.[7]のバクテリア *Streptococcus* を用いての観測結果であるが、べん毛の回転速度 ω は大体予想通りの変化をしている。

最近Sowa et al. [8]はプロトンの代わりにNaで駆動されるモーターを持つバクテリアを用い、外液のNaClを増やしたときのべん毛回転速度を調べた。トルクと回転速度の関係において折れ曲がりのおこる回転速度は我々のモデルでは $\omega_{\text{kn}} = nI_T / (2r_{\text{RCRS}}A)$ (2-4-3) となり、NaClの濃度には n を通してだけ依存するから、(2-5-3)と(2-5-5)によってNaClの濃度が増えるにつれ ω_{kn} が増大することが期待される。図5には[8]のFigure 4(b)から求めた ω_{kn} の値を $\ln[\text{NaCl}]_{\text{out}}$ の関数として示す。変化の傾向は予想と一致している。

Sowa et al. [8]はまたトルク(我々のモデルでは $\omega < \omega_{\text{kn}}$ で $\eta_{\text{kn}} \omega_{\text{kn}} = nI_T / b$ (2-4-6))を $[\text{NaCl}]_{\text{out}}$ の関数として求めている。図6は[8]のFigure 4(c)に与えられたデータを示す。 $\eta_{\text{kn}} \omega_{\text{kn}}$ も膜をはさんでの電気化学ポテンシャルの差には n を通してだけ依存するから、トルクはNaClの濃度が増えるにつれ増える筈で、実験結果もそのようになっている。

3. 2 べん毛の回転方向とプロトンの移動方向の関係

上記のように、Fung and Berg[6]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。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。論文[2]の5節でべん毛モーターの回転方向の制御機構について論じたが、モットの持つ分極 P_y が回転方向を決めていた。ここで膜電位差 $\Delta \phi$ に起因する電場を $E_{\phi z}$ と記すことにし、その P_y との相互作用について考えよう。(2-1-2)式でヘルムホルツの自由エネルギー A の x_y に関係した部分の表式を与えたが、同様に、 y_z に関係した部分 A' は

$$A' = (1/2)c_3 y_z^2 + a_5 y_z P_y P_z + (1/2)\chi_3 P_z^2 + (1/2)\chi_2 P_y^2 \quad (3-2-1)$$

となるであろう。 $\Delta \phi = -120 \text{ mV}$ [3]とし、膜厚 d を 7 nm とすると、 $E_{\phi z} = 120 \text{ mV} / 7 \text{ nm} = 1.7 \times 10^7 \text{ V/m}$ となる。これはかなり大きな電場であり、これが誘起した P_z が(3-2-1)の $a_5 y_z P_y P_z$ を通して P_y とかなり強く相互作用する可能性がある。 P_y を含むべん毛の回転方向の制機構は普通の生理条件下での $E_{\phi z}$ の存在を前提にしてデザインされているであろうから、 $E_{\phi z}$

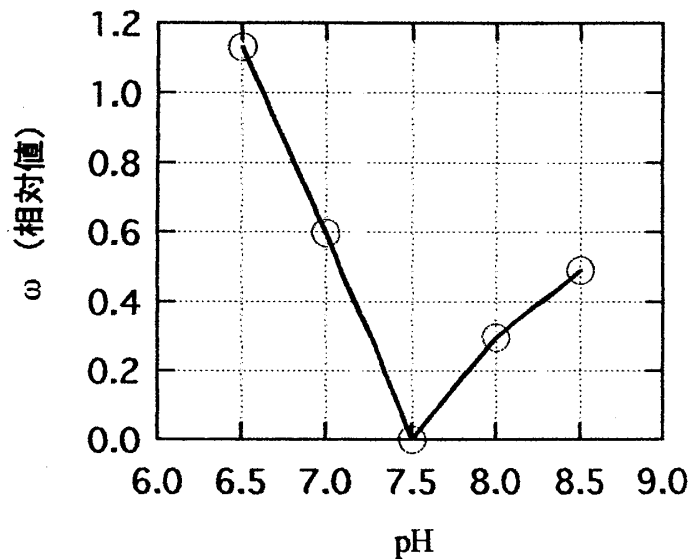


図 7. べん毛の回転速度 ω と pH の関係[7]。プロトンの移動は pH < 7.5 で内向き, pH > 7.5 で外向き。

が 0 もしくは外向きになると, (ionophore gramicidin S による膜の損傷の影響もあり,) べん毛の動作が不安定になるのではないと思われる。

Manson, et al.[7]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きを変え, べん毛の回転を観測した。図 7 にはその実験結果を示す。プロトンの移動の向きは pH = 7.5 以下では内向き, 以上では外向きである。図 7 でべん毛の回転速度 ω は常に正で, 大体 $|\text{pH} - 7.5|$ に比例して増大している。これは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す。2.2 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 7 のような観測結果はこの結論を支持している。

4. まとめ

2.1 節で示したように, モットが各時刻に出力する剪断応力はプロトンの移動速度 v_p に比例する(2-1-18)。その結果として, 2.2 節で論じたように, プロトン 1 個のトンネル通過が引き起こすべん毛回転のステップ $\Delta \theta$ は, プロトンに対する駆動力つまり膜をはさんでの電位差 $\Delta \phi$ や pH 差に依らず一定となる。3.1 節で示したように, これから導かれる結論は実験結果をよく説明する。

2.2 節の末尾で論じたように, $\Delta \theta$ はプロトン移動の向きに依存しない。3.2 節で述べたように, 実験結果はこの結論を支持している。

上記のようにモットが各時刻に出力する剪断応力はプロトンの移動速度 v_p に比例する。2.6 節で論じたように, このことからプロトン 1 個が膜を通過の際にモットから回転子に送

られるエネルギーは v_p に比例することになる。 v_p はトンネル内の電場に比例するから $\Delta\Psi_E$ や $\Delta\Psi_C$ に比例する。従ってプロトン1個の通過の際にモットから回転子に送られるエネルギーは $\Delta\Psi_E$ や $\Delta\Psi_C$ に比例することとなる。これはエネルギー論的に妥当な結論である。

謝辞

有益なコメントをいただいた阪大生命機能研究科の難波啓一教授に感謝する。

引用文献

1. 三井利夫：物性研究 **79**. No.2 (2003) 154-175.
2. 三井利夫：物性研究 **80**. No.3 (2003) 451-470.
3. H. C. Berg : Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **355** (2000) 491-501.
4. T. Mitsui : Subchapter 4.5 Ferroelectrics and Antiferroelectrics, Subsection 4.5.1.4. in Springer Handbook of Condensed Matter and Material Data, Springer-Verlag (eds. W. Martienssen and H. Warlimont) to be published in 2004.
5. 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, Gordon & Breach (1976) Chapter II.
6. D. C. Fung and H. C. Berg: Nature **375** (1995) 809-812.
7. M. D. Manson, P. M. Tedesco and H. C. Berg: J. Mol. Biol. **138** (1980) 541-561.
8. Y. Sowa, H. Hotta, M. Homma and A. Ishijima: J. Mol. Biol. **327** (2003) 1043-1051.

前論文の誤字訂正

論文[2]には次のような誤りがあり、訂正させていただく。

p.6 の下から 10 行目と 11 行目で, 0.35 nm は誤りで, 正しくは 3.5 nm。

p.8 の U の表式(4.4)式で, 4π は正しくは 8π 。

p.9 の U_{\max} の表式(4.7)式で, 4π は正しくは 8π 。 2π は正しくは 4π 。

p.9 の(4.8)式で, 2π は正しくは 4π , $-6kT$ は正しくは $-3kT$ 。

p.9 の(4.9)式で, $64kT$ は正しくは $67kT$ 。