The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	バクテリアべん毛モーター
Author(s)	大沢, 文夫
Citation	大阪大学低温センターだより. 1983, 41, p. 4-8
Version Type	VoR
URL	https://hdl.handle.net/11094/8054
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

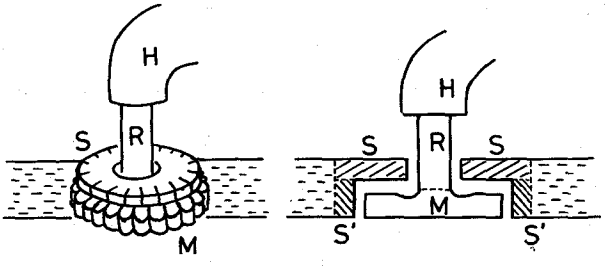
https://ir.library.osaka-u.ac.jp/

The University of Osaka

バクテリアべん毛モーター

基礎工学部　　大　沢　文　夫　（豊中　4780）

大腸菌などのバクテリアはらせん状のべん毛をもっており、それをねもとにあるモーターによって回転させて泳ぐ。べん毛のねもとには２枚の円盤状構造がついている。円枝の直径は約２０ nmで放射状に１０数ケの蛋白質分子らしい構造が並んでいる。第１図は電子顕微鏡写真にもとづいて画かれたべん毛モーターの想像図である。



（ななめ上から）　　（断　面　図）

第１図　べん毛のねもととモーターの電子顕微鏡にもとづく想像図。

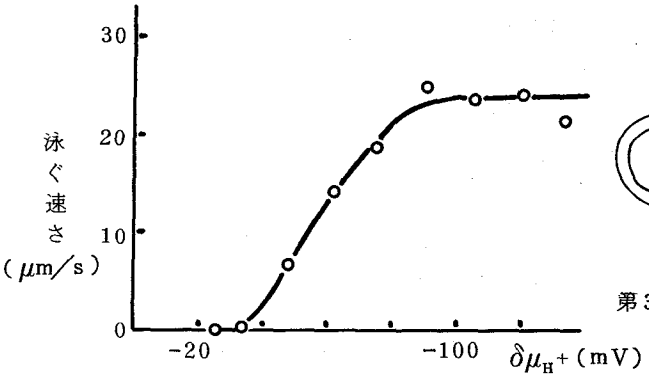
H，R：べん毛のねもとのそれぞれフック、ロッドとよばれる構造

M：M－ring、Rに結合している

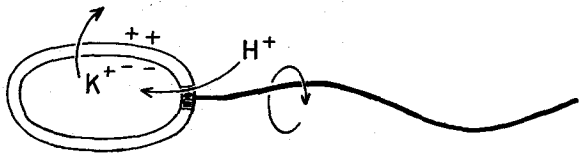
S：S－ring、膜に固定されている

M－ringとS－ringとの間、またはM－ringとS′の部分との間に回転力を生じると考えられる。

このモーターは水素イオンH^+すなわちプロトンの細胞外から内への電気化学ポテンシャル差による流れによって回転する。バクテリアを飢餓状態にして自らは泳げなくした状態で、人工的に細胞内外にプロトンの電気化学ポテンシャル差を与えると、バクテリアは泳ぎだす。それには、細胞外のpHを下げる。また細胞内が外に対して負になるように電位差を作る。普通、細胞膜がK^+を透過しやすくなるようにバリノマイシンという薬を入れ、外のK^+の濃度を下げ内外にK^+の拡散電位差を作る。このようにして、バクテリアを泳がせたときの泳ぎの速さとプロトンの電気化学ポテンシャル差との関係は第２図のようになった。[1] この実験では第３図に示すように外から内へプロトンが流入し、内から外へK^+が流出



第２図　電気化学ポテンシャル差$\delta\mu_{H^+}$と泳ぐ速さとの関係。



第３図　バクテリアべん毛モーターの、人工的に作ったプロトンの電気化学ポテンシャル差$\delta\mu_{H^+}$による回転。

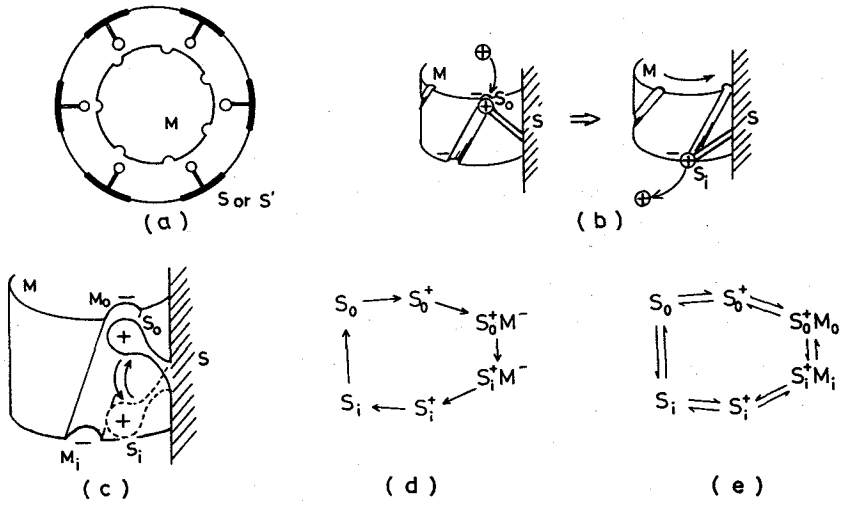
し、次第にプロトンの電気化学ポテンシャル差が消滅し、バクテリアはまもなく停止する。

図に示すように、べん毛モーター回転のために必要なプロトンの電気化学ポテンシャル差のしきい値は約３０mVである。これは枯草菌でえられた結果であるが、別の菌ではしきい値は１０mV以下であった。[2] ポテンシャル差が小さくて回転の速さがおそくなっても、モーターはぎくしゃくせずにスムーズに回転する。またモーターはプロトンの電位差によるエネルギーと濃度差によるエントロピーとをほぼ同等に自由エネルギーとして回転のエネルギーに変換する。

アルカリ性の外液の中でよく増殖するバクテリアがいる。pHが１０でも活発に泳ぐ。このとき外液のプロトンの濃度は非常に低く、細胞内外にプロトンの電気化学ポテンシャルの大きな差を作ることはむつかしい。ゆえにこのバクテリアはプロトンの流れではなく別のものを利用してモーターを回転させているのではないか。実験の結果外液にNa^+を入れないと泳げないことがわかった。細胞内外のNa^+の電気化学ポテンシャル差によってモーターを回転する。この場合も、電位差とNa^+の濃度差がともにモーター回転の力になる。[3]

べん毛モーターの回転メカニズムはわかっていない。いろいろのモデルが提出されている。ここで、モーター回転のメカニズムはTight Coupling型か、Loose Coupling型か、どちらであるか?[4,5] という問題を考えよう。プロトンの流れとモーターの回転との間のCouplingがTightがLooseか?

純力学的メカニズムはTight Couplingの考えにつながる。



第４図　べん毛モーター回転のメカニズムのモデル。

内筒（M-ring）と外筒（S-ring）との間に回転力を生じる。両ringにそれぞれ多数のM-site、S-siteがあって向き合っている(a)。M-ring上にななめに一の電局をもったM-siteのみぞがある。S-ringからでているS-siteが上下２つの位置S_0, Siをとる。(b)の場合は+を結合したS-siteのS_0からSiへの運動とM-ringの回転とがtight couplingしている。S-siteは(d)のサイクルを一方向へまわる。(c)の場合はloose couplingを想定して、S-siteは(e)のようなサイクルをゆききしながら平均的に一方向にまわる。ゆききの速さはモーターの回転よりかなり速い。$S_0{}^+M_0$とSi^+ Miそれぞれのポテンシャルの谷の位置がM-ring上で少しずれているので、平均的にトルクがでる。

第4図b）はべん毛モーターのTight Coupling型メカニズムの1例である。プロトン1ケの流入に伴うモーター回転の角度は、モーター回転の速さによらず一定である。この角度を2～3°として電位差を100mVとすると、発生するトルクは10^{-12}～10^{-11} dyne・cmという実測値のオーダーとなる。べん毛及びべん毛モーターは小さくてもべん毛1のうける粘性抵抗にくらべて慣性は無視でき、モーターの回転の速さが一定であることは、発生するトルクが時間的に一定であることを意味する。ゆえに第4図a）のような手(S)とみぞ(M)が多数、円板の周囲にそって並び、それらがつぎつぎに順序よく相互作用すると考えなければならない。モーター1回転当り流入するプロトンの個数は10^2のオーダーでこれも実測から期待されている値である。

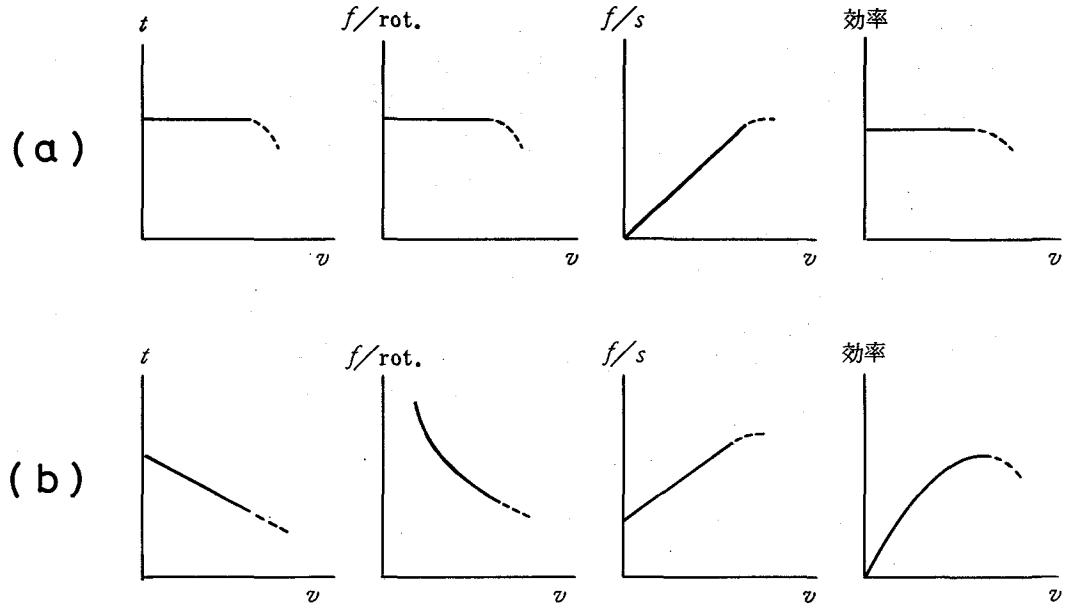
外液の粘度を上げるとバクテリアの泳ぐ速さはほゞ粘度に逆比例して減少する。これはトルクが速さによらず一定、モーター1回転当りの仕事量も速さによらず一定であることを意味する。このことを理解するのに、純力学的モデル、すなわちTight Couplingメカニズムは適している。

問題はb）のTight Couplingの場合、電位差ではなく濃度差というエントロピーによってモーターを回転させるとどうなるかである。このとき、プロトンがモーターに結合したり解離したり、またプロトンがモーターの中を外から内へ流れたり、逆むきに流れたりすることを考えざるをえないのではないか。もし、プロトンの流れとモーターの回転とがTight Couplingならば、モーターの回転はプロトンのゆききとともにゆらがなければならない。しかし、実際のモーターは濃度差が小さくて回転がおそくてもあまりゆらがないという。そうするとプロトンのゆききの平均化された後の流れによってモーターが回転すると考える方がよい。プロトンの流れとモーター回転とはLoose Couplingではないか。第4図c）はそういう考えによってb）のメカニズムを改めたものである。トルクは、プロトンのゆきき、円板から出ている手のゆききについて平均化したあとで平均力として出てくる。

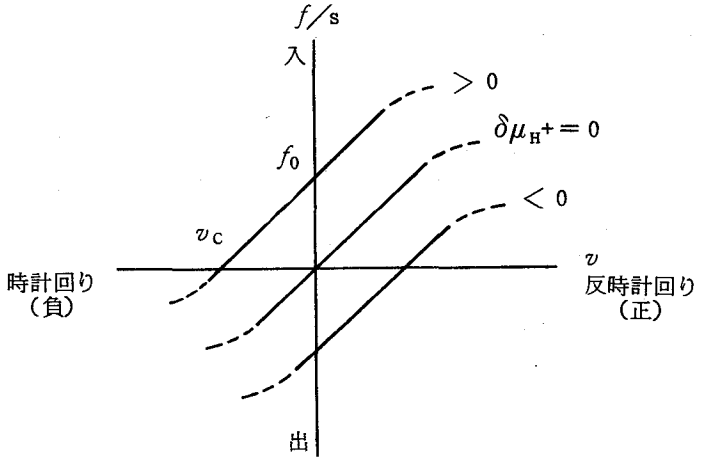
熱ゆらぎのエネルギーと同じ程度の大きさの自由エネルギーでもそれをスムーズに仕事に変えることができるには、Loose Coupling型でなければならないのではないか。ところが、Loose Couplingにすると、べん毛モーターにそれが発生するトルクと逆むきのトルクを外から加えてモーターの回転を止めたときも、プロトンは流れてしまう。このとき仕事はしていない。すなわちエネルギー変換の効率はゼロである。Loose Couplingにしてしかも常にエネルギー変換の効率を高く保つことは不可能である。生きものはTightとLooseのどちらのメカニズムをえらんだであろうか。モーターを外力でとめたときのプロトンの流れはまだ測られていない。

Loose Couplingメカニズムにすると、モーターの回転の速さによらず一定のトルクを発生させるのは難しい。モーターが回転するとプロトンのゆきき、手のゆききのはやさとの関係で、回転のはやさに比例して発生するトルクは小さくなる。第5図a）とb）はTightとLoose、2つの場合についてのプロトンの流れやトルクと回転のはやさとの関係の比較である。

Tight、Looseどちらの場合にしても、逆むきのエネルギー変換が考えられる。モーターを外力によって回転させたとき、プロトンはどう流れるかである。たとえばプロトンの電気化学ポテンシャル差があるとき、モーターを逆回転させて、ポテンシャル差に逆らってプロトンをくみ出すことができるか。第6図は第4図c）のLoose Coupling型メカニズムの場合に期待される関係である。モーターの外力による逆回転の速さがある限度をこえると、プロトンを汲みだすことができるはずである。この実験はまだ行われていない。



第5図　(a) Tight Coupling と (b) Loose Coupling それぞれの場合についての、モーター回転速度 v と発生トルク t、プロトン流入 f（1回転あたりと単位時間あたり）、効率との関係（$\delta\mu_{H^+}$ は一定に保つとする）。



第6図　モーターの回転とプロトンの流れとの関係（Loose Coupling の場合）。
$\delta\mu_{H^+} > 0$ でモーターが正回転しているとき、逆向きの外力によってモーターを止めてもプロトンは f_0 だけ流入する。
さらに逆向きの外力を増しモーターを v_C の速さで逆速させると、$\delta\mu_{H^+}$ にさからって、プロトンを汲み出すことができる。

参考文献

1) J. Shioi, S. Matsuura & Y. Imae, J. Bacteriol. **144** (1980) 891

2) M. Manson, P. Tedesco & H. Berg, J. Mol. Biol. **138** (1980) 541

3) N. Hirota, M. Kitada & Y. Imae, FEBS Lett. **132** (1981) 278

4) F. Oosawa & J. Masai, J. Phys. Soc. Jpn. **51** (1982) 631

5) 大沢文夫. 応用物理, **51** (1982) 1366

くわしい文献リストは4) にある。

(バクテリアはべん毛モーターの回転方向をときどき自発的にあるいは外からの情報によって切換える。モーター回転のメカニズムを考えるとき、回転方向切換のメカニズムも考えなければならない。)