

近接して回転する二本の細菌べん毛間に作用する 流体力とべん毛の変形に関する数値解析

Numerical Analysis of the Fluid Force Acting on Two Bacterial Flagella Rotating in Close Proximity and Their Deformation

○学 神田 将志 (鳥取大), 正 中井 唱 (鳥取大), 正 後藤 知伸 (鳥取大)

Masashi KANDA, Tonau NAKAI, Tomonobu GOTO

Tottori University, 4-101 Koyama minami, Tottori, Tottori, 680-8552 Japan

Key Words: Helical flagella, Bundling, Bacterium, Computational fluid dynamics, Structural analysis

1. 緒言

大腸菌やサルモネラ菌などの周毛性と呼ばれている細菌は、菌体の周りにらせん型のべん毛繊維が数本生えている。べん毛の付け根の部分にはべん毛モータと呼ばれる回転駆動部が存在し、べん毛繊維はべん毛フックと呼ばれる柔軟な継ぎ手を介してモータに接続されている。遊泳する際には、回転モータの軸をべん毛から菌体方向に見て反時計周りに回転させ、バンドルと呼ばれるらせん型の束を形成し遊泳する。このとき菌体は回転モータの反作用のトルクにより、べん毛とは反対方向に回転する。

べん毛のバンドル形成の要因は、らせん型のべん毛が回転することによって生じる流れ場⁽¹⁾や菌体の回転の影響⁽²⁾によるものだと考えられている。しかし、バンドル形成時のべん毛に作用する流体力やその変形についての知見は少なく、力学的詳細は明らかになっていない。そこで本研究では、二本のらせん型べん毛が低レイノルズ数流れにおいて近接して回転する数値解析を実行することで、バンドル形成過程におけるべん毛の変形について考察する。べん毛の回転、菌体の回転、それぞれの効果によるべん毛の変形を調査した。

2. 解析方法

解析モデルは図1に示すような細菌のべん毛を模擬したものである。べん毛の寸法は、実験により観測された⁽³⁾ビブリオ菌のべん毛の平均的な値を採用した。モデルの寸法はべん毛全長 $5.02 \mu\text{m}$ 、べん毛太さ $0.032 \mu\text{m}$ 、波長 $1.37 \mu\text{m}$ 、ピッチ角 34.3° であり、このときらせん半径は約 $0.149 \mu\text{m}$ となる。べん毛モデルは左巻きのらせんであり、両端の形状は半球になっている。

二本のべん毛モデルはらせん軸間の距離が $0.5 \mu\text{m}$ となるように z 軸に対して平行に位置させた。回転方向は二本とも同方向でらせん軸周りに $+1 \text{ rad/s}$ とする。細菌はバンドル形成時、菌体先頭にして遊泳する。左巻きのらせんが $+z$ 向きの角速度を持つように回転すると、らせんの波が $+z$ 方向に伝播し、流体を $+z$ 方向に押し出すため、べん毛モデルはその反力として $-z$ 方向の推進力を受ける。そこで菌体の存在による流れ場の変化を定性的に表現するために、円板を $-z$ 方向側のべん毛先端部分に近づけて解析を行う。円板の大きさは菌体の太さとほぼ同じで直径 $0.9 \mu\text{m}$ 、厚さ $0.05 \mu\text{m}$ である。円板とべん毛の両者の間隔はべん毛モデルの $-z$ 方向側の先端 (半球部分も含む) から $0.15 \mu\text{m}$ の位置とした。また円板の中心位置は二本のらせん軸から等距離にある。らせん型の細菌べん毛が作る流れのレイノルズ数は代表速度を周方向速度とし、代表長さをらせん型の素線の直径としたとき、

およそ 10^6 である。

菌体を回転させる解析の場合、本来べん毛は菌体に接続されていることを考慮し、円板の回転に追従し、べん毛モデルも回転する。このとき円板はその中心点周りに回転させる。

図2は二本のべん毛モデルの位相関係を示している。位相は $-z$ 方向側のらせん先端部分 (図2の破線部) かららせん軸に下ろした垂線と x 軸とのなす角で定義する。モデル1の位相を φ_1 、モデル2の位相を φ_2 とすると、図2は $(\varphi_1, \varphi_2) = (0^\circ, 90^\circ)$ の位相関係を示している。計算を行う上でモデル1の位相は 0° で固定し、モデル2の位相は 90° ずつ変化させて計算を行う。つまり $(\varphi_1, \varphi_2) = (0^\circ, 0^\circ), (0^\circ, 90^\circ), (0^\circ, 180^\circ), (0^\circ, 270^\circ)$ の4パターンの定常計算を行った。

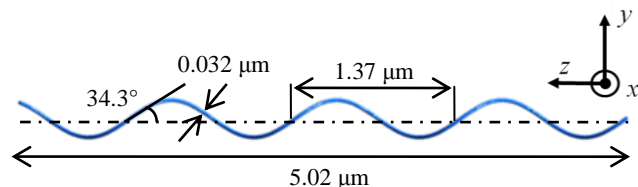


Fig.1 Model of the bacterial flagella.

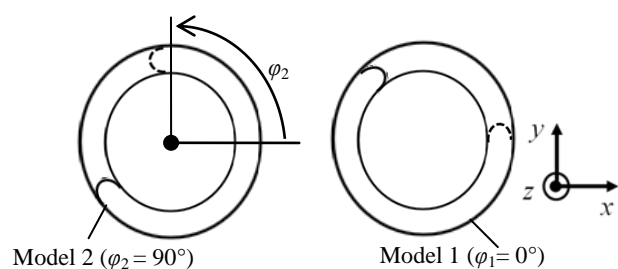


Fig.2 Phase relationship of the two model flagella.

流体解析には ANSYS 社の ANSYS CFX、構造解析には ANSYS Mechanical を用いた。流体解析の際、二本のべん毛モデルは静止流体中で回転させる。そこで静止流体を表す計算領域を一辺の長さが $200 \mu\text{m}$ の立方体とした。流体解析により計算された、べん毛モデルの表面に働く力を ANSYS 内でリンクさせ、ANSYS Mechanical に転送する。転送された力を荷重条件として構造解析を実行する。構造解析の際、べん毛先端 (半球部分) と円板は固定する。べん毛モデルの剛性値は根元から $1/2$ ピッチ分のヤング率を $1.47 \times 10^9 \text{ Pa}$ とし、それ以外の部分の値は $1.47 \times 10^{13} \text{ Pa}$ とした。ポアソン比の値はべん毛全体で 0.34 とした。べん毛フックの柔軟性を考慮し

て根元部分のヤング率を小さくし、それ以外の部分は剛体に近い状態で計算を行う。構造解析実行後、変形したべん毛モデルの節点座標（計算メッシュの格子点）の位置から傾き角度を計測する。角度の定義は図3に示すように、変形後のモデルを xy 平面に投影したときのらせん軸と x 軸とのなす角度を ψ とし、らせん軸と z 軸との角度を θ とする。計測した ψ, θ の方向に剛体のべん毛モデルを傾けて再度流体解析と構造解析を実行する。この手順を繰り返し実行することで、べん毛の変形の過程をたどる計算を行う。

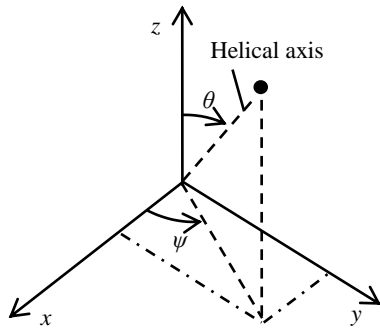


Fig.3 The definition of the angles.

3. 解析結果

3.1 べん毛の回転の効果

べん毛の回転による効果を検証するために、菌体の角速度は 0 rad/s とし、べん毛モデル二本だけを $+1 \text{ rad/s}$ で軸周りに回転させる。1回のステップで4パターンの定常計算を実行し、各パターンにおいて ψ と θ を求める。次のステップのモデルの傾き角度は4パターンの定常計算で得られた角度を平均した値 (ψ_{ave}, θ_{ave}) を用いる。この手順により得られた、初期配置（二本のモデルを z 軸対して平行に配置した状態）から12ステップ分計算後のモデルの傾き角度を図4に示す。モデル1の角度を $\psi_{ave1}, \theta_{ave1}$ 、モデル2の角度を $\psi_{ave2}, \theta_{ave2}$ とすると、二本のモデルは12ステップ計算後には $(\psi_{ave1}, \theta_{ave1}) \approx (113.11^\circ, 21.41^\circ)$ 、 $(\psi_{ave2}, \theta_{ave2}) \approx (329.71^\circ, 8.35^\circ)$ となった。

傾き角度より二本のモデルの変形の過程を考察すると、初期ステップでは、二本のモデルは双方の回転によって生じる流れ場の影響により、モデル1は $+y$ 方向、モデル2は $-y$ 方向に主に変形する。2ステップ目からは ψ 方向の角度が増加していくことから、 y 方向への変形に加えて、 x 方向にも変形していくことが確認できる。計算ステップを重ねていくに連れて、モデル1は $+y$ 方向に変形しつつ $-x$ 方向に変形する。一方でモデル2は $-y$ 方向に変形しつつ $+x$ 方向に変形する。つまり二本のモデルは、位置関係を考慮すると、お互いのモデルが振れる方向に変形していく。

3.2 菌体の回転の効果

べん毛の回転と同様に菌体の回転の効果を検証するために、べん毛の軸周りの回転速度は 0 rad/s とし、円板のみを回転させる。円板を -0.1 rad/s で回転させたとき、初期配置から1ステップ計算後のべん毛モデルの傾きの様子を図5に示す。二本のモデルの傾き角度は、それぞれ $(\psi_1, \theta_1) \approx (90.35^\circ, 2.93^\circ)$ 、 $(\psi_2, \theta_2) \approx (270.29^\circ, 3.14^\circ)$ となった。円板の回転に伴って、二本のべん毛モデルは $-z$ 向き（ $+z$ 方向から見たときに時計回り）の角速度を得る。回転するに従って、べん毛モデルは流体からは反対方向の力を受けるため、初期配置においては、モデル1は $+y$ 方向、モデル2は $-y$ 方向に主に変形する。この後計算ステップを重ねていくと、回転に伴う流体力によりモデル1は $+y$ 方向に変形しつつ $-x$ 方

向に変形する。一方でモデル2は $-y$ 方向に変形しつつ $+x$ 方向に変形していくと考えられる。つまり、べん毛の回転による変形と同様に二本のモデルはお互いのモデルが振れる方向に変形していくと考えられる。また構造解析により、円板の回転速度がべん毛モデルの回転速度の $1/10$ 程度のときに両者の回転に伴うべん毛モデルの変形量は同程度になることが分かった。実験による観察からべん毛の回転速度は菌体の $15\sim 25$ 倍程度⁽³⁾と見積もられているため、本解析で得られた結果から、菌体の回転は少なからずべん毛の変形に寄与すると考えられる。

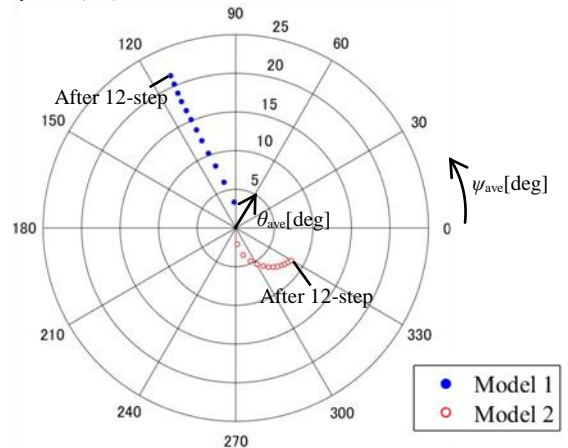


Fig.4 Average tilt angle by 12-step calculations.

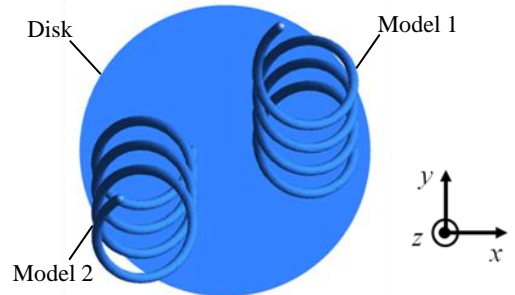


Fig.5 The tilt of the model flagella after 1-step calculation.

4. 結言

低レイノルズ数流れにおいて近接して回転する二本のらせん型べん毛の数値解析を実行し、バンドル形成過程におけるべん毛の変形を調査した。べん毛の剛性はフックの部分考慮し、根元付近だけを柔軟にしたモデルで計算を行った。べん毛、菌体、それぞれの回転の効果より二本のべん毛モデルはお互いのモデルが振れる方向に変形していくことが分かった。また菌体の回転速度がべん毛の回転速度の $1/10$ 程度のときに両者の回転に伴うべん毛の変形量は同程度になることが分かった。

本研究では時間経過やべん毛の剛性値（ヤング率）などを無視して計算を行っている。べん毛のより詳細な変形過程を調査するためには、今後べん毛の剛性値を考慮し、時刻歴を追った流体と構造の連成解析を行う必要がある。

文献

- (1) Robert M. Macnab, "Bacterial flagella rotating in bundles: A study in helical geometry", Proc. Natl. Acad. Sci. USA, Vol.74, No.1, pp.221-225, January 1977, Biophysics.
- (2) Thomas R. Powers., "Role of body rotation in bacterial flagellar bundling", Phys. Rev. E Vol.65, 040903(R).
- (3) 後藤知伸, 益田晋也, 寺田和将, 高野泰齊, "細菌の遊泳運動の観察と境界要素解析の比較", 日本機械学会論文集, (B編), 67巻, 654号, pp.330-335, (2001-2).