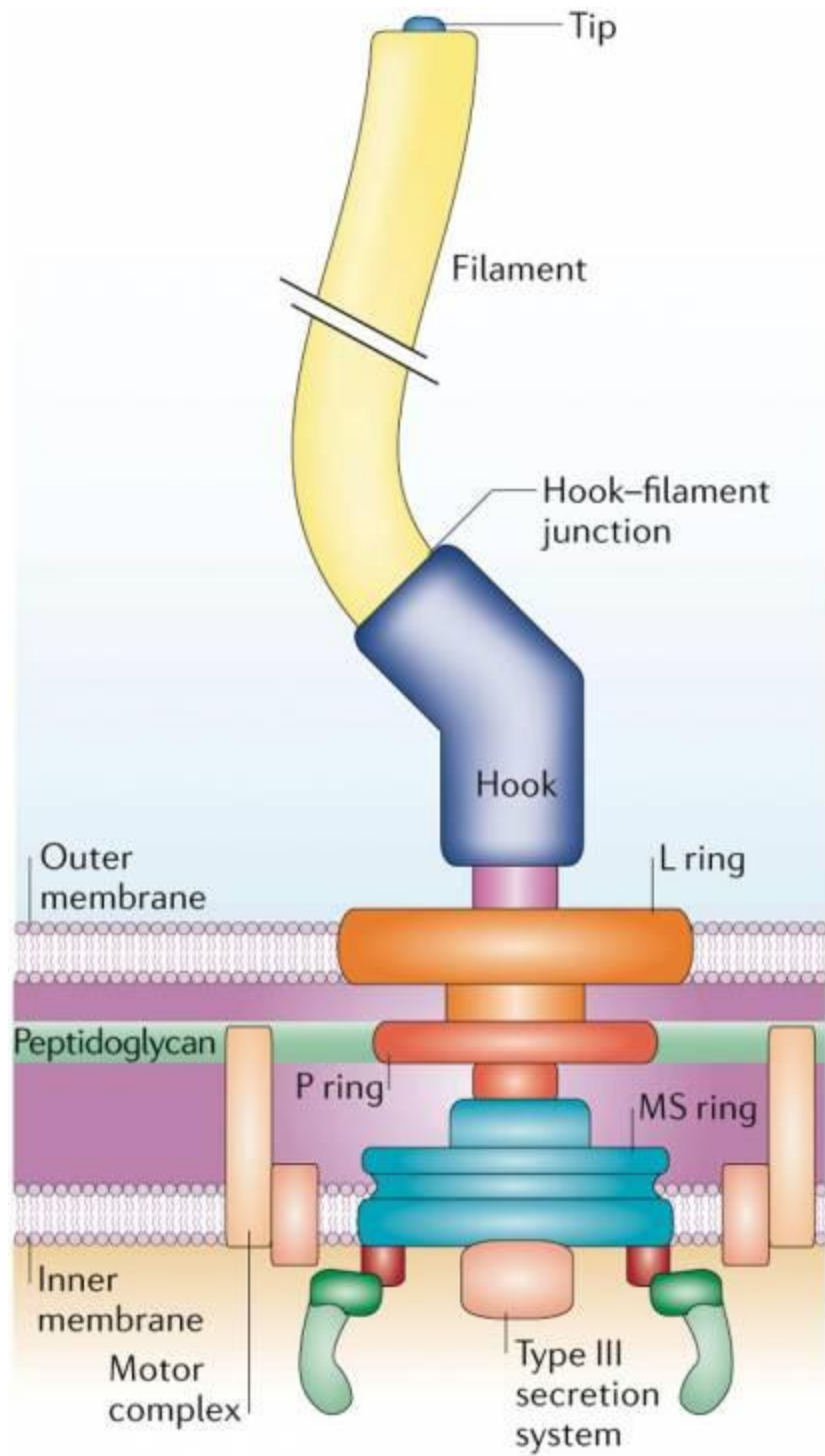


باسمه تعالی

تدوین محمودرضا قاسمی

تاژک باکتریایی

تاژک باکتریایی یک ماشین در ابعاد نانو به قطر  $45 \times 10^{-9}$  با سیستم سرعت با چرخش بالا، سیستم شتاب دهنده و سیستم ترمز می باشد که از 40 پروتین تشکیل شده است که نشان دهنده صحیح نبودن بحث فرگشت ( داروینیسیم) در همه جانداران است زیرا در اینجا طراحی هوشمندانه صورت گرفته که احتمال انتخاب طبیعی آن تقریبا صفر است و بر این مبنا می باید طراح و مهندس هوشمندی داشته باشد.



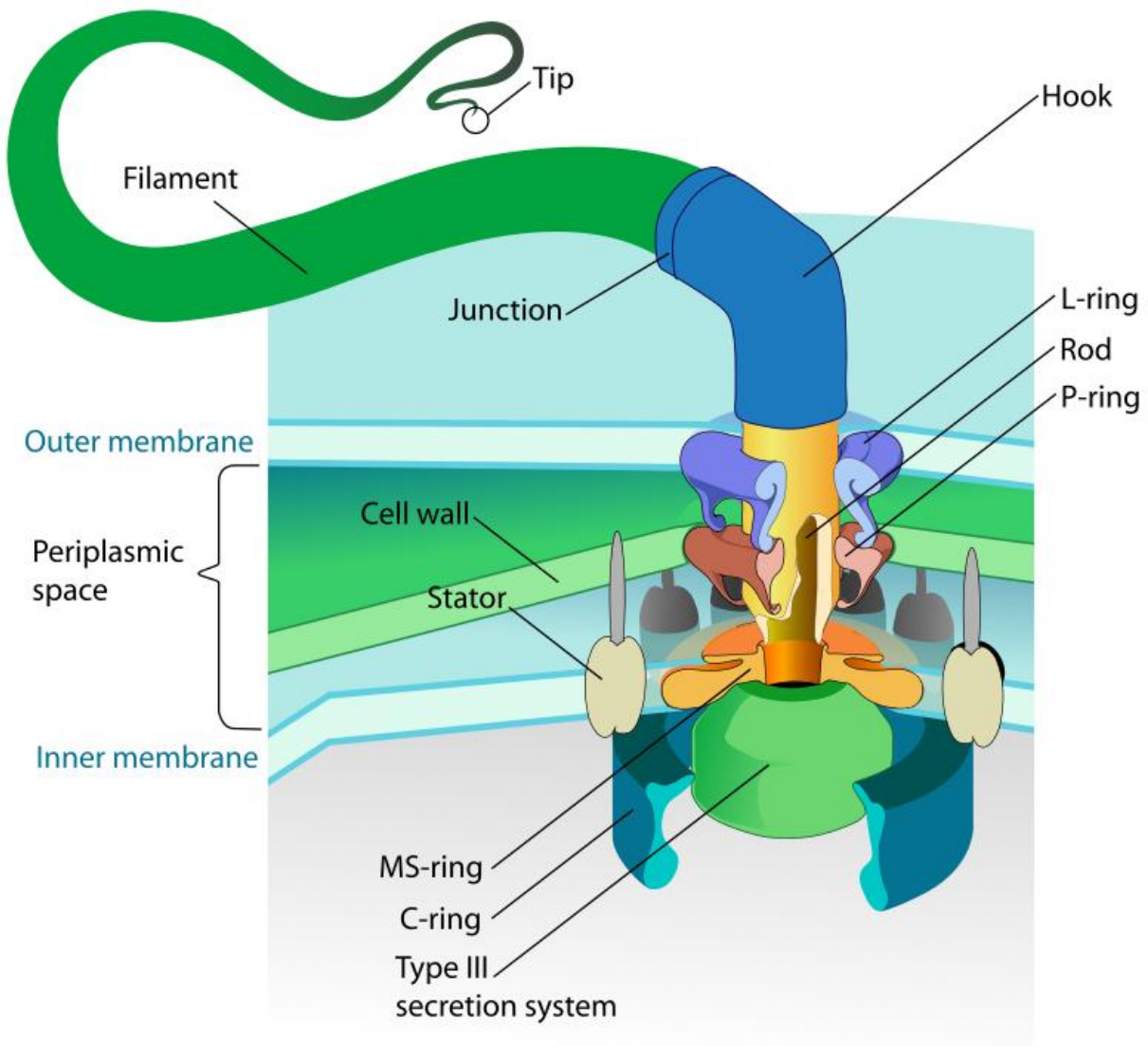
Copyright © 2006 Nature Publishing Group  
**Nature Reviews | Microbiology**

حرکت در اکثر گونه های باکتریایی توسط ماشین مولکولی پیچیده ای به نام تاژک انجام می شود که در آن مقدار بسیار زیادی پروتئین مختلف به کار رفته است که اصلی ترین آنها پروتئین فلاژین می باشد. این نانو ماشین حیرت آور تا 300 دور بر ثانیه چرخش دارد و نیروی گشتاور آن برابر با 1400 پیکونیوتن نانومتر بر ثانیه (1400 piconewton-nms) می باشد. طول تاژک از پیلی بلند تر بوده و دارای حرکت است .

حتی پیلی جنسی (F Pillus) هم که یکی از بزرگترین پیلی هاست به بلندی تاژک نیست.

تاژک دارای سه بخش اساسی است:

(1) بخش بازال (2) هوک یا قلاب (3) فیلامنت یا رشته.



## 1) جسم بازال یا پایه ( basal ) :

این بخش درون غشاء سیتوپلاسمی باکتری قرار دارد و مسئول اتصال تاژک به باکتری می باشد ، بخش موتوری تاژک که باعث چرخش تاژک می شود نیز در قسمت بازال قرار دارد.

بخش بازال از حلقه های متعددی تشکیل شده است که تعداد این حلقه ها در باکتری های گرم مثبت و گرم منفی متفاوت است به طوریکه در باکتری های گرم مثبت تعداد آنها 2 عدد و در گرم منفی ها تعداد آنها 4 عدد است. نحوه ی قرار گیری حلقه های تاژک در باکتری های گرم منفی به این صورت است که در سمت داخلی غشای سیتوپلاسمی حلقه ی M قرار دارد و سمت خارجی غشاء سیتوپلاسمی حلقه ی S وجود دارد. گاهی این دو حلقه را با یکدیگر به نام حلقه ی M\_S می نامند.

حلقه ی دیگر حلقه ی P می باشد که در فضای پری پلاسمی دیواره سلولی و به طور مشخص درون پپتیدوگلیکان باکتری قرار دارد.

خارجی ترین حلقه بخش بازال تاژک ، حلقه ی L می باشد که در غشاء خارجی باکتری قرار دارد . همانطور که انتظار می رود حلقه های P و L در باکتری های گرم مثبت وجود ندارد . ( زیرا در باکتری های گرم مثبت فضای پری پلاسمی ای وجود ندارد که حلقه P در آن قرار بگیرد و همچنین غشای خارجی هم در این باکتری ها وجود ندارد در نتیجه حلقه ی L در این باکتری ها وجود ندارد.)

پروتئین Mot که با رنگ کرمی در شکل نشان داده شده است مسئول چرخش تاژک است (Mot مخفف کلمه موتور است). باکتری ها در حالت عادی بوسیله پمپ های پروتونی پیوسته یون های با بار مثبت را به بیرون پمپ می کنند. نتیجه این عمل باعث می شود که همیشه درون باکتری دارای کمبود بار مثبت باشد و در نتیجه بار منفی بیشتر باشد و بیرون از باکتری دارای بار مثبت بیشتری نسبت به داخل باکتری باشد. در نتیجه ی اختلاف پتانسیل الکتروشیمیایی بوجود آمده یونهای مثبت میل به ورود به درون باکتری دارند ، یکی از اصلی ترین مکان های ورود این یونها به درون باکتری همین قسمت بازال تاژک و مشخصاً پروتئین Mot است و یونها برای ورود به درون باکتری مجبورند که از این مکان عبور کنند. با عبور یونها، پروتئین Mot باعث چرخش میله وسط (Rod) می شود و این پروتئین نیز نیرو را به بخش بیرونی تاژک انتقال داده و تاژک می چرخد. این مکانیسم نیز در کمپلکس Atp ase که در غشای داخلی میتوکندری ها قرار دارد دیده میشود با این تفاوت که به جای بخش خارجی تاژک ، میله مرکزی با قسمت سر کمپلکس Atp ase در ارتباط است و با هر چرخش تولید Atp میکند.

پروتئین Fli یا Switch motor پروتئینی است که عملکرد آن تغییر جهت چرخش تاژک باکتری است. زمانیکه تاژک در جهت خلاف عقربه های ساعت بچرخد باکتری را به جلو می راند ولی زمانیکه در جهت عقربه های ساعت بچرخد باکتری دیگر حرکت جهت داری نمی کند و در همان جا شروع به ملق زدن میکند .

## 2) هوک یا قلاب (Hook) :

این بخش که در شکل با رنگ صورتی نمایش داده شده است رابط بین فیلامنت تاژک و بخش میله ای جسم بازال (Rod) است و دارای شکلی خمیده است که همین خمیده بودن از اهمیت بالایی برخوردار است چرا که اگر این بخش وجود نداشته باشد و تاژک به صورت مستقیم به میله ی بخش بازال (Rod) متصل باشد، با چرخش تاژک باکتری دیگر به جلو حرکت نخواهد کرد. برای تصور بهتر کافیسست هلیکوپتری را تصور کنید که دارای همه ی قسمت های موتور و محور مرکزی (Rod) می باشد اما دارای ملخ نیست ! موتور محور اصلی را می چرخاند ولی هلیکوپتر به بالا حرکت نمی کند. در اینجا هم این خمیده بودن موجب می شود تاژک از دینامیک مناسبی جهت جلو راندن باکتری در محیط مایع برخوردار شود.

## 3) فیلامنت یا رشته Filament :

این بخش از تاژک خارجی ترین بخش تاژک می باشد و دارای ساختمانی تو خالی می باشد که به علت همین لوله ای بودن دارای استحکام فوق العاده ای می باشد. این تو خالی بودن تاژک در سنتز تاژک نیز دارای اهمیت است به طوریکه ساب یونیت های تشکیل دهنده فیلامنت در هنگام سنتز تاژک از داخل همین فضای خالی به انتهای تاژک منتقل می شوند.

## 1) حرکت swimming :

این حرکت توسط تاژک صورت میگیرد. زمانیکه تاژک باکتری در جهت خلاف عقربه های ساعت می چرخد (CCW = Counter Clock Wise) باکتری رو به جلو حرکت می کند و در واقع حرکت swimming را از خود نشان میدهد اما زمانیکه تاژک باکتری در جهت عقربه های ساعت (CW = Clock Wise) بچرخد باکتری در جای خود شروع به ملق زدن می کند (Tumble) ، (باکتری رو به عقب حرکت نمی کند) سپس بار دیگر تاژک شروع به چرخش در خلاف جهت عقربه های ساعت می کند که در این حالت باکتری را به جلو می راند.

swimming بیشتر برای نزدیک شدن به غذا توسط باکتری صورت میگیرد ولی tumbling بیشتر برای دور شدن از مواد دافع است.

شاید این سوال مطرح شود که این چرخش تاژک در جهت عقربه های ساعت و ملق زدن باکتری چه ارزشی برای باکتری دارد؟

زمانیکه یک موجود پر سلولی مثل کرم خاکی بخواهد به سمت یک ماده مورد نیاز مانند آب حرکت کند برای مثال اگر آب در سمت انتهایی بدن کرم وجود داشته باشد آنگاه کرم ، رطوبت خاک مرطوب را در انتهای بدن خود حس می کند و به سمت آن حرکت می کند. یا اگر این رطوبت در طرف راست بدن کرم قرار گرفته باشد، کرم به سمت راست بدن خود حرکت می کند تا به سمت آب حرکت کند. این موضوع در مورد دیگر موجودات پر سلولی نیز صدق می کند زیرا این موجودات به اندازه ای بزرگ هستند که دارای سطوح مختلف می باشند مثلاً سمت راست بدن ، سمت چپ بدن ، سمت بالا ... و اگر محرکی آنها را تحریک کند بسته به اینکه کدام سطح از بدن را تحریک کرده است نسبت به آن سطح واکنش نشان می دهند. اما در مورد موجودات تک سلولی مانند باکتری ها که کلاً از یک سلول تشکیل شده اند ، سطح بدن معنایی ندارد. پس با این اوصاف چطور می شود که باکتری های متحرک به سمت مواد غذایی حرکت می کنند و تجمع باکتری ها در اطراف مواد غذایی بیشتر است؟

باکتری ها در زمانهایی رو به جلو حرکت می کنند و زمانهایی شروع به ملق زدن می کنند. حال زمانیکه باکتری در شیب غلظت بالایی از یک ماده جاذب مثل یک ماده غذایی که برای حیات باکتری مورد نیاز است قرار می گیرد ، مدت بیشتری رو به جلو حرکت می کند و لی زمانیکه از غلظت ماده دور شد شروع به ملق زدن می کند و به صورت اتفاقی شروع به حرکت رو به جلو می کند حال اگر به سمت ماده جاذب نزدیک شد به حرکت خود ادامه می دهد اما باز هم دور شد شروع به ملق زدن می کند ، تا شاید به صورت اتفاقی سر باکتری به سمت ماده جاذب قرار بگیرد و باکتری به سمت ماده حرکت کند. به چنین پدیده ای کموتاکسی یا شیمیوتاکسی گفته می شود.

وقتی باکتری در شرایطی قرار دارد که هیچ ماده جاذبی که باکتری را به سمت خود جذب کند وجود ندارد و باکتری حدود یک ثانیه حرکت می کند و یک دهم ثانیه ملق می زند و باز به صورت اتفاقی شروع به حرکت می کند. برای مواد جاذب بر سطح باکتری گیرنده هایی قرار دارد که اگر ماده جاذبی مانند گلوکوز در محیط وجود داشته باشد به سطح این گیرنده ها متصل شده و باکتری را تحریک می کند که به حرکت خود ادامه دهد. این تحریک ها باید مداوم باشد تا باکتری به حرکت خود ادامه دهد و اگر باکتری به سمتی حرکت کند که غلظت ماده جاذب کاهش یابد در نتیجه رسپتور ها از آن ماده جاذب خالی می شوند و باکتری دیگر تحریک نمی شود و در نتیجه شروع به ملق زدن می کند و برحسب اتفاق شروع به حرکت می کند و اگر در جهتی که شروع به حرکت کرده است ماده جاذب وجود داشته باشد باکتری به حرکت خود ادامه می دهد.

شرایطی که باکتری در غلظت بالایی از مواد جاذب قرار گرفته و در نتیجه ، مدت زمان حرکت باکتری مدتی طولانی تر است نسبت به شرایطی که در عدم حضور ماده جاذب مشاهده می شود. نتیجتاً باکتری به سمت ماده جاذب حرکت می کند.

انواع آرایش تاژک اطراف باکتری:

1 – تاژک مونوتریش (Monotrichous): هرگاه یک تاژک در یکی از قطب های باکتری قرار داشته باشد به این نوع آرایش مونوتریش گویند. (مانند باکتری سودوموناس آئروژینوزا)

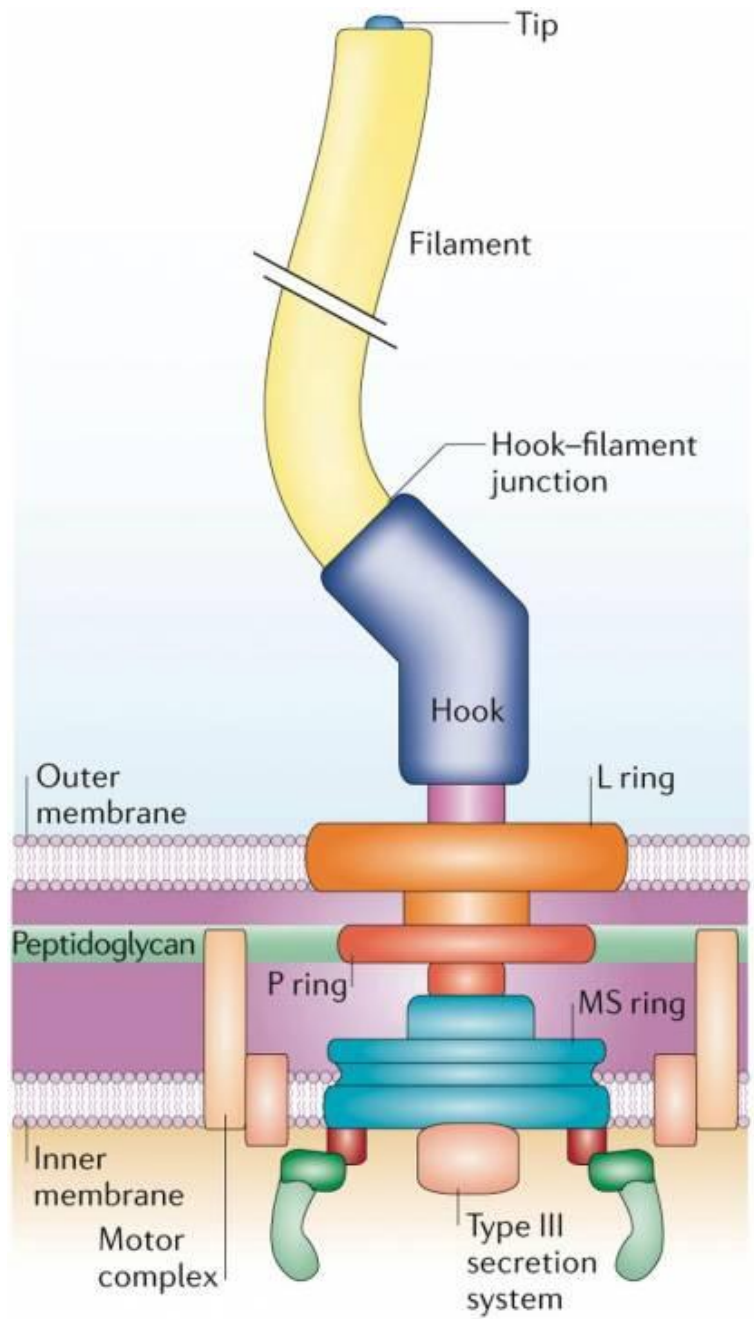
2 – تاژک لوفوتریش (Lophotrichous): هرگاه بیش از یک تاژک در یکی از قطب های باکتری قرار داشته باشد به این نوع آرایش لوفوتریش گویند. (مانند باکتری هلیکوباکتر پیلوری)

3- تاژک آمفوتریش (Amphitrichous): هرگاه دو یا چند تاژک در دو قطب باکتری قرار داشته باشد به این نوع آرایش آمفو تریش گویند. (مانند باکتری لیستریا مونسایتوژنز)

4 – تاژک پری تریش (Peritrichous): هرگاه تعداد زیادی تاژک اطراف باکتری را احاطه کرده باشد ، به این حالت از تاژک باکتری ها ، تاژک پری تریش گویند (مانند باکتری E.coli و بسیاری دیگر از خانواده انتروباکتریاسه). این نوع از تاژک توانایی حرکتی بسیار قوی را به باکتری می دهد به طوریکه باکتری پروتئوس که یکی از باکتری های خانواده انتروباکتریاسه است ، به وسیله ی تاژک پری تریش خود به راحتی و بسیار فعال در سطح بلاد آگار حرکت می کند ، بطوریکه کلنی های آن به صورت دایره های گریز از مرکز در سطح بلاد آگار مشاهده می شود. (حرکت swarming)

نکته : زمانیکه باکتری تاژکی نداشته باشد به این باکتری ها، باکتری های آتریش هم گفته می شود.

5 – تاژک درونی یا فیلامنت محوری Endoflagella axial filaments: این تاژک از این لحاظ به نام تاژک درونی یا اندوفلاژل نامیده می شود که این نوع از تاژک با محیط بیرون تماس مستقیم ندارد و محل آن در بین غشاء سیتوپلاسمی و غشاء خارجی باکتری گرم منفی می باشد. نام دیگر این تاژک ، فیلامنت محوری است زیرا به صورت یک محور چند دسته فیلامنت از یک سر باکتری به سر دیگر باکتری متصل شده است. این نوع از تاژک باکتری به باکتری توانایی حرکتی بالایی می دهد به طوریکه در محیط های بسیار ویسکوز (غلیظ) مانند مخاط باکتری را قادر به حرکت می کند. (این نوع آرایش تاژک در اسپیروکت ها مانند ترپونما پالیدوم و اسپریلیوم ها دیده می شود)



Copyright © 2006 Nature Publishing Group  
**Nature Reviews | Microbiology**

تاژک باکتریایی چگونه از حرکت باز می ایستد؟



در 23 ژون 2008 آقای Kearns و همکاران در قسمت بازال تاژک باکتریایی پروتئینی را شناسایی کردند که آن را مسئول از حرکت ایستادن تاژک باکتری اعلام کردند.

این پروتئین EpsE نام دارد و مکانیسم عمل آن مانند کلاچ اتوموبیل است. اگر بخواهیم به طور بسیار خلاصه و ساده توضیح دهیم، موتور اتوموبیل در نهایت نیروی گردشی خود را به جعبه دنده انتقال می دهد که جعبه دنده در نهایت این نیرو را چرخ ها انتقال میدهد. کلاچ نیز می تواند ارتباط بین موتور و جعبه دنده را قطع کند و در نتیجه موتور کار می کند ولی نیروی آن به چرخ ها انتقال پیدا نمی کند.

پروتئین EpsE که در قسمت بازال تاژک باکتریایی قرار دارد نیز چنین وظیفه ای بر عهده دارد به این صورت که زمانیکه باکتری به جایی گیر کند و یا اینکه نیاز باشد که باکتری از حرکت بایستد ارتباط بین قسمت هوک و موتور تاژک را قطع می کند در نتیجه اگرچه بخش موتور می چرخد اما تاژک حرکتی ندارد.

(حرکت swarming (یا حرکت هجومی):

یک حرکت سریع (10-2 میکرو متر در ثانیه) در محیط های جامد یا نیمه جامد است. این حرکت برای اولین بار توسط هنریچسن گزارش شد و بیشتر در جنس های سرا شیا، سالمونلا، آئروموناس، یرسینیا، پروتئوس، سودوموناس، باسیلوس ووبیریو مطالعه شده است. وقتی محیط مسطح باشد باکتری swarmer فقط می تواند به جلو یا عقب حرکت کند. به منظور توسعه فرایند عفونت بسیاری از باکتریهای پاتوژن در طول سطح حرکت می کنند تا به توده بسیار بزرگی از کلنی تبدیل شوند و در نتیجه سموم و موادی را تولید می کنند که مضرند. به این حرکت swarming گفته میشود. بیشترین فعالیت swarming در جایی از باکتری دیده میشود که بیشترین و بلندترین تاژکها وجود دارد. این حرکت به تاژک نیاز دارد. و سریعترین حرکت شناخته شده برای انتقال در سطح است. که اجازه سریع کلونیزه شدن در محیط های غنی را به باکتریها میدهد و این کمپلکس مولتی سلولار به میانکنش سیگنالهای شیمیایی و فیزیکی نیاز دارد این حرکت در سودوموناس آئروجینوزا دیده شده است.

تحقیقات اولیه ارتباطی را بین سیستم DNA Repair (یا سیستم SOS) باکتری ها و swarming نشان میدهند. تحقیقات نشان داده اند که حضور آنتی بیوتیکها سیستم SOS را فعال میکند بدین ترتیب پروتئین Rec A افزایش پیدا میکند این مداخله با فعالیت پروتئین Che W برای swarming ضروری اند و بدین ترتیب باعث میشوند که کلنی های باکتریایی متوقف شوند. وقتی آنتی بیوتیک کاهش پیدا کند مقدار پروتئین Rec A هم کاهش می یابد و پروتئین Che W یکبار دیگر میتواند به کار خود که همان گسترش باکتری است ادامه دهد.

3) حرکت gliding (یا حرکت آرام):

مکانیسم این حرکت برای مدت 200 سال بصورت راز بوده است. توسط مکانیسمی صورت میگیرد که مستلزم وجود تاژک نیست. گلایدینگ فرمی غیر معمول از حرکت آرام باکتریها در سطوح جامد است که بوسیله یک فرایند فعال صورت میگیرد و این فرایند مستلزم صرف انرژی بصورت ATP است.

حرکت gliding در 3 گروه بزرگ از باکتریها رایج است:

1) میکسوباکترها که جزء پروتئوباکترها هستند.

2) سیانوباکترها

3) سایتوفاگا فلاووباکتریوم

حرکت گلایدینگ ممکن است بامکانیسم های مختلفی کنترل میشود:

\*یکی از این مکانیسم ها حرکت باپیلی نوع IV است که همان حرکت twitching نامیده میشود. در این مکانیسم این پیلی از سلول باکتری خارج شده و سطح را محاصره می کند سپس میکروارگانیسم خود را به جلو میکشد و سپس پیلی به درون سلول برمیگردد. با تکرار این مکانیسم باکتری خود را در طول سطح به جلو می کشد.

\*مکانیسم دیگری هم برای حرکت gliding وجود دارد. میکروارگانیسم های مثل سایتوفاگا فلاووباکتر از این مکانیسم استفاده میکنند. نیرو محرکه این مکانیسم پروتون است و ممکن است شامل چرخش ساختارهایی شبیه basal body باشد که در سطح میکروارگانیسم صورت میگیرد و باکتری توسط چرخش این ساختارها به آرامی در سطوح جامد حرکت میکند. مشاهداتی از این ساختارها در باکتری صورت گرفته است که دانه های بسیار کوچک لاتکس هستند و حرکت این دانه ها در طول سطح میکروارگانیسم و در جهت خاصی است. دانه ها از یک قطب میله مانند باکتری به قطب دیگر حرکت خواهند کرد و یا گاهی در جهت معکوس حرکت میکنند. حرکت این دانه ها باعث حرکت باکتری میشود.

4) حرکت twitching (یا حرکت پیچشی):

این نوع از حرکت در گروه های مختلفی از باکتریها اتفاق می افتد که به آنها اجازه خزیدن در طول سطوح را میدهد و همچنین باکتریها با این حرکت میتوانند به کلنی الحاق و یا از کلنی خارج شوند. بیشترین مطالعات در سودوموناس آئروژینوزا، نایسریا گنوره آ صورت گرفته است.

این حرکت نوع خاصی از gliding است و در زمان کوتاه و بطور ناگهانی و در فواصل مختلفی صورت میگیرد twiching اغلب در محیط های بسیار مرطوب اتفاق می افتد و غیر وابسته به تاژک است و توسط یک پیلی قطبی یا همان پیلی نوع IV صورت میگیرد. طول این پیلی متنوع و در میکرومترهای متفاوتی است. قطر بیرونی این پیلی 6 نانومتر و در یکی یا دو قطب باکتری وجود دارد و برخلاف تاژک کانالی در وسط آن وجود ندارد. پروتئینهای متنوعی در ساخت این پیلی نقش دارند و احتمالاً این پروتئین ها انرژی مورد نیاز پیلی را برای عملکرد تامین میکنند. عملکرد این پیلی توسط تعداد زیادی از ژن های مختلف و همچنین یکسری از سیگنالها کنترل میشود که این سیگنالها شامل سنسورهای تنظیم کننده و کمپلکس سنسورهای شیمیایی است. باکتری توسط این حرکت قادر است به جلو و عقب حرکت کند و میتواند 0/1 میکرومتر را در یک ثانیه به سرعت طی کند. و در ساختارهایی مثل بیوفیلم ها و fruiting body ها شرکت داشته باشد.

#### 5) حرکت sliding (یا سر خوردن):

مایکوباکترها میکروارگانیسم های گرم مثبت بدون تاژک هستند بنابراین تصور می شد که غیر متحرک اند. برای مثال M.smegmatis بوسیله ارتباط نزدیک یک سلول به سلول دیگر گسترش پیدا میکند هیچ گونه ساختار خارج سلولی در این پروسه دیده نمیشود.

توانایی نقل مکان در سطوح به وجود گلیکوپتیدولپیدها بستگی دارد.

این فرم از حرکت میتواند نقش مهمی را در کلونیزه شدن مایکوباکترها در محیط داشته باشد.

#### 6) حرکت darting (یا حرکت سریع و ناگهانی):

هیچ چیز در مورد مکانیسم این حرکت شناخته شده نیست.