مجله تازه های بیوتکنولوژی سلولی- مولکولی
دوره سوم، شماره نهم، زمستان ۱۳۹۱

NCMBJ
Review Article
مقاله مروری

تاژک باکتریایی؛ ساختار، سرهم‌بندی و تولید گشتاور

سعید حسین زاده[۱]، مسعود شمس بخش[۲*]

[۱]دانشجوی کارشناسی ارشد
[۲]دانشیار گروه بیماری‌شناسی گیاهی، دانشگاه تربیت مدرس

چکیده

تاژک باکتریایی یک نانوماشین دوار به قطر ۴۵ نانومتر می‌باشد که در غشاء یاخته‌ای جای گرفته و باکتری از آن برای جابجایی بهره می‌گیرد. اولین ساختار تحرکی که احتمالا تاژک می باشد، طی یک بیلیون سال اولیه تکامل پدید آمده و دارای پیچیدگی بسیار بالایی برای سازگاری با محیط می‌باشد. در مقایسه با تاژک موجودات یوکاریوتی که پیشرانه چرخشی دارند، تاژک باکتری‌ها دارای پیشرانه چرخشی است. ساختار تاژک از سه قسمت کلی؛ جسم قاعده‌ای، اتصالگر عمومی (قلاب) و رشته تشکیل شده است. در نتیجه مطالعات گذشته اجزاء سازنده تاژک مشخص شده است و پیکره کلی آن نیز روشن گردیده ولی هنوز تصویر روشنی از مکانیزم تولید گشتاور و چرخش این ساختار در دسترس نیست. سرهم‌بندی ساختار و انتقال اجزاء برون یاخته‌ای، به واسطه دستگاه ترشحی ویژه‌ای انجام می‌گیرد که با سیستم ترشحی نوع III باکتری‌ها همتایی دارد. توان موتور برای تولید گشتاور چرخشی، از جریان پرفشار یون های پرانرژی هیدروژن و سدیم از عرض غشاء داخلی به سمت سیتوسل گرفته می‌شود. در مقاله حاضر تحلیلی بر پیشرفت‌هایی که طی دهه‌های اخیر با استفاده از تکنیک‌های جدید بدست آمده است صورت می گیرد.

کلمات کلیدی: نانوماشین، تحرک شناگری، جسم قاعده‌ای، قلاب، رشته، تاژک

مقدمه

توسعه تحرک یاخته‌ای در دوره‌های اولیه تکامل، اهمیت ویژه‌ای داشته زیرا به کمک آن امکان جلب به شرایط مطلوب و فرار از محیط‌های نامطلوب فراهم می‌شود و یاخته‌ها می‌توانستند با زیستگاه‌شان بهتر سازگار شوند. گمان می‌رود که پدید آمدن اولین ساختار تحرکی که احتمالا تاژک است، طی یک بیلیون سال اولیه تکامل انجام گرفته است (۳۴). تاژک (Falgellum) از زبان لاتین گرفته شده است و به معنای شلاق می‌باشد. تاژک برای شناگری باکتری در محیط اطراف ضروری است، مطالعات انجام گرفته با میکروسکوپ الکترونی، مبین این موضوع است که تاژک، ساختاری پروتئینی، مارپیچی و یکپارچه داشته و قطری در حدود ۴۵ نانومتر و طولی در حدود ۱۵ میکرومتر (۱۰-۲۰ برابر طول یاخته) دارد. تعداد تاژکی که یک یاخته باکتریایی می‌تواند داشته باشد متغیر بوده و تحت کنترل عوامل ژنتیکی است، از این رو بسته به گونه باکتری، تعدادشان و موقعیتشان متغیر است. تاژک‌ها در هردو گروه باکتری‌های گرم منفی و گرم مثبت وجود دارند. سرعت باکتری‌ها در شناگری بسیار بالا بوده به طوری که می‌توانند در هر ثانیه ۵-۲۰ برابر طول خود حرکت نمایند که این مقدار از سرعت سریع ترین ماهی (*Opuntia tuna*) بیشتر است (۳۴)، از این مقایسه می‌توان به آسانی به توانایی باکتری‌ها در شناگری پی برد. نوع آرایش تاژک و تعداد تاژک اهمیت زیادی داشته ولی غلظت مایع موجود در محیط اطراف باکتری نیز نقش بسزایی دارد (۲۰).

ساختار تاژک

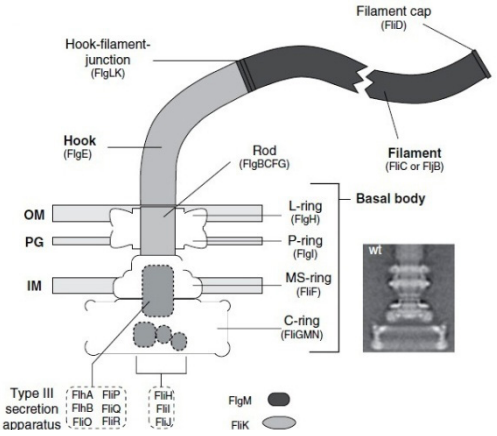
ساختار کلی تاژک را می‌توان به سه قسمت اصلی شامل ساختار جسم قاعده‌ای به عنوان موتور چرخشی و دستگاه صدور پروتئین، یک قلاب انعطاف پذیر و رشته غیرمنعطف تقسیم نمود که در شکل ۱ نمایش داده شد (۶، ۷، ۳۳).

آدرس نویسنده مسئول:تهران-دانشگاه تربیت مدرس-دانشکده کشاورزی-گروه بیماری شناسی گیاهی
Email:shamsbakhsh@mail.modares.ac.ir
تاریخ دریافت مقاله: ۹۱/۰۳/۰۴
تاریخ پذیرش: ۹۱/۰۸/۰۳

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]
[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

جسم قاعده ای از چهار قسمت تشکیل یافته است که عبارتند از:

موتور دوار (Reversible motor): موتور تاژک از دو قسمت مهم روتور و استاتور تشکیل شده است؛ روتور، شامل حلقه‌های C، M و S (که گاهی حلقه MS نیز گفته می‌شود) می‌باشد، حلقه C از پروتئین‌های FliN، FliM و دامنه $FliG_{MC}$ پروتئین FliG تشکیل شده است. حلقه M از دامنه $FliG_{N}$ پروتئین FliG و $FliF_{M}$ پروتئین FliF ساخته شده است و حلقه S از دامنه $FliF_{S}$ پروتئین FliF تشکیل شده است (۱۶). استاتور از دو پروتئین اصلی MotA و MotB ساخته شده است و بخشی از جسم قاعده‌ای است که انرژی بیوشیمیایی حاصله از جریان پرفشار یون‌های هیدروژن و سدیم را به انرژی مکانیکی گشتاور تبدیل می‌کند (۷، ۱۹). دستگاه صدور پروتئین (Protein secretory system): سیستم ترشحی تاژک شباهت بسیار زیادی با سیستم ترشحی نوع ۳ باکتری‌ها دارد، به طوری که عقیده بر این است این دو سیستم از یک جد مشترک مشتق شده‌اند (۵) و گاهی آن را سیستم ترشحی نوع ۳ تاژک نیز می‌گویند (۱۳). عقیده بر این است که دستگاه ترشحی نوع ۳ تاژک در داخل حلقه MS مونتاژ می‌شود، ساختمان دستگاه ترشحی شامل ۶ پروتئین درون غشایی FlhA, FlhB, FliO, FliP,FliQ, FliR و ۳ پروتئین سیتوپلاسمی FliH, FliI, FliJ می‌باشد که برای صدور پروتئین‌های وابسته به میله (RAP[1])، وابسته به قلاب (HAP[2]) و وابسته به رشته (FAP[3]) ضروری‌اند (۲۲،۲۴،۲۹). میله (Rod): بر اساس موقعیت قرارگیری، دو میله پایین (proximal rod) و میله بالا (distal rod) در ساختار تاژک وجود دارد. میله پایین از پروتئین‌های FlgF، FlgC، FlgB، و FliE و میله بالا از پروتئین FlgG ساخته شده است که در واقع میله در داخل حلقه S، L و P قرار می‌گیرد و حدود ۳۰۰ آنگستروم طول دارد. میله پایین از بالای سیستم ترشحی و از میان حلقه S آغاز و تا حلقه P ادامه می‌یابد، میله بالا از ابتدای حلقه P آغاز و از میان حلقه L نیز گذشته و به قلاب وصل می‌شود (جهت مونتاژ هردوی این میله‌ها یک کلاهک مشترک به کار گرفته می‌شود) (۹،۲۵).



شکل ۱- تصویر شماتیکی تاژک. ساختار تاژک از سه قسمت تشکیل شده است: ۱. جسم قاعده‌ای شامل دستگاه ترشحی ۲. قلاب منعطف ۳. رشته غیر منعطف (برگرفته از (Erhardt et al., ۲۰۱۰)).

غلاف (Bush): از آنجایی که هیچ یک از حلقه‌های پایین دست نقش استحکامی نداشته و منحصرا برای تولید گشتاور و صدور پروتئین تمایز یافته‌اند، از این رو حلقه‌های واقعی P و L، همانند غلاف هستند که میله را در بر گرفته و آن را در جایگاه خود تثبیت می‌کنند، که در واقع موجب پایداری رشته و قلاب نیز می‌شوند. حلقه P در داخل دیواره پپتیدوگلیکان و حلقه L در داخل لایه لیپوپروتئینی باکتری‌های گرم منفی قرار دارد و به ترتیب از پروتئین‌های FlgL و FlgH تشکیل یافته‌اند (۷).

قلاب (Hook): قلاب ساختاری لوله‌ای و خمیده دارد که موتور تاژک را به رشته بلند تاژک متصل می‌کند. قلاب از حدود ۱۲۰ نسخه پروتئین FlgE ساخته شده است. به چندین دلیل به قلاب، اصطلاح اتصالگر عمومی اطلاق می‌شود؛ قلاب همانند گاردان خودرو عمل کرده و با اینکه با رشته متحدالمرکز نیست ولی به طور کارآمدی گشتاور را از موتور به رشته منتقل می‌نماید، قلاب چرخش هماهنگ چندین رشته از یک یاخته واحد با موتورهای متفاوت را امکان پذیر می‌کند و از سوی دیگر باکتری را قادر می‌سازد تا در هنگام لزوم بغلتند (۳۲). رشته بسیار غیرمنعطف بوده و امکان پیچش با این زاویه را ندارد، به طوری که در هنگام حرکت مستقیم، تغییر جهت، چرخش و حتی غلتیدن[4]، تکانه وارده تا حدی شدید است که رشته توانایی تحمل آن را ندارد. علاوه بر پروتئین یاد شده،

1-Rod Associated Proteins
2-Hook Associated Proteins
3-Filament Associated Proteins
4-Tumbling

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

دو پروتئین دیگر نیز در ساختار قلاب وجود دارند، پروتئین ۱ وابسته به قلاب (HAP1[1]) و پروتئین ۳ وابسته به قلاب (HAP3) نیز در ساختار قلاب دیده می‌شوند (پروتئین ۲ وابسته به قلاب، ساختار کلاهک قلاب را تشکیل می‌دهد) (۱۰). این پروتئین ها در انتهای قلاب قرار گرفته و احتمالا به دلیل تفاوت های زیاد ساختاری قلاب و رشته این دو پروتئین به عنوان مبدل‌های حدواسط بین قلاب و رشته قرار می گیرند زیرا قلاب یک ساختار بسیار منعطف است حال آنکه رشته بسیار سخت می‌باشد (۱۸). طول قلاب کاملا کنترل شده بوده و حدود ۶±۵۵ نانومتر است (البته مطالعات نشان می‌دهد که در صورت جهش‌زایی در دو پروتئین دخیل در صدور اجزای پروتئینی یعنی FliK و FlhB، طول آن ممکن است بلندتر باشد). از لحاظ تقارن ساختار قلاب بسیار مشابه رشته است به طوری که به ازای هردوپیچ، ۱۱ زیر واحد در کنار هم قرار می‌گیرند ولی ترادف آمینواسیدی زیرواحدهای این دو بسیار متفاوت می‌باشد (۳۱، ۳۲).

رشته (Filament): رشته ساختاری شلاق مانند مارپیچی با حدود ۱۵ میکرومتر طول و ۱۵۰-۱۲۰ آنگستروم قطر، وظیفه تحرک باکتری را بر عهده دارد. رشته از نسخه‌های متعدد پروتئین FliC (فلاژلین) ساخته شده است. رشته ساختار لوله‌ای داشته و در هر دو دور، از ۱۱ پروتوفیلامنت با دو صورت‌بندی[2] متفاوت راستگرد و چپگرد تشکیل شده است (۳۸). تحرک باکتری غالبا به صورت رانش[3] و یا غلتش است، به هنگام رانش تاژک پادساعت‌گرد می‌چرخد که در این حالت صورت‌بندی زیرواحدهای رشته چپگرد است ولی به هنگام غلتش به یکباره جهت چرخش موتور تغییر پیدا کرده و به صورت ساعت‌گرد در می‌آید که به دنبال آن صورت‌بندی زیرواحدهای رشته نیز به حالت راستگرد در می‌آیند (۴۰).

پروتئین‌های مهم تشکیل دهنده تاژک

بر حدود ۳۰ نوع هستند که به تعداد مختلف دستگاه تاژک را می‌سازند، فهرستی از این پروتئین‌ها، وظایف و اندازه‌شان در جدول ۱ آمده است.

مونتاژ

مونتاژ تاژک فرآیند بدون وقفه‌ای است و برای سهولت مطالعه آن را به مراحل متعددی تقسیم‌بندی می کنند، نمای کلی مونتاژ در شکل ۲ آمده است.

مونتاژ حلقه MS و اجزاء غشاء سیستم ترشحی

شروع مونتاژ با اجزای غشائی بوده که از طـــریق سیستم ترشحی نوع ۲ به غشاء ترشح می‌شوند. مونتاژ اجزای حلقه MS از سایر اجزای تاژک مستقل بوده و این پروتئین خودمونتاژگر است و به کمک دامنه‌های (domain) خود عمل مونتاژ حلقه را انجام می‌دهد. جزئیات دقیق فرآیند مونتاژ مشخص نیست ولی احتمالا پروتیئن‌های حلقه MS و اجزای سیستم ترشحی با هماهنگی یکدیگر ترشح و مونتاژ می‌شوند (۱۵). دو احتمال این فرضیه را تقویت می کند؛ اول اینکه پروتیئن‌های ترشحی با اجزای حلقه MS، FliF در تعامل‌اند، که این موضوع در مورد پروتئین FlhA به اثبات رســیده است و دوم اینکه اجزای سیستم ترشحی به هنگام ایجاد جهش در اجزای حلقه MS دیگر نمی‌توانند مونتاژ شوند. بنابراین حلقه MS نقش بسیار مهمی درساختار، مونتاژ و عملکرد تاژک ایفا می‌کند (۱۷). این حلقه اولا به عنوان صفحه‌ای برای مونتاژ روتورسوئیچ عمل می‌کند، ثانیا با FliE برهم کنش برقرار نموده و چرخش تاژک را امکان پذیر می‌نماید و ثالثا به عنوان محفظه‌ای برای اجزای سیستم ترشحی عمل می‌کند (۱۱، ۱۷). شکل گیری پروتئین‌های MotA و MotB با انتشار ساده انجام می پذیرد، این پروتئین‌ها در داخل مجموعه استاتور دایمر می‌شوند به طوری که تعداد دایمرهای MotA همیشه دوبرابر دایمر MotB است، دایمر MotB در مرکز قرار گرفته و دایمرهای MotA در حول آن ردیف می‌شوند (۳۸). از سوی دیگر MotB به لایه پپتیدوگلیکان متصل می‌شود و مجموعه را استحکام می‌بخشد (۷، ۱۷).

1-Hook Associated Protein
2-conformation
3-run

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

جدول ۱- پروتئین‌های تشکیل دهنده دستگاه تاژک [b] در سالمونلا و E.coli (برگرفته از (۳، ۱۷))

نام پروتئین[a]	موقعیت قرار گیری	اندازه مولکولی (کیلودالتون)	وظیفه
FliF	غشای داخلی	۵۵۲	بدنه روتور
FlhA	داخل حلقه MS	۶۹۲	صدور پروتئین
FlhB	داخل حلقه MS	۳۸۲	کنترل طول قلاب
FliO	داخل حلقه MS	۱۲۱	سیستم تیپ ۳ ترشحی تاژک
FliP	داخل حلقه MS	۲۴۵	سیستم تیپ ۳ ترشحی تاژک
FliQ	داخل حلقه MS	۸۹	سیستم تیپ ۳ ترشحی تاژک
FliR	داخل حلقه MS	۲۶۱	سیستم تیپ ۳ ترشحی تاژک
FliI	طرف سیتوپلاسمی غشا	۴۵۷	سیستم تیپ ۳ ترشحی تاژک
FliH	طرف سیتوپلاسمی غشا	۲۳۵	سیستم تیپ ۳ ترشحی تاژک
FliJ	طرف سیتوپلاسمی غشا	۱۴۷	سیستم تیپ ۳ ترشحی تاژک
FliM	طرف سیتوپلاسمی غشا	۳۳۴	روتور/ تغییر جهت چرخش
FliN	طرف سیتوپلاسمی غشا	137	روتور/ تغییر جهت چرخش
FliG	طرف سیتوپلاسمی غشا	۳۳۱	روتور/ تغییر جهت چرخش
FlgI	دیواره پپتیدوگلیکان	۳۶۵	بوش
FlgH	غشای خارجی	۲۳۲	بوش
FlgA	حدفاصل پری پلاسمی	۲۱۹	مونتاژ حلقه P
FliE	حدفاصل پری پلاسمی	۱۰۴	محور محرکه
FlgJ	حدفاصل پری پلاسمی	۳۱۳	کلاهک میله
FlgB	دیواره پپتیدوگلیکان	۱۳۸	محور محرکه
FlgC	دیواره پپتیدوگلیکان	۱۳۴	محور محرکه
FlgF	دیواره پپتیدوگلیکان	۲۵۱	محور محرکه
FlgG	بیرون از یاخته	۲۶۰	محور محرکه
FlgE	بیرون از یاخته	۴۰۲	ساختار قلاب
FlgD	بیرون از یاخته	۲۳۱	کلاهک قلاب
FlgK	بیرون از یاخته	۵۴۷	اتصالگر
FlgL	بیرون از یاخته	۳۱۷	اتصالگر
FliC	بیرون از یاخته	۴۹۸	رشته
FliD	بیرون از یاخته	۴۶۸	کلاهک رشته
MotA	غشای درونی/سیتوپلاسم	۲۹۵	موتور/استاتور
MotB	غشای درونی/دیواره پپتیدوگلیکان	۳۰۸	استاتور

a اسامی اصلی ژن و پروتئین های تاژک مربوط به سالمونلا و ا.کلای توسط نام گذاری سال ۱۹۸۸ اصلاح و جایگزین شده است.

b اعتقاد بر این است که تمامی این پروتئین‌ها به طور بهم پیوسته در غشاء و دور منفذ و داخل حلقه MS گرد هم آمده اند.

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

مونتاژ روتور/سوئیچ

حلقه C و پروتئین FliG از بین پروتئین‌ها غشائی نقش منحصر به فردی دارند و با یکدیگر ساختار روتور/سوئیچ را می سازند که برروی حلقه MS سوار می‌شوند (۸). از آنجایی که اتصال FliG به حلقه MS بسیار محکم است، احتمالا در ابتدا این پروتئین به حلقه MS متصل می‌شود، و سپس اجزای حلقه C یعنی پروتئین‌های FliM و FliN به دنبال آن مونتاژ می‌شوند ولی اینکه به چه شکلی و به چه قسمتی از حلقه FliG متصل می‌شوند هنوز مشخص نیست. در صورتی که اجزای سیستم ترشحی وجود نداشته باشند اجزای حلقه C و FliG می‌توانند در داخل حلقه MS مونتاژ شوند ولی این موضوع در مورد یاخته‌های نوع وحشی بعید به نظر می‌رسد (۲). با این وجود، اطلاعات آزمایشگاهی بسیار اندکی در زمینه مونتاژ ساختار روتور/سوئیچ وجود دارد ولی به نظر این اجزاء خود مونتاژگر هستند. پروتئین‌هایFliM، FliN، و FliG با همدیگر مجموعه سوئیچ را می‌سازند. البته در جنس باسیلوس ممکن است پروتئین CheY-فسفاتاز موسوم به FliY، نیز در این مجموعه قرار گیرد (۳۶). این مجموعه سوئیچ برای اعمالی همانند مونتاژ تاژک، تولید گشتاور، اتصال به پروتئین CheY-P و تغییر جهت چرخش ضروری است (۱۱، ۱۷).

مونتاژ سیستم ترشحی نوع ۳ تاژک

بیشتر اجزای پروتئینی ساختارهای بالادست تاژک به جز اجزای حلقه‌های P و L از طریق سیستم ترشحی نوع ۳ تاژک صادر می‌شوند. پروتئین‌ها از طریق اجزای سیتوپلاسمی این سیستم به قاعده سیستم ترشحی واقع در داخل حلقه MS آورده می‌شوند و پس از باراندازی از طریق اجزای سیتوپلاسمی سیستم ترشحی صادر می‌شوند (۱۷).

مونتاژ FliE و میله تاژک

احتمالا اولین پروتئینی که از مسیر ترشحی نوع ۳ تاژک صادر می‌شود FliE است، FliE یک پروتئین بسیار غیرمعمول است زیرا شباهت زیادی به سایر زیرواحدهای ساختارهای بیرونی (میله، قلاب، و رشته) دارد ولی با این وجود هیچگونه شباهتی به پروتئین FliF ندارد. پروتئین FliF یکی از اجزای تشکیل دهنده جسم قاعده‌ای و یکی از پروتئین‌های مورد ترشح از طریق سیستم ترشحی نوع ۳ است. این میله ابتدایی متشکله از FliF می‌تواند به عنوان یک مبدل عمل نماید زیرا ساختارهای بالادست آن تقارن مارپیچی دارند حال آنکه اجزای پایین دست تقارن حلقوی دارند. البته با این وجود نیز مقداری ناهماهنگی وجود دارد زیرا حلقه MS از ۲۶ زیرواحد تشکیل شده است در حالی که ساختارهای بالادست (میله انتهایی، قلاب، و رشته) از حدود ۵/۵ واحد به ازای هر دور ساخته شده‌اند (۱۷). در ادمه پروتئین‌های میله انتهایی شامل FlgB، FlgC، FlgF، و FlgG از مسیر ترشحی نوع ۳ تاژک صادر می‌شوند (۱۴). البته پروتئین پنجمی موسوم به FlgJ نیز وجود دارد که در ساختار میله شرکت نمی‌کند ولی در مونتاژ آن نقش ویژه‌ای ایفا می‌کند. این پروتئین دو نقش مهم شامل فعالیت مورامیدازی و اتصال به پروتئین‌های میله و چینش آن‌ها را بر عهده دارند. عقیده بر این است که FliJ خود مونتاژگر بوده و دامنه ان-ترمینال آن به عنوان کلاهکی برای پروتئین‌های میله عمل نموده و ظاهرا FliE اولین پروتئین از ۵ پروتئین میله است که کلاهک آن را مونتاژ می‌کند (۹). در حالت کلی می‌توان عنوان نمود که FliE در ابتدا خود مونتاژ می‌شود و سپس پروتئین کلاهک، FlgJ مونتاژ می‌گردد که خود مونتاژ است، متعاقبا پروتئین‌های FlgB، FlgC و FlgF به ترتیب صادر و در زیر کلاهک و به کمک کلاهک سرهم بندی می‌شوند و سرانجام پروتئین FlgG نیز صادر و به کمک کلاهک مونتاژ می‌شود (۱۷،۲۱، ۲۵). عقیده بر این است که فعالیت مورامیدازی سی-ترمینال پروتئین FlgJ به طور موضعی دیواره پپتیدوگلیکان را سوراخ نموده و به میله اجازه نفوذ به بیرون از یاخته می‌دهد. این نظریه به وسیله موتانت‌های پروتئینی که ان-ترمینال سالم ولی سی-ترمینال جهش یافته دارند و فاقد قلاب و حلقه L می‌باشند، حمایت می‌شود (۷، ۲۵، ۲۸).

مونتاژ حلقه L و P

هردوی اجزای سازنده حلقه‌های P و L که به ترتیب پروتیئن های FlgI و FlgH می‌باشند، دارای سیگنال پپتید قابل برش می‌باشند که نشان می‌دهد آن‌ها از مسیر سیستم ترشحی نوع ۲ منتقل می‌شوند. از میان اجزای تاژک، زیر واحدهای حلقه L

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

و P و نیز تمامی زیرواحدهایی که برای مونتاژ این اجزاء نیاز است نیز باید از طریق سیستم ترشحی نوع ۲ به پری‌پلاسم منتقل شوند. ولی بقیه اجزاء از طریق خود سیستم ترشحی تاژک منتقل می‌شوند. بعد از ترشح FlgI و FlgH به پری پلاسم از طریق مسیر Sec که با برش نشانه پپتیدی همراه است، این اجزاء به دور میله مونتاژ گردیده و ایجاد حلقه‌ها را آغاز می‌کنند (۱۷، ۲۷).

مونتاژ قلاب

پدیده بعدی در مونتاژ جایگزینی کلاهک میله با کلاهک قلاب متشکله از FlgD می‌باشد. قلاب دقیقا تا اندازه ۵۵ نانومتر گسترش می‌یابد. هنگامی که طول قلاب به میزان مشخص و معین رسید کلاهک متلاشی شده و با دو دسته پروتئین جایگزین می‌شوند که پروتئین‌های وابسته به قلاب نامیده می‌شوند. دو پروتئین اتصالگر در همان محل رشد جایگزین می‌شوند ولی پروتئین کلاهک در سطح مونومرهای فلاژلین می‌چرخد و این مونومرها از زیر کلاهک به انتهای رشته اضافه می‌شوند. در هر صورت از این پروتئین‌ها هم انتظار می‌رود که برهم کنش چهارجانبه مشابه ای با اجزای مجاور داشته باشند (۲،۱۷، ۳۰).

نقش کلاهک رشته در مونتاژ

سرانجام برآیند تمام زیر ساخت‌ها پدید می‌آید یعنی مونتاژ رشته آغاز می‌گردد. یک تک رشته می‌تواند از بیش از بیست هزار زیرواحد تشکیل یابد. البته رشته ممکن است در شرایط مختلفی شکسته شود ولی دوباره طول آن ترمیم می‌گردد و فرآیند صدور پروتئین‌های کلاهک و پروتئین‌های تشکیل دهنده رشته یک فرآیند مستمر است و ممکن است کلاهک گذاری دوباره بلافاصله صورت گیرد. بنابراین می‌توان گفت که کلاهک به عنوان یک فیلتر انتخابی عمل می‌کند و می‌تواند برخی از پروتئین‌ها را پس زده و آن‌ها را دوباره به جسم قاعده‌ای برگرداند در حالی که برخی دیگر را مونتاژ نماید (۱۷، ۴۱).

تولید گشتاور

اطلاعات مستند بسیار اندکی از راه مطالعات بیوشیمایی و ژنتیکی درباره تولید گشتاور بدست آمده است. با این حال مدل‌ها متعددی برای تولید گشتاور پیشنهاد شده است ولی هنوز هیچ کدام به قطعیت نرسیده‌اند.

برهم کنش روتور و استاتور

عقیده دانشمندان بر این است که گشتاور مورد نیاز چرخش تاژک از برهم کنش ناحیه حلقه سیتوپلاسمی اجزای متشکله استاتور، MotA و دامنه سی-ترمینال جزء متشکله روتور یعنی FliG تولید می‌شود. برهم کنش روتور-استاتور وابسته به جریان یون‌های هیدروژن و سدیم از داخل استاتور می‌باشد که به سبب شیب الکتروشیمیایی برقرار بین سیتوپلاسم و فضای پری‌پلاسمی صورت می‌گیرد. در موتور *E. coli* این اسیدهای آمینه در پروتئین MotA شامل Arg90، Glu98 هستند و در پروتئین FliG شامل اسیدهای آمینه Arg281، Arg281، Asp289، و Arg297 می‌باشند. در حالت کلی برهم کنش‌های الکترواستاتیکی بین روتور و استاتور برای تولید گشتاور اهمیت ویژه‌ای دارند (۳۵، ۳۸). تجزیه و تحلیل‌های بیوشیمیایی برهم کنش بین روتور و استاتور هنوز به مرحله‌ای نرسیده است که با تجزیه و تحلیل‌های ژنتیکی قابل مقایسه باشد. تنها مطالعه انجام شده برهم کنش MotA–FliG یا MotA–FliM با استفاده از بررسی‌های کاستن یک به یک اجزاء بررسی شده است. اگرچه ساختار مجموعه استاتور تا کنون معرفی نشده است و از نظر خصوصیات فیزیکی نیز مجموعه استاتور هنوز نامشخص است، ولی مطالعات سیستمیک براساس جهش‌زایی نشان می‌دهد که آسپاراتات ۳۲ پروتئین MotB باکتری *E.coli*، تنها جزئی در بین اجزای سازنده موتور است که می‌تواند پروتون را پذیرفته و مسئول تولید گشتاور باشد، از این رو پیشنهاد شده است که گذر پروتون و تاثیر آن برروی آسپاراتات موجب تغییر صورت‌بندی مجموعه استاتور و موجب گردش موتور می‌شود. جهش در پرولین ۱۷۳ و ۲۲۲ موجب از بین رفتن و یا تاثیر بسیار مخرب، روی حرکت می‌شود. از این رو به نظر می‌رسد این اسیدهای آمینه صورت‌بندی مجموعه MotA/MotB را تنظیم نموده و/ یا تغییر صورت‌بندی آن‌ها را کنترل می‌کنند (۴، ۱۲،۳۷، ۳۸).

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

نواحی متصل شونده به یون‌ها

یک سری نواحی در کانال استاتور وجود دارد که به اعتقاد دانشمندان واحد D32 پروتئین MotB باکتری *E.coli* و واحد D24 پروتئین PomB باکتری *V. alginolyticus* می‌باشند. یون‌های هیدروژن و سدیم با اسیدآمینه‌های با شارژ منفی استاتور ارتباط برقرار می‌کند. جایگزینی آسپاراتات موقعیت ۳۲ پروتئین MotB با اسیدآمینه‌های مختلف، نشان می‌دهد که تمام اسیدآمینه‌های دیگر به جز گلوتامات در این موقعیت غیرفعال اند (۱). از این رو، در پروتئین MotB واحد D32 به عنوان ناحیه‌ای است که پروتون بدان متصل می‌گردد. همین طور در مورد D24 پروتئین PomB نیز به عنوان ناحیه متصل شونده به یون سدیم عمل می‌کند. اخیرا ثابت شده است که یک زنجیر منفرد در انتقال پروتون نقش نداشته بلکه چندین زنجیره شامل گروه‌های کربوکسیل بهم پیوسته در تشکیل ناحیه متصل شونده به یون سدیم همکاری می‌کنند. از این رو در مورد مجموعه PomA/PomB ممکن است اسیدآمینه‌های دیگری نیز وجود داشته باشد که در تشکیل نواحی متصل شونده به یون سدیم نقش داشته باشند، احتمالا واحد D148 از پروتئین PomA و واحد P16 از پروتئین PomB از این دست اسیدآمینه‌ها باشند. همچنین ممکن است اسیدآمینه‌های مدخل کانال و منفذ خروجی کانال و حتی گروه‌های کربونیل زنجیرهای داخلی کانال نیز در جریان انتخابی یون‌ها نقش بسیار مهمی ایفا کنند (۴، ۳۸). هنگامی که ۶۰ آمینواسید ان-ترمینال MotB با یک پلی پپتید تراریخته آمیخته می‌شود، بیش بیانی این پلی‌پپتید به همراه پروتئین MotA موجب اختلال در رشد یاخته‌ای می‌گردد که این اختلال در رشد را به واحد D32 پروتیئن MotB نسبت می‌دهند. بر اساس این نتایج می توان پیشنهاد کرد که بخشی از مجموعه (احتمالا دامنه پری‌پلاسمی MotB) جریان پروتون را از میان MotB بلوکه کرده و مجموعه را غیرفعال می‌کند. تجزیه و تحلیل جزئیات این ناحیه مدلی را ارائه می‌دهد که در آن قطعه موسوم به پلاگ از یک مارپیچ آلفای آمفی‌پاتیک تشکیل یافته است و به داخل غشای یاخته‌ای رخنه نموده و سطح پری‌پلاسمی آن سطح کانال را ایجاد می‌نماید. برهم کنش مجموعه MotA/MotB با جسم قاعده‌ای تاژک موجب تحریک پلاگ شده و کانال پروتونی را باز می‌کند. از این رو، ممکن است این پلاگ نقش مرکزی در تنظیم باز و بسته نمودن کانال داشته باشد (۴، ۳۸).

اختصاصیت به یون‌ها

تاکنون دو نوع موتور براساس نوع یونی (سدیم، هیدروژن) که انتقال می‌دهند شناسایی شده است. بسیاری از باکتری‌های متحرک شامل *E. coli*، *S. typhimurium*، *B. subtilis*، *R. sphaeroides* و *Pseudomonas aeruginosa* موتور تاژک وابسته به یون هیدروژن دارند و *V. alginolyticus* و باسیلوس‌های قلیادوست موتور تاژک وابسته به یون سدیم دارند. ظاهرا *V. alginolyticus* در مکان‌هایی از دریا زندگی می‌کند که یون‌های سدیم فراوان وجود دارند، احتمالا زیستگاه آن ها با سیستم موتور تاژک مرتبط می‌باشد (۴، ۲۳، ۳۸). کدام قسمت از پروتئین‌های استاتور مسئول اختصاصیت یونی است؟ استاتور وابسته به یون هیدروژن *Rhodobacter sphearoides* از پروتئین MotA (RsMotA) و MotB (RsMotB) تشکیل یافته است و مشخص شده است که از نظر ساختاری RsMotA شباهت بسیار زیادی به استاتور وابسته به یون سدیم PomA باکتری *V. alginolyticus* دارد. هردوی این پروتئین‌ها از ۲۵۳ آمینواسید تشکیل یافته‌اند و حدود ۴۰ درصد از لحاظ تردادف به هم شباهت دارند. ولی منحصرا دامنه تراغشایی RsMotB با ناحیه مشابه از PomB شباهت دارد. هنگامی که RsMo-tA در موتانت های *pomA* باکتری *V. alginolyticus* بیان شود موتور فعالیت خود را هنوز ادامه می‌دهد و می‌تواند از منبع یون سدیمی استفاده نماید. از سوی دیگری بیان RsMotB به همراه RsMotA در موتانت‌های *pomB* باکتری *V. alginolyti-cus*، یاخته غیر متحرک حاصل می‌کند. از این رو عامل تعیین کننده اختصاصیت یونی لزوما باید روی پروتئین PomB (یا MotB) باشد. یک سری از پروتئین‌های شیمر (chimeric)، متشکله ازان-ترمینال RsMotB و سی-ترمینال PomB (موسوم به PomB)، ساخته شده است. برخی از پروتئین‌ها MomB که دارای قسمت تراغشایی RsMotB را به طور کامل داشتند در مجاورت RsMotA به عنوان استاتور نوع یون سدیم عمل کرده و از یون‌های سدیم به عنوان منبع انرژی استفاده می‌کنند.

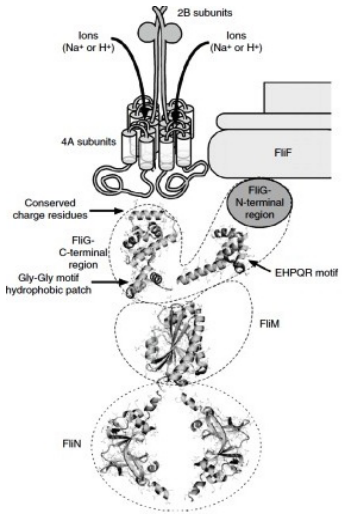
[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

سپس مشخص شد که پروتئین شیمر PotB، که از ان-ترمینال تراغشائی PomB و سی-ترمینال پری‌پلاسمیک MotB باکتری *E.coli* ساخته شده است، در داخل باکتری *E.coli* هنگامی که همراه PomA بیان شود به عنوان استاتور یون سدیم عمل می‌کند. در این مورد می‌توان عنوان کرد که منحصرا پروتئین‌های PomA و PotB برای استفاده از یون‌های سدیم به عنوان منبع انرژی لازم است. این مطالب گواه این موضوع هستند که دامنه سیتوپلاسمی و تراغشائی مجموعه PomA/ PomB برای استفاده از یون سدیم کافی هستند و قسمت پری‌پلاسمی زیرواحد B (MotB و PomB) لزوم وجود MotX و MotY را برای عملکرد استاتور ثابت می‌کند. احتمالا متغیر بودن اندازه کانال در استاتورهای شیمر روی اختصاصیت یونی نیز تاثیر بگذارد(۲۶، ۳۸).

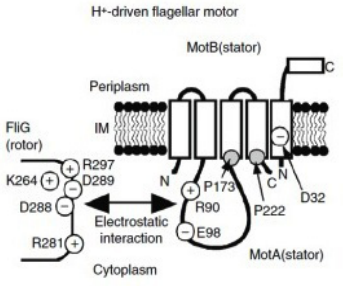
انتقال گشتاور از موتور به روتور

پروتئین‌های FliM، FliN و FliG ساختار سوئیچ را می‌سازند که در تولید چرخش، مونتاژ و تغییر جهت چرخش اهمیت دارد و در صورت جهش در این ساختارها و یا هرگونه اختلال در آن‌ها موجب ایجاد فنوتیپ‌های فاقد تاژک، فاقد تحرک و فاقد کموتاکسی می‌شود. بررسی‌ها نشان داده است که اسیدآمینه شماره ۴۶ ناحیه ان-ترمینال پروتئین FliG برای برهم کنش با پروتئین FliF و انتقال گشتاور ضروری است، به طوری که این دو پروتئین با نظم یک به یک به هم متصل شده‌اند (شکل ۳).



شکل ۳- ساختار انتقالگر انرژی مکانیکی از استاتور به روتور نشان داده شده است (۳۸).

پروتئین FliG یک دامنه میانی موسوم به $FliG_M$ دارد که در بین اسیدآمینه‌های ۱۱۵ تا ۱۹۰ واقع شده است و زیرواحدهای حفاظت شده EHPQ (۱۲۵-۱۲۸) و R_{160} (ماتیف EHPQR) در این قسمت واقع شده است که برای اتصال به پروتئین FliM ضروری می‌باشد. دامنه سی-ترمینال (۱۹۸-۳۳۵) یک سطح حفاظت شده آبگریز ایجاد می‌کند که برای برهم کنش الکترواستاتیکی با پروتئین موتور MotA ضروری است، به طوری که برهم کنش ۵ اسید آمینه شارژ شده از این منطقه با پروتئین موتور مذکور برای تولید گشتاور اهمیت ویژه‌ای دارد (۴۲). این اسیدآمینه‌ها در مناطق بیرونی پروتئین در دامنه سی-ترمینال می‌باشند به طوری که این پنج اسیدآمینه در دودسته، یک ساختار V شکل ایجاد می‌کنند. دامنه میانی از طریق یک مارپیچ آلفا و یک اتصالگر کوتاه به دامنه سی-ترمینال متصل می‌گردد، به طوری که این رابط‌ها دارای تکرارهای حفاظت شده گلیسین پشت سرهم می‌باشند. ظاهرا این دامنه‌ها در تحرک و انعطاف پذیری هردو دامنه تاثیر دارند. از این رو احتمال دارد که نحوه ارتباط این دو دامنه در جهت چرخش روتور اهمیت زیادی داشته باشد. ساختار V شکل سی-ترمینال پروتئین FliG با دو اسیدآمینه شارژ شده در لوپ سیتوپلاسمی پروتئین MotA برهم کنش الکترواستاتیکی برقرار می‌کند (شکل ۴). بررسی‌ها نشان می‌دهد که طی حالت اولیه شارژهای غیر هم نام از پروتئین FliG و MotA روبروی یکدیگر قرار می‌گیرند و باعث می‌شود تا پروتئین FliG در این راستا حرکت کند سپس با اتصال یون های پرانرژی به آسپاراتات شماره ۳۲ MotB، این پروتئین تغییر صورت‌بندی می‌دهد و موجب تغییر صورت‌بندی MotA می‌شود به طوری که اسیدآمینه‌های با شارژ هم نام روبروی یکدیگر قرار می‌گیرند و باعث دفع همدیگر می‌شوند. این چرخه ادامه می‌یابد تا روتور به طور مداوم بچرخد (۳۸،۴۰).



شکل ٤- برهم کنش الکترواستاتیکی لوپ سیتوپلاسمی پروتئین MotA و سی-ترمینال FliG (۳۸)

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

منابع

(1) Asai Y, Yakushi T, Kawagishi I, Homma M. Ion-coupling determinants of Na+-driven and H+-driven flagellar motors. J Mol Biol, 2003; 327 (2): 453-463.
(2) Bardy SL, Ng SYM, Jarrell KF. Prokaryotic motility structures. Microbiology, 2003; 149 (2): 295-304.
(3) Berg HC.The rotary motor of bacterial flagella. Biochemistry, 2003; 72 (1): 19.
(4) Berry RM, Armitage JP. The bacterial flagella motor. Adv Microb Physiol, 1999; 4: 291-337.
(5) Blocker A, Komoriya K, Aizawa SI. Type III secretion systems and bacterial flagella: insights into their function from structural similarities. Proc Natl Acad Sci USA, 2003; 100 (6): 3027.
(6) Derosier D. Bacterial Flagellum: Visualizing the Complete Machine In Situ. Curr Biol, 2006; 16 (21): R928-R930.
(7) Erhardt M, Namba K, Hughes KT. Bacterial nanomachines: the flagellum and type III injectisome. Cold Spring Harb Perspect Biol, 2010; 2 (11).
(8) Francis NR, Sosinsky GE, Thomas D, Derosier DJ. Isolation, characterization and structure of bacterial flagellar mo tors containing the switch complex. J Mol Biol, 1994; 235 (4): 1261.
(9) Hirano T, Minamino T, Macnab RM. The role in flagellar rod assembly of the N-terminal domain of Salmonella FlgJ, a flagellum-specific muramidase1. J Mol Biol, 2001; 312 (2): 359-369.
(10) Homma M, Derosier DJ, Macnab RM. Flagellar hook and hook-associated proteins of Salmonella typhimurium and their relationship to other axial components of the flagellum. J Mol Biol, 1990; 213 (4): 819-832.
(11) Jones CJ, Macnab RM. Flagellar assembly in Salmonella typhimurium: analysis with temperature-sensitive mutants. J Bacteriol, 1990; 172 (3): 1327-1339.
(12) Kojima S, Blair DF. Conformational change in the stator of the bacterial flagellar motor. Biochemistry, 2001; 40 (43): 13041-13050.
(13) Kubori T, Matsushima Y, Nakamura D, Uralil J, Lara-Tejero M, Sukhan A, Aizawa SI. Supramolecular structure of the Salmonella typhimurium type III protein secretion system. Science, 1998; 280 (5363): 602-605.
(14) Kubori T, Shimamoto N, Yamaguchi S, Namba K, Aizawa SI. Morphological pathway of flagellar assembly in Sal monella typhimurium. J Mol Biol, 1992; 226 (2): 433-446.
(15) Kubori T, Sukhan A, Aizawa SI, Galán JE. Molecular characterization and assembly of the needle complex of the Salmonella typhimurium type III protein secretion system. Proc Natl Acad Sci USA, 2000; 97 (18): 10225.
(16) Lowder BJ, Duyvesteyn MD, Blair DF. FliG subunit arrangement in the flagellar rotor probed by targeted cross-link ing. J Bacteriol, 2005; 187 (16):5640-5647.
(17) Macnab RM. How bacteria assemble flagella. Annu Rev Microbiol, 2003; 57 (1): 77-100.
(18) Maki-Yonekura S, Yonekura K, Namba K. Domain movements of HAP2 in the cap–filament complex formation and growth process of the bacterial flagellum. Proc Natl Acad Sci USA, 2003; 100 (26): 15528.
(19) Manson MD. Dynamic motors for bacterial flagella. Proc Natl Acad Sci USA, 2010; 107 (25): 1115.
(20) Mccall D, Stock D, Achey P.Introduction to Microbiology: 11th hour. Blackwell Science Inc, 2001, 289 pp.
(21) Minamino T, Chu R, Yamaguchi S, Macnab RM. Role of FliJ in flagellar protein export in Salmonella. J Bacteriol, 2000a; 182 (15): 4207.
(22) Minamino T, Chu R, Yamaguchi S, Macnab RM. Role of FliJ in Flagellar Protein Export in Salmonella. J Bacteriol, 2000b; 182 (15): 4207-4215.
(23) Minamino T, Imada K, Namba K. Molecular motors of the bacterial flagella. Curr Opin Struc Biol, 2008; 18 (6): 693-701.
(24) Minamino T, Macnab RM. Components of the Salmonella flagellar export apparatus and classification of export substrates. J Bacteriol, 1999; 181 (5): 1388-1394.
(25) Minamino T, Yamaguchi S, Macnab RM. Interaction between FliE and FlgB, a proximal rod component of the fla gellar basal body of Salmonella. J Bacteriol, 2000; 182 (11): 3029.
(26) Mitsui T, Ohshima H. Proposed model for the flagellar rotary motor. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 2005; 46 (1): 32-44.
(27) Nambu T, Kutsukake K. The Salmonella FlgA protein, a putative periplasmic chaperone essential for flagellar P ring formation. Microbiology, 2000; 146 (5): 1171.
(28) Nambu T, Minamino T, Macnab RM, Kutsukake K. Peptidoglycan-Hydrolyzing Activity of the FlgJ Protein, Essen tial for Flagellar Rod Formation in Salmonella typhimurium. J Bacteriol, 1999; 181 (5): 1555-1561.
(29) Ohnishi K, Fan F, Schoenhals GJ, Kihara M, Macnab RM. The FliO, FliP, FliQ, and FliR proteins of Salmonella typhimurium: putative components for flagellar assembly. J Bacteriol, 1997; 179 (19): 6092-6099.
(30) Ohnishi K, Ohto Y, Aizawa S, Macnab RM, Iino T. FlgD is a scaffolding protein needed for flagellar hook assembly in Salmonella typhimurium. J Bacteriol, 1994; 176 (8): 2272-2281.
(31) Samatey FA, Imada K, Nagashima S, Vonderviszt F, Kumasaka T, Yamamoto M, Namba K. Structure of the bacterial flagellar protofilament and implications for a switch for supercoiling. Nature, 2001; 410 (6826): 331-337.
(32) Samatey FA, Matsunami H, Imada K, Nagashima S, Shaikh TR, Thomas DR, Namba K. Structure of the bacterial

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]

flagellar hook and implication for the molecular universal joint mechanism. Nature, 2004; 431 (7012): 1062-1068.
(33) Schoenhals GJ, Macnab RM. FliL is a membrane-associated component of the flagellar basal body of Salmonella. Microbiology, 1999; 145 (7): 1769-1775.
(34) Shi W, Lux R. Focal adhesion: getting a grasp on myxobacterial gliding. Nat Chem Biol, 2007; 3 (4): 205-206.
(35) Suzuki H, Yonekura K, Namba K. Structure of the rotor of the bacterial flagellar motor revealed by electron cryomi croscopy and single-particle image analysis. J Mol Biol, 2004; 337 (1): 105-113.
(36) Szurmant H, Muff TJ, Ordal GW. Bacillus subtilis CheC and FliY are members of a novel class of CheY-P-hydrolyz ing proteins in the chemotactic signal transduction cascade. Nat Chem Biol, 2004; 279 (21): 21787-21792.
(37) Tang H, Blair DF. Regulated underexpression of the FliM protein of Escherichia coli and evidence for a location in the flagellar motor distinct from the MotA/MotB torque generators. J Bacteriol, 1995; 177 (12): 3485-3495.
(38) Terashima H, Kojima S, Homma M. Flagellar Motility in Bacteria: Structure and Function of Flagellar Motor. Int Rev Cell Mol, 2008; 270: 39-85.
(39) Van Way, SM, Hosking ER, Braun TF, Manson MD. Mot protein assembly into the bacterial flagellum: a model based on mutational analysis of the motB gene1. J Mol Biol, 2000; 297 (1): 7-24.
(40) Yonekura K, Maki-Yonekura S, Namba K. Complete atomic model of the bacterial flagellar filament by electron cryomicroscopy. Nature, 2003; 424 (6949): 643-650.
(41) Yonekura K, Maki S, Morgan DG, Derosier DJ, Vonderviszt F, Imada K, Namba K. The bacterial flagellar cap as the rotary promoter of flagellin self-assembly. Science, 2000; 290 (5499): 2148-2152.
(42) Zhou J, Lloyd SA, Blair DF. Electrostatic interactions between rotor and stator in the bacterial flagellar motor. Proc Natl Acad Sci USA, 1998; 95 (11): 6436.

[Downloaded from ncmbjpiau.ir on 2026-11-12]

[DOR: 20.1001.1.22285458.1391.3.9.1.5]