

박테리아의 활주운동

조경연

호서대학교 생명과학과

Bacterial Gliding Motility. Cho, Kyungyun. Section of Life Science, Hoseo University, Asan 336-795, Korea - Gliding motility is defined as the movement of nonflagellated cells in the direction of its long axis on a solid surface and found in many phylogenetically diverse bacteria. Genetic, biochemical, ultrastructural, and behavioral studies have provided a wealth of information related to the mechanism of possible gliding apparatuses. Social motility of *Myxococcus xanthus* and the gliding of *Synechocystis* appear to rely on the function of type IV pili, similar to twitching motility of *Pseudomonas aeruginosa* and *Neisseria gonorrhoeae*. In contrast, adventurous motility of *M. xanthus* and the gliding of filamentous cyanobacteria and *Flavobacterium* are not dependent on the pili. Instead, they appear to employ novel motility mechanisms that are currently being unveiled.

Key words: Gliding motility, Myxobacteria, Cyanobacteria, *Flavobacterium*

활주운동(gliding motility)이란 편모(flagella)의 작용 없이 고체의 표면을 미끄러지듯이 이동하는 박테리아의 운동이다 [20, 21, 30]. 그런데 박테리아의 운동 기작에 대한 대부분의 연구들이 편모의 회전에 의한 운동에 집중되어 온 까닭에 활주운동에 대해서는 상대적으로 잘 알려져 있지 않으며, 활주운동하는 박테리아(gliding bacteria)는 아주 희귀한 박테리아일 것이라는 선입관을 갖기 쉽다. 하지만, Table 1에 보인 바와 같이 자연계에는 광합성 박테리아, 난분해성 물질에 대한 분해능을 갖는 박테리아, 생리활성물질을 생산하는 박테리아, 식물, 동물, 또는 사람에게 병원성을 보이는 박테리아 등과 같은 다양한 종류의 박테리아들이 활주운동을 하며 살아간다[20, 21, 30]. 활주박테리아는 대부분 간균 형태로 수분 함량이 낮은 고체의 표면에서 생활하는데, 세포의 긴 축을 따라 앞뒤로 이동함으로써 활주운동하며, 이동시 점액(slime)을 분비하는 특징을 보인다. 활주박테리아를 실험실에서 배양할 때 다른 박테리아와 쉽게 구별되는 특징으로는 Fig. 1A에서 보인 바와 같이 모서리 부분이 얇게 펼쳐진 모습의 집락 형성을 들 수 있는데, 이는 활주운동으로 인해 집락 모서리의 세포들이 주변으로 펼쳐졌기 때문이다. 한편, 활주운동을 보이지 않는 균주는 Fig. 1B에서 보였듯이 모서리의 경계가 반듯한 집락을 형성한다.

박테리아의 활주운동 기작에 대하여 여러 가지 모델이 주장되었는데, 대표적인 것들을 소개하면, type IV pili(Tfp)의 수축과 팽창에 의해 움직인다는 모델[15], 세포외막에 정렬해 있는 수많은 운동기구에 의해 움직인다는 모델[10], 세포

외막의 방향성 있는 울동에 의해 전진한다는 모델[18], 점액(slime)을 분출함으로써 전진한다는 모델[10], 편모의 기부(basal body)와 유사한 회전모터의 회전에 의해 전진한다는 모델[24], 계면활성제의 방향성 있는 분비에 의해 움직인다는 모델[16] 등이다(Fig. 2). 이들 모델 중 어느 것도 생화학적, 분자생물학적, 구조적으로 확실히 증명된 기작은 없지만 최근 발표되고 있는 여러 흥미로운 결과들은 이들에 얽힌 수수께끼를 풀어내기는데 중요한 정보를 제공하고 있다. 본 총설에서는 활주박테리아 중 가장 많이 연구된 점액세균을 대상으로 활주운동에 대한 최근까지의 연구를 살펴보고, 활주운동 연구의 또 다른 모델로 사용되는 filamentous cyanobacteria와 *Flavobacterium*의 활주운동에 대한 연구결과들을 간단히 살펴보고자 한다.

점액세균의 생활사

그람음성 토양 박테리아인 점액세균(myxobacteria)은 전형적인 박테리아임에도 불구하고 다른 박테리아에서는 전혀 찾아 볼 수 없고 진핵생물에서나 찾아볼 수 있는 특성들, 즉 세포들의 집단행동과 다세포 자실체를 형성하는 특성을 보이는 것으로 잘 알려져 있다[6, 25]. 이들은 항상 수천 마리씩 떼를 지어 활주운동에 의해 이동하면서 생활하는데, 죽은 식물체 또는 다른 박테리아와 같은 먹이를 마주치면 여러 가수분해효소, 항생물질들을 세포 밖으로 배출함으로써 먹이가 되는 생물체를 분해 이용한다. 모든 점액세균은 간균 형태로 자라다가, 주변에 먹이가 고갈되면 각각의 세포들이 변하여 구형의 포자로 변형된다. 그런데 점액세균은 다른 포자형성 박테리아와는 달리 독립적으로 포자로 변형되지 않고 먼저 수십만 마리의 세포가 한 곳에 모

*Corresponding author
Tel. 041-540-5627, Fax 041-548-6231
E-mail: kycho@office.hoseo.ac.kr

Table 1. Representative genera of gliding bacteria*

Bacterial group	Representative genera of gliding bacteria
β Proteobacteria	<i>Simonsiella</i> , <i>Vitreoscilla</i>
γ Proteobacteria	<i>Acinetobacter</i> , <i>Alysiella</i> , <i>Beggiatoa</i> , <i>Leucothrix</i> , <i>Lysobacter</i> , <i>Thiothrix</i>
δ Proteobacteria	<i>Desulfonema</i> , <i>Chondromyces</i> , <i>Cystobacter</i> , <i>Myxococcus</i> , <i>Nannocystis</i> , <i>Sorgonium</i> , <i>Stigmatella</i> , and many others
Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> , <i>Fisherella</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Spirulina</i> , and many others
Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides group	<i>Cytophaga</i> , <i>Flavobacterium</i> , <i>Flexibacter</i> , <i>Haliscomenobacter</i> , <i>Saprospira</i> , <i>Sporocytophaga</i> , and many others
Green nonsulfur bacteria	<i>Chloroflexus</i> , <i>Heliobacter</i> , <i>Herpetosiphon</i>
Green sulfur bacteria	<i>Chloroherpeton</i>
Planctomyces	<i>Isosphaera</i>
Low G+C gram-positive bacteria	<i>Filibacter</i> , <i>Heliobacterium</i> , <i>Mycoplasma</i>

*Sources: Derived from references [20, 21, 30]

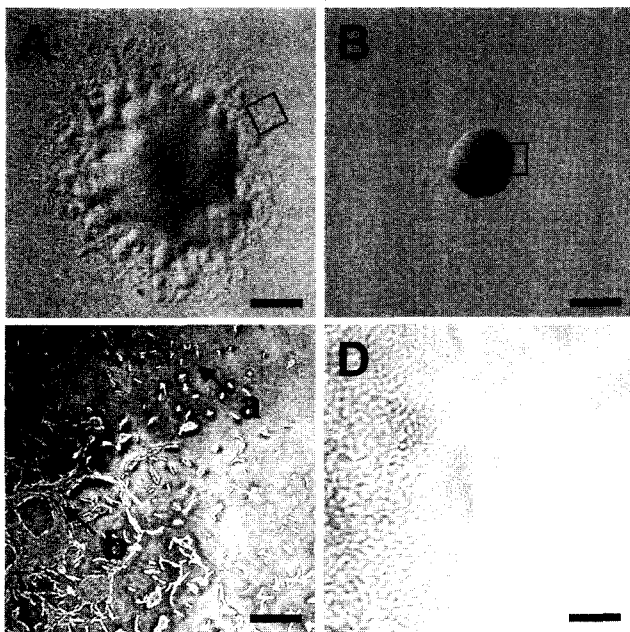
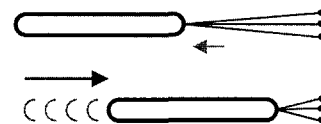


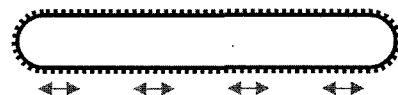
Fig. 1. Colonies of the gliding bacterium, *M. xanthus*. (A) A colony of wild-type cells. (B) A nonspreading colony of a *mglA* mutant. (C) Movement of cells at the edge of the wild-type colony. The arrow marked with “a” indicates cells moving independently from other cells (A-motility). The arrow marked with “b” indicates cells moving in group (S-motility). (D) Nonspreading cells at the edge of the *mglA* mutant colony. Squares in A and B indicate the region magnified in C and D. Bars of A and B, 1 mm. Bars of C and D, 25 μ m.

여 다세포 자실체를 형성한 후 그 안에서 각각의 세포들이 포자로 변형되는 특성을 보인다. 자실체의 형태는 점액세균의 종류에 따라 다양한데, 자실체 내의 수많은 포자들은 먹이가 풍부한 상황에서 집단으로 발아하여 간균 형태의 대단위 세포 무리를 형성함으로써 곧바로 군집생활을 할 수 있게 된다.

A. Retraction of type IV pili



B. Motors on cell surface



C. Supertwisted gliding apparatus



D. Slime extrusion

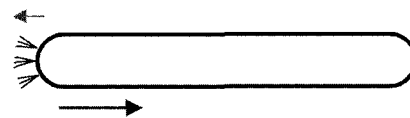


Fig. 2. Representative models for the bacterial gliding motility.

점액세균의 두 가지 운동성

점액세균은 대략 1.5~6 μ m/min 속도로 이동하는 것으로 알려져 있다[30]. 대장균이 편모를 이용하여 25 μ m/sec의 속도까지 수영할 수 있는 것에 비해 이러한 속도는 매우 느린 것이어서 점액세균의 움직임은 실시간으로 관찰하기는 어렵고 현미경에 비디오를 장착하여 장시간 촬영한 후 빠른 속도로 재생함으로써 관찰할 수 있다. 점액세균은 대부분의 다른 박테리아와 같이 앞과 뒤의 구별이 없으며, 이동시 매 7~8분 간격으로 진행방향을 앞뒤로 전환한다[39]. 즉, 한동

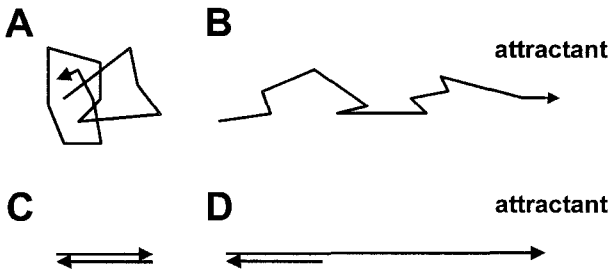


Fig. 3. Comparison of the motility behavior of *E. coli* and *M. xanthus*. (A) *E. coli* cells move via a random series of swims and tumbles when the attractant or repellent is uniformly distributed. (B) *E. coli* cells tumble less frequently when they are moving closer to the attractant. (C) *M. xanthus* cells move via random reversals of gliding directions when the attractant or repellent is uniformly distributed. (D) *M. xanthus* cells reverse gliding directions less frequently when they are moving closer to the attractant.

안 한쪽 방향으로 이동하였다가 다시 한동안 반대 방향으로 진행되는 일을 반복함으로써 제자리에 머무르게 된다(Fig. 3C). 그런데 이 상황에서 주변에 영양분과 같은 유인물질(attractant) 또는 독성물질과 같은 기피물질(repellent)들이 존재하면 진행방향의 전환빈도(reversal frequency)가 달라져 한쪽으로 치우치게 되고, 그 결과로 이동하고자 하는 방향으로 세포가 이동하게 된다[39](Fig. 3D). 한편, 점액세균은 몸체가 유연한 관계로 이동할 때 몸통이 구부러져 본래의 궤도에서 벗어나기도 하는데, 이러한 방식을 통해 여러 다른 방향으로 이동할 수 있게 된다[30].

미국 Stanford University의 Kaiser 박사 실험실은 돌연변이 실험을 통해 점액세균이 유전적으로 구별되는 두 가지의 운동성, 즉 A-운동성과 S-운동성을 지니고 있음을 밝혔다[9]. A-운동성(adventurous(A)-motility)은 야생형 균주의 균락 모서리에서 쉽게 발견되는데, Fig. 1C에서 화살표 “a”로 표시한 바와 같이 각각의 박테리아가 다른 박테리아로부터 떨어져 독립되어 있는 상태에서 개별 박테리아를 움직이게 하는 운동성이다. S-운동성(social(S)-motility)은 세포들이 서로 가까이 있을 때 이루어지는 운동성으로 균락 안에 존재하는 세포들 간에 이루어지는데, Fig. 1C에서 화살표 “b”로 표시한 바와 같이 세포들이 평행하게 정렬한 상태로 서로를 접촉하면서 미끄러지듯이 움직이는 운동이다. 두 운동성은 기능이 서로 독립되어 있어 다른 하나가 불활성 된 상태에서도 작동하는데, A-운동성이 불활성 된 돌연변이(A^+S^-)는 S-운동성만을 보여 세포의 무리 안에서는 잘 움직이지만 주변의 다른 세포들로부터 2 μm 이상의 거리를 두게 되면 더 이상 움직임을 보이지 않는다. 따라서 A^+S^- -돌연변이의 집락에서는 다른 세포들과 분리되어 독립적으로 운동하고 있는 세포를 발견할 수 없고, 모든 세포가 무리 안에서만 존재하는 모습을 보인다. 반면에 S-운동성이 불활성 된 돌연변이(A^-S^+)는 A-운동성만 보이는 관계로 세포 무리 안에서도 운동성을 보이는 하지만 세포 수가 적은 균락의 모서리 부분에서는 무

리로 존재하기보다는 각각의 세포들이 서로 독립하여 운동하는 모습이 나타난다[9].

운동성은 점액세균의 생활사에서 중요한 역할을 수행하는데, S-운동성을 상실한 돌연변이 균주들은 대부분 자실체 형성이 초기에 정지되어 자실체 구조물을 전혀 만들지 않는다. 반면에 A-운동성을 상실한 돌연변이 균주들은 변형된 형태 이기는 하지만 대부분 자실체를 형성하고 그 안에서 포자로 변형된다[19]. 자실체 형성이 수십만 마리의 세포 집단이 서로 협력하여 이루어지는 점을 고려할 때 S-운동성이 자실체 형성에 필수적이라는 사실은 쉽게 이해되는 부분이다. A-운동성은 상대적으로 건조한 표면에서 작동하며, S-운동성은 상대적으로 습한 표면에서 작동한다[28]. 따라서 고체배지 상에서 야생형 점액세균을 배양하면서 집락의 모서리 부분을 관찰해보면 1.5%의 한천을 함유한 배지에서는 A-운동성이 우세하게 나타나지만 0.3%의 한천을 함유한 배지에서는 S-운동성이 우세하게 나타나는 것을 관찰할 수 있다. S-운동성은 일반적으로 근접한 다른 세포의 존재를 필요로 하지만, 이와 같이 S-운동성이 우세하게 나타나는 환경에서는 예외적으로 주변의 다른 박테리아가 없어도 개별적인 박테리아가 독립적으로 움직일 수 있는 것으로 관찰되었다[32]. 한편, 두 운동성을 모두 불활성 시키면 점액세균은 운동성을 완전히 상실하며 자실체도 형성하지 않는다.

점액세균의 S-운동성

여러 연구결과에 의하면 S-운동성에는 type IV pili[14], fibril[1], 세포 외벽에 존재하는 lipopolysaccharide의 O-antigen[4] 등이 관여하는 것으로 나타났다. 이들 중 특별히 관심의 대상이 되는 것은 type IV pili(Tfp)로 점액세균의 하나인 *Myxococcus xanthus*의 경우 17개의 *pil* 유전자들이 이의 형성과 작용에 관여하는 것으로 보고되었다[33]. Tfp가 특별한 관심의 대상이 되는 이유는 이들이 점액세균의 S-운동성에 관여 할 뿐만 아니라 *Pseudomonas aeruginosa*, *Neisseria gonorrhoeae*와 같은 박테리아의 twitching motility에도 관여한다는 것이 알려져 있기 때문이다[8, 33]. Twitching motility는 한천배지의 표면에서 편모가 없는 박테리아 세포들이 실룩거리며 이동하는 운동성을 가리키며, Tfp를 반드시 필요로 한다. 박테리아 세포의 표면에 존재하는 pili가 신장되었다가 수축할 것이라는 것은 오래 전부터 제기되어 온 생각인데[5], 이러한 근거들을 기반으로 Tfp가 점액세균의 S-운동성의 추진력을 제공하는 운동기관이라는 모델이 제기되었다[15]. 이 모델에 의하면 점액세균은 세포의 한 끝에 2~8개의 Tfp를 갖는데, 이들 Tfp를 신장하여 부근에 있는 다른 세포의 표면에 부착시킨 후 이를 수축함으로써 운동성을 갖게 된다는 것이다(Fig. 2A). 그런데, 이 모델은 최근 여러 연구팀에 의해 Tfp의 운동이 직접 관찰됨으로써 높은 신빙성을 갖게 되었다[23, 29]. 이 중 Sheetz 박

사 그룹은 laser tweezer를 이용하여 Tfp의 수축 시 발생하는 힘을 측정함으로써 Tfp의 수축이 박테리아를 움직이기에 충분한 추진력을 발생시킴을 입증하였다[23]. 실제 S-운동성이 일어나기 위해서는 주변에 존재하는 세포들이 서로 접촉할 만큼 가까이 존재하거나 아니면 적어도 2 μm 거리 이내에 존재하여야만 하는데, 이 거리는 Tfp가 신장하여 도달할 수 있는 최대 거리인 것으로 추정되고 있다. 한편, fibril과 lipopolysaccharide (LPS)의 O-antigen 합성 유전자가 불활성될 경우에도 점액세균의 S-운동성이 상실되는데, 이러한 결과는 이들 물질이 S-운동성에 관여함을 보여준다[1, 4]. Fibril은 단백질과 다당류로 이루어진 섬유와 같은 물질로 세포 외부로 분비되며, LPS의 O-antigen은 세포 외벽에 존재하는데, 이러한 물질들이 S-운동성에 어떻게 관여하는지는 아직까지 알려져 있지 않다.

점액세균의 A- 운동성

A-운동성은 S-운동성과 달리 Tfp를 필요로 하지 않는다[14]. A-운동성에 관여하는 유전자좌위(loci)는 대략 37개가 알려져 있는데, 실제로는 이보다 더 많은 유전자들이 관여할 것으로 예측되고 있다[30]. S-운동성에 비해서 A-운동성에 관여하는 유전자에 대한 연구는 아직까지 미흡한데, 그 중에 연구가 어느 정도 이루어진 *cglB*와 *aglU* 유전자들의 경우 세포외막에 존재하는 단백질을 생산하는 것으로 추정되고 있으나 어떤 기능을 수행하는지는 알려져 있지 않다[26, 35]. A-운동성 기작으로는 세포외막에 정렬해 있는 수많은 작은 운동기구에 의해 움직인다는 모델, 세포외막의 수축 및 변형을 수반하는 율동에 의해 운동한다는 모델[18], 점액(slime)을 분출함으로써 전진한다는 모델[36], 계면활성제의 방향성 있는 분비에 의해 움직인다는 모델[16] 등 다양한 모델들이 제안되었는데, 이들 중 관심의 대상이 되는 두 가지는 세포외막의 수축 및 변형을 수반하는 율동에 의해 운동한다는 모델과 점액(slime)을 분출함으로써 전진한다는 모델이다.

세포외막의 수축 및 변형을 수반하는 율동에 의해 운동한다는 모델은 Lüsdrof 등에 의해 제안된 것으로, 이에 의하면 점액세균의 periplasmic space에는 여러 가닥의 단백질 사슬(strand)이 평행하게 합쳐서 형성된 밴드(band)가 존재하여 세포 전체를 거대한 나선형태로 감싸고 있는데, 이 밴드의 움직임에 따라 세포 외막의 수축 및 변형을 유발하고, 그 결과 세포가 표면을 따라 이동하는 A-운동성을 가져오게 된다는 것이다[7, 18](Fig. 2C). 이 모델은 밴드를 형성할 것으로 예상되는 단백질의 존재, 그리고 전자현미경에 의한 여러 활주운동 세포들에서의 밴드 관찰에 기반을 두고 있는데, 설득력을 갖기 위해서는 관찰된 밴드 구조물이 세포의 운동에 직접적으로 관여한다는 증거를 보일 필요가 있다.

점액을 분출함으로써 활주박테리아가 추진력을 얻는다는 모델은 이전부터 제기된 모델로, 최근에 filamentous

cyanobacteria에서 점액분출구로 보이는 구조가 발견되면서 설득력을 가지게 되었다[13]. 점액세균에서도 이러한 점액분출구로 보이는 구조들이 세포의 양끝에서 발견되었는데, Oster 등은 이를 바탕으로 점액의 분출이 점액세균의 추진력을 제공한다는 모델을 새롭게 제시하였다[36]. 이 모델에 의하면 polyelectrolyte gel로 구성되어 있는 점액이 세포의 한 끝에서 배출될 때 수화되어 팽창하면서 점액세균의 추진력을 제공한다는 것이다(Fig. 2D). 그리고 반대 방향으로 진행하고자 할 때는 반대쪽 분출구에서 점액이 배출되면서 진행 방향이 바뀌게 된다는 것이다.

점액세균의 운동성 조절

위에서도 언급하였듯이 점액세균은 1.5~6 $\mu\text{m}/\text{min}$ 속도로 이동하며 매 7~8분 간격으로 진행방향을 앞뒤로 전환한다(Fig. 3C). 그리고 전환빈도를 조절함으로써 전체적으로 어느 방향으로 진행할 것인지 결정한다. 대장균의 경우에는 직선으로 수영하는 swim 중 주기적으로 발생하는 tumble에 의해 진행방향이 바뀌는데, 계속되는 무작위의 tumble은 결과적으로 대장균이 어느 한 지점에 머무르도록 한다(Fig. 3A). 그런데 만일 어느 한쪽에 유인물질 또는 저해물질이 존재하게 되면 대장균은 이를 인식하여 농도구배에 따라 tumble의 빈도를 조절하게 되고 결과적으로는 유인물질이 존재하는 방향 또는 저해물질이 존재하는 반대 방향으로 이동하게 되는 주화성(chemotaxis)을 보인다(Fig. 3B). Swim과 tumble은 편모가 어느 방향으로 회전하느냐에 따라 발생하며, 외부 물질의 감지와 이에 대응한 편모의 회전 방향 조절은 Che 신호전달체계에 의해 이루어진다[3].

*M. xanthus*의 경우에는 Che 신호전달체계를 이루는 단백질들과 아미노산 서열이 유사한 여러 단백질을 가지고 있는 것으로 알려져 있는데, 그 중에서 대장균의 Che 신호전달체계와 비슷한 역할을 수행하는 단백질 그룹이 Frz 신호전달체계를 이루는 단백질들이다[34]. Frz 신호전달체계에 대한 발견과 연구는 주로 University of California at Berkeley에 있는 Zusman 박사 실험실에서 이루어졌는데, Che 신호전달체계와 마찬가지로 유인물질과 저해물질을 인식하고, 그 신호에 따라 운동성을 조절함으로써 유인물질로는 접근하고 저해물질로부터는 멀어지는 주화성을 보인다[28, 39]. Frz 체계가 Che 체계와 다른 점은 Che 체계가 물질의 농도구배에 따라 tumble 빈도를 조절하는 반면에 Frz 체계는 물질의 농도구배에 따라 앞뒤로의 진행방향 전환빈도(reversal frequency)를 조절한다는 것이다. 한 예로 *M. xanthus*가 casitone과 같이 먹이가 되는 유인물질이 존재하는 곳으로 이동할 때는 진행방향의 전환빈도가 낮아져 그 방향으로 이동하게 되는 반면(Fig. 3D), isopropanol과 같은 저해물질이 존재하는 방향으로 이동할 때는 진행방향의 전환빈도가 높아져 그 물질이 존재하는 반대 방향으로 이동하는 결과를 초

래한다[28]. Frz 신호전달체계는 A와 S-운동성의 조절에 모두 필요하다. 따라서 Frz 체계에 문제가 생긴 경우에 개별적인 점액세균은 유인물질 또는 저해물질에 대해 정상적인 반응을 하지 못하며[28], 집단의 세포들은 정상적인 자실체를 못하고 흡사 머리카락이 헝클어진 형상(frizzy)으로 정렬한 세포 집단을 형성한다[38]. Frz 체계는 이러한 특성으로 인해 그 이름을 갖게 되었는데, 정상적인 자실체를 형성하는 대신 세포의 집단이 머리카락 형상으로 정렬한 이유는 자실체를 형성하기 위한 집단의 세포들이 자실체 형성지점을 가리키는 신호물질을 인식하지 못해 집단으로 떠돌다가 에너지가 고갈되어 멈추어 섰기 때문이라고 풀이된다. 대장균의 경우에는 직접적인 유인물질이 아미노산인 것으로 밝혀져 있으나, *M. xanthus*의 경우에는 직접적인 유인물질이 어떤 것인지 아직 밝혀져 있지 않다. 또 점액세균의 경우에는 자실체를 형성함으로써 자실체의 중심을 알리는 신호물질이 존재하고 Frz 체계가 이 물질을 인식할 것으로 예상되지만 아직까지 그 물질의 정체는 밝혀져 있지 않다. 다만 이러한 물질은 외부에서 공급되기보다는 자실체의 중심부에서 점액세균 자신이 내는 물질일 것이라고 예상된다.

Dif 단백질들은 대장균의 Che 단백질과 유사한 또 다른 단백질 그룹으로 Frz 신호전달체계와는 독립적인 신호전달 체계를 이루어 S-운동성의 조절에 관여할 것으로 보고되었다[37]. *dif* 유전자가 불활성된 돌연변이 균주들은 A-운동성은 정상이나 S-운동성의 조절은 정상적으로 이루어지지 않아 자실체 형성이 초기에 중단된다. 이 이외에도 *M. xanthus*는 Che 단백질과 유사한 여러 단백질을 만드는 유전자들을 가지고 있는 것으로 확인되었는데, 아직까지 이들의 기능은 알려져 있지 않으며, 다만 자실체 형성 과정에서 이루어지는 여러 신호전달에 관여하리라 추정되고 있다.

운동성에 관여하는 대부분의 유전자는 A 또는 S-운동성에 특이적이지만, *mgIA*로 명명된 한 유전자는 두 운동성에 모두 요구된다[31]. 따라서 *mgIA* 유전자가 불활성화 된 돌연변이는 움직임은 가능하지만 앞뒤로의 방향전환이 너무 빈번하여 어느 방향으로도 전진하지 못하고 제자리에 머물러 있는 형질을 보인다(Fig. 1B,D). *MgIA* 단백질은 Ras family에 속하는 GTPase로 추정되며 A와 S-운동성 모두를 조절하는데 관여할 것으로 예상되고 있다.

Filamentous cyanobacteria 의 활주운동

활주운동은 광합성 박테리아인 filamentous cyanobacteria의 일반적 특성으로 점액세균에 비해 훨씬 빠른 속도인 10 $\mu\text{m}/\text{sec}$ 의 속도로 활주하며, 많은 수의 박테리아가 빛에 반응하여 이동하는 주광성(phototaxis)을 보인다. Filamentous cyanobacteria의 활주운동에 대한 모델로는 크게 두 가지가 주장되고 있는데, 그 중 하나는 세포 표면에 정렬해 있는 fibril의 수축에 의해 발생하는 세포 표면의 울동에 의해 세

포가 추진력을 갖게 된다는 모델이며[11](Fig. 2B), 다른 하나는 세포 표면에 정렬해 있는 분출구를 통해 다당류의 점액(slime)을 분출함으로써 세포가 앞으로 이동할 추진력을 얻는다는 모델이다[13](Fig. 3D).

Filamentous cyanobacteria는 세포벽 구성이 다른 그람 음성 박테리아와는 다른 독특한 모습을 보여, 먼저 peptidoglycan 층이 다른 그람 음성 박테리아에 비해 훨씬 두꺼우며, 세포외막 위에 S-layer로 불리는 또 다른 층을 가지고 있다. 그리고 fibril이 가지런히 정렬하여 구성된 fibril 층은 S-layer 위에 존재하는 것으로 알려져 있다[11]. *Phormidium uncinatum*으로부터 얻어진 결과에 의하면 fibril은 646개의 아미노산으로 이루어진 glycoprotein으로 구성되어 있는데[12], 운동성을 상실한 균들이 oscillin이라 명명된 단백질층을 가지고 있지 않다는 관찰은 fibril을 구성하는 oscillin 또는 oscillin과 유사한 단백질이 cyanobacteria의 활주운동에 관여한다는 주장을 뒷받침 해준다.

점액(slime) 분출에 의한 cyanobacteria의 활주운동은 이전부터 제기된 흥미로운 모델로, 최근 Hoiczky 박사 실험실의 연구결과에 의해 신빙성이 높아지게 되었다. 이들은 전자현미경 관찰을 통해 세포와 세포의 연결부위의 표면에 정렬해 있는 점액의 분출구 구조(junctional pore)를 발견하였고, 또 Indian ink를 사용하여 점액 방출의 방향과 속도가 세포의 운동과 일치함을 보여 주었다[13]. Cyanobacteria에서의 발견에 이어 점액세균에서도 점액분출구로 추정되는 유사한 구조가 발견되었는데[36], 이러한 결과는 점액 분출이 활주운동에서 세포의 추진력으로 작용하리라는 모델의 신빙성을 높여준다. 하지만 아직까지는 점액의 분출이 활주운동의 직접적인 추진력으로 작용한 것인지 아니면 세포가 이동한 결과의 하나로 점액이 분비된 것인지 증명된 상태가 아니다.

한편 단세포 cyanobacteria인 *Synechocystis* sp.의 운동성에는 *M. xanthus*의 S-운동성과 같이 type IV pili가 관여하는 것으로 알려졌는데[2], 이는 pili를 생성하는 일부 filamentous cyanobacteria에서는 pili가 활주운동에 관여할 가능성을 보여준다.

Flavobacterium johnsoniae 의 활주운동

*F. johnsoniae*는 진정세균의 Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides 그룹에 속하는 박테리아로 고체의 표면에서 최대 10 $\mu\text{m}/\text{sec}$ 의 속도로 활주운동한다. 세포의 표면에 미세한 고무공을 부착시켰을 때 고무공이 세포표면에서 움직이는 관찰 결과로 미루어 보아 이 박테리아는 세포 표면에 존재하는 운동기구의 움직임을 통해 활주운동 할 것으로 추정되지만 자세한 기작은 알려져 있지 않다[17, 24]. *F. johnsoniae*는 점액세균에 비해 이동속도가 빠르며 다루기 쉽기 때문에 활주운동 연구를 위한 좋은 재료가 될 수 있었다.

하지만 지난 수 년 전까지 활주운동에 관여하는 유전자에 대한 보고가 거의 없었는데, 그 이유는 유전자 탐색을 위해 이 박테리아에서 이용 가능한 유전학적 도구들이 별로 없었기 때문이었다. 그런데 최근 미국 University of Wisconsin-Milwaukee의 McBride 박사 실험실은 *F. johnsoniae*에 대한 유전학적 연구방법을 개발하여 활주운동에 관여하는 20여개의 유전자를 찾을 수 있었으며, 이들의 분석을 통해 *F. johnsoniae*의 활주운동에 ATP-binding cassette(ABC) transporter, exopolysaccharide의 합성, sulfonolipid의 합성, 세포분열에 관여하는 단백질, 세포막과 periplasm에 존재할 것으로 추정되는 단백질들이 필요함을 밝혔다[21, 22]. 이러한 유전자들의 발견은 아직까지는 이 박테리아의 활주운동 기작에 대한 충분한 설명을 하지는 못하지만, 개발된 방법을 통해 이루어질 새로운 유전자의 탐색과 다른 활주운동 박테리아로부터의 유전자 비교는 활주운동 기작에 대한 새로운 실마리를 제공해 줄 것으로 기대된다.

요 약

활주운동은 편모의 작용없이 고체의 표면을 미끄러지듯이 이동하는 박테리아의 운동방식으로 분류학상 다양한 종의 박테리아에서 발견된다. 지금까지 밝혀진 바에 의하면 활주운동은 type IV pili(Tfp)를 필요로 하는 경우와 이를 필요로 하지 않는 두 가지로 크게 구분될 수 있는데, Tfp를 필요로 하는 경우에는 Tfp의 확장과 수축에 의해 이루어지는 twitching motility와 운동기작이 흡사할 것으로 추정된다. Tfp를 필요로 하지 않는 활주운동에 대해서는 여러 다양한 모델이 제시되었는데, 이 중 한 모델은 활주박테리아가 점액을 분출함으로써 추진력을 얻어 앞으로 진행한다는 설명이며, 다른 모델들은 외벽에 세포 전체를 감싸는 운동기구가 존재한다는 것이다. 이와 같이 활주운동은 일반적으로 잘 알려진 편모에 의한 운동과는 전혀 다른 운동방식에 의해 이루어지는데, 그 작용 기작이 매우 흥미로운 반면에 많은 부분들이 풀어야 될 숙제로 남아있어 앞으로의 연구결과들이 기대된다.

REFERENCES

- Behmlander, R. M. and M. Dworkin. 1991. Extracellular fibrils and contact-mediated cell interactions in *Myxococcus xanthus*. *J. Bacteriol.* **173**: 7810-7821.
- Bhaya, D., N. Watanabe, T. Ogawa, and A. R. Grossman. 1999. The role of an alternative sigma factor in motility and pilus formation in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC6803. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **96**: 3188-3193.
- Blair, D. F. 1995. How bacteria sense and swim. *Annu. Rev. Microbiol.* **49**: 489-522.
- Bowden, M. G. and H. B. Kaplan. 1998. The *Myxococcus xanthus* lipopolysaccharide O-antigen is required for social motility and multicellular development. *Mol. Microbiol.* **30**: 275-284.
- Bradley, D. E. 1972. Shortening of *Pseudomonas* pili after RNA-phage adsorption. *J. Gen. Microbiol.* **72**: 303-319.
- Dworkin, M. and D. Kaiser. 1993. *Myxobacteria II*. ASM Press, Washington, D.C.
- Freese, A., H. Reichenbach, and H. L. nsdorf. 1997. Further characterization and in situ localization of chain-like aggregates of the gliding bacteria *Myxococcus fulvus* and *Myxococcus xanthus*. *J. Bacteriol.* **179**: 1246-1252.
- Henrichsen, J. 1983. Twitching motility. *Annu. Rev. Microbiol.* **37**: 81-93.
- Hodgkin, J. and D. Kaiser. 1979. Genetics of gliding motility in *Myxococcus xanthus* (myxobacteriales): two gene systems control movement. *Mol. Gen. Genet.* **171**: 177-191.
- Hoicyk, E. 2000. Gliding motility in cyanobacteria: observations and possible explanations. *Arch. Micro.* **174**: 11-17.
- Hoicyk, E. and W. Baumeister. 1995. Envelope structure of four gliding filamentous cyanobacteria. *J. Bacteriol.* **177**: 2387-2395.
- Hoicyk, E. and W. Baumeister. 1997. Oscillin, an extracellular, Ca²⁺-binding glycoprotein essential for the gliding motility of cyanobacteria. *Mol. Microbiol.* **26**: 699-708.
- Hoicyk, E. and W. Baumeister. 1998. The junctional pore complex, a prokaryotic secretion organelle, is the molecular motor underlying gliding motility in cyanobacteria. *Curr. Biol.* **8**: 1161-1168.
- Kaiser, D. 1979. Social gliding is correlated with the presence of pili in *Myxococcus xanthus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **76**: 5952-5956.
- Kaiser, D. 2000. Bacterial motility: How do pili pull?. *Curr. Biol.* **10**: R777-R780.
- Keller, K. H., M. Grady, and M. Dworkin. 1983. Surface tension gradients: feasible model for gliding motility of *Myxococcus xanthus*. *J. Bacteriol.* **155**: 1358-1366.
- Lapidus, I. R. and H. C. Berg. 1982. Gliding motility of *Cytophaga* sp. strain U67. *J. Bacteriol.* **151**: 383-398.
- Lünsdorf, H. and H. U. Schairer. 2001. Frozen motion of gliding bacteria outlines inherent features of the motility apparatus. *Microbiology* **147**: 939-947.
- MacNeil, S. D., A. Mouzeyan, and P. L. Hartzell. 1994. Genes required for both gliding motility and development in *Myxococcus xanthus*. *Mol. Microbiol.* **14**: 785-795.
- McBride, M. 2000. Bacterial gliding motility: mechanisms and mysteries. *Am. Soc. Microbiol. News* **66**: 203-210.
- McBride, M. 2001. Bacterial gliding motility: multiple mechanisms for cell movement over surfaces. *Annu. Rev. Microbiol.* **55**: 49-75.
- McBride, M. J. and M. J. Kempf. 1996. Development of techniques for the genetic manipulation of the gliding bacterium *Cytophaga johnsonae*. *J. Bacteriol.* **178**: 583-590.
- Merz, A., M. Sheetz, and M. So. 2000. Pilus retraction powers bacterial twitching motility. *Nature* **407**: 98-102.
- Pate, J. and L. Chang. 1979. Evidence that gliding motility in prokaryotic cells is driven by rotary assemblies in the cell

- envelopes. *Curr. Microbiol.* **2**: 59-64.
25. Reichenbach, H. 1999. The ecology of the myxobacteria. *Environ. Microbiol.* **1**: 15-21.
 26. Rodriguez, A. M. and A. M. Spormann. 1999. Genetic and molecular analysis of *cglB*, a gene essential for single-cell gliding in *Myxococcus xanthus*. *J. Bacteriol.* **181**: 4381-4390.
 27. Shi, W. and D. R. Zusman. 1993. The two motility systems of *Myxococcus xanthus* show different selective advantages on various surfaces. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **90**: 3378-3382.
 28. Shi, W., T. Kohler, and D. R. Zusman. 1993. Chemotaxis plays a role in the social behaviour of *Myxococcus xanthus*. *Mol. Microbiol.* **9**: 601-611.
 29. Skerker, J. M. and H. C. Berg. 2001. Direct observation of extension and retraction of type IV pili. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **98**: 6901-6904.
 30. Spormann, A. 1999. Gliding motility in bacteria: insights from studies of *Myxococcus xanthus*. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **63**: 621-641.
 31. Stephens, K., P. Hartzell, and D. Kaiser. 1989. Gliding motility in *Myxococcus xanthus*: *mgl* locus, RNA, and predicted protein products. *J. Bacteriol.* **171**: 819-830.
 32. Sun, H., Z. Yang, and W. Shi. 1999. Effect of cellular filamentation on adventurous and social gliding motility of *Myxococcus xanthus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **96**: 15178-15183.
 33. Wall, D. and D. Kaiser. 1999. Type IV pili and cell motility. *Mol. Microbiol.* **32**: 1-10.
 34. Ward, M. J. and D. R. Zusman. 1999. Motility in *Myxococcus xanthus* and its role in developmental aggregation. *Curr. Opin. Microbiol.* **2**: 624-629.
 35. White, D. J. and P. L. Hartzell. 2000. AgIU, a protein required for gliding motility and spore maturation of *Myxococcus xanthus*, is related to WD-repeat proteins. *Mol. Microbiol.* **36**: 662-678.
 36. Wolgemuth, C., E. Hoiczky, D. Kaiser, and G. Oster. 2002. How myxobacteria glide. *Curr. Biol.* **12**: 369-377.
 37. Yang, Z., Y. Geng, D. Xu, H. B. Kaplan, and W. Shi. 1998. A new set of chemotaxis homologues is essential for *Myxococcus xanthus* social motility. *Mol. Microbiol.* **30**: 1123-1130.
 38. Zusman, D. R. 1982. "Frizzy" mutants: a new class of aggregation-defective developmental mutants of *Myxococcus xanthus*. *J. Bacteriol.* **150**: 1430-1437.
 39. Zusman, D. R. and M. J. McBride. 1991. Sensory transduction in the gliding bacterium *Myxococcus xanthus*. *Mol. Microbiol.* **5**: 2323-2329.

(Received June 18, 2002/Accepted Aug. 20, 2002)