درون‌همزیستی و انواع آن

اباذر اسماعیلی
سرگروه زیست‌شناسی استان قم
کارشناس ارشد زیست‌شناسی جانوری

اشاره

در صفحهٔ ۵۷ کتاب زیست‌شناسی سال چهارم رشتهٔ علوم تجربی، در مبحث تکوین جانداران پیچیده بحثی دربارهٔ درون‌همزیستی آمده است. این مقاله گسترش این بخش از برنامهٔ درسی است.

کلیدواژه ها: لین مارگولیس، درون همزیست، کریپتوموناد، نوکلئومورف، دینوفلاژله.

تفاوت‌های بسیاری بین سلول‌های یوکاریوتی و پروکاریوتی در اندازه، پیچیدگی و ساختارهای داخلی وجود دارد. با این حال شباهت‌های مهمی بین سلول‌های پروکاریوتی و اندامک‌های درون سلول‌های یوکاریوتی مشاهده می‌شود. بسیاری از این شباهت‌ها در سال‌های دههٔ ۱۸۸۰ مورد توجه قرار گرفته بودند، ولی بیش از یک قرن طول کشید تا مورد قبول عموم قرار گیرند (۱۱).

	پروکاریوت	یوکاریوت	میتوکندری سلول‌های یوکاریوتی	کلروپلاست در سلول‌های فتوسنتزی
DNA	معمولاً یک کروموزوم حلقوی	کروموزوم‌های خطی جای گرفته در هسته	معمولاً یک کروموزم حلقوی	معمولاً یک کروموزم حلقوی
تکثیر	تقسیم دوتایی (تقسیم یک سلول به دو سلول)	میتوز	تقسیم دوتایی	تقسیم دوتایی
ریبوزوم‌ها	۷۰ s	۸۰ s	۷۰ s	۷۰ s
زنجیرهٔ انتقال الکترون	در غشای پلاسمایی اطراف سلول یافت می‌شود	در غشای پلاسمایی اطراف سلول یافت نمی‌شود(فقط در میتوکندری و کلروپلاست یافت می‌شود)	در غشای پلاسمایی اطراف آن یافت می‌شود	در غشای پلاسمایی اطراف آن یافت می‌شود
اندازهٔ تقریبی	تقریباً ۱ تا ۱۰ میکرون	تقریباً ۵۰ تا ۵۰۰ میکرون	تقریباً ۱ تا ۱۰ میکرون	تقریباً ۱ تا ۱۰ میکرون
پیدایش در سطح زمین	* باکتری بی‌هوازی حدود ۳/۸ میلیارد سال پیش * باکتری فتوسنتزکننده حدود ۳/۲ میلیارد سال پیش * باکتری هوازی حدود ۲/۵ میلیارد سال پیش	حدود ۱/۵ میلیارد سال پیش	حدود ۱/۵ میلیارد سال پیش	حدود ۱/۵ میلیارد سال پیش

جدول ۱. مقایسهٔ پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌ها

بنابر همین شباهت‌ها بود که لین مارگولیس[1] استاد زیست‌شناسی دانشگاه کشاورزی بوستون در سال ۱۹۶۷ تئوری درون‌همزیستی را به شکل اولیهٔ آن و در سال ۱۹۸۱ در کتاب خود با عنوان «همزیستی در فرگشت سلولی[2]» ارائه کرد (۵ و ۶ و ۱۱). او طی تحقیقاتی که در مورد منشأ سلول‌های یوکاریوتی داشت، با جمع‌آوری اطلاعات زیادی در مورد یوکاریوت‌ها، پروکاریوت‌ها و اندامک‌ها، مشابهت‌های

زیادی را در فسیل‌های پروکاریوتی و اندامک‌ها مشاهده کرد که بیانگر درون‌همزیستی[3] بودند. منظور از درون‌همزیستی به درون کشیده شدن یک سلول است، به طوری که در پی آن سلولِ بلعیده شده، هضم نمی‌شود و با سلولی که آن را بلعیده است (میزبان) به ارتباطِ سودمندِ متقابل می‌پردازد. اصطلاحاً به سلولی که به درون کشیده شده و همزیست شده، درون همزیست[4] یا درون همزی گفته می‌شود.

اساساً رئوس نظریهٔ درون‌همزیستی چنین است:

* میتوکندری نتیجهٔ آندوسیتوز یک باکتری هوازی احتمالاً خویشاوند ریکتسیاها[5] ست.

* کلروپلاست نتیجهٔ آندوسیتوز یک باکتری فتوسنتزکننده، مانند سیانوباکتری است.

* در هر دو حالت فوق، از نظر منطقی وجود یک باکتری بی‌هوازی که قادر به زندگی در محیط هوازی نیست، لازم است.

* به این ترتیب، یک ارتباط متقابل سودمند (همیاری) برای هر دو سلول همزیست طی زمانی طولانی فراهم شده است.

درواقع این فرضیه بیان می‌کند که یک باکتری هوازی که به اکسیژن نیاز دارد، به وسیلهٔ یک باکتری بی‌هوازی که اکسیژن برای آن مضر است، بلعیده شده و احتمالاً مزیت ماندگاری آن دو با هم، باعث ادامهٔ مشارکت طولانی مدت بین آنها شده است (۱۱).

در این رابطه، باکتری هوازی سمیّت اکسیژن را برای باکتری بی‌هوازی‌ای که آن را بلعیده است، تغییر داده و متقابلاً باکتری بی‌هوازی غذا بلعیده و نیز از باکتری درون همزیست هوازی محافظت کرده است.

اندامک‌های غشادار به غیر از میتوکندری و کلروپلاست از چین خوردگی غشای پلاسمایی به درون سیتوپلاسم و انشعاب آن ایجاد شده‌اند، مانند غشای اطراف هسته و شبکهٔ آندوپلاسمی. این روش از پیدایش اندامک‌ها را مدل خودزایشی[6] می‌گویند(۱).

شواهد دیگری نیز از این نظریه پشتیبانی می‌کنند

۱. سیر زمانی پیدایش حیات در زمین مبتنی بر شواهد فسیلی (تاریخ حیات)

* باکتری‌های بی‌هوازی: دانشمندان شواهدی فسیلی دارند که نشان می‌دهند باکتری‌هایی در حدود ۳/۸ بیلیون سال پیش روی زمین زندگی می‌کرده‌اند. در این زمان اتمسفر فاقد اکسیژن بوده است و فقط باکتری‌های بی‌هوازی روی زمین زندگی می‌کردند.

* باکتری‌های فتوسنتز کننده: شواهد فسیلی نشان می‌دهد در حدود ۳/۲ بیلیون سال پیش، باکتری‌های فتوسنتز کننده یا سیانوباکتری‌ها پدیدار شده‌اند. این باکتری‌ها از انرژی نور خورشید برای تولید قند استفاده می‌کردند. اکسیژن آزاد شده نیز به عنوان دومین محصول، شروع به تجمع در جوّ کرد. چون که اکسیژن برای سلول‌های بی‌هوازی سمی است، در وضعیت جدید سلول‌های بی‌هوازی در جوّ آلوده به اکسیژن از مزیت بی‌هوازی بودن بهره‌مند نبودند و با افزایش اکسیژن محیط به تدریج از بین رفتند.

یک باکتری بی‌هوازیِ که اکسیژن برای آن مضر است، بلعیده شده و احتمالاً مزیت ماندگاری آن دو با هم، باعث ادامهٔ مشارکت طولانی مدت بین آنها شده است

* سلول‌های هوازی مدت کوتاهی پس از آن (حدود ۲/۵ بیلیون سال پیش) ظاهر شدند. این سلول‌ها قادر بودند تا از اکسیژن سمّی استفاده و ATP و آب ایجاد کنند (تنفس). در این زمان موجودات زنده‌ای که می‌توانستند در محیط آلوده به اکسیژن زندگی کنند، سازگارترین وضعیت را با محیط داشتند(۱۱).

* آنچه گفته شد، به این معنی نیست که تمام جانداران بی‌هوازی در زمین از بین رفتند، بلکه بسیاری از گونه‌های باکتری‌های بی‌هوازی به کمک روش‌های خاصی، مثلاً در اعماق زمین، در باتلاق‌ها و فضولات و نیز در اقیانوس‌ها و بعداً در درون دستگاه گوارش پستانداران از جمله در رودهٔ انسان و غیره باقی ماندند. امروزه نیز برخی از این جانداران بی‌هوازی باعث بیماری‌هایی از قبیل بوتولیسم، قانقاریا و کزاز در انسان می‌شوند. در مقابل یوکاریوت‌های عجیبی نیز وجود دارند که فاقد هرگونه علت بیوشیمیایی، مولکولی و ساختاری برای داشتن میتوکندری هستند. مثلاً اشکالی ابتدایی از یوکاریوت‌های تک‌سلولی (آغازیان) وجود دارند که بی‌هوازی‌اند، میتوکندری ندارند و اغلب دو هسته دارند. مانند *Cryptosporidium parvum, Giardia intestinalis*(۱۱).

سال قبل	رویدادهای مهم
۴/۵ بیلیون	شکل‌گیری کرهٔ زمین
۳/۵ بیلیون	گسترش و چیرگی باکتری‌های پروکاریوتی
۲/۵ بیلیون	انباشتگی اکسیژن در جوّ
۱/۵ بیلیون	یوکاریوت‌ها (اولین سلول‌های هسته‌دار)
۰/۵ بیلیون	کامبرین (گسترش جانداران یوکاریوتی پرسلولی)

۲. شواهد ساختاری، مولکولی و بیوشیمیایی

الف- اندامک‌هایی که DNA مخصوص به خود را دارند و مستقل از سلولی هستند که در آن زندگی می‌کنند، می‌توانند تقسیم شوند:

هنگامی که مارگولیس در ابتدا تئوری درون همزیستی را پیشنهاد داد، پیش‌بینی می‌کرد که اگر اندامک‌ها واقعاً باکتری‌های همزیست باشند، باید دارای DNA ویژه شبیه باکتری‌ها باشند.

جالب است بدانیم که در حدود سال‌های ۱۹۸۰ چنین حالتی در دو رده از اندامک‌ها یعنی میتوکندری و کلروپلاست گزارش شد. کمی بعد از آن، نیز تیم تحقیقاتی دانشگاه راکفلر یافته‌های مشابهی را در مورد سانتریول اعلام کردند که این ساختار در سلول یوکاریوتی علاوه بر تکثیر، توانایی حرکت و تقسیم سلولی را به آن می‌دهد (۹).

ب- احتمالاً میتوکندری و نیز کلروپلاست می‌توانسته‌اند از یک سلول اجدادی مشترک، منشأ گرفته باشند(۶) و نمی‌توانند در سلولی تشکیل شده باشند که قبلاً بدون آنها بوده است، زیرا ژن‌های هسته‌ای فقط برخی از پروتئین‌هایی که هر یک از آنها نیاز دارند را کد می‌کند.

ج- هم میتوکندری و هم کلروپلاست ماشین‌های سنتز پروتئین خاص خود را دارند که به ماشین سنتز پروتئین باکتری‌ها شبیه‌ترند تا به ماشین پروتئین‌سازی سیتوپلاسم یوکاریوت‌ها، زیرا:

* در عمل ترجمه اولین آمینواسید آنها مانند باکتری‌ها، fمتیونین (fmet) است و نه مانند یوکاریوت‌ها آمینواسید متیونین.
* تعدادی از آنتی‌بیوتیک‌ها مانند استرپتومایسین پروتئین‌سازی را در میتوکندری و کلروپلاست متوقف می‌کنند، در حالی که بر پروتئین‌سازی یوکاریوت‌ها اثری ندارند.
* به عکس حالت قبل، بازدارنده‌هایی مانند سم دیفتری پروتئین‌سازی را در یوکاریوت‌ها متوقف می‌کند، در حالی که این ماده نه بر باکتری‌ها، نه بر میتوکندری و نه بر کلروپلاست هیچ اثر قابل توجهی بر پروتئین‌سازی ندارد.
* آنتی بیوتیک ریفامپسین فعالیت RNA پلی مراز باکتری، میتوکندری و کلروپلاست را باز می‌دارد در حالی که بر فعالیت RNA پلی مراز یوکاریوت‌ها اثر ندارد (۹).

د- میتوکندری و نیز کلروپلاست فقط یک مولکول DNA حلقوی مشابه باکتری‌ها دارند (۶). DNA آنها فاقد هیستون است، محتوای ژنومی آنها نیز رابطهٔ متقابل خاصی با ژنوم هستهٔ سلول میزبان دارد (۴).

۳. ژنوم میتوکندری

ژنوم میتوکندری انسانی شامل ۱۶۵۶۹ جفت باز در یک DNA حلقوی است. این ژنوم موارد زیر را رمز می‌کند:

* ۲ مولکول RNA ریبوزومی(rRNA)
* ۲۲ مولکول RNA ناقل(tRNA)
* ۱۳ پلی پپتید که در ساخت مجموعه‌های پروتئینی متعدد شرکت می‌کنند و در غشای داخلی میتوکندری قرار می‌گیرند. این پروتئین‌ها شامل موارد زیر هستند:

- ۷ زیر واحد که آنزیم NADH دهید روژناز را می‌سازد.
- ۳ زیر واحد سیتوکروم C اکسیداز
- ۲ زیر واحد پروتئین سنتز ATP
- سیتوکروم b

گرچه، همهٔ محصولات این ژن‌ها در میتوکندری‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرند، اما میتوکندری‌ها علاوه بر آنها به برخی ژن‌های هسته‌ای نیز نیاز دارند از جمله برخی از ژن‌های رمزکنندهٔ mRNA و tRNA. پروتئین‌هایی مانند برخی زیر واحدهای سیتوکروم C و

هنگامی که مارگولیس در ابتدا تئوری درون همزیستی را پیشنهاد داد، پیش‌بینی می‌کرد که اگر اندامک‌ها واقعاً باکتری‌های همزیست باشند، باید دارای DNA ویژه شبیه باکتری‌ها باشند.

DNA پلی مرازهای مورد استفاده در میتوکندری که در سیتوزول ساخته شده و به داخل میتوکندری فرستاده می‌شوند (۹). به نظر می‌رسد که در کل، بیشتر ژن‌ها در اجداد کلروپلاست و میتوکندری طی روند فرگشتی همزیستی از بین رفته، یا به هسته سلول میزبان منتقل شده‌اند (۱۲).

ژنوم کلروپلاست

کلروپلاست *Marchantia polymorpha* که نوعی گیاه از خزگیان است، DNA حلقوی دارد که دارای ۱۲۱۰۲۴ جفت باز، شامل ۱۲۸ ژن است:

* ژن‌های دوگانه‌ای که هر چهار نوع (۲۳ s, ۱۶ s, ۴/۵s, and ۵ s) rRNA کلروپلاستی را رمز می‌کنند.
* ۳۷ ژن که مولکول‌های tRNA مورد استفاده برای ترجمه در کلروپلاست را رمز می‌کند.
* ۴ ژن، برخی از زیر واحدهای RNA پلی مراز مورد استفاده در عمل ترجمهٔ کلروپلاستی را رمز می‌کنند.
* یک ژن که زیر واحد بزرگ آنزیم روبیسکو را رمز می‌کند.
* ۹ ژن برای اجزای فتوسیستم‌های I و II
* ۶ ژن برای بخش‌هایی از کلروپلاست که در سنتز ATP نقش دارند.
* ژن‌های ۱۹ پروتئین از حدود ۶۰ پروتئین به کار رفته در ساختار ریبوزوم کلروپلاستی.

همهٔ محصولات این ژن‌ها در کلروپلاست مورد استفاده قرار می‌گیرند، اما همهٔ ساختارهای کلروپلاستی همچنان به پروتئین‌های رمز شده توسط ژن‌های هسته‌ای و ترجمه شده در سیتوزول که به کلروپلاست فرستاده می‌شوند، وابسته‌اند. برای مثال، روبیسکو آنزیمی است که برای شروع چرخهٔ کلوین CO_2 را به ریبولوز بیس فسفات اضافه می‌کند. این آنزیم شامل دو زیر واحد است که یکی بزرگ است و درون کلروپلاست رمز شده و ساخته می‌شود و دیگری زیر واحد

کوچک که توسط ژن‌های هسته رمز می‌شود و در سیتوزول به وسیلهٔ ریبوزوم تولید و سپس به درون کلروپلاست ارسال می‌شود.

به نظر می‌رسد که فرگشت کلروپلاست یوکاریوت‌ها می‌تواند طی سه واقعهٔ جداگانه و متفاوت، روی داده باشد که شامل درون همزیستی سیانوباکتری‌ها برای ایجاد موارد زیر است:

* جلبک‌های سبز و گیاهان
* جلبک‌های قرمز
* گروه Glaucophyte ها که گروهی از جلبک‌های تک‌سلولی آب شیرین‌اند. این سه گروه را کُهن پلاست‌ها می‌نامند(۵).

انواع درون‌همزیستی

درون‌همزیستی نخستین

چنان که بیان شد، این نوع درون همزیستی در طی کلروپلاست‌دار شدن جلبک‌های سبز و قرمز روی داده است. البته هنوز کاملاً مشخص نشده است که این رویداد حاصل یک فرایند درون همزیستی اولیه واحد بوده‌اند و بعداً واگرایی پیدا کرده‌اند، یا اینکه هر یک فرایند درون‌همزیستی نخستین را مستقل و جداگانه از دیگری طی کرده‌اند، سایرفتوسنتزکنندگان یوکاریوتی می‌توانند، حاصل فرایندهای مربوط به سایر انواع درون‌همزیستی باشند. شواهد حاکی از آن است که جلبک‌های کلروفیت و سایر جلبک‌های سبز و نیز گیاهان، از مسیر فرگشتی حاصل از این نوع درون همزیستی به وجود آمده‌اند (۵ و ۹).

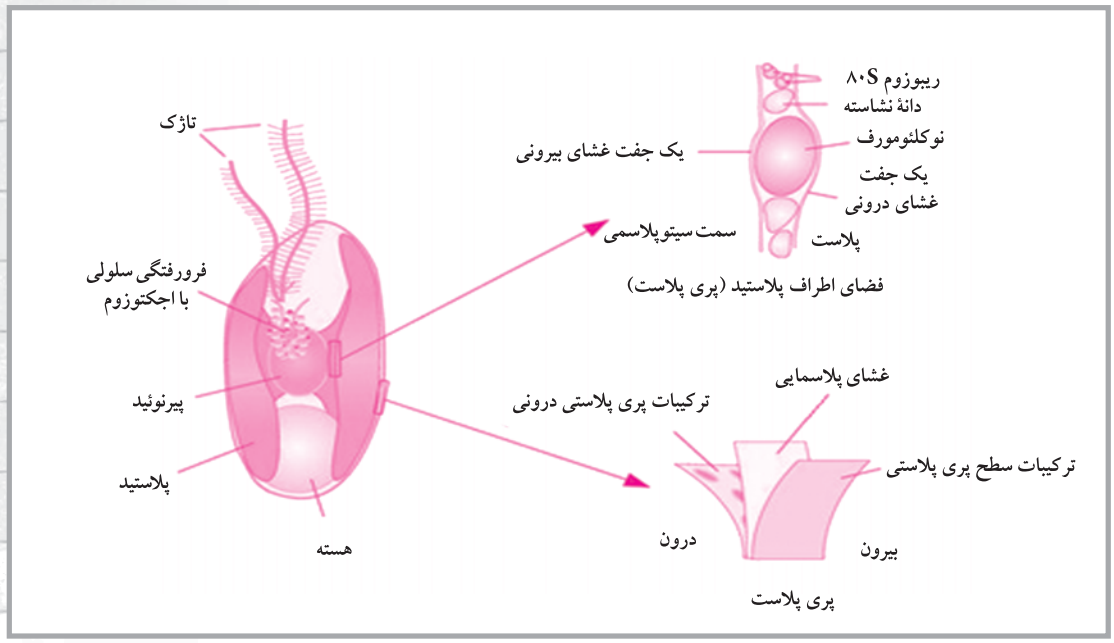
درون‌همزیستی دومین

شواهد بسیاری وجود دارد که نشان می‌دهند کلروپلاست‌های برخی از جلبک‌ها از طریق بلعیده شدن سیانوباکتری‌ها (درون‌همزیستی نخستین) حاصل نشده‌اند. بلکه به وسیلهٔ بلعیده شدن یوکاریوت‌های فتوسنتزکننده توسط یوکاریوت‌های هتروتروف ایجاد شده‌اند، این حالت **درون‌همزیستی دومین** نامیده می‌شود. این پدیده بسیار قبل از آن روی داده است که این درون‌همزیست‌ها نتوانند بدون میزبانانشان زندگی کنند. لذا زمانی طولانی صرف شده تا رابطهٔ درون‌همزیستی بین سلول میزبان و درون همزیست به شکل فعلی متحول شود. درواقع طی درون همزیستی دومین یک یوکاریوت هتروتروف، یک یوکاریوت فتوسنتز کننده را به درون کشیده است. این دو سپس با هم نمو کرده و همزیست شده اند و بنای زندگی

به نظر می‌رسد که در کل، بیشتر ژن‌ها در اجداد کلروپلاست و میتوکندری طی روند فرگشتی همزیستی از بین رفته، یا به هسته سلول میزبان منتقل شده‌اند

اتوتروفی را گذاشته‌اند. البته امروزه هیچ یک از دو جزء این همزیستی، دیگر توانایی زندگی مستقل ندارد. مشاهده می‌شود که در دو گروه از یوکاریوت‌های تک‌سلولی که دارای درون همزیستی دومین هستند، یک هستهٔ وستیجیال که نوکلئومورف[۷] نامیده می‌شود، وجود دارد؛ زیرا این هسته تحلیل رفته و تنها برخی از کارآیی‌های خود را حفظ کرده است (۹).

* گروه اول از این تک‌سلولی‌ها، جلبک‌های متحرک‌اند که کریپتوموناد[۸] یا کریپتوفیت نامیده می‌شوند، به نظر می‌رسد که این گروه حاصل روند فرگشتی هستند که طی آن یک یوکاریوت تاژک‌دار غیرفتوسنتزی مانند پروتوزوآ، جلبک قرمز را به صورت اندوسیتوز به درون کشیده و با آن رابطهٔ درون همزیستی برقرار کرده است.
* گروه بسیار کوچک دیگر از جلبک‌ها که کلورا راکنیوفیت[۹] نامیده می‌شوند، حاصل فرایند فرگشتی‌اند که یک پروتوزوآی



شکل ۱. ریخت‌شناسی یک سلول کریپتوفیت

تاژک‌دار، یک جلبک سبز را به درون کشیده است (۹). طی برقراری این درون‌همزیستی‌ها بخش قابل توجهی از ژنوم درون همزیست در

شواهد بسیاری وجود دارد که نشان می‌دهند کلروپلاست‌های برخی از جلبک‌ها از طریق بلعیده شدن سیانوباکتری‌ها (درون‌همزیستی نخستین) حاصل نشده‌اند. بلکه به وسیلهٔ بلعیده شدن یوکاریوت‌های فتوسنتزکننده توسط یوکاریوت‌های هتروتروف ایجاد شده‌اند، این حالت درون‌همزیستی دومین نامیده می‌شود.

هر مرحله از درون همزیستی به ژنوم میزبان اضافه می‌شود.

همچنین این نوع درون همزیستی در یوگلناشکلان[10] نیز روی داده است. یوگلنوئیدها از بلعیده شدن اجداد کلروفیتی (نوعی جلبک تک‌سلولی سبز) توسط تاژکداری تک‌سلولی حاصل شده‌اند که کلروپلاست مربوط به درون‌همزیستی را در خود حفظ کرده‌اند، ولی سایر ساختارهای آنها از دست رفته است. احتمالاً از نظر فرگشتی در یوگلناها، همان رنگدانه‌های فتوسنتزی سلول‌های اجدادی آنها و نیز گیاهان حفظ شده‌اند. نکته دیگر اینکه از سه غشایی که در اطراف کلروپلاست آنها وجود دارد، بیرونی‌ترین غشا، از غشای سلولی خود یوگلنوئیدهاست(۱۴).

در هر دو حالت ذکر شده، یک سلول اتوتروفیک متحرک ایجاد شده:

- دارای هسته، میتوکندری و شبکهٔ آندوپلاسمی خاص خود است
- دارای میتوکندری خاص خود است
- دارای شبکهٔ آندوپلاسمی خود است و همچنین دارای جزء درون‌همزیست است و خود این جزء درون‌همزیست نیز دارای غشای پلاسمایی، سیتوپلاسم و فضای دور پلاستیدی[11]، ریبوزوم‌ها، کلروپلاست خاص خود و نوکلئومورف است، نوکلئومورف فقط یک اثر وستیجیال از هستهٔ اصلی جزء درون همزیست است. با این حال نوکلئومورف به وسیله پوشش هست که دارای کمپلکس‌های منافذ هسته‌ای‌اند، احاطه شده است. علاوه بر آن، نوکلئومورف عملکرد ژنومی بسیار ضعیفی نیز دارد(۹).

مثالی از درون‌همزیستی دومین در *Guillardia theta* که جلبکی است از گروه کریپتومونادها وجود دارد. این جلبک چهار ژنوم متفاوت دارد:

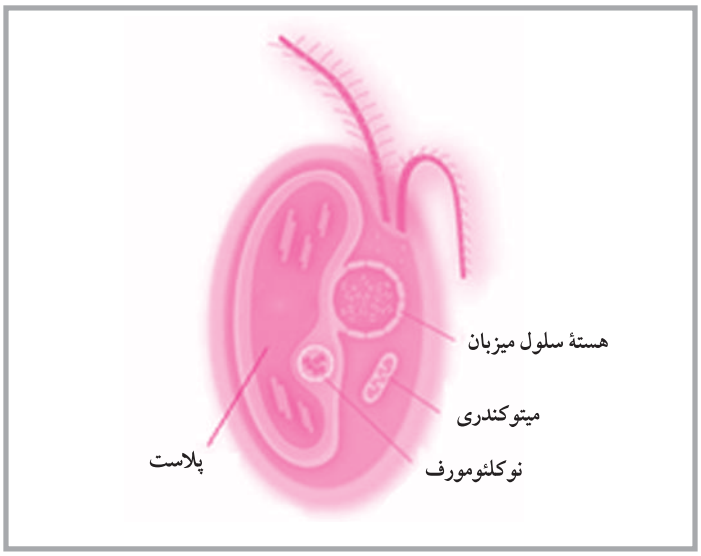
۱. ژنوم هسته‌ای که بسیار بزرگ و شامل بیش از $۱۰^۹ \times ۳۵۰$ جفت باز است.

۲. ژنوم میتوکندری که شامل ۴۸۰۰۰ جفت باز است.

۳. ژنوم کلروپلاست که محتوی ۱۲۱۰۰۰ جفت باز است.

۴. ژنوم نوکلئومورف که مشتمل بر ۵۵۱۲۶۴ جفت باز است.

سوزان داگلاس[12] و همکارانش در سال ۲۰۰۱ در نشریهٔ نیچر گزارش کردند که ژنوم نوکلئومورفی گویلاردیا تتا را به طور کامل توالی یابی و مشاهده کرده‌اند که در کل این ژنوم شامل ۳ کروموزوم کوچک است که محتوی ۴۷ ژن RNA غیر پیک (snRNA, tRNA, rRNA) ۴۶۴ ژن RNA پیک است که پروتئین‌هایی از قبیل ۶۵ پروتئین مربوط به ریبوزوم‌ها و ۳۰ پروتئین برای کلروپلاست (که تنها بخش کوچکی از صدها پروتئین مورد نیاز کلروپلاست) را سنتز می‌کنند. این ژن‌ها به علاوه پروتئین‌های متنوعی را که در نوکلئومورف شامل فاکتورهای اجازه‌دهندهٔ DNA،

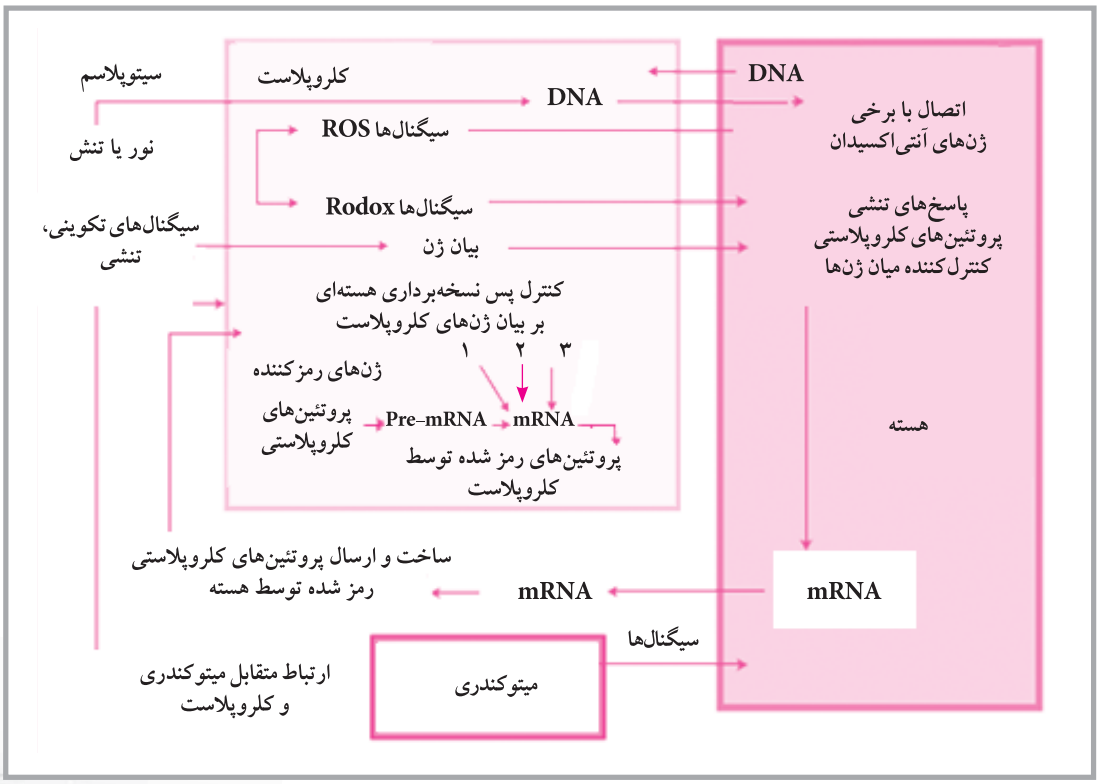


شکل ۲. گویلاردیا تا، نمونه‌ای از کریپتومونادها

هیستون‌ها و پروتئین‌های مورد نیاز برای همانندسازی DNA (به غیر از DNA پلی مرازها که باید به وسیله ریبوزوم‌های میزبان ترجمه و سپس به داخل جزء درون همزیست فرستاده شوند) سنتز می‌کنند.

عملکردهای متقابل ژنی در *گویلاردیا تتا*: میلیون‌ها سال فرگشت به سیستمی منجر شده که عملکرد متقابل بین این ۴ نوع ژنوم را با

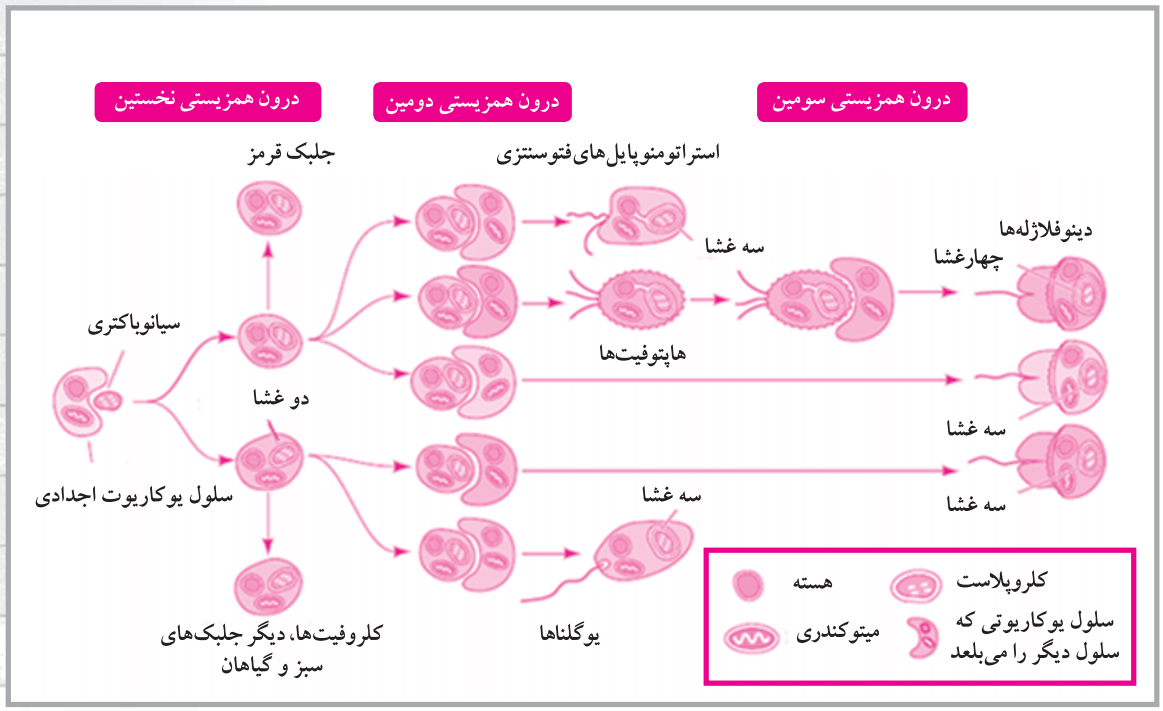
در روند فرگشتی دینوفاژله‌ها (۲) به نظر می‌رسد که سلول اجدادی آنها پلاست خود را از دست داده و سپس یک آغازی هاپتوفیت (سلولی یوکاریوتی که خود حاصل درون همزیستی دومین با انواعی از جلبک‌های قرمز است) را بلعیده و با آن درون‌همزیست شده است



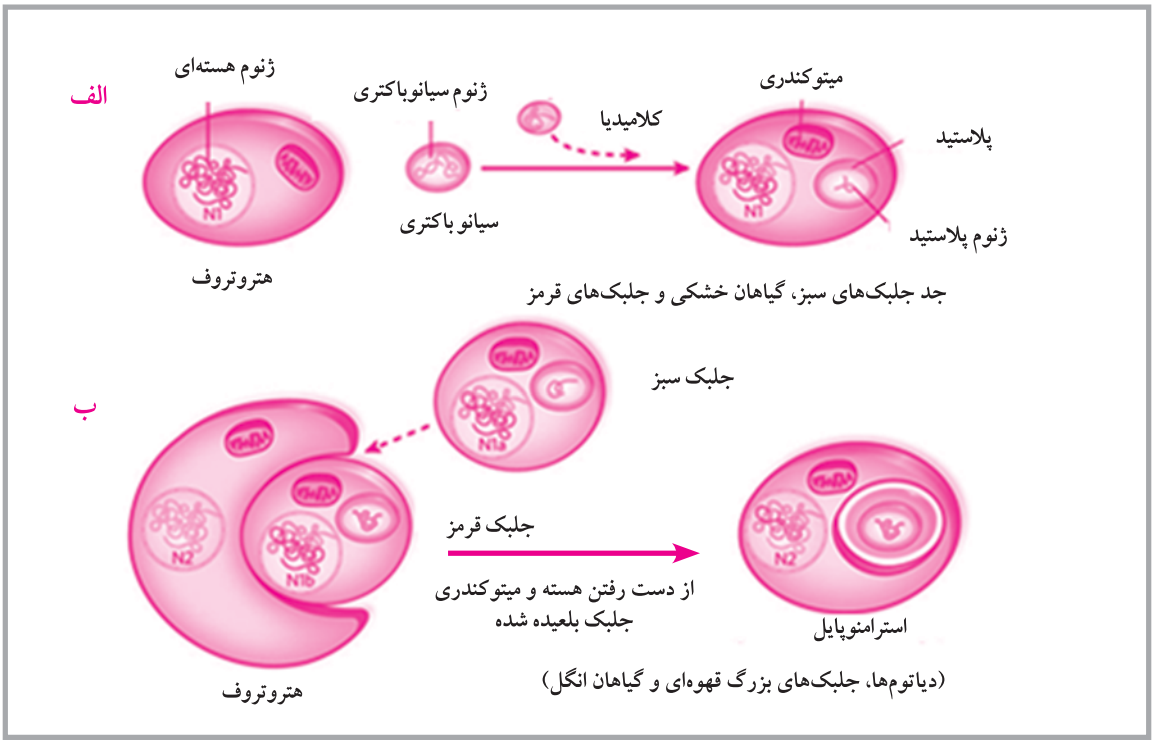
شکل ۳. واکنش متقابل بین هسته و کلروپلاست یک سلول

هم هماهنگ و به دقت تنظیم کرده است. برای مثال:

* کلروپلاست به پروتئین‌های ساخته شده توسط ۳ ژنوم شامل ژنوم میزبان، ژنوم نوکلئومورفی و ژنوم خود نیاز دارد.
* در ژنوم نوکلئومورفی همهٔ ژن‌هایی که رمزکنندهٔ آنزیم‌های عمومی اعمال متابولیک‌اند، غیرفعال‌اند، به جز یکی از آنها. از این رو درون همزیست اکنون، از این نظر، به ژن‌های میزبان وابسته است.
* نوکلئومورف نیز از نظر ژن‌هایی مانند DNA پلی مراز به ژن‌های هسته میزبان وابسته است(۹).



شکل ۴. انواع درون‌همزیستی (نخستین، دومین و سومین)



درون همزیستی سومین

در مواردی، شواهد حاکی از آن‌اند که حالتی غیر از درون‌همزیستی نخستین و دومین در برخی جانداران روی داده است. مثلاً در روند فرگشتی دینوفاژله‌ها (۲) به نظر می‌رسد که سلول اجدادی آنها پلاست خود را از دست داده و سپس یک آغازی هاپتوفیت (سلولی یوکاریوتی که خود حاصل درون همزیستی دومین با انواعی از جلبک‌های قرمز است) را بلعیده و با آن درون‌همزیست شده است (۱۷). مثلاً دینوفلاژله‌هایی به نام *Karenia brevis* حاصل این نوع درون همزیستی است(۱۴).

نمونه‌ای دیگر از درون‌همزیستی سومین در اپیکومپلاکسان‌ها[۱۳] مشاهده شده است (۱۳). اپیکومپلاکسان‌ها، گروهی از آغازیان‌اند که در یک سمت سلول خودساختاری به نام مجموعهٔ رأسی[۱۴] دارند. این ساختار مخروطی شکل است و در اپیکومپلاکسان‌ها برای سوراخ کردن و نفوذ به میزبان و تولید مثل به کار می‌رود. این ساختار از صدها رشتهٔ پروتئینی با آرایش مارپیچی تشکیل شده است(۵).

اَپیکوپلاست، حاصل یک درون همزیستی کهن است که طی آن یک سلول اجدادی یوکاریوتی، یک جلبک تک سلولی (احتمالاً جلبک قرمز با یک کلروپلاست منفرد) را بلعیده است. با گذشت زمان، هسته تقریباً از دست رفته البته به جز بقایایی از آن به شکل نوکلئومورف و همچنین بسیاری از خصوصیات کلروپلاست (به جز توانایی‌های لازم برای فتوسنتز) از بین رفته و تنها بقایایی از آنها جزء درون‌همزیست باقی مانده است

اَپیکوپلاست[۱۵] نوعی پلاست است که منفرد و ویژهٔ اپیکومپلاکسان‌هاست. مثلاً در هاگدارانی مانند *Plasmodium falciparum* که عامل مالاریاست و نیز *Toxoplasma gondii* عامل بیماری توکسوپلاسماست، که در کل خصوصیات آنها به شرح زیر است:

* اپیکومپلاکسان‌ها به میزبانانی نیاز دارند که بدون آنها نمی‌توانند زندگی کند.
* اَپیکوپلاست به وسیلهٔ چهارغشا احاطه شده است.
* اَپیکوپلاست محتوی ژنومی شامل یک مولکول DNA حلقوی ۳۵۰۰۰ جفت باز است و تقریباً ۳۰ پروتئین و مجموعه کاملی از tRNA را به همراه RNA های دیگر رمز می‌کند. گذشته از این‌ها، فقط تعداد کمی از فعالیت‌های آن کشف شده است، مثلاً از متابولیسم آنابولیک مانند سنتز اسیدهای چرب و نیز همانندسازی، رونویسی، ترمیمی و ترجمه ژن‌ها. این ۳۰ پروتئین برای انجام تعداد زیاد فعالیت‌ها در اپیکوپلاست کافی نیست و اَپیکوپلاست مجبور است تا حدود ۵۰۰ پروتئین رمز شده توسط هسته را وارد کند(۱۳).
* اَپیکوپلاست، حاصل یک درون همزیستی کهن است که طی آن یک سلول اجدادی یوکاریوتی، یک جلبک تک سلولی (احتمالاً جلبک قرمز با یک کلروپلاست منفرد) را بلعیده است. با گذشت زمان، هسته تقریباً از دست رفته البته به جز بقایایی از آن به شکل نوکلئومورف و همچنین بسیاری از خصوصیات کلروپلاست (به جز توانایی‌های لازم برای فتوسنتز) از بین رفته و تنها بقایایی از آنها جزء درون‌همزیست باقی مانده است (۹ و ۱۳).

آیا امروزه هم درون‌همزیستی روی می‌دهد؟

پاسخ مثبت است. دو دانشمند ژاپنی کشف کرده‌اند که یک تاژکدار هتروتروف، یک جلبک سبز را که خود مستقل در آب زندگی می‌کند، می‌بلعد و بلافاصله:

* جلبک تاژک و اسکلت سلولی را از دست می‌دهد.
* میزبان اجزای مؤثر در تغذیه هتروتروفی‌اش را از دست می‌دهد.
* میزبان از روش تغذیهٔ هتروتروفی به روش اتوتروفی (فتوسنتز) روی می‌آورد.
* میزبان دارای قابلیت نورگرا می‌شود.

طی تقسیم سلولی وقتی که میزبان میتوز انجام می‌دهد، تنها یک سلول دختر پلاستید را به دست می‌آورد و سلول دختر دیگر اجزای مورد نیاز برای تغذیهٔ هتروترفی را دوباره ایجاد می‌کند و البته این سلول هم می‌تواند خود را برای بلعیدن جلبک دیگر آماده کند(۹).

تعدادی از جانوران امروزی نیز با هدف برقراری ارتباط درون‌همزیستی جلبک‌ها را می‌بلعند، مثلاً بسیاری از مرجان‌ها حاوی جلبک‌هایی هستند که به عنوان درون‌همزیست در سلول‌های آنها زندگی می‌کنند. همچنین در رودهٔ موریانه، گونه‌ای از آغازیان به نام *Mixotricha paradoxa* زندگی می‌کند که در تجزیهٔ سلولز در رودهٔ موریانه مؤثر است، این آغازی خودهمزیست‌های متعدد دیگری دارد، مانند باکتری‌های مارپیچی با دیوارهٔ نازک به نام اسپیروکت که به این تک‌سلولی متصل‌اند و برای آن مثل تاژک‌های ضربان‌دار عمل می‌کند و در نتیجه آن را به حرکت می‌اندازد(۱). این پدیده را همزیستی حرکتی[16] می‌گویند. البته، هر یک از مشارکت‌کنندگان این ارتباط متقابل می‌توانند به طور مستقل نیز به زندگی خود ادامه دهند.

به گزارش مجلهٔ نیچر، رایان کرنی[17] همگام کار روی رویان نوعی سمندر خالدار با نام علمی *Ambystoma machlatum* متوجه شده است رنگ سبز روشنی که اطراف جنین این سمندر را احاطه کرده، درون سلول‌های جنینی نیز وجود دارد. این رنگ سبز به علت وجود جلبکی تک‌سلولی و سبز به نام *Oophila amblystomatis* است که پیش از این همزیستی آن با سمندر خالدار به اثبات رسیده بود؛ با این تفاوت که محققان تصور می‌کردند این همزیستی تنها به شکل خارج سلولی است و جلبک با تغذیه از ترکیبات غنی از نیتروژن دفع شده توسط رویان به فتوسنتز می‌پردازد و در نتیجه اطراف جنین حجم بالایی از اکسیژن وجود دارد که جنین از آن استفاده و بهتر رشد می‌کند. سمندر خالدار بالغ این درون همزیستی را حفظ می‌کند و از این رو، آن را می‌توان سمندر آفتابی گفت، زیرا جلبک‌های درون سلول‌های آن برای فتوسنتز نیاز به قرار گرفتن در معرض آفتاب دارند. نکتهٔ جالب این است که حدس‌هایی در مورد ارتباط درون همزیستی این سمندر و جلبک و قدرت ترمیم بالای سمندر آفتابی (خالدار) زده می‌شود (۱۲).

در موردی دیگر، نوعی حلزون دریایی به نام *Elysia chlorotica* ، از جلبک سبزی به نام *Vaucheria litorea* تغذیه می‌کند و کلروپلاست‌های آن را وارد سلول‌های گوارشی خود می‌کند ولی آنها را گوارش نمی‌دهد، بلکه حفظ می‌کند. لذا بدن این حلزون سبزرنگ می‌شود. درواقع بین کلروپلاست و سلول‌های بدن حلزون یک رابطه درون همزیستی شکل می‌گیرد، به این ترتیب حلزون با کمک مواد آلی حاصل از فتوسنتز کلروپلاست‌ها، تا چند ماه نیازی به خوردن جلبک جدید ندارد (۸).

پی‌نوشت

1. Lynn Margulis
2. Symbiosis in Cell Evolution
3. Endosymbiosis
4. Endosymbiont
5. Ruchettsias
6. Autogenous model
7. Nucleomorph
8. cryptomonads
9. chlorarachniophytes
10. euglenoid
11. periplastid space
12. Susan douglas
13. Apicomplaxans
14. apica complex
15. Apicompexan plastid اختصار
16. Movement symbiosis
17. Ryan Kerney

منابع

۱. علی بیگ، هنگامه (۱۳۸۳) تکامل موجودات زنده، چاپ سوم، انتشارات فیروزه
۲. کرمی، منیژه (۱۳۸۷) جانورشناسی ۱ بی‌مهرگان، چاپ پنجم، انتشارات دانشگاه شاهد
3. Complallm N., etal Bilogy (8th Edition) Megrawltill, 2008
4. http://aob.oxfordjournals.org
5. http://en.wikipedia.org
6. http://evolution.berkeley.edy
7. http://mbe.oxfordjournals.org
8. http://sbe.umaine.edu
9. http://users.rcn.com
10. http://www.bio.miami.edu
11. http://biology.iupui.edu
12. http://nature.com
13. http;//ucmp. Berkeley.edu
14. Life: The Science of Biology, 7th Edition