انتقال DNA از اندامک‌ها به هسته و ژنتیک منحصربه‌فرد درون همزیستی

ترجمه: حسن مدرس‌زاده
معلم زیست‌شناسی گرگان
دانشجوی دکترای فیزیولوژی گیاهی دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان

کلیدواژه‌ها: میتوکندری، کلروپلاست، ژنوم

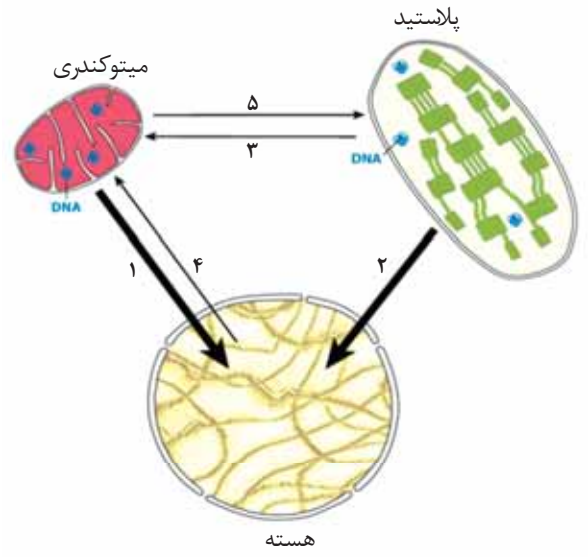
دواندامک سیتوپلاسمی گیاهان، یعنی میتوکندری و کلروپلاست ژنوم مربوط به خود را دارند. این دو اندامک این ژنوم‌ها را از طریق مکانیسم درون همزیستی در اوایل تحول گونه‌های یوکاریوتی کسب کرده‌اند. منشأ کلروپلاست‌ها از سیانوباکتری‌های آزادی است که بیش از ۱/۲ بیلیون سال قبل، به‌عنوان یک درون‌همزیست در سلول یوکاریوتی میزبان قرار گرفتند. ژنوم هستهٔ سلول‌های یوکاریوتی DNA کلروپلاست را دریافت کرد و از نظر اندازه و پیچیدگی توسعهٔ فوق‌العاده‌ای پیدا کرد و از آن زمان ژنوم کلروپلاست دچار کاهش شدیدی شد. ژنوم کلروپلاست بین ۵۰ تا ۲۰۰ پروتئین را به رمز در می‌آورد؛ درحالی‌که ژنوم سیانوباکتری چندین هزار پروتئین را به رمز در می‌آورد (جدول ۱).

جدول ۱

اندامک	اندازهٔ ژنوم	ژن کد کنندهٔ پروتئین
کلروپلاست	در حدود ۱۵۰ هزار جفت باز	در حدود ۱۰۰ ژن
سیانوباکتری‌ها	در حدود ۷ میلیون جفت باز	بیش از ۵۰۰۰ ژن

انتقال قطعات DNA اندامک به ژنوم هسته به دفعات در یوکاریوت‌ها مشاهده می‌شود

وجود کلروپلاست ابتدا در سال ۱۹۶۲ اثبات شد و اولین بار توالی آن در سال ۱۹۸۶، زمانی که دو تیم تحقیقاتی ژاپنی روی توالی DNA کلروپلاست هپاتیک[۲] و تنباکو[۳] کار می‌کردند مشخص شد. ژنوم کلروپلاست‌ها و ژنوم میتوکندری‌ها به ترتیب به اختصار cpDNA و mtDNA نام دارد و زمانی که به ژنوم سایر پلاستیدها اشاره می‌شود، از آن‌ها تحت عنوان پلاستوم[۴] یاد می‌شود. در یوکاریوت‌ها بسیاری از ژن‌ها از اجداد پروکاریوتی (که در طول تحول درون‌همزیستی به‌صورت اندامک‌های سیتوپلاسمی‌در آمده‌اند)، به هسته انتقال داده شده‌اند و بر طبق نظریهٔ درون‌همزیستی انتقال مادهٔ ژنتیک از کلروپلاست به ژنوم هسته در طول فرایند مذکور وجود داشته است (شکل ۲)؛ به‌طوری که در گیاهان، انتقال مادهٔ ژنتیک از اندامک‌های سیتوپلاسمی (کلروپلاست و میتوکندری‌ها) به هسته فرایندی مداوم و مستمر است.



شکل ۱: انواع انتقال DNA بین اندامکی

شواهد انتقال DNA درون همزی‌ها (اندامک‌ها) به داخل هسته در ژنوم‌های گیاهی

انتقال قطعات DNA اندامک به ژنوم هسته به دفعات در یوکاریوت‌ها مشاهده می‌شود. تصور می‌شود این انتقال‌ها نقش مهمی‌در تحول ژنی و ژنوم یوکاریوت‌ها بازی می‌کنند. در گیاهان این انتقال ژنی از پلاستید و میتوکندری به ژنوم هسته رخ می‌دهد. قطعات DNA دو اندامک میتوکندری و کلروپلاست در ژنوم هسته به ترتیب Numts[۵] و Nupts[۶] نام دارند و به آن‌ها توالی‌های کدکننده گفته می‌شود. تقریباً همهٔ انتقال‌های کنونی DNA میتوکندریایی و پلاستیدی به هسته، توالی‌های غیرکدکننده را به وجود می‌آورند که از نظراندازه و تعداد نسخه‌ها با هم تفاوت دارند. به مجموع این قطعات Norgs[۷] گفته می‌شود. شواهد اولیه‌ای که نشان داد DNA می‌تواند در بین بخش‌های سلولی منتقل شود از cpDNA به‌دست آمد که در mtDNA ذرت یافت شده بود. بعداً نسخه‌های کاملی از mtDNA در ژنوم هستهٔ سلول‌های گربه کشف شد. ژنوم‌های گیاهی در مقایسه با سایر موجودات، شواهد فراوان‌تری از انتقال DNAدرون‌همزیستی را به نمایش می‌گذارند. به‌عنوان مثال، ژنوم هسته در گیاه آرابیدوپسیس دارای یک قطعهٔ بزرگ (~۶۲۰ kb) از DNA میتوکندری روی کروموزوم شماره ۲ است. در ژنوم هستهٔ برنج، کروموزوم شماره ۱۰ به تنهایی شامل ۲۸ قطعه از DNA کلروپلاستی (بیشتر از ۸۰ جفت باز طول دارد) است و توالی کروموزوم شماره ۱ نیز قطعات DNA پلاستیدی زیادی را نشان می‌دهد. قطعاتی از DNA میتوکندری نیز در ژنوم هستهٔ برنج به مقدار زیادی دیده می‌شود از جمله کروموزوم شمارهٔ ۱۰ که دارای ۵۷ قطعه است که از ۸۰ تا ۲۵۵۲ جفت باز طول دارند.

انواع شناخته شدهٔ انتقال DNA بین‌اندامک‌ها

انتقال DNA از میتوکندری یا پلاستید به هسته ژنوم یوکاریوت‌ها را شکل داده است. در طول مرحلهٔ اولیهٔ تحول‌اندامک‌ها، انتقال DNA از اندامک به هسته منجر به جابه‌جایی گستردهٔ ژن‌های اندامک شد. اگرچه اندامک‌ها بسیاری از فعالیت‌های بیوشیمیایی پروکاریوتی خود را حفظ کرده‌اند؛ اما ژنوم آن‌ها تنها سهم کوچکی از پروتئین‌های اندامکی را کد می‌کند (از ۳ تا ۶۷ پروتئین در میتوکندری و از ۱۵ تا ۲۰۹ پروتئین در پلاستید).

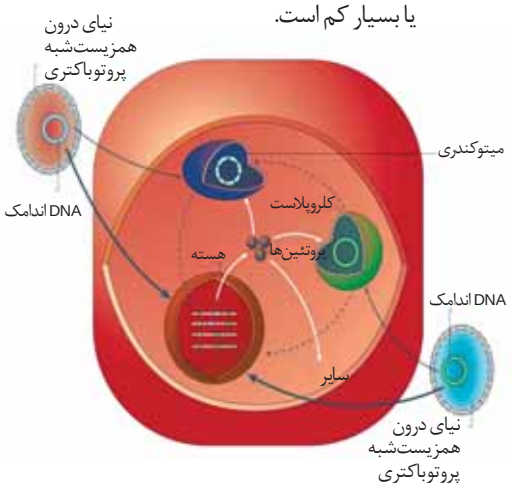
از لحاظ نظری، از مجموع ۶ نوع انتقال DNA که در بین اجزای سلولی موجود در گیاهان امکان‌پذیر است، حداقل ۵ نوع آن مشاهده شده است (شکل ۱).

- میتوکندری به هسته (۱)
- پلاستید به هسته (۲)
- پلاستید به میتوکندری (۳)
- هسته به میتوکندری (٤)
- میتوکندری به پلاستید (٥)

ضخامت خطوط در شکل ۱ فراوانی این انتقال را نشان می‌دهد.

بر اساس شکل ۲ میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها به ترتیب از یک نیای درون همزیست شبه پروتوباکتریایی و سیانوباکتریایی به‌وجود آمده‌اند؛ اما بیشتر ژن‌هایی که در ژنوم این نیاهای اولیه وجود داشته‌اند، به هسته منتقل شده‌اند. (پیکان‌های ضخیم سیاه) در نتیجه، این دو اندامک به شدت به ژن‌های هسته وابسته هستند و بیشتر از ۹۰ درصد پروتئین‌های خود را از سیتوپلاسم دریافت می‌کنند (پیکان‌های سفید).

پیکان‌های منقطع انتقال بین‌اندامکی DNA را نشان می‌دهند که هنوز به هسته منتقل می‌شوند. همان‌طور که در شکل دیده می‌شود، توالی‌هایی از ژنوم کلروپلاستی در ژنوم میتوکندری و هسته یافت می‌شوند؛ اما در میتوکندری این مسئله فقط در ژنوم هسته دیده می‌شود و در کلروپلاست وجود ندارد و یا بسیار کم است.

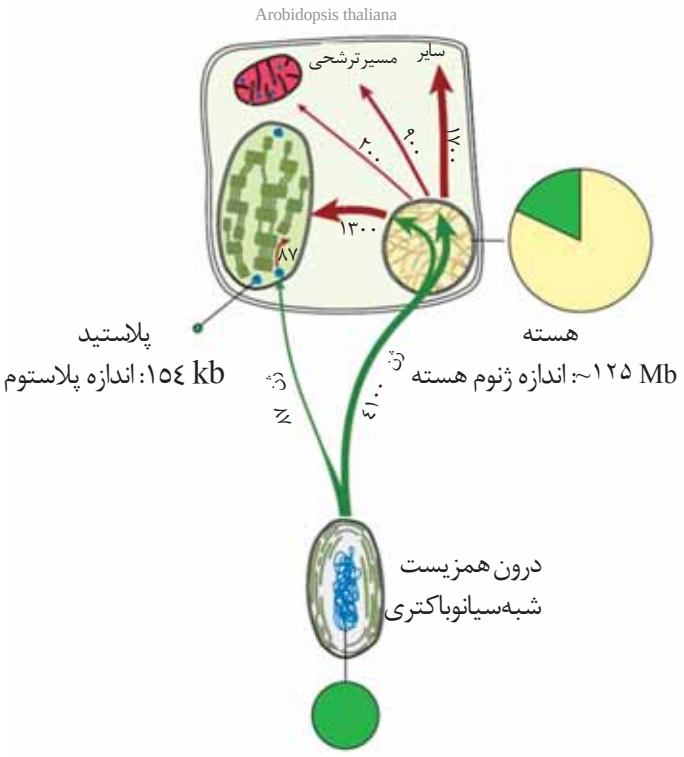


شکل ۲: منشأ اندامک‌های میتوکندری و کلروپلاست و انتقال DNA بین اندامکی

سرنوشت ژن‌های سیانوباکتری و اهداف درون سلولی محصولات ژنی در گیاه گلدار آرابیدوپسیس تالیانا

مطالعات نشان داده است که در طول دو بیلیون سال از زمان تشکیل یوکاریوت‌ها بسیاری از ژن‌ها از ژنوم اندامک اجدادی به هسته انتقال یافته و بسیاری از این ژن‌ها از نظر کارآیی از نسخه‌های کارآمد هسته بوده و در بیوژنز میتوکندری و کلروپلاست دخالت داشته، اما تعدادی از این ژن‌ها به منظور کنترل فرایندهای ضروری سلول تحول پیدا کرده‌اند. مکانیسم کاهش ژنوم در انگل‌ها اساساً با کاهش ژنوم اندامک‌های سیتوپلاسمی متفاوت است. انگل‌ها ژن‌هایی را که به مدت طولانی نیاز ندارند کاملاً از دست می‌دهند اما اندامک‌ها به فراورده‌های بسیاری از ژن‌هایی که با انتقال به کروموزوم میزبان از آن چشم پوشی می‌کنند نیاز دارند. بنابراین کاهش ژنوم اندامک به گستردگی کاهش ژنوم انگل‌ها نیست به عبارت دیگر کاهش ژنوم در انگل‌ها به معنای از دست دادن ژن‌ها و نقش آن‌ها بوده اما در اندامک‌ها، کاهش ژنوم تنها به معنای از دست دادن ژن‌ها بوده اما نقش آن‌ها محفوظ مانده است. همزمان با بازسازی ژنوم هسته با استفاده از ژنوم اندامک‌ها، هسته نقش ژن‌های اندامک را از آن خود کرده و مسیرهای بیوشیمیایی از اندامک به‌طور کامل به سیتوزول

اگر چه اندامک‌ها بسیاری از فعالیت‌های بیوشیمیایی پروکاریوتی خود را حفظ کرده‌اند؛ اما ژنوم آن‌ها تنها سهم کوچکی از پروتئین‌های اندامکی را کد می‌کند



Anabaena variabilis	Nostoc sp
ATCC ۲۹۴۱۳	PCC ۷۱۲۰
۷,۱Mb: اندازه ژنوم	۷,۲ Mb

شکل ۳: سرنوشت ژن‌ها و اهداف درون سلولی

انگل‌ها ژن‌هایی را که به مدت طولانی نیاز ندارند کاملا از دست می‌دهند اما اندامک‌ها به فراورده‌های بسیاری از ژن‌هایی که با انتقال به کروموزوم میزبان از آن چشم پوشی می‌کنند نیاز دارند

منتقل شده و ژنوم‌های میتوکندریایی و پلاستیدی از نظر اندازه کاهش یافتند. همان‌طور که در شکل ۳ مشخص است بر اساس مقایسه توالی ژنوم، درون همزیست‌های اجدادی احتمالاً شبه‌سیانوباکتری‌های تثبیت کننده نیتروژن تشکیل‌دهنده هتروسیست مانند آنابنا واریابیلیس نوستوک (*Anabaena variabilisNostoc sp.*) بوده‌اند.

پیکان‌های سبز رنگ، منشأ ژن‌های هسته و پلاستید را از سیانوباکتری نشان می‌دهد. (۴۱۰۰ ژن برای هسته و ۸۷ ژن برای پلاستید). پیکان‌های قرمز رنگ، اهداف درون سلولی محصولات ژنی هسته را نشان می‌دهد که منشأ سیانوباکتریایی دارند و براساس شکل ۱ از مجموع ۴۱۰۰ فراوردهٔ حاصل از ژن‌های هسته که در فرایند همزیستی از سیانوباکتری به ژنوم هسته انتقال یافته‌اند. تعداد ۱۳۰۰ فراوردهٔ ژنی برای پلاستید، ۲۰۰ عدد برای میتوکندری، ۹۰۰ عدد برای مسیرهای ترشحی و ۱۷۰۰ عدد برای سایر موارد هدف‌گذاری شده‌اند. سهم ژن‌های هسته که منشأ سیانوباکتریایی دارند با رنگ سبز داخل دایره مشخص شده است.

مقایسه ژنوم کلروپلاستی و میتوکندریایی با ژنوم سیانوباکتری‌ها و پروتوباکتری‌ها

اینکه چه تعداد پروتئین توسط cp DNA و mt DNA به رمز در می‌آیند بستگی به نوع گونه دارد. مقایسه اندازه ژنوم اندامک‌ها با ژنوم اجدادی آن‌ها نشان‌دهنده کاهش حجم زیادی از ژنوم اندامک‌ها و انتقال آن به ژنوم هسته است. نزدیک‌ترین نژاد ژنوم‌های میتوکندریایی و کلروپلاستی به ترتیب آلفا پروتوباکتری و سیانوباکتری‌های آزاد زی بوده و بررسی ژنوم آن‌ها نشان می‌دهد که در مزوریزوبیوم لوتی (*Mesorhizobium loti*) و برادی ریزوبیوم ژاپونیکوم (*Bradyrhizobium japonicum*) که هر دو از آلفا پروتوباکتری‌ها (اجداد میتوکندری) هستند به ترتیب دارای اندازه ژنوم به طول ۷/۶ و ۹/۱ Mb بوده و بیش از ۷۲۰۰ و بیش از ۸۳۰۰ پروتئین را به رمز در می‌آورند و در جلبک نوستوک پانکتیفورم (*Nostoc punctiforme*) و سینکوسیس‌تیس (*Synechocystis. sp*) که هر دو از سیانوباکتری‌ها (اجداد پلاستیدها) هستند به ترتیب دارای‌اندازه

جدول ۲

ژنوم	طول (کیلو جفت باز)	تعداد ژن‌های کد کنندهٔ پروتئین
سیانوباکتری (اجداد کلروپلاست‌ها)		
Synechocystis sp.	۳۵۷۳	۳۱۶۸
Prochlorococcus marinus	۱۶۶۰	۱۸۸۴
Nostoc PCC ۷۱۲۰	۶۴۱۳	۵۳۶۸
Nostoc punctiforme	~ ۹۰۰۰	~ ۷۴۰۰
ژنوم کلروپلاست در گیاهان خشکی		
cp Marchantia polymorpha	۱۲۱	۸۴
cp Nicotiana tabacum	۱۵۶	۷۶
cp Oryza sativa	۱۳۴	۷۶
cp Zea mays	۱۴۰	۷۶
آلفا – پروتوباکتری (اجداد میتوکندری‌ها)		
Caulobacter crescentus	۴۰۱۷	۳۷۶۷
Mesorhizobium loti	۷۵۹۶	۷۲۸۱
Bradyrhizobium japonicum	~ ۹۱۰۰	~ ۸۳۰۰
ژنوم میتوکندری در گیاهان و جلبک‌ها		
mt Arabidopsis thaliana	۳۶۷	۳۱
mt Chondrus crispus	۲۶	۲۵
mt Scenedesmus obliquus	۴۳	۲۰
mt Pylaiella littoralis	۵۹	۵۲
mt Marchantia polymorpha	۱۸۷	۴۱

ژنوم به طول ۹ و ۳/۵ Mb بوده و ۷۴۰۰ و ۳۱۶۸ پروتئین را به رمز در می‌آورند. در حالی‌که ژنوم‌های کلروپلاست و میتوکندری در سلول‌های یوکاریوتی از نظراندازه و تعداد پروتئین‌هایی را که به رمز در می‌آورند کاهش شدیدی را در مقایسه با ژنوم اجدادی خود نشان می‌دهند. به‌عنوان مثال ژنوم کلروپلاستی در ذرت دارای ۱۴۰ کیلو جفت باز و ۷۶ ژن کدکننده پروتئین می‌باشد و ژنوم میتوکندری در آرابیدوپسیس تالیانا دارای ۳۶۷ کیلو جفت باز و ۳۱ ژن کدکننده پروتئین می‌باشد. (جدول۲).

مکانیسم انتقال DNA از کلروپلاست به هسته

یکی از دلایل تمایل ژن‌ها برای انتقال از کلروپلاست به هسته در طول تحول، وجود سیستم‌های ردوکسی در اندامک‌هاست که ممکن است میزان جهش القایی توسط رادیکال‌های آزاد را در ژن‌ها افزایش دهد؛ لذا تمایل به انتقال به هسته پیدا کردند.

قطعه یا رشته‌ای از ژنوم کلروپلاست می‌تواند با دو مکانیسم احتمالی مختلف به هسته قابل انتقال باشد:

- مکانیسم اول: وارد شدن مستقیم DNA اندامک به هسته
- مکانیسم دوم: انتقال DNA وابسته به RNA از طریق فرایند نسخه‌برداری معکوس

در بررسی دو احتمال مذکور گفته شده است که اگر انتقال DNA با وساطت RNA (مکانیسم دوم) غالب باشد، باید بخش‌های نسخه‌برداری شدهٔ ژنوم پلاستید فراوان‌تر از نواحی غیرنسخه‌برداری شده آن در هسته باشد؛ اما مطالعات نشان می‌دهد که همهٔ قسمت‌های ژنوم پلاستید در هسته با فراوانی‌های مشابهی وجود دارند. بنابراین، انتقال به واسطهٔ DNA (مکانیسم اول) روش غالبی است که قطعهٔ DNA پلاستید را به هسته انتقال می‌دهد. وجود قطعات بسیار بزرگ DNA کلروپلاستی در هسته این دیدگاه را تأیید می‌کند.

هم چنین انتقال به واسطهٔ DNA ممکن است به وسیله دو مسیر جداگانه صورت گیرد:

- مسیر اول: جذب مستقیم DNA پلاستید به وسیله هسته.
- مسیر دوم: جذب از طریق یک مسیر غیرمستقیم که توسط میتوکندری صورت می‌گیرد.

بررسی‌ها نشان داده است که عمدهٔ قطعات DNA پلاستیدی در ژنوم هسته، منحصراً در ژنوم پلاستیدی وجود دارند و در ژنوم میتوکندری یافت نمی‌شوند. این موضوع روشن می‌سازد که جذب مستقیم DNA پلاستید توسط هسته (مسیر اول) مسیر اصلی انتقال است. البته، تعدادی از مطالعات نشان می‌دهند که ژنوم میتوکندری، DNA پلاستید را احاطه کرده و آن را به هسته انتقال می‌دهد. به‌عنوان مثال انتقال غیرمستقیم DNA از طریق ژنوم میتوکندری (مسیر دوم) در برنج به کرات مشاهده شده است، اما نقش آن در مجموع کل DNA پلاستیدی هسته کوچک به نظر می‌رسد. قطعات DNA پلاستیدی هسته نه تنها توسط جابه‌جایی و انتقال DNA پلاستید شکل می‌گیرند، بلکه طی فرایند مضاعف‌شدگی این قطعات نیز در هسته تولید می‌شوند.

ژنوم‌های کلروپلاست و میتوکندری در سلول‌های یوکاریوتی از نظراندازه و تعداد پروتئین‌هایی را که به رمز در می‌آورند کاهش شدیدی را در مقایسه با ژنوم اجدادی خود نشان می‌دهند

پی‌نوشت‌ها

1. Endosymbiosis
2. liverwort
3. Tobacco
4. Plastome
5. DNA integrants of mitochondrial nuclear
6. DNA integrants of plastid nuclear
7. Nuclear integrants of organelle DNA

منابع

1. Cullis, C. A. ,Vorster, B. J. C. , Vyver, V. D. and Kunert, K. J (2009) . *Transfer of genetic material between the chloroplast and nucleus: how is it related to stress in plants*? Annals of Botany 103: 625–633.
2. Kleine, T. , Maier, U. G. and Leister, D. (2009). *DNA Transfer from Organelles to the Nucleus: The Idiosyncratic Genetics of Endosymbiosis*. Annu. Rev. Plant Biol. 60:115-138.
3. Timmis, J. N. , Ayliffe, M. A. , Huang, C. Y. and Martin, W. (2004). *Endosymbiotic Gene Transfer Organelle Genomes Forge Eukaryotic Chromosomes*. Nature Reviews, Genetics,Vol. 5, 123-135.
4. Matsuo, M. , Ito, Y. , Yamauchi, R. , and Obokata, J. (2005). *The Rice Nuclear Genome Continuously Integrates, Shuffles, and Eliminates the Chloroplast Genome to Cause Chloroplast–Nuclear DNA Flux*. The Plant Cell, American Society of Plant Biologists, Vol. 17, 665–675.
5. Wang, D. and Timmis, J. N. (2013). *Cytoplasmic Organelle DNA Preferentially Inserts into Open Chromatin*. Genome Biol. Evol. 5(6):1060–1064

Noutsos, C. Richly, E. and Leister, D. (2015). *Generation and* 6. evolutionary fate of insertions of organelle DNA in the nuclear genomes of flowering plants. Genome Research, 15:616–628