

高等植物线粒体与细胞核和叶绿体之间遗传物质的水平转移

易 平¹⁾ 刘 义¹⁾ 朱英国^{2)*}

(¹⁾ 武汉大学化学与分子科学学院, 武汉 430072; ²⁾ 武汉大学植物发育生物学教育部重点实验室, 武汉 430072)

摘要 在线粒体基因组中存在着来自细胞核和叶绿体的 DNA, 这些外源 DNA 的存在增加了线粒体基因组的复杂性. 概述了近年来关于线粒体与细胞核和叶绿体之间遗传物质水平转移方面的研究现状.

关键词 线粒体, 叶绿体, 水平转移

学科分类号 S511

线粒体是真核生物的一个重要细胞器, 它的起源与真核细胞的起源紧密相关. 1971 年, 人们提出了线粒体的内共生起源假说. 该假说认为, 线粒体是由一个自由生活的真细菌祖先与宿主细胞建立内共生关系后逐渐进化而来的, 也就是说线粒体的起源和进化是一个从自主性的古代原核生物向半自主性的细胞器的发展和进化的过程. 细胞内寄生体或共生体基因进化的典型特征就是呈现简化趋势, 线粒体也不例外. 线粒体能够编码的蛋白质数量还不及自身需要量的 10%, 与已知的最小真细菌基因组相比, 线粒体基因含量均偏低. 这是相对快速的广泛的遗传信息丢失或转移的结果, 从而在核与线粒体之间形成了一种密切的互作关系, 也使得线粒体对细胞核产生了较强的依赖性. 酵母线粒体中估计有 300 多个蛋白质是由核基因编码, 且一半以上参与大分子的生物合成和线粒体的生物学发生过程, 而许多细胞核中参与协调两个细胞器之间基因表达、大分子的运输和信号传递等过程的基因是在真核生物进化过程中逐渐获得的.

1 线粒体与细胞核之间遗传物质的水平转移

线粒体在进化的早期阶段进行了大量基因转移之后, 动物线粒体与细胞核之间的这种转移过程似乎已处于静止状态, 而高等植物中这种转移还远未停止, 且由单向转变为双向. 如豆科植物中, *cox2* 基因既可以分别存在于线粒体或细胞核中, 也可在两处同时存在. 但共存时基因表达比较复杂: 有的为线粒体内的基因表达, 细胞核内的基因沉默或者由于发生碱基插入、缺失及基因突变而成为无功能的基因, 反之亦然, 即核内的表达, 线粒体内的沉默. 还有核与线粒体内同时表达的, 但强弱不同.

这些存在形式及表达方式被认为是处于转移的中间阶段. 在对大量的豆科植物进行比较研究之后, 发现 *cox2* 的转移次数并不止一次, 即 *cox2* 基因在线粒体与细胞核之间来回穿梭. 在研究高等植物线粒体基因 *rpl2*、*sdh3* 和 *sdh4* 的转移状态时, 也发现了相同的现象^[1,2]. 这些研究结果说明, 在某一特定的谱系中, 每种植物均可代表基因由线粒体转移到细胞核过程中的一种进化中间体.

近期发生转移的线粒体基因中, 绝大多数是编码核糖体蛋白的基因, 只有很少数为呼吸链有关的基因, 这似乎表明编码核糖体蛋白的基因更容易发生转移. 核糖体蛋白基因的近期转移首先是在月见草中发现的, 随后的研究发现, 水稻线粒体中的 *rps11*、*rps14*、*rps10* 基因, 玉米的 *rps14* 基因, 拟南芥的 *rps14*、*rps19*、*rps10* 基因和小麦中的 *rpl2*、*rps19* 基因均成功地转移到细胞核中^[3].

因为绝大多数情况下, 线粒体基因的转移是以 RNA 分子为中介来进行的, 且在线粒体基因组中已发现了与反转录酶基因高度同源的基因及相应的酶活性, 所以推测, 线粒体基因要成功地转移一般涉及以下几个步骤: a. 线粒体 mRNA 逆转录形成 cDNA; b. 转移到核中; c. 整合到染色体中; d. 获得核基因的启动子和其他调控元件; e. 原始线粒体基因的沉默或丢失. 相比较而言, 第四步是线粒体基因转移到核中的拷贝成为有功能基因的关键一步. 实现的途径有: a. 通过复制, 获得核内已有的编码线粒体蛋白基因的上游顺式调控元件及线粒体引导序列; b. 插入到核内编码线粒体蛋白基

* 通讯联系人.

Tel: 027-87876530, E-mail: zhuyg@public.whu.hb.cn

收稿日期: 2002-12-23, 接受日期: 2003-03-06

因的外显子中间,通过可变剪接与上游基因分享引导序列和调控元件等.

高等植物线粒体向核中转移的遗传信息不只限于完整的功能基因,还包括一些非编码序列和部分基因序列.细胞核中一个随机引物扩增多态性DNA (RAPD) 标记——OPF182600 与水稻温敏核不育基因 *tms3* 连锁,序列分析表明,该标记是由线粒体DNA序列插入到核基因组后产生的,它包含 *cob2* 和 *nad1* 基因的部分同源序列,以及基因间序列. *nad1* 的部分内含子和基因间序列的存在证明该片段的转移是以DNA为中介的.线粒体转移的非编码序列多为内含子序列,如在非洲大豆中,一个线粒体内含子片段插入到细胞核中凝集素基因的上游,并能影响该基因的组织特异性表达.

高等植物线粒体与核之间遗传信息的交流是双向的.马铃薯和月见草线粒体基因组中存在着来自细胞核的 *tRNA*, 18 S *rRNA* 和 *rps4* 基因的部分序列;拟南芥和甜菜线粒体基因组中,核DNA序列分别占到了4.0%和3.3%.这些DNA序列的转移方式和意义还不清楚.

2 线粒体与叶绿体之间遗传物质的水平转移

由于叶绿体具有很强的遗传保守性,所以叶绿体中混杂的外源DNA很少,但叶绿体的DNA序列向线粒体的转移却是频繁发生.首先是在玉米线粒体中发现来自叶绿体的一段12kb的DNA片段,含有 *rrn26* 基因、*tRNA* 基因和羧化酶大亚基基因的同源序列. Nakazona 等利用DNA印迹方法,检测了水稻线粒体基因组中的全部来源于叶绿体的DNA序列及其存在位点,结果发现大小变化范围为32 bp~6.8 kb的16个叶绿体DNA序列散布于整个线粒体基因组中,总长度约占线粒体基因组的6%,占叶绿体基因组的19%.在对这些外源DNA序列整合的边界区域特征进行研究时,并未发现共同的基序或二级结构,因此推测这些叶绿体DNA序列的整合不具有位点专一性,可能是非同源或随机重组的结果.此外,在水稻线粒体基因组中还发现了一个重排了的叶绿体基因簇.拟南芥和甜菜线粒体基因组中叶绿体DNA序列占有的比例

要少于细胞核来源的,分别占1.23%和2.1%.

叶绿体转移到线粒体的DNA序列能够发挥功能的目前仅限于 *tRNA* 基因.拟南芥甜菜线粒体基因组中分别有7个和8个 *tRNA* 基因来自于叶绿体,且均有6个能正常表达.最近燕麦线粒体基因组中也发现了8个来自于叶绿体的 *tRNA* 基因,其中7个正常表达,1个沉默^[4].此外,在拟南芥中还存在着一个有趣的现象,线粒体基因组测序结果表明,拟南芥线粒体中缺少 *rps13* 基因,推测该基因已转移到细胞核中.在对细胞核中编码线粒体S13蛋白的基因序列特征进行分析之后,却发现该基因是细胞核中编码叶绿体S13蛋白基因的同源基因,不同之处仅在于该拷贝以线粒体引导序列取代了叶绿体的引导序列^[5].

尽管线粒体基因组中漫游DNA的比例不是很大,但它无疑增加了线粒体基因组的复杂性.近年来关于线粒体与细胞核之间遗传信息交流的研究非常引人注目.目前,对漫游DNA的功能和它在三大遗传体系间的转移动力和机制了解不多,但对这一现象的深入研究,不仅可以为物种的分子进化提供证据,也可为将来利用基因工程技术在细胞器间转移基因提供参考,此外还有助于深入理解核质互作的分子机理.

参 考 文 献

- 1 Adams K L, Ong H C, Palmer J D. Mitochondrial gene transfer in pieces: fission of the ribosomal protein gene *rpl2* and partial or complete gene transfer to the nucleus. *Mol Biol Evol*, 2001, **18** (12): 2289~2297
- 2 Adams K L, Rusenblueth M, Qiu Y L, *et al.* Multiple losses and transfers to the nucleus of two mitochondrial succinate dehydrogenase genes during angiosperm evolution. *Genetics*, 2001, **158** (3): 1289~1300
- 3 Subramanian S, Fallahi M, Bonen L. Truncated and dispersed *rpl2* and *rps19* pseudogenes are co-transcribed with neighbouring downstream genes in wheat mitochondria. *Curr Genet*, 2001, **39** (4): 264~272
- 4 Siculella L, Damiano F, Cortese M R, *et al.* Gene content and organization of the mitochondrial genome. *Theor Appl Genet*, 2001, **103** (2/3): 359~365
- 5 Mollier P, Hoffmann B, Debast C, *et al.* The gene encoding *Arabidopsis thaliana* mitochondrial ribosomal protein S13 is a recent duplication of the gene encoding plastid S13. *Curr Genet*, 2002, **40** (6): 405~409

Horizontal Transfer of Genetic Substances Among Mitochondria, Nuclei and Chloroplasts in Higher Plant

YI Ping¹⁾, LIU Yi¹⁾, ZHU Ying-Guo²⁾*

¹⁾ College of Chemistry and Molecular Science, Wuhan University, Wuhan 430072, China;

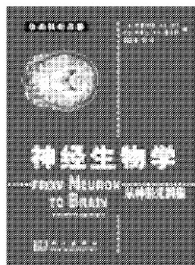
²⁾ The Key Laboratory of Ministry of Education for Plant Developmental Biology, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

Abstract It has been shown by researches on mitochondrial genome of higher plant that there are some sequences coming from nuclear or chloroplast genomes, which has been regarded as one basis for higher complexity of mitochondrial genome. Research actuality of horizontal gene transfer among mitochondria, nuclei and chloroplast in higher plant was reviewed.

Key words mitochondria, chloroplast, horizontal-transfer

* Corresponding author. Tel: 86-27-87876530, E-mail: zhuyg@public.whu.hb.cn

Received: December 23, 2002 Accepted: March 6, 2003



神经生物学——从神经元到脑

(From Neuron To Brain, 4th ed. by John G. Nicholls et al. Sinauer Associates, Inc. 2001)

杨雄里 院士 主译

2003年5月30日出版, 850页, 10面彩图, 定价98元

本书是一版再版的神经科学名著《从神经元到脑》第4版的中文版。原书是国际上被使用得最广泛的神经科学教科书和参考书之一。

正如本书序言中所说:“本书初版问世时,神经生物学的书籍寥寥无几,而现在情况已迥然不同,出现了不少优秀的、内容全面的教科书、概论和专著。我们希望本书将继续作为一册具有良好可读性的著作,以一种融汇贯通的方式,向读者阐述细胞水平和分子水平的研究途径如何能深入地阐明脑的活动。我们并不试图把所有目前已知的全告诉读者,而是想向读者传递某些研究所蕴涵的优美和优雅,以及在学术界所引起的兴奋,这些研究应用了目前拥有的各类技术,从神经元的基因表达和分子事件直至脑的最高级功能。”

• 本书特色:

1. 名家名作,经典再版,学子必备
2. 不贪图全面,强调融汇贯通,深入浅出
3. 翻译质量高

• 《新英格兰医学杂志》评价:

“该书行文流畅,读后得益甚丰。”

• 杨雄里院士评价:

“本书作者以翔实的材料、清晰的逻辑、严谨的风格、斐然的风采、精致的插图,向人们展示了脑和神经系统工作原理的全景图。……

本书并非以包罗万象见长,许多重要领域并未涉及。神经生物学的发展是如此之迅速,要想涵盖其所有分支,不仅会使篇幅过于庞大,而且易使初学者在这门学科的浩瀚海洋中迷失方向。作者在组织材料时,匠心独运,针对神经生物学的主要论题,基于他们对学科发展历史的深厚积淀,以及多年的研究经验,把内容加以梳理、编排,从而清楚地展现了发展的脉络,使读者对其内涵、研究思路、研究方法等形成完整的概念。

我们谨以此中译本从一个侧面对中国神经生物学的发展略尽绵薄,并恳切期待同行和读者对译文的指正。”

欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书(免邮费)。邮购地址:100717 北京东黄城根北街16号科学出版社 科学分社

联系人:阮芯 联系电话:010-64034622(带传真)

欢迎访问生命科学图书网站 <http://www.lifescience.com.cn> 网上售书合作伙伴 www.biogene.com.cn