ترجمه فا

TarjomeFa.Com

ارائه شده توسط:

سایت ترجمه فا

مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده

از نشریات معتبر

مسیر پروتوزوم یوبیکوتین گیاهی و نقش آن در علامت دهی ژیبرلین

چکیده

سیستم پروتوزوم یوبیکوتین (UPS) در گیاهان، همانند سایر یوکاریوت ها، شمار فراوانی از تنظیم کننده های داخل سلولی را مورد هدف قرار می دهد و از این رو تقریباً هر جنبه از رشد و نمو را تنظیم می کند. برایند معروف و مشخص یوبیکوتین سازی (برچسب گذاری پروتئین ها) تنزل پروتئین هدف را توسط پروتوزوم 26S متعادل می سازد، که مسیر تنزل پروتئین انتخابی عده ای را در میان یوکاریوت ها نشان می دهد. در این مطالعه، ترکیب مولکولی، تنظیم و عملکرد UPS گیاهی را با تمرکز عده ای بر چگونگی عمل تنزل پروتئین DELLA بعنوان کلیدی در هدایت سیگنال ژیبرلین و اثر آن در تنظیم رشد گیاهی مورد بحث قرار می دهیم.

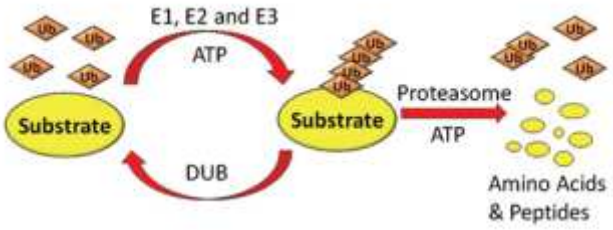
لغات کلیدی: *سیستم پروتوزم- یوبیکوئیتین (UPS)، تنزل پروتئین، سیگنال دهی ژیبرلین، پروتئین DELLA*

مقدمه

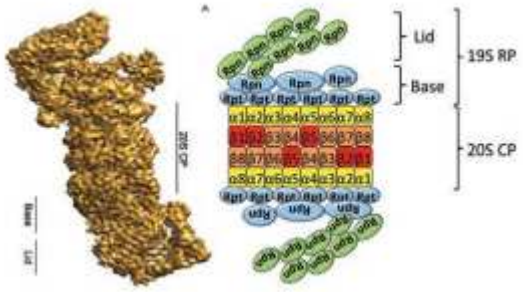
مسیر یوبیکوئیتین (UB) نوعی پروتئین آمینواسیدی است که برای انتهای آزاد در پروتئین های هدف و خودش از طریق مسیر یوبیکوئیتین سازی توأم می شوند. مسیر یوبیکوئیتین (UB) پیچیده بوده، تمام فرآیند تحت تنظیمات فشرده ی سایر وقایع علامت دهی سلولی است. مرحله ی اولیه ی یوبیکوئیتین سازی از طریق اعمال سه آنزیم صورت می گیرد: E1 (آنزیم فعال کننده Ub)، E2 (آنزیم ادغام کننده Ub) و E3 (تجزیه کننده Ub) ATP E1 را برای تشکیل باندیتواستربا گلیسین دارای پایانه در Ub هیدرولیز می کند و Ub فعال را به یک دنباله ی مستطیلی آنزیم E2 منتقل می کند. E2 – Ub میتواند برای انتقال مستقیم Ub به پروتوین زیرین با E3 باند شود و یا در صورت وجود HECT (همسانی با پایانه ی C در E6-AP) E3 ها، Ub را به E3 ادغام می سازد تا یک واسطه ی Ub – E3 را بوجود آورد. و سپس Ub را به پروتئین های زیرین انتقال دهد. فرآیند Ub سازی برای چسباندن Ub های جدید به انتهای لیزین یک Ub پیشین، چندین بار تکرار می شود که قبلاً به پروتئین زیرلایه ای ادغام شده است. این فرایند های تکراری به اصطلاح پروتئین زیرلایه ای

توسط زنجیره ی Ub (سنوب به Ub سازی مرکب) می انجامد که برای شناسایی پروتوزم 26S ضروری است و به تنزل متعاقب زیرلایه با Ub سازی مرکب می انجامد. زنجیره Ub مرکب توسط فعالیت OUB (آنـزیم Ub سازی زوجی) برای رهایش نیمه های Ub گردآوری می شود که این نیمه های Ub در چرخه Ub سازی بعدی مورد استفاده قرار می گیرد. (شکل 1)

پروتوزوم 26S نوعی مجموعه پروتئاز وابسـته بـه ATP 2.5-MDA اسـت کـه از پارتیکـل هسـته ای 20S سیلندریکی (CP) تشکیل شده و در هر پایانه توسط یک پارتیکل تنظیمی (RP) 19S بسته می شود. (شـکل 2) 20S مت CP شکل از توده ای از دو حلقه خارجی با زیرواحد α و دو حلقه پرتئولیتیک بـا زیرواحـد β برای حفظ فعالیت پروتئاز در محفظه داخلی می باشد. ورودی محفظه CP برای اطمینان از اینکه تنها پـروتئین های بدون پیچ می توانند وارد لحظه شوند و به جایگاه های پروتئولیتیک فعال است یابند، به اندازه کافی باریـک است. RP 19S می تواند به دو جزء دیگر : دریچه و پایه (شکل 2) نیز تقسـیم شـود و اجـزای پـروتئین RP بسیاری از فعالیت های مـرتبط بـا تنـزل وابسـته بـه پروتـوزوم را تنظـیم مـی کننـد کـه عبارتنـد از شناسـایی زیرواحدهای Ub سازی شده، حذف و بازیافت نیمه های Ub، رهاسـازی و انتقـال پـروتئین هـدف بـه محفظـه مرکزی CP



شکل 1- مسیر پروتوزم – Ub برای تنزل پروتئین ، یک ذخیره Ub مرکب از طریق آنزیم آبشاری شامل آنـزیم های E1 و E2 و E3 سنتز می شوند و توسط DUB ها حذف می شوند. زنجیره Ub مرکب، بعنـوان علامتـی برای شناسایی توسط پروتوزوم 26S عمل می کند که تنزل پروتئین بعـدی را تنظـیم مـی کنـد. هـر دوی Ub سازی و نیز تنزل، فرآیندهای وابسته به ATP هستند.



شـکل 2- سـاختار (چـپ) و مـدل سـاده ی (راسـت) پروتـوزوم 26S مخمـر، سـاختار پروتـوزوم 26S از « پیشرفت ها » ی آکادمی ملی علوم ایالات متحده برگرفتـه شـده اسـت . زیرواحـدهای فعـال پروتئولیتیـک ($\beta_1, \beta_2, \beta_5$) به رنگ قرمز مشخص شده اند.

Rpt : ATP آز سه گانه پارتیکل تنظیمی، Rpn: پارتیکل تنظیمی فاقد ATP

آنالیز ژنومی آشکار ساخت بیش از 6٪ ژنوم Arabidopsis (بیش از 600 امکان) اجـزای مرکـزی (UPS) را کدبندی می کند . برای مثـال، Arabidopsis دارای دو E1 ، حـداقل 37 E2 و بـیش از 1400 E3 فعـال است .

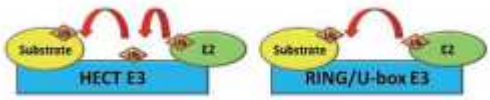
گوناگونی E3 ها نیز نشان می دهند کنترل تنزل پورتئین در گیاهان، فرآیندی حیاتی برای تنظیم رشـد و نمـو است.

E3 یوبیکوتین لیگاز گیاهی

E3 ها می توانند عملکرد Ub سازی را بعنوان پروتئین های زیرواحد منفرد یا مجموعه های پـروتئین زیرواحـد مرکب اجرا کنند. با توجه به نوع حوزه باند شدن e2، e3 های زیرواحد منفرد می توانند به حوزه HECT و E3 های ژن جدید بسیار جالب (RING) / ناحیه بسته ی U، با مکانیسم های انتقالی Ub مختلف نیز تقسیم شوند. حوزه HECT نوعی حوزه پروتئین 350 آمینواسیدی است که شامل اشکال عمده ی باند شدن به Ub و اشکال عمـــــــــــــــده بانـــــــــــــــد شـــــــــــــــدن بـــــــــــــــه E2 می باشد. خانواده پروتئین E3 حوزه HECT کوچکترین زیرخانواده ی E3 در ژنوم Arabidopsisبـا تنهـا 6 عضو است. حزه RING فراوان ترین حوزه فعل و انفعال E2 در Arabidopsis است کـه حـاوی تقریبـاً 477 عضو پروتئین زیر واحد منفرد است گرچه مشخص نیست آیا تمام پروتئین هـای حـوزه RING قادرنـد بعنـوان

لیگازهای E3 Ub عمل کنند. حوزه های RING با شکل عمده با اتصال روی تقریباً 70 آمینواسیدی (منسوب به انگشت RING) مشخص می شوند.

حوزه بسته U، شکل تعدیلی حوزه انگشت با تقریباً 64 عضو است. برخلاف حوزه انگشتی RING، حوزه بسته ی U برای حفظ ساختار ثانویه خود از یون های روی استفاده نمی کند، در حالیکه ساختار کلی هر دو حوزه، کاملاً کوچکترند و هر دوی آن حاوی سطح محفوظ برای فعل و انفعال E2 است. بر خلاف حوزه HECT، E3 هایی که Ub فعال را برای تشکیل میانجی E3 – Ub می پذیرند و سپس Ub را به پروتئین های هدف انتقال می دهند، E3 های بسته RING / U مستقیماً انتقال Ub را از E2 ها به پروتئین های زیرلایه ای کاتالیز می کنند. (شکل 3)



شکل 3 – لیگازهای E2 Ub زیرواحد منفرد بسته ی RING/U و HECT . طی فرآیند Ub سازی پروتئین، Ub ارتباط تیواستری رابطه ای با HECT در E3 ها را پیش از انتقال به دنباله ی لیزین پروتئین زیرلایه ای بوجود می آورد.

RING در E3 ها با Ub میانجی تشکیل نمی دهند در حالیکه RING در E3 ها چارچوبی برای پشتیبانی از انتقال مستقیم Ub از E2 به پروتئین زیرلایه ای فراهم می آورد.

عملکرد فیزیولوژیکی سیستم پروتوزوم Ub-26S (UPS)

مسیر پروتوزوم Ub-26s ، تقریباً تمام جوانب رشد و نمو گیاهی را تنظیم می کند، که عبارتند از: دریافت و علامت دهی هورمون، پاسخ به نور، نموگل، خودناسازگاری، تنظیم خارج DMA و بیماری زایی گیاهی و کنترل بیماری،اما جوانب مذکور تنها به این موارد محدود نمی شوند.

نور یکی از مهمترین راهنماهای محیطی برای گیاهان است، از این رو قانع کننده است که دریابیم تنزل پروتئین از طریق UPS به وسعت در تنظیم پاسخ های نوری گیاهی درگیر است. هر دوی نورهای قرمز و فراقرمز جذب کننده ی گیرنده نوری PHYA (فیتوکروم A)، نور آبی جذب گیرنده نوری CRY2 (کریپتوکروم 2) و عوامل فعل و انفعالی فیتوکروم (SPIF) اهداف پروتئولیز UPS گیاهی هستند و تنزل آنها براحتی توسط

فسفوریلاسیون تنظیم می شود. هورمـون هـای گیـاهی (فیتوهورمـون هـا) مجموعـه ی نـامرتبط سـاختاری از مولکولهای کوچک هستند که طیف وسیعی از فرآیندها را در رشد و نمو گیاهی، منسجم و کنترل می کنند.

GA نقش مهمی در فرآیندهای متنوع رشد و نمو در طی کل چرخه زندگی گیاهان شامل جوانه زنی دانه، طویل شدن ساقه، توسعه برگ و نمو گل دارد.

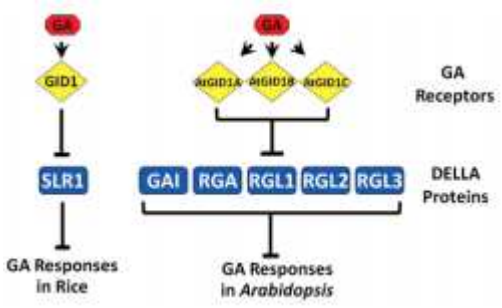
GIDI در اصل با مشاهده ژنتیک به دنبال گونه های سیگنال دهنده GA در برنج شناسایی شد.

مطالعات ژنتیکی عنوان می دارند در هر دوی برنج و Arabidopsis، پروتئین های GIDI از عوامـل رونویسـی مشهور تعلق دارند.

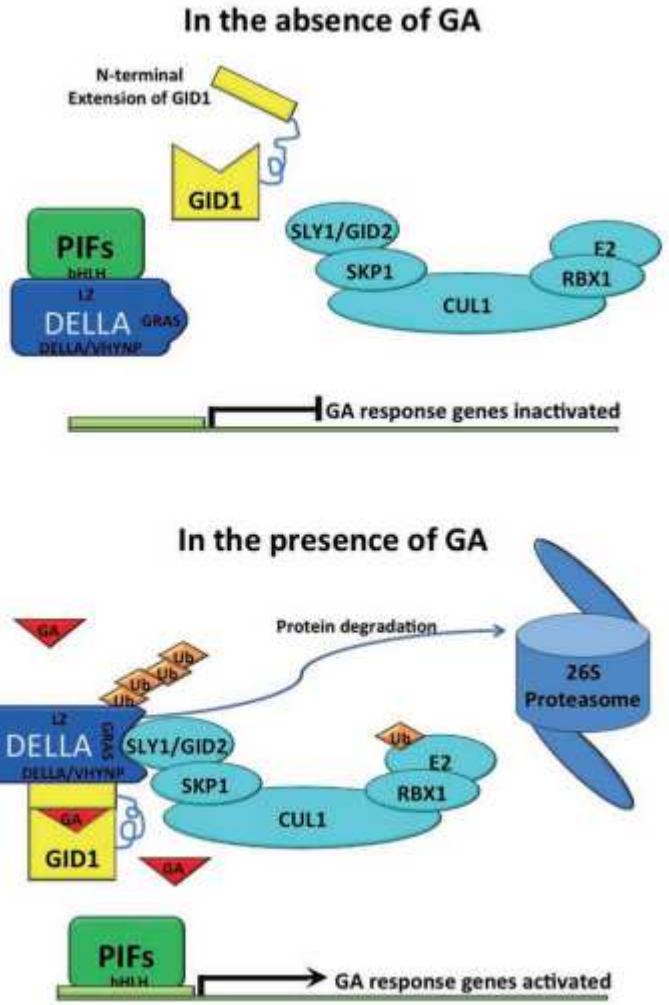
پروتئین های DELLA عوامل مانع شونده کلیدی برای رشد گیاهی هستند که اولـین بـار در Arabidopsis شناسایی شـدند و در سـایر گیاهـان شـامل بـرنج (Oryza sativa) ذرت (Zea mays)، گنـدم (Triticum aestivum)، جو (Hordeum vulgare) و انگور (Vitis vinfera) به وسعت توسعه یافتند. یـک ژن تنهـا پروتئین DELLA به نام SLR1 (برنج قلمی 1) را در برنج رمز بندی می کند، در حالیکه خانواده ای از 5 ژن در ژنوم Arabidopsis، پروتئین های DELLA رمز بندی می کنـد. پـروتئین هـای مزبـور عبارتنـد از GA غیرحساس (GAI) مانع شوند.

Gal-3 (RGA) و سه مانع شونده ی دیگر پروتئین های gal-3 مانند RGL1، RGL2، RGL3 ، (شکل 5) 5 پروتئین DELLA در Arabidopsis دارای عملکرد طنابی و نیز نیمه اختصاصی هستند. مطالعات ژنتیکـی عنوان میدارد، RGA و GAI بطور هم افزونی طویل سازی بین رمزی با تنظیم GA، آغـاز بـه فعالیـت کـرک گیاهی آباکسیال و توسعه ی برگ را مهار می کند، در حالیکه RGL2, RGL1 در کنترل جوانه زنی دانه نقش دارند. علاوه بر آن، RGA ، RGL1 و RGL2 با فعالیت مشترک قادرند نمو گلدهی را تنظیم کنند.

مطالعات اخیر این حقیقت را برجسته ساخت که پروتئین های DELLA بعنوان مجتمـع کننـدگان عمـل مـی کنند تا رشد و نمو گیاهی را با یکجا آوری آثار اشارات محیطی چندگانه شامل نـور، نمـک، سـرما و تـنش هـای زیستی را تنظیم کنند.



شکل5



شکل6

UPS در سیگنال دهی GA

خودداری ازر شد ناشی از GA با تجزیه پروتئین های DELLA برجسته می شود، گرچه کینتیک تجزیه در میان همولوگ های مختلف پروتئین های DELLA متغیر است. بر اساس مهار تنزل DELLA توسط مهارکنندگان اختصاصی پروتوزوم و وجود پروتئین های DELLA Ub شده مرکب، عموماً تصور می شود تنزل ناشی از GA در پروتئین های DELLA از طریق مسیر پروتوزوم Ub-26S است. این مسیر هدایت سیگنال

GA بر اساس پروتئولیز، در میان گیاهان برتر بسیار پروتوزوم Ub-26S است. این مسیر هدایت سیگنال GA بر اساس پروتئولیز، در میان گیاهان برتر بسیار برجسته تر است. تنزل ناشی از GA مربوط به پروتئین های DELLA ، فقط در Arabidopsis مشخص نشده است بلکه در سایر گونه های گیاهی همانند برنج و جو نیز مورد آزمایش قرار گرفته است.

پروتئین های DELLA در مقادیر بالا در گونه های Arabidopsis و برنج Sly1-10,gid2 تجمع یافته اند که به ترتیب در ژن های بسته F SLY1 (خوابیده 1) و GID2 (کوتوله های غیرحساس به ژیبرلین 2) کمبود دارند. در مقابل، آیلل (چندین شکل از یک ژن) جهش STY1، یعنی SLY1-D با ایجاد واکنش بسیار قوی تر با DECCA در مقایسه با پروتئین وحشی SLY1، می تواند تغییر و تبدیل پروتئین DECCA را پیش ببرد و مقادیر پروتئین RGA در محیط کشت طبیعی را بکاهد. هر دو گونه Sty1-10 و Gid2 فنوتیپ های کوتوله غیرحساس به GA را به نمایش می گذارند که با گونه های جهش یافته بیشتر پروتئین های DELLA مهار می شوند. علاوه بر آن، تداخل فیزیکی بین پروتئین بسته F یا SLY1 و پروتئین های تعدیل کننده SKP از طریق آزمایشات رسوب ایمنی قابل شناسایی هستند با این تصور که SLY1/GIN1 جزء عملکردی کمپلکس SCF است که پروتئین های DELLA را برای Ub سازی و تنزل متعاقب آن توسط پروتوزوم را بازسازی می کنند. همچنین، مطالعه ی اخیر نشان داد پروتئین بسته F به نام SLY1 بطور مستقیم تنزل پروتئین DELLA توسط کاربرد مستقیم آزمایش فاقد سلولی شرکت دارد، با برداشت ممزوج، این نتایج بیان می دارند کمپلکس لیگاز E3 SLY1/GID2 SCF ، مسئول مستقیم ثبات پروتئین های DELLA هستند.

آبشار واکنش های پروتئین – پروتئین مورد هدف دریافت GA تجزیه پروتئین های DELLA برای تعدیل پاسخ های GA کنترل می کند.

پروتئین های DELLA می توانند با GID1 در یک الگوی وابسته به GA تعامل داشته باشند. تعامل پروتئین DELLA و GID1 تمایل اتصال بین پروتئین های DELLA و پروتئین SLY1/GID2 را در بسته تقویت می کند.

تشکیل کمـپلکس سـه گانـه ی GA-GID-DELLA تـداخل بـین DELLA و کمـپلکس SCF SLY1-GID2 را بهبود می بخشد که باعث Ub سازی و تنزل متعاقب پروتئین های DELLA می شود. (شکل 6)

مطالعات اخیر، چگونگی عملکرد پروتئین های DEUA را بعنوان مهارکننده کلیدی رشد گیاهی روشن سـاخت. اطلاعات نشانی داد حوزه لوسین 7 تایی (LZ ، در پروتئین هـای DELLA بطـور مسـتقیم بـا حـوزه اتصـالی DNA مارپیچ، حلقوی، مارپیچ پایـه ای (bHLH) در PIF3 و PIF4 مقابـل داشـته باشـند تـا ایـن عوامـل رونویسی را در کمپلکس های غیرفعال جدا کنند. بنابراین متحمل است پروتئین های DELLA رشد گیاهی را حداقل بطور نسبی از طریق تداخل با عملکرد سایر عوامل رونویسی مهار کنند . این عوامل مزبور بعنـوان تنظـیم کننـــــــــــدگان ثبـــــــــــت رشـــــــــــد گیـــــــــــاهی فعالیـــــــــــت می کنند.

نتیجه گیری و چشم انداز آینده

جایزه نوبل 2004 شـیمی بـرای مطالعـات بیوشـیمیایی پیشـگام کـه بـه اکتشـاف تنـزل پـروتئین در اثـر Ub انجامید.Aaron Ciechanoner ، Avram Hershko و Irwin Rose تعلق یافـت. نقـش محـوری مسـیر پروتوزوم Ub-26S در یوکاریوت ها قبلاً آشکار شده است. درک ما از سیستم Ub گیاه و مسیر سـیگنال دهـی GA به تشریح طی چندین سال اخیر توسعه یافته است و ارتباط بین هدایت سیگنال GA و تنزل پـروتئین بـه قوت انتشار یافته است. کانیسم مولکولی Ub سازی پروتئین DELLA و تنزل متعاقب توسط UPS، ناحیه ای بارور برای پژوهش آینده است. نقش سیستم Ub کنترل کننده تنظیم کنندگان کلیـدی متعـدد در تقریبـاً هـر جنبه از چرخه زندگی یک گیاه قطعاً تنها به مسیر GA محدود نمی شود، با تشخیص E3 های گیاهی بیشتر و انشـــــــــــ

ترجمه فا
TarjomeFa.Com

این مقاله، از سری مقالات ترجمه شده رایگان سایت ترجمه فا میباشد که با فرمت PDF در اختیار شما عزیزان قرار گرفته است. در صورت تمایل میتوانید با کلیک بر روی دکمه های زیر از سایر مقالات نیز استفاده نمایید:

✔ لیست مقالات ترجمه شده

✔ لیست مقالات ترجمه شده رایگان

✔ لیست جدیدترین مقالات انگلیسی ISI

سایت ترجمه فا ؛ مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده از نشریات معتبر خارجی