کلیدواژه‌ها
تکامل، قارچ‌ها، پروتوزوآ

منشأ و تکامل قـــــــارچ‌ها

زهرا لرکی
کارشناسی ارشد بیماری شناسی گیاهی
دبیر زیست شناسی ناحیه ۳ اهواز
Zahra.larki1356@gmail.com

چکیده
در سـال‌های اخیـر اطلاعات فراوانی در ارتباط با فیلوژنی قارچ‌ها به‌دسـت آمده و تغییرات بسیاری در رده‌بندی قارچ‌ها روی داده است. شاید مهم‌ترین و تازه‌ترین مطالعاتی که در این زمینه انجام شـده، تحقیقاتی اسـت که در سـال ۲۰۰۶ تک نیایی[۱] بودن شـاخه‌های زیگومیکوتا[۲] و کیتریدیومیکوتا[۳] را زیر سـؤال برد و نشـان داد کـه این قارچ‌ها چند نیایی[۴]؛ اما شـاخه‌های گلومرومیکوتا[۵]، آسـکومیکوتا[۶] و بازیدیومیکوتا[۷] تک نیایی‌اند. یکی از نتایج غیرمنتظـرهٔ این مطالعه آن بود که قارچ‌ها، جانوران[۸] و کوآنوفلاژلیت‌ها[۹] در یک گروه قرار دارند.

مقدمه

قبل از دسـتیابی به اطلاعـات جدید، اندوخته‌های محدودی در ارتباط با فیلوژنی قارچ‌ها در دسـترس بود که به طرق مختلف توسط قارچ‌شناسان تفسیر می‌شـد. یکی از دلایل این مشکل، عدم دسترسی به فسـیل‌های مناسـب بود. به خلاف بسـیاری از موجـودات دیگر، فسـیل‌های کمتـری از قارچ‌ها بر جـای مانده‌انـد، علاوه بـر اینکه دسـتیابی به فسیل‌های میکروسـکوپی به‌راحتی ممکن نیست. اغلب نظریه‌های فیلوژنتیک دربارهٔ قارچ‌ها ناشی از مقایسهٔ شکل آن‌ها بوده است و به همین علت اغلب این نظریه‌ها دوام زیادی نداشـته‌اند و به مرور زمان متناسب با گسترش روش‌های جدید علم و فناوری دچار تغییر و تحول شده‌اند.

فسـیل‌ها شـواهد مسـتقیمی برای تخمین زمان رویدادهای تکاملی، تشـکیل می‌دهنـد، اما تعداد فسیل‌های کشف‌شده از قارچ‌ها نسبت به فسیل‌های جانـوران و گیاهـان بسـیار کمتر اسـت. تاکنون فسیل‌هایی از کیتریدهای بلاسوکلادیال و قارچ‌های اندومیکوریز آربوسـکولار (VAM) مربوط به دوران دونین و آسکومیسـت‌های قدیمی مربوط به دوران سیلورین یافت شده است(۱).

فرمانرو قارچ‌ها به مفهوم نوین (شـامل شـاخه‌های کیتریدیومیکوتـا، گلومرومیکوتـا، بازیدیومیکوتـا، آسـکومیکوتا و میکروسـپوریدیا[۱۰]) یـک گـروه تک‌نیایی را تشـکیل می‌دهند که به کمک شواهد متعـدد شکل‌شناسـی، بیوشـیمیایی و مولکولـی تأیید شده است(۲). شـواهدی در ارتباط با تکامل قارچ‌ها در فسـیل‌های شناخته‌شده وجود دارد، اما تعداد این فسـیل‌ها محدود و تفسـیر آن‌ها مشکل است. به‌طور کلی به دلایلی، از جمله کوچک بودن اندام‌های جنسی قارچ‌ها که براساس آن‌ها می‌توان قارچ‌هـا را شناسـایی کرد و مشـکل بـودن درک آن‌ها از روی فسـیل‌ها امکان تخمین تاریخ تکاملی قارچ‌ها مشـکل اسـت. به‌علاوه، جلبک‌ها و بعضی از موجودات مشـابه اندام‌هایی مشابه قارچ‌ها تولید می‌کنند که تمایز آن‌ها از قارچ‌ها مشکل است. یکی از روش‌های متفاوت برای تخمین زمان رویدادهای تکاملی، کاربرد سـاعت‌های مولکولی است. ساعت مولکولی تکنیکی در علم ژنتیک برای تاریخ‌گذاری وقایع تکاملی اسـت که توسط آن میزان جانشینی نوکلئوتیدهـا در توالی بخش‌های خاصی از ژن (در هر میلیون سال) در موجودات مختلف تخمین زده می‌شـود. ساعت مولکولی با اسـتفاده از توالی‌یابی بخش‌های خاصی از DNA ریبوزومی از قبیل نواحی ITS و 28S و 18S که میزان جانشینی نوکلئوتیدی سریع‌تر دارند، یا ژن‌های پروتئینی، تنظیم می‌شود. لازمهٔ اسـتفاده از سـاعت‌های مولکولی دسترسی به شـواهد فسـیلی، یا پدیدهٔ زمین‌شناسـی برای کالیبره کردن میزان جانشینی بازها در مولکول‌های مورد مطالعه اسـت. به این ترتیب که یک فسـیل یا پدیـدهٔ زمین‌شـناختی به‌عنوان نقطـهٔ مبنا در نظر گرفته می‌شـود و با توالی‌یابی نوکلئوتیدهای ژن مورد اسـتفاده، بین آرایه‌های مختلف، می‌توان ساعت مولکولی برای این نواحی تخمین زد. به این ترتیب که میزان جانشینی بازها بین آرایه‌های مورد مطالعه به‌دسـت می‌آید و سپس با توجه به شواهد فسیلی تعیین می‌شـود که به ازای هر صد میلیون سال چه میزان جانشینی بازها صورت گرفته است. بعـد از کالیبره کردن و تخمین سـاعت مولکولی و محاسـبهٔ درصد تفاوت ژنتیک بین آرایه‌های مورد مطالعـه، زمـان اولین انشـعاب آرایه‌هـا را تعیین می‌کنند. میزان جانشـینی یـا تثبیت نوکلئوتیدی در هـر گروه از موجودات زنده به عوامل مختلفی از

به خلاف بسیاری از موجودات دیگر، فسیل‌های کمتری از قارچ‌ها بر جای مانده و به‌علاوه، دستیابی به فسیل‌های میکروسکوپی به‌راحتی ممکن نیست

قبیل اندازهٔ جمعیت، جهش‌های ایجاد شده (خنثی، مضر، مساعد) و میزان تولید مثل با احتمال تثبیت نوکلئوتیدی بستگی دارد(۳).

ساعت‌های مولکولی نشان داده‌اند که یوکاریوت‌ها و پروکاریوت‌ها حدود دو میلیارد سال پیش از هم اشتقاق یافته‌اند و قارچ‌ها در حدود ۹۶۵ میلیون سال پیش از جانوران جدا شده‌اند. براساس ساعت مولکولی بربی و تیلور در سال ۲۰۰۱ اولین اشتقاق در قارچ‌ها قبل از اشغال شدن خشکی توسط گیاهان در بیش از هفتصد میلیون سال پیش صورت گرفته است. اولین انشعاب قارچ‌های خشکی ممکن است با سازگاری گیاهان خشکی‌زی غیرآوندی روی زمین مرتبط باشد. قارچ‌های اندومیکوریز شاخهٔ گلومرومیکوتا حدود ششصد میلیون سال پیش از اجداد آسکومیست‌ها و بازیدیومیست‌ها اشتقاق یافته‌اند(۳). اشتقاق آسکومیست‌ها و بازیدیومیست‌ها حدود ۵۵۰ میلیون سال پیش رخ داده است. به‌طور کلی از زمان‌های گذشته دو نظریه در ارتباط با منشأ و تکامل قارچ‌ها وجود داشته است:

۱. وجود نیای جلبکی برای قارچ‌ها

براساس این نظریه، کلیهٔ قارچ‌ها از یک یا چند نیای جلبکی منشأ گرفته‌اند که این نیای جلبکی توانایی فتوسنتز را از دست داده، با تحول فوق به یک قارچ تاژک‌دار تبدیل شده و سپس این قارچ تاژک‌دار به‌عنوان نیای سایر قارچ‌ها عمل کرده و بقیهٔ قارچ‌ها از آن تکامل یافته‌اند. طرفداران این نظریه شباهت بین جلبک‌های قرمز و آسکومیست‌ها را یادآور شده‌اند. از جملهٔ این شباهت‌ها می‌توان به موارد زیر اشاره کرد.

وجود تریکوژن در اندام جنسی ماده، لقاح گامت ماده با اسپرماتی غیرمتحرک و شباهت بین ریسه‌های آسکزا و اندام رشته‌ای شکل به نام گونیموبلاست[11] در جلبک‌ها. این عده نقطهٔ تماس را قارچ‌های راستهٔ لابولبینیال‌ها[12] می‌دانند. جالب است بدانیم برخی از لابولبینیال‌ها انگل جلبک‌ها هستند(۲).

براساس ساعت مولکولی بربی و تیلور در سال ۲۰۰۱ اولین اشتقاق در قارچ‌ها قبل از اشغال شدن خشکی توسط گیاهان در بیش از هفتصد میلیون سال پیش صورت گرفته است

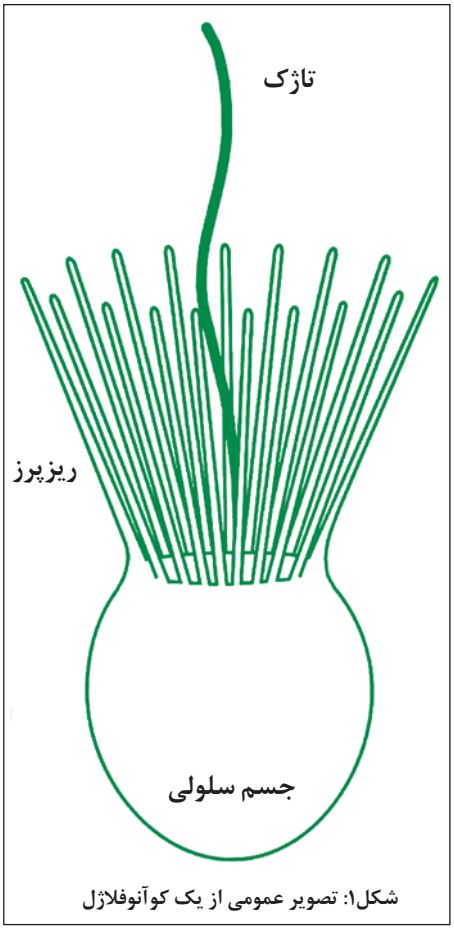
بسی[13] (۱۹۵۰) معتقد اســت که فیکومیست‌ها از اعضــای تک‌ســلولی جلبک‌های ســبز- زرد[14](ردهٔ گزانتوفیســه[15]) بــه وجــود آمده‌انــد کــه دارای زئوســپورهایی با دو تاژک‌انــد. به‌طوری که یکی از تاژک‌ها پــروش و دیگری صاف اســت. وی معتقد است که از این فرم ساده سه خط تکاملی پیدا شده اند(٤).

- در یــک خط تکاملی تاژک پــروش کاهش یافته و کیتریدیومیســت‌ها با یک تــاژک صاف به وجود آمده‌اند.
- در خــط دوم تــاژک ســاده کاهــش یافتــه و هیپوکیتریدیومیست‌ها[16] به‌وجود آمده‌اند که دارای یک تاژک پروش هستند.
- در خط تکاملی سوم هر دو تاژک باقی مانده‌اند و اوومیکوتا[17] تکامل یافته‌اند.

ایرادهایی بر این نظریه وارد اســت. شاید ساده‌ترین ســؤال‌ها این باشــد که در جلبک‌ها زئوســپورهای یک تاژکــی وجود نــدارد و کیتین نیــز در دیوارهٔ گزانتوفیسه‌ها دیده نشده است.

۲. نیای پروتوزوایی برای قارچ‌ها

امــروزه اغلب قارچ‌شناســان پذیرفته‌اند که قارچ‌ها از یــک پروتوزوآ تکامل یافته‌انــد. این تکامل بر اثر حذف ذره‌خواری (فاگوتروفی) و ایجاد دیوارهٔ سلولی بوده اســت. اما سؤال مهم این است که آن پروتوزوآ چه بوده و این اتفاق چگونه رخ داده است. براساس شــواهد حاصل از تحقیقات مولکولی، بســیاری از زیست‌شناســان، نیای قارچ‌ها را یــک کوآنوفلاژل (شــکل ۱) می‌دانند و معتقدند کــه اگر آن نیا یک کوآنوفــلاژل نبــوده، لااقــل پروتوزوآ بــوده که به کوآنوفلاژل‌ها نسبت به بقیه نزدیک‌تر بوده است. در عین حال باید بپذیریم که این شــک و تردید فعلاً حل شدنی نیست؛ زیرا کوآنوفلاژل‌های محدودی با تحقیقات مولکولی و الکترون میکروسکوپی مطالعه شده‌اند. یکی از زیست‌شناســانی که در این زمینه نظریه‌پــردازی کــرده کاوالیر- اســمیت[18](۲۰۰۱) اســت. وی معتقد اســت که احتمالاً قارچ‌ها از یک کوآنوفلاژل کپســول‌دار منشــأ گرفته‌انــد. با وجود ایــن، دو گزینــه در اینجــا وجــود دارد. یکی این اســت که نیای قارچ‌ها موجودی بوده اســت که در مرحلهٔ رویشــی فاقد تاژک بوده و فقط اســپورهای تاژک‌دار تولید می‌کرده است. این خصوصیت مشابه کیتریدیومیست‌هاســت. دیگر اینکــه این نیا واجد تــاژک در طول چرخهٔ زندگی بوده اســت. کاوالیر- اســمیت موافق گزینهٔ اول است. به‌طوری که نیای قارچ‌ها را موجود مشــابه پروتوزوآی Coanoeca می‌دانــد. این پروتــوزوآ در مرحلهٔ بلــوغ موجودی بدون تاژک و دارای یک کپسول است که به‌صورت سطحی روی جلبک‌های رشته‌ای زندگی می‌کند و فقط در مرحلهٔ اســپوری واجد تاژک است. علاوه بر آن، این موجود دارای زوایدی در قاعده و زوایدی در ناحیه گردن (میکروویلی) بوده است(۵).



شکل۱: تصویر عمومی از یک کوآنوفلاژل

از آنجا کــه در میان کیتریدیومیســت‌ها دو گروه ساپروفیت و انگل وجود دارد، دو حالت برای تکامل کیتریدها از کوآنوفلاژل وجود دارد:

- در اشکال ســاپروفیت با توجه به اینکه زواید در هر دو قطب ســلول وجود دارد، زایدهٔ پایینی باعث چســبیده شــدن ســلول متحرک به ســطح بستر می‌شــود و بر اثر رشد کپســول روی آن، به اولین ریزوئید در کیتریدها تبدیل شده است. در بعضی از کوآنوفلاژل‌ها کپسول به سستی به سلول چسبیده و زایــدهٔ پایینــی داخل آن قــرار دارد، در حالی که در بعضی دیگر زایده از کپســول خارج می شــود. در هیچ کدام از موارد فوق یک دیوارهٔ ســخت روی

é فرمانرو قارچ‌ها به مفهوم نوین (شامل شاخه‌های کیتریدیومیکوتا، گلومرومیکوتا، بازیدیومیکوتا، آسکومیکوتا و میکروسپوریدیا) یک گروه تک‌نیایی را تشکیل می‌دهند که به کمک شواهد متعدد شکل‌شناسی، بیوشیمیایی و مولکولی تأیید شده است

کپسول وجود ندارد. تغییر اساسی برای تبدیل یک کوآنوفلاژل به کیترید احتمالاً بر اثر یک جهش به‌وجود آمده است که سبب شده یک دیواره روی زایدهٔ پایینی رشد و آن را به یک ریزوئید واجد دیواره تبدیل کند. وقتی که ریزوئید به‌وجود آمد، به‌تدریج توانایی جذب پیدا کرد و پروتوزوآ به‌تدریج از حالت ذره‌خواری به یک موجود جذب‌کننده تبدیل شد. براساس این نظریه، لازم نیست که ریزوئید از نو ساخته شود؛ بلکه بر اثر تغییر زایده و رشد کپسول روی آن به‌وجود آمده است. قطر ریزوئید کیترید مشابه زایدهٔ کوآنوفلاژل است. جهش کلیدی دیگر این بوده است که توانایی تولید آنزیم تجزیه کنندهٔ دیوارهٔ میزبان را پیدا کرده است (شکل ۲).

■ در مورد کیتریدیومیست‌های انگل، آن‌هایی که ریزوئید دارند، تئوری تکامل حالت قبلی است؛ اما در مورد انگل‌های داخلی بدون ریزوئید نیازی به تبدیل کپسول به دیواره نبوده است. در عوض آن‌ها به‌صورت سلول‌های بدون دیواره روی میزبان قرار گرفته‌اند و ضمن از دست دادن تاژک به داخل میزبان نفوذ کرده‌اند و سپس یک دیوارهٔ پیوسته اطراف خود ترشح کرده‌اند. براساس این نظریه، لازم نیست که کوآنوفلاژل فرضی کپسول داشته باشد؛ بلکه احتمالاً یک کیست مقاوم داشته که تغییر پیدا کرده و به یک اسپورانژیوم تبدیل شده است. کیست‌های مقاوم در پروتوزوآهای Salpingoeca و Codosiga که اولی واجد کپسول و دومی فاقد کپسول است، گزارش شده است. بنابراین، توانایی تولید کیست از کوآنوفلاژل به قارچ‌ها انتقال یافته است (۵).

تصمیم در مورد قبول یا رد این نظریه‌ها مشکل است. مطالعات مولکولی ممکن است به ما کمک کنند تا بهتر درک کنیم بین این نظریه‌ها کدام یک صحیح است. آیا کیترید اجدادی دارای ریزوئید بوده است؛ یا آیا بین گروه انگل و ساپروفیت روند تکاملی متفاوتی وجود داشته است یا نه؟ به‌نظر کاوالیر- اسمیت (۲۰۰۱) اولین گروه از قارچ‌های تکامل‌یافته از کوآنوفلاژل‌ها متعلق به راستهٔ Spizellomycetales بوده‌اند (۵).

براساس شواهد حاصل از تحقیقات مولکولی، بسیاری از زیست‌شناسان، نیای قارچ‌ها را یک کوآنوفلاژل (شکل ۱) می‌دانند و معتقدند که اگر آن نیا یک کوآنوفلاژل نبوده، لااقل پروتوزوآ بوده که به کوآنوفلاژل‌ها نسبت به بقیه نزدیک‌تر بوده است

جدول ۱. رده‌بندی قارچ‌ها براساس روش هابیت و همکاران (برگرفته از منبع ۱)

Kingdom FUNGI
Phylum Chytridiomycota
Class Chytridiomycota
Class Monobelpharidomycetes
Phylum Neocallimastigomycota
Class Neocallimastigomcetes
Phylum Blastocladiomycota
Class Blastocladiomycetes
Phylum Microsporidia
Phylum Glomeromycota
Class Glomeromycetes
Phylum Ascomycota
Phylum Basidiomycota

*** پی‌نوشت‌ها**

۱. *Monophyletic: به گروهی از موجودات زنده که شامل یک نیا و فرزندان آن باشند، اطلاق می‌شود.*

2. Zygomycota
3. Chytridiomycota

۴. *Polyphyletic: یک گروه از موجودات زنده که دربرگیرندهٔ افرادی باشند که همهٔ آن افراد از یک نیای مشترک به‌وجود نیامده باشند. یک گروه پلی فیلتیک ممکن است دربرگیرندهٔ دو یا بیش از دو گروه تک‌تبار (مونوفیلتیک) باشد.*

5. Glomeromycota
6. Ascomycota
7. Basidiomycota
8. Metazoa

۹. *Coanoflagellate یا تاژک‌داران قیفی، تاژک دارانی کوچک و بی‌رنگ با یک لایهٔ باریک سیتوپلاسمی یقه مانند که به‌صورت قیفی قاعده تاژک را در برگرفته است؛ شبیه اسفنج‌ها هستند و در آب‌های شیرین و دریاها زندگی می‌کنند.*

10. Microsporidia

۱۱. *Gonimoblast اندام رشته‌ای شکل در جلبک‌ها که مشابه هیف‌های آسکزا در قارچ‌هاست.*

12. Laboulbeniales
13. Bessey

۱۴. *جلبک‌های سبز- زرد: این جلبک‌ها به رده Xanthophyceae تعلق دارند و یکی از مهم‌ترین گروه‌های جلبک‌های هتروکنت هستند که کلروپلاست آن‌ها فاقد فلوکوزانتین (fucoxanthin) است که یک رنگدانه از گروه کاروتونوئیدهاست.*

15. Xanthophyceae
16. Hyphochytridiomycetes
17. Oomycota
18. Cavalier-Smith

1. JamesT.Y.,D.Porter,C.A.Leander,RVilgalys,andJ.E.Longcore.2000.Molecular phylogenetics of the Chytridiomycota supports the utility of ultrastructural data in chytrid systematics.Canadian Journal of Botany(76)336-350.
2. Bowman B H.,J.W.Taylor,A.G Brown,J.Lee,S.D.Lu and T.J.White.1992.Molecular evolution of the fungi:relationship of the Basidiomycetes, Ascomycetes and Chytridiomycetes.Molecular Biology and Evolution 9:285-296.
3. Hibbet D.S.,M.Binder,J.F.Bischoff,M.Blackweii,P.F.Cannon,O.E.Eriksson,S.Huhndorf, T.James,P.M.Kirk,R.Lucking et al.2007.A higher-level phylogenetic classification of Fungi.Mycological Research 111:509-547.
4. Bessey E.A.1950.Morphology and taxonomy of fungi, Philadelphia:Blakiston.
5. Cavalier-Smith T.2001.What are fungi?Pp.3-37,In:K. Esser and P.A.Lemke(eds.).The Mycota a comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research,VII systematics and evolution Part A,Springer.