جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

واکنش های تاریکی

در این بخش به این موضوع می پردازیم که مولکول های پرانرژی چگونه برای تولید ترکیبات قندی یا کربوهیدرات ها مورد استفادهٔ گیاه قرار می گیرند.

الف- چرخهٔ کلوین: در سالهای بین ۱۹٤٦ تا ۱۹۵۳ سه تن از دانشمندان به نامهای ملوین کلوین، جیمز بشام و آندروبنسون راه متابولیکی تبدیل گازکربنیک به قند را در گیاهان کشف کردند. آنها این کار را از طریق پیگیری از بین رفتن گازکربنیک رادیواکتیو نشان دار $^{14}CO_2$ در کشت های سلول های جلبک انجام داده اند. آزمایشهای اولیهٔ کلوین نشان داد جلبک هایی که به مدتی که دقیقه و یا بیشتر در معرض گازکربنیک نشان دار قرار گرفته بودند، ترکیب پیچیده ای از متابولیت های نشان دار، شامل قندها و اسیدهای آمینه تولید کردند. با وجود این ، تجزیهٔ جلبکی که ۵ ثانیه در معرض گازکربنیک نشان دار قرار گفته بود نشان داد که اولین ترکیب پایدار رادیواکتیو فعال که در جلبک تشکیل گردید ۳- فسفوگلیسرات یا ۳PG بوده است که در ابتدا فقط از طرف گروه کربوکسیل (-COOH) نشان دار شده است. این نتایج بلافاصله این پیشنهاد را مطرح می سازد که ۳PG توسط کربوکسیلاسیون یک ترکیب دوکربنه به دست آمده است. چنین مادهٔ پیش ساختی تاکنون کشف نشده است. چنانچه واکنش کربوکسیلاسیونی واقعاً اتفاق بیفتد فقط روی یک قند ۵ کربنه به نام ریبولوز -۵- فسفات یا RU5P انجام می گیرد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

در نتیجهٔ کربوکسیلاسیون قتند ۵ کربنهٔ ریبولوز –۵– فسفات، یک قند ٦ کربنه بـه دسـت می آید که به دو ترکیب سه کربنه تجزیه می گردد و هر کدام از این ترکیبات سه کربنـه به یک ملکول ۳PG تبدیل می گردند. راه کلی این تغییر و تبدیل را که در شـکل شـمارهٔ ۲۱۹ نشان داده شده است، چرخهٔ کلوین و یا جرخهٔ احسایی پنتوز فسفات می نامند. این راه شامل کربوکسیلاسیونیک پنتـوز، تشـکیل ترکیبـات قنـدی و بازیافـت ریبولـوز –۵– فسفات یا Ru5P می باشد.

در جریان جستجوی یافتن کربوکسیلاسیون مادهٔ مور اثر، ترکیبات حـد واسـط نشـان دار فراوان دیگری کشف گردیدند. به عنوان مثال در مراحل اولیهٔ راه، فقط کربن های شـماره ۳ و ٤ در قند ٦ کربنهٔ فروکتوز –۱، ٦– بیس فسفات یا FBP نشـان دار هسـتند، ولـی در مراحل بعدی تعداد کمتری از کربن های این قند نشان دار شده و شمارهٔ ایـن کـربن هـا کمتر از ترکیبات قند در مراحل اولیهٔ راه است . مشاهدهٔ جریان حرکت کـربن نشـان دار در انواع مختلف قندهای سه، پنج، شش و هفـت کربنـه سـاختمان اصـلی راه متـابولیکی پیشندی کلوین را مشخص می کند که به طور کامل در شکل شـمارهٔ ۲۱۹ آمـده اسـت. واقعیت بسیاری از واکنش هایی که قبلاً به صورت پیش بینی بیان شده بود در مطالعـات بعدی آزمایشگاهی با استفاده از آنزیم های مختلف به تأیید رسیده است.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

۱-چرخهٔ کلوین در یک فرایند دو مرحله ای از گاز کربنیک GAP تولید می کند- چرخهٔ کلوین را می توان به دو مرحله تقسیم کرد:

مرحلهٔ اول- مرحلهٔ تولید (قسمت بالایی شکل شمارهٔ۲۱۹) که در آن سه مولکول ریبولوز -۵- فسفات یا Ru5p با سه مولکول گازکربنیک برای تولید ٦ مولکول گلیسرآلدئید -۳- فسفات یا GAP وارد واکنش می شوند. در این واکنش های بیوشیمیایی ۹ مولکول ATP و ٦ مولکول NADPH مورد استفاده قرار می گیرد. طبیعت چرخه ای این راه متابولیکی باعث می شود که این فرایند بتواند به ازای هر سه مولکول گازکربنیک مصرفی، معادل یک ملکول گلیسرآلدئید -۳- فسفات یا GAP تولید نماید. در این نقطه از راه متابولیکی یک مولکول GAP می تواند از چرخه خارج شده و در راههای دیگر متابولیکی مورد استفاده سلول قرار گیرد.

مرحلهٔ دوم: مرحلهٔ بازیافت (قسمت پایینی شکل شمارهٔ ۲۱۹) که در آن اتم های کربن ۵ مولکول گلیسرآلدئید -۳- فسفات یا GAP باقیمانده ، شبه راه پنتوز فسفات، دریک سری از واکنش های بیوشیمیایی شرکت می کند تا اینکه در نهایت برای شروع مجدد چرخهٔ، سه مولکول ریبولوز -۵- فسفات تولید نمایند. این مرحله را می توان به چهار

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

سری واکنش به صورت زیر تقسیم کـرد. شـماره واکـنش هـا بـا شـمارهٔ آنهـا در شـکل شمارهٔ۲۱۹ مطابقت دارد:

به طور کلی می توان چرخهٔ کلوین را در معادلهٔ سادهٔ ذیل خلاصه کرد:

$$5C_3 \rightarrow 3C_5$$

باید به این نکته توجه کرد که مرحلهٔدوم چرخهٔ کلوین بـدون اسـتفاده از مولکـول هـای پرانرژی ATP و NADPH انجام می گیرد.

اولین واکنش چرخهٔ کلوین فسفوریلاسیون ریبولـوز –۵– فسـفات یـا RU5P بـه کمـک آنزیم فسفوریبولوکیناز است که در این واکنش ریبولوز–۵، ۵– بـیس فسـفات یـا RuBP تولید می گردد. بعد از کربوکسیلاسیون، مولکول RuBP مولکول ۳– فسفوگلیسـرات بـه دست آمده ابتدا به مولکول ۱،۳– بیس فسفوگلیسرات یا BPG تبدیل شـده و سـپس بـه GAP تبدیل می شود.

مرحلهٔ دوم چرخهٔ کلوین با واکنش ایزومریزاسیون مولکول گلیسرآلدئید –۳– فسفات بـه دی هیدروکسی استون فسفات یا DHAP توسط آنزیم تریوز فسفات ایزومراز آغـاز مـی شود که این واکنش برعکس واکنش معروف شمارهٔ ۵، راه گلیکـولیز اسـت. بعـد از ایـن واکنش، دی هیدروکسی استون فسفات می توانـد در مسـیر دو راه یکسـان وارد واکـنش های بیوشیمیایی بعدی شود: واکنش ها شمارهٔ ٦ تا ۸ و یا واکنش های شـمارهٔ ۹ تـا ۱۱،

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

واکنش های شمارهٔ ٦ و ۹ از چرخهٔ کلوین، واکنش هـای تـراکم عامـل آلدئیـدی بـا دی هیدروکسی استون فسفات است که این واکنش ها به کمک آنـزیم آلـدولاز کاتـالیز مـی شوند . نتیجهٔ آن اتصال دی هیدروکسی استون فسـفات بـه یـک آلدئیـد اسـت. واکـنش شمارهٔ ٦ همچنین برعکس واکنش شمارهٔ ٤، راه گلیکولیز است. واکنش های شـمارهٔ ۷ و ۱۰ واکنش های هیدرولیز فسفات هستند که از هر کدام از این واکنش ها، یـک مولکـول فسفات معدنی Pi تولید می شود و این واکنش به ترتیب توسط آنزیم هـایی بـه نامهـای فروکتوز بیس فسفات از یا FBPase و سدوهپتولوز بیس فسفات از یا sbpASE کاتـالیز می شوند. باقیماندهٔ واکنش های چرخهٔ کلوین توسط آنزیم هایی کاتالیز می شوند که در آن پنتوز فسفات نیز همین واکنش ها ار کاتالیز می نمایند. در واکنش های شمارهٔ ۸ و ۱۱ که هر دو توسط آنزیم ترانس ستولاز کاتالیز می شوند، یک واحد دو کربنهٔ ستونی از یک قتند ستوزی به مولکول گلیسرآلدئید –۳– فسفات منتقل می گردد و در نتیجه یک قنـد ٥ کربنهٔ ستوزی به نام گزیلولوز –٥– فسفات یا Xu5P تولید می شود. در نتیجهٔ انجام ایـن واکنش ها فرآورده های دیگری نیز تولید می شوند که عبارتند از قند ٤ کربنهٔ آلدوزی به نام اریتروز –٤– فسفات یا E4P که از واکنش شمارهٔ ۸ و ریبوز –٥– فسفات یا R5P که از واکنش شمارهٔ ۱۱ به دست می آینـد. قنـد اریتـروز –٤–فسـفات یـا E4P تولیـدی در واکنش شمارهٔ ۸ به عنوان یکی از دو واکنش گر، وارد واکنش شماره ۹ می شود. مولکول

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

های گزیلولوز –۵– فسفات یا Xu5P تولیدی در واکنش های شمارهٔ ۸ و ۱۱ به کمک آنزیم فسفوپنتوزاپیمراز در واکنش شمارهٔ ۱۲ به ریبولوز –۵– فسفات یا Ru5p تبدیل می شود. ریبوز –۵– فسفات یا R5P به دست آمده از واکنش شمارهٔ۱۱ نیز به نوبهٔ خود توسط آنزیم ریبوز فسفات ایزومراز در واکنش شمارهٔ ۱۳ به Ru5P تبدیل می شود و در نتیجه چرخهٔ کلوین تکمیل می گیردد. از ۱۱ آنزیمی که در چرخه کلوین فعال هستند، تنها سه آنزیم در بافت های حیوانی وجود ندارند که عبارتند از فسفوریبولوکیناز، ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز و سدوهپتولوز بیس فسفاتاز یا SBPase .

۲- آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز واکنش تثبیت گاز کربنیک را کاتالیز می نماید:

یکی از مهمترین آنزیم های جهان که واکنش تثبیت گازکربنیک را کاتالیز می نماید، ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز یا RuBP carboxylase است، زیرا تقریباً تمامی حیات روی کرهٔ زمین بستگی به فعالیت آن دارد. این پروتئین احتمالاً به علت پایین بودن راندمان کاتالیزوری بستگی به فعالیت آن دارد. این پروتئین احتمالاً به علت پایین بودن راندمان کاتالیزوری (Kcat تقریباً برابر $3s^{-1}$)، حدود ۵۰ درصد پروتئین های برگ را تشکیل می دهد، بنابراین فراوان ترین نوع پروتئین در عالم حیات است . آنزیم ریبولوز

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

بیش فسفات کربوکسیلاز در گیاهان عالی و اغلب موجـودات ذره بینـی فتوسـنتزی از ۸ زیر واحد بزرگ (L) (٤٧٧ باقیماندهٔ اسیدهای آمینهٔ در برگهای توتون) رمز گشایی شـده توسـط DNA کلروپلاسـت و ۸ زیـر واحـد کوچـک (S) (۱۲۳ باقیمانـدهٔ اسـید آمینـه) رمزگشایی شده توسط ژن موجود در هسته، تشکیل شده است و ایـن آنـزیم را بـا L_8S_8 نشان می دهند. مطالعات اشعهٔ X که از ایـن آنـزیم توسـط کـارل-ایواربرانـدن و دیویـد ایزنبرگ انجام گرفته است، نشان می دهد که آنزیم L_8S_8 تقـارن یـک منشـور مکعبـی را دارد. زیر واحد بزرگ آنزیم از یک زنجیر پلی پپتیدی با ساختمان غالب بتـا (β) و یـک ساختمان فنری شکل α/β حاوی جایگاه فعال آنزیم، تشکیل شده است (شـکل شـماره ۲۲۰). وظیفهٔ زیر واحد کوچک آنزیم L_8S_8 هنوز مشخص نشده است.

راهکار پذیرفته شدهٔ نحوهٔ عمل آنزیم RuBP کربوکسیلاز که در حد وسیعی توسط خود کلوین مشخص شده بود در شکل شمارهٔ۲۲۱ نشان داده شـده اسـت. در اولـین واکـنش آنزیم، یک پروتون از کربن شمارهٔ۳ ریبولوز بیس فسفات جذب می کند. این واکنش کـه محدود کنندهٔ سرعت عمل آنزیم است مولکول اندیولات تولید می کند که ایـن مولکـول در حملهٔ هسته دوستی به مولکول گازکربنیک شرکت می کنـد. در نتیجـهٔ ایـن واکـنش، ملکول بتاستواسید به دست می آید که بالافاصله از کربن شمارهٔ٤ مـورد حملـهٔ آب قـرار می گیرد و به یک ترکیب ٦ کربنه حد واسط تبدیل شده که این ترکیـب بـه دو مولکـول

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

سه کربنه شکسته می شود . محصول نهایی این فرایند دو مولکول ۳- فسفوگلیسرات یا ۳PG است. نیروی محرکهٔ تولید مولکول های ۳PG واکنش تجزیه ترکیب حدواسط بتاستواسید می باشد که این واکنش می تواند در شرایط استاندارد و PH فیزیولوژیک (Ph=۷) انرژی معادل ۳۵/۱ کیلو ژول بر مول تولید نمید.

شکل شمارهٔ ۲۲۰ نشان می دهد که پروتئین L_8S_8 دارای ساختمان چهار بعدی است و محورهای چهارتایی آن به طرف بیننده می باشد. همچنین ساختمان یک زیر واحد بزرگ پروتئین را نشان می دهد که در آن دو نوع پروتئین α و α/β دو قسمت غالب پروتئین را تشکیل می دهند.

واکنش ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز از طریق تولید یک ترکیب حد واسط اندیولات انجام می گیرد که با شرکت در یک حملهٔ نوکلئوفیلی به گاز کربنیک یک بتا ستواسید تولید می گردد.

آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز برای فعالیت، نیاز به یون منیزیم دارد و احتمالاً در پایدار کردن بارهای منفی که در جریان کاتالیز تولید می شوند، شرکت می کند. یون منیزیم همچنین با یک گروه مهم کاتالیزوری به نام گروه کاربتامات (-NH-COO-) پیوند می یابد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

۳- گلیسرآلدئید-۳- فسفات پیش ساخت گلوکز -۱- فسفات و سایر فراورده های بیوسنتزی است.

مجموعهٔ واکنش های چرخهٔ کلوین را می توان در معادلهٔ ذیل خلاصه کرد:

محصول اولیهٔ فتوسنتز، یعنی گلیسرآلئید -۳- فسفات در راهای متنوع متابولیکی خارج و یا داخل کلروپلاست مورد استفاده قرار می گیرد. به عنوان مثال به کمک آنزیم های دیگر راه کلوین، این مولکول می تواند به فروکتوز -٦- فسفات و سپس به کمک آنزیم های فسفوگلوکز ایزومراز و فسفوگلوکومیوتاز به گلوکز -۱- فسفات تبدیل شود. گلوکز -۱- فسفات، پیش ساخت قندهای دیگر در گیاهان به حساب می آید، که مهمترین این قندها عبارتند از ساکاروز (مهمترین قند حامل برای تحویل کربوهیدرات ها به سلولهای غیرفتوسنتزی)، نشاسته (پلی ساکارید اصلی ذخیرهای گیاه) و سلولز (سازندهٔ ساختمان دیوارهٔ سلولی سلول های گیاهی). با توجه به نوع گیاه و راه متابولیکی، مادهٔ مورد اثر آنزیم یعنی گلوکز -۱-فسفات با تشکیل یکی از ترکیبات مانند GDP,-CDP,-ADP- و یا UDP- گلوکز فعال می شود. واحد گلوکز در نهایت به پایانهٔ یک زنجیر پلی ساکاریدی در حال رشد اضافه می گردد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

ب- کنترل چرخهٔ کلوین: گیاهان در طول روشنایی روز، انرژی مورد نیاز خود را از طریق انرژی نوری و انرژی واکنش های فتوسنتز که در پناه نور (تاریکی) انجام می گیرند تأمین می کنند و در طول شب و تاریکی، مانند سایر موجوات زنده، باید از انرژی ذخیره ای خود برای تولید مولکول های پرانرژی مانند ATP و NADPH از طریق راههای متابولیکی گلیکولیز، فسفوریلاسیون اکسیدی و پنتوز فسفات استفاده کنند. به علت اینکه استرومای کلروپلاست حاوی آنزیم های راه گلیکولیز، پنتوز فسفات و همچنین چرخهٔ کلوین است، بنابراین باید یک راهکار کنترل حساس به نور در استروما باشد تا از هدر دادن محصولات فتوسنتز جلوگیری نماید.

مطالعات نشان می دهد که کنترل مواد ورودی به یک راه متابولیکی از طریق تنظیم فعالیت آنزیم مربوط به واکنش هایی انجام می گیرد که از حالت تعادل، بسیار فاصله دارند، یعنی تغییرات انرژی آزاد آنها بسیار منفی است. از جدول شمارهٔ۳۷ می توان چنین استباط کرد که بهترین واکنش هایی که می تواند در کنترل چرخهٔ کلوین دخالت نمایند واکنش های شمارهٔ ۲، و ۱۰ از شکل شمارهٔ ۲۱۹ می باشند که به ترتیب توسط سه آنزیم RuBP کربوکسیلاز، FBPase و SBPase کاتالیز می شوند. در حقیقت راندمان کاتالیزری این سه آنزیم در شرایط موجود زنده از یکدیگر متفاوت می باشد.

فعالیت آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز بستگی به سه عامل وابسته به نور دارد:

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

۱- PH : در روشنایی به علت پمپ شدن پروتون از استروما به طرف حفرهٔ داخلی تیلاکوئید، PH استروهمای کلروپلاست گیاه تقریباً از ۷/۰ به ۸/۰ افزایش می یابد. بهترین PH فعالیت آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز نزدیک به ۸ است.

۲- غلظت یون منیزیم: پروتون هایی که در اثر تابش نور به حفرهٔ داخلی تیلاکوئید منتقل می شوند در مقابل باعث حرکت و خروج یون های منیزیم از حفرهٔ داخلی به طرف استروما می گردند. یون های منیزیم خروجی از حفرهٔ داخلی تیلاکوئید در تحریک فعالیت آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز دخالت دارند.

۳- در بسیاری از گیاهان ترکیبی به نام ۲- کربوکسی آرابینیتول ۱- فسفات یا CA1P تولید می شود که این ترکیب از فعالیت ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز یا RuBP فقط در تاریکی جلوگیری می کند. (شکل شمارهٔ ۲۲۲).

آنزیم های FBPase و SBPaseبا افزایش PH و غلظت یون منیزیم و همچنین NADPH می شوند. تأثیر این عوامل توسط یک سیستم کنترل کنندهٔ ثانویه که به پتانسیل اکسیداسیون و احیای استروما پاسخ می دهد، کامل می شود. یک نوع پروتئین با وزن مولکولی ۱۲ کیلودالتون به نام تیوردوکسین که در اغلب انواع سلول ها وجود دارد، حاوی یکگروه دی سولفیدی سیستین(Cystine) می باشد که به وط برگشت پذیری احیا می شود. تیوردوکسین احیاشده، هردو آنزیم FBPase و SBPase را به کمک یک

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

واکنش تعویض دی سولفیدی فعال می سازد (شکل شمارهٔ۲۲۳). سطح اکسیداسیون و احیای تیوردوکسین توسط دومین آنزیم حاوی دی سولفید به نام فرودکسین-تیوردوکسین رداکتاز ابقا می شود. این آنزیم به طور مستقیم به وضعیت و حالت اکسیداسیون و احیای فرودوکسین محلول پاسخ می دهد. اندازهٔ این پاسخ به میزان روشنای بستگی دارد. سیستم تیوردوکسین همچنین آنزیم فسفوفورکتوکیناز یا PFK را غیرفعال می سازد. این آنزیم مهمترین عامل انجام واکنش های متابولیکی گلیکولیز به حساب می آید. بنابراین در گیاهان، نور باعث تحریک چرخهٔ کلوین می شود ولی از فعالیت گلیکولیز جلوگیری می نماید، در حالی که تاریکی اثر معکوس دارد و به همین علت معروف است که واکنش های فتوسنتزی تاریکی در تاریکی انجام نمی گیرند.

شکل شمارهٔ۲۲۳- نحوهٔ عمل فعال سازی آنزیم های FBPase و SBPase به کمک نور، فتوسیستم I که در اثر نور فعال شده است فرودوکسین (Fd) محلول را احیا می کند.

شکل شمارهٔ۲۲۳ نشان می دهد که چگونه فردوکسین احیا شدهٔ آنزیم فرودکسین-تیورودکسین رداکتاز را احیا می سازد و این آنزیم به نوبهٔ خود پیوند دی سولفیدی تیورودکسین را احیا می کند. تیوردوکسین احیا شده به کمک تعویض دی سولفید، یا بیس فسفاتاز غیرفعالی وارد واکنش می شود و در نتیجه این آنزیم کنترل کنندهٔ چرخهٔ کلوین را فعال می سازد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

ج- تنفس نوری: ازسال ۱۹۶۰ میلادی ایـن موضـوع شـناخته شـده بـود کـه گیاهـان در روشنایی از طریق یک راه متابولیکی، جدای از فسفوریلاسیون اکسیدی، اکسیژن مصـرف می کند و گازکربنیک خارج می سازند. در حقیقت در سطح پـایین گازکربنیـک و سـطح بالای اکسیژن، فرایند تنفس نوری بر تثبیت گازکربنیک از راه فتوسنتز برتـری مـی یابـد. اساس و پایهٔ پدپدهٔ تنفس نوری غیر قابل انتظار است: اکسـیژن و گازکربنیـک بـه عنـوان مواد مورد اثر آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسلاز با هم رقابت مـی کننـد، بـه همـین دلیل این آنزیم را همچنین ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز- اکسیژناز یا روبیسـکو نیـز می نامند. در واکنش اکسیژناز، اکسیژن با ماده مورد اثر دیگر آنزیم، یعنـی ریبولـوز بـیس فسـفات ، وارد واکـنش مـی گـردد و مولکـول هـای ۳- فسفوگلیسـرات یـا ۳pg و ۲- فسفوگلیکولات را تولید می کند (شکل شمارهٔ ۲۲٤). ۲- فسفوگلیکولات به کمک آنـزیم های مختلف در پراکسی زوم و میتوکندریون تا حدودی اکسید شده و بـه گـاز کربنیـک تبدیل می شود. بنابراین تنفس نوری، قسمتی از کارهای فرآیند فتوسـنتز را بـی اثـر مـی سازد.

۱- تنفس نوری، مولکول هـای ATP و NADPH را از بـین مـی بـرد- راه متـابولیکی تـنفس نـوری در شـکل شـمارهٔ ۲۲۵ نشـان داده شـده اسـت . مولکـول گلیکـولات از کلروپلاست وارد پراکسی زوم یا گلی اکسی زوم می شـود و در آنجـا بـه کمـک آنـزیم

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

گلیکولات اکسیداز اکسیده شده و به گلی اکسیلات و پراکسید هیدروژن (H_2O_2) تبدیل می گردد. پراکسید هیدروژن عامل اکسید کنندهٔ خطرناکی است که به کمک یک آنزیم حاوی هم به نام کاتالاز به آب و اکسیژن تجزیه می شود. گلی اکسیلات می تواند در یک واکنش انتقال عامل آمین به گلیسین تبدیل شده و وارد میتوکندی گردد. در داخل میتوکندری دو مولکول گلیسین به یک مولکول سرین و یک مولکول گازکربنیک تبدیل می شود. این واکنش منبع تولید گازکربنیک در تنفس نوری به حساب می آید. اسید آمینهٔ سرین مجدداً به داخل پراکسی زوم بر می گردد و در آنجا یک واکنش انتقال عامل آمینی، آن را به هیدروکسی پیرووات تبدیل می کند.

در ادامهٔ راه متابولیکی تنفس نوری هیدروکسی پیرووات، در داخل پراکسی زوم، به کمک آنزیم هیدوکسی پیرووات ردکتاز، احیا شده و به گلیسرات تبدیل می شود. در داخل سیتوزول، گلیسرات فسفوریله شده و به ۳-فسفوگلیسرات تبدیل می شود و این ترکیب مجدداً وارد کلروپلاست می گردد و در آنجا توسط چرخهٔ کلوین به مادهٔ اولیه، یعنی ریبولوز بیس فسفات تبدیل می گردد. نتیجهٔ نهایی این چرخهٔ پیچیدهٔ تنفس نوری این است که مقداری از مولکول های پرانرژی ATP و NADPH که توسط واکنش های نوری فتوسنتز تولید شده بودند، بدون اینکه مورد استفاده گیاه قرار بگیرند، از بین می روند.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

اگر چه تنفس نوری وظیفهٔ متابولیکی شناخته شده ای ندارد، ولی آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسلاز جدا شده از انواع مختلف موجودات زنده فتوسنتزی که تاکنون مورد آزمایش قرار گرفته اند، دارای فعالیت اکسیژناز نیز می باشند.

۲- گیاهان C٤ گاز کربنیک را متراکم می کنند. در یک روز گرم و کاملاً روشن ، زمانی که فرایند فتوسنتز غلظت گازکربنیک در کلروپلاست را کاهش و غلظت اکسیژن را افزایش می دهد، سرعت فتوسنتز، به سرعت تنفس نوری نزدیک می شود. این پدیده یکی از مهمترین عوامل محدود کننده شد بسیاری از گیاهان به حساب می آید که برای رفع آن مطالعات زیادی انجام گرفته است. یکی از آنها اصلاح ساختار ژنتیکی گیاهان است و هنوز به نتیجهٔ مثبت نرسیده است. با وجود این ، انواع معینی از گیاهان مانند نیشکر، ذرت و اغلب علفهای هرز مهم، مجهز به چرخه متابولیکی هستند که می توانند گازکربنیک را در سلولهای فتوسنتزی متراکم کنند و در نتیجهٔ، تقریباً به طور کامل از تنفس نوری جلوگیری می شود. برگهای گیاهان دارای چرخهٔ معروف C_4 از ویژگی های ساختمانی خاصی برخوردار می باشند. رگ برگهای نازک این گیاهان به صورت متراکم از یک تک لایه به نام سلول های پوششی رشته ای احاطه شده اند و این لایهٔ پوششی توسط یک لایه از سلول های مزوفیل پوشیده شده است.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

در سال ۱۹۶۰ میلادی مارشال هچ و روجر اسلک چرخهٔ C_4 را کشف کردند (شکل شمارهٔ۲۲۶). این چرخهٔ موقعی شروع می شود که سلول های مزوفیل فاقد آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز هستند و گاز کربنیک هوا را جذب می کنند. آنزیم کربنیک آنهیدراز گاز کربنیک جذب شده را به صورت یون بیکربنات (HCO_3) تثبیت و متراکم می کند و این یون در واکنشی که به کمک آنزیم فسفوانول پیرووات کربوکسلاز یا PEP انجام می گیرد با یک مولکول فسفوانول پیرووات ترکیب شده و به اگزالواستات تبدیل می گردد. اگزالواستات به کمک کوآنزیم NADPH احیا شده و به مالات تبدیل می شود و این ترکیب چهارکربنه که مبنای نامگذاری این چرخهٔ به C_4 است، به سلوله ای پوششی رشته ای وارد می شود. در داخل سلول های پوششی رشته ای، مالات به کمک کوآنزیم $NADP^+$ و تحمل دکربوکسیلاسیون اکسیدی همراه با حذف یک مولکول گازکربنیک ، به پیرووات و یک مولکول NADPH تبدیل می شود. گازکربنیکی که به این شکل جمع می شود وارد چرخهٔ کلوین می گردد. پیرووات به سلول های مزوفیل بر می گردد تا پس از فسفوریلاسیون به ترکیب اولیه، یعنی فسفوانول پیرووات تبدیل شود. آنزیمی که این واکنش را کاتالیز می نماید یعنی پیرووات –فسفات دی کیناز عمل غیرمعمولی را در فعال سازی گروه فسفات از خود نشان می دهد، به طوری که با مصرف یک مولکول ATP یک مولکول AMP و یک ملکول پیروفسفات Ppi تولید می

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

کند و پیروفسفات با تجزیهٔ بیشتر که معادل مصرف یک مولکول دیگر ATP است به دو مولکول فسفات معدنی PI تبدیل می شود. بنابراین به ازای تجمع هر گاز کربنیک در سلول های پوششی رشته ای. دو مولکول ATP مورد مصرف قرار می گیرد. بنابراین با احتساب سه ATP مورد نیاز در چرخهٔ کلوین فرایند فتوسنتز در گیاهان C_4 به ازای هر مولکول گازکربنیک جذب شده، به طور کلی با مصرف ۵ مولکول ATP همراه است.

گیاهان C_4 در مناطق گرمسیری به فراوانی دیده می شوند، زیرا آنها می توانند سریع تر از گیاهان C_3 در شرایط گرم و آفتابی رشد کنند. گیاهان C_3 به گیاهانی گفته می شود که تثبیت گازکربنیک در آنها به کمک یک اسیدسیه کربنه انجام می گیرد. در مناطق سردسیری که میزان تنفس نوری گیاهان پایین است گیاهان C_3 دارای امتیاز هستند، زیرا این دسته از گیاهان برای تثبیت گاز کربنیک نیاز به انرژی کمتری دارند.

۳- گیاهان CAM گازکربنیک را از طریق تغییری در چرخهٔ ذخیره می کنند. و اریته هایی از گیاهان C_4 وجود دارند که در آنها مرحلهٔ گرفتن گاز کربنیک و انجام واکنش های چرخهٔ کلوین از نظر زمانی با هم اختلاف دارد. به عنوان مثال می توانا ز گیاهان آبدار کویری نام برد. اگر این گیاهان روزنهٔ خود را برای گرفتن گاز کربنیک در طول روشنایی روز باز کند، مانند سایر گیاهان، مقدار قابل توجهی رطوبت خود را در اثر تبخیر از دست می دهند. برای به حداقل رسانیدن این ضایعهٔ رطوبتی، این گیاهان آبدار کویری گاز

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

کربنیک را صرفاً در شب هنگام دریافت می کنند و با استفاده از واکنش های راه متابولیکی C_4 آن را به صورت مالات ذخیره می سازند. این فرایند را کراسیولاسن اسید متابولیسم یا CAM می نامند. علت استفاده از کلمهٔ کراسولاسن این است که برای اولین بار در گیاهان خانوادهٔ کراسولاسه کشف گردید. مقدار قابل توجهی فسفوانول پیرووات لازم است تا گازکربنیک تولید شدهٔ روزانهٔ گیاه را که با تجزیهٔ نشاسته از طریق گلیکولیز به دست آمده است، ذخیره نماید. در جریان روشنایی روز، مالات به گازکربنیک و پیرووات شکسته می شود. گازکربنیک به چرخهٔ کلوین وارد شده و پیرووات در تولید مجدد نشاسته مورد استفاده قرار می گیرد. بنابراین گیاهان CAM قادر هستند تا فتوسنتز را با کمترین ضایعات آب انجام دهند.

www.kandoocn.com

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

متابولیسم ازت در گیاهان

مقدمه

یکی از ترکیبات تشکیل دهنده بسیاری از مواد مهم موجود در سلولهای زنده، ازت است. مهمترین این ترکیبات که بیشتر مورد توجه هستند عبارتند از اسیدهای آمینه، پروتئین ها (آنزیم) و اسیدهای نوکلئیک (DNA , RNA) در حالی که سایر ترکیبات ازت دار، مانند پلی آمین ها و کلروفیل ممکن است نقش مهمی در برخی از موجودات زنده ایفا نمایند. اغلب جانوران توانایی هضم و استفاده از ازت غیرآلی را ندارند و همچنین نمی توانند نیمی از اسیدهای آمینهٔ مورد نیاز خود را تولید نمایند، مگر اینکه تولید پروتئین ها به کمک باکتریهای، مانند باکترهای شکمبهٔ نشخوارکنندگان، انجام گیرد.

اگر چه ازت براحتی در هوا قابل دسترس است، ولی صرفاً تعدادی از باکتری ها می توانند ازت هوا را تثبیت کنند و آمونیاک تولید نمایند در نگاه اول به نظر می رسد بحث تثبیت ازت در گیاهان عجیب باشد، زیرا گیاهان قادر به تثبیت ازت در خود نیستند. تثبیت در پریکاریوت ها (باکتری ها) مانند سیانوباکترها که می توان آنها را گیاهان اولیه نامید، به اثبات رسیده است . مطالعات نشان می دهد که ارتباط بسیار نزدیکی بین باکتری های تثبیت ازت و گیاهان آلی وجود دار که اهمیت آنها به اندازه ای است که می توان

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

یک کتاب مستقل در این مورد به رشتهٔ تحریر در آورد. گیاهان به یک منبع ازت غیر آلی نیاز دارند. از مقدار کل ازتی که در جهان زنـده وجـود دارد، ۹۹/۹۵٪ آن را ازت موجـود در هوا و یا ازت محلول تشکیل می دهد که این مقدار برابـر بـا ۴×۱۰^{۱۵} تـن مـی باشـد اغلب گیاهان ازت مورد نیاز خود را از یون های نیترات و آمونیوم موجود در خاک و یـا آب تأمین می کنند و سالیانه میلیون ها پوند از این ترکیبات به عنـوان کودهـای ازتـه بـه منظور بهبود و ابقای کیفیت مناسب تولید فراورده های کشاورزی مورد استفاده قرار مـی گیرد. علاوه بر مشکل گرانی کودهای ازته، استفاده بیش از حد این ترکیبات باعـث ورود آنها به رودخانه دریاچه ها و اقیانوس ها می گردد و اضافه بر ایـن منبـع دقیـق کودهـای ازته هنوز مورد بحث می باشد.

در اغلب گیاهان، نیترات تنها منبع ازت به حساب می آید که توسط ریشهٔ گیـاه از زمـین جذب می شود. آمونیاک به صورت یون آمونیوم $\left(NH_4^+\right)$در خاکهای بدون هوای اسـیدی وجود دارد و برخی از گیاهان مانند برنج و سوزنی برگها می توانند آن را مستقیماً از ایـن نوع خاک ها جذب کنند. ازت پس از جذب در ریشه به قسمت های در حال رشد گیـاه منتقل می شود. در نهایت ازت در بـذر ذخیـره مـی شـود و در محصـولاتی کـه از نظـر کشاورزی بسیار مهم هستند مانند غلات و حبوبات، ارزش اقتصادی بالائی به وجود مـی اورد. شکل شمارهٔ۲۲۷ مسیر سادهٔ مهمترین راههای متابولیسم ازت را در گیاه نشـان مـی

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

دهد. مطالعات سالهای اخیر پیشرفتهای زیادی از دانش ما را نسبت به نحوهٔ رمزگشایی تعدادی از ژن های مربوط به آنزیم هایی که در متابولیسم ازت دخالت دارند، به وجود آورده است.

جذب نیترات

به علت فقدا یک نشانگر رادیواکتیو مناسب، مطالعات روی چگونگی جذب ازت بخوبی انجام نگرفته است . کوششهایی با استفاده از $^{36}ClO_3^-$ و در سالهای اخیر با استفاده از ایزوتوپ ناپدار $^{13}NO_3^-$ به ریشهٔ گیاه یک منحنی استاندارد سینتیکی میکائیلیس – منتن (شکل شماره ۲۲۸) از خود نمایش داد و این سیستم به عنوان سیستم حمل و نقل با همخوانی بالا یا HATS نام گرفت.

احیای نیترات

نیترات در دو مرحله توسط آنزیم های نیترات ردوکتاز و نیتریت ردوکتاز احیا شده و به آمونیاک تبدیل می گردد، نیترات تبدیل می گردد. نیترات توسط آنزیم نیترات ردوکتاز:

و نیتریت توسط آنزیم نیتریت رودکتاز:

قدرت احیاکنندگی برای احیای نیترات توسط کوآنزیم NADH تأمین می گردد، در حالی که برای انتقال ٦ الکترون به منظور احیای نیتریت نیاز به فرودوکسین می باشد. احیای

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

نیترات می تواند در ریشه و یا در ساقهٔ جوان اتفاق بیفتد و بستگی به نوع گیاه، سن رشد و موجودی نیترات گیاه دارد. به طور کلی با افـزایش غلظـت نیتـرات موجـود در خـارج بافت گیاه، نسبتی که برای انجام فرایند احیا به داخل ساقهٔ جوان گیاه وارد می شـود نیـز افزایش می یابد. آنزیم نیتریت ردوکتاز به طور کامل در کلروپلاست یـا پلاسـتید وجـود دارد. علی رغم مطالعات فروانی که انجام گرفته اسـت تـا کنـون حضـور آنـزیم نیتـرات ردوکتاز کلروپلاست مورد تأیید قرار نگرفته است. این آنزیم در سیتوپلاسم سـلول واقـع است، ولی به هنگام احیای نیترات ممکن است به طـور موقـت بـه غشـای کلروپلاسـت متصل گردد. چنین سیستمی باعث انتقال سریع نیتریت به داخل کلروپلاست می شـود و از تولید و تجمع متابولیت های سمی جلوگیری می کند.

نیترات ردوکتاز

الف- ساختمان- نتیرات ردوکتاز(NR)، آنزیم وابسـته بـه کـوآنزیم NADH، از دو زیـر واحد مساوی با تقریباً ۱۰۰ کیلو دالتون تشـکیل شـده اسـت و حـاوی مولیبـدات، مـو- پترین، هین و FDA می باشد. در این آنزیم دو جایگاه فعال وجود دارد، در یک جایگـاه NADH به FAD الکترون می دهد و این الکتـرون هـای بـه دسـت آمـده را در دومـین جایگاه فعال به آهن هیم و از آنجا به مولیبدن مو- پترین منتقل می سازد. بنابراین نیترات در دومی جایگاه فعال آنزیم به نیتریت احیاء مـی شـود. سـه بخـش غالـب مشـخص در

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

قسمت پروتئینی آنزیم وجود دارد که عبارتند از: ۱- مو-پترین، ۲-پروتئین حاوی آهن و ۳-جایگاه متصل به FAD، دو منطقهٔ محوری به اندازهٔ تقریباً ۳۰ باقیمانده اسید آمینه بین بخشهای غالب پروتئینی، آنزیم را به یکدیگر متصل می سازد.

ب- ژنتیک و بیولوژی مولکولی- بعد از مطالعات اولیه ای که روی باکتری ها و قارچ ها انجام گرفت، در گیاهان آلی موتان هایی بررسی گردید که فاقد فعالیت آنزیم NR بوده اند. در گیاه جو یک ژن ساختمانی به نام narl تشخیص داده شد است. در موتان گیاهانی که فاقد آنزیم نیترات ردوکتاز وابسته به Nadh بوده اند آنزیمی با دو گرایش ویژه وابسته به NADH و NADPH وجود دارد. در سایر گیاهان، شواهدی وجود دارد که نشان می دهد، حداقل دو ژن وجود دارد که مسؤل رمز گشایی آنزیم نیترات ردوکتاز وابسته به NADH می باشد.

تنظیم فعالیت آنزیم نیترات رودکتاز در انواع مختلف گیاهان مورد مطالعه قرار گرفته است. همان طوری که انتظار می رود نحوهٔ کنترل فعالیت آنزیم در گونه های مختلف گیاهان متفاوت است، ولی در همهٔ گیاهان نقاط مشترکی نیز وجود دارد. موقعی که یک گیاه در معرض نیترات قرار می گیرد، افزایش قابل توجهی در فعالیت قابل استخراج آنزیم نیترات قرار می گیرد، افزایش قابل توجهی در فعالیت قابل استخراج آنزیم نیترات

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

ردوکتاز و پروتئین، در برگها و شاخه های جوان، دیده می شود. در حقیقت آنزیم نیترات ردوکتاز یکی از اولین آنزیم های بود که تولبد آن در گیاهان آلی به اثبات رسید.

نیتریت ردوکتاز

نیتریت ردوکتاز، آنزیم وابسته به فرودوکسین (NiR)، از یک زیر واحد با وزن مولکـولی ٦٠ تا ٦٤ کیلو دالتون تشکیل شده است. زنجیر پلی پپتیدی این آنزیم، حاوی یـک گـروه پروستتیک سیروهیم و خوشهٔ ٤Fe – ٤ S در جایگاه فعال می باشد.

جداسازی موتان های گیاهانی که فاقد فعالیت آنزیم نیتریت ردوکتاز هستند بسیار مشکل است. این مشکل تا حدودی به علت سمی بودن آن است که اثرهای تخریب کننده هـای روی متابولیسم خواهد داشت. اخیراً گزارشی مبنی بر جداسازی موتان فاقد فعالیت آنزیم نیتریت ردوکتاز از گیاه جو گزارش شده است. گیاه باید روی محیطـی از غلظـت پـایین آمونیاک یا گلوتامین به عنوان منبع تأمین کنندهٔ ازت باقی بماند.

قطعه ای از DNA کروموزومی اسفناج و ذرت، مولد آنـزیم نیتریـت ردوکتـاز شناسـایی شده است. ژن مولد این آنزیم منشأ هسته ای دارد. همانندی قابل توجهی بین ترتیب قرار گرفته اسیدهای آمینه آنزیم های موجود در اسفناج و ذرت (٨٦٪) وجود دارد، ولـی ایـن همانندی در قطعهٔDNA کروموزومی کمتر (٦٦٪) می باشد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

آنزیم نیتریت ردوکتاز توسط نیترات و نور کنترل می شود. افزایش فعالیت این آنـزیم بـه علت تولید پروتئین در گیاه است، ولی فعالیت آنـزیم و پـروتئین حتـی در غیـاب کامـل نیترات نیز انجام می گیرد.

مصرف آمونیاک در گیاه

همان طوری که گفته شد محصول مصرف نیترات در گیاه، آمونیاک است. مطالعات قبلـی نشان می داد که آمونیاک در واکنش آمیناسیون احیائی ملکول ۲- اگزوگلوتـارات کـه بـه وسیلهٔ آنزیم گلوتامات دهیدروژناز یا GDH کاتالیز می شود، شرکت کرده و به صـورت ترکیب آلی از تـه در مـی آیـد. تحقیقـات بعـدی نشـان داد کـه ایـن آنـزیم موجـود در میتوکندری در جهت تجزیهٔ گلوتامات و تبدیل آن به ۲- اگزوگلوتارات برای اسـتفاده در واکنش های متابولیکی چرخهٔ کربن، در شرایطی کـه امکـان دسترسـی بـه کربوهیـدرات محدود می گردد، بویژه با شروع پیری گیاه فعالیت می کند . در بافت های گیاهی هفـت از ایزوآنزیم از آنزیم GDH تاکنون شناسایی شده است . مطالعاتی که روی موتـان هـای گیاه ذرت و آرابیدوپسیس تالیانا انجام گرفته است نشان می دهد که دو ژن در تولید ایـن آنزیم دخالت دارند که از آنها تکثیر شده است. شواهد متعددی نشان می دهد کـه آنـزیم گلوتامین سنتتاز همراه با آنزیم گلوتامات سنتاز، تنها بندر ورودی آمونیـاک در سـاختمان اسیدهای آمینه در گیاهان عالی می باشد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

گلوتامین سنتتاز

گلوتامین سنتتاز (GS) واکنش وابسته به ATP، تبدیل گلوتامات را به گلوتـامین کاتـالیز می کند (شکل شمارهٔ ۲۳۰). آنزیم فوق همخوانی بسیار بالایی نسبت به آمونیـاک دارد و در همهٔ بافت های گیاهی یافت می شود.

آنزیم گلوتامین سنتتاز یک پروتئین هشت زیر واحد با وزن مولکولی طبیعی ۳۵۰ تا ٤۰۰ کیلو دالتون می باشد. از نظر اندازه و ساختمان نوع چهارم، این آنزیم شباهت زیـادی بـه آنزیم های جدا شده از حیوانات دارد، ولی با آنزیم موجود در باکتری ها متفاوت اسـت، زیرا این آنزیم ها از ۱۲ زیر واحد تشکیل شده انـد. از گـره هـای ریشـهٔ گیاهـان کـه در تثبیت ازت فعال هستند، آنزیم گلوتامین سنتتاز با فعالیت بسیار زیاد استخراج شده است. آنزیم های گلوتامین سنتتاز موجود در گره های ریشهٔ لوبیا را می توان به دو ایـزوزیم بـه نامهای GS_{n1} و GS_{n2} تقسیم کرد که دومین ایزوزیم یعنی GS_{n2} شباهت زیادی بـه آنـزیم موجود در سایر قسمتهای ریشه دارد. آزمایشهایی که روی زیر واحدهای آنزیم گره هـای ریشه انجام گرفته است نشان می دهد که سه شـکل سـاختمانی بـا نقطـهٔ ایزوالکتریکـی مشخص به نامهای β,α و γ با وزن مولکوی ٤۳ کیو دالتـون در سـاختمان آنهـا وجـود دارد. GS_{n1} حاوی زیر واحدهای β و γ می باشد،در حالی که GS_{n2} صرفاً از زیر واحد β تشکیل شده است. در برگها دو ایزوزیم مهم شناسایی شده اند، یکی از GS_1 واقع در

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

سیتوپلاسم و دیگری GS_2 که در کلروپلاست وجود دارد. نسبت این دو ایزوزیم به یکدیگر ممکن است بسته به گیاه مورد مطالعه و سن بافت گیاهی متفاوت باشد. شکل سیتوپلاسمی GS در سیستم آوندی گیاه دیده می شود و احتمالاً در تولید گلوتامین برای انتقال به سایر بافت های گیاه شرکت می کند. نوع کلروپلاستی آنزیم از یک زیر واحد بزرگ با وزن مولکولی ٤٣ تا ٤٥ کیلو دالتون به نام Δ تشکیل شده است. زنجیر پلی پپتیدی این آنزیم در ریبوزوم های سیتوپلاسمی تولید شده و با حذف یک پپید ناقل به اندازهٔ ٥-٤ کیلو دالتون، به داخل کلروپلاست منتقل می گردد.

مطالعای که روی گیاه لوبیا انجام گرفته است بخوبی نشان می دهد که آنزیم گلوتامین سنتتاز به وسیلهٔ یک خانوادهٔ کوچک چند ژنی رمزگشایی می شود. یک مدل ساده از نحوهٔ کنترل ژنی تولید این آنزیم در لوبیا در شکل شماره ۲۳۱ نشان داده شده است. نقش پنجمین ژن یعنی $g\ln-\varepsilon$ هنوز بدرستی مشخص نشده است. در ایزوزیم های موجود در کلروپلاست و سیتوپلایم، همخوانی و تشابه زیادی (٧٤٪) از نظر ترتیب قرار گرفتن اسیدها آمینه در ساختنان زنجیر پپتیدی آنزیم وجود دارد.

ظهور و فعالیت آنزیم گلوتامین سنتتاز موجود در کلروپلاست برگها، احتمالاً از طریق فیتوکروم و یک گیرندهٔ نور آبی، تنظیم می گردد. در برگهای گیاه گندم فعالیت این آنزیم با افزایش سن برگ زیاد می شود و ارتباط و وابستگی روشنی بین توان فعالیت های

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

فتوسنتزی و تنفس نوری گیاه وجود دارد. در گیاه نخود، RNA پیامبر مربوط به ایـزوزیم GS_2 کلروپلاستی شاخه هایی که در تاریکی روییده بودند بعد از ۷۲ ساعت تـابش نـور به آنها ، افزایش یافت. نسخه بردرای RNA پیامبر مربوط به آنزیم GS_1 سیتوپلاسـمی در شروع پیری و خشکی گیاه افزایش می یابد. فعالیت آنـزیم گلوتـامین سـنتتاز در گیاهـان خانوادهٔ نخود در جریان جوانه دهی و تشکیل گره چندین برابر افزایش می یابد.

گلوتامات سنتاز

این آنزیم در انتقال گروه آمینی از گلوتامین به ۲-اگزوگلوتارات برای تولیـد دو مولکـول گلوتامات فعالیت می کند (شکل شماره۲۳۲). از این آنزیم دو شکل سـاختمانی متفـاوت در گیاهان دیده شده : یکی از آنها از فرودکسـین احیـا شـده بـه عنـوان منبـع احیاکننـده استفاده می کند و دیگری الکترون های مورد نیاز خود را از کوآنزیم NADH تأمین مـی کند . این دو ایزوزیم از نظر ایمنی شناسی دارای ویژگی های متفاوتی هستند.

آنزیم گلوتامات سنتازی که وابسته به فرودکسین است، با غلظت بالایی در برگهای گیـاه وجود دارد و صرفاً در کلروپلاست گیاه دیده می شود. این آنزیم یک فلاووپروتین آهن-گوگوددار است که از یک تک زنجیر پلی پپتیدی با وزن مولکولی ۱۶۵-۱۴۰ کیلو دالتون تشکیل شده است. در حالی که ایزوزیم دیگر یعنی گلوتامات ستاز وابسته به NADH در برگهای ستز با غلظت پایینی وجود دارد، ولی در آوندهای برگهـای گیـاه بـرنج، فعالیـت

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

زیادی از این آنزیم دیده شده است. پدیدهٔ مذکور نمایانگر آن است که این آنـزیم همـراه با آنزیم همراه با آنزیم گلوتامین سنتتاز سیتوپلاسـمی GS_1 ممکـن اسـت نقـش کلیـدی مهمی در تولید اسیدهای آمینهٔ مورد نیاز برای انتقـال ازت ایفـا نمایـد. آنـزیم گلوتامـات سنتاز، وابسته به NADH، به مقدار زیادی در گروه های ریشهٔ گیاهـان خـانوادهٔ بقـولات که در تثبیت ازت فعال هستند، وجود دارد. این ایزوزیم به صورت یـک مونـومر بـا وزن مولکولی تقریباً ۲۰۰ کیلو دالتون دیده شده است که به نظر می رسد یکی از سنگین ترین زیر واحدهای آنزیمی باشد که تاکنون شناسایی شده است.

آمینوترانسفرازها

آمینوترانسفرازها یا ترانس آمینازها واکنش انتقال گروه آمینی را از موقعیت شماره ۲ یـک اسید آمینه به یک ۲- اگزواسید برای تولید یک اسید آمینه جدید و یـک ۲- اگـزو اسـید جدید کاتالیز می نماینـد. ایـن واکـنش هـای برگشـت پـذیر نیـاز بـه حضـور کـوآنزیم پیریدوکسال –۵–فسفات دارد که به آنزیم آمینوترانسفراز پیونـد یافتـه اسـت. گلوتامـات مهمترین اسید آمینه ای است که در این واکنش ها گروه آمینی خود را تقدیم مـی کنـد و در دو واکنش مهم شرکت می کند (شکل شمارهٔ ۲۳۳).

در هر دو واکنش که توسط آنزیم آمینوترانسـفراز کاتـالیز مـی شـود، ۲- اگزوگلوتـارات تولید می شود که ممکن است پس از تولید بـه چرخـهٔ آنـزیم هـای گلوتـامین سـنتتاز و

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

گلوتامات سنتاز برگرداند. آنزیم آمینوترانسفراز را در همهٔ گیاهان و اندامک های داخل سلول پیدا کرده اند. در اندامک ها و جایگاه های داخل سلول این آنزیم باعث تولید اسیدهای آمینه، تنفس نوری، فتوسنتز گیاهان C_4، تولید متابولیت های ثانویه، حامل های هیدروژن و کربن ، انتقال و ابقای مجموعهٔ اسیدهای آمینه نسبتاً پایدار می گردد. در صورتیکه اگزواسیدهای مناسب، پیش ساخت های اسیدهای آمینه، فراهم گردند. آمینوترانسفرازها قادرند تا به استثنای پرولین تمام اسیدهای آمینهٔ شرکت کننده در ساختمان پروتئین های طبیعی را تولید کنند. بنابراین ازت می تواند براحتی از گلوتامات، از طریق آسپارتات و آلانین، بین تمام اسید آمینه های دیگر منتقل شود. برگشت پذیری واکنش های انتقال عامل آمینی، امکان تغییر ناگهانی در نیاز به اسیدهای آمینهٔ کلیدی را می دهد. اگرچه در راه های متابولیکی ویژه ای مانند تنفس نوری آنزیم های معینی تمایل به ایفای وظیفه ، صرفاً در یک جهت واکنش دارند. آمینوترانسفرازها آنزیم هایی هستند که می توانند از تعداد متنوعی آمینو و اگزو اسید به عنوان مادهٔ مورد اثر استفاده نمایند. آمینوترانسفرازها انواع مختلفی هستند که مهمترین آنها آسپارتات آمینوترانسفراز یا AspAT می باشد. ایزوزیم های متعددی از این آنزیم در گیاهان گزارش شده است و مطالعات نشان می دهد که هر یک از اندامک داخل سلول مانند میتوکندری، کلروپلاست و پراکسی زوم و همچنین سیتوپلاسم هر کدام دارای ایزوزیم مربوط به خود می باشند.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

وزن مولکولی AspAT بین ۹۵ تا ۱۱۰ کیلو دالتون متفاوت است و از دو زیر واحد تشکیل شده است.

ذخیرهٔ ازت و انتقال آن

مواردی وجود دارد که گیاه نیاز به انتقال ازت از یک بافت به بافت دیگر دارد. به عنوان مثال می توان به موارد ذیل اشاره کرد:

۱- از گره های تثبیت کنندهٔ ازت ریشه به برگها و میوهٔ گیاه.

۲- از برگهای مسن به برگهای جوان و میوهٔ گیاه،

۳- از لپهٔ ها یا آندوسپرم بذر در حال جوانه زدن به ساقهٔ در حال رشد و نوک ریشه.

در موارد فوق معمولاً میزان کربن قابل دسترس محدود می شود و ازت از طریق بافت چوبی و یا آبکش به صورت یک ترکیب با نسبت ازت به کربن بالا ، منتقل می شود. آسپاراژین در همهٔ گیاهان آلی به عنوان یک ترکیب حمل کننده و ذخیره ای ازت مورد استفاده قرار می گیرد، اگر چه گلوتامین و آرژینین، توسط برخی دیگر از گیاهان استفاده می شود. به این نکته باید توجه شود که نسبت ازت به کربن در آسپاراژین برابر با ۲:٤ در حالی که در گلوتامات این نسبت به ۱:۵ کاهش می یابد.

الف- متابولیسم آسپاراژین- ازت گروه آمیدی آسپاراژین مستقیماً از گروه آمیدی گلوامین دریافت می شود. این واکنش را آنزیم آسپاراژین سنتتاز یا AS کاتالیز می نماید.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

(شکل شمارهٔ۲۳٤). بنابراین آمونیاک در یک واکنش بیوشیمیایی و با مصرف دو مولکول ATP به صورت مولکول آسپاراژین در می آید. مولکول گلوتامات می تواند مجدداً توسط آنزیم گلوتامین سنتتاز به گلوتامین بازیافت گردد.

لپه های بذور در حال جوانه زدن و گره های ریشهٔ بقولات منابع مهمی از نظر وجود آنزیم آسپاراژین سنتتاز به حساب می آیند. این آنزیم برای فعالیت خود نیاز به یون کلر دارد و در حضور یون کلسیم فعالیت آن متوقف می گردد. به علت وجود مهار کنندهٔ این آنزیم در برگ، ارزیابی و حتی پالایش آن از برگ گیاه با موفقیت همراه نبوده است.

ساده ترین راه کاتابولیسم آسپاراژین از طریق فعالیت آنزیم آسپاراژیناز است . در این واکنش آسپاراژین به آسپارتات و آمونیاک تبدیل می شود (شکل شمارهٔ ۲۳۵). این آنزیم در برگهای جوان در حال رشد وجود دارد و نقش مهمی در رشد و نمو بذور در حال بلوغ بقولات ایفا می نماید. آمونیاک آزاد شده دوباره از طریق فعالیت آنزیم های گلوتامین سنتتاز و گلوتامات سنتتاز مورد استفادهٔ گیاه قرار می گیرد. در بذور بقولات در حال بلوغ، فعالیت آنزیم ممکن است مستقل و یا وابسته به حضور پتاسیم باشد .حالت طبیعی این آنزیم از دو زیر واحد تشکیل شده است و وزن مولکولی آن از ۵۸ کیلو دالتون تغییر می کند.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

ب- اورئیدها- سه ترکیب مهم بر اساس ساختمان شیمیایی اوره در گیاهان یافت شده است که عبارتند از : آلانتوئین آلانتوتئیک اسیدو سیترولین (شکل شماره ۲۳۶). آلانتوئین و آلانتوئیک اسید، ۵۰ تا ۹۰ درصد ازت آلی موجود در آوند چوبی بسیار از گیاهان مناطق گرمسیری خانوادهٔ بقولی ، مانند سویا ، گیاه آبله گاوی و لوبیای جنس فازئولس، را تشکیل می دهند. شواهد محکمی وجود دارد که ترکیبات مشتق از اوره در گره های ریشهٔ بقولات پس از جذب ازت تولید می شوند. بعد از اینکه گره های ریشهٔ سویا به مدت ۱۰ دقیقه در معرض $^{13}N_2$ قرار گرفت، ٤٠٪ رادیواکتیویتی در ترکیب آلانتوئیک اسید قرار می گیرد.

راه متابولیکی تولید مشتقات اوره طولانی و بسیار پیچیده و خارج از محدودهٔ بحث این کتاب است . آلانتوئین و اسید آلانتوئیک از ترکیبی به نام پورین اینوزین مونوفسفات به دست می آید. با تأمین ازت از گلوتامین، آسپارتات و گلیسین، پورین اینوزین مونوفسفات از ریبوز -۵- فسفات تولید می شود. شابرت و بولند در یک مقالهٔ علمی بسیار ارزنده راه متابولیکی تولید این ترکیبات را بتفصیل ذکر کرده اند.

شایان ذکر است، موقعی که آلانتوئین و آلانتئیک اسید به بذور در حال رشد و یا جوانه ها می رسند، دریک راه متابولیکی به یک ترکیب ازت دار مورد استفاده تبدیل می شوند. تصور اولیه بر این بوده است که بعد از هیدرولیز آلانتوئین به آلانتوئیک اسید، به کمک

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

آنزیم آلانتوئیناز، اورئید به دو مولکول اوره و گلی اکسیلات تجزیه می شود. با وجود این، نقش اوره و تجزیهٔ بعدی آن به گازکزبنیک و آمونیاک، مورد سؤال است و به همین دلیل راه متابولیکی دیگری پیشنهاد شده است. در این راه، چهار اتم از ساختمان آلانتئویک اسید به صورت مستقیم و بدون اینکه به اوره ، به عنون ترکیب حدواسط، تبدیل گردد، به شکل آمونیاک آزاد می شود. (شکل شمارهٔ ۲۳۷)

نقش آمونیاک در متابولیسم گیاهان

نکتهٔ قابل توجهی که همواره در مطالعات مربوط به متابولیم گیاهان به آن توجه شده، این است که آمونیاک همواره یکی از ترکیباتی بود که در فرآیندهای مختلف متابولیکی تولید می شود.

۱- مصرف اولیه- آمونیاک محصول احیای نیترات و تثبیت ازت در گیاه است.

۲- تنفس نوری – آمونیاک با سرعت خیلی زیاد در تبدیل گلیسین به سرین در فرآیند تنفس نوری و در داخل میتوکندری آزاد می شود که اغلب آمونیاک تولید شده در کلروپلاست مجدداً مورد استفاده قرار می گیرد.

۳- متابولیسم ترکیبات حامل- در جریان تخریب و شکسته شدن آسپارژین، آرژینین و اورئیدها آزاد می شود.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

٤- واکنش های اسیدهای آمینهٔ ویژهٔ – آمونیاک در جریان واکنش های متابولیکی برخی از اسیدهای آمینه تولید می شود. این واکنش ها عبارتند از: تبدیل فنیل آلانین به سینامات در جریان تولید لیگنین، تبدل سیستاتیونین به هموسیستئین در جریان تولید متیونین و تبدیل ترئونین به –۲ اگزوبوتیرات در جریان تولید اسید آمینهٔ ایزولوسین.

۵- کاتابولیسم پروتئین- پروتئین ها در جریان جوانه زدن بذور و یا پیر شدن برگها ممکن است هیدرولیز شوند. مطالعات بخوبی نشان می دهد که قبل از تولید ترکیبات حامل در گیاه، آمونیاک احتمالاً از طریق فعالیت آنزیم گلوتامات دهیدروژناز آزاد می شود:

بعد از ورود ازت به صورت نیترات در ریشهٔ گیاه و قبل از اینکه به ازت آلی در ساختمان پروتئین ذخیره ای بذر تبدیل گردد، ممکن است در موقعیت های متفاوت به صورت آمونیاک آزاد شود. در هر یک از این موقعیت ها آمونیک بسرعت به صورت گروه آمیدی گلوتامین دوباره مورد استفاده قرار میگرد. این واکنش را گلوتامین سنتتاز کاتالیز می نماید. بخش قابل توجهی از ازت گروه آمیدی به سایر اسیدهای آمینه از طریق فعالیت آنزیم گلوتامات سنتاز منتقل می گردد، ولی برخی از گلوتامین ممکن است به طور مستقیم حمل شده و یا مورد استفاده قرار گیرد. (شکل شماره ۲۲۹)

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

اثبات اهمیت بازیافت امونیاک به کم استفاده از مهارکننده های ویژه ای نسبت بـه آنـزیم گلوتامین سنتتاز (GS) مانند متیونین سولفوکسیمین و فسینوتریسـین امکـان پـذیر اسـت (شکل شمارهٔ ۲۳۸).

استفاده از ترکیبات شیمیایی متیونین سولفوکسیمین و فسفینوتریسین در گیاه تـأثیر قابـل توجهی روی متابولیسم گیاه دارد و باعث می شود تا مقدار زیادی آمونیاک در تمام بافت های آن جمع گردد. در گیاهان C_3 و تا حدودی در گیاهان C_4 به علت کمبود اسـیدهای آمینهٔ مورد نیاز برای تبدیل گلی اکسیلات به گلیسین در چرخهٔ تنفس نوری، از فتوسـنتز ممانعت می گردد. ترکیب اصلی یک علف کش بسیار مهم به نام گلوفوزیتات یا باسـتا را فسفواینوتریسین تشکیل می دهد . مقاومت به این علف کش را می توان از طریق اصلاح ژنتیکی گیاه به کمک انتقال ژن مقاوم از استروپتومایسس به وجود آورد.

www.kandoocn.com

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

متابولیسم ثانویه

مقدمه

در گیاهان ، راههای متابولیکی زیادی برای تولید متابولیت های اولیه وجـود دارد کـه در حیوانات دیده نمی شود. تفاوت دیگری کـه در راههـای متـابولیکی گیاهـان و حیوانـات دیده می شود این است که گیاهان و قارچ ها حاوی راههای متابولیکی متنوعی هستند که از راههای تولید متابولیت های اولیه منشعب شده و منجر به تولید ترکیباتی می شوند که موجود زنده نیازی به آنها از نظر ادامهٔ حیـات نـدارد. مجموعـهٔ ایـن راههـای متـابولیکی حاشیه ای را متابولیسم ثانویه می نامند. متابولیسم ثانویه در حیوانات آلی بسیار نادر است . البته این راهها را می توان در برخی از انواع حشـرات و خزنـدگان نیـز جسـتجو کـرد. فرآورده هایی را که از راههای متابولیکی، مانند لینگنین نقش مهمی در اسـتحکام گیاهـان دارند و یا تعدادی از هورمون های گیـاهی ، کاروتنوئیـدها و اسـترول هـا کـه از طریـق راههای متابولیکی ثانویه تولید می شوند نیز وظیفهٔ حیاتی مهمی در گیاهان ایفا می نمایند . بنابراین ، این تعریف از فرآورده های راههای متابولیکی ثانویه که فاقد وظیفهٔ مشـخص حیاتی هستند، در رابطه با همهٔ گیاهان صادق نیست.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

نمی توان بین متابولیسم اولیه و متابولیسم ثانویه اختلاف پایه ای یافت. در هر دو راه متابولیکی واکنش های بیوشیمیایی مشابهی اتفاق می افتد و در هر دو راه، ترکیبات پیچیدهٔ شیمایی به کمک مجموعهٔ چند آنزیمی، از مواد اولیه ساده تر ، به دست می آیند. اختلاف عمدهٔ این دو را متابولیکی صرفاً در میزان تغذیه راههای پیوستهٔ بعدی و چگونگی کنترل آنها می باشد. در حالی که در متابولیسم اولیه قسمت اعظم کربن، ازت و گوگرد گیاهان مورد مصرف قرار می گیرد، ولی در متابولیسم ثانویه، متابولیت های تولید شده در حد بسیار ناچیز هستند. متابولیسم اولیه در یک فرایند پیچیده و به کمک آنزیم های آلواستریک کنترل می شود، ولی در متابولیسم ثانویه محل انشعاب از واکنش های متابولیکی راههای متابولیسم اولیه ، تحت کنترل پیچیده قرار می گیرد.

همان طوی که در شکل شمارهٔ ۲۳۹ نشان داده شده است ، تعداد معدودی متابولیت اولیه وجود دارد که راههای متابولیکی ثانویه از آنها منشعب می گردند. مهمترین متابولیت های اولیه که منشأ متابولیت های ثانویه به حساب می آیند عبارتند از : فسفوانول پیرووات، پیرووات ، استیل- کوآنزیم، ۳- فسفوگلیسرات، اگزالوستات، آلفااگزوگلوتاریات و آلفا آمینواسیدها. مطالعات اخیر پیرامون راه ایزوپرنوئید، شرایط این راه را پیچیده تر از قبل نشان می دهد، زیرا در خصوص منبع ایزوپنتیل پیروفسفات یا IPP، ایزوپرن فعال که در ساختن ترپن ها استفاده می شود، هنوز به نتیجهٔ قطعی نرسیده

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

است (شکل شماره ۲۳۹). منبع تولید IPP در حیوانات ، اسید موالونیک است که این اسید از استیل کوآنزیم آ به دست می آید. با وجود این، مطالعات جدید نشان می دهد که این راه متابولیکی فوق را برای تولید IPP مورد استفاده قرار می دهند، به طوری که در نباتات مونوترپن ها و کاروتنوئیدها از ۱- داکسی گزیلولوز در کلروپلاست سلول تولید می شوند و استرول ها از موالونات در سیتوزول سلول به دست می آیند. از خلاصهٔ راه های متابولیکی فرآورده های ثانویهٔ گیاهان که در شکل شمارهٔ ۲۳۹ نمایش داده شده است می توان به آسانی نتیجه گرفت که تنوع این محصولات به جای نوع در مواد اولیه مورد استفاده در تولید این ترکیبات ، بستگی به آخرین مرحلهٔ تولید آنها دارد. شکل شمارهٔ ۲٤۰ راه متابولیکی فنیل پروپانوئید را که در آن لینگنین و فلاونوئیدها تولید می شود، نشان می دهد.

از نظر ساختمان شیمیایی اگر چه برخی از متابولیت های ثانویه دارای شباهت های ساختمانی با پیش ساخت های خود در متابولیسم اولیه هستند، ولی بسیاری دیگر از این ترکیبات از نظر ساختمانی شیمیایی کاملاً از پیش ساخت های خود متفاوت می باشند.

به علت اینکه بسیاری از متابولیت های ثانویه خاصیت سمی غیرتخصصی دارند، گیاهان باید مجهز به سیستم بسیار قوی خنثی سازی سم باشند. تا از مسمومیت خود به خودی جلوگیری گردد. مهمترین و فراوان ترین واکنش خنثی سازی آثار سم در گیاهان، واکنش

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

گلیکوزیلاسیون است که معمولاً از تولید متابولیت ثانویه یا آگلیکن جلوگیری می نماید. آگلیکن حای مولکول قند، محول بوده و از نظر خاصیت سمی بی اثر است. تعداد زیادی از عوامل هسته دوست یا نوکلئوفیل مانند عامل هیدروکسیل (-OH)، عامل تیولی (-SH) و عامل کربوکسیلی (-COOH) می توانند گلیکوزیله شوند. مهمترین قندهایی که در این واکنش شرکت می کند عبارتند از گلوکز، گالاکتوز، گزیلوز و رامنوز. در شکل شمارهٔ ۲٤۱ شمای واکنش ترکیب گلوکز با مادهٔ سمی حاوی عامل هیدروکسیل که یک نوع متابولیت ثانویه می باشد. نشان داده شده است. در این واکنش اوریدین –۵– دی فسفوگلوکز (NDP – گلوکز) به عنوان قند فعال مورد استفاده قرار می گیرد. مشتقات UDP فراوان ترین دهندگان قند هستند که در این واکنش ها مورد استفاده قرار می گرند. واکنش هایی که در آنها UDP– قندها مورد استفاده قرار می گیرد توسط آنزیم های گلوکوزیل ترانسفرازها کاتالیز می شوند. این آنزیم ها منشاء سیتوپلاسمی دارند و وزن مولکولی آنها حدود ۵۰ کیلو دالتون می باشد و از مجموعهٔ پیچیده ای از ایزوزیمهای مختلف تشکیل شده اند که هم نسبت به مادهٔ مورد اثر خود یا آگلیکن و هم نسبت به UDP– قند مورد نظر تمایل ترکیبی ویژه نشان می دهند. واکنش گلیکوزیلاسیون در همهٔ موارد می تواند از نتیجهٔ ترکیب با یک مولکول قند معین باشد و یا از ترکیب سلسله وار چند قند ساده در واکنش های متوالی تشکیل شده باشد که در هر مرحله یک مولکول

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

باقیمانده قند ساده به مجموعهٔ قبلی اضافه می گردد. واکنش مهم دیگری که در سیتوزول سلول اتفاق می افتد، استری شدن گروه هیدورکسیل کربن شماره ٦ از باقیمانده مولکول قند توسط اسید مالونیک و تولید واکنش های گلیکوزیلاسیون اثر بسیار مهمی در جاسازی متابولیت های ثانویه دارند، زیرا ترکیبات مرکب قنددار و این متابولیت ها در واکوئل سلول تجمع می یابند. این ترکیبات که در واکوئل ذخیره می شوند از آنزیم های هیدرولیز کنندهٔ خود که در سیتوزول سلول موجودند در امان می باشند و در این صورت می توانند مجدداً به ترکیبات ثانویه تبدلی گردند. مهمترین آنزیم های هیدرولیز کنندهٔ موجود در سیتوزول سلول عبارتند از استرازها و بتا-گلوکوزیدازها. استرازها، آنزیم هایی هستند که استرهای مالونیلی و گلیکوزیدی را هیدرولیز می نمایند و بتا-گلوکوزیدازها، پیوند اتر گلیکوزیدی بین قند و آگلینکن را تجزیه می کنند. این آنزیم ها بسیار فعال بوده و به صورت چند شکلی ایزوزیمی وجود دارند که در ویژه گزینی نسبت به آگلینکن و باقیمانده های گلیکوزیدی با هم اختلاف دارند. مطالعات اخیر نشان می دهد که ترکیبات مرکب متابولیت های ثانویه با قند به صورت فعال، برگشت پذیر هستند. شواهدی محدودی وجود دارد که نشان می دهد این برگشت پذیری توسط فعالیت آنزیم های هیدرولیز کنده کنترل می شود که محل فعالیت آنها، سیتوزول سلول می باشد. مطالعات جدیدتر احمال دخالت سرعت واردات و صادرات ترکیبات مرکب متابولیت های ثانویه

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

با قند به داخل و خارج واکوئل را در کنترل برگشت پذیری آنها مؤثر می داند، نحوهٔ عمل ورود و خروج این ترکیبات هنوز در پردهٔ ابهام است، ولی مطالعات نشان می دهد که واکنش مالونیلاسیون اهمیت زیادی در خصوص هدف گیری این ترکیبات نسبت به واکوئل دارد. ری و همکارانش در سال ۱۹۹۸ میلادی نشان دادند که گروهی از کاست های حامل متصل به ATP یا ABC در لایهٔ داخلی غشای سیتوپلاسمی وجود دارند که نقش مهمی در واردات متابولیت های ثانویه به داخل واکوئل ایفا می نمایند.

در سال ۱۹۹۵ میلادی هلتون و کرنیش در مطالعه ای که روی متابولیسم آنتوسیانیین گیاه ذرت انجام دادند. اهمیت واکنش گلیکوزیلاسیون و نقش کنترلی و اکوئل را در این مورد بخوبی مورد بررسی و تحقیق قرار داد. تجمع رنگدانه های آنتوسیانین در دانهٔ ذرت می تواند تحت تاثیر موتاسیون ژن هایی که آنزیم مؤثر در ورود و خروج ترکیبات مرکب متابولیت های ثانویه (آنتوسیانین) با قند را در واکوئل کنترل می نمایند، قرار گیرد.

مهمترین انواع متابولیت های ثانویه

از مطالبی که تاکنون به عنوان مقدمه بیان گردید، نتیجه می گیریم که با تعداد معدودی پیش ساخت و تعداد مشخصی واکنش بیوشیمیایی می توان به تعداد بسیار زیادی از متابولیت های ثانویه دست یافت. موضوع جالب توجه این است که با توجه به توانایی گیاه در تولید ترکیبات متنوع متابولیت های ثانویه ، صرفاً تعداد معدودی از این فرآورده

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

ها در هر گیاه معین تولید می شوند. گیاهانی که از لحاظ ژنتیکی با هم ارتباط نزدیک دارند می توانند، متابولیت های ثانویهٔ مشابهی تولید نمایند.

این حقیقت مبین آن است که اختلاف موجود در نوع این فرآورده ها، در گیاهان متفاوت، نتیجهٔ حرکت تکاملی گیاهان در طول تحول تاریخی آنها است. اندازه گیر درجهٔ ارتباط بین گیاهان از نظر نوع متابولیت های ثانویه با مقایسه نوع و میزان این ترکیبات در گیاهان مختلف، وسیلهٔ خوبی برای طبقه بندی گیاهان به حساب می آید که این نحوهٔ طبقه بندی گیاهی را شیموتاگزونومی می نامند. اختلافات اصلی ما بین چگونه های مختلف گیاهی از نظر متابولیت های ثانویه مربوط به میزان ایزوپرنوئیدها، آلکالوئیدها و فنولیک ها، با توجه به تغییرات ساختمان شیمیایی و نوع گروههای عاملی جایگزینی آنها، می باشد. در برخی موارد این اختلاف به علت وجود و یا عدم وجود یک راه کامل متابولیکی در یک نوع گیاه ویژه نسبت به سایر گیاهان می باشد. به عنوان مثال همهٔ گیاهان تیرهٔ پروانهٔ آسا (نخودیان) حاوی شاخه ای از راه متابولیکی تولید فلاوونوئید هستند که می تواند ایزوفلاوونوئیدها را تولید نماید و در سایر گیاهان بندرت یافت می شوند. به همین ترتیب اختلاف در متابولیت های ثانویهٔ گونه های مخلتف گیاهان ممکن است بستگی به وجود یک نوع آنزیم در گونهٔ خاص گیاهی داشته باشد که می تواند

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

آخرین واکنش متابولیکی ترکیب نهایی را کاتالیز نماید. در این صورت اختلاف موجود بدین این گونهٔ گیاهی و سایرین ناچیز خواهد بود.

الف- متابولیت های ترکیبات فنلی- ترکیبات فنلی، فراوان ترین متابویت های ثانویه در گیاهان هستند. این ترکیبات از اسیدهای هیدروکسی بنزوئیک، فنیل پروپانوئیدها و ترکیبات مشتق شده از این پیش ساخت ها ، تشکیل شده اند. اغلب ترکیبات فنلی از راه متابولیکی اسید شیکیمیک و از طریق فنیل پروپانوئیدها همراه با تولید تعداد کمی از فنل های ساده که از ۳-دهیدرو- شیکیمک اسید مشتق می شوند، به دست می آیند. از نظر سم شناسی گیاهی متابولیت های فنلی بندریت به صورت آگلیکن های آزاد یافت می شوند، اما اغلب به صورت ترکیبات گلیکوزیدی در واکوئل های سلول ذخیره می شوند و یا به صورت ترکیبات مرکبی در دیوارهٔ سلولی گیاه وارد می گردند. نمونه هایی از ترکیبات فنلی را می توان در شکل شمارهٔ ۲۴۲ مشاهده کرد.

بسیاری از اسیدهای هیدروبنزوئیک، مشتقات ساده ای از پیش ساخت فنیل پروپانوئید هستند . اسید سالیسیلیک که در مقاومت گیاهان در مقابل بیماری بسیار مهم اسید، از سینامیک اسید تولید می شود. گروه مهم دیگر از متابولیت های اسید هیدروکسی بنزوئیک، تانن های قابل هیدرولیز هستند که از استری شدن گلوکز با چندین مولکول

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

اسید گالیک به دست می آیند. اسیدهای هیدروبنزوئیک ممکن است همچنین به آلدئیدها و الکل های مرتبط مانند وانیلین احیا شوند.

همان طوریکه در شکل شمارهٔ ۲۴۲ نشان داده شده است، ترکیات ناشی از نیل پرپانوئید علاوه بر نقش محوری که در متابولیسم ترکیبات فنلی دارند به عنوان یکی از ترکیبات مهم تشکل دهندهٔ گیاه نیز محسوب می شوند. به عنوان مثال استرکوئینات اسید کافئیک به نام اسید کلروژنیک از ترانس استریفیکاسیون استرگلوکوزیل مربوط به اسید کافئیک با اسید کوئینک به دست می آید. اسید کلروژنتیک به مقدار فراوان در بسیاری از گیاهان یافت می شود. فنیل پروپانوئیدها می توانند فرایند حلقوی شدن را ادامه داده و به ترکیباتی به نام کومارین ها مانند اسکوپولتین تبدیل شوند. کومارین ها به فراونی در گیاهان پراکنده هستند و در فعالیت های بیولوژیکی متعددی شرکت می کنند.

ب- لیگنین- لینگنین از نظر فراوانی، فراوانی، دومین پلیمر موجود در موجودات زنده است که وظایف ساختمانی مهمی در گیاهان ایفا می نماید، بنابراین نمی توان آن را در زمرهٔ ترکیبات ثانویهٔ کلاسیک به حساب آورد. با وجود این، لینگنین مستقیماً از متابولیسم فنیل پروپانوئید مشتق می شود. در سال ۱۹۹۵ میلادی بودت و همکارانش نشان دادند که فرایند چوبی شدن یا لیگنیافیکاسیون شامل واکنش های متوالی هیدروکسیله شدن حلقه و میتلاسیون اسید کافئیک تا تولید اسید کوماریک، اسید فرولیک و اسید سیناپیک

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

می باشد (شکل شمارهٔ ۲٤۰). در برخی از گیاهان این اسیدهای حلقوی بـه صـورت آزاد در فرایند چوبی شدن شرکت می کننـد و در برخـی دیگـر بـه صـورت استراسـیدها بـا کوآنزیم A وارد واکنش های پلیمریزاسـیون مـی شـوند. اسـید کوماریـک، اسـیدفرولیک واسید سیناپیک احیا شده و به ترتیب به الکل کوماریل، الکل کـونیفری و الکـل سـیناپیل تبدیل می شوند. این واکنش های بیوشیمیایی توسط آنزیم های وابسته به NADPH بـه نام دهیدروژنازها کاتالیز می شوند. مشتقات الکلی این اسـیدهای آلـی حلقـوی، ناپایـدار هستند و در صورت عدم نیاز گلیکولیزله می شوند و یا در صورت نیـاز سـلولاز طریـق تشکیل پیوندهای شیمیایی کربن- کربن و کربن- اکسیژن، در غشای ور به رشـد سـلول، پلیمریزیه شده و به لیگنین تبدیل می شوند. واکنش هـای پلیمریزاسـیون اکسـیدی بـرای تولید لینگنین از طریق تشکیل رادیکال های آزاد فنوکسـی توسـط آنـزیم هـایی بـه نـام پراکسیدازها کاتالیز می شوند پلیمر به دست آمده (شکل شمارهٔ ۲٤۲) در اطراف فیبرهای نازک سلولز قرار می گیرد. لیگنین، یک پلیمر سخت است و تجمع آن در اطراف سـلولز باعث می شود تا سلول نتواند به رشد و افزایش حجم خود ادامه دهد. سلول های چوبی شده قادر به رشد بیشتر نیستند و تمامی وظایف متابولیکی خود را از دست می دهند.

عملکرد ترکیب مشترک و قدرت کشش سلولز و طبیعت غیرقابل تراکم لینگنین بـه ایـن مفهوم است که سلول های چـوبی شـده، بـویژه بسـیار قـوی و محکـم هسـتند. از ایـن

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

خاصیت بسیار مهم در استحکام سیستم آوندی گیاهان عالی استفاده شده است. استحکام و مقاومت آوندهای چوبی گیاهان امکان انتقال آب و سایر ترکیبات محلول را تا مسافت زیاد فراهم می آورد. این مطلب ، بویژه در درختان دارای اهمیت است و به همین دلیل درصد لیگنین در این گیاهان بیشتر از انواع دیگر بوده و به ۱۵ تا ۲۵ درصد وزن خشک آنها می رسد. ترکیب نسبی هر یک از الکلی که به عنوان مونومر در ساختمان لیگنین شرکت دارند. تعیین کننده سخت بودن و یا نرم بودن چوب است، به طوری که لیگنین موجود در چوبهای سخت به طور نسبی، حاوی مقدار کمتری از کونیفریل الکل نسبت به چوب نرم می باشد. کنترل فرایند چوبی شدن از طریق نسخه برداری تمامی آنزیم هایی که در شکل ۲٤۰ نشان داده شده اند انجام می گیرد. در سالهای اخیر علاقه مندی شدیدی به وجود آمده است تا بتوانند از طریق مهندسی ژنتیک میزان چوبی شدن را کنترل نمایند . هدف از این برنامه افزایش قابلیت هضم فرآورده های گیاهی و همچنین تسهیل تولیدکاذب از چوب می باشد. آنزیم هایی که برای رسیدن به این اهداف مورد مطالعه قرار گرفته اند عبارتند از : امتیل ترانسفرازها، سناموبل الکل دهیدروژنازها و پراکسیدازها، در مقالات علمی منتشر شده ، درجه های متفاوتی از پیشرفت تاکنون ثبت شده است.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

ج- فلاوونوئیدها- گروهی از مشتقات، ترکیبات فنلی هستند که بـه فراوانـی در گیاهـان مختلف وجود دارند و از پیش ساخت های شیکیمات و استات و ترکیبات چالکن تولیـد می شوند. (شکل های شمارهٔ ۲٤۰ و ۲٤۳). از ویژگی هـای بـارز ترکیبـات فلاوونوئیـد، داشتن سه ترکیب حلقه ای A ، B و می باشد که در شکل شمارهٔ ۲٤۳ بخوبی نشان داده شده است. اولین پیش ساخت هایی کـه در راه متـابولیکی تولیـد فلاوونوئیـدها شـرکت دارند، چالکن های ناپایدار می باشند که به آسانی به ایزومر خود یا فلاوونوئیـد مربوطـه تبدیل می گردند. میزان ترکیبات چالکن در گیاهان به علت ناپایداری، بسیار ناچیز اسـت ولی مشتقات آنها پایدار بوده و در گیاهان به فراوانی یافت می شوند. فلاوانون ها معمول ترین پیش ساخت در تولید ترکیبات متعدد و فراوان دیگر مانند فلاوون ها، فلاوونول ها، آنتوسیانین ها، و ایزوفلاوون ها می باشند. تبدیل فلاوانون به این سه مشـتق فلاوونوئیـد، توسط سه آنزیم اکسیژناز معین کنترل می شود.

پلی کتیدها

به طور کلی منشأ تولید متابولیت های ثانویه در قارچ، مولکول های استات می باشـد، در حالی که پلی کتیدها در ساختمان شیمیایی متابولیت های ثانوهٔ اغلب گیاهان شرکت می کنند موارد استثنا در گیاهان دیده شده اند. به عنوان مثال ترکیب ضد قارچی پلی استیلین به نام ویرون که در باقلا و همچنین ایزوکومارین ٦-متوکسی ملین که در هـویج تولیـد

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

می گردد، هر دو به طور مستقیم از استات به دست می آیند (شکل شمارهٔ ۲٤٤ و ۲٤۳) شرکت دارند، همچنین می توانند در متابولیت های مشتق شده از ترپن برای تولید ترکیبات پیچیده ای، مانند تتراهیدروکانابینل نقش داشته باشند (شکل شمارهٔ ۲٤٤).

ایزوپرنوئیدها

ترکیب پنج کربنهٔ ایزوپنتیل پیوفسفات یا IPP ، به عنوان یک مونومرفعال (شکل شمارهٔ ۲٤٦)، واحدهای ساختمانی تمامی ایزوپرنوئیدها را تشکیل می دهد. در جریان راه متابولیکی ایزوپرنوئید که در شکل شماره۲٤٥ نشان داده شده است، ترکیب پنج کربنهٔ IPP برای ساختن اولین مونوترپن ها حاوی ۱۰ کربن به کار رفته است. سپس در واکنش های متوالی بعدی، ترکیبات ۱۵ کربنهٔ سسکوئیترپن ها و بعد از آن ترکیبات ۲۰ کربنهٔ دیترپن ها به دست می آیند.

راه متابولیکی ایوپرنوید تامین کنندهٔ متابولیت های اولیهٔ ضروری گیاهان می باشد. این متابولیت ها عبارتند از: کاروتنوئیدها ، استرول ها و پلی پرنول ها که در انتقال الکترون و تولید فراورده های ثانویه دخالت دارند. مونوترپین ها، سسکوئیترپن ها و دی ترپن ها اغلب در متابولیسم ثانویهٔ انواع متعددی از گیاهان مورد استفاده قرار می گیرند، در حالی که ایزوپرنویدها با وزن مولکولی برزگتر، مانند پلی پرنول ها به عنوان رنگدانه های غیرفتوسنتزی گیاهان مانند کروسین، عامل رنگ زرد زعفران، مشارکت دارند. تریترپن

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

های ۳۰ کربنه و استرول ها اغلب به صورت مشتقات ترکیبات قندی یا گلیکوزیدها به عنوان متابولیت های ثانیه در گیاهان وجود دارند. این ترکیبات گلیکوزیدی به ساپونین معروف هستند و به علت نفوذ غیر تخصصی از غشاهای مختلف سلول ، دارای خواص قارچ کشی، حشره کشی ، نرم تن کشی و ماهی کشی می باشند.

در شکل شمارهٔ ۲٤٦ دو مورد از مهمترین آنزیم های متابولیسم ثانویهٔ ایزوپرنوئیدها، نشان داده شده اند. آنزیم پرنیل ترانسفراز در تولید ترکیبات متعددی از فراورده های ثانویه شرکت می کند. این آنزیم با استفاده از دی متیل آلیل پیروفسفات و ایزومر IPP، به عنوان مادهٔ مورد اثر باعث اضافه شدن ایزوپرن می گردد. شکل شمارهٔ ۲٤٦ واکنش بیوشیمیایی پرنیلاسیون و کومارین آمبلیفرون را که در تولید فورانوکومارین ها در گیاهان خانوادهٔ چتریان شرکت می کند، نشان می دهد. آنزیم های سیکلاز که دارای عمل اختصاصی نسبت به مونوترپن ها، سسکوئیترپن ها و دیترپن ها هستند، واکنش های انشعابی از واکنش های سلسه وار راه متابولیکی اصلی تولید ایزوپرنوئیدها را کاتالیز کرده و ترکیبات حلقوی متعددی تولید می نمایند. (شکل شماره ۲٤٦). فعالیت این آنزیم ها همراه با آنزیم های دیگری مانند اکسیدازها و متیلازها باعث به وجود آمدن متابولیت های بسیار متنوعی از یک ترپن معین می گردد. ترکیبات مونوترپن ها و سسکوئیترپن ها اغلب به صورت فرار هستند و بخش اصلی روعن های ضروری گیاهان، اسانس ها و

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

ترکیبات معطره را تشکیل می دهند. مونوترپن هایی که در شکل شمارهٔ ۲٤٦ نشان داده شده اند، هر چند که از نظر ساختمانی شمیایی بسیار به هم نزدیک هستند، وی دارای عطر و طعم مشخصی می باشند. در اندام ترشی یک گیاه معین، مانند کرکهای گیاهی، روغن های ضروری تولید می شود. در این اندامها مونوترپن ها می توانند مهمترین متابولیت های گیاه باشند و تا ۳۰٪ وزن خشک بافت گیاهی را تشکیل دهند.

علاوه بر شرکت متابولیت های ثانویهٔ ایزوپرنوئید در ساختمان متابولیت های دیگر، این ترکیبات می توانند در پاسخ به رشد گیاه، استرس و آلودگی به طور اختصاصی تولید شوند. فعالیت متابولیکی ویژه ای برای تنظیم تولید ایزوپرنوئیدهای مختلف از طریق (۱)جایابی و فعالیت های محلی راههای متابولیکی مسؤل تولید ترکیبات ایزوپرنوئیدها در محلهای بخصوصی از داخل سلول مانند شبکهٔ داخل سلولی و پلاستیدها، (۲) کنترل و تنظیم فعالیت آنزیم هایی که واکنش های انشعابی از راه اصلی متابولیکی اولیه را کاتالیز می نمایند، اعمال می گردد. تنظیم و کنترل راههای متابولیکی تولید ایزوپرنوئیدها ، در محلهای معینی از سلولهای غده سیب زمینی دیده شده است . موقعی که غدهٔ سیب زمینی زخمی می شود، یک راه بیوستیک فعال می گردد و در نتیجه گلیکوآلکالوئیدهای سمی که از مشتقات استرول ها هستند تولید می شود. اگر غده های سیب زمینی در معرض آلودگی قرار گیرند، راه دیگری از راههای متابولیکی تولید ایزوپرنوئید فعال می

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

شود، که در نتیجه سسکوئیترپن هائی تولید می کنند که خاصیت ضد میکروبی دارند. دومین نوع کنترل و تنظیم فعالیت تولیدی ایزوپرنوئیدها، تنظیم سرعت نسخه برداری آنزیم های کاتالیز کنندهٔ واکنش های متابولیکی ذیربط می باشد. این آنزیم ها واکنش های انشعابی را از راه متابولیکی اصلی کاتالیز می نمایند. موقعی که گیاه توتون در معرض حملهٔ قارچ ها قرار می گیرد. گیاه تبدیل ، سسکوئیترپن ها را برای تولید استرول متوقف می سازد و به جای آن، همهٔ این ترکیبات را حلقوی کرده و به ترکیبات ضد قارچی به نام سسکوئیترپن فینوآلکسین ها تبدیل می سازد. این هدایت متابولیکی به کمک کاهش رعایت تولید آنزیم سکوآلن سنتتاز و افزایش تولید آنزیم سسکوئیترپن سیکلاز امکان پذیر است.

متابولیت های ثانویهٔ ازت دار

معمولاً میزان متابولیت های ثانویهٔ ازت دار نسبت به ترکیبات فنلی و ترپنوئیدها در گیاهان کمتر است، ولی به علت فعالیت حیاتی آنها به عنوان دارو و سم دارای اهمیت کیفی فراوانی هستند. مهمترین فراوردهٔ ثانویهٔ ازت دار گیاهان، آلکالوئیدها هستند که در ۲۰٪ گیاهان عالی یافت می شوند. در تعداد بسیار زیادی از متابولیت ها، ازت در گروههای عاملی آنها وجود دارد. سایر محصولات ثانویهٔ حاوی ازت عبارتند از: گلوکزینولات ها، گلیکوزیدهای سیانوژنی و اسیدهای آمینهٔ غیرپروتئینی.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

الف- آلکالوئیدی های مشتق شده از اسیدهای آمینه – اسیدی آمینهٔ لیزین، اورنیتین، فنیل آلانین. تیروزین، تریپتوفان و هیستیدین، منابع ازت اغلب آلکالوئیدهای موجود درگیاهان می باشند. در همهٔ موارد، اولین مرحله در تولید آلکالودید ذکربوکسیلاسیون است. این واکنش که توسط دکربوکسیلاز ذیربط کاتالیز می شود در محل انشعاب از راه اصل متابولیسم اولیه اتفاق می افتد. پس از حذف عامل کربوکسیل (-COOH) از اسیدای آمینه، آمین های به دست آمده ممکن است مستقیماً در تولید آلکالوئید به کار روند و یا در واکنش های حلقوی شدن شرکت نمایند. برای تشریح چگونگی تولید آلکالوئید تشکیل آلکالوئیدهای پیرولیدین حلقوی از اسید آمینهٔ اورنیتین در شکل شمارهٔ ۲۴۷ نشان داده شده است. تولید آلکالوئیدهای حل پیپریدن از اسید آمینهٔ لیزین از طریق راه متابولیکی مشابهی انجام می گیرد. آلکالوئیدها علاوه بر اینکه مستقیماً از اسیدهای آمینه مشتق می شوند، می توانند از ترکیبات متعدد دیگری نیز به دست آیند که برای نمونه به راه تولید نیکوتین و هیوسسیامین در شکل شماره ۲۴۷ اشاره شده است.

ترکیب پیش ساخت های مختلف، می تواند آلکالوئیدهایی تولید نماید که از نظر پیچیدگی ساختمانی از همهٔ متابولیت های ثانویه پیچیه تر بوده و به علت داشتن فعالیت حیاتی متنوع، دارای اهمیت ویژه ای باشند . برخی نمونه های این آلکالوئیدهای بسیار پیچیده را می توان در شکل شماره ۲۴۸ مشاهده کرد. آلکالوئیدهای ایوکوئینولین از

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

اسیدهای آمینهٔ تیروزین یا فنیل آلانیل مشتق می شوند و نفیل پروپانوئیدها به مرفین خواب آور تبدیل می گردند. علاوه بر فنیل پروپانوئیدها، ایزوپرنوئیدهاو پلی کتیدها نیز در ساختن آلکالوئیدهای اصلی مورد استفاده قرار می گیرند . آلکالوئیدهای اندل که از نظر دارویی فعال هستند، مانند استریکنین و وینکریستین از تریپتوفان و ایزوپرنوئیدها مشتق می شوند.

ب- سایر آلکالوئیدها- ترپنوئیدها موقعی که با متابولیت های اسیدهای آمینه ترکیب می شوند در تولید بسیاری از آلکالوئیدها نقش دارند، ولی در موارد معدودی مشتقات استرولی متابولیت های ثانویه ممکن است تمامی اتم های ساختمان آلکالوئید را به استثنای نیتروژن تامین کنند. اتم ازت این آلکالوئیدها در آخرین مرحلهٔ راه متابولیکی به کمک ترانس آمپناسیون یا انتقال عامل آمین که احتمالاً از اسید آمینهٔ آرژینین تأمین می گردد، به مولکول آلکالوئید اضافه می شود. متابولیت های ثانویهٔ فوق را آلکالوئیدهای کاذب می نامند که به طور نسبی کمیاب می باشند و به صورت گلیکول آلکالوئیدهای مشتق شده از استرول ها در گونه های گیاهانی از قبیل سیب زمینی و بیخ گازران که قی آور است، دیده می شوند (شکل شمارهٔ۲٤۸). اسید نیکوتینک همچنین می تواند به عنوان یک پیش ساخت ازت دارد در تولید آلکالوئیدها مشارکت داشته باشد و موقعی که با ترکیباتی مانند پیرولیدین ها و پیپریدین ها ترکیب می شود مادهٔ اعتیاد آور نیکوتین را

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

تولید می نماید (شکل شمارهٔ ۲۴۷). نوع مهم دیگری از آلکالوئیدها که به طور نسبی در گیاهان کمیاب هستند از متابولیسم مولکول دو حلقه ای پورین مشتق می شوند. به عنوان مثال کافئین از متیلاسیون ۷-متیل گزانتوزین به دست می آید و یکی از متابولیت های مهم برگهای در حال رشد گیاه جای و دانه های نابالغ قهوه می باشد.

ج- ترکیبات قندی ازت دار و سمی – علاوه بر آلکالوئیدها، گیاهان حاوی تعداد وسیعی از سایر متابولیت های ثانویهٔ ازت دار سمی می باشند که عموماً به صورت مشتقات قندی ذیربط، در واکوئل سلول های گیاهی ذخیره می شوند. گلوکزینولات ها در غلظت های بالا و درواکوئل ها تعدادی از گیاهان زراعی مهم خانواده شب بو یا چلیپائیان ، مانند دانهٔ شغلم روغنی یا کلزا وجود دارند، این ترکیبات از تعداد قابل توجهی پیش ساخت تولید می شوند و پس از زخمی شدن بافت گیاهی از داخل واکوئل های سلولهای گیاهی آزاد می شوند و توسط آنزیم موجود در سیتوزول سلول به نام میروزیناز هیدرولز شده و به ایزوتیوسیانات سمی تبدیل می گردند (شکل شمارهٔ ۲۴۹) به همین ترتیب، ترکیبات قندی سیانور دار که در بسیاری از محصولات کشاورزی مهم مانند شبدر و مانیوک و برخی از میوه های نرم وجود دارند به عنوان ترکیبات پیش ساخت سم در واکوئل سلول های گیاهی ذخیره می شوند. به عنوان مثال آمیگدالین که در گیلاس های وحشی دیده می شود بعد از زخمی شدن و پاره شدن بافت گیاهی در

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

یک فرآیند دو مرحله ای هیدرولیز شده و به سیانید هیدروژن و بنزآلدئید تبدیل می شود (شکل شمارهٔ۲٤۹). ترکیب قندی ازت دار و سمی مهم دیگری که یکی از متابولیت های ثانویهٔگیاه به حساب می آید، سیکازین است که در صورت هیدرولیز به یک ترکیب سرطان زا به نام متیل آروکسی متانول تبدیل می شود. ترکیب سمی دیگر ارگانونیتریت ها می باشند که در صورت هیدرولیز در گونه های مختلف گیاه گون به نیتریت های سمی تبدیل می شوند.

د- اسیدهای آمینهٔ غیر پروتئینی- علاوه بر اینکه اسیدهای آمینهٔ غیر پروتئینی مانند هوموسرین، به عنوان ترکیبات حدواسط راههای متابولیکی اولیه نقش دارند برخی از گیاهان بویژه اعضای خانوادهٔ پروانه آسا و لاله ، این دسته از اسیدهای آمینه را به عنوان محلول نهایی راههای متابولیکی تولید می کنند که در این صورت این ترکیبات را می توان متابولیت های ثانویه واقعی نامید. اسیدهای آمینهٔ غیر پروتئینی را می توان بویژه در بافت های ذخیره ای گیاهان ، مانند دانهٔ گیاهان تیرهٔ بقولات و یا ریبوزوم گیاهان تیرهٔ لاله یا زنبق جستجو کرد. بسیاری از اسیدهای آمینهٔ غیر پروتئینی از نظر ساختمانی، آنالوگ اسیدهای آمینهٔ پروتئینی هستند. یکی از این اسیدهای آمینهٔ غیر پروتئینی که به طور کامل مورد مطالعه قرار گرفته است، کاناوانین است که از نظر ساختمان شیمیایی، آنالوگ اسید آمینهٔ پروتئینی آرژینین می باشد (شکل شمارهٔ ۲۵۰). اسید آمینهٔ کاناوانین

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

را می توان در نوعی لوبیا و دانهٔ عدادی از گیاهان خانوادهٔ پروانهٔ آسا یافت. اسیدهای آمینهٔ غیر پروتئینی معمولاً برای دام ها و موجودات ذره بینی سمی هستند. شباهت ساختمانی آنها با اسید های آمینهٔ پروتئینی، علت اصلی خاصیت سمی آنها به شمار می آید، زیرا این اسیدهای آمینه می توانند جایگزین اسیدهای آمینهٔ پروتئین در تشکیل ساختمان پروتئین شوند و یا با آنها در انواع مختلف فرایندهای متابولیکی به رقابت پردازند . به عنوان مثال در صورتی که در جریان ترجمه به جای اسیدهای آمینهٔ پروتئینی در داخل ساختمام زنجیر پلی پپتیدی وارد شوند، باعث تولید پروتئینی می گردند که وظیفهٔ اصلی خودش را در واکنش های متابولیکی نمی تواند ایفا نماید. اسیدهای آمینهٔ غیر پروتئینی همچنین در جریان تولید، انتقال و سایر فرایندهای حیاتی ایجاد مزاحمت می کنند.

وظایف متابولیت های ثانویه در گیاهان

در اوایل مطالعه روی نقش متابولیت های ثانویهٔ، وظیفهٔ آنها در رابطه با انسان شناخته شده بود ولی اهمیت آنها در گیاهان بدرستی معلوم نبوده است. در حقیقت تصور اولیه این بوده است که متابولیت های ثانویه نقشی در فعالیت های حیاتی گیاهان ندارند و فقط به عنوان ترکیبات سریز در نتیجه فرایند مربوط به متابولیسم اولیه به دست می آیند. به عبارت دیگر کربن ازت و گوگرد اضافی گیاه به صورت متابولیت های اولیه به دست

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

می آیند. به عبارت دیگر کربن، ازت و گوگرد اضافی گیاه به صورت متابولیت های ثانویه تجمع یافته تا به هنگام نیاز مجدداً تجزیه شده و از طریق متابولیسم اولیه مورد استفاده قرار گیرند. در نمونه های محددی از فرایندهای حیاتی گیاهان ، این فرضیه صدق می کند. به عنوان مثال در برگهای در حال رشد چای و دانه های قهوه آلکالوئید پورینی کافئین (شکل شماره ۲٤۸) به ترتیب ٤٪ و ۲٪ وزن خشک را تشکیل می دهد، ولی در جریان بلوغ کافئین تجریه می شود و ازت آن مجدداً در تولید اسیدهای آمینه و اسیدهای نوکلئیک مورد استفاده گیاه قرار می گیرد. به همین ترتیب اسید آمینهٔ غیرپروتئینی کاناوانین در دانهٔ بقولات که از ۱۰٪ وزن خشک آنها را تشکیل می دهد، به عنوان ذخیره مورد استفاده قرار می گیرد و حداقل بخشی از آن در جریان جوانه زدن دانه به جریان در می آید.

با وجود این در اغلب گیاهان سالم درصد کربن، ازت و گوگرد تثبیت شده در بافت ها بسیار پایین تر از آن است که بتوان متابولیت های ثانویه را به عنوان ترکیبات ذخیره ای مفید این عناصر برای استفاده در متابولیست اولیه قلمداد کرد. اکنون دریافته اند که متابولیت های ثانویه اثر بسیار مهمی در برقراری ارتباط بین گیاهان و محیط اطرافشان دارند. این تفکر از مشاهدات ذیل ناشی شده است:

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

۱- اختصاصی بودن فرآورده های ثانیه نسبت به گونهٔ گیاهی و تنوع فراوان آنها، بسیار وسیع تر از آن است که تولیدشان را در گیاهان اتفاقی دانست.

۲- بسیاری از فراورده های ثانویه نسبت به انواع دیگر، در غلظت های مناسب، فعالیت بیولوژیکی از خود نشان می دهند.

۳- غلظت متابولیت های ثانویهٔ فعال زیستی در جریان فشارهای حیاتی و غیرحیاتی گیاه افزایش می یابد.

٤- مطالعاتی که روی موجودات ذره بینی، حشرات و حیوانات انجام گرفته است نشان می دهد که متابولیت های ثانویه در تشخیص گیاه میزبان حیاتی است.

۵- میکروب های بیماریزای گیاهی و آفات نباتی باید مجهز به سیستم هایی باشند که آثار سمی متابولیت های ثانویهٔ گیاهی را خنثی نموده تا بتوانند براحتی از گیاه میزبان استفاده کنند.

٦- می توان به کمک ممانعت کننده ها ، اصلاح نژاد گیاه و مهندسی ژنتیک در تولید متابولیت های ثانویه، بدون اثر منفی روی رشد گیاه ، اختلال ایجاد نمود و برای کمک همین فناوری که می توان به افزایش مقاومت گیاهان در برابر بیماریزاها و آفات دست یافت.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

الف- نقش واکنش های متقابل گیاه- میکرب- گیاهان به طور دائم در معرض تعداد وسیعی از انواع میکرب های بیماریزا، بویژه قارچ ها هستند. برخی از انواع این قارچ ها به طور اختصاصی به گیاهان خصای حمله کرده و برخی دیگر در صورت زخمی شدن بافت گیاهی به آن حمله می کنند که آنها را قارچ های فرصت طلب می نامند . در طول مدتی که گیاهان با عوامل بیماریزا به صورت مشترک فعالیت می کنند، گیاهان از خود سیستم های دفاعی چند لایه برای مقاومت در مقابل حملهٔ این عوامل تولید می نمایند و از پروتئین ضد قارچ، پلیمرهای ساختمانی و آنتی بیوتیک ها استفاده می کنند. متابولیسم ثانویه در ساختن پلیمرهای ساختمانی و تولید آنتی بیوتیکهای مختلف در گیاه نقش دارد. از نظر نقش ساختمانی و تولید آنتی بیوتیکهای مختلف در گیاه نقش دارد. از نظر نقش ساختمانی، فنیل پروپانوئیدها در افزایش توان دفاعی گیاه مهم هستند. این ترکیبات در ساختمان ، مهمترین واحدهای ساختمانی پلیمرهای دیوارهٔ سلولی ، لیگنین ، و سوبرین که یک پلیمر خارج سلولی متشکل از اسیدهای چرب و ترکیبات فنلی است، وارد می شوند. این دو پلیمر بسرعت در اطراف محل آلودگی تولید می شوند و بافت سالم گیاه را از قسمت آلوده جدا می سازند. تحریک چوبی شدن گیاه، از طریق ایجاد آلودگی، یکی از مهمترین قسمت های پاسخ دفاعی غلات در مقابل زنگ های قارچی است و اهمیت آن را می توان به این طریق نشان داد که با ممانعت انتخابی آنزیم PAL از چوبی

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

شدن جلوگیری می شود و باعث می شود گیاهی که به طور طبیعی در مقابل این آلودگی مقاوم است از خود حساسیت نشان دهد. ترکیبات فنلی نیز از طریق واکنش های استریفیکاسیون وارد ساختمان سلولز و همی سلولز تشکیل دهندهٔ دیوارهٔ سلولی سلول های گیاهی می شوند و به این ترتیب مقاومت آنها را در مقابل آنزیم های هیدرولیز کنندهٔ قارچ افزایش می دهند.

گیاهان در حد وسیعی از ترکیبات فنلی ، پلی کتیدها و ترپنوئیدها به عنوان آنتی بیوتیک استفاده می کنند. برخلاف آنتی بیوتیکهای قارچی و قارچ کش های مصنوعی، آنتی بیوتیک های گیاهی به طور غیر تخصصی فعالیت می کنند، بنابراین ، برای اینکه بتوانند در حد مطلوب فعال باشند باید با غلظت بالایی در گیاه، تولید و تجمع یابند. گیاهان گاهی برای دفاع از ساختار ترکیبی خود فرآورده های ثانویه فعال را در سطح خارجی بافت گیاهی متراکم می کنند . به عنوان نمونه متابویت های ضد قارچ کومارین در سطح خارجی شاخ و برگ گیاه کرفس انباشته می شوند. در اغلب موارد متابولیت های ثانویه ای که خاصیت آنتی بیوتیکی دارند به صورت ترکیبات قندی مربوطه در واکوئل های سلول و یا متصل به ترکیبات دیوارهٔ سلولی ذخیره می شوند. بعد از پاره شدن سلول به کمک عوامل بیماریزا، این ترکیبات ممکن است در اثر فعالیت آنزیم های هیدرولیزکنندهٔ موجود در سیتوزول سلول تجزیه می شوند و در اختیار عامل بیماریزا قرار گرفته و به

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

آگلیکون های فعال ذیربط هیدرولیز می شوند (شرح درشکل شمارهٔ ۲٤۱) . اهمیت این ترکیبات مزدوج ساختمانی و محصولات ثانویه در مقاومت گیاه در مقابل بیماری، اخیراً مورد تأیید قرار گرفته است این مطالعه که روی یک گیاه اصلاح شدهٔ ژنتیکی توتون انجام گرفته ، نشان می دهد در صورت تغییر و اصلاح میزان تولید آنزیم PAL حساسیت گیاه نسبت به بیماری تحت تأثیر قرار می گیرد. گیاه توتون معمولاً فلاوونوئیدها و مقدار قابل توجهی اسید کلروژنتیک در خود ذخیره می کند. در گیاهان اصلاح شده ای که میزان تولید آنزیم PAL کمتر از معمول گردد، میزان متابویت های ثانویه فوق به مقدار قابل توجهی کاهش می یابد و در نتیجه گیاه بیشتر از حد معمول نسبت به عامل آلودگی قارچی سرکوسپورانیکوتیانه حساس می شود.

مطالعات نشان می دهد که ترکیبات دفاعی اولیه، بدون پارگی سلول ، می توانند به شکل ساختمانی فعال، برای دفاع گیاه در مقابل عامل بیماریزا تبدیل شوند. گیاه می تواند به صورت انتخابی، این ترکیبات مشتق شده از قندها را از واکوئل سلول خارج کرده و آنها را به صورت ترکیبات فعال آنتی بیوتیکی و یا پیش ساخت بلافاصلهٔ آنتی بیوتیک، تجزیه و تبدیل کند، این ترکیبات که در اثر تحریک، خاصیت دفاعی پیدا می کنند و از ترکیبات اولیه ذخیره ای پیش سخت های قندی مشتق می شوند و را فیتوآنتی سیپین ها می نامند. فیتوآنتی سیپین ها یا ترکیبات آنتی بیوتیکی دفاعی دیگری به نام فیتوآلکسین ها که آنها

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

نیز در اثر تحریک به ترکیبات آنتی بیوتیکی تبدیل می شوند، متفاوت هستند. فیتوآلکسین ها وزن مولکولی پایینی دارند و از متابولیت های اولیه در پاسخ به آلودگی گیاه تولید می شوند، فیتوآلکسین ها از نظر ساختمان شیمیایی، متابولیت های بسیار متنوعی هستند که ترکیباتی ماند ایزوفلاوونوئیدها و سکوئیترپن ها بهترین نمونه های آنها به حساب می آیند. در گیاهان خانواده پروانه آسا فیتوآلکسین های ایزوفلاوونوئید، از شاخهٔ فلاوونوئید راه متابولیکی فنیل پروپانوئید تولید می شوند (شکل شمارهٔ۲٤۳). بعد از تولید اسکلت ساختمانی ایزوفلاوون، تشکل ساختمانی بیشتری مورد نیاز است تا گیاه بتواند بنزوفوران های ضد قارچ مانند مدیکارپین که یک فیتوآلکسین معمولی موجود در بقولات است را تولید نماید (شکل شمارهٔ ۲۵۱). مدیکارپین و بنزوفوران های مشابه، می توانند به کمک واکنش احیا، بیتشر متابولیز شده و به ترکیباتی مانند ایزوفلاوان ها و یا با اضافه شدن گروههای ایزوپنتنیل، همان طوری که در شکل شمارهٔ ۲٤٦ نشان داده شده است، به سایر ترکیبات تبدیل شوند. از انواع ترپن ها که مهمترین فیتوآلکسین های ضد قارچ می باشند، سسکوئیترپن هائی مانند کپسیدیول (شکل شماره ۲۵۰) هستند که در گیاه توتون تولید می شوند. فیتوآلکسین ها ممکن است از پلی کتیدها مانند ٦- متوکسی ملین در انواع هویج و ویرون در باقلا مشتق شوند. تعجب آور این است که آلکالوئیدهای معدودی به عنوان فیتوآلکسین تشخیص داده شده اند. البته در این مورد نیز

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

استثنای وجود دارد و آن آلکالئیدهای زوفنان تریدین مانند اس- اسکولرین هستن (شکل شمارهٔ۲۵۰). علی رغم تنوع زیاد ساختمانی به نظر می رسد کـه همـه فیتـوآلکین هـا بـه روش یکسان عمل می کنند . به این ترتیب کـه ایـن ترکیبـات، شـبیه مـواد پـاک کننـدهٔ غیریونی، تمام غشای قارچ را از بین می برند.

فیتوآلکسین ها، بویژه نسبت به تنظیم و کنترل تولید آنها در گیاه، توجه زیادی را به خـود جلب کرده اند. در همهٔ موارد، تجمع آنها با افزایش تولید آنزیم های مؤثر در تولیـد آنهـا در گیاهان همراه است. این موضوع به نوبهٔ خـود بـه افـزایش ترجمـهٔ ژن هـای مربـوط ارتباط دارد. در مورد راه متابولیکی ایزوفلاوونوئید، این فعال سازی مـی توانـد. بـه طـور قابل توجهی سریع باشد و در عرض چند دقیقه از زمانی که سلول گیاهی حضـور عامـل بیماریزای قارچی را تشخیص می دهد، اتفاق افتد. سلول گیاهی حضور عامل بیمـاریزای قارچی را تشخیص اجزای تشکیل دهندهٔ دیوارهٔ سلولی و یا استخراج کننده های حـاوی ترکیبات قارچ و میزبان شناسایی می کند. راه متابولیکی ایزوفلاوین در برخـی از گیاهـان خانوادهٔ پروانه آسا، مانند یونجه و لوبیای سبز بندرت در گیاهان سالم اتفاق می افتد ولـی بعد از آلودگی، میزان فعالیت اختصاصی آنزیم هایی مانند pal و چالکون سنتاز بسـرعت افزایش می یابد و ورودی به راه متابولیکی می تواند تا ۱۰۰ برابر افزایش یابد. این پدیده باعث تجمع غلظت های بالاتر از میلی مولار از فیتوآلکسین ها در گیاه می گردد. عـلاوه

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

بر اینکه افزایش فعالیت راه متابولیکی فنیل پروپانوئید و فلاوونوئید بسیار سریع است، عمل این راههای متابولیکی بسیار اختصاصی است. به طوری که آلودگی گیاه باعث افزایش زیاد در ورودی از طریق شاخهٔ فلاوونوئید مربوط به راه متابولیکی تولید فنیل پروپاوئید می گردد، ولی ایزوفلاوون هابه جای فلاوون ها و فلاونول ها تجمع می یابند. دلایل این انتخاب در مادهٔ مورد اثر هنوز روشن نیست، ولی شواهدی وجود دارد آنزیم هایی که به طور متوالی در واکنش های بیوشیمیایی راه متابولیکی شرکت دارند، بسیار به هم نزدیک هستند و یا حتی در یک محل جاسازی شده اند.

اهمیت فیتوآلکسین ها در مقاومت بیماریها به طور شفاف توسط برخی از محققین مورد مطالعه قرار گرفته است. ممانعت کننده های شیمیایی که از تولید فیتوآلکسین ایزوفلاوونوئید جلوگیری می کنند، می توانند گیاه سویا را که به طور معمول نسبت به بیماری قارچی فیتوفترا مگاسپرما مقاوم است، حساس نمایند. به همین ترتیب جلوگیری از تولید فیتوآلکسین سسکوئیترپن در غده های سیب زمینی، آنها را نسبت به بیماری نرمی باکتریایی ریشه آماده تر می سازد. علاوه بر این مطالعات نشان داده است که خاصیت سمی عواملی بیماری زای نخود مربوط به قابلیت آنها در حذف گروه متیلی از فیتوآلکسین نخود به نام پیزاتین می باشد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

این امکان وجود دارد، قارچی مانند آسپرژیلوس نیجر را کـه در حالـت طبیعـی بیمـاریزا نیست، با وارد کردن ژنی که آنزیم پیزاتین دی متیلاز را رمزگشایی می کنـد تغییراتـی بـه آن داد تا بیماریزا گردد. علاقه مندی شدیدی به وجود آمده است که از طریـق مهندسـی ژنتیک و تغییر و اصلاح راه های تابولیکی فیتوآلکسین گیاهان ، بتوان مقاومت آنهـا را در مقابل بیماریها افزایش داد. نتیجهٔ جالب و موفقی به کمک تغییر ژنتیکـی گیـاه توتـون بـا ژنی که قادر به تولید آنزیم استیلبن سنتاز است، به دست آمده است. آنزیم استیبن سـنتاز مربوط به آنزیم چالکن سنتاز است و می تواند از کوماریل کوآنزیم A و مالونیل کوآنزیم A به عنوان مادهٔ مورد اثر استفاده کند، ولی به جای تولیـد چـالکن هـا واکـنش تشـکیل فیتوآلکسین استیلبن ضد قارچ، مانند رزوراترول (شکل شمارهٔ ۲۵۰)، را کاتالیز مـی کنـد. در توتون حاوی ژن مولد آنزیم استیلبن سنتاز، استیلبن رزوراترول تولید و گردآوری مـی شود و این گیاه مقاومتر از نوع وحشی توتون نبت به بوتریتیس سینرا می باشـد. گیاهـان همچنین از متابولیت های ثانویه به عنوان علائم هشدار دهنده، در جریان واکنش متقابـل با بیماریزاها، استفاده می کنند.در چندین گونهٔ گیاهی مانند توتون، گنـدم، خیـار و بـرنج، بعد از اینکه گیاه توسط یک عامل بیماری مورد حمله قرار گرفت، ترکیبـات مقاومـت در مقابل سایر بیماریزاها را در خود تولید مـی کنـد. ایـن مقاومـت تحـت عنـوان مقاومـت اکتسابی سیستمیک یا SAR نامیده می شود، زیرا عوامل ایجاد مقاومت، می توانند از یک

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

قسمت به قسمت دیگر گیاه منتقل شوند. تا سالهای اخیر بر این باور بوده اند که مقاومت اکتسابی سیستمیک یا SAR توسط اسید سالیسیلیک در گیاه به وجود می آید. اسید سالیسیلیک، متابولیتی است که از اسید سینامیک (شکل شمارهٔ۲٤۲) در برگهای آلوده تولید می شود و باعث افزایش حساسیت گیاه و پاسخ سریع منجر به مقاومت آن می شود. مطالعات نشان می دهد که اسید سالیسییک، قبل از ظهور SAR به کمک آوند آبکش گیاه به بقیهٔ قسمت های آن منتقل می شود. تحقیقات نشان داده است، اگر اسید سالیسیلیک به طور قطع برای پاسخ SAR لازم است، ولی علامت هشدار دهندهٔ سیستمیک به حساب نمی آید. با وجود این، روزافزونی به اسید سالیسیلیک، به عنوان یک عامل هشدار دهنده، به وجود آمده است. علت توجه جدید به نقش اسید سالیسیلیک این است که مشتق متیلهٔ آن از گیاه آلوده به صورت یک ترکیب قرار در هوا آزاد می شود و می تواند SAR را در نقاط اتصال شاخ و برگ گیاه فعال نماید.

متابولیت های ثانویه علاوه بر اهمیت در فعالیت های دفاعی گیاه علیه موجودات ذره بینی، به عنوان عوامل جذب کننده توسط موجودات ذره بینی خارج از گیاه نیز مورد استفاده قرار می گیرند. به عنوان مثال گونه های مختلف بیماریزای آگروباکتریوم از طریق جذب به متابولیت های فنلی متصاعد شده از محلهای زخمی. گیاه میزبان را جایابی می کنند. گیاهان خانوادهٔ پروانه آسا یا بقولات نیز مشتقات ترکیبات فنلی ناشی از تولید

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

فلاوونوئید را مورد استفاده قرار می دهند. استفاده این گیاهان از ترکیبات فنلی جهت جذب باکتری ریزوبیوم به طرف ریشه ها به منظور تولید گره های تثبیت کنندهٔ ازت می باشد.

ب- نقش متابولیت های ثانویه در ارتباط متقابل گیاه- آفت- گیاهان دارای ارتباط متقابل پیچیده با دنیای آفات می باشند. این ارتباط به علت نیاز گیاهان به حشرات برای گرده افشانی و تحمل اجباری آنها به عنوان آفات می باشد. محققین بر این عقیده هستند که در همهٔ این ارتباطات متقابل، متابولیت های ثانویه نقش کلیدی را بازی می کنند. از نظر نقش حشرات در گرده افشانی، متابولیت های ثانویه به عنوان رنگدانه های گل و جاذبه های بو مورد استفاده قرار می گرند. با وجود این، نقش متابولیتهای ثانویه به عنوان ترکیبات دفاعی در گیاهان علیه حشرات مزاحم بیشترین توجه را به خود جلب کرده است.

مشاهدهٔ این واقعیت که بسیاری از انواع حشرات گیاه خوار فقط از یک و یا تعداد معدودی گیاه میزبان تغذیه می کنند، باعث گردید محققینی مانند ارلیچ و راون علاقه مند به پیشنهاد یک فرضیه علمی شوند. بر اساس این فرضیه، متابولیت های ثانویه در گیاهان نقش تعیین کننده ای در ویژه گزینی بین گیاه میزبان و حشرهٔ مزاحم ایفا می نمایند. پیشهاد شده است که یک آفت یا آفت های ویژه به یک گونهٔ گیاهی معین عادت می

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

کنند، به طوری که این آفات بخصوص تحت تأثیر ترکیبات ثانویهٔ موجود در گیاه میزبان به عنوان یک عامل دفاعی علیه سایر آفات ندارند، قرار نمی گیرد. بنابراین تنوع بسیار زیاد در انواع گونه های گیاهی این نیاز را به وجود می آورد که ترکیبات بیوشیمیایی متعددی به عنوان ترکیبات دفاعی بر علیه آفات مزاحم تولید کنند و در نتیجه تنوع بسیار زیادی در فراورده های ثانویهٔ گیاهان باید وجود داشته باشد. از طرف دیگر انواع مختلف گونه های آفات، از گیاهان بخصوصی تغذیه می کنند و هر کدام از این حشرات به هنگام تغذیه باید ترکیباتی تولید کنند که بر ترکیبات شیمیایی سیستم دفاعی گیاه میزبان انتخابی خود، اغلب نمایند. یک نمونهٔ مشخص از این نوع ارتباط را می توان در نوعی سوسک بذرخوار به نام کاریدس برازیلینسیس جستجو کرد که لارو این نوع حشره به طرز اختصاصی از دانه های ییک از انواع بقولات به نام دیوکل مگاکارپا تغذیه می کند. مانند سایر گیاهان خانوادهٔ پروانه آسا، بذور گیاه دیوکل مگاکارپا ۱۳٪ وزن خشک خود اسید آمینهٔ غیرپروتئینی سمی به نام کاناوانین (شکل شمارهٔ ۲۵۱) دارد. سوسک بذرخوار کاریدس برازیلینسیس به کمک تشخیص بین اسید آمینهٔ غیرپروتئینی کاناوانین و اسید آمینهٔ پروتئینی مشابه آن، آرژینین، در جریان تولید پروتئین و انتخاب RNA ناقل، نسبت به ترکیبات بیوشیمیایی دفاعی میزبان خود عادت کرده است. به این ترتیب اسید آمینهٔ کاناوانین در داخل ساختمان شیمیایی پروتئین های حشره، وارد نمی شود. دو نوع از

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

آنزیم هایی که معمولاًدر سایر حشرات وجود ندارد در این سوسکدیده شده است (شکل شمارهٔ ۲۵۰) . این دو آنزیم یکی آنزیم دآمیناز است که در کاتابولیسم یا تجزیهٔ کاناوانین دخالت دارد و دیگری اوره آز می باشد. این آنزیم، بعد از تبدیل کاناوالین به کانالین و اوره توسط آنزیم آرژیناز، اورهٔ حاصل را به آمونیاک و گازکربنیک تجزیه می کند و ازت به دست آمده از این واکنش در بازیافت اسید آمینهٔ غیرپروتئینی کاناوانین مورد استفاده قرار می گیرد (شکل شمارهٔ ۲۵۰). به نظر می رسد عادت پذیری در سوسک برازیلینسیس، اگر از سایر منابع غذایی استفاده کند، زیان آور باشد، بنابراین حشره به گیاه میزبان مخصوص خود وابسته است.

اختصاصی بودن تغذیهٔ یک آفت از یک گیاه ویژه اغلب به وسیلهٔ متابولیت های ثانویه تقویت می شود. فراورده های ثانویهٔ گیاه در مقابل آفات خاصی اشتهاآور عمل می کنند و برای سایر گونه های آفات ، به عنوان ممانعت کننده از تغذیه هستند. به عنوان نمونه گلوکوزینولات سینیگرین یکآلکیل گلوکوزینولات است می تواند نظیر اندول گگلوکزینولات تجزیه شده و به ایزوتیوسیانات سمی، تبدیل شود. گلوکزینولات سینیگرین به مقدار فراوان در گونه های جنش براسیکا مانند خردل و کلم موجود است. این ماده لارو پروانهٔ کلم پیچ و شتهٔ کلم پیچ را در خوردن کلم که به این ماده سمی عادت کرده اند، تحریک می کند. همچنین ترکیبات فراری، مانند ترپنئیدها (شکل شمارهٔ

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

۲٤٦) نقشی در ارتباط متقابل گیاه – حشره ایفا می کنند و می توانند قبل از اینکه حشره به سطح گیاه برسد این نقش را ایفا نمایند.

اغلب گونه های گیاهی، حاوی تعدادی از متابولیت های ثانویه هستند و طیف وسیعی از این ترکیبات، حتی اگر اغلب در سطوح نسبتاً پایینی باشند، می توانند در انتخاب میزبان به وسیلهٔ حشرات مشارکت کنند. پذیرش غذا به وسیلهٔ لارو پروانهٔ کرم ابریشم، نیازمند وجود مخلوطی ازترپنوئیدها و فلاوونوئیدها در برگهای گیاه توت می باشد. فقدان ترکیبات مفید در توت معمولی، باعث می شود تا کرم ابریشم، از گرسنگی تلف شود.

حشرات به طور معمول فاقد متابولیسم ثانویهٔ تولیدی برای تولید ترکیبات دفاعی خود می باشند، ولی به جای آن در بسیاری موارد ، از متابولیت های ثانویه ای که از مواد غذیی گیاه میزبان به دست می آورند، استفاده می کنند. به عنوان مثال ترکیبات قندی استروئیدی تغذیه شده توسط لارو پروانهٔ مونارک از مواد غذایی گیاه میزبان و شیر گیاهان در بافت های حشره متراکم می شوند. ترکیبات قندی استروئیدی در پروانه های بالغ به عنوان عامل بازدارنده شکارچیان می باشد. این ترکیبات برای پرندگان، در صورتی که از این حشرات استفاده کنند، سمی و زیان آور می باشند. متابولیت های ثانویهٔ گیاه همچنین ممکن است به عنوان فرمون ها به وسیلهٔ حشرات، یا به صورت مستقیم و یا بعد از تغییرات اصلاحی، مورد استفاده قرار گیرند. به عنوان مثال پروانه های

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

دانید آلکالوئید پیرولیزیدین جمع آوری شده از ترشحات گیاه را به عنوان پایه ای برای فرمون های جنسی مورد استفاده قرار می دهند. تغییر و اصلاح متابولیت های ثانویهٔ گیاه معمولاً شامل اکسیداسیون است که در فرایند رفع خاصیت سمی آنها اتفاق می افتد. حشرات گیاه خوار غیرتخصصی مانند ملخ ها یا برخی از گونه های پروانه ها به کمک آنزیم های اکسیداز چند منظوره ، قادر هستند از تعداد وسیعی متابولیتهای ثانویهٔ گیاهان رفع سمیت کنند.

گیاهان صرفاً خودشان را محدود به داشتن متابولیت های ثانویه برای مقاصد دفاع بیوشیمیایی بر علیه آفات و عوامل بیماری نمی کنند، بلکه تعدادی از پروتئین های سمی نیز در گیاهان وجود دارند که به نظر می رسد آنها نیز در فعالیت های دفاعی گیاه نقش داشته باشند. موقعی که گیاه در معرض حملهٔ حشرات قرار می گیرد، افزایش تولید پروتئین های دفاعی همراه با افزایش تولید آنزیم های مؤثر در تولید متابولیت های ثانویه مشاهده شده است.

ج- نقش متابولیت های ثانویه در ارتباط متقابل گیاه- مهره داران- پستانداران و پرندگان نیز مانند حشرات می توانند نقش حیاتی در چرخهٔ زندگی گیاهان ایفا کنند. این دسته از موجودات زنده می توانند به عنوان گرده افشان ها یا از بین برندگان بذور، مانند آفات صدمه دهندهٔ گیاهان عمل کنند. گیاهان از متابولیت های ثانویهٔ خود برای جذب و یا دفع

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

انتخابی حیوانات استفاده کامل می کنند. اهمیت متابولیت های ثانویه گیاه در ارتباط متقابل با مهره داران را در اهلی شدن محصولات زراعی بخوبی نمایش داده شده است. در بستر گذشت زمان و کسب تجربه، بشر بتدریج گیاهان حاوی میزان بالای عطر و طعم و رنگدانه های جذاب را انتخاب کرده است و گیاهان حاوی ترکیبات سمی و نامناسب را از چرخهٔ غذایی خود و حیوانات حذف کرده است. همان طوریکه برای حشرات توضیح داده شد، استراتژی شیمیایی مشابهی، برای جذب گرده افشان های مهره دار، به طور عمده گلهای رنگی و معطر، مورد استفاده قرار می گیرد. بسیاری از انواع میوه ها حاوی ترپن های فرار و جذب کنندهٔ حیوانات و ترکیبات معطر، به علاوهٔ ترکیبات دیگری مانند لاکتون ها، آلدئیدها، و الک های مشتق شده از متابولیسم اسیدهای چرب، می باشند. به عنوان مثال لیمونن (شکل شماره ۲٤٦)، یک مونوترپن بوده و ترکیب اصلی مولد بوی موجود در مرکبات می باشد، در حالی که در موز ترکیب فنلی وجنول برای جذب حیوانات مورد استفاده قرار می گیرد. ترکیبات متابولیسم ثانویه همچنین به عنوان شیرین کننده در میوه ها وجود دارند و می توانند مورد استفاده قرار گیرند. به عنوان نمونه مشتق دی هیدروچالکن به دست آمده از نارینجنین (شکل شمارهٔ ۲٤۳) موجود در گریپ فروت، ۵۰۰ برابر شیرین تر ازساکارز است.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

گیاهان اغلب برای جلوگیری از خورده شدن توسط جانوران و دفاع از خود زرادخانهٔ شیمیایی گسترده ای برای دفاع از خودشان استفاده می کنند. یک استراتژی دفاعی معمول در گیاهان، تولید کردن ترکیبات بدمزهٔ دورکنندهٔ جانوران، مانند بسیاری از ترکیبات ازت دار تلخ شامل آلکالوئیدها (شکل شمارهٔ۲٤۹)، می باشد. در برخی از موارد ترکیبات دورکنندهٔ حیوانات که در گیاهان تولید می شوند، به عنوان مواد افزودنی غذای مورد استفاده قرار می گیرند. به عنوان مثال مونوپرن هاو ترکیبات آروماتیک تولید شده در علف های وحشی و ادویه ها به عنوان مواد افزودنی برای اصلاح مزهٔ غذاها مورد استفاده قرار می گیرند. گیاهان همچنین از طیف وسیع ترکیبات سمی برای فراری دادن حیوانات از تغذیهٔ خودشان استفاده می کنند که بسیاری از آنها مزهٔ زننده نیز دارند. ترکیبات سمی، مانند زهر گیاه شوکران که یک آلکالوئید پیپریدین است، ممکن است بلافاصله بعد از هضم توسط حیوان، علائم بیماری حادی ایجاد کند. سایر ترکیبات سمی مانند نورسسکوئیترپن پتاکوئیلوسید که در رویش گاههای سرخس دیده می شود، باعث مسمومیت مزمن، کوری و سرطان در حیوانات اهلی می شوند. ترکیب شیمیایی سافرول که در روغن نوعی درخت امریکایی به نام سسفرس پیدا می شود، در جریان متابولیسم در جگر به یک مادهٔ سرطانزایی قوی تبدیل می شود. ترکیبات ثانویهٔ سمی گیاهان ممکن است در موفقیت تولید مثل پستانداران علف خوار از طریق تولید نوزادان ناقص الخلقه

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

اثر کند. این ترکیبات سمی مانند مصرف آلکالوئیدهای سیب زمینی باعث تغییر شکل جنین در حال رشد (شکل شمارهٔ۲٤۸)، و مصرف چندین نوع ایزوفلاوونوئید موجود در بقولات ، باعث جلوگیری از تخمک گذاری می شوند.

د- نقش متابولیت های ثانویه در رابطهٔ متقابل گیاه- گیاه- گیاهان دارای متابولیت های ثانویهٔ متعددی (به عنوان علف کش و عوامل هشدار دهنده) در برقراری ارتباط با سایر انواع گیاهان می باشند. بسیاری از فرآورده های متابولیسم ثانویهٔ گیاه برای خود گیاه سمی هستند و می توانند برای کنترل رشد سایر گیاهان از گیاه میبان به داخل خاک ترشح شوند، این پدیده را آللوپاتی می نامند. اگر چه گزارشهای زیادی از موارد آللوپاتی در گیاهان منتشر شده است، ولی تعداد معدودی از آنها مورد تأیید قرار گرفته اند. یکی از این موارد که از نظر کشاورزی مهم است ، مرض ناشی از شبدر می باشد. به طوری که بعد از استفاده از شبدر قرمز یا سایر گیاهان تیرهٔ پروانه آسا به عنوان کود سبز، برای افزایش ازت خاک، این موضوع ثابت شده است که رشد سبزیها و گیاهان زراعی در این نوع خاک دچار اشکال می شود. به نظر می رسد این پدیده مربوط به بالا بودن بسیار زیاد غلظت ایزوفلاوونوئیدهای سمی برای گیاهان و فرآورده های حاصل از تجزیهٔ آنها باشد. این ترکیبات در خاک متراکم می شوند و قدرت جوانه زنی و رشد سایر گیاهان را کاهش می دهند. توانایی درختان گردو در جلوگیری از رشد سایر گیاهان در محیط

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

اطرف خود، بسیار معروف است. این درختان، ترکیبی به نـام تـری هیدروکسـی نفتـالین متصل به قند به عنوان یک متابولیت ثانویهٔ به میزان فراوان تولید می کنند. این ترکیـب از برگها و ریشه ای درخت گردو به داخل خاک اطراف درخت نشت مـی کنـد و در آنجـا ابتدا هیدرولیز می شود و سپس اکسید می گردد و به یک نفتوکوئینـون بـه نـام جـاگلون (شکل شمارهٔ۲۵۲) تبدیل می شود. جاگلون برای بسیاری از گیاهان ترکیب سمی است و موقعی که غلظت آن در خاک به $M\ ^{-3}$۱۰ برسد، تعداد کمی از گونه های گیاهی قادر بـه ادامهٔ حیات خواهند بود.

اهمیت متابولیت های ثانویهٔ گیاهی برای انسان

بشر از زمانهای قدیم گیاهان را به عنوان منابع تأمین کننـدهٔ داروهـا، ترکیبـات شـیمیایی مفید، نگهدارنده ها، ترکیبات معطر و رنگدانه ها، مورد استفاده قـرار داده اسـت. قسـمت اعظم این مواد شمیمیایی و ترکیبات متنوع را، متابولیت های ثانویهٔ گیاهـان تشـکیل مـی دهند. علاوه بر این، چوب از سلولز متراکم تشکیل شده است و مشتقات ترکیبـات فنلـی به نام لیگنین، یک مادهٔ ساختمانی قابل استفاده در مصارف متعدد است.

ترکیبات ثانویهٔ تولید شده در گیاهان به طور روز افزون، هم درمصارف خانگی و هم بـه صورت فراورده های پالایش شدهٔ طبیعی، موارد استفادهٔ جدیـد در داروسـازی پیـدا مـی کنند. استفاده از فراورده های طبیعی در داروسازی شاخهٔ اختصاصی جدید در داروسازی

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

به طور فعال در مورد استفاده از عصاره های گیاهی در روشهای طبیعی درمان بیماری که آن را اثنوبوتانی می نامند، تحقیق می کنند. بسیاری از انواع گیاهان دارویی اصلی تاکنون شناسایی شده اند. به عنوان مثال در جوامع مختلف فرهنگی اثر پوست درخت بید در کاهش تب، مورد تأکید قرار گرفته است. اکنون به این نتیجه رسیده اند که پوست درخت بید حاوی غلظت بالای سالیسین است و خواص داریی مشابهی با اسید استیل سالیسیلیک که معمولاً آن را به عنوان آسپیرین می دانند، دارد. آلکالوئیدهای گیاهی نیز بویژه منابع غنی از ترکیبات دارویی هستند. آلکالوئیدهای تروپان به نام هیوسی آمین (شکل شمارهٔ۲٤۷) و اسکوپل آمین که از پیرولیدین ها مشتق شده اند، دارای تعدادی از فعالیت های بیولوژیکی شامل آرام کنندهٔ ملایم ماهیچهٔ می باشند. از نظر تاریخی، هیوسی آمین که به داروی آتروپین معروف است از نوی گیاه خانوادهٔ تاج ریزی به نام بلادن یا بنگ دانه استخراج شده است بلادن که به معنای زن زیباست از زنان دوران رنسانس اروپا گرفته شده است. این زنان از آتروپین موجود در عصارهٔ گیاه تاج ریزی برای انبساط مردمک به منظور افزایش جذابیت اسفتاده می کردند و این ماده هنوز هم در چشم پزشکی مورد استفاده قرار می گیرد. آلکالوئیدهای تروپان مفید هستند و در سطح تجاری هنوز از گیاهان دارویی، ماتنند دوبوزیا جدا می شوند. این گیاه که از گیاهان خانوادهٔ بادمجانیان است نسبتاً براحتی تحت تغییر و اصلاح ساختار ژنتیکی توسط

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

فناوری مهندسی ژنتیک قرار می گیرد. میزان اسکوپل آمین در گیاه بلادن به وسیلهٔ انتقال ژن مولد آنزیم هیوسیامین-٦-بتاهیدروکسیلاز به دست آمده از هیوسیاموس نیجر افزایش یافته است. این آنزیم، هیوسیامین را به ترکیب مفید تر اسکوپل آمین تبدیل می کند. یک نوع آلکالوئید ایزوکوئینولین به نام مرفین که از گیاه خشخاش مولد تریاک جدا می شود، اگر چه اعتیادآور است، ولی به علت اینکه از بین برندهٔ درد است، هنوز به طور معمول مورد استفاده قرار می گیرد. متیلاسیون یا استیلاسیون مرفین منجر به تولید تعدادی از داروهای نیمه سنتیک، مانند کدئین و هروئین می شود آلکالوئیدهای اندول نیز همچین جزو داروهای فعال مهم هستند. استریکنین (شکل شمارهٔ۲۱۸) که به عنوان مهمترین متابولیت در بذور سمی درخت آسیایی جوز المقی یا کچوله موجود است، سمی معروف می باشد ولی در گذشته به عنوان تقویت کنندهٔ اعصاب مورد استفادهٔ قرار می گرفته است. ترکیبات مشتقی، مانند کیواررین و توکسیفرین که از دواستریکنین تشکیل شده اند، ترکیبات فعال موجود در کیورير هستند و به عنوان آرام کنندهٔ قوی عضلات در روشهای جراحی مورد استفاده قرار می گیرند. متابولیت های ثانویهٔ گیاهی همچنین به عنوان تأمین کنندهٔ داروهای ضد سرطان، مفید می باشند. وینکریستین و وینبلاستین که از گروه آلکالوئیدهای اندول هستند در گل تلگرافی ماداگاسکار تولید می شوند و در درمان بیماری سرطان لنفیت یا مرض هوجکین و بیمار لوکیمی مورد استفاده قرار می گیرند.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

بمیاری لوکیمی در اثر نقص فعالیت دستگاههای مولد خون ایجاد شده و سبب ازدیاد مفرط گلبول سفید خون می گردد. به طور تقریب برای تولید ۱ گرم وینکریستین، ۵۰ کیلرم از مواد گیاهی لازم است. به علت اینکه راندمان تولید این ترکیب مهم دارویی از گل تلگرافی بسیار کم است، اشتیاق استفاده از مهندسی ژنتیک برای افزایش تولید این آلکالوئیدها وجود دارد. برای رسیدن به این هدف، کوشش های اولیهٔ، بیشتر به افزایش تولید آنزیم تریپوتوفان دکربوکسیلاز، اولین آنزیم راه متابولیکی تولید این آلکالوئیدها، متمرکز شده است. داروی ضد سرطان مهم دیگری از گیاه سرخدار اقیانوس آرام استخراج شده است.

علاوه بر اهمیت متابولیت های ثانویه در ساختن داروهای گیاهی، شواهد بیشتری نشان می دهند که این ترکیبات در سلامتی عمومی انسان نیز بسیار مهم هستند. برخی از متابولیتهای ثانویه، به طور عمده فلاوونوئیدها و ترکیبات فنلی، به عنوان جلوگیری کننده از اکسیداسیون، گیرندگان انواع فعال اکسیژن، و ممانعت از مسمومیت سلولی در انسان فعالیت می کنند. به نظر می رسد سایر فراورده های متابولیسم ثانویه، مانند گلوکزینولات ها، برای انسان به طور انتخاب برای سلول های آمادهٔ گرفتن سرطان سمی باشند و یا می توانند سیستم داخل ضد سم بدن را، برای اینکه خطر تشکیل سلول های سرطانی را کاهش دهند، تقویت کنند.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

علاوه بر اهمیت بارزی که مشارکت متابولیت های ثانویه در مزه و رنگ مواد غذایی گیاهی خواهند داشت، علاقه مندی زیادی به وجود آمده است تا متابولیت های ثانویه را به عنوان افزودنی های مواد غذایی برای جایگزین کردن ترکیبات سنتتیک، توسعه دهند، بویژه کیفیت نگهدارندگی و ممانعت از اکسیداسیون مشتقات فنیل پروپانوئید، این ترکیبات را به عنوان افزودنی های طبیعی مواد غذایی مطلوب می سازد. تانن های متراکم (شکل شمارهٔ ۲٤۲) و همچنین تانن های هیدرولیز شده (شکل شمارهٔ۲٤۳) هر دو از مدتها قبل برای افزایش نگهداری محصولات طبیعی و صاف کردن محلول ها مورد استفاده قرار گرفته اند. این ترکیبات همچنین به عنوان عوامل تغییر ماهیت دادن و غیرطبیعی کردن پروتئین ها عمل می نمایند. اضافه بر مارکت روغن های روری در مزه، طعم و بوی مواد غذایی همچنین از ترکیبات مهم تشکیل دهندهٔ عطرها نیز به شمار می آیند. روغن های ضروری از گیاهان به روش تقطیر استخراج می شوند.

این موضع ثابت شده است که متابولیت های ثانویهٔ گیاهی در تشخیص اولیهٔ فعالیت های بیولوژیکی مفید بسیار سودمند هستند و متعاقب آن می توانند به کمک شیمی سنتتیک تغیر و اصلاح شوند. نمونهٔ بارز آن را می توان در پیرترین ها ، ترکیبات ترپنی که در گل مروارید تولید می شوند، جستجو کرد. شکل طبیعی ترکیبات پیرترین ها بسیار حساس تر و ناپایدارتر از آن هستند تا بتوانند به عنوان حشره کش های مؤثر مورد

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۵۱۱-۶۶۴۱۲۶۰ تماس حاصل نمایید

استفاده قرار گیرند. با وجود این، بعد از کشف ساختمان پیرترین در دهۀ ۱۹۷۰ میلادی، مشتقات پیرتروئیدی آنها به صورت سنتتیک تولید شدند و در حال حاضر یکی از مهمترین حشره کش های موجود در بازار به حساب می آیند. چنین اکتشافاتی در حال حاضر رو به گسترش می باشند و متابولیت های ثانویۀ گیاهان به علت تنوع فعالیت زیستی خود می توانند در بستر این اکتشافات جدید باقی بمانند. گیاهان کماکان یک منبع غنی از داروها و ترکیبات شیمیایی جدید به حساب می آیند.

www.kandoocn.com
www.kandoocn.com
www.kandoocn.com