

ساختمان و عملکرد لیزوزوم و میکروبادی

اطلاعات ما راجع به ساختمان و عمل لیزوزومها و میکروبادیها نسبت به بقیه ارگانل های سلولی بسیار جدید و در سنوات اخیر کسب شده است. اگر چه اجسام کوچک گوناگون موجود در سلولهای گیاهی جانوری به اسامی متفاوتی از قبیل میکروبادی و سیتوزوم نامیده می شدند و لی تنوع ساختمان و عمل آنها تا دهه ۱۹۵۰ شناسایی نشده بود. کشف لیزوزوم و میکروبادیها در خلال دهه ۵۰ را می توان در رابطه با تکامل روشهای میکروسکوپ الکترونی و جزء جزء کردن و تفکیک عناصر سلولی دانست. در عصر حاضر لیزوزومها به عنوان یک ارگانل مستقل شناسایی شده در صورتی که پراکسیزومها و گلی اکسیزومها (Peroxisome and glyoxysome) و ارگانل های وزیکولار دیگری مربوط به آنها می شوند. جمعاً میکروبادی نامیده می شوند.

وجود لیزوزوم اولین بار در اوایل دهه پنجاه توسط دیدو Christian de Duve و همکارانش پس از یک سری آزمایشات مفصل به اثبات رسید. این آزمایشات برای مشخص نمودن محل های درون سلولی دو آنزیم به نامهای گلوکز-۶- فسفاتاز و اسید فسفاتاز طراحی شده بود. هموژنات بافت کبد را توسط سانتریفوژ تمایزی به جزء های هسته ای، میتوکندریایی، میکروزومی و سیتوپلاسمی تفکیک نمودند و هر کدام از این قسمت ها را برای مشخص نمودن محتویات آنزیمی آن مورد آزمایش قرار

دارند. در مورد گلوکز -۶- فسفاتاز آزمایشات به وضوح مشخص نمود که این آنزیم

به ذراتی که با جزء میکروزومی رسوب می نمایند باند شده است، ولی در مورد اسید

فسفاتازها در ابتدا استنباط مشخصی را مقدر نمی ساخت به خاطر اینکه؛

(۱) فعالیت اسید فسفاتاز در صورتی که هموژنات با همگن ساز یا هموژنیزر

(homogenizer) به آرامی تهیه شده باشد یک دهم زمانبست که برای تهیه

هموژنات از روشهای قوی تری، نظیر به کارگیری مخلوط کن، استفاده نماییم.

(۲) کل فعالیت آنزیمی جزءهای جدا شده پس از سانتیفیوژ تمایزی دو برابر

فعالیت هموژنات اصلی بود و

(۳) پس از چند روز نگهداری در فریزر، فعالیت آنزیمی کل هموژنات و همچنین

فعالیت جزءهای جدا شده، علی الخصوص جزء میتوکندریایی افزایش قابل

ملاحظه‌ای را نشان می داد. این نتایج در جدول ۱-۸ خلاصه شده است.

جدول ۱-۸ فعالیت آنزیمی اسید فسفاتاز در جزءهای سانتریفیوژی بافت کبد که توسط سانتریفیوژ

تمایزی تهیه شده اند.

	فعالیت اسید فسفاتاز (۱)	
جزء مورد آزمایش	قبل از ذخیره کردن در فریزر	بعد از ذخیره کردن بمدت ۵ روز
کل هموژنات	۱۰	۸۹
جزء هسته‌ای	۲	۱۰
جزء میتوکندریایی	۷	۴۶
جزء میکروزومی	۶	۱۰
جزء محلول	۶	۹

(۱) مقدار فسفات آزاد شده، به میکروگرم در مدت ۲۰ دقیقه

این مشاهدات زمانی توجیه گردیدند که دید و همکارانش نشان دادند که فعالیت اسید فسفاتاز محدود به ذرات قابل رسوبی می باشد که غشاء محدود کننده آنها مانع دستیابی سوبسترا به اسید فسفاتاز می گردد .

صرفاً زمانی که این غشاهای محدود کننده پاره شوند و اسید فسفاتاز از ذرات آزاد گردد فعالیت آنزیمی مشخص و ظاهر می شود . این امر زمانی میسر می گردد که برای تهیه هموژنات ، بافت را به وسیله مخلوط کن شدیداً خرد نماییم ، در صورتی که استفاده از هموژنیز تنها باعث انهدام ۱۰ درصد از ات محتوی اسید فسفاتاز شده ، و فعالیت پایین آنزیمی را سبب می گردد .

در ابتدا دید و همکارانش موفق به تشخیص این مسئله که آنزیم با یک گروه مشخصی از ذرات سلولی در ارتباط می باشد نشدند ، بلکه بر مبنای افزایش فعالیت آنزیمی جزء میتوکندریایی چنین تصور می کردند که اسید فسفاتاز بایستی در میتوکندریها وجود داشته باشد . بهر حال ادامه مطالعات در اوایل دهه پنجاه که در آن جزء میتوکندریایی را توانستند به چندین زیرجزء دیگر تقسیم نمایند مشخص ساخت که اسید فسفاتاز به گروه خاصی از ویزکولهای سلولی که جدا از میتوکندریها می باشند مربوط بوده است .
مقارن با این وقایع چهار نوع دیگر از هیدرولازهای اسیدی به نامهای بتا - گلوکورونیداز (β -glucuronidase) ، کاتپسین (Catepsin) ، اسید ریبونوکلیاز (acid ribonuclease) و اسید دی اکسی ریبونوکلیاز (acid

(deoxyribonuclease) کشف گردیدند که همگی به نحو یکسانی با اسید فسفاتاز

در جزء های سانتریفیوژی توزیع شده بودند.

بنابراین ۵ آنزیم هیدرولیتیک که همه دارای pH مطلوب اسیدی بوده و بر روی

سوبستراهای کاملاً متفاوت اثر می گذاشتند همگی در یک گروه از ذرات سلولی یافت

شدند بر مبنای اثرات «لیز» کنندگی (lytic effects) تمامی این آنزیمها، دید و نام

لیزوزوم را بر روی آنها نهاد. متعاقباً تعداد زیادی از آنزیمهای دیگر در لیزوزومها از

قبیل پروتئینها، پلی ساکاریدها، اسیدهای نوکلئیک و لیپیدها در سلول بودند (جدول

۸-۲)

نکته جالب اینکه دید و موجودیت لیزوزومها را به طور کامل بر مبنای مطالعات

بیوشیمیایی تشخیص داد ولی در سال ۱۹۵۵ یکی از همکاران وی به نام نیکوف

(Noviloff) جزء سانتریفیوژی غنی از اسید فسفاتاز را با میکروسکوپ الکترونی

گذاره مطالعه نمود و اولین ثبوت مورفولوژیکی که وجود لیزوزومها را جدای از

میتوکندریها به اثبات می رسانید را ارائه نمود.

در سالهای اخیر، متدهای پیچیده سانتریفیوژی برای بدست آوردن جزءهایی با درصد

لیزوزم بسیار بالا به کار گرفته شده اند. با سانتریفیوژ تمایزی، جزء های لیزوزومی

همیشه محتوی مقادیری میتوکندری نیز می باشند. اگرچه میانگین ضریب رسوب

میتوکندریها بیشتر از لیزوزومها است، ولی میتوکندریها بنابه اندازه متفاوتی که دارند،

انواع کوچکترشان الزاماً همراه لیزوزومها رسوب می نمایند . ضریب رسوب پراکسی زومها است ، ولی میتوکندریها بنا به اندازه متفاوتی که دارند ، انواع کوچکترشان الزاماً همراه لیزوزومها رسوب می نمایند . ضریب رسوب پراکسی زومها تقریباً مشابه لیزوزومها رسوب می نمایند. ضریب رسوب پراکسی زومها تقریباً مشابه لیزوزومها می باشد و در بافت هایی که پراکسی زوم نیز وجود دارد ، جداسازی جزء لیزوزومی به طور خالص تقریباً غیر ممکن است و حتماً مقداری پراکسی زوم نیز با آن مخلوط می شود. با به کارگیری سانتریفیوژ شیب غلظت هموزنی در مراحل آخر جداسازی ، موفقیت‌های بیشتری در امر بدست آوردن جزء خالص تر لیزوزومی حاصل شده است ، زیرا دانسیته تعادل لیزومها (1.22 g/cm^3) ، میتوکندریها (1.19 g/cm^3) و پراکسی زومها ($1.23-1.25 \text{ g/cm}^3$) در شیب سوکروز به مقدار جزئی با هم تفاوت دارند . تمامی روشهای شیب غلظت که برای جداسازی لیزومها مورد استفاده قرار می گیرند ، بر مبنای تکنیکی است که توسط اشنیدر (W.C.Schneider) ابداع گردیده ، که بر حسب مورد با تغییرات مقتضی به کار گرفته می شوند (شکل ۱-۸) در این روش اکثر میتوکندریها در منطقه 1.19 g/cm^3 متوقف می گردند. در صورتی که لیزومها در منطقه 1.22 g/cm^3 تشکیل نوار مستقلی را می دهند .

خالص ترین لیزوزومها از بافت های جانوری که قبلاً توسط تریتون WR-1339 ، دکستران (Dextran) و توروتراست (Thorotrast) تیمار شده اند قابل دستیابی می

باشند. مقادیر زیادی از این ترکیبات سریعاً توسط لیزوزمهای سلولی جذب شده
ودانسیته آنها را به نحو قابل ملاحظه‌ای تغییر می دهد. برای مثال، جذب تریتون
WR-1339 میانگین دانسیته لیزوزمها را از $1/22$ به $1/10$ کاهش می دهد. نکته
جالب توجه این است که، اگرچه دانسیته لیزوزمها پس از کاربرد تریتون به نحو
مؤثری کاهش می یابد، اندازه آنها بزرگتر می شود که در نتیجه آن لیزوزمهای حاوی
تریتون دارای ضریب رسوبی همانند لیزوزومهای نرمال ولی دانسیته کمتر می گردند.
چون آنزیمهای لیزوزومی توسط غشایی محصور بوده، و فقط در صورت پاره شدن
این غشاء می توانند بر روی سوبسترا اثر بگذارند، لیزوزوم هستند معمولاً قبل و بعد از
کاربرد روشهایی که به شکسته شدن غشاء لیزوزومها منجر گردد آنها را در مجاورت
سوبسترای مناسب قرار می دهند. چون اکثر سوبستراهای هیدرولازهای لیزوزومی قادر
به عبور از غشاء آن نبوده، بنابراین لیزوزومها تا زمانی که سالم باشند فعالیت نداشته
ولی با بکارگیری روشهایی از قبیل سونیفیکاسیون، انجماد و ذوب کردنهای پی در پی،
اضافه نمودن ترکیبات لیزکننده مانند، نمکها، دیجیتونین، تریتون X-100 و... غشاء
محدود کننده آنها پاره شده و محتویات آنزیمی آنها آزاد می گردد. در این شرایط اگر
سوبسترای اضافه نماییم سریعاً هیدرولیز می گردد.

ساختمان و شکل لیزومها

لیزومها از نظر ساختمانی ناهمگن بوده و اندازه و مورفولوژی بسیار گوناگون و متفاوتی را دارا می باشند و به همین دلیل شناسایی لیزومها صرفاً بر مبنای معیارهای مورفولوژیکی مقدور نمی باشد. دید و نوپکوف جزءهای سانتریفیوژی غنی از لیزوم را با میکروسکوپ الکترونی مطالعه نمودند و ذراتی که گمان می رفت لیزومها باشند را به اندازه یک میتوکندری کوچک دیدند که قطری برابر $0/1$ تا $0/8$ میکرون داشته و توسط یک غشاء احاطه شده بودند و تاحدودی متراکم نسبت به الکترون به نظر می رسیدند، شناسایی لیزومها در مقاطع سلولی کاریست به مراتب مشکل تر زیرا ارگانل های کوچک متراکم دیگری نیز یافت می شوند که توسط یک غشاء محصور شده اند.

جدول ۲-۸- بعضی از آنزیمهای موجود در لیزوزومها

سوستر	آنزیم
	پروتنازها و پپتیدازها
پروتئینها و پپتیدهای گوناگون	کاتپسین E,D,C,B,A
کلاژن	کلاژناز
آریل آمیدها	آریل آمیداز
پپتیدها	پپتیداز
	نوکلئازها
RNA	اسید ریبونوکلئاز
DNA	اسید دی اکسی ریبونوکلئاز
	فسفاتازها
مونواسترهای فسفات	اسید فسفاتاز
اولیگونوکلئوتیدها ، فسفودی استرها	فسفودی استراز
فسفاتید یک اسیدها	فسفوتیدیک اسید فسفاتاز
آنزیمهای اثر کننده بر روی زنجیره های کربوهیدراتی گلیکوپروتئینها و گلیکولپیدها	
بتا - گالاکتوزیدها	بتا- گالاکتوزیداز
استیل هگزوآمینیدها ، سولفات هپارین	استیل هگزوزآمینیداز
بتا- گلوکزیدها	بتا - گلوکزیداز
گلیکوژن	آلفا- گلوکزیداز
آلفا- مانوزیدها	آلفا - مانوزیداز
مشتقات سیالیک اسید	سیالیداز
آنزیمهای اثر کننده بر روی گلیکوزآمینوگلیکان	
موکوپلسی ساکاریدها ، دیواره سلولی باکتریها	لیزوزیم
هیالورونیک اسید ، کندروئیتین سولفات	هیالورونیداز
پلی ساکاریدها، موکوپلی ساکاریدها	بتا- گلوکورونیداز
آریل سولفاتها ، سولفات سربروزید ، کندروئیتین سولفات	آریل سولفاتاز B,A
آنزیمهای اثر کننده بر روی لیپیدها	
لسیتین ، فسفاتیدیل اتانول آمین	فسفولیپاز
استرهای اسید چرب	استراز
اسفنگومیلین	اسفنگومیلیناز

کاربرد روشهای سیتوشیمیایی در سطح میکروسکوپ الکترونی که در آن لیزوزومها بر مبنای محتویات آنزیمی آنها شناسایی می شوند بسیار معتبرتر می باشد. در میان این روشها، روشی که گموری (Gomori) در سال ۱۹۵۲ ارائه نموده قابل توجه می باشد و لیزوزومها را بر مبنای وجود مقادیر زیاد اسید فسفاتاز آنها شناسایی می نماید و روش گسوری بافتی را که باید مورد آزمایش قرار گیرد در محیطی با pH معادل ۵ و بتا - گلیسروفسفات (β -glycerophosphate) که سوبسترای برای اسید فسفاتازیم باشد و یک نمک سرب مانند نترات سرب انکوبه می نمایند فسفاتی که به طریقه آنزیمی از سوبسترا داشته می شود با یونهای سرب ترکیب شده و فسفات سرب که غیر محلول می باشد را تشکیل داده که در محل فعالیت آنزیم (داخل لیزوزوم) رسوب می نماید. چون فسفات سرب نسبت به الکترون متراکم می باشد، لذا در زیر میکروسکوپ الکترونی لیزوزومها به صورت اجسام تیره گرانولار دیده می شوند (شکل ۲-۸) برای شناسایی بامیکروسکوپ نوری از سولفید آمونیوم استفاده می شود تا فسفات سرب را به سولفید سرب تبدیل نماید که به صورت تیره قابل مشاهده می باشد.

چندین حالت مختلف لیزوزومی در سلولها شناسایی شده اند که عبارتند از:

۱- لیزوزوم اولیه (*Primary lysosome*)

۲- لیزوزوم ثانویه (*secondary lysosome*)

۳- اجسام رسوبی یا پس مانده (*residual bodies*)

شکل ۱-۸- مراحل جداسازی لیزوزومها که در آن روشهای ساتریفیوژ تمایی و شیب غلظت به طور توأم به کار گرفته شده است

لیزوزومهای اولیه - به این گروه از لیزوزومها پروتولیزوزوم (*protolysosme*) هم

گفته می شود و ارگانل هایی هستند که توسط یک غشاء محصور بوده و تازه از قسمت

ترانس-گلژی جدا شده اند. اگرچه اندازه آنها متفاوت می باشد ولی لیزوزوم اولیه

تیبیک در حدود ۱۰۰ نانومتر قطر داشته و ذراتی دست نخورده می باشند بدین معنی که

آنزیمهای آنها هنوز در واکنش های هیدرولیتیک شرکت نکرده اند.

لیزوزو ثانویه - دونوع متفاوت از لیزوزومهای ثانویه را می توان شناسایی نمود

۱- واکوئولهای هترو فاژیک (*heterophagic vacuoles*) که به هترو لیزوزوم یا

فاگولیزوزوم نیز مرسوم می باشند و

۲- واکوئولهای اتوفاژیک که اتولیزوزوم نیز نامیده می شوند. واکوئولهای

هتروفاژیک به وسیله اتصال لیزوزوم اولیه با واکوئولهای سیتولاسمی که حاوی

مواد خارج سلولی بوده و توسط یکی از انواع متنوع پروسه های آندوسیتوزی

به داخل سلول راه یافته اند، تشکیل می گردد.

شکل ۲-۸- فتومیکروگراف الکترونی از گروهی که از لیزوزمها، این گروه های لیزوزومی اغلب در نزدیکی میتوکندریها مشاهده می گردند .

پس از اتصال هیدرولازهای لیزوزوم اولیه به داخل آندوزوم ترشح شده و باعث هضم محتویات آنها می گردد واکوئولهای اتوفازیک حاوی اجزایی می باشند که از سیتوپلاسم خود سلول جدا گشته اند و ممکن است شامل میتوکندریها، میکروبادیها و قطعات شبکه آندوپلاسمی صاف و خشن باشند. هضم ارگانل های سلولی یک پدیده طبیعی است که در خلال رشد و ترمیم و علی الخصوص در بافت های در حال تمایز، رایج و متداول می باشند.

واکوئولهای اتوفازی که محتوی میتوکندیهای نیمه هضم شده می باشند در شکل ۳-۸ نشان داده شده اند پس از تشکیل واکوئولهای هتروفازیک و اتوفازیک هضم آنزیمی سریعاً شروع می گردد و همانطوری که هضم ادامه می یابد به خاطر تغییرات حاصله، لیزوزوم ثانویه در این مرحله به صورت واکوئول هضمی (*digestive vacuole*) شناسایی می گردد.

اجسام رسوبی

بعضی از موادی که توسط آندوستوز به داخل سلول راه یافته و هضم نشده اند و قسمتهایی از ارگانل هایی که اتوفاگوسیتوزه شده ولی هضم نشده اند در واکوئولهای هضمی باقی می مانند و تشکیل اجسام رسوبی، یا تلو لیزوزوم (*telolysosomes*) یا اجسام متراکم (*dense bodies*) را می دهند. اجسام رسوبی معمولاً بزرگ، نامنظم در شکل و کاملاً متراکم نسبت به الکترون می باشند و بقایای هضم نشده غالباً به شکل لایه هایی از غشاء، دانه ها و توده های بی شکل دیده می شوند (شکل ۴-۸) اجسام رسوبی یا پس مانده معمولاً فعالیتهای هیدرولیتیکی از خود نشان نمی دهند.

نحوه تشکیل شدن و عمل لیزوزومها

آنزیمهای لیزوزومی به تجزیه متابولیتها در سلولها اشتغال داشته و در واکنشهای سنتزی و انتقالی سلول شرکت ندارند. لیزوزومهای اولیه از قسمت ترانس دستگاه گلژی منشاء می گیرند و به صورت وزیکولهایی از آن جدا می گردند. این وزیکولها ممکن است دارای غشاء صاف و یا پوشش دار باشند و دارای قطری برابر ۵۰ تا ۱۰۰ نانومتر هستند. پس از جدا شدن آنها از ترانس - گلژی پوشش کلاترینی وزیکولها از بین می رود. آنزیمهای لیزوزومی در سیتوزول توسط ربوزومهای متصل به شبکه آندوپلاسمی (به طوری که قبلاً شرح داده شد) سنتز می گردند و مقداری از آنها در لومن شبکه آندوپلاسمی آزاد می گردند و تعدادی نیز به صورت متصل به غشاء آن باقی

می مانند و پس از این مرحله پروتئینهای لیزوزومی توسط وزیکولهای انتقالی کوچک و یا احتمالاً به واسطه ارتباط مستقیم از طریق سیسترنها مقدور می گردد به دستگاه گلژی انتقال می یابند . در آنجا پس از عبور از یکایک سیسترنهای دستگاه گلژی ، پردازش و تغلیظ و بسته بندیهای لازم بر روی آنها انجام می پذیرد سپس هیدرولازها از قسمت ترانس دستگاه گلژی به صورت لیزوزومهای اولیه آزاد می گردند .

این فرآیند به طور شماتیک در شکل ۵-۸ نشان داده شده است که بر مبنای مطالعات انجام گرفته بر روی بافتهای گوناگون طراحی شده است . این پروسه دقیقاً یادآور تشکیل دانه های ترشحي زیموژن توسط دستگاه گلژی می باشد . به خاطر ارتباط تنگاتنگی که بین دستگاه گلژی، **ER** و لیزوزومهای اولیه وجود دارد ، مناطقی از سلول که محتوی این ارگانل ها می باشند به کمپلکس **GERL** شناخته می شوند که مخفف عبارت **Gol- Endoplasmic Reticulum Lysosome** میباشد .

نحوه سنتز آنزیمهای لیزوزومی و مکانیزمی که توسط آن ریوزومها برای تولید این گونه پروتئینها به شبکه آندوپلاسمی اتصال می یابند از طریق همان فرضیه راهنما می باشد که قبلاً شرح داده شده است . تمامی آنزیمهای لیزوزومی گلیکوپروتئین می باشند و گلیکوزیلاسیون اولیه (**Core glycosylation**) در خلال سنتز و درون لومن **RER** انجام می پذیرد و پس از انتقال به دستگاه گلژی پردازشهای نهایی در آنجا صورت می پذیرد . با به کارگیری روشهای هیستوشیمیایی می توان آنزیمهای لیزوزومی را

دردستگاه گلژی شناسایی نمود ، که البته موید این مسئله می باشد که این گونه آنزیمها تمامی سیستمهای دستگاه گلژی را طی می نمایند . قسمت کربوهیدراتی آنزیمهای لیزوزومی حاوی مانوز -۶- فسفات که قندی غیر متداول است می باشند و مطالعات اخیر نشان داده که غشاء گلژدارای رسپتورهای ویژه‌ای برای مانوز-۶- فسفات می باشد تصور بر این است که این رسپتورها نقش مهمی را در انتقال هیدرولازهای لیزوزومی به لیزوزومهای اولیه تازه تشکیل شده ایفا می نمایند .

هتروفازی :

مواد خارج سلولی که توسط عمل آندوسیتوز به صورت واکوئولهایی که آندوزوم نامیده می شوند به داخل سلول راه مییابند ممکن است بعداً بدون تغییر به وسیله عمل آگروسیتوز از سلول دفع گردند و یا با یک یا چند لیزوزوم اولیه ادغام گردند. هضم اینگونه مواد آندوسیتوزه شده راهتروفازی می نامند (شکل ۵-۸) به صورت تجربی اگر موادی مانند فریتین یا هموگلوبین را (که بواسطه وجود آهن در زیر میکروسکوپ الکترونی قابل رویت باشند) در محیط سلول قرار دهیم به داخل کشیده شده و بعداً در لیزوزومهای ثانویه قابل تشخیص می باشند کوهن (*Cohn*) وبنسون (*Benson*) از لوسین نشان دار برای ردیابی سرنوشت هیدرولازهای تازه سنتز شده استفاده نمودند آنها دریافتند که اگر سلولها در سرم خون انکوباته گردند ، فعالیت پینوسیتوزی به نحو چشمگیری افزایش می یابد . مطالعات اتورادیوگرافی مشخص نموده که هیدرولازهای

نشان دار البته در منطقه گلژی و بعداً درون وزیکولهای پینوسیتوزی یا انروزومها آشکار می گردند . این مشاهدات نظریه ای را که دال بر ایجاد لیزوزوم ثانویه ادغام آندوزوم و لیزوزوم اولیه می باشد را استحکام می بخشد نتیجه دیگری که این دونفر بدان دست یافتند این بود که سرعت تولید و سنتز هیدرولازها، بستگی به فعالیتهای آندوسیتوزی سلول دارد و بنابراین تولید لیزوزوم اولیه به وسیله میزان آندوسیتوز تنظیم می گردد. در بعضی از سلولها چندین لیزوزوم اولیه کوچک ممکن است به یک آندوزوم بزرگ اتصال یابند و در بعضی دیگر یک لیزوزوم اولیه بزرگ با چندین آندوزوم کوچک ادغام گردد. محتویات لیزوزوم ثانویه در طول زمان به نحو قابل ملاحظه ای تغییر می یابد زیرا؛

(۱) محتویات آن به طریق آنزیمی تجزیه می گردد.

(۲) مواد جدید به واسطه ادغام آندوزومهای اضافی وارد میگردند

(۳) هیدرولازهای لیزوزوم ثانویه به مواد آندوسیتوزه شده را شکسته و تجزیه نموده و

مواد گوناگون مفیدی از قبیل اسیدهای آمینه ، قند و بعضی مواد زاید و

بلااستفاده را تولید می نمایند . عقیده بر این است که مواد مفید و قابل استفاده

از طریق غشاء لیزوزومهای ثانویه وارد سیتوپلاسم شده و در متابولیسم سلولی

شرکت می نمایند . این انتقال ممکن است از طریق انتشار ، حمل فعال و یا

تسهیل کننده انجام پذیرد و نهایتاً زمانی که هضم و جذب به اتمام رسید تنها

نمایای مواد و آنزیمهای تغییر ماهیت یافته درواکوئل باقی می ماند که از این

زمان به بعد آنها را اجسام رسوبی یا پس مانده می نامند . در بسیاری از سلولها

اجسام رسوبی به غشاء سیتوپلاسمایی اتصال یافته و مواد خود را توسط پدیده

اگروسیتوز به بیرون می ریزند (شکل ۵-۸) در بعضی از سلولها و

خصوصاً انواع متعلق به ارگانیزمهای عالی تر اجسام رسوبی در سیتوپلاسم

تجمع یافته و ازدیاد حجم و اندازه آن باعث دخالت در امور؟؟؟ سلولی گشته

که نهایتاً به مرگ سلول منتهی می گردد.

اتوفاژی - طی این فرآیند قطعاتی از اجزاء سلول جدا گشته و توسط لیزوزومها هضم

می گردند. این فرایند ، که جزئی از فعالیت های طبیعی سلول محسوب می گردد، در

بافت هایی از موجود که در حال تحلیل و یا بازگشت به حالت اولیه خود (پس از

یک دوره فعالیت شدید) می باشند بسیار چشمگیر است . برای مثال متامورفوز

درحشرات و تغییرات رحم پس از وضع حمل در پستانداران را می توان قید نمود .

واکوئولهای اتوفاژی که محتوی ارگانل های نیمه تجزیه شده ای از قبیل میتوکندری،

شبکه آندوپلاسمی ، میکروبادیها ، ذرات گلیکوژن و بقیه ساختارهای سیتوپلاسمی

می باشند مکرراً در حین مطالعه مقاطع بافتی به وسیله میکروسکوپ الکترونی مشاهده

شده اند . مثلاً اتوفاژی باعث تجدید و تعویض مداوم میتوکندریها در بافت کبد می

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoo.cn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۶۶۴۱۲۶۰-۵۱۱ تماس حاصل نمایید

گردد به طوری که نیم عمر آنها در حدود ده روز تخمین زده شده و بنابراین از بین

رفتن یک میتوکندری در هر سلول کبدی در پانزده دقیقه انجام می پذیرد.

توزیع لیززومها

از زمان کشف اولیه آنها در سلولهای کبدی پستاندارد، لیزوزومها در بسیاری از

سلولهای بافت های متفاوت شناسایی شده اند، از جمله آنها حشرات، بی مهرگان

دریایی، ماهیها، دوزیستان، خزندگان، و پرندگان را میتوان نام برد (جدول ۳-۸)

جدول ۳-۸ - سلولها و بافت‌هایی که دارای لیزوزوم می باشند .

پروتوزوآ	بافت‌های جانوری
آمیب	کبد
کامپانلا	کلیه
تتراهیمننا	سلولهای عصبی
پارامسی	مغز
اوگلنا	سلولهای پوششی روده
گیاهان	سلولهای پوشش ریه
تخم پیاز	سلولهای پوشش رحم
جوانه ذرت	ماکروفازهای کبد ، طحال ، مغز استخوان
جوانه تنباکو	و بافت پیوندی
سلولهای کشت بافت	غده تیروئید
سلولهای هلا	غده آدرنال
فیبروبلاستها	استخوان
مونوسیتها	مثانه
ماکروفازها	رحم
سلولهای جوجه	تخم‌دانها
لنفوسیتها	خون (لوکوسیتها و پلاکتها)

لیزوزومها خصوصاً در سلولهای پوششی ارگانهای جذبی ، ترشحی ، و دفعی به وفور

یافت می شوند و همچنین در سلولهای پوششی روده ، ریه ، استخوان ، طحال و کبد (

نیز تعدادشان رقم بالایی را دارا می باشد .

سلولهای ماهیچه‌ای یا سلولهای آسینی لوزالمعده دارای تعداد اندکی لیزوزوم میباشند .

لیزوزومها به وسیله بعضی از سلولها (سلولهای هلا، مونوسیت ها، لنفوسیت ها و...)

در محیط کشت تولید می گردند .

واکوئولهای بزرگ بسیاری از اعمالی که آنها انجام می دهند با لیزوزومهای سلولهای جانوری مشترک نمی باشند. بعضی از اعمال لیزوزومی در جدول ۴-۸ خلاصه شده است.

لوکوسیت ها و خصوصاً گرانولوسیت ها غنی از لیزوزوم می باشند که به نقش فیزیولوژیکی آنها به عنوان تصفیه کنندگان خون از میکروارگانیزم ها و ذرات خارجی دیگر مربوط می باشد. متعاقب فاگوسیتوز شدن یک باکتری توسط لوکوسیت، تعداد زیادی از لیزوزومها با واکوئول آندوسیتوزی که محتوی میکروارگانیزم می باشد ادغام شده و هضم آن را آغاز می نمایند. لیزوزومهای لوکوسیت های گرانولار، بزرگ بوده و به راحتی با میکروسکوپ نوری قابل مشاهده می باشند. زمانیکه محتویات لیزوزومی این گونه لوکوسیت ها اتمام یابد سلول خواهد مرد.

واکوئولهای گیاهی

بسیاری از سلولهای گیاهی دارای یک یا چند واکوئول (شکل ۳۰-۱ را ببینید) بوده که بعضی از خواص لیزوزومها را دارا می باشند. در سلولهای نابالغ گیاهی و یا انواعی که تقسیم زیادی دارند واکوئولها بسیار کوچک هستند همزمان با بلوغ سلول واکوئولها نیز به هم می پیوندند تا ساختارهای بزرگتری را به وجود آورند که ممکن است تا ۸۰ درصد فضای سلول را اشغال نمایند.

غشایی که واکوئول سلول گیاهی را محصور مینماید تونوپلاست (*Tonoplast*) نامیده می شود و این واکوئولها همانند لیزوزومها محتوی انزیمهای هیدرولیتیک می باشند علاوه بر این ، موادی نظیر قندها، نمکها ، اسیدها و عناصر نیتروژن دار مانند آلکالوئید و رنگیزه های آنتوسیانین نیز از محتویات این واکوئولها به شمار می آیند . *pH* واکوئولهای گیاهی زمانی که مقادیر زیادی از مواد الکالین در آنها ذخیره شده باشد به ۹ یا ۱۰ می رسد و در صورت تجمع اسیدها نظیر سیتریک، اگزالیک و تارتاریک امکان نزول آن تا ۳ نیز وجود دارد .

واکوئولهای گیاهی ، ارگانل های مهمی در عمل تورم سلول می باشند . این پدیده باعث استحکام دادن به هریک از سلولها و همچنین برگها و قسمتهای جوان تر گیاه می گردد . تجمع آب در واکوئولها در اثر پدیده اسمز باعث متورم شدن واکوئل و فشار آوردن به سیتوپلاسم و دیواره سلولی می گردد . زمانیکه کمبود آب وجود داشته باشد این تورم کاهش یافته که پژمردگی و پلاسیدگی گیاهرا به دنبال خواهد داشت ..

جدول ۴-۸- بعضی از اعمال لیزوزمها

۱- نقش هضمی که در تغذیه پروتوا دارند
۲- نقش هضمی از طریق عمل اتوفاژی در بعضی از شرایط نامناسب محیطی برای تغذیه جاندار
۳- لیزو تجزیه ارگانل ها در خلال تمایز سلولی و متامورفوز
۴- تصفیه قسمت‌های زائد، فرسوده، آسیب دیده و همچنین پروتئینهای تغییر ماهیت یافته
۵- نابود کردن اريتورسیت های مسن و سلولهای مرده
۶- دفاع در مقابل باکتریهای مهاجم و ویروسها توسط ماکروفاژهایی که در جریان خون وجود دارند
۷- حل کردن لخته های خونی ایجاد شده
۸- کراتینی کردن پوست
۹- ترشح هیدرولازها توسط اسپرم برای نفوذ به داخل سلول تخم در خلال عمل لقاح
۱۰- هضم زرده در طی رشد جنینی

لیزوزومها در باکتریها

اگرچه باکتریها دارای لیزوزوم نمی باشند ولی انواع هیدرولازها در فضای بین غشاء پلاسمایی و دیواره سلولی آنها وجود دارد. این هیدرولازها به وسیله ریبوزومهایی که به غشاء پلاسمایی اتصال دارند سنتز شده و از طریق آن آزاد می گردند. هیدرولازهای باکتریایی نقش هضمی داشته و سوبستراهای مرکبی که در محیط سلول وجود دارد را تهیه می نمایند. این هیدرولازها رد اسپورزایی و اتلیز نیز شرکت دارند فرآیند اتولیز اگر چه سلولی که درگیر در این عمل می باشد را نابود می نماید. ولی در کل برای جمعیت باکتریایی بسیار نافع است زیرا امکان بقای تعداد کمی در یک شرایط نامناسب محیطی فراهم می گردد. تا خوردگیهای غشاء پلاسمایی باکتری بد داخل که محتوی مواد

خارجی و هیدرولازها بوده می توانند به عنوان یک ارتباط تکاملی با لیزوزمهای جانوری

و گیاهی در نظر گرفته شود. /

تنظیم تولید لیزوزومها

همان طوری که قبلاً توضیح داده شد، مکانیزم تشکیل لیزوزومهای اولیه دقیقاً قابل مقایسه با سنتز پروتئینهای ترشحی می باشد محتویات لیزوزومهای اولیه در آندروزومهایی که محتوی مواد خارج سلولی هستند ریخته می شود. این مکانیزم شبیه ترشح است با این تفاوت که فضایی که مواد ترشحی در آن ریخته می شود به داخل سلول کشیده شده است. در سلولهای ترشحی تولید محصولات جدید ترشحی بوسیله مکانیزم فیدبک تنظیم می گردد که در آن خود ترشح به عنوان محرکی برای تهیه مواد ترشحی اضافی عمل می نماید. آزمایشات کوهن و بنسون که در بالابدان اشاره شد رابطه ای که بین آندروسیتوز و سنتز آنزیمهای لیزوزومی وجود دارد را نشان می دهد. بنابراین چنین پیشنهاد شده است که عبور وزیکولهای آندوسیتوزی از مناطق گلژی در سلول باعث آزاد شدن تعدادی لیزوزوم اولیه می گردد و این خود سنتز هیدرولازهای اسیدی جدیدی را القاء می نماید.

محل استقرار و اثر آنزیمهای لیزوزومی

بسیاری از آنزیمهای لیزوزومی زمانی که این ارگانل ها بطریقه فیزیکی یا شیمیایی پاره شوند در محیط اطراف آزاد می گردند این گونه آنزیمها که به سهولت نیز قابل

استخراج می باشند در داخل ارگانل قرار دارند بقیه هیدرو لازهای لیزوزومی که استخراج آنها با سختی زیادی عملی می گردد جزء پروتئین های غشایی لیزوزومی می باشند. بعضی از آنزیمهای شناخته شده لیزوزومی در جدول ۲-۸ لیست شده است.

تمامی سوبستراهای آنزیمهای لیزوزومی پلیمر ویاترکیبات پیچیده ای از قبیل پروتئینها، اسید های نوکلئیک ، پلی ساکاریدها، زنجیره های هیدروکربنی گلیکوپروتئینها و گلیکولیپیدها، لیپیدها و... می باشند تجزیه پروتئینها به اجزاء تشکیل دهنده آنها توسط لیزوزومها نشان می دهد که چگونه این آنزیمها با هماهنگی عمل می نمایند. هیپولیز اولیه پروتئینها به وسیله کاتپسین های *D* و *E* و کلاژناز (*collagenase*)

که پیوندهای پپتیدی راشکسته و قطعات پپتیدی در اندازه های مختلفی راتولید می نمایند، انجام می پذیرد. این قطعات پپتیدی متعاقباً تحت اثر کاتپسین های *A* و *B* به اسید آمینه های منفرد تبدیل می شوند کاتپسین *C*، آریل آمیداز (*aryamidase*) و دی پپتیداز لیزوزومی بر روی پپتیدهای بخصوصی اثر کرده و آنها را به اسید آمینه تبدیل می نمایند. تجزیه اسیدهای نوکلئیک توسط آنزیمهای اسید دی اکسی ریبوکلئاز و اسید ریبونوکلئاز شروع می گردد. پس از تبدیل آنها به قطعات اولیگونوکلئوتیدی آنزیم فسفودی استراز و پس از آن آنزیم فسفاتاز آنها را تا حد نوکلئوزیدها و فسفات معدنی تجزیه می نماید. لیزوزومها تمامی آنزیمهایی که برای هیدرولیز لیپیدها و پلی ساکاریدها لازمند را نیز دارا می باشند.

همانطوری که قبلاً اشاره شد بعضی از آنزیمهای لیزوزومی جزء پروتئینهای غشایی آن ارگانل می باشند. از این گروه می توان استیل گلوکز آمینیداز (*acetylglucosaminidase*)، گلوکزیداز (*glucosidase*) و سیالیداز (*sialidase*) را به عنوان مثالهایی ذکر نمود بعضی از آنزیمهایی هم که به صورت آزاد در لیزوزومها وجود دارند در بعضی از شرایط ممکن است به غشاء باند شوند، برای مثال اسید فسفاتاز، ریبونوکلئتاز، آریل سولفاتاز و گلوکورونیداز را می توان نام برد.

آنزیمهایی که از لیزوزومهای پاره شه آزاد می گردند درجات بسیار متفاوتی از پایداری را نشان می دهند. بعضی از آنها فعالیتشان را در صورتی که به نحو مناسب در یخچال نگه داری شوند، تا ماهها حفظ می نمایند، بعضی دیگر ممکن است فقط تا چند ساعت پس از آزاد شدن فعال باقی بمانند.

میکروبادیها

همانطوری که در ابتدای این مبحث قید نمودیم واژه "میکروبادی" برای سالها توسط بیولوژیست های سلولی به منظور توصیف انواع گوناگونی از اجزاء کوچک سلولی به کار برده می شد. در سنوات اخیر تر این واژه انحصاراً به ارگانل هایی که دارای آنزیمهای فاوین اکسیداز و کاتالاز می باشند اطلاق می گردد. این نوع ارگانل ها ساختارهایی کروی شکل با قطری بین ۰/۵ تا ۱/۵ میکرون می باشند که توسط یک غشاء احاطه شده اند و در ماتریکس گرانولار آنها گاهگاهی انکلوزیونهای کریستالی

دیده می شود (شکل ۶-۸) میکرو بادیها از نظر ساختمان، شکل ظاهری و عملکرد از یک بافت به بافت دیگر و از گونه ای به گونه دیگر متغیر می باشد. انواعی از میکروبادیها بعضی از مشخصه های ویژه بیوشیمیایی و همچنین نحوه توزیع بخصوصی را در بین سلولهای گیاهی، جانوری و میکروبی نشان می دهند. در ادامه به شرح مختصر دو نوع از این ارگانل ها می پردازیم.

پراکسزومها

در سال ۱۹۵۴ رودین (*Rhodin*) ساختمان و خواص میکروبادیها را در بافت کلیه موش توصیف نمود و از آن زمان به بعد ارگانل هایی با سازمان بندی مشابه در بافت های بسیاری از جانوران دیگر و گیاهان گزارش شد (شکل ۶-۸) در سال ۱۹۶۵ دیدو نشان داد که میکروبادیهای کبد موش محتوی تعدادی اکسیداز می باشد که اتمهای هیدروژن را به اکسیژن مولکولی انتقال داده و باعث تولید پراکسید هیدروژن می گردند (شکل ۷-۸) وی لفظ پراکسیزوم را برای نامیدن این ارگانل ها به کار برد آنزیمهایی که مشخصاً در پراکسیزومها یافت می شوند شامل اوریک اسید اکسیداز که اوریکاز نیز نامیده می شود، *D*-آمینو اسید اکسیداز، اسید کوآ اکسیداز، پلی آمین اکسیداز بتا- هیدروکسی اسید اکسیداز، *NADH*- گلی اکسیلات رداکتاز *NADP* - ایزوسیترات دهیدروژناز و کاتالاز می باشند زمانی که اوریک اسید اکسیداز به مقدار زیادی وجود

داشته باشد غالباً به شکل توده کریستالی شبه هسته ای در مرکز ارگانل رسوب می نماید.

اعمالی که پراکسیزومها در سلولهای جانوری انجام می دهند متنوع می باشد. کاتالاز پراکسیزومی در تجزیه پراکسید هیدروژن (H_2O_2) که ماده ای بسیار سمی بوده و در اثر واکنشهای پراکسیزومی دیگر (مانند آنهایی که بوسیله فلاوین اکسیداز کاتالیز می شوند) تولید می گردد، درگیر می باشد. اوریک اسید اکسیدایز در راه متابولیسمی که منجر به تجزیه پورینها می گردد اهمیت دارد. تعداد زیاد پراکسیزومها در سلولهای که به متابولیزم لیپید اشتغال دارند منشاء چنین نظریه ای گشتن که این ارگانل ها احتمالاً در متابولیزم لیپیدها دخالت دارند. اخیراً مشخص شده است که پراکسیزومهای کبدی محتوی سیستم اصلی برای بتا اکسیداسیون اسیدهای چرب می باشند.

بهرحال این آنزیمها با انواع موجود در میتوکندری متفاوت می باشند اگرچه محصول نهایی واکنش هایی که در آن شرکت دارند (استیل کو-آ) در هر دو ارگانل یکسان می باشد.

درمقاطع بافتی که توسط میکروسکوپ الکترونی مطالعه شده پراکسیزومها و میتوکندریها غالباً در نزدیکی یکدیگر واقع شده اند. این مسئله با در نظر گرفتن این نکته که محصولات فعالیت پراکسیزومی می تواند به عنوان سوبسترا برای فعالیت میتوکندری مورد استفاده قرار گیرد، قابل توجیه می باشد. برای مثال گلی-اکسیلات

تولید شده در پراکسزومها پس از عمل ترانس آمیناسیون به گلیسین تبدیل می گردد.

گلیسین پس از ورود به میتوکندری، ممکن است توسط واکنشهای دیگر تغییراتی یابد،

نظیر تبدیل شدن به اسیدهای آمینه دیگر ویا در ساختن هم استفاده شود.

یکی از مشخصه هایی که در مورد آنزیمهای لیزوزومی بدان اشاره نمودیم نهفتگی

آنها(فقط در صورت پاره شدن غشاء سوبسترا به آنها دسترسی می یابد) بود این

خصیصه در مورد آنزیمهایی پراکسیزومی صدق نمی نماید، زیرا مولکولهای نسبتاً

درشت به سهولت از طریق غشاء به داخل ارگانل نفوذ می نمایند.

جداسازی پراکسزومها- ضریب رسوب ودانسیته پراکسیزومها در شیب به غلظت

سوکروز، نزدیک به لیزوزومها می باشد و به خاطر همین مسئله فعالیت آنزیمی

پراکسیزومها معمولاً پس از جزء جزء کردن همو ژنات توسط سانتریفیوژ تمایزی جزء

سبک میتوکندریایی را به وسیله سانتریفیوژ شیب غلظت به جزءهای تشکیل دهنده اش

تفکیک می نمایند. بهترین نتیجه درخالص سازی پراکسیزومها زمانی حاصل می گردد

که اجازه دهیم ابتدا تریتون ۱۳۳۹- *WR* در لیزوزومها تجمع یابد. این گونه لیزوزومها

دانسیته بسیار کمتری نسبت به لیزوزومهای معمولی داشته و به سهولت در شیب

غلظت سوکروز از پراکسزومها مجزا می گردند.(۸-۸)

تشکیل پراکسیزومها

سالیان متمادی عقیده بر این بود که پراکسیزومهای گیاهی و جانوری از شبکه آندوپلاسمی منشاء گرفته و آنزیمهای آن نیز به وسیله ریبوزومهای متصل به *RER* سنتز می گردد. شواهد اخیر حاکی از آن است که اکثر آنزیمهای پراکسیزومی به وسیله ریبوزومهای آزاد سنتز گشته و در سیتوزول آزاد می گردند و به آهستگی توسط پراکسیزومهای موجود در سلول گرفته می شوند.

مطالعات انجام گرفته با کاتالاز پراکسیزومی نشان داده است که زیر واحدهای آنزیم وهم وارد میکروبادی گشته و سپس بایکدیگر ترکیب شده تا آنزیم فعال را به وجود آورند. ماهیت مکانیزی که توسط آن پروتئینهای پراکسیزومی به داخل پراکسیزومها انتقال می یابند به درستی مشخص نمی باشد، ولی طبق نظریه موجود پروتئین ها ابتدا به رسپتورهای غشایی اتصال یافته و سپس از طریق غشاء به داخل کشیده شده و به صورت مجموعه های مولتی پروتئینی در آنجا استقرار می یابند. انتقال و جابه جایی پروتئینها از طریق غشاء پراکسیزومی به سهولت در *in vitro* قابل انجام می باشد. زمانی که پروتئین های تازه سنتز شده پراکسیزومی را بهرادیویازوتوپها نشان دار کنیم و با پراکسیزومها انکوباته نماییم، بزودی بعضی از پروتئین ها در داخل ارگانل قابل ردیابی می باشند.

در اغلب میکروگرافهای الکترونی پراکسیزومها به صورت دسته ها یا خوشه هایی دیده می شوند که بعضی اوقات حالت دمبلی شکل به خود می گیرند. بر روی پراکسیزومها اغلب زائیده ای دیده می شود که احتمالاً از طریق آن پراکسیزومها به یکدیگر اتصال می یابند. در واقع اتصال دائمی یا موقتی بین پراکسیزومها حالتی را به وجود می آورد که به آن " شبکه پراکسیزوم" (*peroxisome reticulum*) گفته می شود پراکسیزومهای جدید ممکن است با تقسیم دوتایی پراکسیزومهایی که از قبل در سلول موجود بوده اند و یا بوسیله جوانه زدن از شبکه پراکسیزومی ایجاد گردند.

گلی اکسیزومها

در سال ۱۹۶۷ بریدن باخ و بیورز (*R.W. Breiden bach and H. Bcevers*) کشف نمودند که میکروبادیهای سلولهای ذخیره کننده چربی دردانه های روغنی در حال جوانه زدن علاوه بر آنزیمهای پراکسیزومی محتوی آنزیمهای چرخه گلی اکسیلات نیز می باشند. آنها واژه گلی اکسیزوم را برای نامیدن این ذرات به کار بردند. گلی اکسیزومها نه تنها دارای آنزیمهای ویژه چرخه گلی اکسیلات (ایزوسیترات لیاز و ملات سنتتاز) بوده بلکه محتوی چندین آنزیم ضروری چرخه کربس نیز می باشند.

رابطه بین چرخه کربس و چرخه گلی اکسیلات در شکل ۹-۸ نشان داده شده است هر دو چرخه از طریق واکنشهای یکسانی استیل کوآرا تبدیل به اگزوالواستات و ایزوسیترات می نمایند، ولی بعد از این مرحله چرخه ها متفاوت می باشند. در چرخه

کربس ایزوسیترات پس از دکربوکسیله شدنهای پی در پی دوملکول دی اکسید کربن و سوکسینات تولید می نماید. در چرخه گلی اکسیلات ایزوسیترات، به سوکسینات و گلی اکسیلات تبدیل می گردد. گلی اکسیلات که یک عنصر دوکربنی است با یک مولکول استیل کوآ ترکیب می شود و دی کربوکسیلیک اسید چهارکربنی یعنی مالات را ایجاد می نماید. بنابراین چهار اتم کربن موجود در دو مولکول استیل کوآ به صورت یک عنصر چهار کربنی حفظ می گردد، که پس از تبدیل شدن به سوکسینات به میتوکندری رفته و به اگزالواستات تبدیل می گردد.

اگزالواستات سپس در گملوکونئوژنز (*gluconeogenesis*) می تواند مورد استفاده قرار گیرد. اگزالواستاتی که از سوکسینات گلی اکسیزومی در میتوکندری تشکیل می شود، به عنوان پیش ساز مستقیم فسفوانول پیرووات (*PEP*) عمل می نماید. تبدیل *PEP* به گلوکز و کربوهیدراتهای دیگر ضرورتاً از طریق معکوس مراحل گلیکولیز بوقوع می پیوندد. بنابراین بافت های محتوی گلی اکسیلات قادر به تبدیل عناصر ساده دو کربنی مانند استات به کربو هیدرات می باشند. در بعضی از بافت ها نظیر سلولهای ذخیره کننده چربی در دانه های گیاهی، استات از طریق تجزیه اسیدهای چرب حاصل می گردد، بنابراین این گلی اکسیزومها در تبدیل چربیها به کربو هیدراتها شرکت دارند.

توزیع و منشاء گلی اکسیزومها

چرخه گلی اکسیلات برای سلولهایی که انحصاراً متکی به استات یا اسیدهای چرب می

باشند (مثل بسیاری از میکروارگانیسمها) حائز اهمیت است. زیرا چرخه در اینجا به عنوان

منبع اسیدهای دی کربوکسیلیک چهار کربنه عمل می نماید.

بعضی از میکروارگانیسمها نظیر اوگنلا (*euglena*) کلورلا (*chlorella*) نوروسپورا

(*neurospora*) و پلی توملا (*polytomella*) دارای ذرات "شبه گلی اکسیزومی" می

باشند ولی واژه گلی اکسیزوم عمدتاً به سلولهای ذخیره کننده چربی در دانه های

روغنی در حال جوانه زدن گیاهان اطلاق می گردد.

در بعضی از مقالات گزارشهایی مبنی بر وجود *DNA* در گلی اکسیزومها دیده می

شود که بر مبنای آن امکان منشاء مستقل برای این ارگانل ها پیشنهاد شده است ولی این

نظریه مورد تأیید قرار نگرفته است تکثیر گلی اکسیزومها احتمالاً طی همان فرآیندی

که برای پراکسیزومها توضیح داده شد صورت می پذیرد. اکثر آنزیمهای گلی

اکسیزومی به وسیله ریبوزمهای آزاد در سیتوزول سنتز شده و سپس به داخل گلی

اکسیزومهایی که در سلول موجود می باشند انتقال می یابند.

در پایان این مبحث ذکر این نکته حائز اهمیت است که بعضی از ارگانل ها از نظر

خصوصیات میکروسکوپی دارای اختصاصات میکروبادیها می باشند ولی بر مبنای

فعالیتهای آنزیمی که از خود بروز می دهند نمی توانیم آنها را به طور قطعی با

پراکسیزومها یا گلی اکسیزومها طبقه بندی نماییم امکان این مسئله که میکروبادیها

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoo.cn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۶۶۴۱۲۶۰-۰۵۱۱ تماس حاصل نمایید

بر حسب نوع فعالیت و ویژگی سلول به فعالیت های متنوعی اشتغال داشته باشند یقیناً

وجود دارد و میکرو بادهایی احتمالاً وجود دارند که اعمال آنها در سلول هایی که

تخصص ویژه یافته اند باید مطالعه و مشخص گردد.

جهت خرید فایل word به سایت www.kandoocn.com مراجعه کنید
یا با شماره های ۰۹۳۶۶۰۲۷۴۱۷ و ۰۹۳۶۶۴۰۶۸۵۷ و ۰۶۶۴۱۲۶۰-۵۱۱ تماس حاصل نمایید

Filename: Document1
Directory:
Template: C:\Documents and Settings\hadi tahaghoghi\Application
Data\Microsoft\Templates\Normal.dotm
Title: فصل هشتم
Subject:
Author: 1
Keywords:
Comments:
Creation Date: 4/1/2012 10:52:00 PM
Change Number: 1
Last Saved On:
Last Saved By: H.H
Total Editing Time: 0 Minutes
Last Printed On: 4/1/2012 10:52:00 PM
As of Last Complete Printing
Number of Pages: 32
Number of Words: 4,930 (approx.)
Number of Characters: 28,106 (approx.)