

یوشیمی گیاهی

www.ketab.ir
تألیف:

سرشناسه	: صدقی، محمد، ۱۳۵۵ -
عنوان و نام پدیدآور	: بیوشیمی گیاهی/ تالیف محمد صدقی؛ [ویراستار علمی علیرضا پیرزاد].
مشخصات نشر	: تبریز: عمیدی، ۱۳۹۴.
مشخصات ظاهری	: ۲۸۴ ص.: مصور (بخشی رنگی)، جدول.
شابک	: 978-600-7902-08-0
وضعیت فهرست نویسی	: فیها
موضوع	: شیمی گیاهی
موضوع	: گیاهان -- زیست‌شناسی مولکولی
موضوع	: گیاهان -- فیزیولوژی
رده بندی کنگره	: ۱۳۹۴ ب۹ ص/۴۸۶۱ QK۸۶۱
رده بندی دیویی	: ۵۷۲/۲
شماره کتابشناسی ملی	: ۴۰۳۰۵۲۱



- نام کتاب: **بیوشیمی گیاهی**
- تالیف: **دکتر محمد صدقی**
- ویراستار علمی: **دکتر علیرضا پیرزاد**
- ویراستار ادبی: **دکتر سحر طلوعی**
- نوبت و تاریخ چاپ: **اول ۱۳۹۴**
- تعداد صفحات: **۳۸۴ صفحه و وزن**
- شمارگان: **۱۰۰۰ نسخه**
- ناشر: **انتشارات عمیدی**
- لیتوگرافی: **چاردیز**
- چاپ: **اعظم**
- شابک: **۹۷۸-۶۰۰-۷۹۰۲-۰۸-۰**
- قیمت: **۲۲۰۰۰ تومان**

حق چاپ محفوظ است.

مراکز پخش:

تبریز، خیابان امام، بازار بزرگ تربیت، طبقه پایین، پلاک ۴۰، انتشارات عمیدی، تلفن: ۳۵۳۵۹۶۱
تهران، میدان انقلاب، خیابان دکتر قریب، بعد از فرصت شیرازی، پلاک ۷، کتابیران، تلفن: ۶۶۵۶۶۵۱۲

بیوشیمی گیاهی شاخه‌ای از علم بیوشیمی است که هدف آن بررسی ماهیت مکانیسم و کنش‌های شیمیایی انجام شده در گیاهان است. این واکنش‌های متابولیکی از دو بخش کاتابولیسم (تجزیه) و آنابولیسم (سنتز) تشکیل می‌شوند. سلول‌های زنده حاوی چهار گروه بزرگ از بیومولکول‌ها به نام‌های کربوهیدرات‌ها، لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک هستند که ساختار آن‌ها در علمی تحت عنوان بیوشیمی ساختمانی (استاتیک) مورد بحث قرار می‌گیرد. متابولیسم این بیومولکول‌ها در بخش بیوشیمی متابولیک بررسی می‌شود و متابولیسم پایه (اولیه) نام دارد. زیرا، این واکنش‌ها در تمام موجودات زنده انجام می‌شوند. گیاهان به دلیل ویژگی‌های منحصر به فرد خود نسبت به جانوران و میکروارگانیسم‌ها (ریزسازواره‌ها)، واکنش‌های متابولیکی بیشتری انجام می‌دهد که شامل فتوسنتز و سوخت و ساز ترکیبات ثانویه نظیر هورمون‌ها و متابولیت‌های ثانویه است. همین دلیل، واکنش‌های متابولیکی مرتبط با این مواد را متابولیسم ثانویه می‌نامند. در کتاب روش‌های گیاهی، مباحث اصلی در مورد متابولیسم ترکیبات و بیومولکول‌های اولیه است و سعی شده است با زبان ساده، نحوه انجام این واکنش‌ها ارائه گردد.

علم بیوشیمی گیاهی، علمی نوپا است و به دلیل گستردگی گیاهان همواره در حال پیشرفت و دستیابی به اطلاعات جدید است. از این رو، به روز شدن مداوم منابع علمی در این زمینه امری ضروری به شمار می‌آید.

از تمام صاحب‌نظران در این رشته درخواست می‌شود که نظرات اصلاحی، پیشنهادهای خود را از نویسنده دریغ نفرمایند.

دکتر محمد صدوق

دانشیار دانشگاه محقق اردبیلی

تابستان ۱۳۹۴

۱	
۹	
۹	
۱۰	مسیر گلیکولیز
۱۱	واکنش‌های مسیر گلیکولیز
۲۰	مسیر تخمیر اسیدی
۲۱	مسیر تخمیر الکلی
۲۱	تنظیم مسیر گلیکولیز
۲۳	مسیر فروکتولیز
۲۵	مسیر گالاکتولیز
۲۶	مسیر مانولیز
۲۷	متابولیسم گلیکوژن و نشاسته
۲۷	گلیکوژنولیز
۲۹	مسیر ستر گلیکوژن (گلیکوژنر)
۳۱	تنظیم متابولیسم گلیکوژن
۳۲	سایر مسیرهای جایگزین گلیکولیز
۳۳	مسیر پنتوز فسفات
۳۴	واکنش‌های اکسیداتیو مسیر پنتوز فسفات
۳۵	واکنش‌های ایزومریزاسیون و اپیمریزاسیون
۳۶	واکنش‌های غیر اکسیداتیو
۳۸	تنظیم مسیر پنتوز فسفات
۳۹	مسیر انتر-دودوروف
۳۹	اکسیداسیون هوازی پیرووات
۴۱	تشکیل مولکول استیل کوآ
۴۲	واکنش‌های کمپلکس پیرووات دهیدروژناز
۴۴	تنظیم کمپلکس پیرووات دهیدروژناز
۴۵	واکنش‌های چرخه اسید سیتریک

۵۵	تنظیم کمپلکس پیرووات دهیدروژناز و چرخه کربس
۵۶	ماهیت آمفی بولیک چرخه کربس
۵۸	بازسازی مجدد مواد حد واسط چرخه کربس
۶۰	چرخه گلی اکسیلات
۶۰	واکنش های چرخه گلی اکسیلات
۶۳	زنجیر انتقال الکترون تنفسی (فسفریلاسیون اکسیداتیو)
۷۰	مکانیسم سنتز ATP
۷۳	بلادرنده های انتقال الکترون
۷۳	بلادرنده های فسفریلاسیون اکسیداتیو
۷۴	نوع فسفریلاسیون
۷۵	کسر تنفسی (نسبت P/O)
۷۶	نحوه اکسیداسیون NADH, H ⁺ تولید شده در گلیکولیز
۷۷	انرژی حاصل از اکسیداسیون کامل گلوکز
۷۸	تنظیم فسفریلاسیون اکسیداتیو
۷۹	گونه های فعال اکسیژن
۸۲	تنفس مقاوم به سیانید در گیاهان
۸۳	تنفس نگهداری در گیاهان
۸۶	تنفس بهبوده
۸۶	تنفس رشد
۸۷	
۸۷	مسیر گلوکونوژنز
۸۷	سنتز گلوکز از پیرووات
۹۲	سنتز گلوکز از لاکتات (چرخه کربس، چرخه لاکتات)
۹۳	سنتز گلوکز از گلیسرول
۹۴	سنتز گلوکز از اسیدهای آمینه
۹۴	انرژی مصرف شده در مسیر گلوکونوژنز
۹۴	تنظیم مسیر گلوکونوژنز
۹۶	فتوسنتز
۹۷	رنگدانه های فتوسنتزی

۱۰۰	ساختمان برگ و کلروپلاست
۱۰۲	واکنش های نوری فتوسنتز
۱۰۴	فتوفسفریلاسیون
۱۰۵	فتوفسفریلاسیون چرخه ای
۱۰۶	فتوفسفریلاسیون خطی (غیر چرخه ای)
۱۱۱	فتوفسفریلاسیون چرخه ای
۱۱۲	بازدارنده های زنجیر فتوسنتزی
۱۱۳	نحوه سنتز ATP در زنجیر فتوسنتزی
۱۱۶	واکنش های آنزیمی فتوسنتز
۱۱۷	چرخه کالوین
۱۲۱	آنزیم روویسکو
۱۲۳	تنظیم فعالیت روویسکو و چرخه کالوین
۱۲۵	تولید نشاسته در برگ
۱۲۶	تنظیم تولید نشاسته و ساکارز
۱۲۷	تنفس نوری
۱۲۷	واکنش های تنفس نوری
۱۲۸	هزینه انرژی در تنفس نوری
۱۳۰	عوامل موثر بر افزایش تنفس نوری
۱۳۲	حفاظت نوری پدیده تنفس نوری
۱۳۵	تکامل در جهت کاهش تنفس نوری
۱۳۶	مکانیسم های تغلیظ CO_2
۱۴۲	واکنش های آسمیلاسیون کربن در گیاهان نوع NADP-ME
۱۴۵	واکنش های آسمیلاسیون کربن در گیاهان نوع NAD-ME
۱۴۶	واکنش های آسمیلاسیون کربن در گیاهان نوع PEP-CK
۱۴۷	رابطه آناتومی کرانز با متابولیسم C_4
۱۵۰	تنظیم آنزیم های متابولیسم C_4 توسط نور
۱۵۱	گیاهان دارای آسمیلاسیون C_4
۱۵۱	تبدیل گیاهان C_3 به C_4
۱۵۲	متابولیسم CAM

- ۱۵۹ واکنش‌های مسیر β اکسیداسیون اسیدهای چرب
- ۱۶۰ β - اکسیداسیون اسیدهای چرب اشباع و زنجیر کرته
- ۱۶۳ انرژی حاصل از β - اکسیداسیون و تجزیه اسیدهای چرب اشباع
- ۱۶۳ اکسیداسیون اسیدهای چرب با زنجیر فرد کرته
- ۱۶۴ اکسیداسیون اسیدهای چرب غیر اشباع
- ۱۶۶ اکسیداسیون اسیدهای چرب در پراکسیزوم
- ۱۶۹ تولید جسم کتون (کتوژنز)
- ۱۷۰ تنظیم اکسیداسیون اسیدهای چرب در میتوکندری
- ۱۷۲
- ۱۷۲ لیپیدهای پلاستیدها
- ۱۷۳ شبکه آندوپلاسمی ریزیک های لیپیدی
- ۱۷۴ لیپیدهای میتوکندری
- ۱۷۴ لیپیدهای گلی اکسیزوم و پراکسیزوم
- ۱۷۵ سنتز آسیل - ACP در گیاهان
- ۱۷۵ اجزای اسید چرب سنتز در گیاهان
- ۱۷۹ ایجاد پیوندهای دو گانه (غیر اشباع شدن اسیدهای چرب)
- ۱۷۹ تکمیل سنتز اسید چرب توسط آسیل - ACP تیواسیران
- ۱۸۱ تنظیم سنتز اسید چرب
- ۱۸۲ سنتز اسید فسفاتیدیک
- ۱۸۴ مسیر پیوسته گلیسرول لیپیدها
- ۱۸۵ ذخایر لیپیدی گیاهان
- ۱۸۷ پیوسته تری آسیل گلیسرول
- ۱۸۸ سنتز لیپیدهای حفاظتی (کوئین، سوربین و موم‌ها)
- ۱۹۰ سنتز استرول، ایزوپرنوئید و استرگ لیپیدها
- ۱۹۷ اوکسی لیپین ها به عنوان هورمون گیاهی
- ۱۹۹ تولید لیپیدهای جدید گیاهی

۲۰۱	کاهش اسیدهای جرب اشباع و بهبود پایداری روغن های گیاهی
۲۰۲	مهندسی گیاهان جهت جایگزینی با روغن ماهی
۲۰۳	تولید موم های هوهوبا در گیاهان تراریخته
۲۰۵	
۲۰۵	
۲۰۶	واکنش های تجزیه اسیدهای آمینه
۲۰۶	ترانس آمیناسیون
۲۰۸	د آمیناسیون (دز آمیناسیون)
۲۱۱	د کربو کسیناسیون
۲۱۲	مربوشت آمونیاک حاصل از تجزیه اسیدهای آمینه
۲۱۶	تجزیه اسکلت کربنی حاصل از اسیدهای آمینه
۲۲۰	
۲۲۰	تثبیت نیتروژن
۲۲۲	بیوسنتز اسیدهای آمینه غیر ضروری
۲۲۷	بیوسنتز اسید آمینه های ضروری
۲۳۳	جذب و آسمیلایسیون نیتروژن
۲۴۶	آسمیلایسیون نترات
۲۵۱	آسمیلایسیون نترات در ریشه ها
۲۵۳	تغذیه آبیای نترات
۲۵۷	سنتز اسیدهای آمینه در گیاهان
۲۵۸	سنتز گلو تامات
۲۵۹	سنتز پرولین و آرژینین
۲۶۰	بیوسنتز اسیدهای آمینه مشتق از آسپاراتات
۲۶۳	سنتز اسیدهای آمینه آبگریز
۲۶۵	مسیر شیکیمات و بیوسنتز اسیدهای آمینه حلقوی
۲۶۷	بیوسنتز کلروفیل و سیتوکروم
۲۷۲	آسمیلایسیون سولفات
۲۷۹	سنتز متیولین
۲۸۱	سمیت دی اکسید گوگرد برای گیاهان

۲۸۳	سنتر پروتئین ها
۲۸۴	گلوبولین ها
۲۸۵	پرولامین ها
۲۸۵	پروتئین های 2S
۲۸۶	پروتئین های ویژه
۲۸۶	سنتر پروتئین های ذخیره ای
۲۸۹	تحرک ذخایر پروتئینی
۲۸۹	محل بیوسنتر پروتئین ها
۲۹۰	سنتر پروتئین توسط ریبوزوم
۲۹۶	استفاده از بازدارنده های اختصاصی در تشخیص محل سنتر پروتئین
۲۹۷	تنظیم فرایند ترجمه
۲۹۸	کنترل تاخوردن پروتئین ها
۳۰۰	پروتئین های شوک حرارتی (HS)
۳۰۲	انتقال پروتئین های کد شده توسط هسته
۳۰۹	تجزیه پروتئین ها در پروتئازوم
۳۱۳	
۳۱۳	
۳۱۶	کاتابولیسم یورین ها
۳۱۹	کاتابولیسم پیریمیدین ها
۳۲۰	
۳۲۰	سنتر جدید یورین ها
۳۲۶	تبدیل نوکلئوتیدهای یورینی به یکدیگر
۳۲۷	سنتر جدید پیریمیدین ها
۳۳۰	سنتر داکسی ریبونوکلئوتیدها (دروکسی ریبونوکلئوتیدها)
۳۳۴	باز یافت اسیدهای نوکلئیک
۳۳۴	باز یافت نوکلئوتیدهای یورینی
۳۳۵	باز یافت نوکلئوتیدهای پیریمیدینی
۳۳۵	تنظیم سنتر نوکلئوتیدها
۳۳۷	بیوسنتر اسیدهای نوکلئیک

۳۳۷	همانندسازی DNA
۳۴۰	واحد همانندسازی
۳۴۱	تغایر همانندسازی در باکتری‌ها
۳۴۶	مکانیسم‌های تنوع و ترمیم DNA
۳۵۰	موتازنر
۳۵۰	ترمیم DNA
۳۵۳	همانندسازی DNA حلقوی
۳۵۵	همانندسازی DNA در یوکاریوت‌ها
۳۵۸	ترانس کریپتاز معکوس
۳۵۸	بیوسنتر RNA
۳۵۸	سنتر RNA در پروکاریوت‌ها
۳۶۲	سنتر RNA در یوکاریوت‌ها
۳۶۲	سنتر mRNA
۳۶۵	سنتر tRNA
۳۶۵	سنتر rRNA
۳۶۷	

فرآیندهایی را که در آنها سیستم‌های زنده انرژی آزاد را تولید یا مصرف می‌کنند، متابولیسم می‌نامند. کاتابولیسم با تجزیه بخشی از واکنش‌های متابولیکی است که در آن مواد غذایی سلول شکسته می‌شوند و انرژی یا پیش‌سازهای موجود در آنها مورد استفاده قرار گیرد. این واکنش‌ها به طور کلی، ماهیت اکسیداتیونی دارند و از نوع واکنش‌های اکسیداتیونیک به شمار می‌روند. بخش دیگر واکنش‌های متابولیکی، آنابولیسم یا بیوسنتز نام دارد که در آن بیومولکول‌های مورد نیاز سلول از اجزای کوچک‌تر ساخته می‌شوند. این واکنش‌ها ماهیت احیا دارند و انجام آنها نیازمند استفاده از انرژی حاصل از کاتابولیسم است. این واکنش‌ها از نظر بیوشیمیایی، واکنش‌های اندرگونیک هستند. واکنش‌های اکسیداتیونیک و اندرگونیک (کاتابولیسم و آنابولیسم)، اغلب به کمک تولید و مصرف ATP واسطی مانند ATP با یکدیگر جفت می‌شوند.

موجودات زنده را می‌توان بر اساس نیازهای غذایی به گروه‌های مختلفی طبقه‌بندی کرد. برخی از موجودات پروکاریوت و یوکاریوت را اوتوتروف می‌نامند. این موجودات اجزای درون سلولی خود را از مولکول‌های ساده‌تر مانند H_2O ، CO_2 ، NH_3 و H_2S تولید می‌کنند. موجودات اوتوتروف دو گروه هستند. دسته‌ای کمولیتوتروف نامیده می‌شوند

که انرژی مورد نیاز خود را از اکسیداسیون ترکیبات معدنی به دست می‌آورند. دسته دوم فتواتوتروف نام دارند که انرژی مورد نیاز خود را از طریق فرآیند فتوسنتز دریافت می‌کنند. گروه دیگری از موجودات زنده را هتروتروف می‌نامند. این موجودات انرژی مورد نیاز را از اکسیداسیون ترکیبات آلی به دست می‌آورند و وابسته به موجودات اتوتروف هستند.

موجودات زنده ممکن است که از اکسیدکننده‌های متفاوتی برای تجزیه مواد غذایی استفاده کنند. به عنوان مثال، جانوران را می‌توان هوازی اجباری نامید، زیرا برای اکسیداسیون مواد غذایی به مولکول اکسیژن وابسته هستند، در حالی که موجودات غیرهوازی از مولکولی مانند سولفات یا نیتрат برای اکسیداسیون استفاده می‌کنند. برخی از موجودات بی‌هوازی (غیرهوازی) مانند باکتری *شریشیا کولی*^۱، بی‌هوازی اختیاری هستند و در صورت وجود اکسیژن قادر به رشد هستند. وجود اکسیژن برای موجودات بی‌هوازی اجباری سمی است و موجب توقف رشد آن‌ها می‌شود. این موجودات زمانی تکامل یافته‌اند که اتمسفر زمین فاقد اکسیژن بود و از شکل‌های اولیه حیات بر روی کره زمین به شمار می‌روند.

مسیرها و چرخه‌های بیوشیمیایی

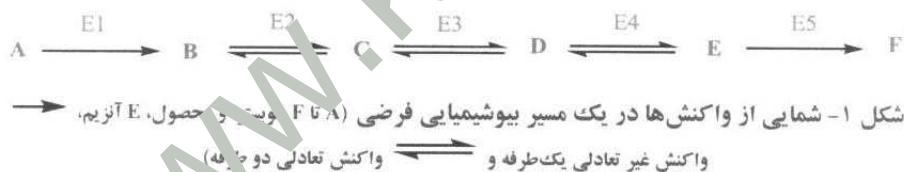
مسیر متابولیکی^۲ شامل یک سری واکنش‌های آنزیمی است که موجب تولید محصول ویژه‌ای می‌شود. همه واکنشگرها، مواد حد واسط و محصولات این واکنش‌ها را متابولیت می‌نامند. بیشتر مسیرهای بیوشیمیایی به یکدیگر وابسته هستند. این مسیرها ممکن است که آنابولیکی یا کاتابولیکی باشند. در مسیرهای کاتابولیکی، متابولیت‌های پیچیده به محصولات ساده‌تر که در بیشتر موارد یک ترکیب دو کربنه به نام استیل کوآنزیم A است، شکسته می‌شوند. مسیرهای آنابولیکی در اغلب موارد، برعکس مسیرهای

^۱ - *Escherichia coli* (*E. coli*)

^۲ - Metabolic pathway

کاتابولیکی عمل می‌کنند، ولی از نظر واکنشگرها، آنزیم‌ها و مکانیسم عمل تفاوت زیادی با واکنش‌های کاتابولیکی دارند.

بیشتر مسیرهای متابولیکی با واکنش‌های غیر تعادلی آغاز و خاتمه می‌یابند. واکنش‌های غیر تعادلی، واکنش‌های یک‌طرفه هستند که به شدت توسط آنزیم‌ها کنترل می‌شوند و غلظت متابولیت‌ها تعیین‌کننده جهت واکنش نیست. این ویژگی موجب می‌شود که واکنشگرها تا پایان مسیر در واکنش‌ها شرکت کنند و از دسترس سلول یا اندامک خارج نشوند. واکنش‌های غیر تعادلی ممکن است که در اواسط یک مسیر بیوشیمیایی نیز وجود داشته باشد، ولی در اواسط مسیر بیشتر واکنش‌ها از نوع تعادلی هستند. این واکنش‌ها به کمک یک آنزیم می‌انند و دو جهت انجام شوند و تنظیم آن‌ها از طریق غلظت واکنشگر یا محصول صورت می‌پذیرد (شکل ۱). در بخش‌های بعدی مثال‌های متعددی از این واکنش‌ها وجود دارد که با مطالعه آن‌ها بیشتر به ماهیت این نوع واکنش‌ها پی خواهیم برد.



در چرخه‌های بیوشیمیایی^۱، مواد حد واسط یا متابولیت‌ها دارای غلظت ثابت هستند. در این مجموعه واکنش‌ها موادی از خارج چرخه وارد می‌شوند و پس از تبدیل به مواد دیگر از چرخه خارج می‌گردند، به طوری که توازن بین موادی ورودی و خروجی همیشه برقرار است. به عنوان مثال، اگر یک ماده چهار کربنه وارد چرخه شود، در انتها نیز چهار کربن از چرخه خواهد شد (شکل ۲). در چرخه‌ها نیز واکنش‌های تعادلی و غیر تعادلی دیده می‌شود.

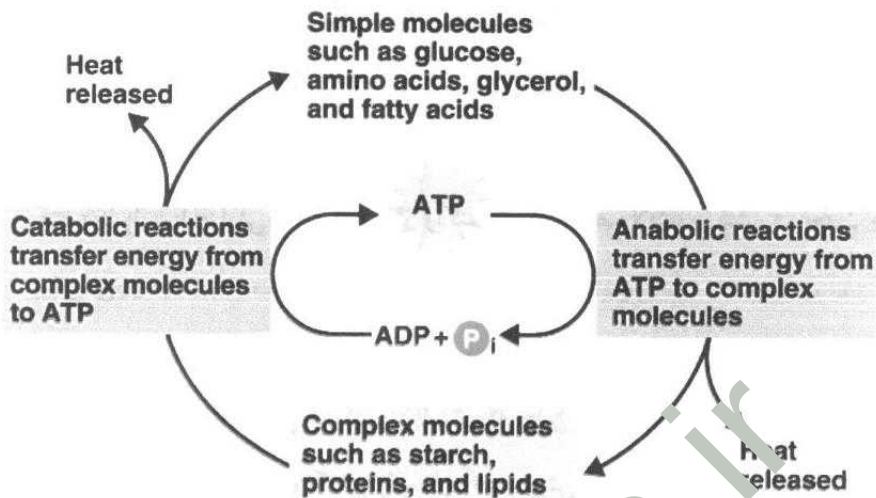
^۱ - Biochemical cycle



شکل ۲-۲: تصویری از یک چرخه بیوشیمیایی فرضی (A تا E متابولیت‌های چرخه، X ماده ورودی به چرخه و Y ماده خروجی از آن است. در این شکل آنزیم‌ها و تعادلی یا غیر تعادلی بودن واکنش‌ها نشان داده نشده است).

در مسیرهای متابولیک، آنزیم‌ها نقش عمده‌ای دارند و موجب تسریع واکنش‌ها و جلوگیری از تولید مواد سمی و غیر مفید می‌شوند. مهم‌تر این که آنزیم‌ها مکانیسم جفت شدن واکنش‌های اندرگونیک و اکزگونیک را اغلب با استفاده از ATP یا سایر مولکول‌های ناقل انرژی فعال می‌کنند (شکل ۱). چهار گروه از واکنش‌های مهم توسط آنزیم‌ها در مسیرهای متابولیکی به اجرا درمی‌آیند: واکنش‌های اکسیداسیون - احیا، واکنش‌های انتقال گروه‌های عاملی، واکنش‌های حذف و ایزومریسمیون و واکنش‌های نوآرایی مولکولی.

ویژگی مهم دیگر مسیرهای بیوشیمیایی آن است که هر یک در اندامک‌های سلولی متفاوتی به اجرا درمی‌آیند که حاصل سازمان‌بندی سلولی در موجودات یوکاریوت است. برخی از این مسیرها ممکن است که در سیتوزول، برخی در میتوکندری، کلروپلاست و یا سایر اندامک‌های سلولی انجام شود. در پروکاریوت‌ها که فاقد اندامک‌های سلولی هستند، مسیرهای متابولیکی در بخش ویژه‌ای از سیتوزول به اجرا درمی‌آیند.



شکل - ارتباط میان واکنش‌های آنابولیک و کاتابولیک

تولید متابولیت‌های ویژه در اندام‌های مختلف سلولی نیازمند مکانیسم‌های انتقالی است تا بتواند متابولیت‌ها را به سایر بخش‌های سلول انتقال دهد. به عنوان مثال، پروتئین‌های انتقالی می‌توانند که مولکول‌های ATP را از محل تولید آن، یعنی میتوکندری به سیتوزول منتقل کنند. مکانیسم‌های انتقال متابولیت‌ها نیز می‌توانند نقش مهمی را در تنظیم متابولیسم داشته باشند که در بحث‌های آینده به آن اشاره خواهد شد.

در واکنش‌های تعادلی، تغییر انرژی آزاد در شرایط تعادل واکنش صاف است، بنابراین به راحتی می‌توانند در جهت عکس انجام شوند. برای محاسبه تغییر انرژی آزاد در یک واکنش فرضی مانند $A + B \leftrightarrow C + D$ از معادله زیر استفاده می‌شود:

$$\Delta G = \Delta G^{\circ'} + RT \ln \left(\frac{[C][D]}{[A][B]} \right)$$

اگر این واکنش در حالت تعادل باشد، در آن صورت $\Delta G^{\circ'} = 0$ خواهد بود و

معادله کلی، به صورت زیر نوشته می‌شود:

$$\Delta G^{\circ'} = -RT \ln K_{eq}$$

هنگامی که غلظت واکنشگر بیش از غلظت حالت تعادل باشد، واکنش تا زمانی که غلظت واکنشگر به حد تعادل برسد، به سمت راست ادامه خواهد یافت. آنزیم‌هایی که واکنش‌های تعادلی را انجام می‌دهند، تمایل دارند که شرایط تعادل را به سرعت ایجاد کنند، بنابراین با افزایش غلظت یکی از واکنشگرها یا محصولات، واکنش در جهت عکس پیش می‌رود.

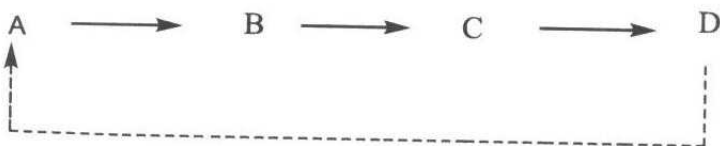
برخی از واکنش‌های متابولیکی در شرایط تعادل انجام نمی‌شوند و بیشتر آن‌ها برگشت‌ناپذیر هستند. دلیل این امر آن است که چنین آنزیم‌هایی فعالیت کاتالیتیکی کافی ندارند و به عبارت دیگر، واکنش را بسیار آهسته پیش می‌برند. در نتیجه، این واکنش‌ها به تعادل نمی‌رسند. این شرایط، واکنشگرها با غلظتی بیش از حد تعادل انباشته می‌شوند و در نتیجه ΔG° از صفر کمتر می‌شود. چنین آنزیم‌هایی را به سدی تشبیه می‌کنند که در برابر جریان آب قرار می‌گیرد و فقط به اندازه دریچه‌های روی سد اجازه عبور آب را می‌دهد. وجود آنزیم‌های غیر تعادلی در مسیرهای متابولیکی دارای چندین اهمیت ویژه است:

- ۱) این آنزیم‌ها، واکنش‌های آگزروگونیك را که برگشت‌ناپذیر هستند تا پایان انجام می‌دهند. این امر موجب می‌شود که یک مسیر بیوشیمیایی تا پایان برگشت‌ناپذیر باشد و تا کامل شدن آن ادامه پیدا کند.
 - ۲) هر مسیر متابولیکی در اولین واکنش خود غیر تعادلی است و در نتیجه با انجام اولین واکنش بقیه مسیر نیز پیش می‌رود (مانند آبی که از پشت سد فرو می‌ریزد و دیگر نمی‌تواند به محل اولیه خود برگردد).
 - ۳) هنگامی که یک متابولیت در فرآیند آگزروگونیك به متابولیت دیگری تبدیل می‌شود، دوباره نمی‌تواند به وضعیت اولیه خود برگردد، مگر این که مسیر دیگری با مصرف انرژی آزاد این متابولیت را به حالت اولیه تبدیل کند.
- سلول‌ها دارای مکانیسم‌های متعددی برای کنترل و تنظیم واکنش متابولیکی هستند که به طور کلی به چهار گروه تقسیم می‌شوند:

۱ - کنترل آلوستریک: بسیاری از آنزیم‌ها توسط پیش ماده، محصول، کوآنزیم و یا سایر متابولیت‌ها تحت تاثیر قرار می‌گیرند و سرعت واکنش‌ها را تنظیم می‌کنند. در این آنزیم‌ها علاوه بر جایگاه فعال، جایگاه دیگری به نام جایگاه آلوستریک وجود دارد که متابولیت به آن متصل می‌شود و می‌تواند شکل جایگاه فعال را تغییر دهد (شکل ۴). این متابولیت‌ها ممکن است که اثر مثبت یا منفی بر سرعت واکنش داشته باشند. به عنوان مثال، در تنظیم فیدبک (بازخورد یا پس‌خورد) منفی، محصول واکنش می‌تواند از انجام اولین مرحله از واکنش‌های یک مسیر جلوگیری کند (شکل ۵).

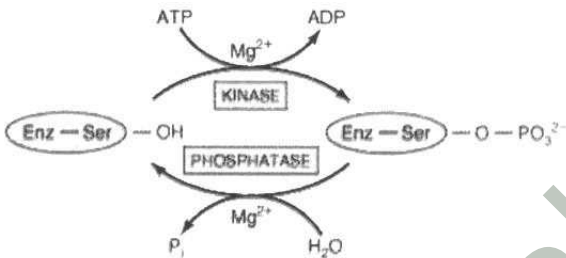


شکل ۴- نحوه عمل بازدارنده‌های آلوستریک



شکل ۵- فیدبک منفی حاصل از تولید محصول (D)، موجب اثر بر سوپسترای اول و توقف یا کند شدن واکنش می‌شود.

۲- تغییر کووالانس: برخی از آنزیم‌ها دارای محل‌های ویژه‌ای برای اتصال گروه فسفریل هستند. فسفریل شدن یا دفسفریل شدن این آنزیم‌ها به صورت کووالانسی موجب تغییر فعالیت آن‌ها می‌شود (شکل ۶).



شکل ۶- تنظیم واکنش‌های متابولیکی به روش تغییر کووالانس (فسفریلاسیون آنزیم موجب فعال شدن و دفسفریلاسیون موجب غیر فعال شدن آنزیم می‌شود و برعکس. به این ترتیب، واکنش انجام یا متوقف می‌گردد).

۳ - چرخه پیش ماده: برای تولید محصول بیشتر در یک واکنش، نه تنها می‌توان سرعت واکنش رفت را افزایش داد، بلکه با کاهش سرعت واکنش برگشت نیز می‌توان محصول بیشتری تولید کرد.

۴- کنترل ژنتیکی: غلظت آنزیم‌ها و فعالیت آن‌ها بر اساس نیازهای متابولیکی متفاوت است و تحت کنترل ژنتیکی قرار دارد.

مکانیسم‌های ۱ تا ۳ به سرعت به محرک‌های خارجی واکنش نشان می‌دهند و به نام مکانیسم‌های کنترل کوتاه مدت موسوم هستند، ولی مکانیسم ۴ با تغییر شرایط به آرامی واکنش نشان می‌دهد و از مکانیسم‌های کنترل بلند مدت به شمار می‌آید. نحوه انجام تنظیم متابولیسم همراه با مثال‌های متعدد در توضیح مسیرهای متابولیکی ذکر خواهد شد.