5719

دعای مطالعه

اَللهُمَ اَخرِجنی مِن ظُلُماتِ الوَهمِ وَاَکرِمنی بِنُورِ الفَهمِ

اَللهُمَ افتِح عَلَینا اَبوابَ رَحمَتِکَ وَ انشُر عَلَینا خَزائِنِ عُلُومِکَ

بِرَحمَتِکَ یا اَرحَمَ الرّاحِمینَ

پروردگارا، خارج کن مرا از تاریکی های فکر و گرامی بدار به نور فهم

پروردگارا، بگشای بر مادرهای رحمتت را و بگستران گنج های دانشت را به امید رحمت

تو ای مهربان ترین مهربانان

بیایید به حقوق دیگران احترام بگذاریم

دوست عزیز، این کتاب حاصل دسترنج چندین ساله‌ی مؤلف، مترجم و ناشر آن است. تکثیر و فروش آن به هر شکلی بدون اجازه از پدیدآورنده کاری غیراخلاقی، غیرقانونی، غیرشرعی و کسب درآمد از دسترنج دیگران است، نتیجه‌ی این عمل نادرست، موجب رواج بی‌اعتمادی در جامعه و بروز پی‌آمدهای ناگوار در زندگی و محیط ناسالم برای خود و فرزندانمان می‌گردد.

کتاب جامع دکتر خلیلی

سلولی و مولکولی

ویژه تمامی گروه‌های علوم پایه پزشکی و مجموعه زیست‌شناسی

با قابلیت دریافت تصاویر رنگی از سایت DKG.ir

مؤلفین:

منصور عرب

(دانشجوی دکتری سلولی کاربردی دانشگاه تهران)

ملیحه میرگلوی بیات

با تشکر از:

دکتر جواد محمدنژاد

دکتر میترا بهروزی‌اقدم

☑ کتاب جامع دکتر خلیلی ☐ ☐ IQB ☐ الگوریتم میانبر ☐ IQB ۵ ساله

سرشناسنامه	: عرب، منصور، ۱۳۶۱ -
عنوان و نام پدیدآور	: سلولی و مولکولی: ویژه تمامی گروه‌های علوم پایه پزشکی و مجموعه زیست‌شناسی/ مولفین منصور عرب، ملیحه میرگلوی بیات.
مشخصات نشر	: تهران: گروه تالیفی دکتر خلیلی، ۱۴۰۰.
مشخصات ظاهری	: ۶۶۰ ص.: مصور، جدول، نمودار.
شابک	: 978-600-422-075-0
وضعیت فهرست نویسی	: فیپا
موضوع	: یاخته‌شناسی
موضوع	:Cytology
موضوع	: زیست‌شناسی مولکولی
موضوع	: Molecular biology
شناسه افزوده	: میرگلوی بیات، ملیحه، ۱۳۶۸ -
رده بندی کنگره	: QH۵۸۱/۲/ع۴س۸ ۱۳۹۵
رده بندی دیویی	: ۶/۵۷۱
شماره کتابشناسی ملی	: ۴۲۳۱۷۵۸

نام کتاب: جامع سلولی و مولکولی

مؤلفین: منصور عرب- ملیحه میرگلوی بیات

ناشر: گروه تألیفی دکتر خلیلی

نوبت و سال چاپ: هفتم . ۱۴۰۰

شمارگان: ۱۰۰۰

چاپ: محمد - صحافی: سروش

مدیر تولید: اقبال شرقی

ناظر فنی چاپ: فرهاد فراهانی

مدیر فنی و هنری: مریم آرده

بهاء: ۲۱۵۰۰۰ تومان

آموزشگاه دکتر خلیلی (دفتر مرکزی): ۶۶۵۶۸۶۲۱-۰۲۱

آموزشگاه دکتر خلیلی (شعبه شریعتی): ۲۲۸۵۶۶۲۰-۰۲۱

فروشگاه: تهران –خیابان انقلاب-روبه‌روی درب اصلی دانشگاه تهران –پاساژ فروزنده –طبقه همکف –پلاک ۳۳۱

تلفن: ۶۶۴۸۹۳۷۵ – ۰۲۱ – ۶۶۴۸۹۳۴۹ – ۰۲۱

مرکز پخش: ضلع جنوب غربی میدان انقلاب– جنب سینما پارس- مجتمع تجاری پارس – طبقه اول

مرکز فروش: ۶۶۵۶۹۲۱۶ – ۰۲۱

مدیر فروش: ۵۵۰۸۵۸۹ – ۰۹۱۲

drkhaliligroupbook

www.DKG.ir

@drkhaliligroupbook

تقدیم به:

عمه امام زمان حضرت زینب (س)

و شهید بهشتی

طلیعه سخن مؤلف:

هم اینک که قلم در دست دارم، خدا را شاکرم که فرصتی مجدد فراهم کرد تا بتوانم قدمی در راه او بردارم و قلمی برای او بزنم. سپاس خدای را که راه علم را نشانم داد تا این‌که بتوانم با شناخت آثارش، اندکی پی به قدرت بی‌نهایتش ببرم و در نهایت خضوع بگویم: شکراً لله.

و اما اثری که پیش رو دارید نتیجه اندک اندوخته این حقیر در سال‌های تحصیل و تدریسم می‌باشد. سعیم بر این بوده که کتاب بیانی ساده، منسجم، جامع و در عین حال خلاصه و کنکوری داشته و تصاویر آن گویا باشد، که استقبال خوب داوطلبان از چاپ اول و دوم مؤید این مهم بوده است.

در این‌جا لازم می‌دانم از تمامی عزیزانی که به طرق مختلف ما را در تهیه این کتاب یاری نمودند، تشکر کنم به ویژه: از همسر عزیزم،که اگر حمایت‌های او نبود شاید این اثر به این زودی چاپ نمی‌شد. از پدر و مادرم که دعای خیرشان همیشه پشت سرم بوده، از آقای صادق قیصری بابت ویراست دقیق کل کتاب، از آقای علی حضرتی بابت تألیف فصل سلول‌های بنیادی و بخشی از ایمونولوژی، از همکاران آتلیه انتشارات به‌ویژه سرکار خانم آرده و در نهایت از استاد عزیزم جناب آقای دکتر خلیلی که خیلی به بنده لطف داشتند و حامی و راهنمایم بودند. امیدوارم که این اندک، مقبول خداوند و حجتش حضرت صاحب (عج) قرار بگیرد و گره‌گشای راه شما در کسب علم و معرفت باشد. با ما در ارتباط باشید. بهترین‌ها را برایتان از خالق هستی خواستارم.

با احترام
Hajmansour90@yahoo.com
منصور عرب

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

فصل اول: مقدمه ۷
فصل دوم: غشاء (Membrane) ۲۵
فصل سوم: ناقلین غشایی (Membrane transporters) ۵۴
فصل چهارم: اسکلت سلولی (Cytoskeleton) ۸۳
فصل پنجم: اتصالات سلولی (Cell junctions) ۱۴۰
فصل ششم: سیگنالینگ (Signaling) ۱۷۰
فصل هفتم: میتوکندری (Mitochonderia) ۲۱۱
فصل هشتم: شبکه اندوپلاسمی (Endoplasmic reticulum) ۲۳۵
فصل نهم: دستگاه گلژی (Golgi apparatus) ۲۴۰
فصل دهم: لیزوزوم (Lysosome) ۲۴۵
فصل یازدهم: پراکسی‌زوم (Peroxysome) ۲۴۹
فصل دوازدهم: کلروپلاست (Chloroplast) ۲۵۴
فصل سیزدهم: دستگاه عصبی (Nervous System) ۲۶۱
فصل چهاردهم: DNA ۲۷۵
فصل پانزدهم: همانندسازی DNA (Replication) ۳۲۲
فصل شانزدهم: جهش و ترمیم (Mutation and Repair) ۳۴۷
فصل هفدهم: رونویسی (Transcription) ۳۶۵
فصل هجدهم: ترجمه (Translation) ۴۱۳
فصل نوزدهم: دسته‌بندی پروتئین‌ها (Protein Sorting) ۴۳۳
فصل بیستم: نقل و انتقال وزیکولی ۴۶۴
فصل بیست‌ویکم: تنظیم بیان ژن ۴۸۴
فصل بیست‌ودوم: سیکل سلولی، آپوپتوز و سرطان ۵۲۵
فصل بیست‌وسوم: سلول‌های بنیادی (Stem cells) ۵۷۸
فصل بیست‌وچهارم: ایمنی‌شناسی ۵۸۸
فصل بیست‌وپنجم: تکنیک‌ها و ابزارها ۶۱۸

فصل اول

مقدمه

کوچک‌ترین واحد ساختاری هر موجود زنده، **سلول** نامیده می‌شود. چنان‌چه بدن موجودات را به یک ساختمان تشبیه کنیم، سلول‌ها آجرهای تشکیل دهنده‌این بنا هستند. هر سلولی از اجزای مختلفی تشکیل می‌شود که به‌طور عمده شامل سیتوپلاسم، غشاء و هسته می‌باشد.

انواع سلول‌های زنده

دو نوع سلول در جهان زیستی وجود دارد: سلول یوکاریوتی و پروکاریوتی. سلول‌های پروکاریوتی به وسیله غشای پلاسمایی احاطه شده، هسته نداشته و ساختار درونی نسبتا ساده‌ای دارند. اما سلول‌های یوکاریوتی، حاوی هسته و اندامک‌های فراوان هستند. ناحیه‌ای که بین غشای پلاسمایی و هسته قرار گرفته، **سیتوپلاسم** نامیده می‌شود که از سیتوزول (آب، یون‌های محلول، مولکول‌های کوچک و پروتئین‌ها) و اندامک‌ها تشکیل شده است. یوکاریوت‌ها شامل گیاهان، جانوران، قارچ‌ها و آغازیان بوده و پروکاریوت‌ها شامل یوباکتری‌ها (باکتری‌های واقعی) و آرکی باکتری‌ها می‌باشند.

جدول ۱-۱. مقایسه سلول‌های یوکاریوتی با پروکاریوت

Characteristic	Prokaryotic Cells	Eukaryotic Cells
Nucleus	No	Yes
Membrane-Bound Organelles	No	Yes
Size of Ribosomes	70S	80S
Cell Wall Composition	Peptidoglycan is Present	No Peptidoglycan
Mitotic Division	No	Yes
DNA Associated with Histones	No	Yes
Number of Chromosomes	One	More than One
Cell Membrane Composition	No Sterols (Except in Mycoplasmas)	Sterols Present
Number of Cells	Usually Unicellular	Usually Multicellular
Size of Cells	Smaller (1-5 μm)	Larger (10-100 μm)

مولکول‌های درشتِ زیستی (Macromolecules)

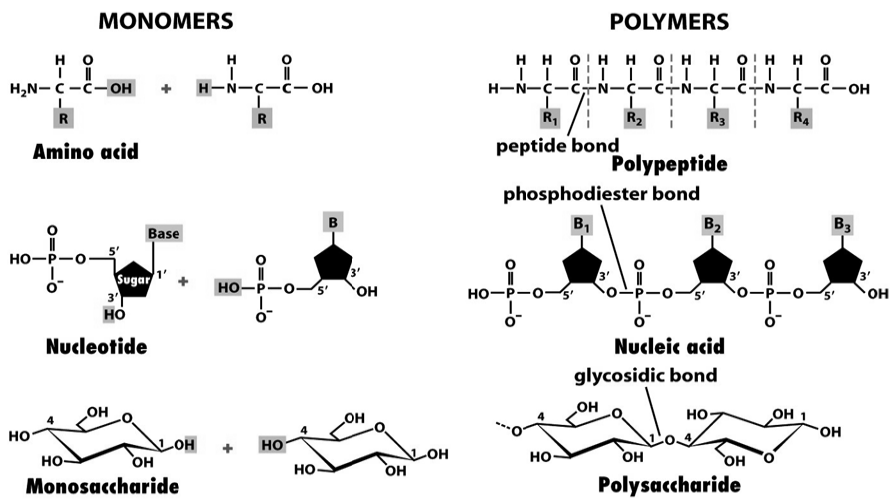
ساختمان بدن موجودات زنده عمدتاً حاوی سه گروه ماکرومولکولی شامل پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و پلی‌ساکاریدها می‌باشند.

۱. **پروتئین‌ها (Proteins)؛** پلیمرهای خطی حاوی ۱۰ تا چندین هزار اسیدآمینه هستند که توسط پیوندهای پپتیدی به یکدیگر متصل می‌شوند.

۲. **اسیدهای نوکلئیک (Nucleic acids)؛** پلیمرهای خطی حاوی صدها تا میلیون‌ها نوکلئوتید هستند که توسط پیوندهای فسفودی استری به یکدیگر متصل می‌شوند.

۳. **پلی ساکاریدها (Polysaccharides)؛** پلیمرهای خطی یا شاخه‌دار، متشکل از مونوساکاریدهایی (قندها) نظیر گلوکز هستند که توسط پیوندهای گلیکوزیدی به یکدیگر متصل می‌شوند.

نکته: هر سلول تقریبا از ۷۰٪ آب، ۱۵٪ پروتئین، ۶٪ RNA و مقدار کمی لیپید، DNA و مولکول‌های کوچک تشکیل شده است.



شکل ۱-۱. انواع ماکرومولکول‌ها

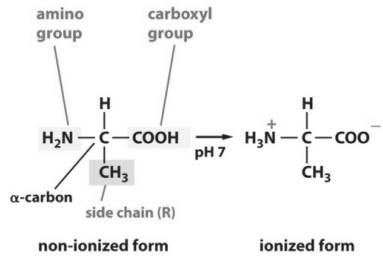
پروتئین‌ها

پروتئین‌ها فراوان‌ترین ماکرومولکول‌های سلول هستند که عملکردهای متعددی دارند. تمام اسیدهای آمینه دارای ساختمان مشخصی هستند که حاوی یک کربن مرکزی (Cα) متصل به چهار گروه شیمیایی مختلف می‌باشد. این گروه‌ها عبارتند از: یک گروه آمینی (NH2)، یک گروه کربوکسیل (COOH)، یک اتم هیدروژن و یک گروه متغیرکه **زنجیرجانبی** یا **گروه R** نامیده می‌شود. اسیدهای آمینه براساس گروه R خود نام‌گذاری می‌شوند. از آنجایی که کربن‌های آلفا در تمامی اسیدهای آمینه نامتقارن هستند (به غیراز گلیسین)، طبق قرار داد چنان‌چه NH2 در طرف چپ کربن آلفا باشد، این اسید آمینه از نوع **L**[1] و اگر در سمت راست قرار گیرد، از نوع **D**[2] است. این دو ایزومر امکان تبدیل به یکدیگر را ندارند مگراین‌که یک پیوند شیمیایی در آن‌ها شکسته شده، سپس مجددا تشکیل گردد. به غیراز چند مورد نادر[3]، همه اسیدهای آمینه از نوع L هستند.

1- Levo
2- Dextro

۳- مثل برخی پروتئین‌های دیواره سلول باکتری و برخی فرآورده های میکروبی

گروه تألیفی دکتر خلیلی



شکل ۲-۱. اسکلت کلی اسیدهای آمینه

اسیدهای آمینه استاندارد بر اساس ویژگی‌های خاص **گروه R یا زنجیر جانبی‌شان**، در سه گروه اسیدهای آمینه آب‌گریز، آب‌دوست و خاص تقسیم می‌شوند:

۱. **اسیدهای آمینه آب‌گریز:** این نوع از اسیدهای آمینه چون دارای R غیرقطبی هستند، قابلیت انحلال‌شان در آب کم است. هر چه‌این R غیرقطبی بزرگ‌تر باشد، میزان آب‌گریزی اسیدآمینه بیش‌تر شده و کم‌تر در آب حل می‌گردد. Rهای غیرحلقوی موجود در آلانین، والین، لوسین وایزولوسین (که **آلیفاتیک**[1] نامیده می‌شوند) و نیز متیونین (به استثنای یک اتم گوگرد)، تماما از هیدروکربن‌ها تشکیل شده و همگی غیرقطبی هستند. فنیل آلانین، تیروزین و تریپتوفان دارای زنجیره‌های جانبی آروماتیک بزرگ و حجیم می‌باشند.

۲. **اسیدهای آمینه آب‌دوست:** این نوع از اسیدهای آمینه چون دارای R قطبی هستند، آب‌دوست می‌باشند. آب‌دوست‌ترین‌این اسیدهای آمینه، زیرگروهی است که در pH طبیعی (تقریبا ۷)، دارای R باردار (یونیزه) هستند. آرژنین و لیزین حاوی R با بار مثبت بوده، لذا اسیدهای آمینه **بازی** نامیده می‌شوند. اسید آسپارتیک و اسید گلوتامیک حاوی R با بار منفی بوده و اسیدآمینه‌های **اسیدی** خوانده می‌شوند. اسید آمینه پنجمی هیستیدین می‌باشد که حاوی زنجیر جانبی به نام‌ایمیدازول می‌باشد. این حلقه، بسته به تغییرات جزئی در میزان اسیدیته می‌تواند از حالت باردار مثبت به حالت بدون بار، تغییر وضعیت دهد. آسپارژین و گلوتامین فاقد بار هستند اما از آنجا که دارای زنجیر جانبی‌های حاوی گروه‌های آمیدی می‌باشند، ظرفیت بالایی برای‌ایجاد پیوندهای هیدروژنی دارند. به‌طور مشابه، سرین و ترئونین بدون بار هستند ولی دارای گروه‌های هیدروکسیل می‌باشند که در پیوندهای هیدروژنی با سایر مولکول‌های قطبی شرکت می‌کنند.

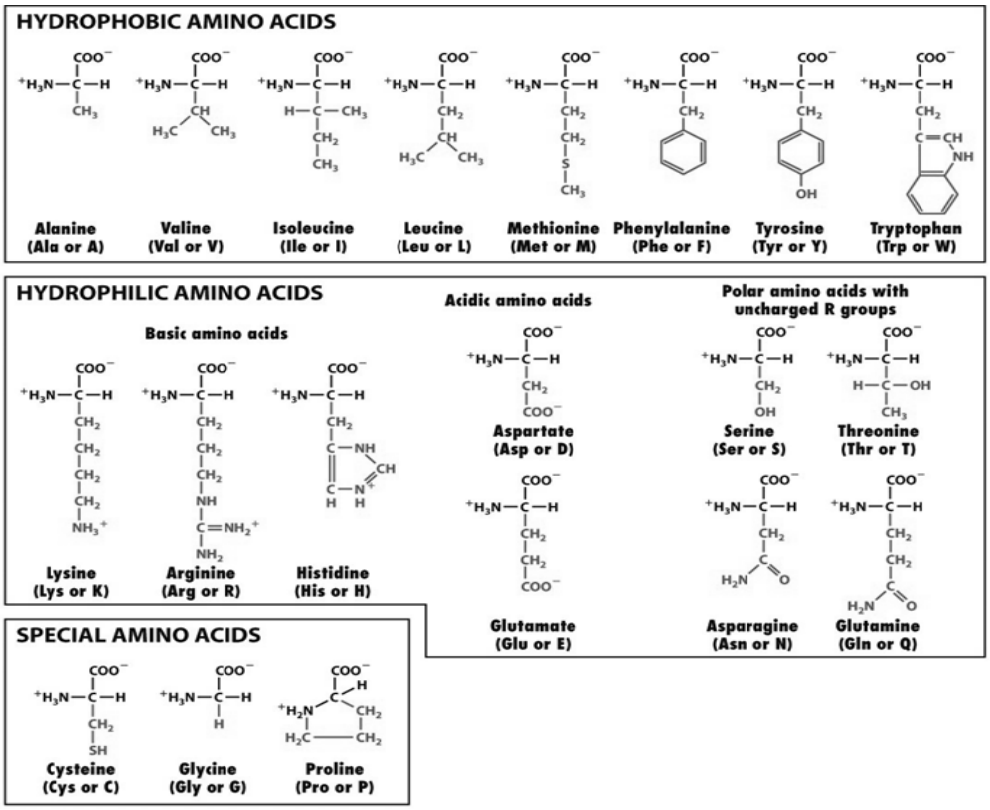
۳. **اسیدهای آمینه خاص:** سیستئین، گلیسین و پرولین به علت ویژگی‌های منحصر به فرد Rهای خود، نقش‌های ویژه‌ای در پروتئین‌ها دارند. زنجیر جانبی سیستئین حاوی یک گروه سولفیدریل (SH-) می‌باشد. با رها شدن یک H^+، عامل سولفیدریل به آنیون تیولات (S^-) تبدیل می‌شود. آنیون‌های تیولات نقش مهمی در کاتالیز آنزیمی به ویژه در پروتئازها دارند. در پروتئین‌ها، هریک از گروه‌های سولفیدریل مجاور می‌توانند با پیوند دی سولفیدی به یکدیگر متصل شوند. پیوند دی سولفیدی سبب پایداری ساختمان تاخورده پروتئین‌ها می‌شود. اسیدآمینه خاص دیگر، گلیسین است که به عنوان کوچک‌ترین اسیدآمینه، فقط دارای یک اتم H^+ به عنوان گروه R خود می‌باشد. اندازه کوچک گلیسین باعث می‌شود تا بتواند در فضاهای تنگ به راحتی جای بگیرد. و اما پرولین برخلاف سایر اسیدآمینه‌ها، زنجیرجانبی‌اش خم شده و از طریق‌ایجاد پیوند کووالان با اتم نیتروژن (در گروه آمینی) متصل به Cα، حلقه‌ای را تشکیل می‌دهد که باعث عدم انعطاف‌پذیری آن می‌گردد. از طرفی گروه آمینی پرولین چون به‌طور کووالان به گروه Rش متصل شده امکان ایجاد پیوند هیدروژنی را ندارد. حضور پرولین به‌ایجاد یک پیچ ثابت در زنجیره پروتئینی شده و تا خوردن پروتئین در این نواحی را محدود می‌کند.

1- Aliphatic

گروه تألیفی دکتر خیلی

خصوصیات R (مثل اندازه، آب‌گریزی، توانایی تشکیل پیوندهای یونی و هیدروژنی) به همراه توالی خاص اسکلت پلی پپتیدی باعث‌ایجاد محدودیت می‌شوند. به عنوان مثال، R بزرگ (موجود در اسیدآمینه‌ای هم‌چون تریپتوفان) مانع از فشرده شدن یک ناحیه در زنجیره پلی پپتیدی به ناحیه دیگر از آن می‌شود یا R با بار مثبت (مثلا در آرژنین) ممکن است قطعه‌ای از زنجیره پلی پپتیدی با زنجیره جانبی منفی (مثل اسید آسپارتیک) را جذب کند. بنابراین در کل، ساختار اول پلی پپتید، ساختار دوم، سوم و چهارم پروتئین را تعیین می‌کند.

جدول۲-۱. دسته‌بندی اسیدهای آمینه مختلف



تغییرات شیمیایی پروتئین‌ها

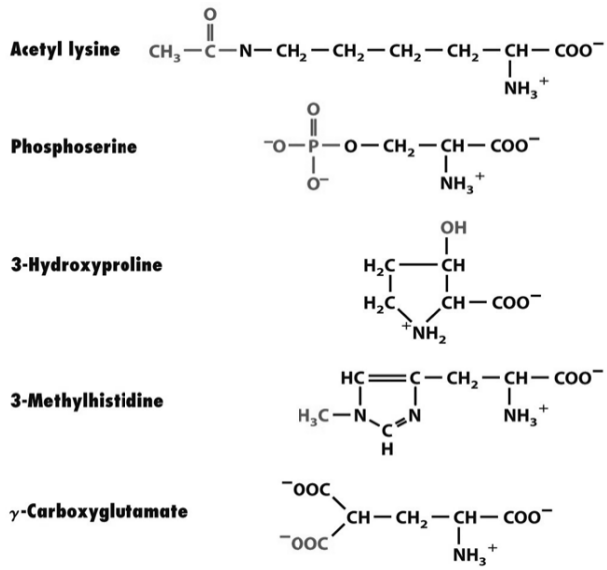
- **استیلاسیون**؛ شایع‌ترین تغییر اسیدهای آمینه، استیلاسیون[۱] می‌باشد، که حدود ۸۰٪ پروتئین‌ها را تحت تاثیر قرار می‌دهد. استیلاسیون احتمالا نقش مهمی در کنترل طول عمر پروتئین‌ها در سلول دارد، زیرا پروتئین‌های غیراستیله سریعا تجزیه می‌شوند.

- **فسفریلاسیون**؛ گروه‌های هیدروکسیل موجود در ریشه‌های سرین، ترئونین و تیروزین، توسط آنزیم‌های کیناز فسفریله می‌شوند. فسفریلاسیون نیتروژن موجود در زنجیر جانبی هیستیدین در باکتری، قارچ و گیاهان شناخته شده است اما در پستانداران ظاهرا نادر می‌باشد.

۱- که به صورت افزوده شدن یک گروه استیل به گروه آمینی ریشه انتهای N پروتئین می‌باشد.

گروه تألیف دکتر خلیلی

- **گلیکوزیلاسیون (قندی شدن)**؛ به زنجیره جانبی آسپارژین، سرین، ترئونین زنجیره‌های خطی یا شاخه‌دار قندی متصل می‌شود. لازم به ذکر است بسیاری از پروتئین‌های ترشحی و غشایی دارای ریشه‌های قندی هستند.
- **دآمیناسیون:** جدا شدن عامل آمین از آسپاراژین و گلوتامین و تبدیل آن‌ها به اسیدآسپارتیک و اسیدگلوتامیک به‌طور شایع در پروتئین‌ها رخ می‌دهد.
- **سایر تغییرات:** برخی تغییرات هم در پروتئین‌هایی خاص وجود دارند که از آن جمله می‌توان به **هیدروکسیلاسیون** ریشه‌های پرولین و لیزین در کلاژن، **متیلاسیون** ریشه‌های هیستیدین در گیرنده‌های غشایی و **γ- کربوکسیلاسیون** گلوماتات موجود در عوامل انعقادی خون نظیر پروترومبین[1]، اشاره کرد.



شکل۳-۱. تغییرات شیمیایی اسیدهای آمینه

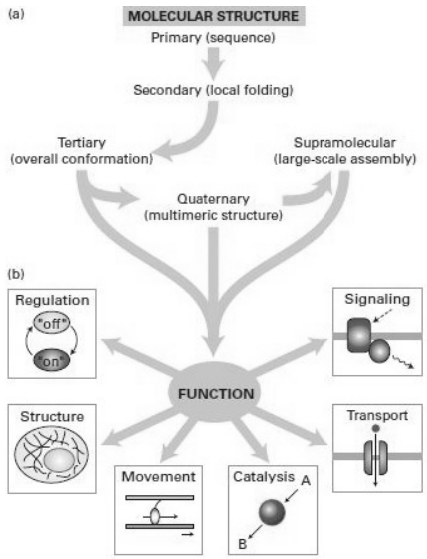
انواع پروتئین‌ها

پروتئین‌ها را بر اساس عملکرد، می‌توان به دسته‌های زیر تقسیم کرد:

۱. پروتئین‌های **ساختاری**: در سازمان‌دهی شکل سلول، اندامک‌ها، سیتوپلاسم و کمپلکس‌های پروتئینی نقش دارند (مثل اکتین‌ها و میکروتوبول‌ها).
۲. پروتئین‌های **تنظیمی**: فعالیت پروتئین‌ها را کنترل می‌کنند (مثل RGS، GEF و GAP).
۳. پروتئین‌های **سیگنالینگ**: در انتقال پیام نقش دارند (مثل هورمون‌ها و گیرنده‌های سطح سلول).
۴. پروتئین‌های **انتقالی**: باعث عبور مولکول‌ها و یون‌ها از غشاء می‌شوند (مثل کانال‌ها، پمپ‌ها و ناقلین غشایی).
۵. **آنزیم**‌ها: پروتئین‌هایی هستند که واکنش‌های شیمیایی را کاتالیز می‌کنند (واکنش سریع‌تر به محصول می‌رسد).
۶. پروتئین‌های **حرکتی**: مسئول حرکت پروتئین‌ها، اندامک‌ها، سلول‌ها و حتی کل موجود زنده هستند (مثل میوزین، کاینزین).
۷. **ماشین‌های مولکولی**: از اتصال چندین پروتئین به هم، این کمپلکس‌های بزرگ به وجود می‌آیند.

1- Prothrombin

گروه تألیفی دکتر خیلی



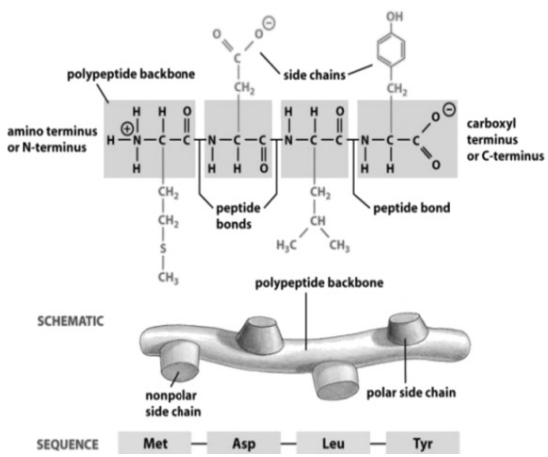
شکل ۴-۱. مروری بر ساختار و عملکرد پروتئین‌ها

ساختمان پروتئین‌ها

ساختمان پروتئین‌ها عموماً در چهار سطح جداگانه توصیف می‌شود و به ترتیب شامل ساختمان اول، دوم، سوم و چهارم می‌باشد. در ادامه به بحث و بررسی هریک از ساختمان‌های چهار گانه در پروتئین‌ها می‌پردازیم.

ساختمان اول پروتئین‌ها

در نتیجه کنار هم قرار گرفتن خطی و بدون شاخه اسیدهای آمینه، ساختمان اولیه پروتئین شکل می‌گیرد. اتصال اسیدهای آمینه به یکدیگر از طریق تشکیل یک پیوند کووالانسی آمیدی، به نام **پیوند پپتیدی**، صورت می‌گیرد. این پیوند بین گروه آمینی یک اسیدآمینه و گروه کربوکسیل اسیدآمینه مجاور برقرار می‌گردد. اتصال چندین اسیدآمینه به یکدیگر، زنجیره پلی‌پپتیدی را ایجاد می‌کند.



شکل ۵-۱. ساختمان اول پروتئین‌ها

نکته: به هر یک از اسیدهای آمینه موجود در زنجیره پلی‌پپتیدی، **ریشه یا باقیمانده (Residue)** گفته می‌شود.

نکته۲: اندازه یک پروتئین به صورت جرم آن بر حسب دالتون[1] یا وزن مولکولی (MW) بیان می‌گردد. وزن مولکولی میانگین اسیدهای آمینه موجود در یک پروتئین، ۱۱۳ دالتون می‌باشد.

تفاوت پپتید و پلی‌پپتید

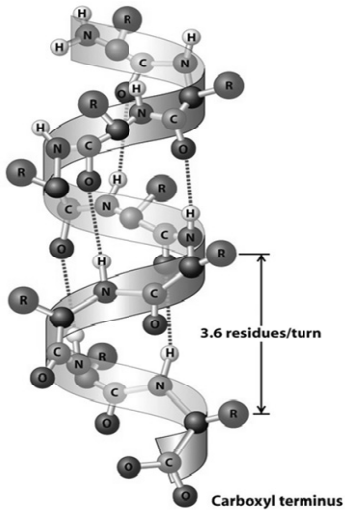
با قرارگرفتن کم‌تر از ۳۰-۲۰ اسید آمینه درکنارهم، اولیگوپپتید[2] یا به‌طور ساده‌تر **پپتید** شکل می‌گیرد، در حالی که طول پلی‌پپتیدها اغلب ۵۰۰-۲۰۰ ریشه می‌باشد. واژه پروتئین به پلی‌پپتیدی اطلاق می‌شود که ساختمان سه بعدی شناخته شده‌ای دارد.

ساختمان دوم (ثانویه) پروتئین‌ها

تاخوردن موضعی و پایدار زنجیره پلی‌پپتیدی، ساختمان دوم پروتئین را به وجود می‌آورد، که نتیجه برقراری پیوندهای هیدروژنی بین گروه‌های آمیدی و کربوکسیلی اسیدآمینه‌ها می‌باشد و معمولا شامل الگوهای ساختمانی تکراری است. ساختارهای ثانویه در دو حالت **منظم و غیرمنظم** دیده می‌شوند: ساختارهای منظم شامل مارپیچ آلفا، صفحات β و پیچه β می‌باشد. از ساختارهای دوم نامنظم[3] می‌توان به مارپیچ تصادفی[4] اشاره کرد که ساختارهای منظم فوق را تشکیل نداده ولی به‌هرحال شکل پایداری دارند و بسیار انعطاف پذیر هستند. در یک پروتئین به‌طور متوسط ۶۰٪ زنجیره پلی پتیدی به صورت مارپیچ α و صفحات β بوده و بقیه به شکل مارپیچ‌ها و پیچ‌های نامنظم می‌باشد.

مارپیچ آلفا (α Helix)

با چرخش راست‌گرد یک زنجیره پلی‌پپتیدی حول محور فرضی، رایج‌ترین ساختمان دوم پروتئین یعنی مارپیچ آلفا شکل می‌گیرد. ضمن مارپیچی شدن، بین اسید آمینه اول و چهارمین اسیدآمینه بعدی در هر مارپیچ (بین گروه کربونیل و آمیدی)، پیوند هیدروژنی برقرار می‌شود که باعث پایداری‌این ساختار می‌شود (یعنی اسیدآمینه ۱ به ۵، ۲ به ۶ و ... متصل می‌شود) در هر دور مارپیچ، ۳/۶ آمینواسید قرار می‌گیرد و طول آن ۰/۵۴ نانومتر می‌باشد.



شکل ۶-۱. ساختمان مارپیچ آلفا

نکته: معمولا اسیدآمینه پرولین دراین ساختار وجود ندارد. زیرا گروه آمینی آن (به دلیل پیوند کوالانسی با زنجیره R)، توانایی برقراری پیوند هیدروژنی و پایدارسازی اسکلت را ندارد.

نکته۲: اگر چه مارپیچ α کلاسیک، پایدارترین و رایج‌ترین شکل مارپیچی موجود در پروتئین‌ها است، اما انواع مختلف دیگری از مارپیچ‌ها نظیر آن‌هایی که دارای پیچ‌های سفت‌تر یا شل‌تر هستند، نیز وجود دارند. برای مثال، در مارپیچ اختصاص یافته‌ای که فنر فنری شده[5] نامیده می‌شود، مارپیچ بسیار متراکم‌تر می‌باشد (۳/۵ ریشه با طول ۰/۵۱ nm به ازای هر پیچ).

صفحه بتا (β Sheet)

نوع دیگری از ساختار دوم می‌باشد که از قرار گرفتن رشته‌های β در کنار یکدیگر تشکیل می‌شود. هر صفحه بتا، قطعه پلی‌پپتیدی کوتاهی (۸-۵ ریشه‌ای) می‌باشد که تقریبا به‌طور کامل باز شده است. برخلاف مارپیچ آلفا (که در آن، پیوندهای هیدروژنی بین گروه‌های آمینی و کربوکسیل اسکلت، بین ریشه‌های تقریبا مجاور برقرار می‌گردد)، در صفحه بتا پیوندهای هیدروژنی بین اتم‌های اسکلت رشته‌های بتای مجزا ولی مجاور تشکیل می‌شود. مانند مارپیچ آلفا، صفحه‌های بتا نیز دارای جهت‌گیری می‌باشند؛ رشته‌های β مجاور می‌توانند نسبت به یکدیگر همسو (موازی) یا ناهمسو باشند.

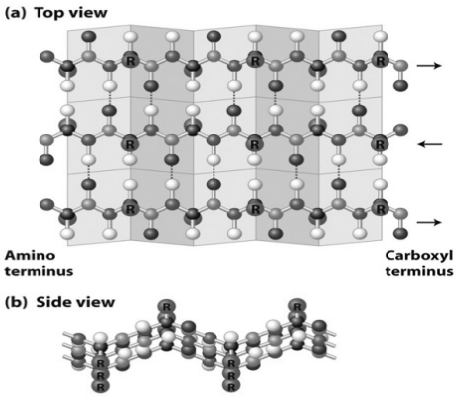
۱- یک دالتون برابر یک واحد جرم اتمی است.

2- Oligo-peptide
3- Irregular
4- Random coil
5- Coiled coil

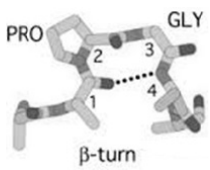
گروه تألیفی دکتر خلیلی

پیچه‌های بتا(β Turn)

پیچه β که آن را **پیچ سنجاق سری**[1] هم می‌نامند، از ۴ ریشه تشکیل می‌شود، بر سطح پروتئین قرار گرفته، سبب خمیدگی‌های تندی می‌شود که جهت اسکلت پلی‌پپتیدی را (اغلب به سمت درون) معکوس می‌کند. این ساختار دوم U شکل کوتاه، اغلب از طریق یک پیوند هیدروژنی بین ریشه‌های انتهایی خود (اولین و چهارمین) پایدار شده و معمولا گلیسین و پرولین دراین ریشه‌ها حضور دارند. داشتن R کوچک در گلیسین و وجود خمیدگی در پرولین، به پلی‌پپتید اجازه می‌دهد که به شکل یک U محکم خمیده شده و به صورت ساختمانی بسیار فشرده در بیاید. شش نوع پیچه بتا شناسایی شده که جزئیات ساختمانی آن‌ها بستگی به آرایش تعامل‌های پیوندهای هیدروژنی دارد.



شکل ۷-۱. ساختمان صفحه β



شکل ۸-۱. ساختمان پیچه β

پروتئین‌های ذاتا نامنظم

زنجیره‌های پلی پپتیدی بسیار انعطاف‌پذیری دارند، لذا ساختارشان منظم و ثابت نمی‌باشد و به شکل جزئی یا کامل در یک زنجیره پپتیدی وجود دارند. این پروتئین‌ها نقش تنظیمی (مهاری) و داربستی (برای اتصال سایر پروتئین‌ها، مولکول‌ها و یون‌ها) داشته و در پیام رسانی و دسته‌بندی پروتئین‌ها (به عنوان سیگنال راهنما) شرکت می‌کنند و دچار انواع مختلفی از تغییرات پس از ترجمه (مثل فسفریلاسیون، گلیکوزیلاسیون و پروتئولیز) می‌شوند. بالا بودن انعطاف‌پذیری برای انجام فعالیت‌های فوق ضروری است.

نامنظم بودن ذاتی‌این پروتئین‌ها ناشی از توالی آن‌هاست که نسبت به پروتئین‌های منظم، غنی از اسیدهای آمینه قطبی، باردار و پرولین هستند و میزان بسیار کمی آمینواسید آب گریز دارند. CTD در RNA پلی مراز II، انتهای N در هیستون‌ها، ناحیه FH1 در فورمین، ساختار نامنظم دارند.

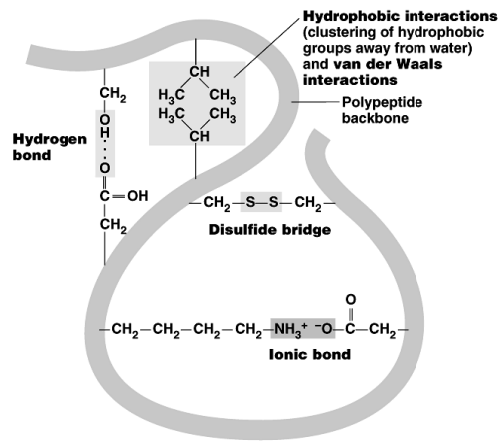
پروتئین‌های ذاتا نامنظم را با تست حساسیت به **هضم پروتئازی** (که معمولا حساسیت بالایی به پروتئازها دارند) و یا با **اسپکتروسکوپی** می‌توان شناسایی کرد. در حدود ۳۰٪ از پروتئین‌های یوکاریوتی دارای بخش‌های حفاظت شده نامنظم هستند.

1- Hair pin turn

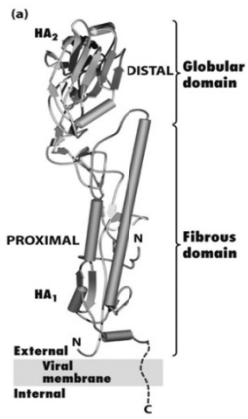
گروه تألیف دکتر خلیلی

ساختمان سوم پروتئین‌ها

ساختمان سوم درواقع شکل فضایی (آرایش سه بعدی) یک پروتئین کامل می‌باشد[۱]، که از طریق پیوندهای غیرکووالان (مثل پیوندهای واندروالس، پیوندهای الکترواستاتیک و هیدروفوب) و هیدروژنی پایدار می‌شود[۲]. این نیروهای پایدارکننده، عناصر ساختار دوم (مارپیچ‌های آلفا، رشته‌های بتا، پیچ‌ها و فنرها) را به‌طور فشرده در کنارهم نگه می‌دارد. به علت ضعیف بودن‌این پیوندهای پایدارکننده، ساختار سوم پروتئین‌ها انعطاف پذیر بوده که‌این انعطاف پذیری پیامدهای مهمی بر عملکرد پروتئین‌ها دارد. علاوه بر پیوندهای سست غیرکوالان، گاهی پیوندهای محکم دی سولفیدی نیز بین ریشه‌های سیستئین در بعضی از پروتئین‌هاایجاد می‌شود، که با محدودسازی پویایی پروتئین‌ها، ساختار سوم آن‌ها را پایدار می‌کند.



شکل ۹-۱. انواع پیوندها در ساختمان سوم پروتئین



شکل ۱۰-۱. نمایی از دمین‌های کروی و رشته‌ای

پروتئین‌ها بر اساس ساختار سوم خود به سه دسته **رشته‌ای، کروی** و **درون غشایی** تقسیم می‌شوند. پروتئین‌های رشته‌ای[۳]، مولکول‌های بزرگ، بلند و سفتی هستند که از یک نوع ساختار دوم تکراری (که به صورت پشت سرهم آمده‌اند)، تشکیل می‌شوند و به صورت کمپلکس تجمع می‌یابند. پروتئین‌های رشته‌ای به آسانی در آب حل نمی‌شوند، معمولا نقش ساختمانی دارند و در حرکت سلولی نیز شرکت می‌کنند. کلاژن، فراوان‌ترین پروتئین موجود در پستانداران، مثالی ازاین نوع می‌باشد. بسیاری از پروتئین‌های رشته‌ای نیز هستند که از زیرواحدهای پروتئین‌های کروی تشکیل یافته‌اند (مانند رشته‌های مارپیچی میکروفیلامان، که از پروتئین‌های کروی به نام G-اکتین به وجود می‌آیند). پروتئین‌های کروی[۴] عموما ساختمان‌هایی با تاخوردگی فشرده هستند که در آب محلول بوده و اغلب کروی شکل هستند و ترکیبی از ساختارهای دوم می‌باشند. پروتئین‌های غشایی[۵] در دیواره سلولی و غشاهای اندامک قرار می‌گیرند. به هرحال سه دسته بزرگ پروتئینی مذکور کاملا از هم جدا نبوده، برخی پروتئین‌ها ترکیبی متشکل از دو یا حتی هر سه دسته مذکور می‌باشند.

۱- این در حالی است که ساختار دوم راجع به آرایش موضعی یک ناحیه از پروتئین صحبت می‌کند.

۲- ساختارهای دوم تنها توسط پیوندهای هیدروژنی ایجاد می گردند.

3- Filamentous proteins
4- Globular proteins
5- Membrane proteins

گروه تألیفی دکتر خلیلی

موتیف‌ها؛ ساختمان‌های فرا دوم[1]

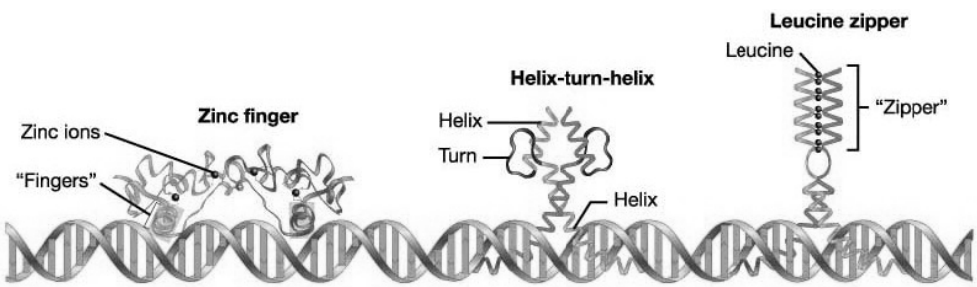
موتیف‌ها، ترکیبی خاص از چندین ساختار دوم پروتئین می‌باشند که به آن‌ها موتیف‌های ساختاری نیز گفته می‌شود. اغلب موتیف‌ها به صورت قطعه‌ای در بسیاری از پروتئین‌ها دیده می‌شوند و معمولاً هر کدام عملکردی اختصاصی دارند.

انواع موتیف‌ها

۱. **موتیف زیپ لوسین(leucine zipper)**: اساس‌این موتیف، مارپیچ‌های آلفا می‌باشد که دو زنجیره به دور هم می‌پیچند و منجر به تشکیل حالت فنر فنری[2] یا تکرار هفت تایی[3] می‌شوند. چون در ابتدا مشاهده شد اتصال مارپیچ‌های آلفا به هم، از طریق اسیدهای آمینه هیدروفوب لوسین انجام می‌گیرد، به‌این موتیف، زیپ لوسین گفته شد. امروزه پروتئین‌های دیگری از عناصر زیپ لوسین شناسایی شد که در همین جایگاه، حاوی اسیدهای آمینه آب‌گریز دیگری بودند، لذا به آن‌ها **زیپ بازی (bZIP) می**گویند. این موتیف در بسیاری از پروتئین‌های رشته‌ای و فاکتورهای رونویسی (مثل GCN4) وجود دارد.

۲. **موتیف HTH[4] (مارپیچ- پیچ- مارپیچ)**: این موتیف از دو بخش مارپیچ تشکیل شده که توسط یک پیچ کوتاه چهار اسید آمینه‌ای از یکدیگر جدا شده و در ساختمان بسیاری از رپرسورهای باکتریایی (مثل رپرسور lac) و فاکتورهای رونویسی یوکاریوتی وجود دارد.

۳. **موتیف انگشت روی(Zinc finger motif)**: این موتیف از سه ساختار دوم، شامل یک مارپیچ α و دو رشته β با جهت موازی ناهمسو تشکیل شده است که توسط یک یون روی (Zn^{2+}) در کنار هم قرار می‌گیرند. موتیف انگشت روی که به دو فرم **C2H2** و **C4** وجود دارد، در بسیاری از پروتئین‌های اتصالی به DNA وجود داشته و به تنظیم رونویسی کمک می‌کند و از آن‌جا که منظره‌ای شبیه به انگشتان دست انسان دارد به‌این نام معروف شده است. این موتیف، در پروتئین‌هایی که به DNA متصل نمی‌شوند نیز وجود دارد.

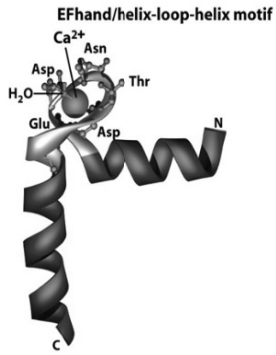


شکل ۱۱-۱. برخی از انواع موتیف‌ها

1- Motif or Super Secondary structure
2- Coil coiled
3- Heptad-repeated
4- Helix _ Turn _Helix

۴. موتیف HLH[1]**(مارپیچ- قوس- مارپیچ)؛** به صورت دایمر بوده و از یک مارپیچ بلند و یک مارپیچ کوتاه تشکیل می‌شود. این مارپیچ‌ها توسط یک بخش غیرمارپیچی بلند به نام لوپ از یکدیگر جدا می‌شوند. اتصال Ca^{2+} به‌این موتیف، باعث تغییر در کونفورماسیون و عملکرد پروتئین می‌شود. این موتیف و موتیف HTH برای اتصال پروتئین‌ها به DNA و در نتیجه تنظیم فعالیت ژن به کار می‌روند.

۵. دسته EF (EF hand): یکی از چند نوع موتیف HLH می‌باشد، که به عنوان حسگر غلظت کلسیم در سلول به کار می‌رود و در بسیاری از پروتئین‌ها از جمله پروتئین‌های اتصالی به Ca^{2+} (مثل کالمادولین) و پروتئین‌های اتصالی به DNA دیده می‌شود.



شکل ۱۲-۱. موتیف دسته EF

دمین‌ها (Domains)

نواحی مشخص از ساختار سوم پروتئین‌ها، تحت عنوان دمین‌ها شناخته می‌شود که عمدتا در سه نوع عملکردی، ساختمانی و توپولوژیکی می‌باشند.

دمین عملکردی (Functional domain): ناحیه‌ای از پروتئین است که یک فعالیت خاص، که مشخصه آن پروتئین است را انجام می‌دهد و معمولا به واسطه پروتئازها و یا دستکاری‌های ژنتیکی[2] قابل تشخیص می‌باشد.

دمین ساختمانی(Building domain): ناحیه‌ای به طول ۴۰ اسید آمینه یا بیش‌تر است که به صورت ساختار دوم یا سوم مجزا و پایدار آرایش یافته و اغلب می‌تواند مستقل از بقیه پروتئین تا بخورد و ساختمان مشخصی راایجاد نماید. دمین‌های ساختمانی مجزا می‌توانند به یکدیگر متصل شده و پروتئین بزرگ چند دمینی را تشکیل دهند.

دمین توپولوژیکی (Topological domain): به ناحیه‌ای از پروتئین که از طریق ارتباط فضایی مشخص خود با بقیه پروتئین تعریف می‌گردد، دمین توپولوژیکی نامیده می‌شود. مثلا برخی پروتئین‌های غشایی هستند که دارای دمین سیتوپلاسمی، درون غشایی و خارج سلولی هستند. هر یک ازاین قسمت‌ها می‌تواند از یک یا چند دمین ساختمانی و عملکردی تشکیل شده باشد.

فرآیندی که توسط آن ساختار پروتئین (ساختار دوم و سوم) تخریب می‌شود، **دناتوره شدن** می‌نامند. دناتوره شدن تحت عوامل مختلفی هم چون حرارت بالا، PHهای غیرطبیعی و مواد شیمیایی هم‌چون اوره یا گوانیدین هیدروکلراید القا می‌شود. در ضمن مواد احیاکننده‌ای هم‌چون بتامرکاپتواتانول، با شکستن پیوندهای دی سولفیدی باعث افزایش ناپایداری در پروتئین‌های حاوی پیوندهای دی سولفیدی می‌شود. با برقراری مجدد شرایط طبیعی (دمای بدن، PHهای معمولی، کاهش غلظت یا حذف دناتوره کننده‌ها) برخی از پلی پپتیدهای دناتوره به‌طور خودبه خود به حالت طبیعی، برمی‌گردند.

1- Helix- Loop- Helix

۲- بدین شکل که با ایجاد تغییر در DNA کدکننده پروتئین، تنها ناحیه (دمین) خاصی از پروتئین ساخته می‌شود، بدین ترتیب می توان نقش های خاص هر ناحیه را مشخص نمود.

گروه آموزشی دکتر خیلی

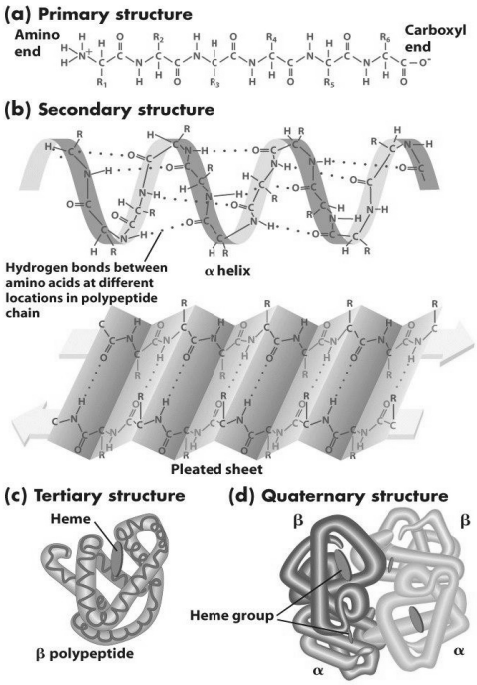
نکته: اگر یک موتیف ساختاری پس از جداسازی از سایر بخش‌های پروتئین، دارای عملکرد بود آن را دمین ساختاری در نظر می‌گیرند و اگر فاقد عملکرد بود، دمین محسوب نمی‌شود. گاهی اوقات به برخی از «موتیف‌های توالی کوتاه با فراوانی غیرعادی» از یک اسیدآمینه (مثل پرولین، آسپارتات یا گلومات) نیز دمین گفته می‌شود که اصطلاح دقیقی نیست.

ساختمان چهارم پروتئین

وقتی پروتئین‌های چند زیرواحدی توسط پیوندهای غیرکووالان به یکدیگر بپیوندند، ساختمان چهارم تشکیل می‌شود.

نکته: ساختمان اول تا سوم مربوط به پروتئین‌های تک رشته‌ای است اما ساختمان چهارم مربوط به پروتئین‌های بیش از یک زیرواحد می‌باشد.

معمولا زیرواحدهای یک پروتئین چند زیرواحدی، به تنهایی عملکرد نداشته و فقط در صورتی عملکردی طبیعی دارند که به صورت چند زیرواحدی باشند. در بعضی موارد تجمع به صورت پروتئین چند زیرواحدی به پروتئین‌ها امکان می‌دهد، در یک مسیر متابولیکی به‌طور پی در پی و موثرتری عمل می‌نمایند، به‌این پدیده **«ادغام متابولیکی»** گفته می‌شود. مثال‌های ازاین نوع ادغام اسید چرب سنتازها و پلی کتید سنتازها می‌باشد.



شکل ۱۳-۱. ساختار اول تا چهارم پروتئین

کمپلکس‌های سوپرمولکولی

بالاترین سطح در سطوح ساختاری پروتئین، کمپلکس‌های سوپرمولکولی است. این کمپلکس‌ها می‌توانند حاوی ده‌ها تا صدها زنجیره پلی پپتیدی بوده و در برخی موارد حاوی پلیمرهای زیستی دیگر، هم‌چون اسیدهای نوکلئیک می‌باشند. کپسید ویروسی، ریبوزوم، کمپلکس منفذ هسته‌ای (NPC)، ساختارهای اکتینی زیر غشا، اسید چرب سنتاز و پلی کتید سنتاز مثال‌هایی از این نوع اجتماعات می‌باشد.

بررسی تکاملی پروتئین‌ها

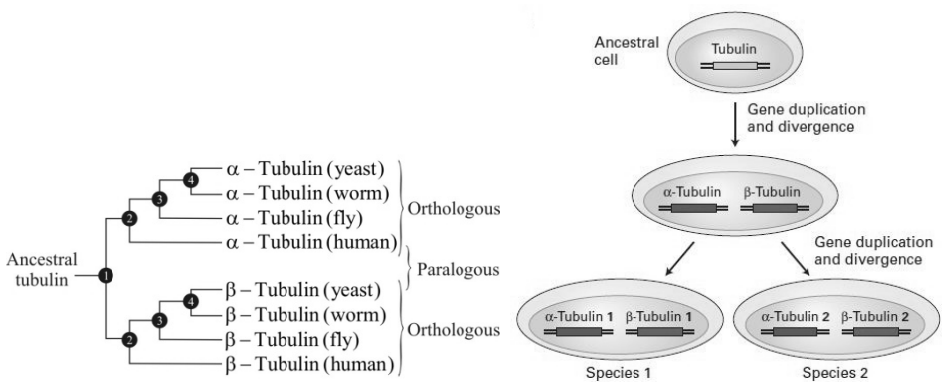
مقایسه پروتئین‌ها بر اساس شباهت‌ها و تفاوت هایشان، اطلاعات زیادی در مورد ساختمان و عملکرد آن‌ها در اختیار ما قرار می‌دهد.

پروتئین‌هایی که دارای یک نیای مشترک هستند، **همولوگ** (مشابه)[1] نامیده می‌شوند. تشابه در توالی یا ساختمان پروتئین، عمده‌ترین ملاک همولوژی در پروتئین‌ها می‌باشد. ازاین رو می‌توان پروتئین‌های همولوگ را به عنوان پروتئین‌هایی تعریف کرد که متعلق به یک **خانواده**[2] هستند. در تعریف جدید پروتئین‌هایی که دارای بیش از ۳۰٪ تشابه باشند، در یک خانواده قرار می‌گیرند. اما پروتئین‌هایی که از لحاظ توالی همسانی کم‌تری دارند اما یک یا چند موتیف یا دمین مشترک دارند در یک **ابرخانواده**[3] قرار می‌گیرند (در تعریف قدیم تطابق بالای ۵۰٪ به عنوان خانواده و کم‌تر از ۳۰ تا ۴۰٪ به عنوان ابرخانواده در نظرگرفته می‌شد). به‌طور اختصاصی تر، توالی‌هایی که احتمالا به صورت نتیجه‌ای از تکثیر ژن از هم انشعاب یافته‌اند به عنوان

1- Homologous
2- Family
3- Superfamily

گروه تألیف دکتر خلیلی

پارالوگ[1] توصیف می‌شوند (مثل توالی**های** توبولین آلفا و بتا). توالی‌هایی که به دلیل افتراق گونه‌ای پدید آمده‌اند (مثلا ژن‌های آلفاتوبولین از گونه‌های متفاوت) به صورت **ارتولوگ**[2] توصیف می‌شوند. از میان سه نوع شباهت توالی، توالی‌های ارتولوگ با احتمال بیش‌تری عملکرد یکسانی دارند.



شکل ۱۴-۱. حالت‌های تکاملی توبولین. توالی‌هایی که در اثر مضاعف شدن ژن از هم جدا شده‌اند (مثل توالی‌های α و β-توبولین) به عنوان پارالوگ، و توالی‌هایی که بر اثر گونه زایی یا تمایز (مثل ژن‌های α -توبولین در گونه‌های مختلف) پدید آمده اند، به صورت ارتولوگ مورد بررسی قرار می‌گیرند. در شکل راست، گره ۱ بیانگر واقعه همانندسازی می‌باشد که سبب‌ایجاد خانواده‌های α و β- توبولین شده است و گره ۲ نشان دهنده تمایز می‌باشد. گفته می‌شود، احتمالا مضاعف شدن ژن قبل از تمایز رخ داده است، چون توالی‌های α-توبولین گونه‌های مختلف بیش‌تر از توالی‌های α-توبولین و β-توبولین در درون یک گونه به یکدیگر شبیه هستند.

پروتئومیکس

به کل پروتئین‌های موجود زنده، پروتئوم و به مطالعه همه یا اکثر پروتئین‌ها در یک سیستم زیستی **پروتئومیکس** گفته می‌شود. دراین روش تغییرات[3]، میانکنش‌ها، مکان، فراوانی و عملکرد پروتئین‌ها در موجود زنده مورد بررسی قرار می‌گیرد.

برای‌این منظور، سه مرحله ضروری است:

۱. **جداسازی**: در ابتدا باید اندامک با خلوص بالا جداسازی شود.

۲. **تعیین توالی پروتئین‌ها:** این عمل معمولا با هضم تمام پروتئین‌ها توسط پروتئازهایی مثل ترپسین (که پپتیدها را از ریشه‌های لیزین و آرژنین هضم می‌کند)، و سپس تعیین جرم و توالی‌این پپتیدها توسط اسپکترومتری جرمی، محقق می‌گردد.

۳. **تعیین منشا پروتئین‌ها:** این امر با داشتن توالی ژنومی، میسر می‌شود.

فسفوپروتئومیکس کاربرد تخصصی پروتئومیکس است که مجموعه‌ای از پروتئین‌های فسفریله شده (فسفوپروتئوم) در سلول‌ها را شناسایی کرده و در آنالیز متابولیسم و تنظیم سلولی‌ایفای نقش می‌کند. و اما **ژنومیکس** به روش تعیین توالی DNA و تکنولوژی‌های همراه آن (مثل آنالیز همزمان سطح همهmRNAها) گفته می‌شود.

نکته: پروتئین‌های با عملکرد مشابه، اغلب توالی‌های اسید آمینه‌ای و هم‌چنین ساختمان فضایی (با دمین‌های عملکردی) مشابهی دارند. از طرفی به دلیل تعدد کدهای ژنتیکی در هر اسیدآمینه (دژنره بودن)، پروتئین‌های مرتبط به هم توالی اسید آمینه شان شباهت بیش‌تری نسبت به توالی ژن هایشان نشان می‌دهد. به‌این علت، معمولا توالی‌های پروتئینی بجای توالی‌های

1- Paralogous
2- Orthologous

۳- شامل پیرایش و تغییرات شیمیایی (مثل فسفریلاسیون، متیلاسیون و ...)

گروه تألیفی دکتر خلیلی

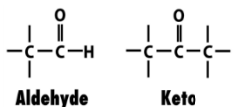
DNA مقایسه می‌شوند. برنامه کامپیوتری که بیش‌تر برای‌این منظور مورد استفاده قرار می‌گیرد، بِلَست (**BLAST**)[1] نام دارد. دراین نرم افزار از معیار P برای نمایش مقدار تشابه بین دو توالی پروتئینی استفاده می‌شود: هرچه مقادیر P کم‌تر باشد، تشابه میان دو توالی بیش‌تر است. مقادیر P کوچک‌تر از 10^{-3} معمولا بعنوان شاهد قوی برای داشتن یک جد مشترک بین دو پروتئین می‌باشد.[2]

قندها

شامل مونوساکاریدها، دی ساکاریدها و پلی ساکاریدها می‌باشند:

قندهای ساده یا مونوساکاریدها

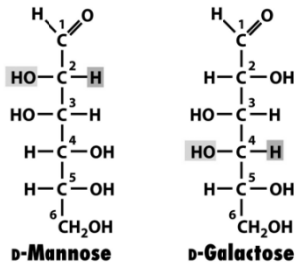
واحدهای ساختمانی پلی ساکاریدها می‌باشند. مونوساکاریدها جزو کربوهیدرات‌ها هستند و در واقع، ترکیبات کووالانسی کربن و آب به نسبت یک به یک $(CH_2O)_n$ می‌باشند که در آن n می‌تواند ۳ تا ۷ باشد. هگزوزها (n=6) و پنتوزها (n=5) رایج‌ترین مونوساکاریدهای موجود می‌باشند. همه مونوساکاریدها حاوی گروه‌های هیدروکسیل(OH) و یکی از دو گروه آلدئیدی یا کتونی هستند.



شکل ۱۵-۱. ساختار آلدئیدی و کتونی

بسیاری از قندهای مهم مانند گلوکز، مانوز و گالاکتوز جزء هگزوزها هستند. مانوز و گالاکتوز دقیقا شبیه گلوکز می‌باشند با این تفاوت که ترتیب جهت گیری گروه‌های متصل به کربن شماره ۲و۴ آن‌ها متفاوت است. تبدیل متقابل گلوکز و مانوز یا گالاکتوز، توسط آنزیم‌هایی به نام **اپی مراز**[3] صورت می‌گیرد.

نکته: گلوکز سوخت اصلی سلول و هم‌چنین واحد تشکیل دهنده بسیاری از پلی ساکاریدها مانند نشاسته، گلیکوژن و سلولز است.



شکل ۱۶-۱. مقایسه مانوز و گالاکتوز

دی‌ساکاریدها

از اتصال دو مونوساکارید به یکدیگر تشکیل می‌شوند و ساده‌ترین پلی ساکاریدها هستند. دی ساکارید لاکتوز که از گلوکز و کالاکتوز تشکیل می‌گردد، قند اصلی شیر می‌باشد. دی ساکارید ساکارز (متشکل از فروکتوز و گلوکز) محصول اصلی فتوسنتز گیاهان است که پس از تصفیه به صورت قند معمولی (قند سفره) مصرف می‌گردد.

1- Basic local alignment search tool

۲- BLAST، اغلب ژن های کد کننده پروتئین در مخمر و باکتری ها را به درستی شناسایی کرده است اما در انسان و یوکاریوت های عالی به دلایل پیچیدگی، نیاز به اطلاعات بیش‌تری دارد.

3- Epimerases