سازمان‌یابی دیوارهٔ قارچ‌ها

دکتر فریبا رمضانی ویشکی
دبیر زیست‌شناسی آموزش‌وپرورش منطقه ۸ تهران و مدرس دانشگاه

چکیده

وجود یک لایهٔ حفاظتی خارجی به‌نام دیوارهٔ سلولی برای بقای سلول قارچ در محیط‌های متغیر ضروری است. دیواره علاوه‌بر شکل‌دهی به سلول، آن را از استرس‌های محیطی حفظ می‌کند. دیوارهٔ سلولی در قارچ دارای ویژگی‌های خاصی است که آن‌را از سایر جانداران متمایز می‌کند. در دیوارهٔ قارچ‌ها، ترکیبات پلی‌ساکاریدی از جمله کیتین، گلوکان و کمپلکس کیتین - گلوکان وجود دارد. این ترکیبات پلی‌ساکاریدی به واسطهٔ مادهٔ زمینه‌ای از جنس پروتئین‌ها (گلیکوپروتئین) در ساخت دیواره شرکت می‌کنند.

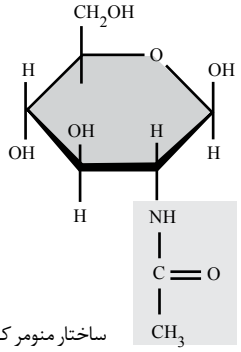
کلیدواژه‌ها: کیتین، گلوکان، مانوپروتئین، هیدروفوبین.

* اجزای دیواره

تشکیلات دیواره در قارچ‌ها در گروه‌های مختلف با هم متفاوت است و این خود یکی از ملاک‌های مهم در رده‌بندی قارچ‌هاست. در مطالعات انجام شده با میکروسکوپ الکترونی، دیوارهٔ قارچ‌ها به شکل لایه‌لایه دیده می‌شود. سطوح خارجی دیواره در قارچ دارای جایگاه‌های اختصاصی برای آنتی‌ژن‌ها، آگلوتینین‌های ویژهٔ لقاحی، عوامل مؤثر در چسبندگی به مواد و یا سلول میزبان است. ترکیبات دیواره‌ای برحسب نوع، در غشا، سیتوپلاسم و دیواره ساخته می‌شوند و شامل اجزای زیرند:

* کیتین

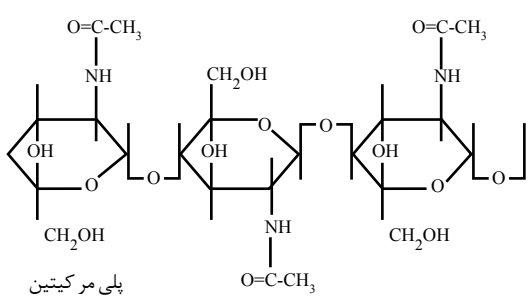
کیتین[1] پلی مری از n ملکول UDP استیل گلوکز آمین با اتصالات (۴-۱)ß است. کیتین در غشای پلاسمایی و توسط آنزیم کیتین سنتاز ساخته می‌شود(شکل ۱). UDP استیل گلوکزآمین علاوه‌بر اینکه به‌عنوان پیش مادهٔ آنزیم کیتین سنتاز عمل می‌کند، سبب فعال شدن این آنزیم نیز می‌شود. کاتیون‌هایی مثل منگنز و منیزیم نیز به فعال کردن این آنزیم کمک می‌کنند. این آنزیم تحت‌تأثیر بسیاری از آنتی‌بیوتیک‌ها از جمله پلی‌اکسین و نیکومایسین مهار می‌شود. پلی‌اکسین‌ها به‌عنوان قارچ‌کش، در کشاورزی کاربرد دارند.



ساختار منومر کیتین

نوع استقرار زنجیره‌های کیتینی و شکل مولکولی این ترکیب، استحکام و قدرت مکانیکی زیادی به آن می‌دهد، اما این چیدمان در قارچ‌های مختلف، متفاوت است. زنجیره‌های این پلی‌ساکارید با واحدهای قندی مجاور خود پیوندهای هیدروژنی برقرار می‌کنند که این امر به استحکام کیتین کمک می‌کند. این لایه درونی‌ترین لایهٔ دیواره‌ای را در قارچ‌ها به خود اختصاص می‌دهد و در مجاورت غشا قرار دارد. زنجیره‌های کیتین در کناره‌های نخینه محکم می‌شوند و در رأس آن‌ها هنوز قدرت انعطاف‌پذیری خود را حفظ می‌کنند تا امکان انجام رشد انتهایی در نخینه‌ها وجود داشته باشد. کیتیناز‌ها آنزیم‌هایی هستند که معمولاً در مرحلهٔ رشد فعال می‌شوند. درصورت انجام رشد طولی در نخینه‌ها و یا ایجاد انشعاب در آن‌ها، کیتیناز ابتدا باید کیتین دیواره را تجزیه کند تا امکان رشد و امکان انشعاب فراهم شود. این آنزیم در جوانه‌زنی مخمر نیز دخالت دارد. در طی جوانه‌زنی، حلقه‌ای از کیتین در ناحیه‌ای که قرار است جوانه‌زنی صورت گیرد، تشکیل می‌شود و در زمان جداشدن سلول دختر از والد، کیتین توسط کیتیناز تجزیه شده و دو سلول از یکدیگر جدا می‌شوند.

با حذف استیل‌ها از پلی‌مر کیتین توسط آنزیم کیتین داستیلاز، ترکیب دیگری به نام کیتوزان در دیواره ایجاد می‌شود. درواقع کیتوزان پلی مری است که از n ملکول گلوکز آمین تشکیل شده‌است.



پلی مر کیتین

شکل ۱. نحوهٔ اتصال منومرهای کیتینی و ساخت پلی مر کیتین

این ترکیب در دیواره برخی قارچها مثل زیگومیست‌ها وجود دارد.

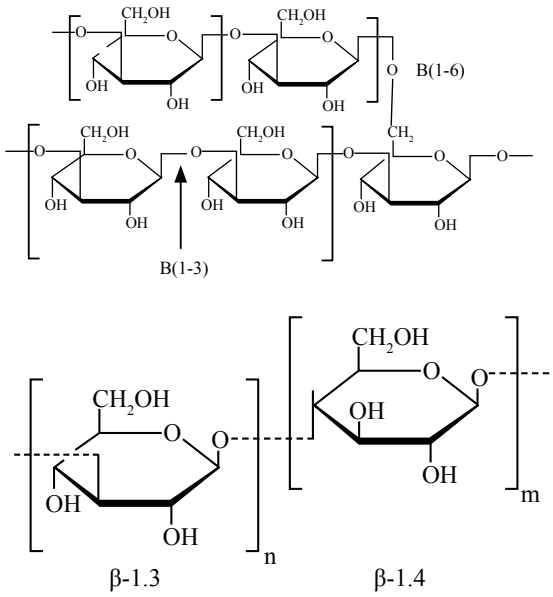
*** گلوکان**[۲]

گلـوکان از پلی سـاکاریدهای اصلی دیواره اسـت که به کمک

نوع اسـتقرار زنجیره‌هـای کیتینی و شـکل مولکولی این ترکیب، اسـتحکام و قدرت مکانیکی زیادی به آن می‌دهد، اما این چیدمان در قارچ‌های مختلف، متفاوت است

گلوکان سنتاز غشایی ساخته می‌شـود. این آنزیم پیش مادهٔ خود را از سیتوپلاسـم دریافت می‌کند و سبب ساخت زنجیره‌های گلوکانی در دیواره می‌شود.

گلـوکان از ترکیـب UDP گلوکزها با پیونـد β(۱-۳) و β(۱-۴)، تشکیل شده اسـت. فراوانی نوع اتصالات به غلظت UDP گلوکز بسـتگی دارد. در غلظت زیاد این ترکیب، اتصالات بیشـتر به‌صورت β(۱-۳) و در غلظت‌هـای پایین این ماده، اتصالات بیشـتر به‌صورت β(۱-۴) صورت می‌گیرد. گلوکان می‌تواند ساختاری منشعب داشته باشـد، در این‌صورت در محل انشعابات پیوند β(۱-۶) دیده می‌شود (شکل۲).



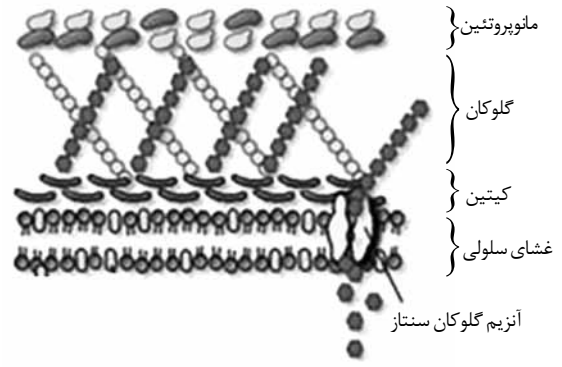
شکل ۲. اتصال UDP گلوکزها و تشکیل گلوکان

گلوکان‌ها می‌توانند اتصالات محکم کووالانسی را با کیتین برقرار کنند. اتصال این دو ترکیب در دیواره، سـبب ایجاد ساختار مقاومی بـرای حفاظت از قـارچ می‌شـود. از طرف دیگر قارچها در شـرایط فقرغذایی، می‌توانند مقادیری از گلوکان و یا کیتین را تجزیه کنند و به‌عنوان منبع کربنی مورد استفاده قرار دهند.

*** پروتئین**

دیوارهٔ قارچ دارای سـاختاری لایه‌لایه اسـت و از پلی سـاکارید و پروتئین تشـکیل شده است (شـکل۳). پروتئین‌های دیواره اغلب به‌صـورت گلیکوپروتئین دیده می‌شـوند و شـامل مانوپروتئین‌ها، گالاکتومانوپروتئین‌هـا و گزیلومانوپروتئین‌ها هسـتند. در این میان فراوانی مانوپروتئین‌ها بیشتر است. پروتئین‌ها مادهٔ زمینه‌ای دیواره را تشکیل می‌دهند. مانوپروتئین‌ها به کمک شبکهٔ آندوپلاسمی زبر سنتز و در یک مسیر ترشحی، به خارج از سلول ترشح می‌شوند.

گلوکان از پلی سـاکاریدهای اصلی دیواره اسـت که به کمک گلوکان سنتاز غشایی ساخته می‌شود. این آنزیم پیش مادهٔ خود را از سیتوپلاسم دریافت می‌کند و سبب ساخت زنجیره‌های گلوکانی در دیواره می‌شود



شکل ۳. ساختار لایه‌لایه در دیوارهٔ سلولی قارچ

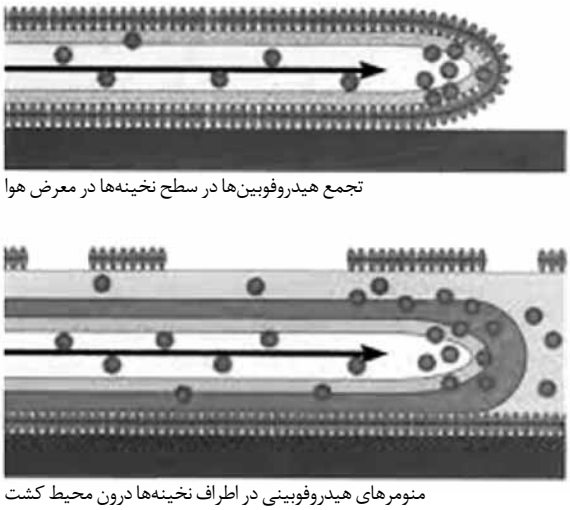
در قارچهای بیمـاری‌زا، گلیکوپروتئین‌ها، به‌عنوان آنتی ژن‌های سطحی عمل می‌کنند.

هیدروفوبین‌ها[۳] از پروتئین‌های مهم دیگر دیواره‌ای هسـتند که آب‌گریزند و در جلوگیری از خشـک شدن نخینه‌ها در تنش خشکی نقش دارند. مشـاهده شده که وقتی نخینه‌ها رشـد می‌کنند و وارد محیط هوایی می‌شـوند، مقادیر فراوانی هیدروفوبین در سطح آن‌ها پلی‌مریزه می‌شـود تا نخینه را از تنش خشکی نجات دهد(شکل۴).

مانوپروتئین‌ها به کمک شبکهٔ آندوپلاسمی زبر سنتز و در یک مسیر ترشحی، به خارج از سلول ترشح می‌شوند

این امر سبب افزایش مقاومت نخینه‌های هوایی می‌شود و امکان رشد

نخینه‌ها را در سطوح هوایی افزایش می‌دهد. در سطح نخینه‌های درون محیط کشت، پلی‌مریزه شدن هیدروفوبین دیده نمی‌شود.



تجمع هیدروفوبین‌ها در سطح نخینه‌ها در معرض هوا

منومرهای هیدروفوبینی در اطراف نخینه‌ها درون محیط کشت

شکل۴. سازماندهی هیدروفوبین‌ها

بسیاری از پروتئین‌های دیواره‌ای به ترکیبی به‌نام GP_1 متصل می‌شوند که این ترکیب، نحوهٔ قرارگیری آن‌ها را در دیواره مشخص می‌کند. سیگنال‌های خاصی سبب هدایت پروتئین‌ها به مکان GP_1 می‌شوند.

GP_1 باعث اتصال (۲-۱)α مانوز به پروتئین می‌شود و بدین ترتیب گلیکوپروتئین (مانوپروتئین) دیواره ساخته می‌شود. مانوپروتئین‌های ساخته شده با پیوند کووالانسی به GP_1 و با پیوندهای غیرکووالانسی به یکدیگر متصل می‌شوند. در قارچ‌ها یک پروتئین غشایی بزرگ به نام ROT_1P شناسایی شده است. بررسی‌ها نشان داده که حذف ژن سازنده این پروتئین غشایی سبب ایجاد تغییراتی در ریخت‌زایی دیواره می‌شود. فقدان این پروتئین، از یک طرف به تغییر تراکم گلوکان و کیتین در دیواره می‌انجامد و از طرف دیگر پیوندهای بین

ملانین و اسپوروپولنین نیز در دیوارهٔ قارچ‌ها مشاهده شده است. ملانین رنگدانه‌ای تیره است که در دیوارهٔ اسپورها، نخینه‌ها و اندام‌های بارده قارچی دارای نقش حفاظتی در برابر تنش‌های محیط مانند خشکی، درجه حرارت بالا، محدودیت مواد غذایی، تغییرات pH، امواج و غیره است

مانوپروتئین‌ها و GP_1 در دیواره تخریب می‌شود. پروتئین دیگری به نام BeTiP نیز در قارچ‌ها شناسایی شده که نوعی پروتئین انتقالی از شبکه آندوپلاسمی به گلژی است. فقدان این پروتئین نیز سبب ایجاد نواقصی در ساخت دیواره می‌شود. پروتئین‌های Scw4P و Scw10P نیز دو پروتئین قارچی هستند و به ترتیب به خانوادهٔ گلیکوزیل هیدرولازها و ترنسفرازها متعلق هستند و به نظرمی‌آید که به‌عنوان ترنس گلوکوزیداز و ترنسفراز می‌توانند هماهنگ با سایر پروتئین‌های دیواره‌ای، صحت تشکیل دیواره سلولی را تضمین کنند. بنابراین به نظر می آید که نوعی کنترل درونی برای تشکیل دیواره و صحت تشکیل آن در قارچ وجود دارد.

علاوه بر ترکیبات ذکر شده، ترکیبات دیگری از جمله ملانین[۴] و اسپوروپولنین نیز در دیواره قارچ‌ها مشاهده شده است. ملانین رنگدانه‌ای تیره است که در دیوارهٔ اسپورها، نخینه‌ها و اندام‌های بارده قارچی دارای نقش حفاظتی در برابر تنش‌های محیط مانند خشکی، درجه حرارت بالا، محدودیت مواد غذایی، تغییرات pH، امواج و غیره است. بررسی‌ها نشان داده که قارچ‌های فاقد ملانین، بیشتر تحت تاثیر آنزیم‌های تجزیه کننده از جمله کیتینازها، قرار می‌گیرند. اسپوروپولنین نیز از ترکیبات محافظت کننده در برابر عوامل فیزیکی و شیمیایی محسوب می‌شود. این ترکیب به همراه ملانین، قارچ را از اثر امواج فرابنفش، تنش خشکی و تجزیه آنزیمی حفاظت می‌کند.

نتیجه

قارچ، با ساخت دیواره، یک سیستم حمایت کننده از لحاظ تعادل اسمزی و تغذیه‌ای فراهم می‌کند. در واقع دیواره، داربستی برای تشکیل مواد جدید در نقاط رشد است و در شکل‌دهی و حفاظت در برابر عوامل تنش زا نقش مهمی دارد. به نظر می‌آید نوعی کنترل درونی برای تشکیل دیواره و به نوعی صحت تشکیل آن در قارچ وجود دارد که به اتصالات متقاطعی که بین اجزای دیواره می‌انجامد، مرتبط است. نقص در ساختار دیوارهٔ سلول‌های قارچی، قارچ را به‌شدت به تنش‌های محیطی آسیب‌پذیر می‌کند.

پی‌نوشت‌ها

1. Chitin
2. Glucan
3. Hydrophobin
4. Sporopollenin

منابع

1. S.J. Free (2013).Fungal Cell Wall Organization and Biosynthesis. Advances in Genetics, 81:18-33.
2. A. sevim., G.G. Bruno Donzelli., W. Dongliang.,Z. Demirbag., M. Gibson., G. Turgeon (2012). Hydrophobin genes of the entomopathogenic fungus, Metarhiziumbrunneum, are differentially expressed and corresponding mutants are decreased in virulence. Current Genetics.58:79-92.
3. P.W. Cox., P. Hooley (2009). Hydrophobins: New prospects for biotechnology. Fungal Biology Reviews. 23:40-47.
4. A. Duran ,. C. Nombela (2004). Nombela Fungal cell wall biogenesis: building a dynamic interface with the environment.. Microbiology 150: 3099–3103
5. D.J. Adams (2004).Fungal cell wall chitinases and glucanases. Microbiology 150:2029–2035.
6. P. Kumar., J. Dutta., V.S. Tripthi (2004). Chitin and chitosan: chemistry, properties and applications. VS journal of scientific and industerial research. 23:20-31.