مجله ایمنی زیستی
دوره ۱۰، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۶

دستکاری مسیر سنتز کاروتنوئیدها جهت بهبود کیفیت محصولات غذایی از طریق بیوتکنولوژی

علی اکبر غلامی

دانش آموخته کارشناسی ارشد، رشته بیوتکنولوژی کشاورزی، دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز، ایران

Gholami.2359@gmail.com

چکیده

مسیر سنتز کاروتنوئیدها بخوبی شناخته شده است، ولی یافته‌های مربوط به تنظیم این مسیر تقریبا محدود می‌باشد. در کنار نقش رنگدانه‌ای و ضروری کاروتنوئیدها در گیاهان، این ترکیبات نقش مهمی نیز در سلامت انسان دارند. با توجه به اینکه بدن انسان کاروتنوئید سنتز نمی‌کند، به منابع کاروتنوئیدی حاصل از رژیم غذایی برای ساخت رتنوئیدهای مورد نیاز خود مانند رتینال (رنگدانه مهم بینایی)، رتینول (ویتامینA)، و رتنوئیک‌اسید (ماده اصلی کنترل‌کننده مورفوژنز)، وابسته می‌باشد. پیش‌ماده اصلی رتنوئیدها β-کاروتن است که پیش ویتامین A نیز نامیده می‌شود و کمبود آن باعث شب‌کوری و نابینایی می‌شود. پژوهش‌های اخیر روی دستکاری محتوای کاروتنوئیدی و ترکیبات محصولات گیاهی، برای افزایش ارزش غذایی آن‌ها متمرکز شده است. اگرچه تمامی ژن‌های شناخته شده در بیوسنتز کاروتنوئیدها بوسیله ژنوم هسته رمز می‌شوند، ولی رنگدانه‌های کاروتنوئیدی و آنزیم‌های مربوط به آن در پلاستیدها قرار گرفته‌اند. در میان ژن‌های رمز کننده آنزیم‌های بیوسنتز کاروتنوئیدها آنزیم PSY، کاتالیز کننده اولین مرحله از مسیر بیوسنتزی کاروتنوئیدها، از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. نقش قابل‌توجه و تنظیمی این آنزیم در افزایش کاروتنوئیدها غیرقابل انکار است. با توجه به آمار جهانی ناشی از کمبود ویتامین A و اثرات سوء آن در سلامتی انسان و بخصوص کودکان، توجه دانشمندان به افزایش میزان کاروتنوئیدها در گیاهان خوراکی معطوف شده است.

کلمات کلیدی: آنزیم PSY، کاروتنوئیدها، ویتامین A

مقدمه

اهمیت و ویژگی کاروتنوئیدها

کاروتنوئیدها، متابولیت‌های‌ثانویه چربی‌دوست حاصل از مسیر ایزوپرنوئیدی و دومین رنگدانه فراوان در طبیعت می‌باشند. بیشترین رنگدانه‌های کاروتنوئیدی پلی‌ان‌ها C40 هستند که همگی آن‌ها از فایتوئن مشتق می‌شوند. این ترکیبات در اکثر اندام و بافت‌های گیاهی یافت می‌شوند، البته در برخی از بافت‌ها در سطوح ناچیز وجود دارند (۱٤).

مثل سایر رنگدانه‌های طبیعی، کاروتنوئیدها از قرن ۱۹

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

توجه شیمیدان‌ها را به خود جلب کردند. در اوایل قرن ۱۹ جهش‌های کاروتنوئیدی در ذرت، گوجه‌فرنگی و آرابیدوپسیس توسط ژنتیک کلاسیک شناسایی شدند. مطالعات ژنتیکی بیوسنتز کاروتنوئیدها در باکتری‌ها نقش اساسی در شبیه‌سازی و بررسی خصوصیات ژن‌های کاروتنوئیدی گیاهی داشته است. کاروتنوئیدها رنگدانه‌های قرمز، نارنجی و زرد محلول در چربی‌اند که در غشای کلروپلاست‌ها و کروموپلاست‌ها قرار گرفته‌اند و در اواخر مراحل تکامل گیاهان، این رنگدانه‌ها منجر به رنگ‌های روشن بسیاری از میوه‌ها و گل‌ها و ریشه هویج می‌شوند (۳)

کاروتنوئیدها نقش‌های فیزیولوژیکی مهمی را در طیف گسترده‌ای از موجودات زنده ازجمله انسان و گیاهان دارند. این ترکیبات برای سیستم فتوسنتزی ضروری بوده و نقش اساسی در ممانعت از آسیب ناشی از اکسیداسیون نوری بازی می‌کنند. اهمیت کاروتنوئیدها در رشد و تکامل گیاهان ثابت شده است. زیرا حداقل دو هورمون نوری آبسزیک‌اسید (ABA) و استریگولاکتون‌ها از پیش ماده‌های کاروتن بدست می‌آیند. برخی از کاروتنوئیدها مثل β -کاروتن پیش‌ماده ویتامین A هستند. سایر کاروتنوئیدها مثل لیکوپن یک رنگدانه قرمز است که در گوجه‌فرنگی و هندوانه موجود می‌باشد. استاگزانتین کاروتنوئید قرمز دیگری است که به طور معمول در حیوانات دریایی قرمز و برخی جلبک‌ها یافت می‌شوند و بطور باور نکردنی مانع از بیماری‌های قلبی–عروقی و پیری بدن انسان در اثر نور UV می‌شود. کاروتنوئیدها همچنین بطور گسترده به عنوان رنگ‌های غذایی و صنایع تزئینی و برخی از مکمل‌های مهم در برنامه غذایی ماهی و چهارپایان استفاده می‌شود. کاروتنوئیدها برای بهینه‌سازی تثبیت کربن با استفاده از نور خورشید کلیدی هستند (۲۳).

وجود ویالوگزانتین و سایر کاروتنوئیدها، رنگ زرد پوشش غشایی کلروپلاست را سبب می‌شود (۲۱). در هر حال بیشتر کاروتنوئیدهای کلروپلاستی همراه با کلروفیل‌ها در غشاهای فتوسنتزی (تیلاکوئیدها) قرار گرفته‌اند (۷). همان‌طور که در ابتدا نیز اشاره شد، وجود حجم زیادی از کلروفیل‌ها رنگ‌های متمایزی از کاروتنوئیدها را در کلروپلاست ایجاد می‌کند و تنها زمانی که کلروفیل‌ها تجزیه می‌شوند، کاروتنوئیدها در برگ‌ها نمایان شده و موجب رنگ‌های پاییزی بسیاری از گیاهان در نواحی معتدل کره زمین می‌شود. اگرچه مقادیر بسیار کمی از کاروتنوئیدها در اتیوپلاست‌های جوانه‌های رشد کرده در تاریکی یافت می‌شود، ولی با این حال برای آشکار شدن صفت زرد رنگ کوتیلدون‌ها کافی است (۲٤).

عملکرد کاروتنوئیدها

کاروتنوئیدهای گیاهی به عنوان رنگدانه‌های فرعی فتوسنتزی، نقش حفاظت کننده علیه اکسیداسیون نوری دارند، همچنین عوامل تعیین‌کننده ساختاری در کمپلکس‌های پروتئینی رنگدانه‌های پلاستیدی می‌باشند. در موجودات فتوسنتز کننده، کاروتنوئیدها نقش حیاتی در مرکز واکنش‌های فتوسنتزی دارند. آن‌ها یا در فرآیند انتقال انرژی شرکت می‌کنند، و یا حفاظت از مرکز واکنش اکسیداسیون خودکار را بر عهده دارند. در موجودات غیر فتوسنتزی، کاروتنوئیدها به پیشگیری از مکانیسم اکسیداسیون مرتبط شده‌اند. مهم‌ترین عملکرد کاروتنوئیدها در بافت‌های فتوسنتزی، محافظت این بافت‌ها در برابر

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

اکسیژن منفرد می‌باشد. در بافت‌های غیر فتوسنتزی، کاروتنوئیدها در رنگ گل و میوه‌ها نقش اساسی دارند. کاروتنوئیدها، کلروفیل‌ها و آپوپروتئین‌های مختلف مجموعه فتوسیستم غشاء تیلاکوئیدی را تشکیل می‌دهند. کاروتنوئیدها نور را در طیف آبی (٤٠٠-٦٠٠nm) جذب می‌کنند و انرژی جذب‌شده می‌تواند به کلروفیل‌ها منتقل شود. در صورت فقدان کاروتنوئیدهای رنگی، گیاهان دچار آسیب‌های شدید اکسیداسیون نوری می‌شوند. زیرا در این شرایط اکسیژن منفرد تشکیل می‌شود و می‌تواند با چربی‌ها، پروتئین‌ها و مولکول‌های دیگر واکنش دهد و بطور کلی مرگ موجود زنده را سبب شود. شواهد قابل‌توجهی در حمایت از نقش حفاظت نوری چرخه گزانتوفیل در رفع انرژی تحریکی بیش از حد از گیرنده‌های فتوسنتزی وجود دارد. علاوه بر این کاروتنوئیدها در تکثیر گیاهان نقش مهمی دارند. آن‌ها با عملکردی که در بافت‌های فتوسنتزی دارند، سبب جذب دانه گرده و پراکنش دانه‌ها می‌شوند. این رنگدانه‌های گیاهی به عنوان آنتی‌اکسیدان، پیش ماده هورمونی، رنگ دهنده و ترکیبات ضروری فتوسنتز مطرح می‌باشند (١٤،٣).

مصارف پزشکی کاروتنوئیدها

استرس اکسیداتیو، عامل مهم خطر ابتلا به بیماری‌های مزمن می‌باشند. دستورالعمل غذایی که برای مبارزه با بروز بیماری‌های انسانی از قبیل سرطان، بیماری‌های قلبی-عروقی، پوکی استخوان و دیابت توصیه می‌شود، افزایش مصرف میوه‌ها و سبزیجات است. کاروتنوئیدها نقش مهمی در پیشگیری از بیماری‌های انسانی و حفظ سلامت دارند. علاوه بر نقش آنتی‌اکسیدانی قوی، برخی از کاروتنوئیدها در رژیم ویتامین A شرکت می‌کنند. شواهد علمی بسیاری در حمایت از نقش این ترکیبات در بیماری‌های مزمن وجود دارد.

یافته‌های فراوانی در زمینه ارتباط بین رژیم غذایی و بیماری‌های مزمن مثل سرطان، مشکلات قلبی-عروقی، دیابت و پوکی استخوان تنظیم شده است. یکی از اصلی‌ترین دستورالعمل‌های توصیه شده در این زمینه، افزایش مصرف غذاهای گیاهی از جمله میوه‌ها و سبزیجات می‌باشد که منابع خوبی از کاروتنوئیدها و سایر مواد شیمیایی بیولوژیکی فعال گیاهی هستند. این مواد غذایی بصورت غیرمستقیم، اثرات مفیدی روی برخی از مکانیسم‌ها مثل متابولیسم، مدولاسیون سیستم ایمنی بدن و القاء هورمونی دارند.

در سال‌های اخیر روی آنتی‌اکسیدان‌هایی که می‌توانند اثرات زیان‌آور ROS را کاهش دهند، تمرکز شده است. بر اساس مطالعات انجام شده، ارتباط مستقیمی بین مصرف بیشتر مواد غذایی حاوی غلظت بالای کاروتنوئیدی و کاهش خطر ابتلا به بیماری‌های مزمن وجود دارد. خواص آنتی‌اکسیدانی کاروتنوئیدها به عنوان مکانیسم اصلی اثرات مفید این ترکیبات پیشنهاد شده است. مطالعات نشان داده که کاروتنوئیدها ممکن است از طریق مکانیسم‌های دیگری مثل تنظیم رشد سلول، تنظیم بیان ژن، و پاسخ‌های ایمنی اثر خود را بروز دهند.

مسیر عمومی بیوسنتز کاروتنوئیدها در گیاهان عالی

کاروتنوئیدها نه تنها برای موجودات زنده‌ای که آن‌ها را سنتز می‌کنند، بلکه برای انسان و حیوانات نیز اهمیت دارند. کاروتنوئیدها مدت‌هاست که به عنوان ماده غذایی ضروری و ترکیبات مفید برای سلامتی

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

شناخته شده‌اند. انسان نیز همانند حیوانات قادر به سنتز کاروتنوئیدها نیست، و برای تامین این ترکیبات ضروری وابسته به رژیم غذایی است.

کاروتنوئیدهای پیش ویتامین A، مانند α–کاروتن و β–کاروتن، منابع اولیه ویتامین A هستند. کمبود ویتامین A یکی از اساسی‌ترین مشکلات تغذیه‌ای در بسیاری از کشورهای جهان است و حدود ۲۵۰ میلیون کودک زیر ۵ سال را در جهان تحت تاثیر قرار داده است. غنی‌سازی غذاها با افزایش میزان کاروتنوئیدهای پیش ویتامین A، یک روش مناسب برای غلبه بر این مشکل در کشورهای در حال توسعه می‌باشد (۲۰).

کاروتنوئیدها اساسا ایزوپرنوئیدهای C40 هستند و مانند تمامی ایزوپرنوئیدهای دیگر موجود در طبیعت، بیوسنتز آن‌ها با سنتز یک ترکیب C5، ایزوپنتیل فسفات (IPP) و ایزومر آلیلی دی‌متیل‌آلیل پیروفسفات (DMAPP) آغاز می‌شود. هر دو این مواد برای بیوسنتز کاروتنوئیدها از مسیر متیل اریتریتول فسفات (MEP) پلاستیدها تامین می‌شود (۹، ۱۵). آنزیم‌های دخیل در مسیر MEP، داکسی گزیلوز۵–فسفات (DXP)، دی‌اکسی‌گزیلوزستتاز (DXS)، DXS ردوکتوایزومراز (DXD) یا هیدروکسیل متیل بوتنیل دی فسفات ستتاز (HDR) می‌باشند (۲۸). مسیر MEP از گرانیل ۳–فسفات و پیروات به عنوان ماده اولیه استفاده می‌کند. ۳ مولکول ایزوپنتیل پیروفسفات (IPP) برای تولید ژرانیل ژرانیل دی‌فسفات (GGDP) توسط آنزیم ژرانیل ژرانیل دی‌فسفات ستتاز (GGPS) به DMAPP اضافه می‌شود. GGPP پیش ماده عمومی بیوسنتز کاروتنوئیدها و چندین گروه دیگر از فراوان‌ترین کاروتنوئید موجود در بافت برگی گیاه ایزونوئیدهای پلاستیدی است (شکل ۲). تجمع دو مولکول GGPP توسط آنزیم فایتوئن سنتاز (PSY) برای تولید فایتوئن C40، اولین مرحله از مسیر سنتز کاروتنوئیدها می‌باشد. گمان می‌رود PSY در بسیاری از گیاهان، مرحله محدود کننده سرعت باشد و PSYهای چندگانه تنظیم کننده جریان متابولیسمی کاروتنوئیدها هستند (۱۷،۳۲).

محصول کاتالیز شده‌ی PSY، فایتوئن می‌باشد که توسط آنزیم‌های فایتوئن دسچوراز (PDS) و زتاکاروتن دسچوراز (ZDS) در گیاهان به لیکوپن قرمز رنگ تبدیل می‌شود. ایزومرازهای سیس–ترانس، α–کاروتن ایزومراز (ZISO) و کاروتن ایزومراز (CrtISO)، برای تبدیل فایتوئن از شکل پلی–سیس به شکل لیکوپن تمام ترانس نیاز است. لیکوپن محل شاخه‌ای شدن مسیر کاروتنوئیدها می‌باشد (۱۸، ۱۶). لیکوپن توسط دو سیکلاز رقابتی لیکوپن ۳–سیکلاز (LCY-e) و لیکوپن β–سیکلاز (LCYB) که روی دو انتهای مولکول فعالیت می‌کند، α–کاروتن را تشکیل می‌دهد. درحالی‌که فعالیت لیکوپن β–سیکلاز (LCY-b) به‌تنهایی سبب تشکیل β–کاروتن می‌شود (۱۲). LCY-e نقش کلیدی در تعیین نسبت α–کاروتن/β–کاروتن بازی می‌کند (۱۳).

A–کاروتن و β–کاروتن به ترتیب برای تشکیل لوتئین و گزازآنتین، هیدروکسیله می‌شوند. این واکنش‌ها از طریق حلقه‌ی β–کاروتن هیدروکسیلازهای غیر هم (CHY1-CHY2) و همچنین کاروتن هیدروکسیلازهای سیتوکروم P450 گیاهی (CYP93A) و حلقه ۳–کاروتن هیدروکسیلاز سیتوکروم P450 (CYP93C) انجام می‌شود. لوتئین است. اپوکسیداسیون گزازآنتین توسط گزازانتین

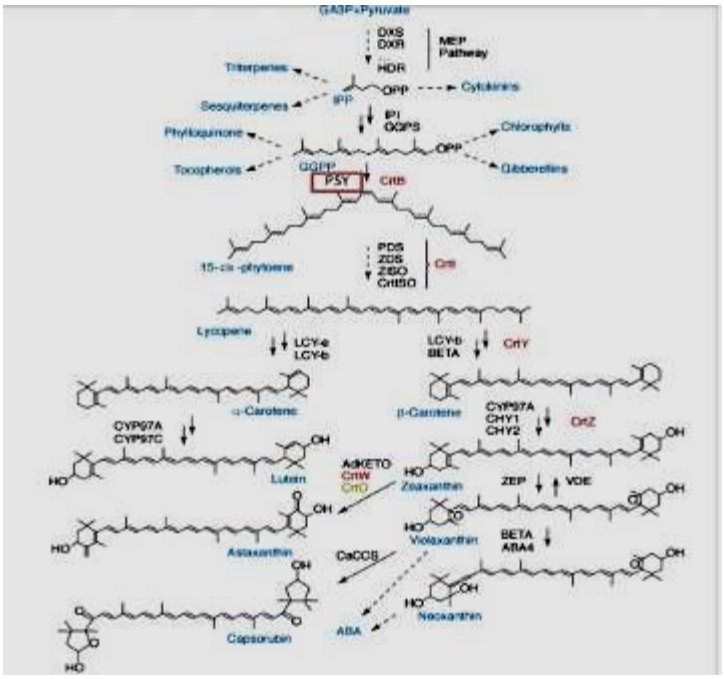
[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

اپوکسیلاز (ZEP) برگشت‌پذیر است و حلقه گزانتوفیل را که در گیاهان برای وفق پیدا کردن با استرس‌های بالای محیطی می‌باشد، تشکیل می‌دهد. ویولاگزانتین بوسیله نئوگزانتین سنتاز (NSY) تبدیل به نئوگزانتین می‌شود. تشکیل نئوگزانتین نمایانگر مرحله نهایی مسیر سنتز کاروتنوئیدها می‌باشد. محصول نهایی سنتز کاروتنوئیدها، می‌تواند برای تولید آپوکاروتنوئید تغییر کند. یک خانواده دی‌اکسیژنازهای شکاف دهنده کاروتنوئیدها (CCDs) شکاف اکسیداتیو کاروتنوئیدها را کاتالیز می‌کند. اولین ژن شناسایی شده ۹-سیس-اپوکسی کاروتنوئید دی‌اکسیژناز است که سبب شکستن ویولاگزانتین و نئوگزانتین برای تولید گزانتین، که ماده اصلی برای سنتز هورمون نوری ABA است، می‌شود (۲۰).

بیان ژن‌های دخیل در سنتز کاروتنوئیدها به‌ویژه ژن PSY در گیاهان

ساخت فایتوئن متقارن ٤٠ کربنه از دو مولکول GGPP، اولین واکنش ویژه مسیر بیوسنتزی کاروتنوئیدها می‌باشد (شکل ۱). سنتز فایتوئن از GGPP یک واکنش دو مرحله‌ای است که توسط آنزیم فایتوئن سنتاز کاتالیز می‌شود. این دو مرحله پیش فایتوئن دی‌فسفات (PPDP) و فایتوئن، توسط اولین آنزیم مسیر ویژه کاروتنوئیدها تشکیل می‌شوند. این دو مرحله شامل، جفت شدن مولکول‌های GGPP و سپس تبدیل PPDP به فایتوئن می‌باشد. بررسی‌ها نشان داد که هر دو واکنش را یک آنزیم به نام PSY کاتالیز می‌کند که فعالیت آن بسیار وابسته به Mn^{+2} می‌باشد. ارتباط غشایی فایتوئن‌سنتاز به دلیل نیاز به انتقال فایتوئن محلول در چربی به غشاهای کلروپلاستی جایی که فایتوئن، واسطه‌های بعدی و تولیدات نهایی مسیر قرار گرفته‌اند، قابل‌انتظار می‌باشد (۵).



شکل ۱- مسیر عمومی بیوسنتز کاروتنوئیدها در گیاهان. نام ترکیبات به رنگ آبی و نام آنزیم‌ها به رنگ سیاه (آنزیم‌های گیاهی)، قرمز (آنزیم‌های باکتریایی) و سبز (CrtO از جلبک سبز و سیانوباکترها) می‌باشد (۵).

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

توالی پروتئین PSY سیانوباکتر، جلبک و گیاه شبیه به آنزیم‌های قارچی و باکتریایی است. آنزیم‌های گیاهی PSY بطور معمول از فرم تمام ترانسGGPP به عنوان سوبسترا برای سنتز ۱۵–سیس فایتوئن، ایزومرازی که معمولا در سلول‌های زنده یافت می‌شوند، استفاده می‌کنند. ژن‌های رمز کننده‌ی PSY از آرابیدوپسیس، ذرت، هندوانه، هویج (AB032797)، گریپ‌فروت (AF152892)، نارنگی (AF220218) نرگس زرد، برنج (D48697)، فلفل، گل همیشه‌بهار، سویا (BF067862)، تنباکو و گوجه‌فرنگی شناسایی و جداسازی شده‌اند. بررسی جزئیات ویژگی بیوشیمیایی آنزیم PSY روی فلفل، کروموپلاست‌های گوجه‌فرنگی (PSY-1) و کلروپلاست گوجه‌فرنگی (PSY-2) صورت گرفته است (۱۰).

با وجود اینکه تنها یک ژن PSY در گیاه آرابیدوپسیس وجود دارد، در اکثر گیاهان، خانواده ژنی کوچکی از این ژن گزارش شده است. بطور مثال دو ژن رمز کننده PSY در تنباکو و سه ژن نیز در گوجه‌فرنگی، برنج، و ذرت وجود دارد (٤،۱). برخی از این ایزومرها در بیوسنتز کاروتنوئیدها در بافت‌های فتوسنتزی حاوی کلروپلاست دخیل هستند. در حالی که سایر ایزومرها در تولید کاروتنوئیدها داخل بافت‌های غیرفتوسنتز کننده مانند میوه‌ها (PSY-1 گوجه‌فرنگی)، آندوسپرم دانه (PSY-1 ذرت) و یا ریشه (PSY-3 ذرت و گوجه‌فرنگی) شرکت می‌کنند. ژن PSY در آرابیدوپسیس، در تمامی بافت‌های فتوسنتز کننده و غیرفتوسنتز کننده بیان می‌شود (۳۱). فایتوئن به دلیل وجود تنها سه پیوند دوگانه در زنجیره هیدروکربنی خود یک کاروتن بی‌رنگ است. این ماده در ادامه مسیر سنتز کاروتنوئیدها و طی چهار واکنش غیراشباع شدن و دو مرحله ایزومراسیون تبدیل به کاروتنوئید قرمز رنگ لیکوپن می‌شود. مراحل غیر اشباع شدن، به ترتیب تولید توفلوئن، نئوروسپورین و لیکوپن را موجب می‌گردد. دو نوع فایتوئن دسچوراز این واکنش‌ها را کاتالیز می‌کند. در گیاهان و سیانوباکترها این چهار واکنش غیراشباع شدن روی فایتوئن در دو مرحله و توسط دو آنزیم که ازلحاظ فیلوژنتیکی به هم مرتبط هستند، انجام می‌شود.

دو واکنش غیراشباع شدن برای تولید زتا–کاروتن از طریق فیتوفلوئن توسط فایتوئن دسچوراز (PDS) و دو واکنش بعدی توسط زتاکاروتن دسچوراز (ZDS) کاتالیز می‌شوند. این آنزیم‌ها در آرابیدوپسیس در غشاهای پوششی کلروپلاست یافت شده‌اند، اگرچه PDS در قسمت تیلاکوئیدی و ZDS در استروما نیز شناسایی شده بود. بیان CrtI باکتریایی در *E.coli*، ۱۵–سیس فایتوئن را به لیکوپن تمام ترانس تبدیل می‌کند. در حالی که بیان همزمان دو آنزیم PDS و ZDS در گیاهان تنها پلی‌سیس لیکوپن (پرولیکوپن) را با کارایی بسیار پایینی تولید می‌کند. PDS، ۱۵–سیس فایتوئن را به ۹،۱۵– دی–سیسفیتوفلوئن و در نهایت ۹،۱۵،۹–تری–سیس–زتا کاروتن تبدیل می‌کند، که باید در پیوند دوگانه ۱۵–دی–سیس به فرم۹،۹–دی سیس–زتا کاروتن که سوبسترا ZDS است، ایزومره شود.

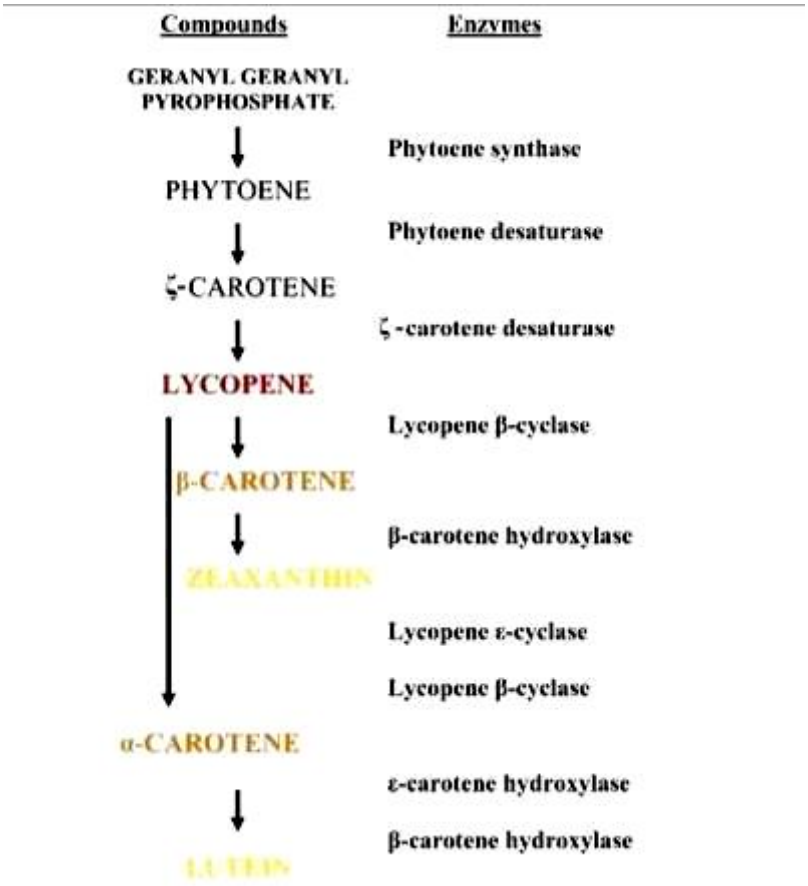
۱۵–سیس–زتا ایزومراز (Z-ISO) نیز یک آنزیم پلاستیدی است. پس از تولید ۹،۹–دی سیس–زتا کارتن توسط Z-ISO، آنزیم ZDS آن را از طریق ۹،۹،۷–تری–سیس–نئوروسپورین تبدیل به ۹،۷،۹،۷– ترا–سیس–لیکوپن (پرولیکوپن) می‌کند. در کلروپلاست‌ها ایزومراسیون پرولیکوپن به لیکوپن تمام

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

ترانس، در حضور نور بصورت غیر آنزیمی رخ می‌دهد. ولی در تاریکی و بافت‌های غیرفتوسنتز کننده آنزیم کاروتنوئید ایزومراز (CRTISO) برای تبدیل ۷،۹،۹-تری-سیس-نئوروسپورین به ۹-سیس-نئوروسپورین، ۷،۹-دی-سیس-لیکوپن به لیکوپن تمام ترانس نیاز است. این آنزیم توالی مشابهی با دسچورازهای گیاهی (ZDS و PDS) و باکتریایی دارد.

حلقوی شدن یک یا هر دو انتهای زنجیره هیدروکربنی ٤٠ کربنه لیکوپن تمام ترانس توسط سیکلازها صورت می‌گیرد، که محل انشعاب مسیر کاروتنوئیدها است. یکی از شاخه‌ها تولید کاروتنوئیدهای با حلقه‌ی β (β-کاروتن و β-گزانتوفیل‌هایی مثل زاگزانتین، ویولاگزانتین و نئوگزانتین) را سبب می‌شود. در حالی که شاخه دیگر، کاروتنوئیدهایی با یک حلقه‌ی β و یک حلقه‌ی ε (α – کاروتن و ε، β-گزانتوفیل‌ها مثل لوتئین) را ایجاد می‌کند (شکل ۲). تولید کاروتنوئیدهایی با دو حلقه ε در گیاهان غیرمعمول است. لاکتوکاگزانتین یک مورد استثناء می‌باشد و به صورت ε، ε – گزانتین در کاهو وجود دارد.



شکل۲- آنزیم‌ها و ترکیبات حاصل از مسیر سنتز کاروتنوئیدها

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

دو نوع گروه حلقوی انتهایی از لحاظ محل باند دوگانه در حلقه‌های سیکلوهگزین متفاوت‌اند. باند دوگانه حلقه β به رشته پلی‌ان امتزاج یافته، در حالی که حلقه ε امتزاج ندارد و امکان چرخش نسبتا آزاد دارد. تفاوت مهم دیگری که وجود دارد، این است که حلقه β در تمامی موجودات سنتز کننده کاروتنوئید یافت می‌شود، ولی حلقه ε در جلبک‌ها، سیانوباکترها و گیاهان محدودی وجود دارد. در گیاهان، دو لیکوپن سیکلاز متفاوت، تشکیل حلقه‌های انتهایی β و ε را کاتالیز می‌کند. β–سیکلاز (LCYB/CRTL-B) حلقه‌های β و ε–سیکلاز (LCYE/CRTL-E) حلقه‌های ε را کاتالیز می‌کنند.

کاروتن‌های حلقوی می‌توانند با هیدروکسیلاسیون برای تشکیل گزانتوفیل‌ها تغییر کنند. دو نوع هیدروکسیلاز کاروتنوئیدی (CHYs) در گیاهان یافت شده است. آنزیم‌های دو یونی غیرهم (BCH) مشابه آنزیم‌های crtZ باکتریایی و CrtR-B سیانوباکتری‌ها است، که هیدروکسیلاسیون حلقه‌های β را کاتالیز می‌کند و آنزیم‌های سیتوکروم P450 (CYP97) که هیدروکسیلاسیون هر دو حلقه β و ε را کاتالیز می‌کند. این درحالی است که هیدروکسیلاسیون α–کاروتن، یک محصول نهایی کاروتنوئیدی به نام لوتئین را که به میزان خیلی زیادی در کلروپلاست‌ها تجمع می‌یابد، تشکیل می‌دهد. از طرفی محصول هیدروکسیلاسیون β–کاروتن در شرایط نوری یک گزانتوفیل (زآگزانتین) می‌باشد و در تاریکی به سهولت از طریق آنتراگزانتین، در واکنشی دو مرحله‌ای توسط آنزیم زآگزانتین اپوکسیداز (ZEP) تبدیل به ویولاگزانتین می‌شود.

زمانی که نور بسیار قوی و بیش از ظرفیت فتوسنتز برگ باشد، ویولاگزانتین داپوکسیده شده و با فعالیت آنزیم ویولاگزانتین داپوکسیداز (VDE) به شکل زآگزانتین باز می‌گردد. تبدیل زآگزانتین و ویولاگزانتین به عنوان چرخه گزانتوفیل‌ها شناخته شده که نقش کلیدی در آداپته شدن گیاهان در شرایط نوری مختلف دارد. آخرین مرحله از شاخه β، مسیر سنتز کاروتنوئیدها تبدیل ویولاگزانتین به نئوگزانتین است، که در ادامه می‌تواند برای تولید هورمون با فعالیت آنزیم نئوگزانتین سنتاز (NSY) استفاده شود (۲۶).

معرفی مکانیسم، عملکرد و تنظیم بیان ژن فایتوئن سنتاز (PSY)

همچنان که اشاره شد، اولین مرحله بیوسنتز کاروتنوئیدها تجمع دو مولکول GGPP برای تولید کاروتنوئید بی‌رنگ فایتوئن می‌باشد. این واکنش در فرآیندی دو مرحله‌ای، بوسیله‌ی آنزیم PSY در گیاهان عالی و PSY باکتریایی (crtB) در پروکاریوت‌ها رخ می‌دهد (۲). PSY واکنش دو مرحله‌ای را کاتالیز می‌کند، که طی آن با تجمع GGPP، دو مولکول با هم واکنش داده و تشکیل پیش فایتوئن دی سولفات را می‌دهد. در ادامه با حذف گروه دی‌سولفات از این ماده حد واسط، در یک بازآرایی پیچیده که شامل خنثی‌سازی کربوکاتیون‌ها می‌باشد، فایتوئن تشکیل می‌شود (۲۶). مطالعات کارکردی آنزیم PSY گیاه نرگس (Narcissus pseudonarcissus) نشان داد که گسستن یک توالی کوتاه انتهایی نیتروژنی (N-terminal) و اتصال به لیپید پلاستیدی برای فعالیت بهینه این آنزیم نیاز است. اگرچه در مطالعه‌ای که روی گوجه‌فرنگی انجام شد، شواهدی از نیاز این آنزیم به لیپید وجود نداشت. مطالعاتی روی PSY محلول (غیرفعال بودن آنزیم در فرم محلول) و

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

مجموعه IPI وGGPS نشان داد که تنظیمات پس از ترجمه‌ای می‌تواند به اندازه‌ی تنظیم رونویسی اهمیت داشته باشد.

گوجه‌فرنگی دارای دو شکل آنزیم PSY می‌باشد. خاموش شدن ژن PSY_1 که مخصوص میوه گوجه‌فرنگی می‌باشد، سبب تشکیل میوه‌های بدون کاروتنوئید شد و به شکل بافت‌های سبزرنگ نمایان شد. PSY_2 قادر به جبران PSY_1 خاموش شده نمی‌باشد. خالص‌سازی جزئی PSY کلروپلاست نشان داد که Mn^{2+} و ATPase کوفاکتورهای ضروری برای فعالیت این آنزیم می‌باشند. نسخه کروموپلاستی، وابستگی کمتری بهMn^{2+} دارد. پیوستگی آن نیز به GGPP کمتر و PH قلیایی بالاتری دارد (۵/۵–۷/۶) و شکل فعال آن با غشاهای کروموپلاستی مرتبط است (۱۱، ۲۵).

آنزیم PSY به عنوان یک تنظیم کننده مهم و مرحله محدود کننده سرعت بیوسنتز کاروتنوئیدها می‌باشد. تنظیم افزایشی در پاسخ به نور و سایر محرک‌های مختلف تحریکی، همواره در سطح رونویسی رخ می‌دهد. بیان PSY بوسیله فیتوکروم تنظیم می‌شود. هر دو تیمار نور قرمز و مادون‌قرمز، سبب افزایش تجمع mRNA ژن PSY می‌شود، که نشان می‌دهد تنظیم نوری رونویسی با فعالیت فیتوکروم انجام می‌شود. در هر حال تاثیر نور روی فعالیت PSY فراتر از تنظیم در سطح رونویسی تعمیم پیدا می‌کند. اخیرا ثابت شده است که PSY با اتیوپلاست مرتبط است و در جوانه‌های رشد کرده و در تاریکی تقریبا غیرفعال است. نور سفید به سبب القاء فعالیت PSY و قرارگیری مجدد PSY در غشاهای تیلاکوئیدی که به‌تازگی در حال تکامل است، فتومورفوژنز را القاء می‌کند (۲۷، ۳۱).

دستکاری مسیر سنتز کاروتنوئیدها در گیاهان

یکی از بزرگترین چالش‌های مطالعه متابولیسم کاروتنوئیدها، شناسایی مکانیسم و فرایندهایی است که بیوسنتز کاروتنوئیدها را تنظیم می‌کند. تاکنون گیاهانی با مکانیسم‌های تنظیمی پیچیده‌ی کنترل کننده‌ی بیوسنتز و تجمع کاروتنوئیدها تولید شده‌اند. با وجود اینکه ترکیب و فراوانی نسبی کاروتنوئیدهای مختلف بطور قابل ملاحظه‌ای در بافت‌های سبز گیاه حفاظت شده است، ماهیت و میزان کاروتنوئیدها در اندام‌ها و بافت‌های غیر سبز بسیار متفاوت است.

نقش‌های اساسی کاروتنوئیدها در فتوسنتز، فتومورفوژنز و تکامل گیاهی نشان می‌دهد که بیوسنتز این ترکیبات با فرآیندهای دیگری همچون پیدایش و تکامل حیات پلاستیدها، گلدهی و تکامل میوه بطور هماهنگ تنظیم می‌شود. واقعیت این است که این مسیر با بیوسنتز هورمون‌های گیاهی جبرلین و ABA پیوند دارد و تغییرات ساختاری و محتوایی کاروتنوئیدها می‌تواند تغییرات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی گیاهان را موجب شود که به نوبه خود بیوسنتز کاروتنوئیدها را تحت تاثیر قرار می‌دهد. بنابراین متابولیسم کاروتنوئیدها در گیاهان در چندین سطح تنظیم می‌شود.

مکانیسم‌های تنظیمی مجزایی برای بیوسنتز کاروتنوئیدها در بافت‌های سبز، گل‌ها و میوه‌ها عمل می‌کند. چون کاروتنوئیدها به عنوان ساختارهای رنگدانه‌ای در سیستم فتوسنتزی عمل می‌کنند، تنظیم بیوسنتز کاروتنوئیدها در بافت سبز گیاهی باید در شیوه‌ای هماهنگ با سایر فرآیندهای سلولی برای تجمع دستگاه فتوسنتزی رخ دهد. اگرچه بسیاری از

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

فرآیندهای متابولیکی کلروپلاست در ارتباط با تنظیم نوری ژن‌های مرتبط است، ولی لزوما یک قاعده کلی برای ژن‌های بیوسنتز کاروتنوئیدی نمی‌باشد. با وجود این بیان ژن‌های بیوسنتز کاروتنوئیدی خاص مثل PSY از طریق یک فرآیند فیتوکرومی انجام می‌شود. با این حال سطح رونوشت ژن‌های کاروتنوئیدی در کل وابسته به نور نمی‌باشد (۱۰، ۲۷، ۳۳).

دستکاری مسیر سنتز کاروتنوئیدها جهت بهبود کیفیت محصولات غذایی

همراه با کمبود آهن و ید، کمبود ویتامین A نیز یکی از عمده علت‌های سوءتغذیه‌ی ریز مغذی‌ها در کشورهای در حال توسعه می‌باشد. همان‌طور که در ابتدا نیز ذکر شد، برخی از کاروتنوئیدها مثل α–کاروتن و β– کاروتن، پیش ویتامین A هستند و برخی نیز خاصیت آنتی‌اکسیدانی دارند. با بعضی از دستکاری‌ها در مسیر سنتز کاروتنوئیدها می‌توان میزان کاروتنوئیدهای مفید را در محصولات اصلی افزایش داد (۱۲).

دستکاری مسیر سنتز کاروتنوئیدها توسط ژن فایتوئن سنتاز (PSY)

افزایش تجمع کاروتنوئیدها با افزایش رونوشت ژن‌های کلیدی بیوسنتزی کاروتنوئیدها در گل‌ها و میوه‌ها مرتبط است (٦). در طی فیتومورفوژنز، زمانی‌که جوانه آرابیدوپسیس، به عنوان گیاه مدل، در معرض محرک نوری تشکیل کلروپلاست قرار گیرد، تاثیر مثبتی روی بیان ژن PSY دارد. در حالی که میزان بیان GGPP و PDS ثابت باقی می‌ماند (۲۷).

PSY آنزیمی کلیدی در مسیر بیوسنتز کاروتنوئیدها در گوجه و سایر گونه‌های گیاهی است. این آنزیم سوبسترا را بطور تغییرناپذیری به سمت تولید کاروتنوئیدها هدایت می‌کند. از این رو هدف چندین مطالعه ژنتیکی بوده است. بیان آنتی‌سنس ژن PSY در گوجه‌فرنگی، بدون اینکه اثر قابل‌توجهی در میزان کاروتنوئیدهای بافت برگی داشته باشد، سبب کاهش ۹۷٪ تجمع کاروتنوئیدها در میوه‌های این گیاه شد. در هر صورت مقدار جیبرلین و سایر ایزوپرنوئیدها در گیاهان ایجاد مزاحمت می‌کند. بیان بیشینه PSY در گوجه‌فرنگی، موجب غنی شدن پوشش دانه، کوتیلدون و هیپوکوتیل از کاروتنوئید می‌شود. ولی ارتفاع گیاهان به خاطر تغییرات جیبرلیک‌اسید و رقابت بر سر پرنیل پیروفسفات توسط دو مسیر کاهش می‌یابد (۲۲).

نمونه‌هایی از بذور تراریخته با کاروتنوئیدهای تغییر یافته در کلزا، برنج و آرابیدوپسیس وجود دارد (١٤). دستکاری ژنتیکی دانه‌های کلزا (Brassica napus) توسط ژن PSY باکتریایی (crtB) برای افزایش محتوای کاروتنوئیدی به میزان خیلی زیادی موفقیت‌آمیز بود. CrtB بصورت بیشینه در دانه‌ها بیان و پروتئین آن به پلاستید انتقال یافت. دانه‌های بالغ گیاه تراریخته، ٪۵۰ افزایش در میزان کاروتنوئید داشتند که غالبا α–کاروتن و β–کاروتن را شامل می‌شد. نتایج بررسی سایر متابولیت‌های مسیر ایزوپرنوئیدی در دانه‌ها نشان داد علاوه بر اینکه سطح کلروفیل‌ها بطور قابل‌توجهی در مقایسه با گیاهان کنترل غیر تراریخت کاهش یافت، ترکیب اسیدهای چرب نیز تغییر پیدا کرد (۲۲). افزایش محتوای کاروتنوئیدی دانه با افزایش کلروفیل مرتبط است، ولی سبب تاخیر در جوانه‌زنی می‌شود که احتمالا بدلیل میزان بالای هورمون خواب ABA باشد (۱۹).

یکی از اکتشافات دستورزی ژنتیکی، بیوسنتز

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

کاروتنوئیدها در محصولات گیاهی، جهت افزایش ارزش غذایی آن‌ها می‌باشد که روی برنج انجام شد. با وجود اینکه نیمی از مردم جهان روزانه برنج مصرف می‌کنند، ولی منبع ضعیفی از ریزمغذی‌ها و ویتامین‌ها را دارا می‌باشد. آندوسپرم برنج نه دارای β-کاروتن و نه پیش‌ماده‌های کاروتنوئیدی ٤٠ کربنه می‌باشد. به منظور بهبود محتوای تغذیه‌ای برنج، بخصوص محتوای پیش‌ویتامین A، مهندسی ژنتیک به عنوان روشی برای ایجاد توانایی ساخت β-کاروتن در بافت‌های آندوسپرم برنج انتخاب شد. آندوسپرم نارس برنج GGPP پیش‌ماده ایزوپرنوئیدی ۲۰ کربنه که برای بیوسنتز کاروتنوئیدها نیاز است را سنتز می‌کنند. Burkhartd و همکارانش برنج (Japonica rice cv. Tapei 309) را به روش بمباران ذره‌ای با cDNA رمز کننده PSY نرگس (Narcissus pseudonocissus) تحت پروموتور مخصوص آندوسپرم تراریخته کردند. گیاهان تراریخته یک آنزیم فعال را بیان کردند و لیکوپن در آندوسپرم برنج ذخیره شد و برنج طلایی ۱ تولید شد. این اولین بار بود که امکان مهندسی یک مرحله اساسی در بیوسنتز پیش ویتامین A در یک بافت غیر فتوسنتزی گیاهان ثابت شد (۲۲).

مطالعات بعدی نشان داد که منبع ژن PSY تاثیر قابل توجهی روی سطح تجمع کاروتنوئیدها دارد. Ye و همکاران از روش آگروباکتریوم برای انتقال ژن PSY نرگس تحت کنترل پروموتور CaMV35S و همچنین ژن PDS باکتریایی E.uredovora تحت کنترل پروموتور مخصوص گلوتئین آندوسپرم به برنج استفاده کردند. اگرچه وکتور حاوی این ژن می‌بایست به تشکیل لیکوپن در آندوسپرم هدایت می‌شد، بررسی دانه‌های تراریخته از طریق فتومتری و کروماتوگرافی با کارایی بالا، مقدار قابل توجهی از لیکوپن را نشان نداد و به جای β-کاروتن، لوتئین و زآگرانتین تشکیل شد (۲۲).

دستکاری مسیر سنتز کاروتنوئیدها توسط سایر ژن‌های رمز کننده آنزیم‌های مسیر

ژن فایتوئن دسچوراز تحت کنترل پروموتر CaMV35S در تنباکو بیان و محصول ژن به داخل کلروپلاست هدایت شد. نتایج این مطالعه افزایش فعالیت سنتز β-کاروتن را نشان داد. در مطالعه دیگری ژن PDS E.uredovora (crt1) تحت کنترل پروموتور CaMV35S توسط آگروباکتریوم به گوجه‌فرنگی منتقل شد. در میوه گوجه‌فرنگی‌های تراریخته، افزایش ۳ برابری β-کاروتن مشاهده شد. در مطالعه مشابهی لاین‌های گوجه‌فرنگی تراریخته‌ی بیان کننده crt1 تحت پروموتور CaMV35S افزایش معنی‌داری را در محتوا β-کاروتن (۳ برابر) و کاهش را در کل مقدار کاروتنوئیدها نشان دادند (۲۲).

یک روش متفاوت، استفاده از ساختارهای ژنی آنتی‌سنس است، که می‌تواند برای درک افزایش میزان β-کاروتن در گیاهان استفاده شود. آنزیم β-هیدروکسیلاز، هیدروکسیلاسیون حلقه‌ی بتای β-کاروتن را برای تشکیل گزانتوفیل کاتالیز می‌کند. ساختار آنتی‌سنس ژن β-هیدروکسیلاز، برای ممانعت از تبدیل β-کاروتن به گزانتوفیل‌ها می‌تواند به گیاهان منتقل شود. بنابراین تجمع β-کاروتن افزایش می‌یابد. بیان آنتی‌سنس β-هیدروکسیلاز در آرابیدوپسیس سبب افزایش ۲۲درصدی β-کاروتن شده است (۲۲).

استراتژی خاموشی ژن، برای مهندسی کاروتنوئیدها در غده‌های سیب‌زمینی نیز بکار رفته است. در این مطالعه، خاموشی ژن ZEP سبب افزایش میزان

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

کاروتنوئیدها بخصوص زآگزانتین شد. در حالی که خاموشی LCY-e و CHY سبب افزایش β-کاروتن و تمام کاروتنوئیدها شد (اگرچه میزان این افزایش بطور قابل توجهی کمتر از تاثیر بیان بیشینه CrtB–CrtI–CrtY بود) (۸، ۲۷).

از آن‌جایی که آنزیم‌های بیوسنتزی کاروتنوئیدها در پلاستیدها قرار گرفته‌اند، مهندسی متابولیکی این مسیر به روش ترانسفورماسیون پلاستیدی نیز امکان‌پذیر می‌باشد. برای مثال، بیان پلاستیدی ژن لیکوپن β-سیکلاز باکتریایی سبب افزایش ٤ برابری محتوای β-کاروتن در میوه گوجه‌فرنگی شد (۳٤).

دستکاری مسیر سنتز کاروتنوئیدهای گیاهان جهت بهبود مقاومت به استرس

علاوه بر بهبود محتوا و محصولات غذایی، دستکاری ژنتیکی بیوسنتز کاروتنوئیدها، برای افزایش مقاومت به استرس، مقاومت به علف‌کش، محافظت نوری و سنتز کاروتنوئیدهای جدید در محصولات گیاهی بکار می‌رود. قرار گرفتن گیاهان در شرایط نوری زیاد و اشعه UV، سبب استرس اکسیداتیو نوری، تغییر ریخت‌شناسی گیاه، پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی و دی‌مر شدن DNA می‌شود.

حلقه گزانتوفیل‌های حاصل از β-کاروتن (زآگزانتین، آنتراگزانتین، ویولاگزانتین)، نقش کلیدی در محافظت نوری گیاهان دارد و این دلیلی بر هدف قرار گرفتن آن‌ها در مهندسی ژنتیک به منظور افزایش مقاومت به استرس‌ها می‌باشد. ژن رمز کننده‌ی β-کاروتن هیدروکسیلاز (آنزیمی در مسیر بیوسنتزی زآگزانتین) در گیاه مدل آرابیدوپسیس سبب افزایش مقاومت به شرایط دما و نور بالا، کاهش پراکسیداسیون لیپیدی و کاهش نکروزه شدن در این گیاهان شد. تراریخته شدن تنباکو با ژن رمز کننده β-کاروتن هیدروکسیلاز تحت کنترل پروموتور ساختاری، افزایش سریع زآگزانتین را نشان داد. گیاهان تراریخته با قرار گرفتن در معرض UV، حفظ بیوماس بیشتر و مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی بیشتری را نسبت به گیاه کنترل نشان دادند (۲۲).

مقاومت محصولات گیاهی به علف‌کش‌ها با استفاده از ژن PDS باکتریایی (CRT1) ایجاد شده است. بیان این ژن در تنباکو گیاهان تراریخته‌ای که مقاومت چندگانه به علف‌کش‌ها سفیدکننده (bleaching) دارد، ایجاد می‌کند. در حالی که میزان β-کاروتن و گزانتوفیل‌های حاصل این گیاهان تراریخت افزایش یافت، سطح لوتئین کاهش داشت ولی روی میزان کلی کاروتنوئیدها بی‌تاثیر بود (۲۲).

رنگدانه‌های کاروتنوئیدی جدید با استفاده از ژن‌های موجودات مختلف می‌تواند در گیاهان سنتز شود. آستراگزانتین یک رنگدانه قرمز رنگ می‌باشد که ارزش اقتصادی قابل توجهی دارد. آنزیم β-کاروتن کتولاز تبدیل β-کاروتن به کانتاگزانتین را کاتالیز می‌کند. مسیر بیوسنتز کاروتنوئیدی تنباکو برای تولید آنتراگزانتین تغییر کرد. cDNA ژن crtO از جلبک Haematococcus pluvialis که β-کاروتن کتولاز را رمز می‌کند. تحت کنترل پروموتور PDS گوجه‌فرنگی به تنباکو منتقل شد. کروموپلاست‌های بافت شیره‌ای گیاهان تراریخته، آسترازانتین و سایر کتوکاروتنوئیدها را ذخیره کرد و رنگ شیره از زرد به قرمز تغییر کرد. این روش می‌تواند به عنوان تکنولوژی برای تغییرات ژنتیکی رنگدانه میوه‌ها و گل‌های مهم باغبانی و گلکاری بکار رود (۲۲).

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

نتیجه‌گیری

PSY از جمله ژن‌های مهم و یک تنظیم کننده مهم در مسیر سنتز کاروتنوئیدها می‌باشد. صدها نوع کاروتنوئید در مواد گیاهی وجود دارند که فقط ۵۰ نوع از آن‌ها در بدن قابل تبدیل به ویتامین A هستند. این ترکیبات بیشتر در برگ‌ها (به دلیل وجود کلروفیل (سبزینه)) وجود دارد. کور شدن سالیانه ۰/۵ میلیون نفر کودک به علت کمبود ویتامین، واقعیت آشکاری است که بشر امروزه با آن مواجه است. تحت چنین شرایطی روش‌هایی مثل اصلاح مولکولی ژنتیک می‌تواند نقش برجسته‌ای در آینده تکامل گونه‌های گیاهی تولید کننده مواد مغذی و غذایی در واحد زمان و مکان، داشته باشد.

فهرست منابع **References**

1- Arango J, Wust F, Beyer P, Welsch R .2010. Characterization of phytoene synthases from cassava and their involvement in abiotic stress-mediated responses. Planta, 232: p. 1251-1262.

2- Armstrong GA .1994. Eubacteria show their true colors: genetics of carotenoid pigment biosynthesis frommicrobes to plants. Bacteriol, 176: p. 4795–4802.

3- Bartley GN, Scolnik PA .1995. Plant Carotenoids: Pigments for Photoprotection, Visual Attraction, and Human Health. Plant Cell, 7: p. 1027-1038. 3.

4- Busch M, Seuter A, and Hain R. 2002. Functional analysis of the early steps of carotenoid biosynthesis in tobacco. Plant Physiology, 128: p. 439-453.

5- Cunningham FX, Gantt E. 1998. Genes and enzymes of carotenoid biosynthesis in plants. Plant Biology, 49: p. 557-583.

6- Cunningham FX .2002. Regulation of carotenoid synthesis and accumulation in plants. Pure and Applied Chemistry, 74: p. 1409–1417.

7- Demmig-Adams B, Gilmore AM, Adams WW .1996. *In vivo* functions of carotenoids in higher plants. FASEB, 10: p. 403-412. 6.

8- Diretto G, Babili SA, Tavazza R, Papacchioli V, Beyer P, Giuliano G .2007. Content through tuber-specific overexpression of a bacterial mini pathway. PLos ONE, 2(4).

9- Eisenreich W, Rohdich F, Bacher A .2001. Deoxyxylulose phosphate pathway to terpenoids. Trends Plant Sci, 6: p. 78–84.

10- Fraser PD, Bramley PM. 2004. The biosynthesis and nutritional uses of carotenoids. Progress in Lipid Research 43(3): p.: 228-265.

11- Fraser PD, Schuch W, Bramley PM. 2000. Phytoene synthase from tomato (Lycopersicon esculen-tum) chloroplasts – partial purification and biochemical properties. Planta, 211: p. 361–369.

12- Giuliano G, Tavazza R, Diretto G, Beyer P, Taylor MA. 2008. Metabolic engineering of carotenoid biosynthesis in plants. Trends in Biotechnology, 26.

13- Harjes CE, Rocheford TR, Bai L, Brutnell TP, Kandianis CB, Sowinski SG .2008. Natural genetic variation in lycopene epsilon cyclase tapped for maize biofortification. Science, 319: p. 330–333.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

14- Howitt CA, Pogson BJ .2006. Carotenoid accumulation and function in seeds and nongreen tissues. Plant Cell and Environment, 29: p. 435-445.

15- Hunter WN .2007. The non-mevalonate pathway of isoprenoid precursor biosynthesis. Biological Chemistry, 282: p. 21573–21577.

16- Isaacson T, Ronen G, Zamir D, Hirschberg J .2002. Cloning of tangerine from tomato reveals a carotenoid isomerase essential for the production of β-carotene and xanthophylls in plants. Plant Cell, 14: p. 333–342.

17- Li F, Vallabhaneni R, Wurtzel ET .2008. A new member of the phytoene synthase gene family conserved in the Poaceae and regulator of abiotic stress-induced root carotenogenesis. Plant Physiology, 146: p. 1333–1345.

18- Li FQ, Murillo C, Wurtzel ET .2007. Maize Y9 encodes a product essential for 15-ciszeta-carotene isomerization. Plant Physiology, 144: p. 1181–1189.

19- Lindgren L, Stahlberg KG, Hoglund AS .2003. Seed-specific overexpression of an endogenousArabidopsis phytoene synthase gene results in delayed germination and increased levels of carotenoids,chlorophyll, and abscisicacid. Plant Physiology, 132: p. 779–785.

20- Lu S, Li L .2008. Carotenoid Metabolism: Biosynthesis, Regulation,and Beyond. Plant Biology, 50: p. 778–785.

21- Markwell J, Bruce BD, Keegstra K .1992. Isolation of a carotenoid-containing submembrane particle from the chloroplastic envelope outer membrane of pea (*Pisum sativum*). Biological Chemistry 267: p. 13933-13937. 5.

22- Naik PS, Chanemougasoundharam A, Paul Khurana SM, Kalloo G .2003. Genetic manipulation of carotenoid pathway in higher plants. Current Science, 58.

23- Ortiz GT, Huq E, Concepción MR. 2010. Direct regulation of phytoene synthase gene expression and carotenoid biosynthesis by phytochrome-interacting factors. Plant Biology, 107: p. 11626–11631.

24- Rodriguez VA, Gas E, Rodriguez CM .2009. Colors in the dark: a model for the regulation of carotenoid biosynthesis in etioplasts. Plant Signaling and Behavior, 4: p. 965-967.

25- Schledz M, Al-Babili S, Von Lintig J, Haubruck H, Rabbani S, Kleinig H, Beyer P .1996. Phytoene synthase from Narcissus pseudonarcissus: functional expression, galactolipidrequirement, topological distribution in chromoplasts and induction during flowering. Planta, 10: p. 781–792.

26- Sola MR, Concepcióna MR. 2012. Carotenoid Biosynthesis in Arabidopsis: A Colorful Pathway. Vol. 10. USA: American Society of Plant Biologists, pp.

27- Van Eck J, Conlin B, Garvin DF, Mason H, Navarre DA, Brown CR .2007. Enhancing beta-carotene content in potato by RNAi-mediated silencing of the beta-carotene hydroxylase gene. Potato Res, 84(4): p. 331–342.

28- Villalon AR, Gas E, Concepcion MR .2009. Phytoene synthase activity controls the biosynthesis of carotenoids and the supply of their metabolic precursors in darkgrown Arabidopsis seedlings. The Plant Journal, 60: p. 424–435.

29- Von LintigJ, Welsch R, Bonk M, Giuliano G, Batschauer A, Kleinig H .1997. Lightdependentregulation of carotenoid biosynthesis occurs at the level of phytoene synthase expression and ismediated by phytochrome in Sinapis alba and Arabidopsis thaliana seedlings. Plant, 12: p. 625–634.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]

30- Welsch R, Medina J, Giuliano G, Beyer P, von Lintig J .2003. Structural and functional characterization of the phytoene synthase promoter from *Arabidopsis thaliana.* Planta, 216: p. 523-534.

31-Welsch R, Medina J, Giuliano G, Beyer P, von Lintig J .2000. Structural and functional character-ization of the phytoene synthase promoter from Arabidopsis thaliana. Planta, 216: p. 523–534.

32- Welsch R, Wust F, Bar C, Al-Babili S, Beyer P .2008. A third phytoene synthase is devoted to abiotic stress-induced ABA formation in rice and defines functional diversification of PSYs. Plant Physiology, 147: p. 367–380.

33- Woitsch S, Romer S .2003. Expression of xanthophyll biosynthetic genes during lightdependent chloroplast differentiation. Plant Physiology, 132: p. 1508–1517.

34- Wurbs D, Ruf S, Bock R .2007. Contained metabolic engineering in tomatoes by expression of carotenoid biosynthesis genes from the plastid genome. Plant Physiology, 49: p. 276–288.

Manipulating the pathway for the synthesis of carotenoids to improve the quality of food products through biotechnology

Ali Akbar Gholami

Master of Science in Agricultural Engineering – biotechnology Azarbaijan Shahid Madani University Tabriz-Iran

Gholami.2359@gmail.com

Abstract

The pathway for the synthesis of carotenoids is now well known, but the findings about the regulation of this path are almost limited .Along with the role of pigmentary and essential carotenoids in plants, these compounds also play an important role in human health .Given that the human body does not synthesize carotenoids, it is dependent on carotenoids derived from the diet to produce retinoids such as retinal (important eye pigmentation), retinol (vitamin A), and retinoic acid (the main controller of morphogenesis The main source of retinoids is B-carotene, which is also called vitamin A, and the lack of that night causes blindness and blindness. Recent research has focused on manipulating the content of carotenoids and plant product compounds to increase their nutritional value. Although all known genes in the biosynthesis of carotenoids are encoded by the nucleus of the nucleus, all of the carotenoid pigments and their associated enzymes are in the plastids .Among the encoding genes of carotenoid biosynthesis enzymes, PSY, the catalyst for the first phase of the biosynthetic pathway of carotenoids, is of particular importance. Given the global scarcity of vitamin A deficiency and its harmful effects on human health, and in particular children, scientists have focused on increasing the levels of carotenoids in ornamental plants.

Key words: enzymes PSY, carotenoids, vitamin A

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2025-08-23]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1396.10.4.5.0]