

Физиология вторичного метаболизма

Вторичные метаболиты могут находиться в различных частях клетки, ткани, органа растения.

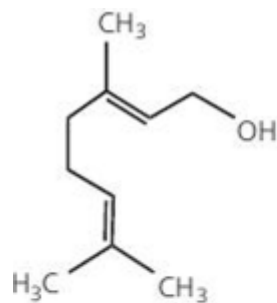
Внутриклеточная локализация. Вторичные метаболиты, как правило, накапливаются в «метаболически неактивных» компартментах клетки — вакуолях и периплазматическом пространстве (клеточной стенке), но синтез их проходит обычно в других компартментах — чаще всего в цитозоле, ЭР и хлоропластах.

Таким образом, в клетке синтез и накопление вторичных метаболитов пространственно разобщены; после синтеза должен происходить их транспорт по секреторному пути.

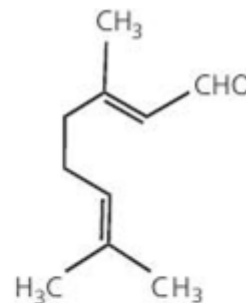
Места синтеза и накопления вторичных метаболитов различны для разных классов соединений. Алкалоиды накапливаются, как правило, в вакуолях, а в периплазматическое пространство практически не поступают. Возможно, это является следствием «бережного отношения» растения к азотсодержащим соединениям. Транспорт алкалоидов в вакуоли проходит с участием специфичных переносчиков (видимо, ABC-транспортеров). Во всяком случае в изолированные вакуоли эффективно поступают только «собственные» алкалоиды, т.е. характерные для данного растения. В вакуолях алкалоиды обычно находятся в виде солей.

Синтез алкалоидов проходит преимущественно в пластидах (например, хинолизидиновых) либо в цитозоле (чаще всего ЭР).

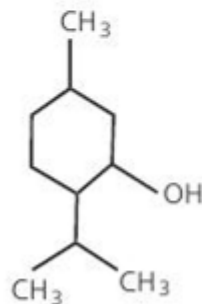
Изопреноидные вторичные метаболиты, в отличие от алкалоидов, обычно после синтеза выводятся из клетки. Помимо клеточной стенки, они могут иногда накапливаться в вакуолях. Синтез изопреноидов может проходить в двух компартментах — в пластидах или в цитозоле. При этом существуют два независимых пути синтеза изопреноидов: мевалонатный — в цитоплазме, альтернативный — в пластидах.



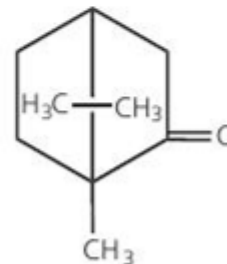
Гераниол



Цитраль

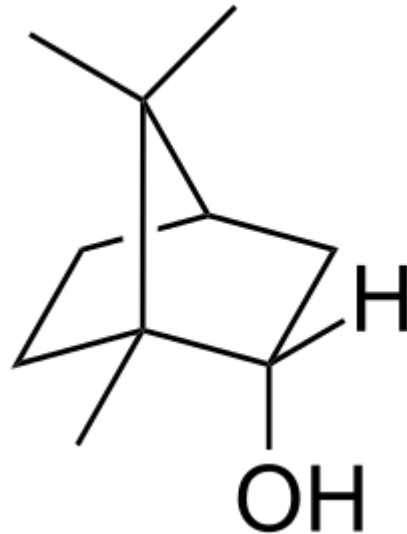


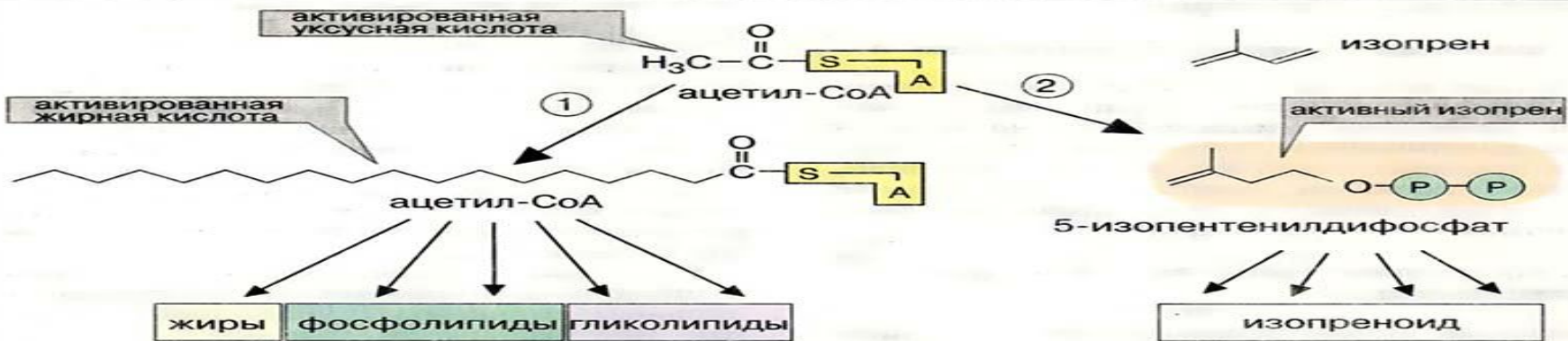
Ментол



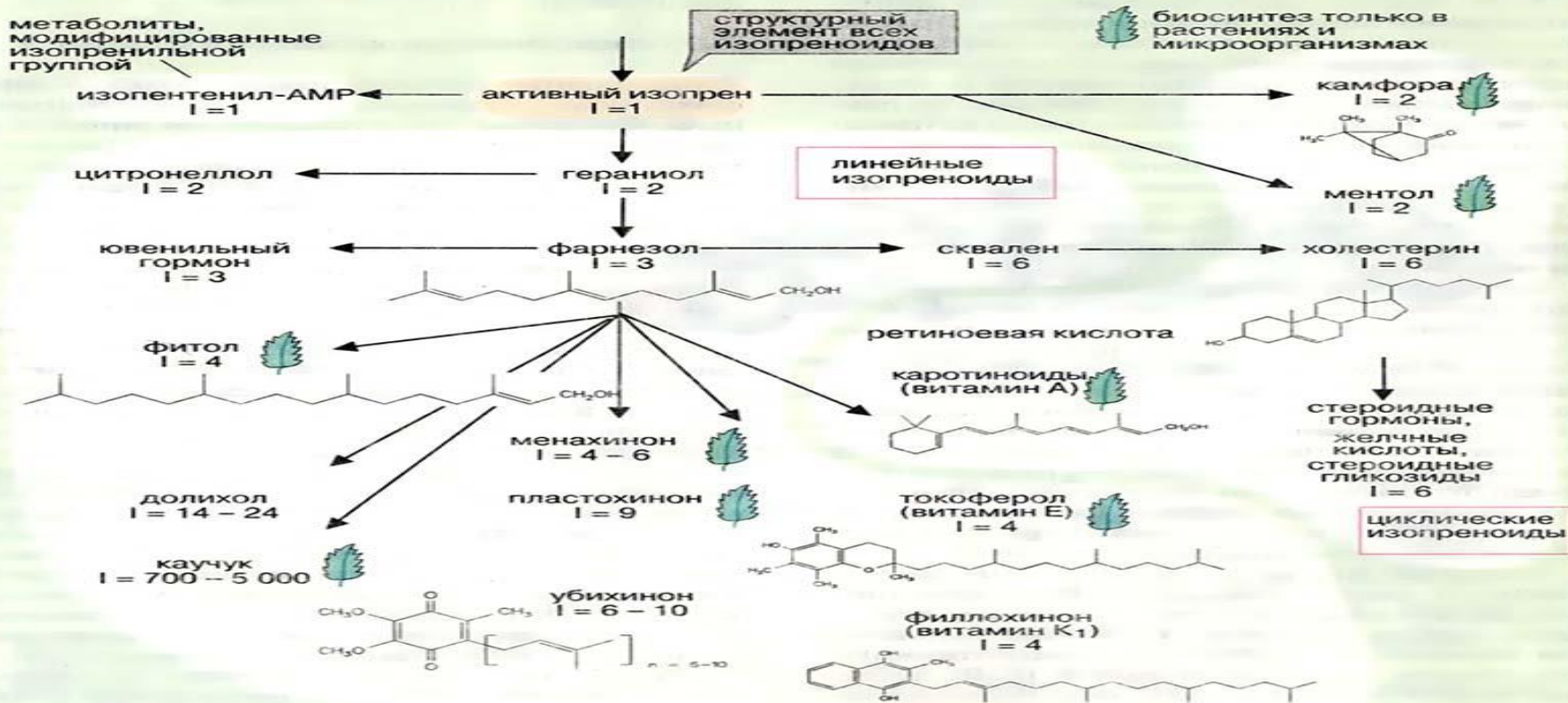
Камфора

«Пластидный» синтез изопреноидов часто осуществляется в лейкопластах — специализированных «изопреноидных» пластидах, которые имеют ряд морфологических особенностей (например, отсутствие рибосом, особое расположение внутренних мембран). Для них характерны тесные кон-такты с ЭР («ретикулярный футляр»), что косвенно указывает на взаимодействие пластид и ЭР при синтезе изопреноидов.



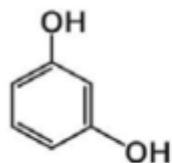


А. Ацетил-S-CoA, как предшественник липидов

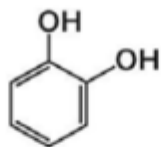


Б. Изопреноиды

Фенольные соединения накапливаются как в вакуолях, так и в периплазматическом пространстве. При этом в вакуолях обычно содержатся гликозилированные фенольные соединения, тогда как в периплазматическом пространстве — метоксилированные соединения или агликоны. Синтез фенольных соединений происходит в хлоропластах и цитозоле. Показано существование двух независимых путей синтеза ароматических соединений (шикиматные пути) — в цитозоле и в пластидах.

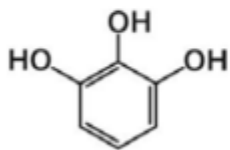


Резорцин

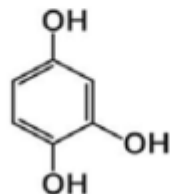


- две гидроксильные группы

Пирокатехин



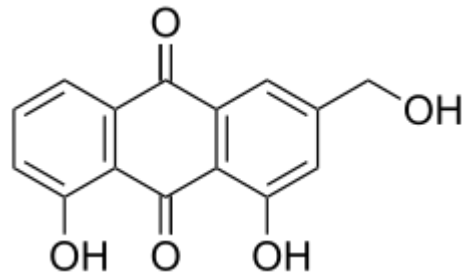
Пирогаллол



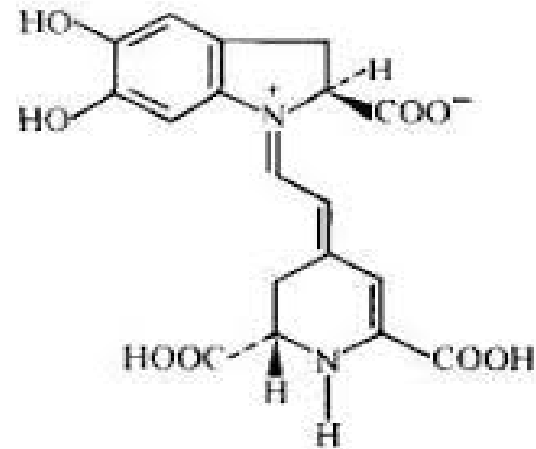
- три гидроксильные группы

Оксигидрохинон

Многие соединения других классов вторичных метаболитов также накапливаются в вакуолях. Подобную локализацию имеют, например, цианогенные гликозиды, глюкозинолаты, беталаины.



ГЛИКОЗИД



Бетанидин

Локализация в тканях. Вторичные метаболиты могут быть равномерно распределены по клеткам ткани, однако это бывает достаточно редко. Гораздо чаще они накапливаются в ткани неравномерно, при этом для их локализации могут быть использованы разные структуры. В наиболее простых случаях соединения накапливаются в специализированных клетках — идиобластах.



Идиобласты, накапливающие разные вторичные метаболиты, могут иметь характерные особенности. Например, идиобласты, накапливающие алкалоиды у руты (*Ruta graveolens*) содержат большое количество мелких вакуолей. В идиобластах, содержащих танины, вакуоль занимает почти весь объем клетки.



Довольно часто вторичные метаболиты локализуются в тканях в специализированных структурах — ходах, каналах, млечниках. Эти структуры разделяются на две группы — производные внеклеточного пространства и производные вакуоли. Можно сказать, что на уровне тканей сохраняется «клеточный» принцип накопления вторичных метаболитов — в периплазматическом пространстве и в вакуолях.



Смоляные ходы, камедиевые и масляные каналы (протоки) представляют собой внеклеточные структуры. Они могут образовываться схизогенно (за счет увеличения межклетников) либо лизогенно (за счет гибели и лизиса некоторых клеток). Вторичные метаболиты (например, терпеноиды — компоненты эфирных масел и смол) синтезируются в клетках, выстилающих ходы и каналы, а затем и секретируются в них.

Млечники, производные вакуолярной системы растений, имеются как минимум у представителей 20 семейств высших растений. Содержимое млечников — латекс — фактически является вакуолярным соком и представляет собой эмульсию, содержащую алкалоиды, изопреноиды и ряд других соединений вторичного и первичного метаболизма.

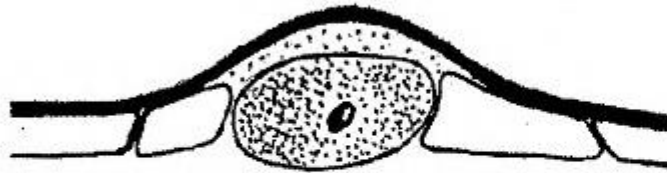
Таким образом, на уровне тканей можно проследить закономерность, аналогичную клеточной: разделение мест синтеза и накопления вторичных метаболитов.

Установить общие закономерности локализации вторичных метаболитов по органам растений, по-видимому, невозможно. Она зависит от вида растения, условий окружающей среды, типа вторичного метаболита и, вероятно, главное — от его физиологической функции. Вторичные метаболиты могут синтезироваться и накапливаться во всех органах растений. Например, эфирные масла могут накапливаться в лепестках цветков (роза), плодах (анис, кориандр), корнях (валериана, девясил), листьях (мята, шалфей).

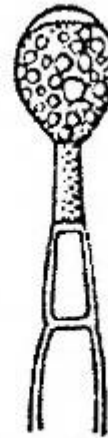
Сердечные гликозиды могут находиться в листьях (олеандр, наперстянка), коре (обвойник), семенах (строфант), цветках (ландыш). В то же время закономерность разделения мест синтеза и накопления вторичных метаболитов часто наблюдается и на уровне органов и целого растения.



Достаточно часто вторичные метаболиты выделяются растением в окружающую среду. Для этого существуют различные механизмы и морфологические структуры. Простейшей системой выделения вторичных метаболитов можно считать железистый эпидермис с железистыми пятнами.



Железистое пятно



Простой железистый волосок

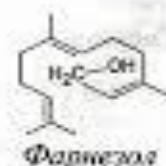
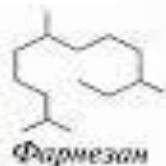


Сложный железистый волосок

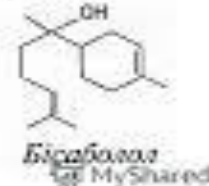
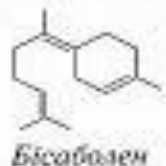
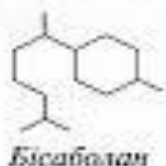
Железистые пятна используются для выделения эфирных масел и представляют собой его скопления под кутикулой. Моно- и сесквитерпеноиды, составляющие основной компонент эфирного масла, синтезируются отдельными группами клеток, мозаично расположенными в железистом эпидермисе. Образовавшееся эфирное масло скапливается под кутикулой в виде железистого пятна, а затем выделяется в окружающую среду. Такой способ выделения эфирных масел характерен для розы, ландыша, почек тополя.

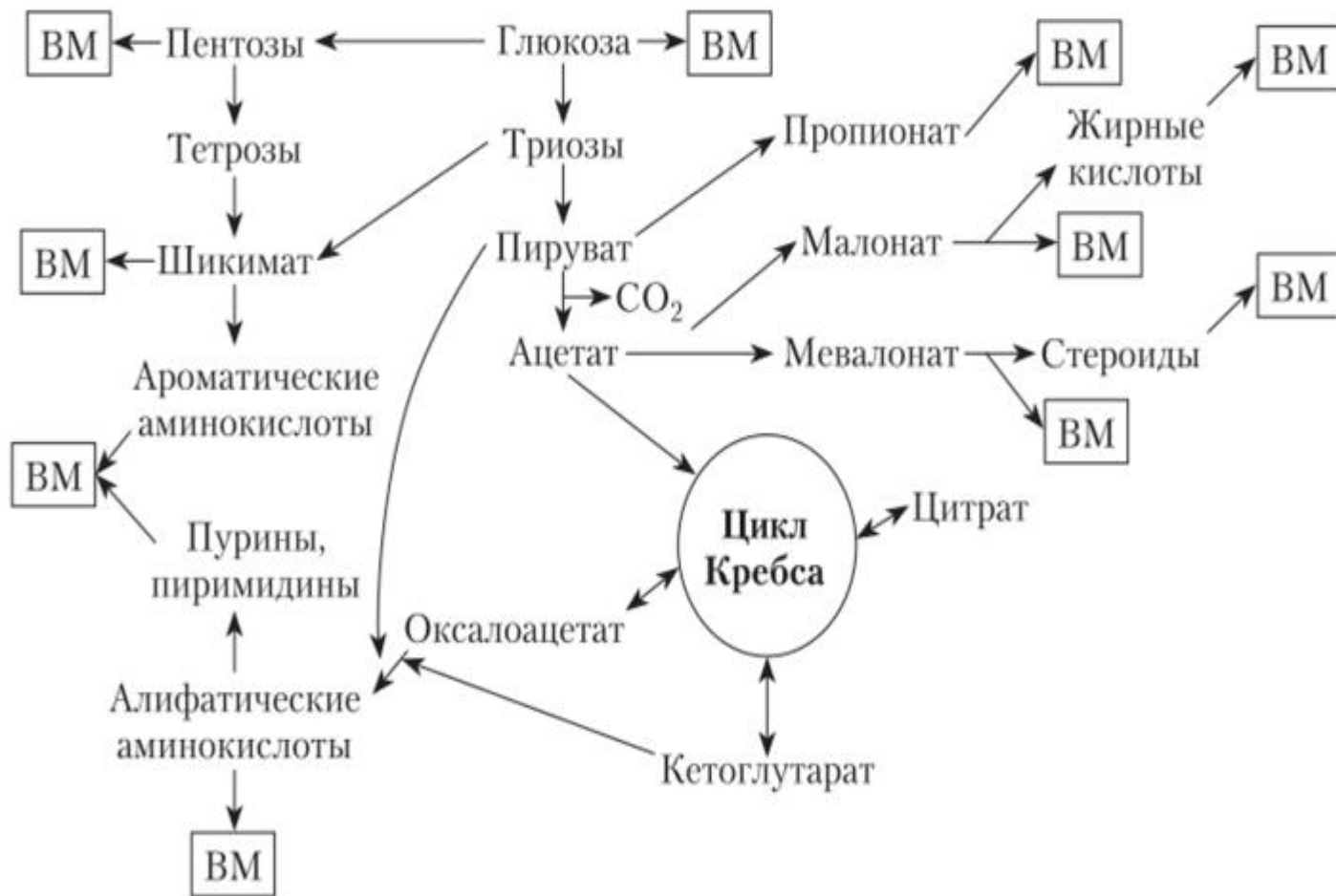
Сесквитерпеноиды

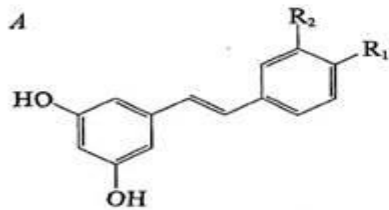
- Ациклические сесквитерпеноиды



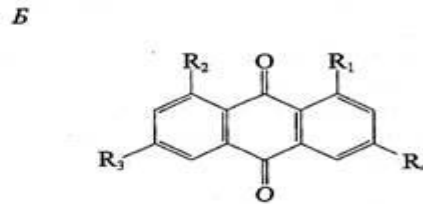
- Моноциклические сесквитерпеноиды



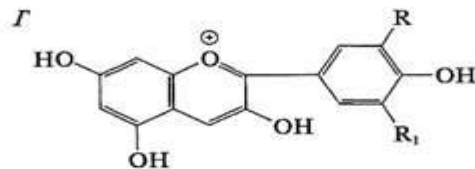
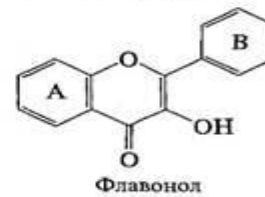
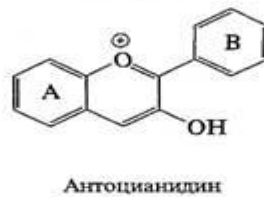
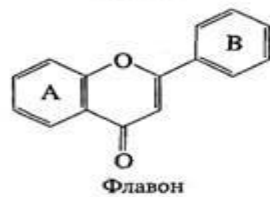
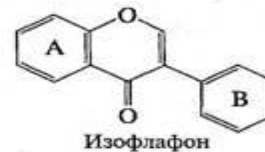




$R_1 = R_2 = H$ — Пиносильвин
 $R_1 = OH, R_2 = H$ — Резвератрол



$R_1 = R_2 = OH, R_3 = R_4 = H$ — Хризацин
 $R_1 = R_2 = R_3 = OH, R_4 = CH_3$ — Реум-эмодин
 $R_1 = R_2 = OH, R_3 = H, R_4 = CH_2OH$ — Алоэ-эмодин
 $R_1 = R_2 = OH, R_3 = H, R_4 = CH_3$ — Хризофанол
 $R_1 = R_2 = OH, R_3 = H, R_4 = COOH$ — Рсин



$R = OH, R_1 = H$ — Цианидин
 $R = R_1 = H$ — Пеларгонидин
 $R = R_1 = OH$ — Дельфинидин
 $R = OCH_3, R_1 = H$ — Пеонидин
 $R = OH, R_1 = OCH_3$ — Петунидин
 $R = R_1 = OCH_3$ — Мальвидин

Биосинтез алкалоидов. Образование этих веществ тесно связано с общим обменом азота клетки. Для большинства алкалоидов показано, что схемы их синтеза унифицированы, т. е. имеют сходную последовательность реакций. В процессе биосинтеза молекула аминокислоты практически полностью включается в структуру алкалоида.

Синтез алкалоидов разных групп включает одинаковые типы реакций: декарбоксилирование, окислительное дезаминирование, альдольная конденсация, но для каждой группы алкалоидов эти реакции осуществляют «собственные» ферменты. На первом этапе синтеза происходит декарбоксилирование аминокислоты при участии соответствующей декарбоксилазы.

Схема Основные биосинтетические пути от L-лизина к пиперидиновому и хинолизидиновому гетероциклам

