وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
جامعة تكريت
كلية الزراعة
قسم البستنة وهندسة الحدائق

البيبتيدات المتعددة

مدرس المادة

أ.د. اديب جاسم عباس

المحاضرة الرابعة

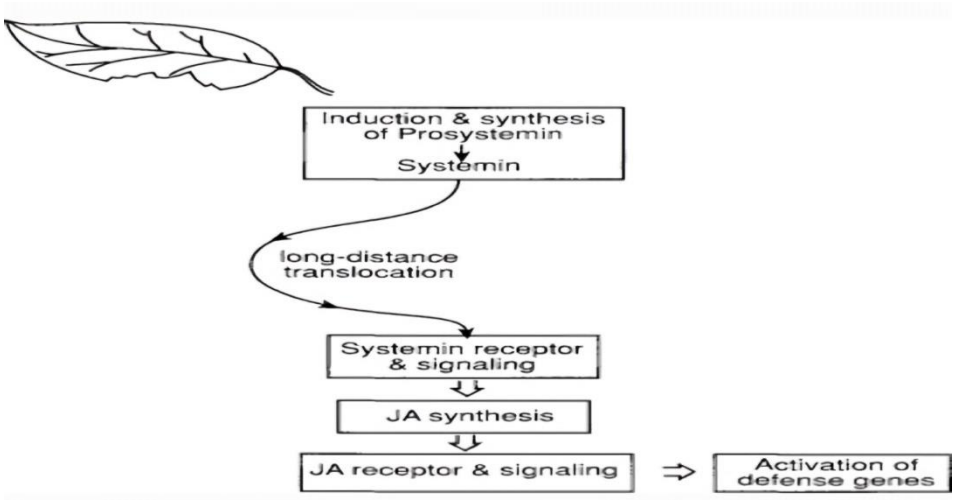
البولي بيبتيدات (البيبتيدات المتعددة) Polypeptides (PPs)

لقد اوضحت عدد من الدراسات والبحوث في مجال التعرف على البيبتيدات المتعددة Polypeptides (PPs) على انها مركبات تنظم نمو النباتات ولها تأثيرات ووظائف فسيولوجية كما هو الحال مع منظمات النمو النباتية الاخرى :الاوكسينات والجبرلينات والسايتوكاينينات والاثلين وحامض الابسيسك والبراسينو سترويدات وحامض الساليسيك والامينات المتعددة وحامض الجسمونك.

وتشمل البيبتيدات المتعددة جميع المركبات التي تساهم في الاشارة من خلية الى خلية اخرى (cell to cell signaling) وهذه المركبات البيبتيديه تلعب دورا محوريا في نمو النبات وتطورة , وتشمل : الميكانيكية الدفاعية وتنظيم والسيطرة على الانقسام وتوسع لخلية وعدم التوافق الذاتي لحبوب القاح pollen self in compatibility

لقد كان الاعتقاد سابقا أن مركبات البولي بيبتيد,يقتصر وجودها على الحيوانات والخميرة فقط, لكن تم اكتشاف PPs في أوراق الطماطة عام 1991 وهو مكون من 18 حامض اميني systemin و prosystemine وتجدر الاشارة الى ان (PPs), تكون مستويات تركيزها او كمياتها في الانسجة النباتية والحيوانية منخفضة جدا, لذلك كانت الكميات التي يراد عزلها واستخلاصها من مركبات البيبتيدات في الانسجة النباتية تستغرق وقتا طويلا, بالاضافة الى صعوبة طرق التنقية والاستخلاص.

ان اكتشاف البيبتيدات المتعددة التي لها خواص في تنظيم النمو في النبات قد بدأت مع اكتشاف السيستامين systemin و18 حامض اميني بيبتيدي والتي تنتقل عبر اللحاء من الاوراق نتيجة لمهاجمة الحشرات اكلة الاعشاب, مما يتسبب عن ذلك زيادة مستوى jasmonic acid ومثبطات أنزيم البروتنييز proteinase inhibitors في الاوراق البعيدة, تؤدي الى حمايتها من المهاجمة, ومنذ ذلك الوقت فأن العشرات من هرمونات البيبتيد التي تنظم العديد من العمليات المختلفة التي تساهم في الدفاع والحماية, الانقسام الخلوي , والنمو والتطور والتكاثر, قد تم عزلها من النباتات وتم تشخيصا بالطرق الوراثية.



مخطط يبين عملية استحثاث systemin لتكوين (JA) jasmonic acid

فضلا عن الدور الذي تلعبة البيبتيدات في مظاهر مختلفة من نمو وتطور النبات فهي ايضا تعد مستقبلات محددة لعدد من البيبتيدات المختلفة التي تم تشخيصها كمستقبلات لأنزيمات الكاينيز في الغشاء والتي تعتبر اكبر عائلة للجزيئات شبة المستقلة في النبات.

اضرار بواسطة الحشرات آكلة الاعشاب تحفز الدفاعات الجهازية،

Damage by Insect herbivores induces systemic defense

التغذية بوساطة الحشرات آكلة الاعشاب لنبات الطماطة أدت الى الاسراع في تراكم مثبطات انزيم البروتيز protease inhibitors في جميع اجزاء النبات، بما فيها الاجزاء او المناطق التي تتعرض للأضرار وبدءا من بداية موقع التغذية.

ان الانتاج الجهازي لمثبطات البروتيز في نباتات الطماطة الحديثة او تنطلق من خلال سلسلة معقدة من الاحداث، تشتمل على:

1- الجروح في اوراق الطماطة ينتج عنها بناء وتخليق الببتيد prostemin الذي تكون من البروتينات التي تحتوي على 200 حامض اميني.
2- المركب البروتيني prosystemnin الذي يتحلل بروتينيا proteolytically ليكون بيبتيدات تحتوي على 18 حامض اميني يطلق علية systemin.

3- المركب البيبتيدي systemin يتحرر وينطلق من الخلايا المتضررة لبرنكيما اللحاء وينتقل ال Apoplast.

4- في الانسجة المجاورة (الخلايا المرافقة) السليمة وغير المتضررة يرتبط البيبتيد systemin بمستقبل سطح الخلية في الغشاء البلازمي.

5- ارتباط systemin بمستقبلة receptor ليحفز او يحث الاشارة في الخلايا البينية والتي ينتج عنها تنشط بناء وتخليق وتراكم حامض الجسمونيك (Jasmonic acid).

6- ينتقل JA فيما بعد من خلال انسجة اللحاء الى اجزاء النبات الاخرى.

7- في الانسجة المستهدفة Target tisues فان JA ينشط التعبير الجيني الذي يرمز الى مثبطات البروتيز Encod protease inhibitors ومنذ اكتشاف السيستامين systermin فهناك العديد من البيبتيدات المتعددةpolypeptides تم تشخيصها في نبات الطماطة جدول(1- 12) والتي تظهر بأنها تلعب دورا مهما في تنظيم والسيطرة الدفاعية للحشرات آكلة الاعشاب وغيرها من المسببات الرضية. علما بأن هذة البيتيدات المتعددة وجدت أيضا في العائلة الباذنجانية Solanaceae مثل نباتات Arabidopsis

تأثرات البيبيدات المتعددة في نمو وتطور النبات :

Efects of plypeptides in plant growth and Development

1- تنشيط وتحفيز الانقسام الخلوي والشكل الظاهري

2- تنشيط وتحفيز الاستجابات الدفاعية

3- تنظيم فعالية وزيادة ثباتية تركيب ووظيفة الغشاء الخلوي

4- التحكم في تركيب البروتين والنشاط الانزيمي

5- تحفيز توالد او تكاثر الخلية في الزراعة المعلقة suspension لخلايا النبات

6- تنظيم درجة حموضة الخلايا

7- تحفيز واسرع عملية تطور وتكوين الاجنة، عدم التوافق الذاتي لحبوب اللقاح

8- تحفيز نشوء وتطور الازهار والتحكم في نضج وشيخوخة الثمار

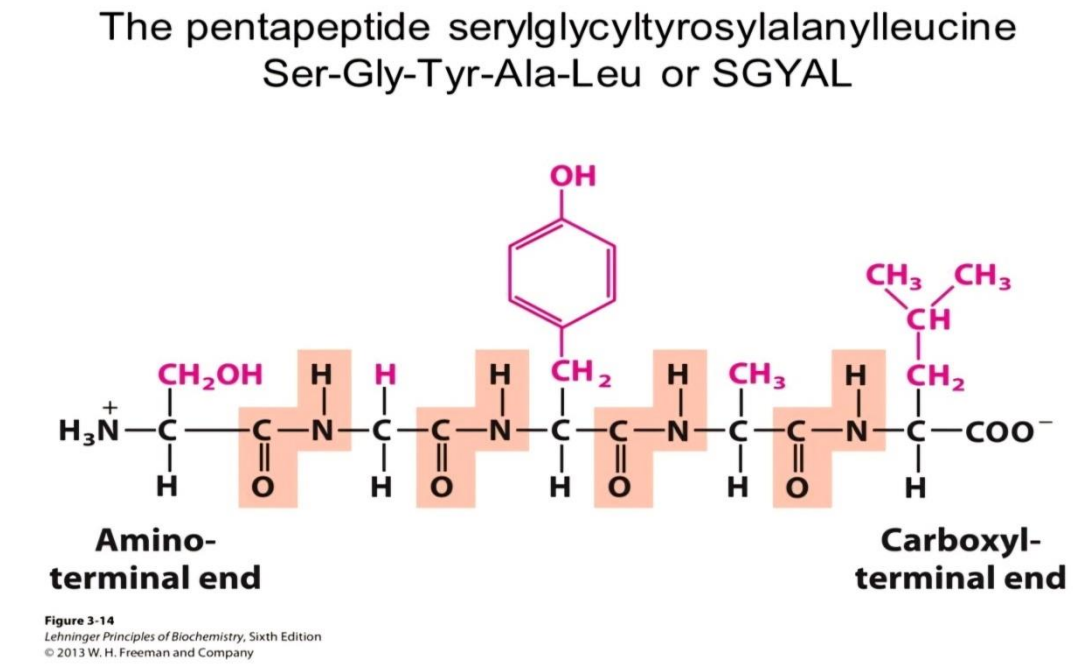
9- تكوين العقد الجذرية كاستجابة للبكتريا المثبتة للنيتروجين والنبات البقولي .

البيبتيدات :

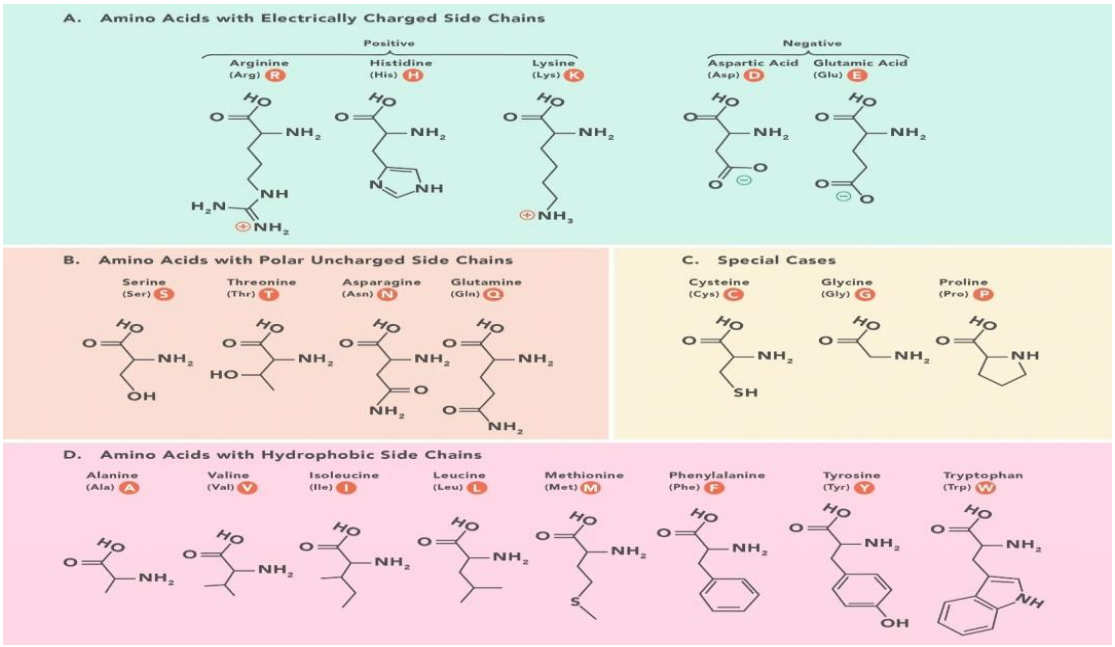
تتحد الأحماض الأمينية بروابط ببتيدية لتكوين الببتيدات ويسمى المركب الناتج: ثنائي أو ثلاثي أو رباعي الببتيد حسب عدد الأحماض الأمينية المكونة له ، ويسمى متعدد الببتيد إذا إحتوى على عدد كبير من الأحماض الأمينية. لكل ببتيد نهاية أمينية وأخرى كربوكسيلية (N-TERMINAL , C-TERMINAL) ويتكون الإسم المفصل للببتيد من الأسماء المختصرة للأحماض الأمينية الداخلة في تركيبه حسب تسلسلها إبتداء من النهاية الأمينية.

مثال: Ser-Gly-Tyr-Ala-Leu هو خماسي ببتيد Pentapeptide ويسمى كالتالي:

Seryl-Glycyl-Tyrosyl-Alanyl-Leucine ويعني المقطع "yl" أن الحمض الأميني مرتبط بواسطة مجموعته الكربوكسيلية بـ NH_2 لحمض أميني موالي. تقوم بعض الببتيدات بأدوار هامة كهرمونات أو مضادات حيوية أو مضادات أكسدة مثل الجلوتاثيون Glutathione.



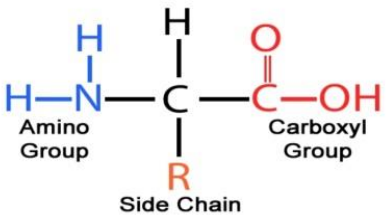
اعلاه مخطط بناء البيتيدات المفتوحة



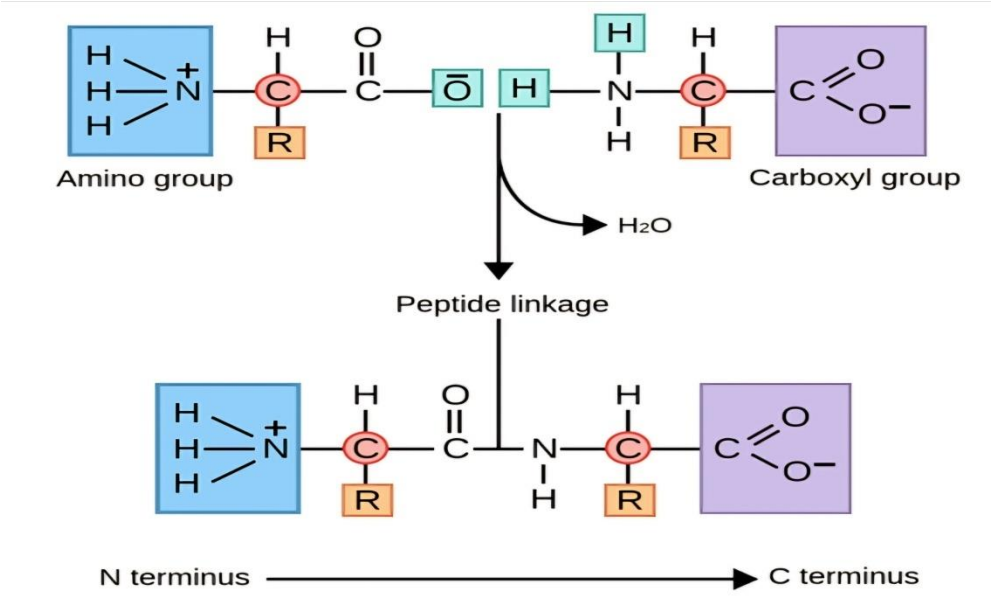
مخطط يبين بعض انواع الاحماض الامينية وطبيعة تركيبها الكيميائي

البيتيد :

هي عبارة عن حامضين أمينيين أوأكثر مرتبطين مع بعضهما برابطة ببتيدية . ويتكون الببتيد من اتحاد مجموعة الكربوكسيل ألفا في حامض أميني مع مجموعة الفا أمينو في حامض أميني آخر وبذلك تتكون رابطة ببتيدية ويخرج جزيء ماء.



مخطط يوضح الهيكل التركيبي للحامض الاميني وهو اصغر وحدة لبناء الرابطة الببتيدية



شكل يوضح ارتباط الحامض الاميني مع حامض اميني اخر ليكون الرابطة الببتيدية Peptide bond ويطلق جزيئة ماء . والببتيدات قد تكون ثنائية Dipeptides او ثلاثية Tripeptides او حلقي cyclic او متفرع pranched.

البروتينات :

هي مواد نيتروجينية معقدة التركيب ذات وزن جزيئي عالي تتكون من وحدات بنائية واطئة الوزن الجزيئي تسمى الأحماض الامينية .

والأحماض الامينية هي مركبات عضوية تحوي مجموعة امينية ومجموعة كاربوكسيلية .

وتتحد هذه الحوامض مع بعضها البعض في ارتباط يسمى الرابطة الببتيدية :

جسم الإنسان غير قادر على تخليق هذه الحوامض من مواد غير عضوية بل يأخذها من النباتات وهناك 22 حامض أميني أساسا موجود في بروتين الجسم.

وظائف البروتينات :

للبروتينات وظائف حيوية متعددة وتقسم البروتينات تبعا لاختلافها في الوظائف الحيوية الى

1- البروتينات الوقائية

2- البروتينات الناقلة

3- البروتينات السامة

4- البروتينات الخازنة

5- البروتينات المتقلصة

6- البروتينات التركيبية

7- الهرمونات

8- الانزيمات

عملية بناء البروتين من الجين الى البروتين:

يحتوي حامض DNA على الجينات المسئولة على الصفات الوراثية وتتم عملية ترجمة الجين الى بروتين خلال مرحلتين هما

- **الاولى مرحلة النسخ:** وهي التي تحدث في النواة ويتكون mRNA.

- **الثانية مرحلة الترجمة:** وهي التي تحدث في السايتوبلازم ويتكون البروتين.

***عملية النسخ** :- تبدء بنقل المعلومات الوراثية من شريط DNA الى شريط RNA يلتحم انزيم بلمرة RNA مع حمض DNA وتتكشف القواعد النيتروجينية .

يضيف انزيم بلمرة RNA نيوكليتيدات للقواعد المكشوفة وتتبع عملية النسخ نظام ازدواج القواعد عدا ان اليوراسيل U يرتبط بالأدنين A.

بعد اكتمال عملية النسخ ينفصل الانزيم عن شريط DNA ثم تشذيب حمض RNA يحدث التشذيب داخل النواة قبل خروج mRNA يسمى في هذه المرحلة mRNA الاولي ويحتوي على اجزاء تسمى الاكسونات والانترونات .

الاكسونات: وهي اجزاء تترجم الى بروتينات.

الانترنات: وهي اجزاء لاتترجم الى بروتينات.

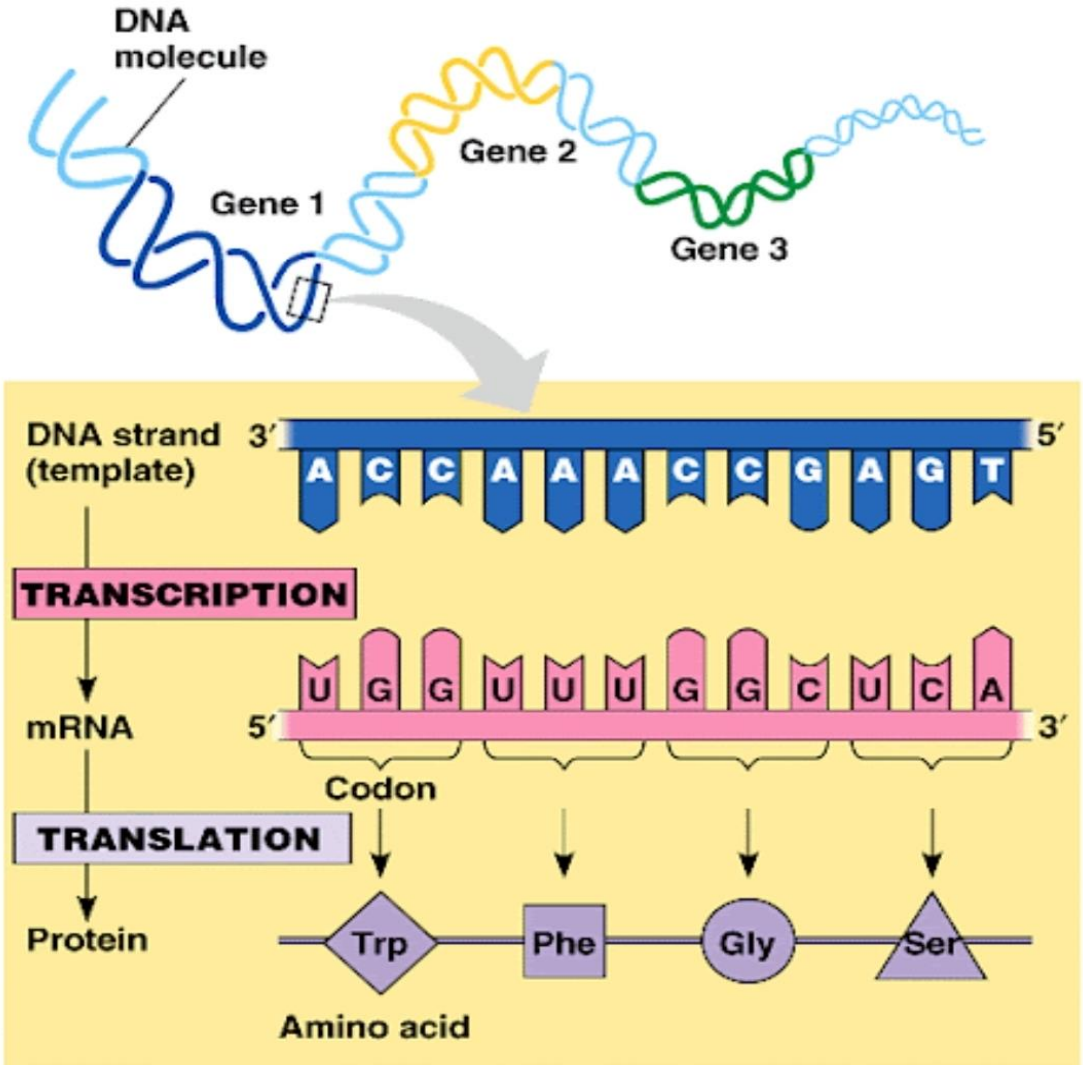
وتقوم انزيمات بإزالة الانترونات وتربط الاكسونات بعضها ببعض .

يخرج mRNA الى السايتوبلازم الشفرة الوراثية .

يتكون حمض mRNA من تتابعات من القواعد النيتروجينية تسمى الشفرة الوراثية كل ثلاث قواعد متتالية تسمى كودون وكل كودون يحدد حمض اميني معين خلال عملية الترجمة .

تبدء الشفرة الوراثية بكودون البدء وتنتهي بواحد من كودونات التوقف .

كودونات البدء تستدعي الحامض الاميني ميثونين وكودونات التوقف لاتترجم لأي حمض اميني



*** عملية الترجمة وتحدث خلال ثلاث مراحل**

1- مرحلة البدء 2- مرحلة الاستطالة 3- مرحلة الانتهاء

1- **مرحلة البدء:-** يرتبط mRNA بالوحدة الريبوسومية الصغرة عند كودون البدء

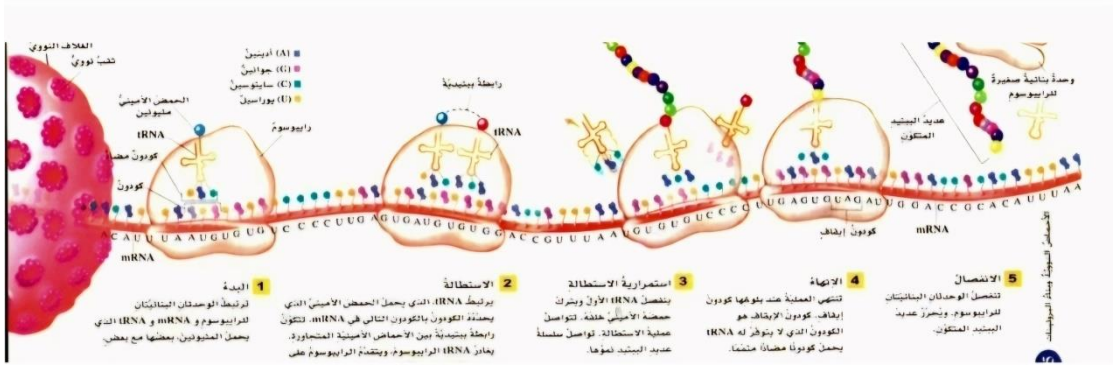
يحمل جزيء tRNA في احدى طرفية الحمض الاميني والطرف الاخر يحمل مقابل الكودون .

يرتبط اول tRNA مع كودون البدء يحمل الكودون UAC والحامض الاميني ميثونين من الجهه الاخرى ترتبط الوحدة الرايبوسومية الكبرى مع الصغرى ويسما في هذه الحالة الرايبوسوم المفعل لدى الرايبوسوم موقعين للارتباط مع tRNA هما موقع A وموقع P يتمركز اول tRNA عند الموقع P يصل جزيء tRNA جديد الى الموقع الشاغر يحمل مقابل الكودون المتكامل مع الكودون والطرف الاخر يحمل الحامض الاميني انزيم يعمل على ربط الحامضين الامينيين برابطة ببتيدية

2- **مرحلة الاستطالة:-** يندفع ال tRNA الموجود في الموقع A الى الموقع P ينفصل جزيء الموجود في الموقع P

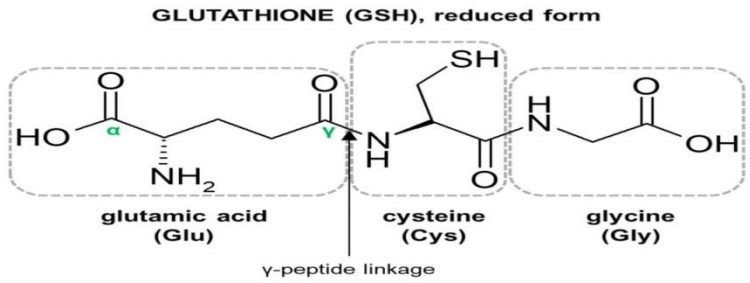
الموقع A يتلقى tRNA جديد مضيفاً احماض امينية

3- **مرحلة الانتهاء:-** تنتهي عملية الترجمة حيث يصل كودون التوقف الى الموقعA كودون التوقف ليس لهُ مقابل كودون ولا يترجم لأي حامض اميني ينطلق عديد الببتيد في الخلية (البروتين).



انواع البيبتيدات

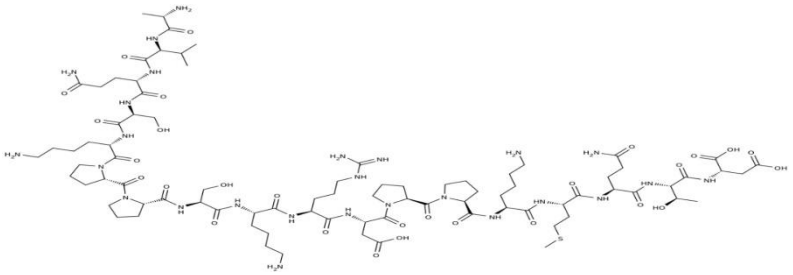
1- الجلوتاثيون glutathione



الجلوتاثيون هو ببتيد يحتوي ثلاثة أحماض أمينية هي حمض الجلوتاميك و السيستين والجلايسين.

ويرمز له بالرمز GSH عندما يكون مختزلاً، ويرمز له GSSG عندما يكون مؤكسداً. ويعمل كمرافق إنزيمي Coenzyme ، ومضاد أكسدة Antioxidant لحماية الخلايا من ضرر الجذور الحرة (Free radicals) ويعد الجلوتاثيون هاماً لسلامة خلايا الدم الحمراء وعمل البروتينات والأغشية الدهنية وغيرها.

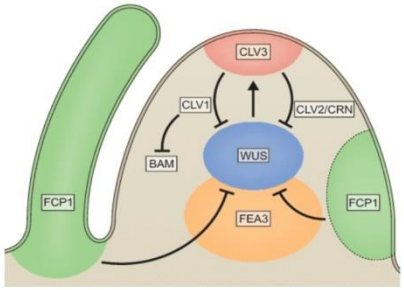
2- السيستامين: systemin



من مركبات البيبتيدات المتعددة وظيفة كأشارة لمسافات بعيدة لتحفيز اوتنشيط المقاومة الكيمياوية ضد اكلات الاعشاب. وهو اول هرمون نباتي تم اثباتة كببيتايد, فهو يحفز في انتاج

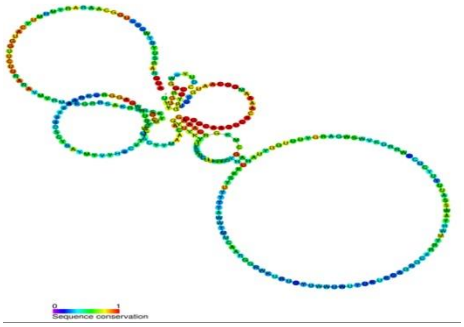
البروتين كمركب مقاوم وظيفته تثبيط البروتينيز protinease inhibitors. وقد تم تشخيصة اولا في اوراق الطماطة. وهو يوجد على صورة 18 حامض اميني بيبتيدي, والذي يتكون في طرف او النهاية C(C-terminus),لمشتقات 200 حامض اميني والتي يطلق عليها prosystemine. ويوجد السيستامين في الباذنجان والفلفل والبطاطة والتبغ وقد تم تشخيصة في مختبرات جامعة كولورادو, وجامعة كاليفورنيا في امريكا. وان المادة الفعالة في systemine يطلق عليها Oligogalacturonide, والذي ينشط عمل phytoalexins, والتي تعد مواد كيمياوية دفاعية ضد الامراض ومسبباتها كالفطريات والبكتريا, وقدتم تشخيصها في نبات فول الصويا وبذور الخروع. كما تمكن علماء الطب في امريكا من استخلاص احد مشتقات السيستامين من نبات الطماطة وسمي prosystemin, وهو عقار طبي لمقاومة الامراض الفايروسية التي تصيب الانسان.

CLAVAT -3: CLV3;CLVIESR-related CLE peptide family



CLV3 وهو من البيبتيدات المتعددة وتكون وظيفة ربط اصرة الغشاء CLV1 بشبيه مستقبل انزيم الكاينيز receptor like kinase مع CLV2 (شبيه مستقبل البروتين) الذي يؤدي الى توازن خلايا الساق. وكذلك يوازن البروتين في المنطقة المحيطة بالجنين.

ENOD-40 -4



وهو من الجينات المبكرة للعقد الجذرية ويعتقد بأنة يرمز الى اثنان من البيبتيدات الصغيرة واحدة تحتوي على 12 والاخرى على 18 من الحوامض الامينية.ويدور هناك جدل او خلاف بين الباحثين فيما اذا كان كل من mRNA او piptides مسئولة عن الفعالية الحيوية. كلا من البيبتيدات التي تحتوي (12 او 18) حامض اميني قد اظهر ارتباطهما ب 93 KDa subunit of sucrose synthase, وهو احد المكونات الاساسية في ايض السكروز. ان تحطم وتحلل السكروز هو مفتاح خطوة تثبيت النيتروجين وكذلك يعتبر المركب المبكر لتكوين وتطر العقد الجذرية الطبيعية ان مركب ENOD-40 تم استخلاصة ومعرفتة كهرمون من خلال استعمال طرق التحليل الجيني من قبل العالم Schell, من معهد ماكس بلانك بمدينة كولونيا في المانيا, والعالم Bisseling, في هولندا, من العقد الجذرية لنبات العائلة البقولية عند اصابتها ببكتريا الرايزوبيا المثبتة للنتروجين والمتعايشة معها. كما في نبات فول الصويا والبرسيم والبزاليا والتبغ وهو يؤدي دور مهم واساسي في عملية تثبيت التروجين في النباتات البقولية ويشجع انقسام خلايا القشرة لبكتريا الرايزوبيا والنبات من خلال تثبيط تكوين وانتاج الاثلين الذي يعمل على تثبيط الانقسام في تلك الخلايا.

5- phytosulfokine (PSK):

تم اكتشاف هذا المركب في نبات الرز وهو يحفز انقسام الخلايا وتكاثرها ويحفز توالد الاعضاء في الجذور والبراعم والاجنة ولة دورا فعالا في تنشيط نمو وتطور النبات. وقد تم استخلاصة اولا كعامل مشروط conditioning factor في المزروعات الخلوية لنبات الاسبركس والجزر.وهي سلسلة بيبتيدية تضم خمسة احماض امينية فعالة حيويا ومركب psk للتحلل البروتيني يتكون

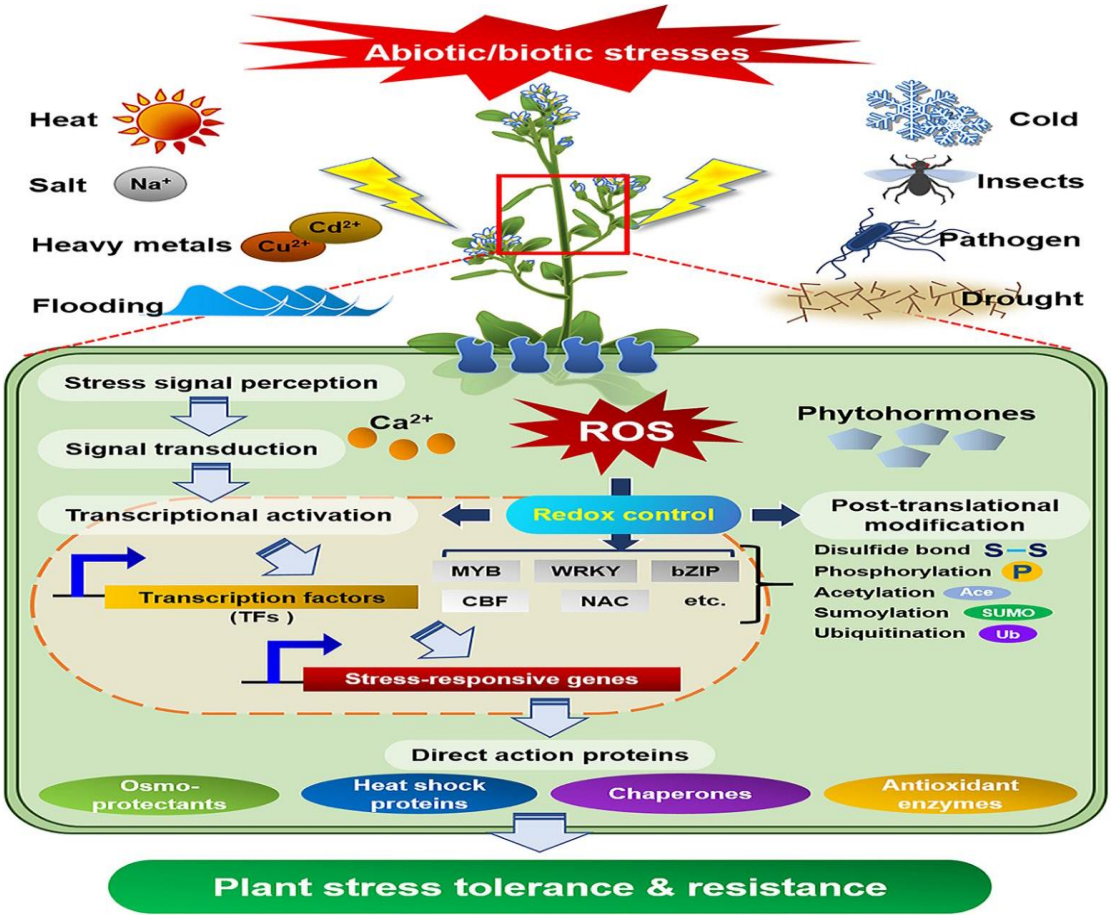
من 80 مشتق حامض اميني للبيبتيدات غير الظاهرة. لقد برهن مركب PSK, تحفيزة للتوالد الخلوي وتطور عملية التكشف او التمايز. كما تم البرهنة والاثبات بان PSK يرتبط بغشاء اصرة لمستقبل شبيه انزيم الكاينيز.

التداخل بين البيبتيدات المتعددة ومنظمات النمو النباتية

لابد من الاشارة الى ان المعاملة بالاوكسينات والجبرلينات والسيتوكينينات, يؤدي الى زيادة في مستويات البيبتيدات المتعددة وكذلك الامينات المتعددة

<u>التأثيرات الفسيولوجية</u>

للبولي بيبتيدات تأثيرات كثيرة في نمو وتطور النباتات لكونها تدخل في اغلب اجزاء النبات ومن هذه التأثيرات.



1- الاضرار بواسطة الحشرات اكلة الاعشاب تحفز الدفاعات الجهازية :

Damage by Insect herbivores induces systemic defenses

التغذية بواسطة الحشرات اكلة الاعشاب لنبات الطماطة ادت الى الاسراع في تراكم مثبطات انزيم البروتيز protease inhibitors في جميع اجزاء النبات بما فيها الاجزاء او المناطق التي تتعرض للاضرار وبدءا من بداية موقع التغذية. ان الانتاج الجهازي لمثبطات البروتيز في نباتات الطماطة الحديثة تنطلق من خلال سلسلة معقدة من الاحداث تشتمل على. الجروح في اوراق الطماطة ينتج عنها بناء وتخليق البيبتيد prostemin الذي يتكون من البروتينات التي تحتوي على 200 حامض اميني .المركب البروتيني prosystemin الذي يتحلل بروتينيا ليكون بيبتيدات تحتوي على 18 حامض اميني يطلق علية systemin. المركب البيبتيدي systemin يتحرر وينطلق من الخلايا المتضررة لبرنكيما اللحاء وينتقل الى Apoplast. في الانسجة المجاورة (الخلايا المرافقة) السليمة وغير المتضررة يرتبط البيبتيد systemin بمستقبل سطح الخلية في الغشاء البلازمي. ارتباط systemin بمستقبلة ليحفز او يحث الاشارة في الخلايا البينية والتي ينتج عنها تنشيط بناء وتخليق وتراكم حامض الجسمونيك JA)Jasmonic acid). ينتقل (JA) فيما بعد من خلال انسجة اللحاء الى اجزاء النبات الاخرى. في الانسجة المستهدفة, فان JA ينشط التعبير الجيني الذي يرمز الى مثبطات البروتيز, ومنذ اكتشاف systemin فهناك العديد من البيبتيدات المتعددة تم تشخيصها في نبات الطماطة والتي تظهر بأنها تلعب دورا مهما في تنظيم والسيطرة الدفاعية للحشرات اكلة الاعشاب وغيرها من المسببات المرضية. علما ان هذه البيبتيدات وجدت ايضا في العائلة الباذنجانية.

2- تأثير البيبتيدات المتعددة في مقاومة النبات لدرجات الحرارة المرتفعة ومقاومة الجفاف:

حيث وجد ان معاملة النبات بالبراسينوستروبد BRs تصبح النباتات اكثرمقاومة لأرتفاع درجات الحرارة من خلال بناء مركبات البولي ببتايد polypeptides والتي يطلق عليها بروتينات الصدمة الحرارية أي أن البراسينوستروبد تحفز الصدمة الحرارية في السايتوبلازم, والتي قد تزيد من احتمال الحرارة في البروتين المتكون أو المصنع تحت ظروف الصدمة الحرارية.

3- تأثير البيبتيدات المتعددة في نمو وتطور النبات

Effects of Polypeptides in plant growth and Development

ومن هذه التأثيرات تكوين العقد الجذرية كأستجابة للبكتريا المثبتة للنتروجين والنبات البقولي. حيث يعتبر البيبتيد ENOD-40 من جينات العقد الجذرية حيث تم استخلاصه من العقد الجذرية للنباتات البقولية عند اصابتها ببكتريا الرايزوبيا المثبتة للنتروجين فهذا البيبتيد يؤدي دور مهم واساسي في عملية تثبيت النترجين في النباتات البقولية ويشجع انقسام خلايا القشرة لبكتريا الرايزوبيا والنبات من خلال تثبيط تكوين وانتاج الاثلين الذي يعمل على تثبيط الانقسام في تلك الخلايا . كلا من البيبتيدات التي تحتوي على(12 او 18) حامض اميني قد اظهرت ارتباطهما باحد المكونات الاساسية في ايض السكروز حيث ان تحطم وتحلل السكروز هو مفتاح خطوة تثبيت النتروجين, وكذلك يعتبر المركب المبكر لتكوين وتطوير العقد الجذرية الطبيعية.

تحفيز واسراع عملية تطور وتكوين الاجنة وزيادة عدم التوافق الذاتي لحبوب اللقاح.

حيث يعمل البيبتيد على تثبيط نمو حبوب اللقاح وعدم حصول التلقيح والاخصاب وعدم نمو الانبوبة اللقاحية وحصول عدم التوافق الذاتي كما للبتيد دور في تحديد الجين المسؤول عن الازهار الذكرية. كما يعمل البيبتيد على تنشيط وتحفز الانقسام الخلوي والشكل الظاهري ,كما ويقوم كذلك على تنظيم فعالية وزيادة ثباتية تركيب ووظيفة الغشاء الخلوي, ويعمل البيبتيد ايضا على التحكم في تركيب البروتين والنشاط الانزيمي , تنظيم درجة حموضة الخلايا, كما وتعمل بعض البيبتيدات على تحفيز نشوء وتطور الازهار والتحكم في نضج وشيخوخة الثمار حيث تفرز هذه المركبات البروتينية من خلال طبقة انفصال الاعضاء الزهرية.

4- تأثير البيبتيدات المتعددة في مقاومة النبات لظروف الاجهاد

1- حماية الاغشية الخلوية والدهون والمحتويات البايوكيميائية من بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 المتكون بفعل اجهادات الأكسدة peroxidation, وزيادة تكيف النبات مع الظروف الاجهاد الاخرى.
2- زيادة نشاط جهاز المناعة في النباتات المختلفة لمقاومة التأثيرات الحيوية وغير الحيوية.

3- زيادة مستوى الكاروتين واستحثاث تكوين الكلوروفيل وبذلك يتم المحافظة على غشاء الكلوروبلاست من الهدم وزيادة عملية التركيب الضوئي.

4- زيادة نشاط مضادات الأكسدة الأنزيمية وغير الانزيمية تحت تأثير الاجهاد الملحي.

5- زيادة بناء البروتين والاحماض النووية DNA و RNA.

6- زيادة محتوى الخلايا من الكاتيونات المتعددة poly cations وبذلك يمنع عملية تهدم وتحطم هذه الخلايا.

7- ازالة مايطلق علية الجذور الحرة عن طريق اختزال الاوكسجين الذري.

المصادر

الخفاجي، مكي علوان (2014). منظمات النمو النباتية تطبيقاتها واستعمالاتها البستنية. جامعة بغداد. وزارة التعليم العالي والبحث العلمي. جمهورية العراق.

هاني، عبد الحليم /فايدة العزاوي (2010). الكيمياء الحيوية. فصل البروتينات جامعة عين الشمس.

الاعسر، عبد المنعم محمد (2011). أسس الكيمياء الحيوية. جامعة كاليفورنيا كلية الزراعة.