

تنفس نوری

سید حسین خاتمیان

کارشناس ارشد بیوشیمی

سرگروه زیست‌شناسی استان گیلان

دبیر زیست‌شناسی آستانه اشرفیه

چکیده

تنفس نوری یک از فرایندهای متابولیستی مهمی است که طی آن آنزیم روبیسکو^۱ به جای آن که O_2 را به CO_2 متصل کند، آن را به قند ریبولوز بیس فسفات (RuBISCO) می‌افزاید. در نخستین واکنش، فسفو گلیسرات (PGA) و ترکیب سمی فسفو گلیکولات (PG) تولید می‌شود. فسفو گلیسرات به چرخه کالوین می‌رود و در آن جا به سادگی به ریبولوز بیس فسفات تبدیل می‌شود. فسفو گلیکولات از کلروپلاست به پراکسی زوم و سپس به میتوکندری می‌رود و پیش از این که اتم‌های آن بتوانند مجدداً وارد چرخه کالوین شوند، واکنش‌های بسیار روی آن انجام می‌شوند. تنفس نوری با چندین فرایند متابولیستی مهم مانند فتوسنتز، جذب نیتروژن و تنفس سلولی تداخل دارد و می‌تواند هنگام افزایش مواد احیاکننده (مانند NADPH) در گیاه به عنوان سوپاپ اطمینان عمل کند. در برخی از گیاهان مکانیسم‌هایی برای کاهش تنفس نوری تکامل یافته است. تنفس نوری برای نخستین بار و همزمان با فتوسنتز اکسیژنی در سیانو باکتری‌ها تکامل یافته است.

کلیدواژه‌ها: ریبولوز بیس فسفات، پراکسی زوم، میتوکندری، سیانوباکتری.

مقدمه

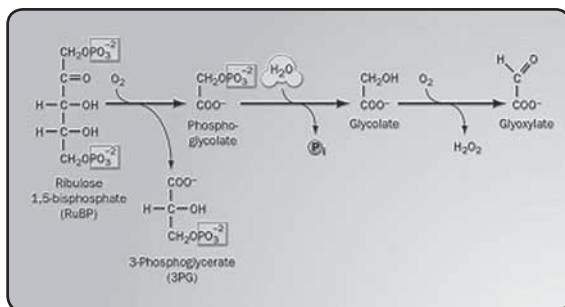
تنفس نوری در همه موجودات زنده فتوسنتزی تولیدکننده O_2 رخ می‌دهد و یکی از راه‌های اصلی متابولیسم کربن در بیوسفر است. این فرایند هنگامی که میزان CO_2 گیاه اندک است، مانند هنگامی که روزه‌ها برای جلوگیری از خروج آب در هنگام کم‌آبی بسته‌اند، رخ می‌دهد. از نظر بیوشیمیایی این فرایند با جانشینی O_2 به جای CO_2 در نخستین واکنش تثبیت CO_2 فتوسنتزی آغاز می‌شود که طی آن آنزیم روبیسکو (ریبولوز ۱ و ۵- بیس فسفات کربوکسیلاز- اکسیژناز) با افزودن CO_2 به قند ریبولوز بیس فسفات، ۳- فسفو گلیسرات (۳PGA) و ترکیب سمی ۲- فسفو گلیکولات (۲PG) را تولید می‌کند (شکل ۱). ۲- فسفو گلیکولات طی مجموعه‌ای از واکنش‌های چرخه‌ای که در گیاهان چرخه CO_2 نام دارد، ۳- فسفو گلیسرات تولید می‌کند (شکل ۲).

طی تنفس نوری ATP تولید نمی‌شود، کربن و نیتروژن (به صورت آمونیاک) از دست می‌روند، رشد گیاه کاهش می‌یابد و بازده فتوسنتزی در گیاهان C_3 بیش از ۲۰٪ کاهش پیدا می‌کند. با وجود این، کاهش تنفس نوری همواره با افزایش سرعت رشد گیاهان همراه نیست. برخی از پژوهش‌ها نشان داده‌اند که تنفس نوری ممکن است جذب نیترات از خاک ضروری باشد و بنابراین کاهش آن با روش‌های مهندسی ژنتیک، یا به علت افزایش CO_2 اتمسفری ناشی از سوزاندن سوخت‌های فسیلی، برای رشد گیاه مفید نیست.

بیوشیمی تنفس نوری

مسیر تنفس نوری با فعالیت اکسیژنازی آنزیم روبیسکو در

کلورپلاست آغاز می‌شود (شکل ۱)



شکل ۱. واکنش‌های آغازین تنفس نوری

مجموعه‌ای از واکنش‌ها که در پراکسی زوم، میتوکندری و مجدداً در پراکسی زوم روی می‌دهند، این فسفو گلیکولات را به سرین و سپس به گلیسرات تبدیل می‌کنند. گلیسرات به درون کلروپلاست بازمی‌گردد، با مصرف ۱ مول ATP به ۳- فسفو گلیسرات تبدیل می‌شود و به چرخه کالوین برمی‌گردد. در این جا واکنش‌هایی را که در هر یک از اندامک‌ها روی می‌دهند، به‌طور جداگانه بررسی می‌کنیم.

واکنش‌های درون کلروپلاست

۲- فسفو گلیکولات که توسط آنزیم روبیسکو درون کلروپلاست به‌وجود می‌آید، با یک آنزیم فسفاتاز اختصاصی به گلیکولات هیدرولیز می‌شود. گلیکولات حاصل توسط یک انتقال‌دهنده دو طرفه گلیکولات- گلیسرات و از طریق کانال‌های پورین مانند وارد پراکسی زوم می‌شود (شکل ۲).

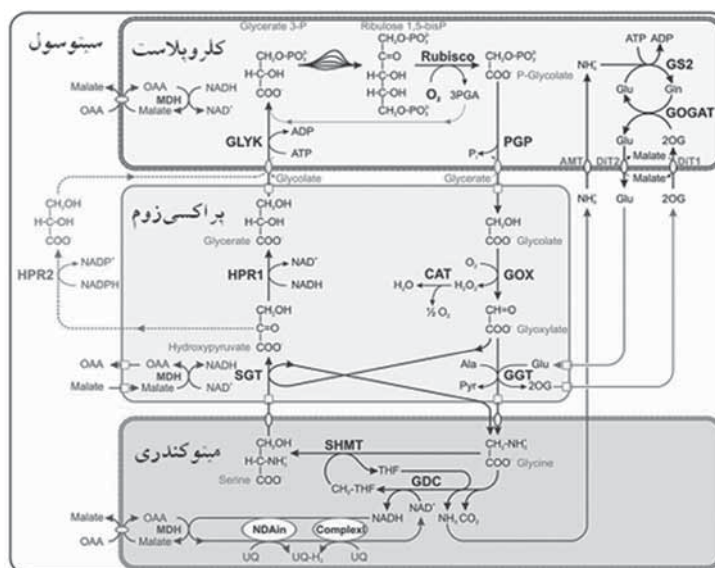
ترانسفراز (SGT) و گلوتمات گلی اکسیلات آمینو ترانسفراز (GGT) هستند. آنزیم SGT سرین را که دهنده گروه آمین است، انتخاب می‌کند؛ در صورتی که آنزیم GGT از گلوتمات تولید می‌شود و در چرخه نیتروژنی تنفس نوری به عنوان دهنده گروه آمین استفاده می‌کند. این آنزیم می‌تواند از آلانین نیز به عنوان دهنده گروه آمین استفاده کند (شکل ۲). گلیسین تولید شده از پراکسی زوم وارد میتوکندری می‌شود.

واکنش‌های درون میتوکندری

درون میتوکندری، دو مولکول گلیسین توسط عمل ترکیب‌شده دو آنزیم گلیسین دکربوکسیلاز (GDS) و سرین هیدروکسی متیل ترانسفراز (SHMT) یک مولکول سرین تولید می‌کنند. ابتدا گلیسین توسط کمپلکس آنزیمی گلیسین دکربوکسیلاز و ضمن واکنش دکربوکسیلاسیون اکسیداتیو، به CO_2 و آمونیاک اکسید می‌شود. ضمن این واکنش NAD نیز به NADH احیا می‌شود و تنها اتم کربن باقیمانده از گلیسین نیز به کوفاکتور تتراهیدروفولات (THF) منتقل می‌شود و یک مولکول متیلن تتراهیدروفولات ($\text{CH}_2\text{-THF}$) تولید می‌شود. بیشتر NADH تولیدشده در این واکنش دوباره به NAD تبدیل می‌شود و قسمتی از آن از طریق شاتل ملات به درون سیتوزول منتقل می‌شود (شکل ۲). در ادامه، آنزیم SHMT، متیلن تتراهیدروفولات را با یک مولکول دوم گلیسین برای ساخت سرین ترکیب می‌کند و تتراهیدروفولات مورد نیاز برای آنزیم GDC را بازسازی می‌کند (شکل ۲). سرین تولید شده به درون پراکسی زوم برگشت داده می‌شود.

برگشت به پراکسی زوم

درون پراکسی زوم، گروه آمینوی سرین توسط آنزیم سرین گلی اکسیلات آمینو ترانسفراز (SGT) به گلی اکسیلات منتقل می‌شود و هیدروکسی پیروات تولید شده توسط آنزیم هیدروکسی پیروات رودوکتاز وابسته به NADH (HPR1)



شکل ۲. واکنش‌های انجام شده در کلروپلاست، پراکسی زوم و میتوکندری

واکنش‌های درون پراکسی زوم

درون پراکسی زوم، گلیکولات توسط آنزیم گلیکولات اکسیداز (GOX) که نوعی آنزیم پراکسی زومی وابسته به فلاوین منو نوکلئوتید است و در حضور اکسیژن مولکولی ضمن یک واکنش یک طرفه اکسید و به آلدهید گلی اکسیلات تبدیل می‌شود. محصول جانبی این واکنش ترکیب ستمی هیدروژن پراکسید (H_2O_2) است که توسط آنزیم کاتالاز تجربه و سم‌زدایی می‌شود (شکل ۲).

در اکثر سیانوکتری‌ها و

جلبک‌ها، برای تبدیل گلیکولات به گلی اکسیلات به جای آنزیم گلیکولات اکسیداز، از آنزیم گلیکولات دهیدروژناز (GLD) استفاده می‌شود. بدین ترکیب این میکروارگانیسم‌های کمتر قسم‌بندی شده، تولید H_2O_2 را کاهش می‌دهند (شکل ۴). همچنین شواهدی دال بر حضور هم‌زمان آنزیم‌های GOX و GLD در جلبک‌های سبز وجود دارد.

مرحله بعدی شامل هوازی است که ضمن آن با افزودن شدن گروه آمین به گلی اکسیلات، گلیسین تولید می‌شود. دو آنزیم درگیر در این مرحله، آنزیم‌های سرین گلی اکسیلات آمینو

مجموعه‌ای از واکنش‌ها که در پراکسی زوم، میتوکندری و مجدداً در پراکسی زوم روی می‌دهند، این فسفو گلیکولات را به سرین و سپس به گلیسرات تبدیل می‌کنند. گلیسرات به درون کلروپلاست بازمی‌گردد، با مصرف ۱ مول ATP به ۳- فسفو گلیسرات تبدیل می‌شود و به چرخه کالوین برمی‌گردد

در اکثر سیانوکتری‌ها و جلبک‌ها، برای تبدیل گلیکولات به گلی اکسیلات به جای آنزیم گلیکولات اکسیداز، از آنزیم گلیکولات دهیدروژناز (GLD) استفاده می‌شود. بدین ترکیب این میکروارگانیسم‌های کمتر قسم‌بندی شده، تولید H_2O_2 را کاهش می‌دهند (شکل ۴). همچنین شواهدی دال بر حضور هم‌زمان آنزیم‌های GOX و GLD در جلبک‌های سبز وجود دارد

جذب نیتروژن

چرخه C_4 تنفس نوری برای تولید گلیسین از گلی اکسیلات به گلوتمات نیاز دارد و در طول ساخت متیلن-تتراهیدوفولات از گلیسین، آمونیاک تولید می‌کند. این در فرایند و تثبیت مجدد آمونیاک حاصل، چرخه نیتروژنی چرخه نیتروژنی تنفس نوری را تشکیل می‌دهد. تثبیت مجدد آمونیاک انرژی زیادی مصرف می‌کند و به دو آنزیم کلروپلاستی گلوتامین سنتتاز ($GS\gamma$) و گلوتمات سینتاز وابسته فیه فردوکسین ($fd-GOGAT$) نیاز دارد. آنزیم $GS\gamma$ آمونیاک را با گلوتمات ترکیب و گلوتامین تولید می‌کند. گلوتامین حاصل توسط آنزیم $fd-GOGAT$ برای تهیه گلوتمات از ۲-اگزوگلوتمات (۲OG) مصرف می‌شود. گلوتمات

تولید شده برای ساخت گلیسین و تثبیت مجدد آمونیاک به کار می‌رود (شکل ۲).

تنفس میتوکندریایی

ارتباطات دو مسیر تنفس نوری و تنفس میتوکندریایی در شکل‌های ۳a و ۳b نشان

داده شده‌اند. هم‌چنان که در شکل ۳a مشاهده می‌شود، محصولات مستقیم ($NADH$ و آمونیاک) و یا غیرمستقیم (ATP و $NADPH$) تنفس نوری، دارای اثر مهار الوستریک روی فعالیت آنزیم‌های پیروات دهیدروژناز (PDH) و ایزو سیتترات دهیدروژناز (IDH) تنفس سلولی‌اند. هم‌چنین اکسیداسیون گلیسین در ماتریکس میتوکندری ضمن فرایند تنفس نوری به بازسازی NAD نیاز دارد. این امر می‌تواند توسط انتقال الکترون‌ها از $NADH$ به درون زنجیره انتقال الکترون میتوکندریایی انجام شود. این انتقال ممکن است توسط یک روش

به گلیسرات احیا می‌شود (شکل ۲). $NADH$ قادر به نفوذ به درون غشای پراکسی زوم نیست و باید توسط آنزیم مالات دهیدروژناز پراکسی زومی ($pMDH$) تولید شود. این آنزیم، مالات تولید شده رد کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها را مصرف می‌کند.

مشاهده شده است که حذف هیچ یک از آنزیم‌های $HPR1$ و $pMDH$ به‌طور مؤثر به رشد گیاه آسیب نمی‌زنند. این بدین علت است که هیدروکسی پیروات می‌تواند وارد سیتوزول شود و توسط هیدروکسی پیروات رودوکتاز وابسته به $NADPH$ ($HPR2$) احیا شود (شکل ۲).

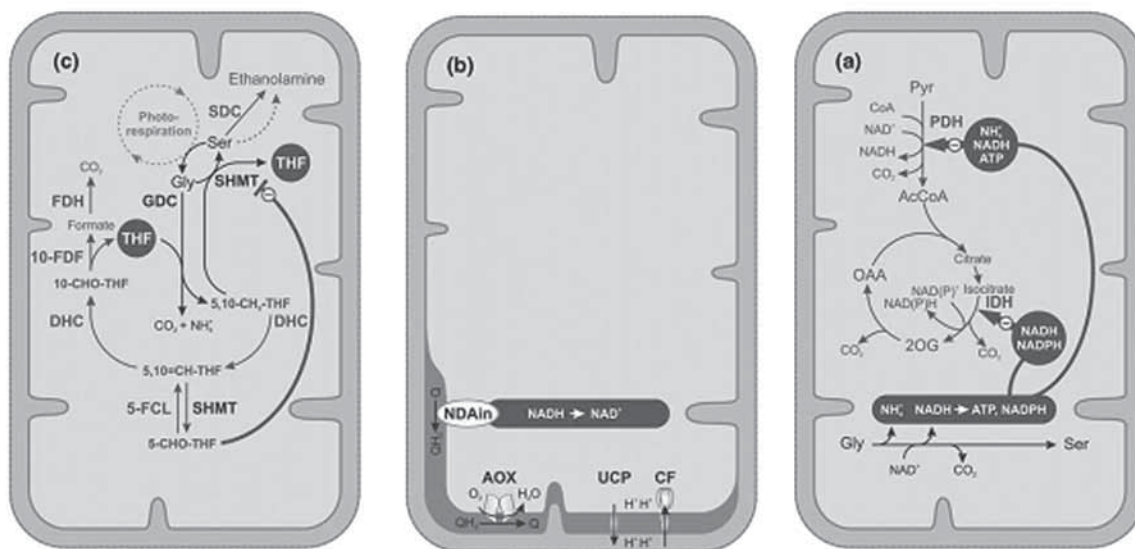
بسته شدن چرخه

در نهایت، آنزیم پلاستییدی گلیسرات ۳- کیناز ($GLYK$) با بازسازی گلیسرات ۳- فسفات، چرخه C_4 را کامل می‌کند و ۳ اتم از ۴ اتم کربن دو مولکول فسفوجلایکولات را به چرخه کالوین برمی‌گرداند (شکل ۲). $GLYK$ تنها گلیسرات کیناز

تولیدکننده گلیسرات ۳- فسفات شناخته شده است. اکثر باکتری‌ها و همه جانوران گلیسرات ۲- کینازها را استفاده می‌کنند.

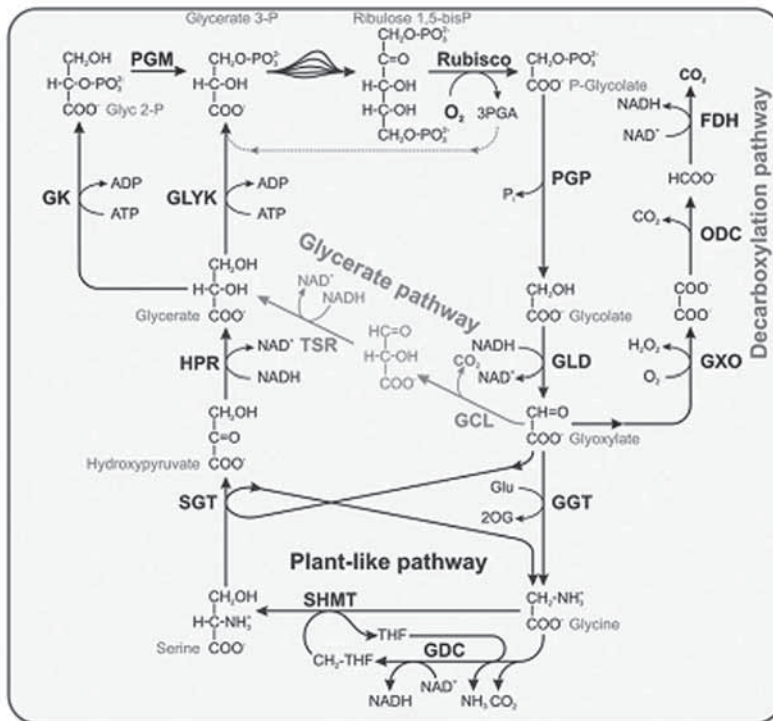
میانکنش‌های ثانویه

علاوه بر تداخل تنفس نوری با فتوسنتز، در سال‌های اخیر شواهدی برای میانکنش این مسیر با چندین فرایند متابولیستی دیگر مانند جذب نیتروژن، تنفس میتوکندریایی، و متابولیسم یک کربنی ارائه شده است که در ادامه به بررسی آن‌ها می‌پردازیم.



شکل ۳. میانکنش‌های متابولیستی تنفس نوری

آنزیم فسفوگلیسرئوموتاز (PGM) به گلیسررات ۳- فسفات تبدیل می‌کنند (شکل ۴).



متابولیسم یک کربن برای گیاهان فوق‌العاده مهم است و پیش‌ساز‌هایی برای ساخت پروتئین، نوکلئیک اسید و پانتوتات تأمین کرده و در ساخت لیگنین، آلکالوئیدها و بتائین‌ها نیز نقش دارد. انتقال واحدهای یک کربنی در تبدیل میتوکندریایی گلیسین به سرین توسط آنزیم‌های GDC و SHMT^۱ به مسیر تنفس نوری متصل می‌شود.

هم‌چنان که در شکل ۳C نشان داده شده است، میانکشی تنفس نوری با متابولیسم یک کربن میتوکندری، شامل تولید اتانول آمین و به چرخش در آمدن مهارکنندهٔ ۵- فرمیل ترا هیدروفولات (۵-CHO-THF) به ترا هیدروفولات می‌شود.

شکل ۴. مسیرهای متابولیستی تنفس نوری در سیاتوباکتری‌ها

سیانوباکتری‌ها می‌توانند با تبدیل مستقیم گلی اسیلات به گلیسرات توسط آنزیم‌های گلی اسیلات کربولیگاز (GCL) و تارترونیک سمی آلدهید ردوکتاز (TSR) از تبدیل گلیسین به سرین احتراز نمایند (مسیر گلیسرات).

برخی از گونه‌ها قادرند گلی‌اکسیلات را توسط آنزیم‌های گلی‌اکسیلات اکسیداز (GOX)، اگزالات دکربوکسیلاز (ODC) و فرمات دهیدروژناز (FDH) از طریق مسیر دکربوکسیلاسیون به‌طور کامل به CO_2 تجزیه کنند (شکل ۴). بنابراین برخلاف گیاهان که متابولیسم تنفس نوری به یک مسیر خاص محدود شده است، در سیاتوپاکتری‌ها این فرایند از طریق چند مسیر مختلف انجام می‌شود.

لی پوشیده شده بودند

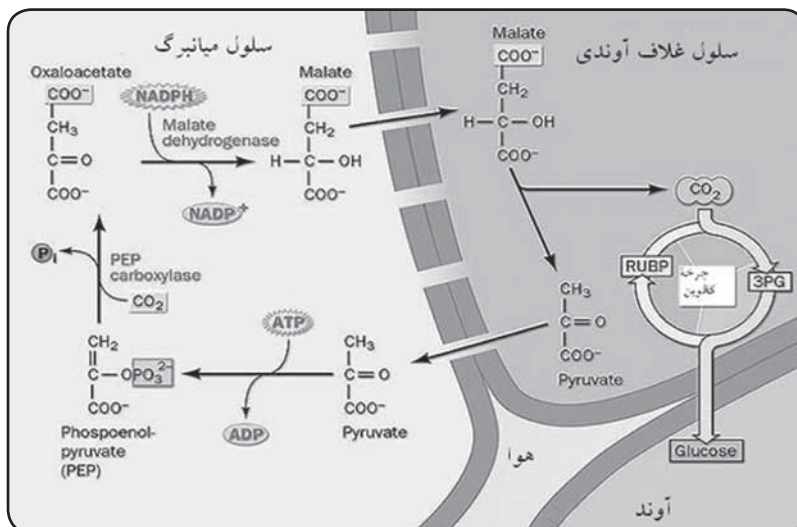
حضور مسیرهای متفاوت برای متابولیسم ۲- فسفوگلیکولات در جانداران مختلف، مطرح می‌کند که متابولیسم ۲- فسفوگلیکولات که موجود زنده را از مسموم شدن توسط محصولات مضر مانند خود ۲- فسفوگلیکولات، گلم، اکسیلات، گلیسین محافظت می‌کند، برای زیست‌پذیری همهٔ

سیانو باکتری‌ها نخستین پروکار یوت‌هایی بودند که آنزیم روبیسکو را مستقیماً در معرض اکسیژن گذاشتند. این سیانو باکتری‌های قدیمی احتمالاً در ساختارهایی مشابه به استروماتولیت‌های^۵ امروزی زندگی می‌کردند و با لایه‌های ضخیم پلی‌ساکاریدهای خارج سلولی و رسوبات غیر آلی پوشیده شده بودند. در چنین شرایطی، اکسیژن می‌توانست به میزان قابل ملاحظه‌ای انباشته شود و ساخته شدن ۲- فسفو گلیکولات را تحریک کند.

آنالیزهای متالولیسیم ۲- فسفوجلیکولات در سیانوباکتری ها، هم پوشانی^۶ روش های باکتریایی و روش های گیاهی را در این پروکاریوت ها نشان می دهد. آنزیم های مشابه گلیکولات اکسیداز (GOX) گیاهی فقط در تعداد کمی از سیانوباکتری ها وجود دارند. در اکثر سیانوباکتری ها، آنزیم های گلیکولات دهیدروژناز (GLD) گلم، اکسیلات را تولید می کنند و

۳- فسفولیپیدها توسط آنزیم گلیسرول ۳- کیناز (GLYK) تشکیل می‌شود، در حالی که برخی از اسیدهای سیانوباکتری‌ها از آنزیم گلیسرول ۲- کیناز استفاده می‌کنند و گلیسرول ۲- فسفات حاصل را توسط

سیانوباکتری‌ها نخستین پروکاریوت‌هایی بودند که آنزیم روبیسکو را مستقیماً در معرض اکسیژن گذاشتند. این سیانوباکتری‌های قدیمی احتمالاً در ساختارهایی مشابه به استروماتولیت‌های امروزی زندگی می‌کرده‌اند و بایا له‌های ضخیم پلی ساکاریدهای خارج سلولی و رسوبات غیر آلی پوشیده شده بودند



جاندارانی که فتوسنتز اکسیژنی را انجام می‌دهند، صرف‌نظر از این که پروکاریوت یا یوکاریوت‌های جلبک یا گیاه باشند، ضروری است.

اهمیت (نقش) تنفس نوری

هر چند درباره عملکردهای تنفس نوری بحث و جدلهایی وجود دارد، مشخص شده است که این مسیر بر محدوده وسیعی از فرایندها نظیر بیوانرژی‌تیک، عملکرد فتوسیستم ۲، متابولیسم کربن، جذب نیتروژن و تنفس سلولی تأثیر می‌گذارند.

مسیر تنفس نوری یک منبع عمده

شکل ۵. تثبیت CO_2 در گیاهان C_4

سورگوم و علف‌انگشتی^۸ مثال‌هایی از گیاهان C_4 اند. گیاهان CAM مانند کاکتوس و گیاهان آبدار، با استفاده از آنزیم فسفو آنول پیرووات کربوکسیلاز و در مکانیسمی که متابولیسم اسید کراسولاسه‌ای نامیده می‌شود، CO_2 را در طول شب با فسفو آنول پیرووات ترکیب نموده و به دام می‌اندازند و در طول روز آن را برای سلول‌های فتوسنتز کننده آزاد می‌کنند. این فرایند، مکانیسمی را برای کاهش تعریق از طریق روزنه‌ها در طول روز فراهم می‌کند.

H_2O در سلول‌های فتوسنتز کننده است. از طریق تولید H_2O_2 و میانکنش‌های نوکلئوتیدهای پیریدین‌دار، تنفس نوری نقشی کلیدی برای هومئوستازی احیای سلولی دارد و از این طریق بر مسیرهایی

که پاسخ‌های هورمونی و رشد گیاه، پاسخ‌های محیطی و دفاعی و مرگ برنامه‌ریزی شده سلول را کنترل می‌کنند، تأثیر می‌گذارد. بر مبنای یک نظریه دیگر، تنفس نوری ممکن است به عنوان یک سوپاپ اطمینان عمل کند. این فرایند از واکنش NADPH و ATP اضافی با اکسیژن و ایجاد رادیکال‌های آزاد، که می‌توانند عملکردهای متابولیسمی سلول را دچار اختلال کنند، ممانعت می‌کند.

در برخی از گیاهان مکانیسم‌هایی برای کاهش جذب مولکول اکسیژن توسط آنزیم روبیسکو ایجاد شده است. این گیاهان غلظت CO_2 را در برگ‌ها به حدی افزایش می‌دهند که احتمال فعالیت اکسیژنازی آنزیم روبیسکو و تولید گلیکولات کاهش می‌یابد

پی‌نوشت

1. RuBISCO
2. Ribulose Bis Phosphate
3. Phosphoglycerate
4. Phosphoglycolate
5. Stromatolites
6. Overlap
7. Bundle Sheath Cells
8. Crabgrass

منابع

1. Hermann Bauwe, Martin Hagman and Alisdair R Fernie. Photorespiration: Players, Partners and Origin. Trends in Plant Science Vol. 15 N 0. 6 (2010) 330- 336
2. Roland Douce and Michel Neuburger. Biochemical dissection of Photorespiration. Current Opinion in Plant Biology 1999, 2: 214- 222.
3. <http://en.Wikipedia.org/Wiki/Photorespiration>.
4. Sigrun Reumann, Andreas P.M Weber. Plant Peroxisomes respire in the light: some gaps of Photorespiratory C2 cycle have become filled- Others remain. Biochimica et Biophysica Acta 1763 (2006) 1496- 1510.
5. www2.mcdaniel.edu/Biology/bot99/Photorespiration.htm

کاهش تنفس نوری در گیاهان C_4 و CAM

در برخی از گیاهان مکانیسم‌هایی برای کاهش جذب مولکول اکسیژن توسط آنزیم روبیسکو ایجاد شده است. این گیاهان غلظت CO_2 را در برگ‌ها به حدی افزایش می‌دهند که احتمال فعالیت اکسیژنازی آنزیم روبیسکو و تولید گلیکولات کاهش می‌یابد.

گیاهان C_4 ، CO_2 را در سلول‌های میانبرگ و با استفاده از آنزیمی به نام فسفو آنول پیرووات کربوکسیلاز به دام می‌اندازند و اگرالواستات تولید می‌کنند. سپس اگرالواستات به مالات تبدیل می‌شود و به درون سلول‌های غلاف آوندی^۷ که محل تثبیت CO_2 توسط آنزیم روبیسکو است، آزاد می‌شود (شکل ۵). در آنجا CO_2 از مالات برداشته، در روش معمولی با قند ریبولوز بیس فسفات ترکیب می‌شود و چرخه کالوین رخ می‌دهد. این توانایی برای اجتناب از تنفس نوری، این گیاهان را در محیط‌های گرم و خشک که روزنه‌ها بسته‌اند و میزان CO_2 داخلی پایین است، نسبت به دیگر گیاهان بادوام‌تر می‌کند. نیشکر، ذرت،