

آنزیم روبیسکو

(آنزیمی به وسعت جهان هستی)

نویسندگان :

دکتر پروین مهدی حسینی قهه

دانشجوی دکتری تخصصی بیوشیمی

دکتر عزیز اسدزاده

دکترای تخصصی بیوشیمی

ویراستار علمی و ادبی:

دکتر ناهید اسکندری

عضو هیات علمی دانشگاه علوم پزشکی اصفهان

سرشناسه	:	سیدحسینی قهه، حوریا، ۱۳۶۳-
عنوان و نام پدیدآور	:	آنزیم روبیسکو (آنزیمی به وسعت جهان هستی) / نویسندگان حوریا سیدحسینی قهه، عزیزه اسدزاده؛ ویراستار علمی و ادبی ناهید اسکندری.
مشخصات نشر	:	اصفهان : انتشارات مانی، ۱۳۹۵.
مشخصات ظاهری	:	۱۰۷ ص.
شابک	:	978-600-184-104-0
وضعیت فهرست نویسی	:	فیبا
یادداشت	:	کتابنامه.
موضوع	:	آنزیم روبیسکو
موضوع	:	RuBisCO enzyme*
موضوع	:	آنزیم‌ها
موضوع	:	Enzymes
شناسه افزوده	:	اسدزاده، عزیزه، ۱۳۶۱ -
شناسه افزوده	:	اسکندری، ناهید، ۱۳۵۰ -، ویراستار
رده بندی کنگره	:	۱۳۹۵ ۸۱۹ س/۰۱۰۲
رده بندی دیویی	:	۱۹۲۱ ۵۷۴
شماره کتابشناسی ملی	:	۴۵۵۱۰۰۱

نام کتاب: آنزیم روبیسکو (آنزیمی به وسعت جهان هستی)

نویسندگان: حوریا سیدحسینی قهه، دکتر عزیزه اسدزاده

ویراستار علمی و ادبی: دکتر ناهید اسکندری

ناشر: انتشارات مانی

شابک: 978-600-184-104-0

نوبت چاپ: اول ۱۳۹۵

شمارگان: ۱۰۰۰

قطع: وزیری

تعداد صفحات: ۱۰۷

قیمت: ۸۰۰۰۰ تومان

فهرست مطالب

۹	پیشگفتار
۱۱	مقدمه
۱۲	چشم‌انداز تاریخی در اکتشافات و نوآوری‌های آنزیم روبیسکو
۲۲	معرفی آنزیم روبیسکو
۲۳	بررسی ساختار آنزیم روبیسکو
۲۴	شانزده زنجیره متحد
۲۵	ساختار روبیسکو در گیاهان عالی
۲۶	داده‌های کریستالوگرافی و الگوی الکترونی
۲۹	ساختار کریستالی آنزیم روبیسکو
۳۱	تأثیرات متقابل در زیرواحدهای بزرگ آنزیم روبیسکو
۳۱	پویایی کنفورماسیون آنزیم روبیسکو
۳۳	ساختار سوم روبیسکو
۳۳	جایگاه فعال آنزیم روبیسکو
۳۵	فاصله دو اسید آمینه لیزین جایگاه فعال آنزیم
۳۶	باز و بسته شدن جایگاه فعال آنزیم روبیسکو
۳۸	عملکرد جایگاه فعال آنزیم روبیسکو در کاتالیز
۳۸	سنتز آنزیم روبیسکو
۳۹	مونتاژ هولوآنزیم روبیسکو
۴۰	اشکال مولکولی متفاوت آنزیم روبیسکو
۴۲	مکانیسم عمل آنزیم روبیسکو
۴۹	فعالیت آنزیمی
۴۹	سوسترهای آنزیم روبیسکو
۵۰	محصولات

۶..... آنزیم روبیسکو

تنظیم فعالیت آنزیم روبیسکو.....	۵۰
تنظیم آنزیم روبیسکو بوسیله یون ها	۵۰
تنظیم آنزیم روبیسکو توسط RuBisCO activase.....	۵۱
تنظیم آنزیم روبیسکو توسط دی اکسیدکربن	۵۳
فعال کننده ها و مهارکننده های آنزیم روبیسکو.....	۵۴
تخریب آنزیم روبیسکو و دیگر پروتئین های کلروپلاست تحت استرس های معدنی (غیرآلی).....	۶۳
استفاده مجدد نیتروژن روبیسکو در کل گیاه	۶۴
سطوح روبیسکو و قطعات آن تحت استرس های محیطی.....	۶۶
سرنوشت آنزیم روبیسکو در سطوح زیر سلولی	۶۷
مراحل تخریب پروتئین و پپتید آنزیم روبیسکو	۶۹
اثرات فیزیولوژی "هش" محتاج آنزیم روبیسکو.....	۷۰
پدیده Fallover.....	۷۱
سینتیک آنزیم.....	۷۲
سنجش سینتیک آنزیم روبیسکو.....	۷۳
تعیین kcat.....	۷۴
استخراج آنزیم روبیسکو.....	۷۵
استخراج و خالص سازی آنزیم روبیسکو.....	۷۶
تعیین مقدار و فعالیت آنزیم روبیسکو در برگ ها.....	۷۷
تعیین مقاومت حرارتی آنزیم روبیسکو.....	۷۹
معایب آنزیم روبیسکو.....	۸۰
اهمیت و کاربرد آنزیم روبیسکو.....	۸۱
تنظیم فعالیت آنزیم روبیسکو، هدفی برای بهبود محصولات.....	۸۲
کاربرد روبیسکو در بیوتکنولوژی	۸۴
کاربرد آنزیم روبیسکو در تجارت.....	۸۴
"مشخصات ساختاری و عملکردی آنزیم روبیسکو".....	۸۶
اختصارات.....	۹۸
آدرس اینترنتی سایت های مورد استفاده :	۱۰۰

- ۱۰۱..... آدرس اینترنتی ژورنال ها:
- ۱۰۱..... شرکت های تجاری تولید کننده مواد مورد نیاز جهت سنجش و بررسی آنزیم رویسکو:
- ۱۰۱..... کشورهایی که در این زمینه فعالیت بیشتری دارند:
- ۱۰۲..... References

فهرست شکل ها

- شکل ۱: چرخه کالوین- بنسون ۱۲
- شکل ۲: تصویر میکروگراف الکترونی آنزیم رویسکو ۱۵
- شکل ۳: مدل فضا رکن آنزیم رویسکو ۲۴
- شکل ۴: شکل (a) ساختار آنزیم رویسکو را در گیاهان عالی نشان میدهد ۲۵
- شکل ۵: در این شکل یک زنجیره منفرد از کمپلکس رویسکو اسفناج را بدون زیر واحد کوچک آن، مشاهده می کنید. ۲۹
- شکل ۶: ساختار کریستالوگرافی شده آنزیم رویسکو ۳۰
- شکل ۷: جایگاه فعال آنزیم در نزدیکی یون سیریم ۳۴
- شکل ۸: جایگاه فعال آنزیم رویسکو در علی عمل کالیز ۳۸
- شکل ۹: سنتز آنزیم رویسکو ۳۹
- شکل ۱۰: مونتاژ هولوآنزیم رویسکو ۴۰
- شکل ۱۱: ساختمان مربوط به اشکال مختلف آنزیم رویسکو ۴۲
- شکل ۱۲: دو عملکرد کربوکسیلاسیون و اکسیژناسیون آنزیم رویسکو ۴۳
- شکل ۱۳: جایگاه فعال رویسکو اسفناج (PDB ID: 1UPM) ۴۴
- شکل ۱۴: مکانیسم واکنش ربیولوز ۱،۵ بیس فسفات و دیاکسید کربن تبدیل شده به دو مولکول ۳ فسفوگلیسرات ۴۶
- شکل ۱۵: واکنش اکسیژنازی کاتالیز شده به واسطه آنزیم رویسکو ۴۹
- شکل ۱۶: ساختار سه بعدی رسم شدهی مهار کننده توسط نرم افزار Hyperchem 7.5 ۵۵
- شکل ۱۷: اتصال CAIP ۲ در جایگاه فعال آنزیم رویسکو در نرم افزار Hyperchem 7.5 ۵۶
- شکل ۱۸: از دست رفتن ظرفیت فتوسنتز در ذرت و گندم ۶۵
- شکل ۱۹: اثر نیتروژن غیر آلی در محیط کشت بر سطوح رویسکو ۶۶

- شکل ۲۰: مراحل تخریب پروتئولیتیک آنزیم رویسکو ۷۰
- شکل ۲۱: چرخه کاتالیتیکی کربوکسیلاسیون و اکسیژناسیون توسط آنزیم رویسکو ۷۲

فهرست جداول

- جدول شماره ۱: جدول زمانی تاریخی مهم از اکتشافات، نوآوری‌ها و مشاهدات در مورد آنزیم رویسکو ۱۳
- جدول ۲: نقش و جایگاه اسیدآمین‌های مهم عملکردی در آنزیم رویسکو ۴۷
- جدول شماره ۳: نامگذاری آنزیم‌های رویسکو ۸۶
- جدول شماره ۴: مشخصات زیرواحدهای بزرگ و کوچک آنزیم رویسکو ۸۷
- جدول شماره ۵: سوبستراها و محصولات آنزیم رویسکو در برخی گونه‌ها ۸۸
- جدول شماره ۶: منابع یافتن آنزیم رویسکو ارگانیسم‌های مختلف ۹۰
- جدول شماره ۷: نقش یون‌های فلزات در اینترکشن‌های بین آنزیم و لیگاند در برخی ارگانیسم‌ها ۹۱
- جدول شماره ۸: وزن مولی آنزیم رویسکو در برخی ارگانیسم‌ها برحسب دالتون ۹۲
- جدول شماره ۹: فعال‌کننده‌های آنزیم رویسکو در برخی از ارگانیسم‌ها ۹۳
- جدول شماره ۱۰: مهارکننده‌های آنزیم رویسکو در برخی از ارگانیسم‌ها ۹۴
- جدول شماره ۱۱: پایداری حرارتی آنزیم رویسکو در ارگانیسم ۹۶
- جدول شماره ۱۲: Km و Turnover Number در سه ارگانیسم تنباکو، اسفناج و *Rhodospirillum rubrum* ۹۷
- جدول شماره ۱۳: حداکثر فعالیت ویژه آنزیم رویسکو در سه ارگانیسم تنباکو، اسفناج و *Rhodospirillum rubrum* ۹۷
- جدول شماره ۱۴: pH ایتیم و دمای ایتیم آنزیم رویسکو در سه ارگانیسم اسفناج، کلأمیدوموناس و *Rhodospirillum rubrum* ۹۸

سپاس و ستایش پروردگار یکتا را وسلام و صلوات محمد (ص) و خاندان مطهرش را. خداوندی که آفریدگار علوم فراوان و خالق مخلوقات شگفت گوناگون بالاخص انسان، اشرف مخلوقات است که هزاران راز و هدف درخلقتش نهفته است. خداوند منان را سپاس می گوئیم که بار دیگر لطفش شامل حال ما گردید تا بتوانیم با راهنمایی استاد ارجمندمان جناب آقای دکتر اکبر مسعود بوجار مشهدی با تحقیق و جستجو، مطالبی جمع آوری وبصورت مجموعه ای تا حد امکان جامع، تحت عنوان آنزیم رویسکو تهیه کنیم. در تهیه اطلاعات این مجموعه ازمنابع متعدد و معتبر استفاده شده است. این کتاب که به بررسی علمی این آنزیم و مباحث مورد نیاز برای دانشجویان علوم پایه (دوره دکتری تخصصی ۲۰۷ و روهشگران عزیز) می پردازد می تواند در درک نکات مهم وکلیدی در هر مبحث به خوبی آنان را یاری دهد. این مطالب برای دانشجویان علوم پایه تدریس می شود و مباحث مربوط به این آنزیم جزو سوالات آزمون جامع برای دانشجویان دکتری تخصصی سال ۱۳۹۲ بوده است و ما با توجه به تلاش و زحمت فراوان برای تهیه این مجموعه متحمل شده ایم اکنون که برای بهره برداری دانشجویان و طالبان علم آماده شده است بسیار خرسندیم و امید داریم مجموعه حاضر برای تمامی عزیزانی که درس مربوطه از مواد آموختنی آن است قابل استفاده باشد.

علیرغم کتب ارزشمندی که در مورد آنزیم وجود دارد، در خصوص آنزیم رویسکو منبع جامعی که تمام خصوصیات آنرا بررسی کرده باشد نتایج را یکجا ارائه دهد به طبع نرسیده است و با توجه به نقش پر اهمیت این آنزیم در علوم پایه، صنعت کشاورزی و محیط زیست امید است کتاب حاضر بتواند خلا مذکور را پر نماید. در خاتمه، این مجموعه علمی را به کلیه همکاران محترم دانشگاهی، دانشجویان عزیز ودانش پژوهان گرامی دانشگاه و مراکز آموزش عالی سراسر کشور تقدیم می داریم و امید داریم دانش طلبان بتوانند با مطالعه این کتاب که حاصل زحمات ومطالعات فراوان است بیش از پیش بهره مند گردند. خداوند منان را به پاس وفای این اثر ناچیز، سپاسگزاریم و بر خود واجب می دانیم از کلیه کسانی که ما را در به ثمر رساندن این اثر یاری فرمودند، صمیمانه تشکر نماییم. بدیهی است ما کار خود را عاری از کم و کاست نمی دانیم واز تمامی صاحب نظران، دانشمندان، اندیشمندان و دانش اندوزان تقاضا می کنیم با نظرات ارزشمند خویش ما را درکاستن کاستیهای این اثر وپربارتر کردن آن در نشرهای آتی مدد رسانند.

مقدمه

تمامی یوکاریوت‌های فتوسنتزی از ابتدایی‌ترین جلبک‌ها تا پیش‌رفته‌ترین نهاندانگان، CO_2 را از طریق سازوکارهایی با اساس مشابه، یعنی چرخه کاهیدگی کربن فتوسنتزی (چرخه کالوین-بسنون^۱ یا چرخه پنتوز فسفات کاهشی) که اساساً برای گونه‌های C_3 تشریح می‌گردد، به کربوهیدرات احیا می‌کند. سایر مسیرهای متابولیسمی همراه با مسیرهای فتوسنتزی CO_2 ، نظیر چرخه تثبیت کربن فتوسنتزی C_4 و چرخه اکسایش کربن تنفس نوری، کمکی و با وابسته به چرخه پایه ای کالوین می‌باشند. تثبیت CO_2 توسط چرخه کالوین با استفاده از ATP و NADPH حاصل از واکنش‌های نوری انجام می‌گیرد. چرخه کالوین، وسه فعال کردن حداقل ۵ آنزیم وابسته به نور تنظیم می‌شود که عبارتند از: رویسکو، گلیسرآلد-۳- فسفات دهیدروژناز، فروکتوزا۶ بیس فسفات فسفاتاز، سدوهیتولوزا۷ بیس فسفات فسفاتاز، ریبولوز-۵ فسفات کناز. از بین این ۵ آنزیم همگی به جزء رویسکو توسط سیستم فرودوکسین-تیر دوکسین، تنظیم می‌شوند. فرایندهای دیگری که آنزیم‌های چرخه کالوین را تنظیم می‌کنند شامل جنبش پای بول وابسته به نور، رویسکو اکتیواز^۲ و فسفات می‌باشد.

چرخه کالوین در طی سه مرحله انجام می‌گیرد: (شکل ۱)

(۱) کربوکسیلی شدن، که در طی آن CO_2 به طور کوانتیتاتیو به یک اسکلت کربنی متصل می‌شود.

(۲) کاهیدگی، که در طی آن کربوهیدرات با مصرف ATP و عوامل کاهشی، شکل NADP، مشتق شده از واکنش‌های فتوشیمیایی، تشکیل می‌گردد.

(۳) بازسازی، که در طی آن گیرنده CO_2 یعنی ریبولوزا۵ بیس فسفات مجدداً تشکیل می‌شود.

1 Calvin-Benson-Bassham Cycle

2 Rubisco Activase