इकाई 6

माइटोकॉन्ड्रियाई श्वसन

इकाई की रूपरेखा

6.1 प्रस्तावना

अपेक्षित अध्ययन परिणाम

6.2 माइटोकॉन्ड्रियाई श्वसन : एक अवलोकन

माइटोकॉन्ड्रियाई ETC के कॉम्प्लैक्स

ATP संश्लेषण की क्रियाविधि और ATP लब्धि

श्वसन श्रृंखला के संदमक

6.3 पादपों में शाखित श्वसन श्रृंखला और सायनाइड रोधी श्वसन

6.4 श्वसन भागफल (RQ)

6.5 पादप माइटोकॉन्ड्रिया की विशेषीकृत भूमिकाएं

6.6 माइटोकॉन्ड्रियाई और प्रकाश संश्लेषी ETC की सामान्य विशेषताएं

6.7 सारांश

6.8 पाठांत प्रश्न

6.9 उत्तर

6.10 अन्य संदर्भ पुस्तकें

6.1 प्रस्तावना

पिछली दो इकाइयों में आपने पादप ग्लाइकोलिसिस, क्रेब्स चक्र और ग्लाइऑक्सीलेट पथ और उनकी सर्व और पादप विशिष्ट भूमिकाओं के विषय में पढ़ा। TCA चक्र कार्बन के CO_2 में रूपांतरण के लिए एक अभिसारी पथ है। अपचायी समतुल्यों, NADH और $FADH_2$ का माइटोकॉन्ड्रियाई इलैक्ट्रॉन अभिगमन श्रृंखला (mETC) और अंततः ऑक्सीजन की पूर्ति की जाती है। अपचायी समतुल्यों का पुर्नऑक्सीकरण ATP के संश्लेषण (ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण) और ऑक्सीजन के जल में अपघटन से संबन्धित है।

इस इकाई में, हम क्लासिकल इलैक्ट्रॉन अभिगमन श्रृंखला, शाखित श्वसन श्रृंखला और अयुग्मनी (uncoupling) प्रोटीनों के विषय में पढेंगे। इस इकाई में F-ATPase (जिसे F_0-F_1 ATPase भी कहते हैं) की संरचना के बारे में और किस प्रकार यह ATP उत्पादन (ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण) का इलैक्ट्रॉन अभिगमन और प्रोटॉन पंपिंग से

जोड़ता है, इसके बारे में पढेंगे। हम इकाई का समापन पादप माइटोकॉन्ड्रिया की विशेषीकृत भूमिकाओं के विवरण से करेंगे। माइटोकॉन्ड्रिया की संरचना को पहले सत्र के कोशिका विज्ञान के पाठ्यक्रम BBCCT-103 और तीसरे सत्र के कला जीव विज्ञान एवं जैव और्जिकी (Membrane Biology and Bioenergetics) के पाठ्यक्रम BBCCT-111 में वर्णित किया गया है।

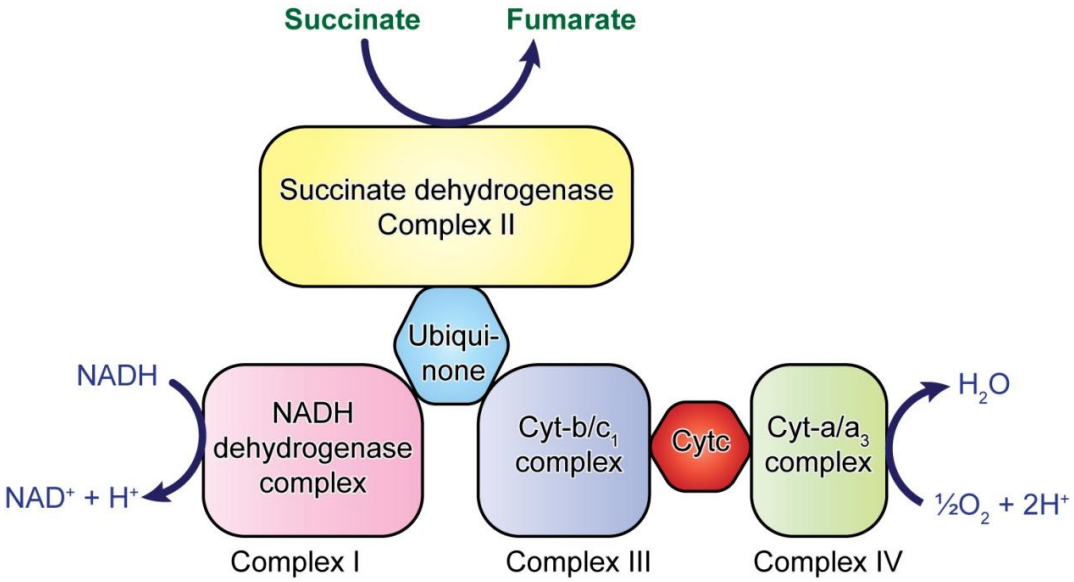
अपेक्षित अध्ययन परिणाम

इस इकाई के अध्ययन के पश्चात आप इस योग्य हो जाएँगे कि :

- ❖ mETC कॉम्प्लैक्सों की संरचना और इनसे होकर इलैक्ट्रॉनों के प्रवाह का वर्णन कर सकेंगे;
- ❖ उपकोशिकीय स्थानीकरण और वैकल्पिक श्वसन कॉम्प्लैक्सों को बता सकेंगे;
- ❖ F-ATPase की संरचना और ATP लब्धि का परिकलन कर सकेंगे;
- ❖ ETC / ATP संश्लेषण के विभिन्न संदमनको के क्रिया के स्थल को बता सकेंगे;
- ❖ माइटोकॉन्ड्रियाई और प्रकाश संश्लेषी ETC के संगठन की समानता को बता सकेंगे; और
- ❖ पादप माइटोकॉन्ड्रिया की विशेषीकृत भूमिकाओं को वर्णित कर सकेंगे।

6.2 माइटोकॉन्ड्रियाई श्वसन : एक अवलोकन

माइटोकॉन्ड्रिया ससीमकेन्द्रकी जीवों में कोशिकीय श्वसन के स्थान हैं। ये कोशिका का सार्वभौमिक ऊर्जा घर/पावर हाउस है और इसमें क्रेब्स चक्र (कार्बन के पूर्ण ऑक्सीकरण के लिए अभिसारी चक्र) और बहुप्रोटीन इलैक्ट्रॉन अभिगमन कॉम्प्लैक्सों के एन्जाइम पाए जाते हैं जो ATP संश्लेषण को उनसे होकर ऑक्सीजन तक इलैक्ट्रॉनों के प्रवाह से जोड़ते हैं (ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण) (चित्र 6.1)।



चित्र 6.1 : माइटोकॉन्ड्रियाई इलैक्ट्रॉन अभिगमन श्रृंखला (ETC)।

SDH (सक्सीनेट डीहाइड्रोजिनेस) के सिवाय TCA चक्र के एन्जाइम मैट्रिक्स में उपस्थित होते हैं जबकि श्वसन श्रृंखला कॉम्प्लैक्स भीतरी कला से बद्ध होते हैं। वायुवीय रूप से श्वसन करने वाले प्राककेन्द्रकी जीवों में, ETC कॉम्प्लैक्स प्लास्मा झिल्ली में स्थित रहते हैं। सभी वायुवीय जीवों में अंतस्थ इलैक्ट्रॉन ग्राही ऑक्सीजन होता है, इसका अपवाद सिर्फ ऑक्सीजन की कमी की स्थितियां हैं।

श्वसन श्रृंखला (या ETC) बहुप्रोटीन कॉम्प्लैक्सों में संगठित होती है जिसे कॉम्प्लैक्स I से IV कहते हैं (चित्र 6.1)। इन कॉम्प्लैक्सों को सबसे पहले **वाई. हाटेफी (Y. Hatefi)** (1962) द्वारा गोवंश के हृदय के माइटोकॉन्ड्रिया से वियुक्त किया गया था।

इनमें से प्रत्येक कॉम्प्लैक्स में अनेक रैडॉक्स वाहक होते हैं तथा उनसे होकर प्रवाहित होने वाले इलैक्ट्रॉन अंतस्थ ग्राही (terminal acceptor) ऑक्सीजन तक जाते हैं। इस सूची में जोड़ा गया पांचवा कॉम्प्लैक्स ATP सिन्थेस है। ऑक्सीकरण के साथ ही ऑक्सीजन के जल में अपघटन और ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण द्वारा ATP संश्लेषण से व्युत्पन्न ऊर्जा समृद्ध अपचायी क्रियाधारों एन्जाइमों/प्रोस्थेटिक समूहों (NADH / $FADH_2$) का पुर्नऑक्सीकरण ETC की सार्वभौमिक भूमिका है।

आगे बढ़ने से पूर्व आइए हम जैविक ऑक्सीकरण, रैडॉक्स वाहकों, ऑक्सीजन उपभोग और ATP संश्लेषण तथा श्वसन के उपकोशिकीय स्थलों के बीच संबन्ध पर हुई मुख्य खोजों को जान लेते हैं (सारणी 6.1)।

सारणी 6.1 : मुख्य आविष्कार

खोजकर्ता	योगदान
ओट्टो हैनरिक वारबर्ग (1913)	यीस्ट से एक प्रोटीन (atmungsferment) को वियुक्त किया जो ऑक्सीजन द्वारा ऑक्सीकरण को उत्प्रेरित करता है; आयरन की आवश्यकता होती है।
डेविड केइलिन (1925)	साइटोक्रोमों (cyt-a, a_3-b-c) और श्वसन में उनकी भूमिका की खोज की। बाद में वारबर्ग (1928) ने दिखाया कि 'Atmungsferment' (श्वसनी किण्व) में साइटोक्रोम a_3 होता है।
हैनरिक ओट्टो वीलैन्ड (1932)	सुझाया कि सजीव ऊतकों में ऑक्सीकरण ऑक्सीजन को जोड़ने का नहीं (जैविक ऑक्सीकरण का सिद्धान्त) हाइड्रोजन को निकालने का मसला है,
ओट्टो वारबर्ग (1934)	दिखाया कि बद्ध हाइड्रोजन का क्रियाधारों से ऑक्सीकरण के स्थल पर स्थानांतरण अपचयित NADH के रूप में होता है।
हैन्स एडोल्फ क्रेब्स (1937)	क्रेब्स चक्र की रचना की जो जैविक ऑक्सीकरणों में NADH के उत्पादन का मुख्य पथ है।
हरमन कैलकर (1937)	वायुवीय तंत्रों में ATP का संश्लेषण ऑक्सीजन उपयोग पर निर्भर करता है।
यूजीन पी. कैनेडी, अल्बर्ट एल. लैनिन्जर (1948)	क्रेब्स चक्र और ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण माइटोकॉन्ड्रिया में प्रचालन करते हैं।

6.2.1 माइटोकॉन्ड्रियाई ETC के कॉम्प्लैक्स

Fe-S प्रोटीन अ–हीम आयरन प्रोटीन होते हैं जिनमें Fe-S क्लस्टर (एक इलैक्ट्रॉन वाहक) सिस्टीन अवशिष्टों के द्वारा प्रोटीन से जुड़े रहते हैं।

क्लस्टर Fe परमाणुओं की संख्या और रैडॉक्स विभव में भिन्न होते हैं लेकिन इनका Fe-S अनुपात 1:1 होता है। क्लस्टर से सल्फर अम्लीकरण होने पर H_2S के रूप में निर्मुक्त होती है (अम्ल अस्थिर)।

आइए पहले हम पादपों से क्लासिकल श्वसन कॉम्पलैक्सों की संरचना और संबन्धित रैडॉक्स सहकारकों (कोफैक्टर्स) का अध्ययन करते हैं जो सभी वायुवीय जीवों में संरचना/ बद्ध सहकारकों में कुछ भिन्नताओं के साथ उपस्थित होते हैं। आगामी भागों में आपको विकल्पी कॉम्प्लैक्सों के बारे में बताया जाएगा जो NADPH का ऑक्सीकरण करने में सक्षम होते हैं। ये शाखाएं अ–फॉस्फोरिलीकरणी (कोई ATP संश्लेषण नहीं) होती हैं।

टाइप–1 **NADH डीहाइड्रोजिनेस** कॉम्प्लैक्स (कॉम्प्लैक्स I/NADH-कोएन्जाइम Q रिडक्टेस कॉम्प्लैक्स/NADH यूबीक्वीनोन ऑक्सीडोरिडक्टेस) माइटोकॉन्ड्रियाई इलैक्ट्रॉन अभिगमन कॉम्प्लैक्सों में से संरचनात्मक रूप से सबसे जटिल कॉम्पलैक्स है। वर्तमान आकलन बताते हैं कि इसमें कम से कम 40 उपइकाइयां होती हैं। कॉम्प्लैक्स आंशिक रूप से कला में अंतर्विष्ट रहता है और शेष भाग मैट्रिक्स की ओर अभिमुख होते हैं। परिधीय भाग NADH को बद्ध करता है (क्रियाधारों के ऑक्सीकरण से व्युत्पन्न) और इसमें अनेक रैडॉक्स वाहक (FMN और कम से कम तीन Fe-S क्लस्टर) होते हैं। अन्य Fe-S क्लस्टर कला विस्तार क्षेत्र में यूबीक्वीनोन के लिए (एक छोटा लिपिड घुलनशील इलैक्ट्रॉन और प्रोटॉन वाहक) बंधन स्थल के साथ उपस्थित होते हैं।

कॉम्प्लैक्स–I (नीचे) से इलैक्ट्रॉन अभिगमन व्युत्क्रमी होता है लेकिन ये प्राथमिक रूप से माइटोकॉन्ड्रियाई मैट्रिक्स में निर्मित हुए NADH को ऑक्सीकृत करता है। NADH से दो इलैक्ट्रॉनों का CoQ में स्थानांतरण होने पर माइटोकॉन्ड्रियाई मैट्रिक्स से चार प्रोटॉन अन्तर कला अवकाश में पंप होते हैं (सदिश अभिगमन (vectorial transport) : एक दिशा में)

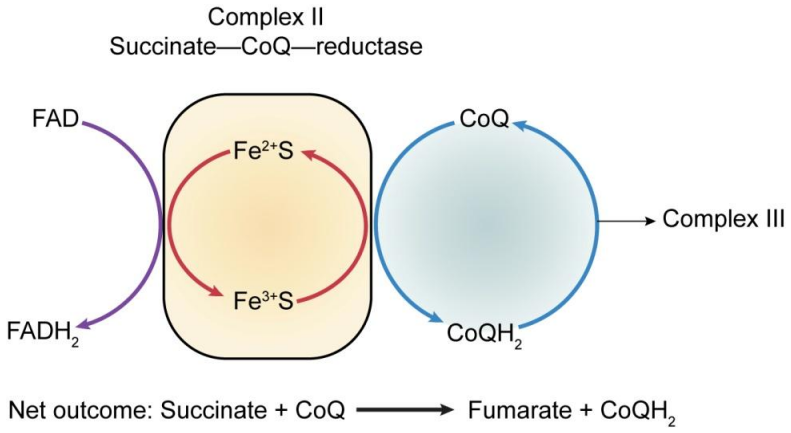
$$NADH \longrightarrow [FMN \rightarrow Fe\text{-}S \text{ (एकाधिक)}] \longrightarrow CoQ$$

नेट परिणाम : $NADH + H^+ + CoQ \rightarrow NAD^+ + CoQH_2$ (यूबीक्वीनोल)

यह नोट किया जा सकता है कि NADH सिर्फ दो इलैक्ट्रॉन स्थानांतरण में भागीदारी कर सकता है, जबकि FMN और CoQ एक या दो इलैक्ट्रॉनों को ग्रहण कर सकते या दान दे सकते हैं। दूसरी तरफ, कॉम्प्लैक्स III में उपस्थित साइटोक्रोम जो अपचयित CoQ से इलैक्ट्रॉन ग्रहण करते हैं, सिर्फ एक इलैक्ट्रॉन अपघटन करते हैं। इसलिए, FMN और CoQ दो इलैक्ट्रॉन दाता NADH और एक इलैक्ट्रॉन ग्राही साइटोक्रोमों के बीच इलैक्ट्रॉन स्थानांतरण की मध्यस्थता करते हैं।

कॉम्प्लैक्स II (सक्सीनिक डीहाइड्रोजिनेस कॉम्प्लैक्स; सक्सीनेट; यूबीक्वीनोन ऑक्सीडोरिडक्टेस) ETC और क्रेब्स चक्र दोनों का एक घटक है। आपने TCA चक्र पर पिछली इकाई में इसकी संरचना और भूमिका के बारे में पढ़ा है (चित्र 5.7 को देखिए)। पादपों से SDH में आठ उपइकाइयां होती हैं : (SDH 1-4 सभी ससीमकेन्द्रियों की भांति) और चार सहायक उपइकाइयां (SDH 5-8) जो बहु रैडॉक्स वाहकों के साथ पादपों के लिए विशिष्ट होती हैं (FAD अनेक Fe-S क्लस्टर्स और साइटोक्रोम b)। सक्सीनेट के फ्यूमेरेट में ऑक्सीकरण के दौरान (TCA चक्र), FAD, $FADH_2$ में अपघटित

हो जाता है जो Fe-S क्लस्टर्स के जरिए रैडॉक्स स्थानांतरण द्वारा पुनःऑक्सीकृत हो जाता है। SDH से यूबीक्वीनोन में स्थानांतरण से रैडॉक्स विभव में अधिक कमी नहीं आती है और इसलिए यह ATP संश्लेषण से नहीं जुड़ा हुआ है (चित्र 6.2)।



चित्र 6.2 : कॉम्प्लैक्स II से यूबीक्वीनोन में इलैक्ट्रॉन स्थानांतरण।

कॉम्प्लैक्स I और II से इलैक्ट्रॉन स्थानांतरण से यूबीक्वीनोन, यूबीक्वीनोल में अपघटित हो जाता है जो फिर cy tb/c_1 कॉम्प्लैक्स द्वारा पुनः ऑक्सीकृत हो जाता है (कॉम्प्लैक्स III : $CoQH_2$: साइटोक्रोम–c ऑक्सीडोरिक्टेस)। यह ओलिगोमेरिक कॉम्प्लैक्स 10–11 संरक्षी उपइकाइयों जिसमें रैडॉक्स समूहों को धारण करने वाली तीन उपइकाइयां (साइटोक्रोम b c_1 और Fe-s प्रोटीन) सम्मिलित हैं, का एक सम्मुचय है; इनमें से एक (साइटोक्रोम b) के अतिरिक्त अन्य सभी केन्द्रक कोडित होते हैं। इनमें से अधिकांश उपइकाइयां कम अणुभार की (7-14 kDa) प्रोटीन हैं।

कॉम्प्लैकस II के अतिरिक्त सभी श्वसन कॉम्प्लैक्स प्रोटॉन के स्थानांतरण में भागीदारी करते हैं।

कॉम्प्लैक्स III साइटोक्रोम c (cyt-c) को इलैक्ट्रॉन स्थानांतरित करता है, जो भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला की बाहरी सतह से बद्ध एक सचल इलैक्ट्रॉन वाहक है। ये कॉम्प्लैक्स III को IV से जोड़ता है और यह ऐसा कॉम्प्लैक्स III से इलैक्ट्रॉनों को आण्विक ऑक्सीजन पर स्थानांतरित करके करता है। जैसा कि आप जानते हैं साइटोक्रोम एक इलैक्ट्रॉन रैडॉक्स वाहक है और अब दो इलैक्ट्रॉन से एक इलैक्ट्रॉन स्थानांतरण प्रक्रिया होने लगती है। इसे सहकारकों और कॉम्प्लैक्स III के डाइमेरिक (द्विलकी) संगठन द्वारा प्रबंधित किया जाता है। इलैक्ट्रॉनों का प्रवाह यूबीक्वीनोल से अंततः साइटोक्रोम c पर होता है:

$$CoQH_2 + 2\ Cyt\ c\ [Fe(III) \rightarrow CoQ + 2\ Cyt\ c\ [Fe(II)] + 2H^+$$

Cyt c हरितलवक में प्रकाशसंश्लेषी ETC से संरचनात्मक और क्रियात्मक रूप से cyt-b_6 / f कॉम्प्लैक्स से मिलता जुलता है (पुनः BBCCT-111 को देखिए)। कॉम्प्लैक्स III ROS (अभिक्रियशील ऑक्सीजन प्रजातियों) के उत्पन्न करने के लिए प्रमुख स्थान है। कुछ उपइकाइयाँ पूर्व–प्रोटीनों (अग्रगामी/प्रणेता प्रोटीनों) के पक्वन की अतिरिक्त भूमिका निभाती हैं। कॉम्प्लैक्स III में चक्र एक इलेक्ट्रान और प्रोटॉन अभिगमन चक्र है कॉम्प्लैक्स III जिसमें QH_2 दो चक्र में पुर्नऑक्सीकरण करता है जिसमें अंततः साइटोक्रोम c पर अनेक रैडॉक्स स्थानांतरण होते हैं और सेमीक्वीनोन एक स्थिर मध्यवर्ती के रूप में बनता है। इस चक्रिक प्रक्रिया के काल में कॉम्प्लैक्स मैट्रिक्स से अन्तरकला अवकाश में एक कॉम्प्लैक्स/जटिल रैडॉक्स लूप क्रियाविधि के द्वारा चार प्रोटॉन/इलैक्ट्रॉन जोड़ों को पंप करता है।

QH_2 + 2 Cyt *c* (Fe^{3+}) + $2H^+$ (मैट्रिक्स) $\rightarrow$ CoQ + 2 Cyt *c* (Fe^{2+}) + $4H^+$ (बाहर)

साइटोक्रोम रैडॉक्स सक्रिय हीम प्रोटीन होते हैं जो लगभग सभी जीवों में पाए जाते हैं। हीम आयरन व्युत्क्रमी रूप से अपघटित Fe(II) और ऑक्सीकृत Fe(III) अवस्थाओं के बीच एकांतरण करता है। अपघटित साइटोक्रामों का अवशोषण स्पेक्ट्रम तीन भिन्न चरम α, β और γ (सारेट बैन्ड्स; Soret bands) प्रदर्शित करता है। α–चरम की तरंगदैर्ध्य साइटोक्रोमों के बीच परिवर्ती होती है और इसका उपयोग उनके बीच अन्तर करने के लिए किया जाता है। ऑक्सीकृत साइटोक्रोमों में α–चरम अनुपस्थित होता है। माइटोकॉन्ड्रियाई कलाओं में तीन प्रकार के साइटोक्रामों का होना ज्ञात है, साइटोक्रोम *a*, साइटोक्रोम *b* और साइटोक्रोम *c*।

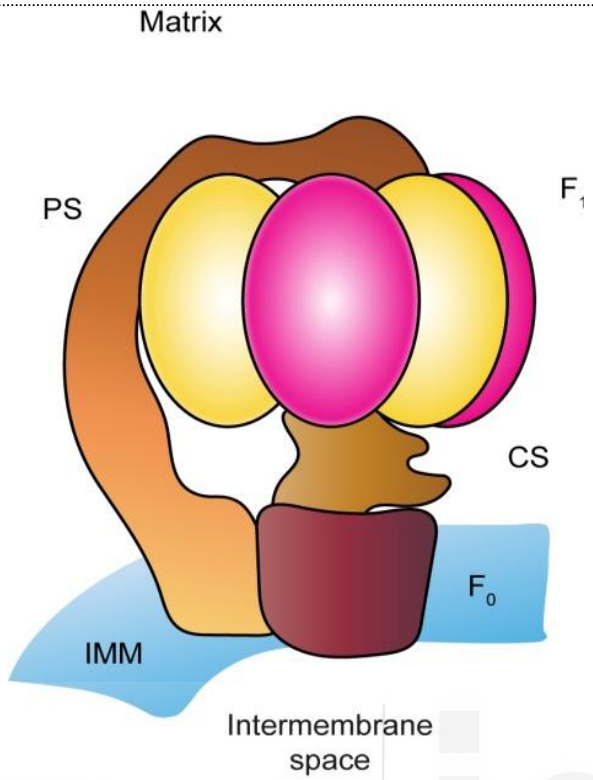
वर्तमान प्रमाण भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला में दो या अधिक श्वसनी कॉम्प्लैक्सों के निकट संबन्ध को इंगित करते हैं। ये क्रियाशील कॉम्प्लैक्स रेस्पिरोसोम (respirasome) कहलाते हैं।

अपघटित साइटोक्रोम–c (धनात्मक/पॉजिटिव) और भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला (ऋणात्मक/निगेटिव) के बीच आवेश का अन्तर cyt c का कला के साथ cyt a/a_3 कॉम्प्लैक्स (कॉम्प्लैक्स IV; साइटोक्रोम c ऑक्सीडेस; COX) से होकर विसरण सुगम बनाता है। ये श्वसन श्रृंखला का अंतिम कॉम्प्लैक्स है। मल्टीमेरिक कॉम्प्लैक्स में दो हीम केन्द्र होते हैं (cyt-a; cyt-a_3) और दो धातु केन्द्र (Cu_A और Cu_B) होते हैं। संरक्षी उत्प्रेरकी कोर में तीन उपइकाइयां (COX 1 से 3) जो लगभग सभी ससीमकेन्द्रकी जीवों में माइटोकॉन्ड्रियाई कोडित होती हैं तथा अनेक अतिरिक्त उपइकाइयां (10–14) होती हैं। कॉम्प्लैक्स में बड़ा जलरागी क्षेत्र होता है जो अन्तरकला अवकाश में निकला रहता है और साइटोक्रोम c के लिए बंधनकारी स्थल प्रदान करता है।

COX2 में उपस्थित डाइ–कॉपर केंद्र (सिस्टीन पार्श्व श्रृंखलाओं के दो सल्फर परमाणुओं से संबद्ध Cu_A) अपघटित साइटोक्रोम–c से इलैक्ट्रॉन ग्रहण करता है। ये इलैक्ट्रॉन अंततः Cox1 में मध्यवर्ती रैडॉक्स वाहकों से होकर ऑक्सीजन पर स्थानांतरित होते हैं (साइटोक्रोम–a; द्विकेंद्रकी केंद्र (Cyt-a_3- Cu_B)। ऑक्सीजन के लिए बंधनकारी स्थल Cyt-a_3 और Cu_B का छठवां समन्वयन स्थान (coordination position) है। कॉम्प्लैक्स IV लगातार अपघटित चार साइटोक्रोम c अणुओं के एक इलैक्ट्रॉन ऑक्सीकरण और एक O_2 अणु के चार सहवर्ती इलैक्ट्रॉन अपघटन को उत्प्रेरित करता है। समग्र अभिक्रिया है :

4 Cyt c [Fe (II)] + $4H^+$ + O_2 $\rightarrow$ 4 Cyt c [Fe (III)] + $2H_2O$

ATP का संश्लेषण **F-ATP सिन्थेस** द्वारा उत्प्रेरित होता है (F_0F_1 ATPase/कॉम्प्लैक्स V) जो ससीमकेन्द्रकी जीवों के हरितलवकों (क्लोरोप्लास्ट) की थाइलैकॉइड कला और भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला में तथा प्राककेन्द्रकी जीवों की प्लास्मा कला में उपस्थित एक संरक्षित मल्टीमेरिक एन्जाइम है। F_0F_1–ATPase में एक जलरागी मैट्रिक्स अभिमुख (F_1) डोमेन (शीर्ष) होता है जो उत्प्रेरकी स्थलों को आश्रय देता है और प्रोटॉन स्थानांतरण के लिए एक जलभीरू ट्रांसमेम्ब्रेन/पारकला चैनल (F_0) होता है, जो एक केंद्रीय और परिधीय वृंत्त (peripheral stalk) युक्त होता है (चित्र 6.3)। सभी माइटोकॉन्ड्रियाई ATPases कला में द्वितय/डाइमर बनाते हैं। अधिकांश F-ATPase जीन केंद्रक कोडित होते हैं। एन्जाइम ATP के संश्लेषण और जलअपघटन दोनों को उत्प्रेरित कर सकता है, जो प्रोटॉन स्थानांतरण के स्थान पर निर्भर करता है।



PS-परिधीय वृंत्त : F_0 कॉम्प्लैक्स संरचना का भाग, लेकिन इसमें जीवाणुओं की तुलना में अपेक्षाकृत छोटे वलय होते हैं।

CS-केंद्रीय वृंत्त (Central stalk) : F_1 का घटका/ ये γ, δ और ε उपइकाइयों का बना होता है।

IMM - भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला (Inner mitochondrial membrane)

चित्र 6.3 : पादप F-ATPase की प्रस्तावित संरचना (विशेषीकृत ATPase की संरक्षी उपइकाइयों पर आधारित)।

पादप ATPase की संरचना पूर्णतः ज्ञात नहीं है यद्यपि अनेक संरक्षी/समजात् और कुछ पादप विशिष्ट उपइकायों की पहचान की गई है। F_1 भाग अनिवार्य रूप से तीन $\alpha\beta$ डाइमर और एक केंद्रीय वृंत्त का बना होता है (β उपइकाई एक मल्टीजीन कुल द्वारा कोडित होती है)। प्रत्येक डाइमर β उपइकाई पर एक उत्प्रेरकी स्थल को आश्रय देता है और केन्द्रिय वृत्त (central stalk) (γ-subunit) को घेरे रहता है। सभी ससीमकेंद्रकी जीवों में दो अन्य उपइकाइयों (δ और ε) से संबद्ध होता है और सिर को c-वलयों से जोड़ता है। F_0 भाग का परिधीय वृंत्त सभी ससीमकेंद्रकी जीवों में जीवाणुओं की अपेक्षा अधिक जटिल होता है लेकिन कला में अंतःस्थापित c वलय c-उपइकाइयों की अपेक्षाकृत कम प्रतियों का बना होता है (पादपों में वास्तविक संख्या ज्ञात नही है)। c-वलय उपइकाई α के संपर्क में रहती है (चिन्हित नहीं है)। F_0 क्षेत्र में भी पादप विशिष्ट उपइकाइयां जैसे 6 kDa और F_Ad होती हैं। उच्चतर पादपों में उपइकाई-h के अतिरिक्त परिधीय वृंत्त (F_0 का भाग) की प्रत्येक उपइकाई के समजात् ज्ञात हैं।

सामान्यतः अधिकांश स्थलीय पादपों में F-ATPase की पांच उपइकाइयों को माइटोकॉन्ड्रियाई जीनोम द्वारा कोड (कूटलेखित) किया जाता है। इन सभी में जटिल परिपक्वन चरण विशेष रूप से अनुलेखन पश्चात् RNA एडिटिंग होती है जिससे रूपांतरित कोडॉन/नए आरंभन या समापन कोडॉन वाले परिपक्व ट्रांसक्रिप्ट (अनुलेख) बनते हैं। विपथी (aberrant) RNA एडिटिंग कम ATP संश्लेषण के कारण कुछ प्रकार की कोशिकाद्रव्यी नर बंध्यता (cytoplasmic male sterility) के विकास के लिए जिम्मेदार होती है।

6.2.2 ATP संश्लेषण की क्रियाविधि और ATP लब्धि

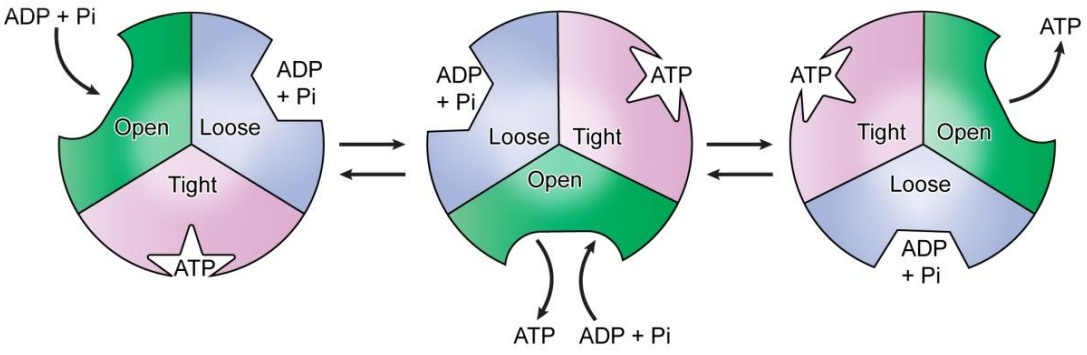
क्रियाधारों के ऑक्सीकरण से व्युत्पन्न होने वाली अपचायी समतुल्यों (NADH, $FADH_2$) में संरक्षित ऊर्जा ATP में इलैक्ट्रॉनों के अंतस्थ ग्राही, ऑक्सीजन तक प्रवाह के रूप में ATP में पाशित हो जाती है। माइटोकॉन्ड्रिया ATP को प्राथमिक रूप से साइटोसोल में भेजने के लिए बनाता है। श्वसनी कॉम्प्लैक्सों से होकर इलैक्ट्रॉन अभिगमन के समय एक ट्रांसमेम्ब्रेन (कलापार) प्रोटॉन विभव निर्मित होता है।

ऐरेबीडोप्सिस में एक माइटोकॉन्ड्रिया में औसतन 6426 F-ATP सिन्थेस कण होते हैं जो दस लाख ATP अणु/सैकिन्ड निर्मित करने में सक्षम होते हैं (फुक्स एवं सहयोगी, 2020)

F-ATPase (कॉम्प्लैक्स V) के द्वारा अन्तरकला अवकाश से वापस मैट्रिक्स में अंदर की ओर ATP संश्लेषण के लिए प्रोटानों का प्रवाह होता है। ETC द्वारा क्रियाधार ऑक्सीकरण से संबद्ध ATP संश्लेषण ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण कहलाता है। *ऐरेबीडोप्सिस* से आकलन सुझाते हैं कि F-ATP सिन्थेस (भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई मैट्रिक्स) के लगभग 8.4% भाग को अधिगृहित कर लेता है।

F-ATPase में तीन उत्प्रेरकी बंधनकारी स्थल (प्रत्येक $\alpha\beta$ डाइमर में एक) ADP या ATP के लिए होते हैं जो उनकी बंधनकारी बंधुताओं में एकांतरित होते हैं (पॉल बोयर, 1977)। ये स्थल L (Loose) (ADP और Pi श्लथ रूप से बद्ध करता है, उत्प्रेरकी रूप से निष्क्रिय), T (tight) (ADP और Pi को दृढ़ता से बद्ध करता है; उत्प्रेरकी रूप से सक्रिय, निर्मित होने वाला ATP दृढ़ता से बद्ध होता है) और O (Open) (एक मुक्त रूप; ATP निर्मुक्त करता है; उत्प्रेरकी रूप से निष्क्रिय) हैं।

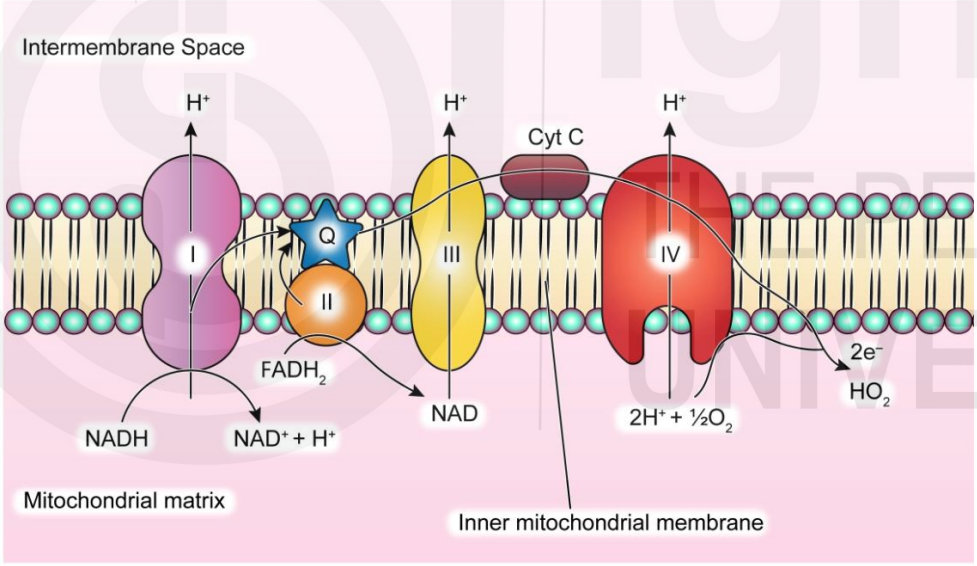
नव संश्लेषित ATP (दृढ़ता से बद्ध) प्रोटॉन विभर्व में सरंक्षित ऊर्जा को प्रदान करने पर ही निर्मुक्त होता है। प्रत्येक β–उपइकाई में भिन्न संरूपण होता है जो इस पर निर्भर करता है कि उसमें बद्ध ADP/ATP है या वह रिक्त है। ये L से T, T से O और O से L में परिवर्तित होता है। उत्प्रेरकी स्थल जलभीरू क्षेत्र में होता है (जल को अलग रखने के लिए) और इसे ADP और Pi से ATP संश्लेषण के लिए ऊर्जा की आवश्यकता नहीं होती है (चित्र 6.4)।



चित्र 6.4 : F_0-F_1-ATP सिन्थेस की F_1 इकाई एक घूर्णी आण्विक मोटर की भांति कार्य करती है। F_0 इकाई से होकर H^+ की गति F_1 की उपइकाई के घूर्णन को ईंधन प्रदान करती है। इससे $\alpha\beta$ डाइमर्स में संरूपणात्मक परिवर्तन प्रेरित होता है। ATP का संश्लेषण और निर्मुक्ति होती है, क्योंकि पूरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला में प्रोटोन विभव वितरित रहता है (होर्टन एवं सहयोगी, प्रिन्सिपल्स ऑफ बयोकेमिस्ट्री, चतुर्थ संस्करण)।

एन्जाइम को एक घूर्णी मोटर के रूप में माना जाता है। F_1 की γ और ε उपइकाइयां और F_0 की c उपइकाईयां एक रोटर बनाती हैं जो स्टेटर में घूर्णन करता है (प्रोटॉन स्थानांतरण के लिए चैनल के रूप में) जिससे उत्प्रेरकी केन्द्रों पर संरूपणात्मक परिवर्तन किए जा सकें। बोयर (Boyer) के मॉडल के अनुसार ATP के तीन अणु एक पूर्ण चक्र में संश्लेषित होते हैं।

अपचायी समतुल्यों (NAD(P)H; $FADH_2$) का पुर्नऑक्सीकरण अंततः ऑक्सीजन द्वारा रैडॉक्स स्थानांतरणों की एक श्रृंखला जिसमें मल्टीप्रोटीन श्वसनी कॉम्प्लैक्स जो भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला के अंदर संगठित रहते हैं, के द्वारा होता है। कॉम्प्लैक्स II के अतिरिक्त, अन्य तीन कॉम्प्लैक्स (I, III और IV) मैट्रिक्स से अन्तर कला अवकाश में प्रोटॉनों को पंप करते हैं (हरितलवकों के विपरीत जिसमें संवृत्त (closed) थाइलैकाइड अवकाश होता है) जब इलैक्ट्रॉन उनसे होकर गति करते हैं (चित्र 6.5)। इससे कला के आरपार एक प्रोटॉन विभव (proton gradient) निर्मित होता है जिसे **प्रोटॉन मोटिफ बल (proton motif force;PMF)** कहते हैं (आवेश और सांद्रता के अन्तर के कारण) जो ATP संश्लेषण के लिए प्रेरक बल है। कॉम्प्लैक्स I और II $4H^+$ / इलैक्ट्रॉन युग्म को पंप करते हैं जबकि कॉम्प्लैक्स IV $2H^+$ पंप करता है। अतः मैट्रिक्स उत्पादित NADH का ऑक्सीकरण $10H^+$ को मैट्रिक्स से पंप करता है यदि साइटोक्रोम पथ कॉम्प्लैक्स I, III और IV की भागीदारी के साथ अपनाया जाता है।



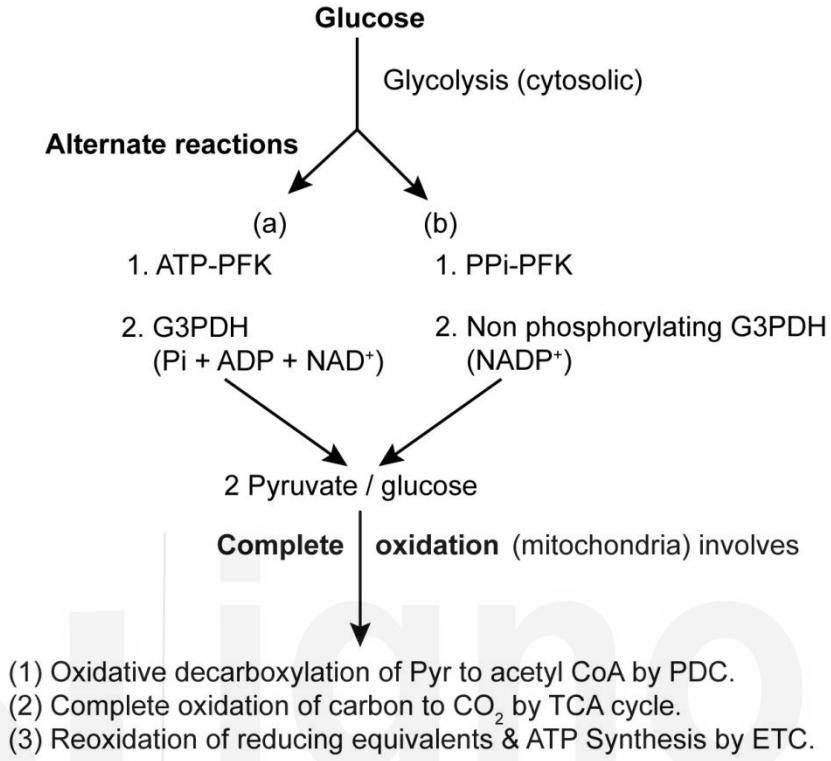
चित्र 6.5 : ETC कॉम्प्लैक्सों से होकर प्रोटॉन पंपिंग।

ATP सिन्थेस को लगभग $4H^+$ की अंदर की ओर गति के लिए (तीन ATP संश्लेषण के लिए $1H^+$ ADP और Pi को ATP से बदलने के लिए) आवश्यकता होती है। अतः NADH के ऑक्सीकरण से 2.5 (10/4) ATP का संश्लेषण होता है। इसी प्रकार कॉम्प्लैक्स II से बद्ध $FADH_2$ का ऑक्सीकरण सिर्फ 6 प्रोटॉनों को पंप करता है और 1.5 ATP का संश्लेषण (6/4) करता है क्योंकि कॉम्प्लैक्स I का बाइपास हो जाता है। *जीवे (in vivo)* में वास्तविक मान थोड़े कम हो सकते हैं।

P/O अनुपात mETC से होकर स्थानांतरित इलैक्ट्रॉनों के प्रति युग्म द्वारा संश्लेषित ATP की संख्या के रूप में परिभाषित किया जाता है। नवीनतम आकलन दर्शाते हैं कि P/O अनुपात का पूर्णांक (integer) होना आवश्यक नहीं है।

आइए अब हम साइटोक्रोम पथ के द्वारा ग्लूकोस के पूर्ण ऑक्सीकरण से ATP लब्धि का परिकलन करते हैं (चित्र 6.6)। ग्लूकोस का ऑक्सीकरण ग्लाइकोलिसिस से आरंभ होता

है जो साइटोसोली ग्लाइकोलिसिस के मामले में कुछ स्थितियों से वैकल्पिक अभिक्रियाओं से हो सकती है (इकाई 4, चित्र 4.2 को देखिए)। ये भिन्नताएं नेट ATP लब्धि को प्रभावित करती है अतः इनका ध्यान रखना आवश्यक है।



चित्र 6.6 : ग्लूकोस के पूर्ण ऑक्सीकरण के लिए प्रमुख पथ।

इस आधारी जानकारी के साथ आइए हम ATP लब्धि का परिकलन करते हैं।

मुख्य पथ/चरण	**अपचायी समतुल्य और उपभुक्त ATP**	**क्रियाधार स्तर फॉस्फोरिलीकरण**	**ATP लब्धि**
ग्लाइकोलिसिस	2NADH / 2NADPH निर्मित (साइटोसोल में)	–	1.5 × 2 = 3 (ETC के NDex से Ub के जरिए)। भाग 6.3 को देखिए
	(a) 2 या (b) 1 ATP	पथ (a) 4 ATP पथ (b) 2 ATP	(a) (4 - 2) = 2 (b) (2 - 1) = 1
PDH	2 NADH	–	2.5 × 2 = 5 (mt ETC)
TCA चक्र	6 NADH + 2 $FADH_2$	2 ATP	6 × 2.5 + 1.5 × 2 + 2 = 20
कुल योग			(a) 30 or (b) 29

आप ATP लब्धि का परिकलन PEP को पाइरूवेट में परिवर्तित करने के लिए एक या अधिक गैर–फॉस्फोरिलीकरणी वैकल्पिक अभिक्रियाओं का उपयोग करके भी कर सकते हैं।

6.2.3 श्वसनी श्रृंखला के संदमक

इलैक्ट्रॉन अभिगमन श्रृंखला को भिन्न बिंदुओं पर प्रमुख रूप से पादपों या जीवाणुओं से व्युत्पन्न उपापचयजों के द्वारा भी रोका जा सकता है। नीचे दी गई सारणी 6.2 में संदमको, उनके स्रोत और रोके गए कॉम्प्लैक्स तथा यदि कोई टिप्पणी हो तो उनको सार रूप में प्रस्तुत किया गया है।

सारणी 6.2: संदमक, उनके स्रोत और संदमित कॉम्प्लैक्स

संदमक	स्रोत	रोका/संदमित हुआ कॉम्प्लैक्स	टिप्पणियां
रोटीनोन (कॉम्प्लैक्स कीटोन)	*लोंकोकार्पस* स्पी. और अनेक अन्य उष्णकटिबंधी फलियों की जड़ें	Fe-S से Ub में इलैक्ट्रॉन स्थानांतरण को रोकता है (कॉम्प्लैक्स– I)	ब्रोड स्पेक्ट्रम कीटनाशी, शाकनाशी, मीननाशी, चूहे मारने का विष
एमाइटल (एक बार्बीट्यूरेट)	एल लिली द्वारा संश्लेषित		निद्रा विकारों के उपचार में उपयोग किया जाता है
मेलोनेट	अनेक पादप जैसे फलियां (legumes)	कॉम्प्लैक्स–II	प्रतिस्पर्धी संदमक
एन्टीमाइसिन A	*स्ट्रेप्टोमाइसीज* स्पी.	कॉम्प्लैक्स–III	एन्टीबायोटिक; ROS उत्पादन को बढ़ा देता है
मिक्सोथाएजोल	*मिक्सोकॉकस फ्लेवस*		
एजाइड, कार्बन मोनोऑक्साइड; KCN	ज्वालामुखी और दलदली क्षेत्र की CO गैसों से, प्राकृतिक रूप से कुछ पादप खाद्यों में पाया जाने वाला CN^- (लीमा बीन्स/बादाम)	कॉम्प्लैक्स–IV; Cyt-a_3 से बंधन के लिए O_2 से स्पर्धा करता है	CO द्वारा दमन को प्रकाश से पलटा जा सकता है NaN_3 का उपयोग परिरक्षक के रूप में किया जाता है। ऑटोमोबाइल एयरबैग्स में पाया जाता है
ओलिगोमाइसिन (एन्टीबायोटिक)	*स्ट्रेप्टोमाइसीज*	F-ATPase	हरितलवक ATPase असंवेदनशील होता है
बोंगक्रेकिक अम्ल (एन्टीबायोटिक)	*बुर्खोलडेरिएग्लेडि ओलाइ pv कोकोवेनेरेन्स*	ADP/ATP ट्रांसलोकेटर	β–प्रोटिएबैक्टीरिया जो नारियलों को संक्रमित करता है

बोध प्रश्न 1

a) साइटोक्रोम और Fe-S प्रोटीनों की तुलना कीजिए।

b) कॉम्प्लैक्स II और III में से प्रत्येक के एक संदमक का नाम बताइए।

6.3 पादपों में शामिल श्वसन श्रृंखला और सायनाइड रोधी श्वसन

पादपों, कवकों और कुछ जीवाणुओं *(एजोटोबैक्टर वाइनेलैन्डई; राइजोवियम जैपोनिकम)* में अतिरिक्त श्वसन कॉम्प्लैक्स और अयुग्मनी प्रोटीन होने के कारण शाखित इलैक्ट्रॉन अभिगमन श्रृंखला होती है (चित्र 6.7)। अगली इकाई में आप *एजोटोबैक्टर* और *राइजोबियम* में उच्च मुक्त ऑक्सीजन स्तरों की अनुक्रिया में अतिरिक्त वैकल्पिक श्वसन कॉम्प्लैक्सों के विषय में पढेंगे।

पादप माइटोकॉन्ड्रिया में चार NAD(P)H डीहाइड्रोजिनेस (टाइप II) और अनेक वैकल्पिक ऑक्सीडेस (AOX) ज्ञात हैं। शाखित पथ गैर–फॉस्फोरिलीकरणी होते हैं लेकिन ETC को लचीलापन प्रदान कर सकते हैं और तनाव सहनशीलता को बढ़ा सकते हैं। अब हम NAD(P)H डीहाइड्रोजिनेसों और अपचायी समतुल्यों के उनके स्रोत के माइटोकॉन्ड्रियाई स्थानीकरण का वर्णन करेंगे।

सभी टाइप II NAD(P)H डीहाइड्रोजिनेस प्रोटीनों का स्थानांतरण नहीं करते हैं और कॉम्प्लैक्स–I संदमकों के लिए असंवेदनशील होते हैं। ये माइटोकॉन्ड्रिया की भीतरी कला के बाहरी (अन्तरकला अवकाश की ओर अभिमुख; NDex) अथवा भीतरी (मैट्रिक्स की ओर अभिमुख; NDin) फलक पर उपस्थित होते हैं जो उनकी संभावित भूमिका को बताता है। इनमें से प्रत्येक स्थान पर दो डीहाइड्रोजिनेस होते हैं, जिनमें से एक NADH निर्भर और दूसरा NADPH निर्भर होता है। NDin (NADH) को छोड़कर सभी वैकल्पिक DH Ca^{2+} निर्भर होते हैं। ये Ub (CoQ) पर इलैक्ट्रॉन स्थानांतरण करते हैं जैसे क्लासिकल NADH DH (डीहाइड्रोजिनेस) कॉम्प्लैक्स और NAD(P)H को पुर्न ऑक्सीकृत करते हैं।

बाह्य NAD(P)H डीहाइड्रोजिनेसों के बहुत हद तक साइटोसोली रूप से निर्मित NADH (ग्लाइकोलिसिस) और NADPH ऑक्सीकारी पेन्टोस पथ के पुर्नऑक्सीकरण में सम्मिलित होने की संभावना होती है। पादपों में जंतुओं के यीस्ट के विपरीत NADPH तक को ETC के द्वारा पुर्नऑक्सीकृत करने की क्षमता होती है। ऐसा तब होता है जब NAD^+ अत्यधिक कम हो जाता है। कैल्सियम तनाव संकेतन पथों का संघटक और NDex का उद्दीपक (stimulator) दोनों होता है। इसके अतिरिक्त इन डीहाइड्रोजिनेसों का संश्लेषण तनाव को प्रेरित करता है।

मैट्रिक्स की ओर अभिमुख NDin (NADH) में कॉम्प्लैक्स I की तुलना में NADH के लिए कहीं कम बंधुता होती है। ये कॉम्प्लैक्स I की क्रिया के अपर्याप्त होने और मैट्रिक्स NADH की सांद्रता अधिक होने पर NADH को ऑक्सीकृत करके अतिप्रवाहित (overflow) करने का कार्य कर सकता है। ऐसी स्थिति क्रियाधार ऑक्सीकरण की उच्च दरों अथवा कम ADP के समय होती है। प्रकाश संश्लेषण से उच्च ATP/ADP अनुपात भी हो सकता है जो कॉम्प्लैक्स–I के द्वारा इलैक्ट्रॉन अभिगमन को रोक सकता है। दूसरी तरफ ये मैट्रिक्स में निर्मित NADPH जैसे कि NADP–निर्भर आइसोसाइट्रेट DH को ऑक्सीकृत कर सकता है।

अन्य भिन्नता दो छोटे मल्टीजीन उपकुलों (AOX1 और AOX2) द्वारा कोडित वैकल्पिक ऑक्सीडेसों (AOX) की उपस्थिति है, जो इलैक्ट्रॉनों को सीधे अपघटित यूबीक्वीनोन से

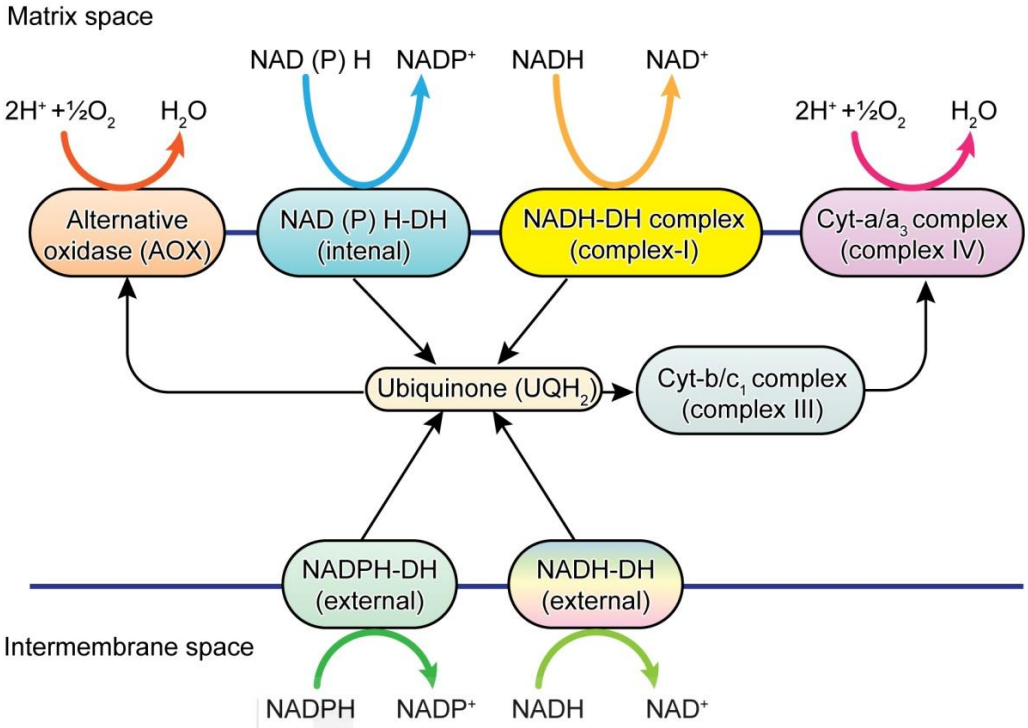
ऑक्सीजन पर स्थानांतरित कर देता है (कॉम्प्लैक्स III और IV को बाइपास कर देते हैं)। ये साइटोक्रोम ऑक्सीडेस के लिए एक वैकल्पिक अंतस्थ ग्राही के रूप में कार्य करता है जिससे कोई ATP संश्लेषण नहीं होता है, जब यूबीक्वीनोल पूल अत्यधिक कम होता है। AOX को सेलिसिलिक हाइड्रोक्सेमिक अम्लों (salicylic hydroxamic acids; SHAM) द्वारा रोक दिया जाता है और ये स्टैन्डर्ड साइटोक्रोम पथ जैसे सायनाइड (सायनाइड रोधी श्वसन) के संदमकों के लिए असंवेदनशील होता है। उच्चतर पादपों से प्राप्त AOX पोलीपेप्टाइडों का एक 32kDa का होमोडाइमर है, जो दृढ़ता से भीतरी माइटोकॉन्ड्रियाई कला के मैट्रिक्स फलक से बद्ध होता है। दोनों उपइकाइयां एक डाइ–आयरन ऑक्सो केन्द्र बनाती है; ऑक्सीडेस पाइरूवेट की उच्च सांद्रता से सक्रियित हो जाता है।

AOX की स्वीकृत भूमिकाओं में से एक तापजनन (thermogenesis) है जो कुछ पौधों (*एरम मैकुलेटम (Arum maculatem), साइकैड्स* (cycads)) के जीवन चक्र में विशिष्ट समय पर होती है। तापमान में वृद्धि साइटोक्रोम से वैकल्पिक इलैक्ट्रॉन अभिगमन पथ में स्थानांतरण है जो कीटों को आकर्षित करने के लिए पादप रसायनों के वाष्पीकरण में सहायक होता हैं। AOX1 की एक और संभावित भूमिका तनाव प्रतिरोधकता है। इसे जैविक (रोगाणु संक्रमण) और अजैविक तनावों (पोषक हीनता (nutrient deficiency), हाइपोक्सिया (hypoxia), शीतन (chilling), सूखा (drought)) की अनुक्रिया में वैकल्पिक ऑक्सीडेस के प्रेरण से सहारा मिलता है। दूसरी तरफ AOX2 अभिव्यक्ति (induction) विकासात्मक प्रक्रियाओं जैसे बीज अंकुरण से जुड़ी है।

ये सुप्रमाणित है कि माइटोकॉन्ड्रियाई ETC से होकर इलैक्ट्रॉनों का प्रवाह सदैव रिएक्टिव (अभिक्रियाशील) ऑक्सीजन स्पीशीज (ROS) के अल्प स्तर पर निर्माण से जुड़ा है। वैकल्पिक ऑक्सीडेस तनाव से संबन्धित रिएक्टिव ऑक्सीजन स्पीशीज (ROS) के अत्यधिक उत्पादन को अपघटित Ub से इलैक्ट्रॉन ग्रहण करके कम कर सकते हैं जो कि ADP/ATP अनुपात से अप्रभावित रहता है। साथ ही NADH पुनः ऑक्सीकृत हो जाता है और श्वसन कॉम्प्लैक्स अत्यधिक अपघटित नहीं होते हैं।

जंतुओं की भांति ही पादप माइटोकॉन्ड्रिया भी अयुग्मनकारी प्रोटीनों (plant uncoupling mitochondrial proteins; PUMPs; पादप अयुग्मनकारी माइटोकॉन्ड्रियाई प्रोटीन्स) को अभिव्यक्त करते हैं जो प्रोटॉन विभव को फैला कर/छितरा कर इलैक्ट्रॉन अभिगमन को ATP संश्लेषण से अलग कर देता है। ये प्रोटीन (PUMPs) वैकल्पिक श्वसन कॉम्प्लैक्सों के साथ ROS के उत्पादन को कम करने और ATP संश्लेषण के बगैर कॉम्प्लैक्सों को ऑक्सीकृत करने में सहायता करते हैं। PUMPs का स्तर पौधे द्वारा शीत तनाव झेले जाने पर बढ़ जाता है। अपाशित ऊर्जा (untrapped energy) ताप के रूप में विसरित (dissipate) हो जाती है जो पौधों को शीत तनाव दूर करने में सहायता करती है।

आप जानते हैं कि प्रकाशश्वसनी चक्र (photorespiratory cycle) को पूरा करने के लिए सक्रिय प्रकाश संश्लेषण के समय माइटोकॉन्ड्रिया में ग्लाइसीन ऑक्सीकरण का होना आवश्यक है। साथ ही इस अभिक्रिया में निर्मित NADH को ATP आवश्यकता से अप्रभावित ETC द्वारा पुनः ऑक्सीकृत होना पड़ता है। ऐसी स्थिति में वैकल्पिक डीहाइड्रोजिनेस और ऑक्सीडेस बचाव करते हैं।



चित्र 6.7 : पादपों में शामिल श्वसन श्रृंखला का अवलोकन।

बोध प्रश्न 2

निम्नलिखित स्थितियों में ATP लब्धि का परिकलन कीजिए। ऑक्सीजन तक इलैक्ट्रॉनों के प्रवाह को दर्शाइए जब :

(क) NADH कॉम्प्लैक्स I द्वारा ऑक्सीकरण होता है।

(ख) मैलेट का NDin और AOX द्वारा ऑक्सीकरण होता है।

(ग) साइटोसोली NADH का माइटोकॉन्ड्रियाई ETC द्वारा ऑक्सीकरण होता है।

6.4 श्वसन भागफल (RQ)

हमने पौधों में सुक्रोस, स्टार्च और फ्रुक्टन (fructan) की श्वसन क्रियाधारों के रूप में भूमिका को पढ़ा है। आप जानते हैं कि वायुवीय श्वसन के समय ऑक्सीजन का उपभोग होता है और CO_2 निर्मुक्त होती है। निकलने वाली CO_2 का आयतन और उपभुक्त (consumed) ऑक्सीजन के आयतन का अनुपात (CO_2/O_2) श्वसन भागफल (respiratory quotient) कहलाता है।

RQ = निष्कासित CO_2 का आयतन / उपभुक्त O_2 का आयतन

RQ (respiratory quotient) श्वसन क्रियाधार के प्रकार पर निर्भर करता है। आइए हम इसे समझने के लिए कुछ उदाहरणों पर विचार करते हैं। जब कार्बोहाइड्रेट पूरी तरह से ऑक्सीकृत हो जाते हैं, तो RQ 1 के आसपास होता है जैसा कि नीचे दिए गए समीकरण से स्पष्ट है :

$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$; $RQ = 6CO_2 / 6O_2 = 1.0$

बीज जिनमें मुख्य भंडारण स्टार्च होता है, RQ लगभग 1 होता है; यद्यपि, वे जो तेल अथवा वसा से समृद्ध होते हैं (कार्बोहाइड्रेट्स से अधिक अपघटित) उनका RQ 1 से कम होता है। ऐसा इसलिए है क्योंकि हाइड्रोजन को जल में और कार्बन को CO_2 में परिवर्तित करने के लिए अधिक ऑक्सीजन की आवश्यकता होती है। यदि कोई सामान्य वसा जैसे ट्राइपॉल्मिटिन (tripalmitin) को ऑक्सीकृत किया जाता है, तो RQ का परिकलन पूर्ण ऑक्सीकरण के लिए संतुलित अभिक्रिया से होता है।

$2\ (C_{51}H_{98}O_6) + 145\ O_2 \rightarrow 102\ CO_2 + 98\ H_2O$

$RQ = 102\ CO_2 / 145 O_2 = 0.7$

प्रोटीनों के मामले में RQ लगभग 0.9 होता है। अतः किसी भी पादप भाग के RQ मान से ऑक्सीकृत होने वाले यौगिकों के प्रकार का अंदाजा हो जाता है। ये ध्यान में रखना चाहिए कि सजीव जीव प्रायः एक से अधिक श्वसन क्रियाधारों का उपयोग करते हैं।

बोध प्रश्न 3

क) निम्न के RQ का परिकलन कीजिए i) ट्राइस्टिएरिन (tristearin) ($C_{57}H_{110}O_6$) और
ii) ट्राइओलीन (triolein) ($C_{57}H_{104}O_6$)

ख) इन दोनों C_{18} वसा अम्लों के RQ के बीच अन्तर को स्पष्ट कीजिए।

6.5 पादप माइटोकॉन्ड्रिया की विशेषीकृत भूमिकाएं

माइटोकॉन्ड्रिया की सार्वभौमिक भूमिका ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण के द्वारा ATP (ऊर्जा मुद्रा) का संश्लेषण करना है जिससे विभिन्न कोशिकीय क्रियाएं हो सकें। यद्यपि पौधों के हरे भाग दिन के समय प्रकाश संश्लेषण की प्रकाश अभिक्रियाओं के द्वारा ATP का संश्लेषण करते हैं, फिर भी अ–हरित भागों के साइटोसोल में और रात के समय प्रकाश संश्लेषण की अनुपस्थिति में माइटोकॉन्ड्रिया ऊर्जा आवश्यकताओं को पूरा करता है। यह कार्बन यौगिकीकरण के लिए कार्बन कंकाल के संश्लेषण का स्थान भी है। C_3 पादपों में, माइटोकॉन्ड्रिया ग्लाइसीन के सीरीन में ऑक्सीकरण में भागीदारी करता है, जो प्रकाशश्वसनी पथ का एक चरण है और यौगिकीकृत कार्बन डाइऑक्साइड की हानि के लिए जिम्मेदार है।

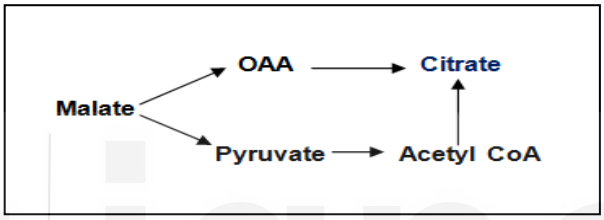
2 ग्लाइसीन + NAD^+ + H_2O ⟶ सीरीन + CO_2 + NADH + NH_4^+

ग्लाइसीन सीरीन रूपांतरण के अन्य उत्पाद स्वतंत्र रूप से प्रसंस्कृत होते हैं। सीरीन हरितलवक में वापस 3-PGA में रूपांतरित हो जाता है और कुछ यौगिकीकृत कार्बन को बचाता है। अमोनिया का पुनःस्वांगीकरण हो जाता है (द्वितीयक स्वांगीकरण) और NADH माइटोकॉन्ड्रियाई ETC द्वारा ऑक्सीकृत हो जाता है। यह प्रकाश संश्लेष्ण के समय ATP संश्लेषण के लिए मुख्य ईंधन होता है।

पादपों में माइटोकॉन्ड्रियाई श्वसन के प्रमुख क्रियाधारों में मैलेट और ग्लूटामेट सम्मिलित होते हैं। मैलेट धानियों में भंडारित रहता है, जहां से इसे माइटोकॉन्ड्रिया में ऑक्सीकरण के लिए उपलब्ध बनाया जा सकता है। पादप माइटोकॉन्ड्रिया में उपस्थित NAD मैलिक एन्जाइम ऑक्सीकारी रूप से मैलेट को पाइरूवेट में विकार्बोक्सिलीकृत करता है जो फिर TCA चक्र में प्रवेश के लिए नीचे बताए गए अनुसार सामान्य पथ को अपनाता है :

मैलेट $\rightarrow$ पाइरूवेट $\rightarrow$ एसीटिल CoA $\rightarrow$ TCA चक्र में प्रवेश

मैलेट को मैलेट DH द्वारा OAA में भी परिवर्तित किया जा सकता है। मैलिक एन्जाइम और मैलेट DH की संयुक्त क्रिया से पूर्ण TCA चक्र के प्रचालन के बगैर भी साइट्रेट का संश्लेषण हो सकता है। साइट्रेट को α-KG (α-कीटो–ग्लूटारेट) में रूपांतरित किया जा सकता है जो अमोनिया के ऐमीनो अम्ल में स्वांगीकरण के लिए कार्बन कंकाल है।



ग्लूटामेट एक अन्य श्वसन क्रियाधार है। माइटोकॉन्ड्रियाई GDH द्वारा ग्लूटामेट के α-KG और अमोनिया में ऑक्सीकारी विएमिनीकरण से NADH निर्मित होता है जिसे ETC द्वारा पुर्नऑक्सीकृत किया जा सकता है, जो एक ऐसी प्रक्रिया है जिसके साथ ATP उत्पादन होता है।

पादप माइटोकॉन्ड्रियाई ATPase पादप तनाव अनुक्रियाओं में भी सम्मिलित होते हैं। ये प्रोग्रामित कोशिका विघटन और जीर्णता (senescence) के लिए मुख्य प्रसंस्करण इकाई भी होते हैं।

बोध प्रश्न 4

पादप माइटोकॉन्ड्रिया की कोई दो विशेषीकृत भूमिकाएं बताइए।

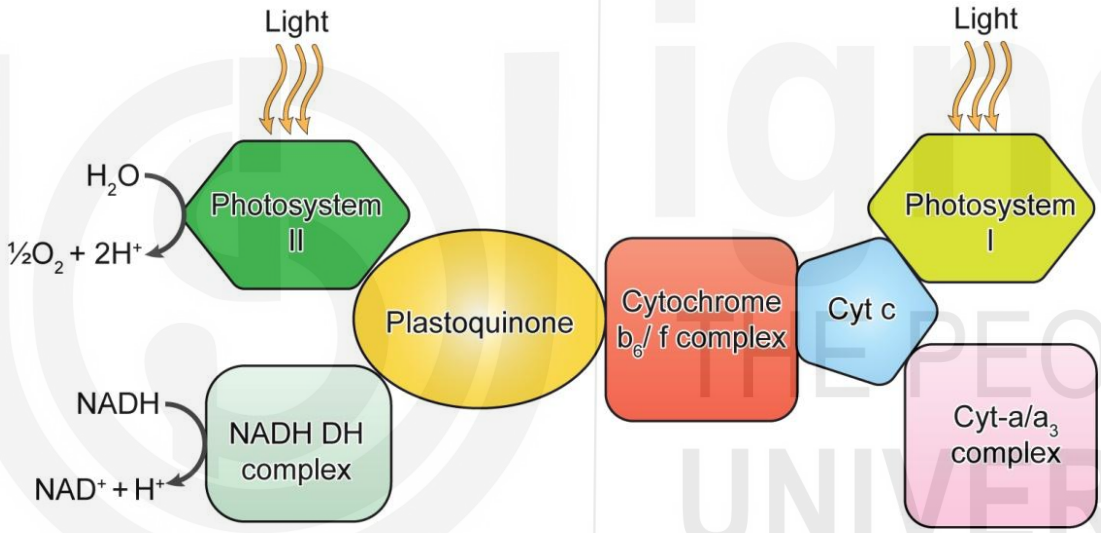
6.6 माइटोकॉन्ड्रियाई और प्रकाशसंश्लेषी ETC की सामान्य विशेषताएं

क्रियाधारों का जैविक ऑक्सीकरण और प्रकाश संश्लेषण दोनों क्रमशः माइटोकॉन्ड्रियाई और प्रकाशसंश्लेषी ETC के जरिए रैडॉक्स स्थानांतरणों के अनुक्रम द्वारा ATP उत्पादन का कार्य करते हैं। अभिगमन श्रृंखला कॉम्प्लैक्स की मूल डिजाइन एक जैसी होती है और ATP का संश्लेषण F-ATPase द्वारा होता है। एक पारकला/ट्रांसमेम्ब्रेन प्रोटॉन विभव अस्थायी रूप से निर्मुक्त हुई ऊर्जा को भंडारित करके ATP संश्लेषण में सहायता करता है।

जीवन की प्राचीनतम प्रकारें जो वायुवीय ऑक्सीकरण और ऑक्सीजनी प्रकाश संश्लेषण दोनों में सक्षम थी, वे एक कोशिकीय सायनोबैक्टीरिया हैं। ये दोनों प्रक्रियाएं उनकी ATP मांगों की पूर्ति करते हैं। जैसा कि आप जानते हैं, वर्तमान हरितलवक मुक्त जीवी

सायनोबैक्टीरिया से विकसित हुए हैं, ठीक वैसे ही जैसे माइटोकॉन्ड्रिया की जीवाणुवीय उत्पत्ति हुई है। इसलिए इसमें कोई आश्चर्य नहीं है कि सायनोबैक्टीरिया में दोनों अभिगमन श्रृंखलाएं समान मॉडुलर डिजाइन को अपनाती है जिसमें प्रत्येक में तीन कॉम्प्लैक्स होते हैं, जिसमें से एक साझा है।

सायनोबैक्टीरियाई प्रकाशसंश्लेषी ETC प्रकाश तंत्र II, साइटोक्रोम b_6/f कॉम्प्लैक्स और प्रकाश तंत्र I में संगठित होता है जबकि श्वसन कॉम्प्लैक्स NADH डीहाइड्रोजिनेस साइटोक्रोम b_6/f और साइटोक्रोम a/a_3 होते हैं। अंतराकोशिकीय अंगकों की अनुपस्थिति में दोनों अभिगमन श्रृंखलाएं प्लास्मा कला (भीतरी) में उपस्थित होती हैं। इन जीवाणुओं में प्लास्टोक्वीनोन अपचायी समतुल्यों को दोनों श्रृंखलाओं के कॉम्प्लैक्स I (NADH.DH / PSII) से ग्रहण करता है और साइटोक्रोम b_6/f कॉम्प्लैक्स (कॉम्प्लैक्स II) को पूर्ति करता है तथा साइटोक्रोम c साइटोक्रोम b_6/f को दोनों श्रृंखलाओं के कॉम्प्लैक्स III (PSI / साइटोक्रोम a/a_3) से जोड़ता है। सायनोबैक्टीरिया दोनों प्रक्रियाओं के द्वारा ऊर्जा संरक्षण के सरलतम संगठन को प्रदर्शित करता है (चित्र 6.8)। पादपों में ऑक्सीजनी प्रकाश संश्लेषण हरितलवकों में होता है।



चित्र 6.8 : सायनोबैक्टीरिया में प्रकाश संश्लेषी और ऑक्सीकरणी ETC का आरेखी प्रदर्शन। साझा साइटोक्रोम b_6/f कॉम्प्लैक्स को नोट कीजिए (स्रोतः वाटर हैल्ट 2011 की पुस्तक प्लांट बायोकैमिस्ट्री से)

माइटोकॉन्ड्रियाई श्वसन श्रृंखला में, यूबीक्वीनोन प्लास्टोक्वीनोन को प्रतिस्थापित कर देता है और इसमें संबन्धित साइटोक्रोमों का भिन्न सेट होता है (साइटोक्रोम b_6/f कॉम्प्लैक्स के स्थान पर साइटोक्रोम b / c_1 कॉम्प्लैक्स)। इसमें एक अन्य कॉम्प्लैक्स, सक्सीनेट DH (कॉम्प्लैक्स II) कॉम्प्लैक्स भी शामिल है। इसके समावेशन के साथ साइटोक्रोम b / c_1 कॉम्प्लैक्स और साइटोक्रोम a/a_3 क्रमशः कॉम्प्लैक्स III और IV बन जाते हैं।

बोध प्रश्न 5

माइटोकॉन्ड्रियाई और सायनोबैक्टीरियाई श्वसन श्रृंखला के बीच अन्तरों को सूचीबद्ध कीजिए।

6.7 सारांश

- माइटोकॉन्ड्रिया ससीमकेन्द्रकी जीवों में कोशिकीय श्वसन का स्थान हैं। ये कोशिका का सार्वभौमिक पावर हाउस है और क्रेब्स चक्र तथा इलैक्ट्रॉन अभिगमन कॉम्प्लैक्स दोनों के एन्जाइमों को आश्रय देता है जो ATP संश्लेषण को उनसे होकर ऑक्सीजन तक इलैक्ट्रॉनों के प्रवाह से जोड़ता है।

- पौधों के क्लासिकल श्वसन कॉम्प्लैक्सों में टाइप 1 NADH DH कॉम्प्लैक्स सक्सीनेट DH, cyt-b / c_1 कॉम्प्लैक्स और साइटोक्रोम a/a_3 कॉम्प्लैक्स सम्मिलित हैं। इनमें से प्रत्येक कॉम्प्लैक्स के अनेक रैडॉक्स वाहक होते हैं जैसे कि Fe-S क्लस्टर्स, FAD और साइटोक्रोम।

- कॉम्प्लैक्स II (SDH कॉम्प्लैक्स) के अतिरिक्त सभी श्वसन कॉम्प्लैक्स प्रोटॉन स्थानांतरण में भागीदारी करते हैं।

- ATP का संश्लेषण F-ATP सिन्थेस (F_0F_1 ATPase / कॉम्प्लैक्स V) द्वारा उत्प्रेरित होता है, जो एक बड़ा मल्टीमेरिक एन्जाइम है। सभी माइटेकॉन्ड्रियाई ATPases कला में डाइमर बनाते हैं। एन्जाइम प्रोटॉन स्थानांतरण की दिशा के आधार पर ATP के संश्लेषण और जलअपघटन दोनों को उत्प्रेरित करता है।

- F-ATPase अन्तरकला अवकाश से वापस मैट्रिक्स में ATP संश्लेषण के लिए प्रोटॉनों को अंदर की ओर प्रवाहित करता है। ATP का संश्लेषण जो ETC द्वारा क्रियाधार ऑक्सीकरणी से जुड़ा है, वह ऑक्सीकारी फॉस्फोरिलीकरण होता है।

- इलैक्ट्रॉन अभिगमन श्रृंखला को भिन्न बिंदुओं पर प्रमुखतः पादपों या जीवाणुओं से व्युत्पन्न उपापचयजों द्वारा रोका जा सकता है।

- पादपों, कवकों और कुछ जीवाणुओं में शाखित इलैक्ट्रॉन अभिगमन श्रृंखलाएं होती हैं। पादप माइटोकॉन्ड्रिया में चार NAD(P)H डीहाइड्रोजिनेस (टाइप II) और अनेक वैकल्पिक ऑक्सीडेस (AOX) ज्ञात हैं।

- शाखित पथ अ–फॉस्फोरिलीकरण होते हैं और ETC को लचीलापन प्रदान करके तनाव सहनशीलता को बढ़ा सकते हैं।

- बाहर निकलने वाली CO_2 के आयतन और उपयोग की गई ऑक्सीजन के आयतन का अनुपात (CO_2 / O_2) श्वसन भागफल (RQ) कहलाता है। ये श्वसन क्रियाधार के प्रकार पर निर्भर करता है।

- ATP संश्लेषण में माइटोकॉन्ड्रिया की सार्वभौमिक भूमिका के अतिरिक्त पादप माइटोकॉन्ड्रिया ग्लाइसीन के सीरीन में ऑक्सीकरण में भी सम्मिलित होता है, जो प्रकाशश्वसनी पथ का एक चरण है। ये ATP संश्लेषण के लिए एक प्रमुख ईंधन है।

- माइटोकॉन्ड्रियाई ATPase पादप तनाव अनुक्रियाओं में भी सम्मिलित होता है। ये प्रोग्रामित कोशिका विघटन और जीर्णता के लिए मुख्य प्रसंस्करण इकाई है।

6.8 पाठांत प्रश्न

1. पादपों में माइटाकॉन्ड्रियाई ETC की संरचना और सहकारकों का वर्णन कीजिए।

2. वैकल्पिक NAD(P)H डीहाइड्रोजिनेसों के कार्यिकीय कार्यों को बताइए।

3. सायनाइड रोधी श्वसन का वर्णन कीजिए और इसकी भूमिका को बताइए।

6.9 उत्तर

बोध प्रश्न

1. क) साइटोक्रोम रैडॉक्स सक्रिय हीम प्रोटीन होते है (Fe चार पाइरोल वलयों के नाइट्रोजन से जुड़ा रहता है) जो एक इलैक्ट्रॉन वाहक की भांति कार्य करते हैं। हीम, सहसंयोजी (हीम c) रूप से या समन्वित रूप से और दृढ़ता से प्रोटीन अथवा सहकारक से जुड़ा रहता है जिसमें अस्थिर सल्फर नहीं होता है।

   Fe-S प्रोटीन अ–हीम आयरन प्रोटीन; Fe Fe-S क्लस्टर्स के रूप में उपस्थित रहता है जो फिर प्रोटीन के सिस्टीन अवशिष्टों से जुड़ा रहता है। S जो क्लस्टर बनाता है अम्ल अस्थिर होता है। ये एक इलैक्ट्रॉन वाहक है।

   ख) सारणी 6.2 को देखिए।

2. क) 2.5 ATP (कॉम्प्लैक्स I, III और IV के द्वारा)

   ख) शून्य – NDin (Ub को स्थानांतरित होता है) और AOX (कॉम्प्लैक्स III और IV को बाइपास करता है) से O_2।

   ग) 1.5 – (NDin, कॉम्प्लैक्स III और IV)

3. क) i) RQ = 114 CO_2 / 166 O_2 = 0.686

   ii) RQ = 114 CO_2 / 160 O_2 = 0.671

   ख) ट्राइस्टिएरिन ट्राइओलीन से अधिक अपघटित होती है। अधिक ऑक्सीजन का उपयोग करती है। प्रकाश संश्लेषण के दौरान ग्लाइसीन का ऑक्सीकरण होता है। विस्तृत विवरण के लिए भाग 6.5 को देखिए।

4. प्रकाश संश्लेषण के दौरान पूर्ण TCA चक्र, ग्लाइसिन ऑक्सीकरण के संचालन के बिना मैलेट से साइट्रेट का संश्लेषण। विवरण के लिए खंड 6.5 देखें।

5.

श्वसन श्रंखलाओं की तुलना		
विशेषता	**सायनोबैक्टीरियाई (जैवकला में)**	**माइटोकॉन्ड्रियाई ETC**
कॉम्प्लैक्सों की संख्या	तीन	चार
सचल लिपिड वाहक	प्लास्टोक्वीनोन	यूबीक्वीनोन
साइटोक्रोम कॉम्प्लैक्स	साइटोक्रोम b_6/f कॉम्प्लैक्स	साइटोक्रोम b/c_1

पाठांत प्रश्न

1. भाग 6.2 को देखिए।

2. भाग 6.3 को देखिए।

3. पादप दो छोटे मल्टीजीन उपकुलों (AOX1 और AOX2) द्वारा कोड किए गए वैकल्पिक ऑक्सीडेसों (AOX) को अभिव्यक्त करते हैं जो इलैक्ट्रॉनों को अपघटित यूबीक्वीनोन से सीधे ऑक्सीजन पर स्थानांतरित करते हैं (कॉम्प्लैक्स III और IV को बाइपास करके)। ये ऑक्सीडेस सायनाइड से संदमित नहीं होते हैं (सायनाइड रोधी श्वसन)। विस्तृत विवरण के लिए भाग 6.3 को देखिए।

6.10 अन्य संदर्भ पुस्तकें

1. Bowsher, C; Steer, M. and Tobin, A, Plant Biochemistry, 1st Ed, 2008, Garland Science, Taylor and Francis Group, LLC.

2. Heldt, H. Walter and Piechulla, B. Plant Biochemistry, 4rd Ed, 2011, Elsevier Academic Press, USA.

3. Zancani, M. Braidot, E. Filippi, A. and Lippe, G. Structural and functional properties of plant mitochondrial F- ATP synthase; Mitochondrion 53 (2020), 178-193.

4. Berg, J.M, Tymoczko, J.L and Stryer, L. (2002). Biochemistry, 5th Ed, W.H. Freeman and Co. Ltd, USA.