روش‌های تثبیت کربن‌دی‌اکسید در اتوتروف‌ها

مقدمه

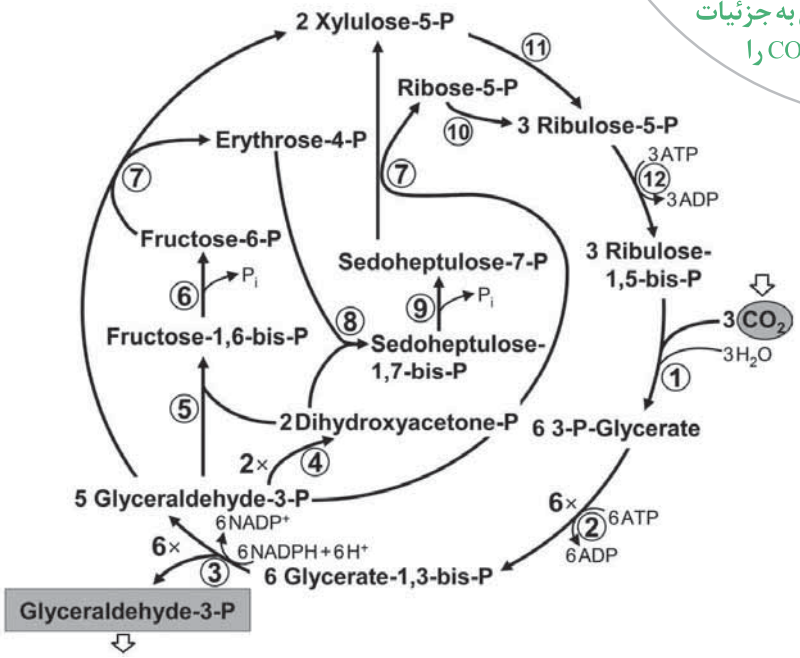
تثبیت CO_2 و تولید مواد آلی توسط جانداران اتوتروف برای حیاتِ کرهٔ زمین مهم و حیاتی است؛ زیرا مواد آلی مورد نیاز جانداران هتروتروف را تأمین می‌کند. تاکنون شش روش مختلف برای تثبیت CO_2 در اتوتروف‌ها شناسایی شده است که طی آن‌ها سالانه بالغ بر ۲۰۰ میلیارد تن کربن‌دی‌اکسید، تثبیت می‌شود. تثبیت کربن‌دی‌اکسید واکنشی انرژی‌خواه است و به منبع انرژی و هم‌چنین ترکیبات احیاکننده برای تأمین الکترون نیاز دارد. الکترون‌های مورد نیاز توسط مولکول‌هایی همچون فردوکسین احیاشده، NADH و NADPH و انرژی به‌طور مستقیم توسط ATP تأمین می‌شود. البته، منبع اولیه انرژی نور گوگرد و یا هیدروژن است. با توجه به وجود آنزیم‌ها، کوآنزیم‌ها و متابولیت‌های متعدد در مسیرهای تثبیت CO_2، در ادامه سعی می‌کنیم بدون پرداختن به جزئیات این روش‌های طبیعی تثبیت CO_2 را معرفی کنیم.

کلیدواژه‌ها:
تثبیت کربن دی‌اکسید اتوتروف، چرخه.

نظام‌جلیلیان
دکترای زیست‌شناسی و
دبیر زیست‌شناسی خرمشهر

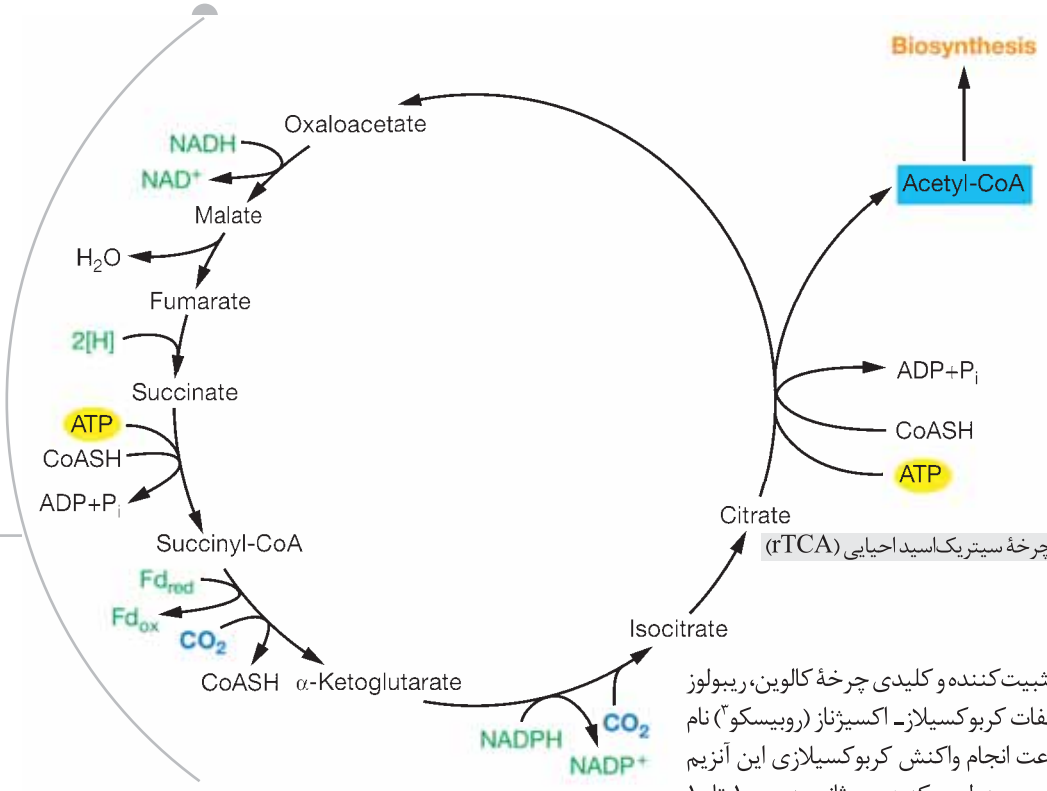
چرخهٔ کالوین ـ بنسون ـ باشام[1] یا چرخهٔ پنتوز فسفات احیایی

این چرخه مهم‌ترین و پرکاربردترین مسیر تثبیت CO_2 است که در یوکاریوت‌های اتوتروف، سیانوباکتری‌ها، بسیاری از پروتئوباکتری‌های هوازی یا هوازی اختیاریِ متعلق به زیرگروه‌های آلفا، بتا و گاما، برخی مایکوباکتری‌ها و برخی باکتری‌های غیرگوگردی سبز وجود دارد. واکنش‌های آنزیمی چرخهٔ کالوین در یوکاریوت‌های اتوتروف در بسترهٔ کلروپلاست و در سیانوباکتری، برخی باکتری‌های شوره‌گذار و تیوباسیل‌ها در ساختارهایی چندوجهی موسوم به کربوکسی زوم[2] انجام می‌شوند. در چرخهٔ کالوین به ازای تثبیت هر سه مولکول CO_2، یک مولکول گلیسرآلدهید ۳ـ فسفات تولید می‌شود. طی این واکنش‌ها برای تثبیت هر مولکول CO_2، سه مولکول ATP و دو مولکول NADPH مصرف می‌شود (شکل ۱).



شکل ۱. چرخهٔ کالوین یا چرخهٔ پنتوز فسفات احیایی

چرخهٔ کالوین ـ بنسون ـ باشام یا چرخهٔ پنتوز فسفات احیایی، مهم‌ترین و پرکاربردترین مسیر تثبیت CO_2 است



شکل ۲. چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی (rTCA)

آنزیم تثبیت‌کننده و کلیدی چرخهٔ کالوین، ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز- اکسیژناز (روبیسکو[۳]) نام دارد. سرعت انجام واکنش کربوکسیلازی این آنزیم پایین است به‌طوری‌که در هر ثانیه بین ۱ تا ۱۰ مولکول کربن‌دی‌اکسید را تثبیت می‌کند. بنابراین، برای رسیدن به سرعت واکنش بالا، به مقدار زیادی از این پروتئین نیاز هست. به همین علت، بین ۳۰ تا ۵۰ درصد پروتئین‌های محلول برگ را تشکیل می‌دهد و تخمین زده شده است که به ازای هر نفر روی کرهٔ زمین، ۵ کیلوگرم از این آنزیم در طبیعت وجود داشته باشد. بیش از ۹۰ درصدِ کربن معدنی که به زیست‌توده[۴] تبدیل می‌شود، توسط آنزیم روبیسکو تثبیت می‌شود.

تاکنون چهار نوع آنزیم روبیسکو شناسایی شده است که از نظر تمایل به اکسیژن، سرعت واکنشِ کربوکسیلازی و ساختار با هم تفاوت دارند؛ مثلاً، نوع ۱ که در گیاهان، جلبک‌ها و سیانوباکتری یافت می‌شود، دارای هشت زیرواحد بزرگ و هشت زیرواحد کوچک (L_8S_8) است؛ درحالی‌که نوع ۲ فقط از دو زیرواحد بزرگ (L_2) تشکیل شده است.

در فتوسنتزکنندگان C^4 و CAM که تثبیت اولیهٔ کربن‌دی‌اکسید قبل از چرخهٔ کالوین انجام می‌گیرد، آنزیم تثبیت‌کنندهٔ اولیه، فسفوانول پیرووات کربوکسیلاز (PEPCase) نام دارد که به‌جای CO_2 از HCO_3 استفاده می‌کند و فعالیت اکسیژنازی ندارد.

چرخهٔ آرنون- بوکانان[۵] یا چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی

چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی درواقع در جهت مخالف یا معکوس چرخهٔ کربس انجام می‌گیرد. البته با توجه به برگشت‌ناپذیر بودن برخی از واکنش‌های چرخهٔ کربس، این واکنش‌ها با آنزیم‌های دیگری در جهت معکوس پیش برده می‌شوند. این روش تثبیت CO_2 در باکتری‌های گوگردی سبز، پروتئوباکتری‌ها به‌ویژه زیرگروه‌های دلتا و اپسیلون، نیتروسپیرا[۶] و هیدروژنوباکتر ترموفیلوس (نوعی باکتری اکسیدکننده هیدروژن) دیده می‌شود. در چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی به‌ازای تثبیت دو مولکول CO_2 یک مولکول استیل کوآنزیم A تولید می‌شود. استیل کوآنزیم A حاصل شده برای سنتز مولکول‌های آلی دیگری همچون پیرووات، فسفوانول پیرووات و اگزالواستات مورد استفاده قرار می‌گیرد (شکل ۲).

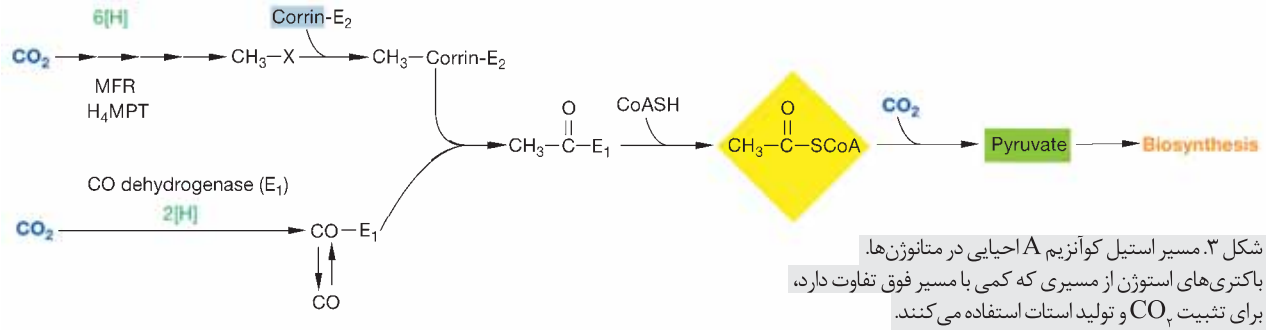
چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی درواقع در جهت مخالف یا معکوس چرخهٔ کربس انجام می‌گیرد

در این روشِ تثبیت CO_2، با توجه به تفاوت‌های جزئی که در باکتری‌های مختلف دیده می‌شود NADH، NADPH و فردوکسین احیاشده (Fd_{red}) به‌عنوان تأمین‌کنندهٔ الکترون عمل می‌کند و ATP تأمین‌کنندهٔ انرژی است. در چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی دو آنزیم تثبیت‌کنندهٔ کربن‌دی‌اکسید وجود دارد: آلفاکتوگلوتارات سنتازِ وابسته به فردوکسین و ایزوسیترات‌دهیدروژناز.

در مجموع طی چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی برای تثبیت هر مولکول CO_2، یک مولکول ATP و دو مولکول NADPH مصرف می‌شود.

مسیر وود- لیونگ دال[۷] یا مسیر استیل کوآنزیم A احیایی

در این روش که به‌صورت خطی و غیر چرخه‌ای است، دو مولکول CO_2 به‌صورت یک مولکول استیل کوآنزیم A تثبیت می‌شوند. این مسیر در برخی



شکل ۳. مسیر استیل کوآنزیم A احیایی در متانوژن‌ها.
باکتری‌های استوژن از مسیری که کمی با مسیر فوق تفاوت دارد، برای تثبیت CO_2 و تولید استات استفاده می‌کنند.

آرکی‌باکتری‌های متانوژن، باکتری‌های استوژن و باکتری‌های دیگری همچون برخی پلانکتومیست‌ها[8] و اسپیروکت‌ها[9] دیده می‌شود. تاکنون چندین نوع مسیر استیل کوآنزیم A احیایی شناسایی شده است که از نظر نوع کوآنزیم و حامل‌های الکترونی با یکدیگر تفاوت دارند. در این مسیرها از آنزیم‌ها و کوآنزیم‌های غیرمعمولی همچون کربن‌مونوکسیددهیدروژناز[10]، تتراهیدروپترین[11] (H_4PT)، تتراهیدروفولات[12] (THF)، متانوفوران[13] (MFR)، تتراهیدرومتانوپترین[14] (H_4MPT) و کوآنزیم F_{420} استفاده می‌شود. در این مسیر، نسبت به سایر مسیرهای تثبیت CO_2، کمترین میزان مصرف انرژی دیده می‌شود؛ به‌طوری که برای تثبیت هر دو مولکول CO_2 یک مولکول ATP و چهار مولکول NADPH مصرف می‌شود (شکل ۳).

در مسیر استیل کوآنزیم A احیایی ابتدا دو مولکول CO_2 با دو روش مختلف تثبیت و سپس برای تشکیل گروه استیل با هم ترکیب می‌شوند. یک مولکول CO_2 به‌صورت گروه متیل، احیاشده و به کوآنزیم تتراهیدروپترین متصل می‌گردد مولکول CO_2 دیگر به‌صورت کربن مونوکسید احیاشده و به نیکل در جایگاه فعال آنزیم کربن‌مونوکسید دهیدروژناز متصل می‌شود. این آنزیم به‌صورت استیل کوآنزیم A سنتاز نیز عمل می‌کند و پس از گرفتن گروه متیل و ترکیب آن با CO، استیل کوآنزیم A تولید می‌کند. در این مسیر، دو آنزیم فومارات دهیدروژناز و کربن‌مونوکسید دهیدروژناز آنزیم‌های تثبیت‌کنندهٔ CO_2 هستند.

در مسیر وود ـ لیونگ دال یا مسیر استیل کوآنزیم A احیایی دو مولکول CO_2 به‌صورت یک مولکول استیل کوآنزیم A تثبیت می‌شوند

چرخهٔ دی‌کربوکسیلات ۴ـ هیدروکسی بوتیرات (چرخهٔ DC/HB)[15]

این چرخه در دو راستهٔ ترموپروتئال[16] و دسولفوروکوکال[17] از گروه آرکی‌باکتری‌ها شناسایی شده است. طی این چرخه یک مولکول استیل کوآنزیم A از تثبیت یک مولکول CO_2 و یک مولکول HCO_3^- ساخته می‌شود. در چرخهٔ DC/HB دو آنزیم تثبیت‌کننده CO_2 وجود دارد: پیرووات سنتاز و فسفوانول پیرووات کربوکسیلاز (شکل ۴ الف). در این چرخه، ۳ مولکول ATP (۵ پیوند پرانرژی، چون دو مولکول پیروفسفات آزاد می‌شود) و ۴ مولکول NAD(P)H برای تولید استیل کوآنزیم A، مصرف می‌شود.

چرخهٔ ۳ـ هیدروکسی پروپیونات ۴ـ هیدروکسی بوتیرات[18] (چرخهٔ HP/HB)

سولفولوبوس[19] که نوعی آرکی‌باکتری است از این چرخه برای تثبیت CO_2 استفاده می‌کند. این چرخه شبیه به چرخهٔ دی‌کربوکسیلات ۴ـ هیدروکسی بوتیرات است و بخشی از مسیر تثبیت در هر دو یکسان است (شکل ۴ الف و ب). تفاوت از نظر نوع آنزیم کربوکسیله کننده است و اینکه در این چرخه از دو مولکول HCO_3^- برای تثبیت استفاده می‌شود. طی چرخهٔ ۳ـهیدروکسی پروپیونات ۴ـهیدروکسی بوتیرات یک مولکول استیل کوآنزیم A از تثبیت دو اتم کربن (به‌صورت HCO_3^-) ساخته می‌شود. در این چرخه دو آنزیم تثبیت‌کنندهٔ CO_2 وجود دارد: استیل کوآنزیم A کربوکسیلاز و پروپیونیل کوآنزیم

A کروکسیلاز. در این چرخه برای تولید هر مولکول استیل کوآنزیم A، ۴ مولکول ATP (۶ پیوند پرانرژی) و ۴ مولکول NADPH مصرف می‌شود.

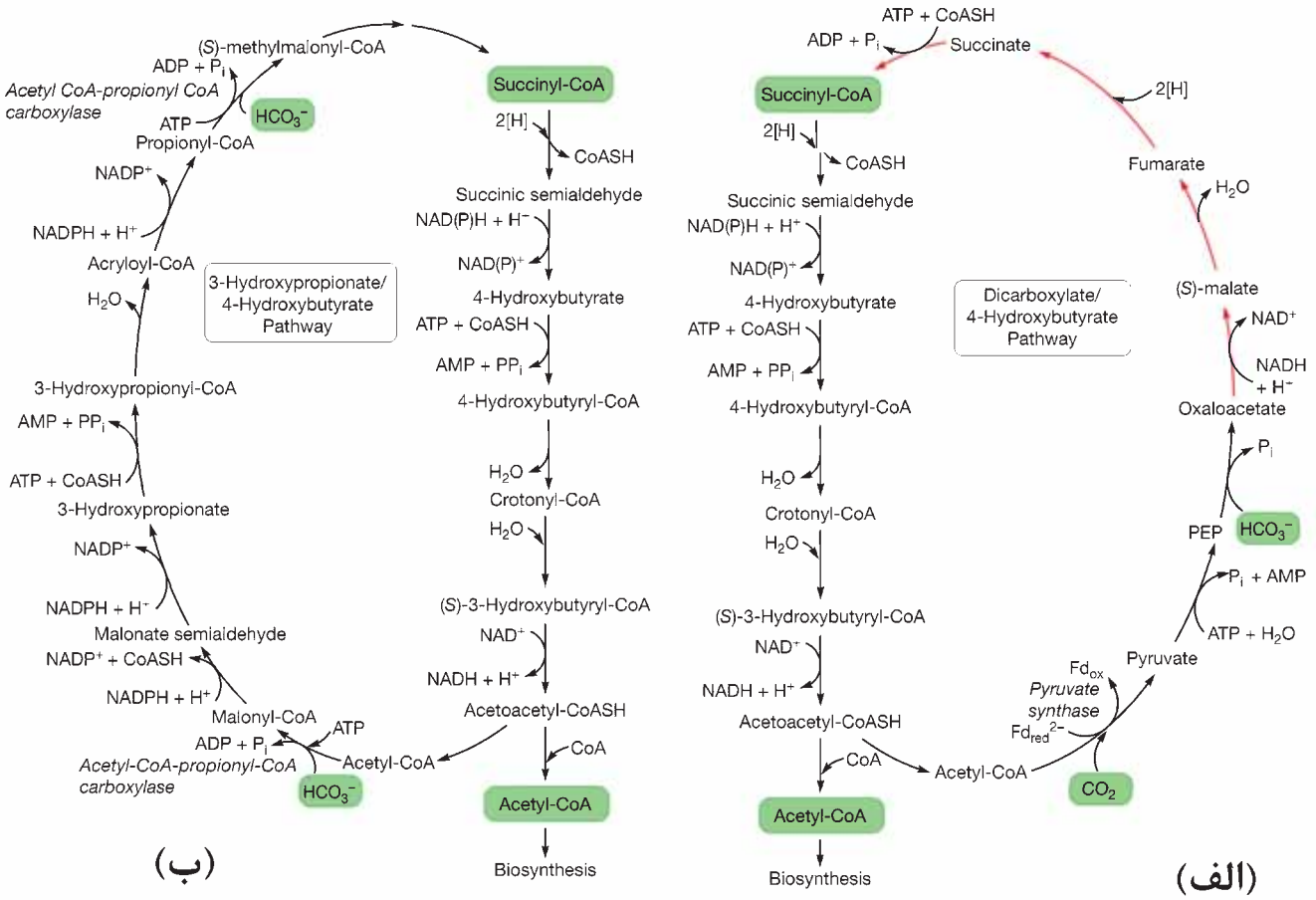
چرخهٔ فوکس‌ـ هولو[۲۰] یا چرخهٔ ۳ـ هیدروکسی پروپیونات

ایـــن چرخـــه اولین بـــار در نوعـــی باکتری غیر گوگردی ســـبز (کلروفلکســـوس اورانتیاکوس[۲۱]) شناسایی شـــد. گلی اوکســـالات محصول ابتدایی فرایند تثبیـــت در این روش اســـت؛ اما چون گلی اوکسالات واســـطهٔ کلیدی و مرکزی در مسیرهای متابولیسمی نیست توسط چرخهٔ دیگری به پیرووات تبدیل می‌شود. بنابراین، چرخهٔ تثبیت هیدروکسی پروپیونات عملاً از دو چرخهٔ مرتبط به هم تشکیل شده اســـت؛ چرخهٔ اول سبب تولید گلی اکسالات و چرخهٔ دوم ســـبب تشکیل پیرووات می‌شود. طی این دو چرخه، ســـه مولکول HCO_3^- به یک مولکول پیرووات تبدیل می‌شـــود. این روش تثبیت، بسیار پیچیده اســـت و برای تولید یک مولکول پیرووات، ۵ مولکـــول ATP (۷ پیوند پرانـــرژی) و ۵ مولکول NADPH مصرف می‌شود.

در چرخـــهٔ هیدروکســـی پروپیونـــات دو آنزیم تثبیت‌کننـــده CO_2 وجود دارد: اســـتیل کوآنزیم A کربوکسیلاز که با کربوکسیله کردن استیل کوآنزیم A سبب تشکیل مالونیل کوآنزیم A می‌شود و آنزیم پروپیونیل کوآنزیم A کربوکسیلاز که سبب تشکیل متیل‌مالونیل کوآنزیم A می‌شود (شکل ۵)

چرخهٔ دی کربوکسیلات ۴ـ هیدروکسی بوتیرات (چرخهٔ DC/HB) در آرکی‌باکتری‌ها شناسایی شده است

شکل ٤. الف) چرخهٔ دی‌کربوکسیلات ٤ـ هیدروکسی بوتیرات.
ب) چرخهٔ ۳ـ هیدروکسی پروپیونات ٤ـ هیدروکسی بوتیرات.



مقایسهٔ روش‌های مختلف تثبیت CO_2

در جـــدول زیر به‌صورت خلاصه تفاوت‌های مهم شـــش روش تثبیت CO_2 نشان داده شده است. در روش‌های مختلف تثبیت CO_2، تفاوت‌هایی از نظر

منبع کربن معدنی (CO_2 یا HCO_3^-)، میزان انرژی مصرفی، نوع آنزیم‌های تثبیت‌کننده CO_2، ترکیب اولیه حاصل از تثبیت و نوع منبع انرژی دیده می‌شود. در این میان، چرخهٔ کالوین مهم‌ترین و البته پرهزینه‌ترین مسیر تثبیت است. در ضمن در سه مسیر تثبیت (مسیر استیل کوآنزیم A احیایی، چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی و چرخهٔ دی‌کربوکسیلات ٤ ـ هیدروکسی بوتیرات) آنزیم‌های حساس به اکسیژن وجود دارد. بنابراین، در شرایط بدون اکسیژن یا کم اکسیژن انجام می‌گیرند و درواقع مسیرهایی بی‌هوازی‌هستند.

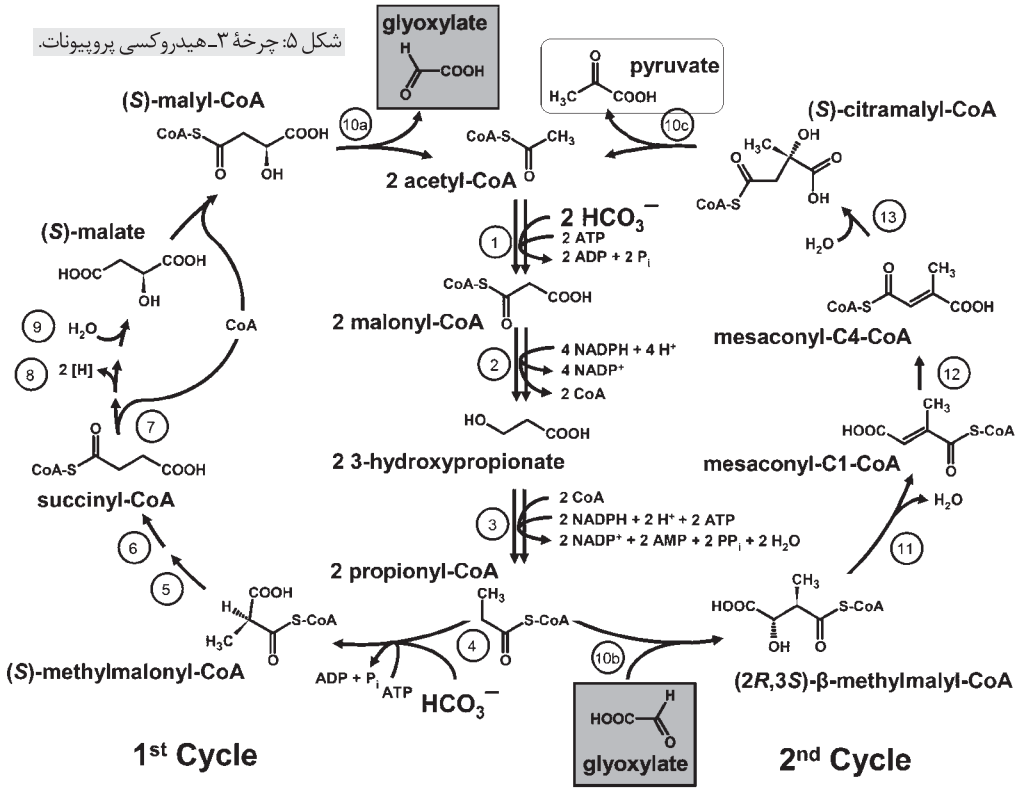
لازم به ذکر است که برخی باکتری‌ها برای تولید مواد آلی می‌توانند از دو روش مختلف تثبیت CO_2 استفاده کنند. به‌عنوان مثال، در نوعی گاماپروتئوباکتری همزیست، چرخهٔ کالوین و چرخهٔ سیتریک‌اسید احیایی وجود دارد و بسته به میزان انرژی سلول از یکی از این دو روش، برای تثبیت CO_2 استفاده می‌کند؛ در این باکتری در موقعیت‌های پرانرژی چرخهٔ کالوین و در شرایط کم انرژی چرخهٔ مقرون‌به‌صرفهٔ سیتریک‌اسید احیایی مورد استفاده قرار می‌گیرد.

سولفولوبوس که نوعی آرکی‌باکتری است، از چرخهٔ ۳ـ هیدروکسی پروپیونات ۴ـ هیدروکسی بوتیرات (چرخهٔ HP/HB) استفاده می‌کند

طراحی، مهندسی و بهبود مسیرهای تثبیت CO_2

شناسایی و فهم دقیق مسیرهای طبیعی تثبیت، به محققان کمک می‌کند تا با استفاده از تکنیک‌های مهندسی ژنتیک میزان و کارایی تثبیت CO_2 را افزایش دهند. یکی از تحقیقات صورت گرفته

شکل ۵: چرخهٔ ۳ـ هیدروکسی پروپیونات.



خلاصه‌ای از شش روش طبیعی تثبیت CO_2						
نوع مسیر	منبع انرژی	ATP/ CO_2	NAD(P) Ha/CO_2	آنزیم‌های تثبیت‌کننده CO_2	مثال	واکنش کلی
چرخه کالوین	نور	۳	۲	روبیسکو	گیاهان،جلبک‌ها	$3CO_2 + 9ATP + 6NADPH \rightarrow GA\text{-}3P + 9ADP + 6NADP^+ + 8P_i$
چرخه سیتریک‌اسید احیایی	نور گوگرد	۱	۲	الفاکتوگلوتارات‌سنتاز، ایزوسیترات‌دهیدروژناز	کلروبیوم(باکتری گوگردی سبز)	$2CO_2 + 2ATP + 2NAD(P)H + FADH + Fd_{red} + CoASH \rightarrow AcCoA + 2ADP + 2P_i + 2NAD(P)^+ + FAD^+ + Fd_{ox}$
مسیر استیل کوآنزیم A احیایی	هیدروژن	/۵	۲	فومارات دهیدروژناز، CO دهیدروژناز	متانوباکتریوم (آرکی باکتری)	$2CO_2 + ATP + 2NAD(P)H + 2Fd_{red} + CoASH \rightarrow AcCoA + ADP + P_i + 2NADP^+ + 2Fd_{ox}$
چرخه DC/HB	هیدروژن گوگرد	۱/۵	۲	پیرووات‌سنتاز، فسفوانول پیرووات کربوکسیلاز	لگنی کوکوس (آرکی باکتری)	$CO_2 + HCO_3^- + 3ATP + NAD(P)H + Fd_{red} + 4MV_{red} + CoASH \rightarrow 2PP_i + NAD(P)^+ + Fd_{ox} + 4MV_{ox}$
چرخه HP/HB	هیدروژن گوگرد	۲	۲	استیل کوآنزیم A کربوکسیلاز، پروپیونیل کوآنزیم A کربوکسیلاز	متالوسفرا (آرکی باکتری)	$2HCO_3^- + 4ATP + 4NAD(P)H + CoASH \rightarrow AcCoA + 3ADP + 3P_i + AMP + PP_i + 4NADP^+$
چرخه‌هیدروکسی پروپیونات	نور	۱/۶۷	۱/۶۷	استیل کوآنزیم A کربوکسیلاز، پروپیونیل کوآنزیم A کربوکسیلاز	کلروفلکسوس(باکتری غیرگوگردی سبز)	$3HCO_3^- + 5ATP + 5NAD(P)H \rightarrow Pyruvate + 3ADP + 2AMP + 3P_i + 2PP_i + 5NAD(P)^+$
a) ۱ Fd_{red}= ۱ NAD(P)H; ۱ FADH = ۱ NAD(P)H; ۲ MV_{re} = ۱ NAD(P)H						

چرخهٔ فوکس‌ـ هولو یا چرخهٔ ۳‌ـ هیدروکسی‌پروپیونات اولین بار در نوعی باکتری‌غیرگوگردی سبز(کلروفلکسوس اورانتیاکوس)شناسایی شد

امکان استفاده از انرژی الکتریسیته برای فرایند تثبیت بوده است. همان‌طور که قبلاً نیز اشاره شد، تثبیت CO_2 فرایندی انرژی‌خواه است و به ترکیبات احیاکننده به‌عنوان منبع الکترون نیز احتیاج دارد. در فتوسنتزکنندگان اکسیژن‌زا، الکترون‌های لازم از فتولیز آب تأمین می‌شود و اکسیژن نیز آزاد می‌شود؛ اما در برخی از روش‌های تثبیت CO_2، آنزیم‌های حساس به اکسیژن وجود دارد. بنابراین، در طبیعت از ترکیبات جایگزینی همچون گاز هیدروژن استفاده می‌شود. استراتژی جدید محققان، شناسایی یا مهندسی اتوتروف‌هایی است که از الکتریسیته استفاده کنند و به‌طور مستقیم الکترون را از کاتد دریافت کنند و درواقع الکتروسنتز[۲۲] انجام دهند. نوعی باکتری استوژن می‌تواند به‌طور طبیعی الکترون را از کاتد جذب کند و برای تثبیت CO_2 مورد استفاده قرار دهد. مطالعات نیز نشان داده است که نوعی باکتری[۲۳] مهندسی شده نیز برای تثبیت CO_2 و تولید ایزوبوتانل از الکتریسیته استفاده می‌کند.

یکی دیگر از کارهای انجام گرفته، افزایش تراکم CO_2 در محل فعالیت آنزیم روبیسکو است. می‌دانیم که واکنش‌های تنفس نوری در کلروپلاست، پراکسی‌زوم و میتوکندری انجام می‌گیرد. حاصل

بخشی از واکنش‌های تنفس نوری در کلروپلاست، تولید گلیکولات است که در ادامه به پراکسی زوم منتقل می‌شود و طی واکنش‌هایی در میتوکندری CO_2 از آن جدا می‌شود. محققان سعی کرده‌اند که محل رهاسازی CO_2 را به کلروپلاست منتقل کنند تا از مصرف ATP و عوامل احیاکننده طی واکنش‌های تنفس نوری جلوگیری و امکان تثبیت سریع CO_2 توسط روبیسکو را فراهم کنند. بدین‌منظور سه ژن مسیر تجزیهٔ گلیکولات را از باکتری اشریشیاکلای به کلروپلاست آرابیدپسیس منتقل کرده‌اند، این گیاهان تراریخته سریع‌تر رشد و قندهای محلول بیشتری تولید می‌کنند. در مطالعهٔ دیگری نیز با بیان بیش از حد سه آنزیم در استرومای کلروپلاست آرابیدوپسیس موجب شده‌اند که مولکول‌های گلیکولات طی واکنش‌هایی به دو مولکول CO_2 تبدیل و در ضمن NADH و NADPH نیز تولید شود.

از دیگر کارهای انجام گرفته می‌توان به دست‌ورزی آنزیم روبیسکو به‌منظور افزایش فعالیت و تمایل آن به CO_2 و هم‌چنین طراحی مسیرهای جدید تثبیت CO_2 با برنامه‌های رایانه‌ای اشاره کرد. در یک تحقیق جالب، انجام چرخهٔ کالوین و تولید قند توسط این چرخه در باکتری اشریشیاکلای امکان‌پذیر شده است. به‌طور طبیعی در این باکتری در مسیرهای پنتوز فسفات و گلوکونئوژنز همه آنزیم‌های لازم برای انجام چرخهٔ کالوین، به‌جز دو مورد آن ـ آنزیم‌های روبیسکو و فسفوریبولوکیناز ـ یافت می‌شود. محققان ژن این دو آنزیم را به اشریشیاکلای منتقل کردند. باکتری‌های دست‌ورزی شده موفق شدند با انجام چرخهٔ کالوین، قند تولید کنند. البته در این باکتری ATP و NADPH لازم برای انجام چرخهٔ کالوین حاصل واکنش‌های متابولیسمی درون خود باکتری است؛ چراکه واکنش‌های نوری فتوسنتزی در این باکتری انجام نگرفته است. در تحقیقی دیگر، با انتقال ژن‌های لازم، باکتری‌هایی طراحی کرده‌اند که می‌توانند مولکول‌های کلروفیل را سنتز کنند. چنین تحقیقاتی امید به طراحی و انجام فتوسنتز در باکتری‌های هتروترفی همچون اشریشیاکلای را بیشتر کرده است.

پی‌نوشت‌ها

1. Calvin-Benson-Bassham cycle
2. Carboxysomes
3. RuBisCO
4. Biomass
5. Arnon-Buchanan cycle
6. Nitrospirae
7. Wood-Ljungdahl pathway
8. planctomycetes
9. spirochetes
10. CO dehydrogenase
11. tetrahydropterin (H_4TPT)
12. tetrahydrofolate (THF)
13. methanofuran (MFR)
14. tetrahydromethanopterin (H_4MPT)
15. Dicarboxylate/4-Hydroxybutyrate (DC/HB) Cycles
16. Thermoproteales
17. Desulfurococcales
183-Hydroxypropionate/4-Hydroxybutyrate (HP/HB) Cycles
19. Sulfolobus
20. Fuchs-Holo (bi-) cycle
21. Chloroflexus aurantiacus
22. electrosynthesis
23. Ralstonia eutropha H16

منابع

1. Erb TJ, Zarzycki J. A short history of RubisCO: the rise and fall (?) of Nature's predominant CO_2 fixing enzyme. Curr Opin Biotechnol. 2018 Feb; 49:100-107
2. Robert Tabita F. The hydroxypropionate pathway of CO_2 fixation: Fait accompli. PNAS December 15, 2009 106 (50) 21015-21016
3. Berg Ivan A. Ecological Aspects of the Distribution of Different Autotrophic CO_2 Fixation Pathways. Applied and Environmental Microbiology, Mar. 2011, p. 1925–1936
4. Ducat Daniel C, Silver Pamela A. Improving Carbon Fixation Pathways. Curr Opin Chem Biol. 2012 August; 16(3-4): 337–344.
5. Willey Joanne M, Sherwood Linda M, Woolverton Christopher J. Prescott's microbiology. Tenth edition. Copyright by McGraw-Hill; 2017
6. Berg IA1, Ramos-Vera WH, Petri A, Huber H, Fuchs G. Study of the distribution of autotrophic CO_2 fixation cycles in Crenarchaeota. Microbiology. 2010 Jan; 156(Pt 1):256-69.
7. Salimijazi F, Parra E, Barstow B. Electrical energy storage with engineered biological systems. J Biol Eng. 2019 May 3; 13:38.
8. Antonovsky, N. et al. Sugar Synthesis from CO_2 in Escherichia coli. Cell. 2016 Jun 30; 166(1):115-25.
9. Herz, E. et al. The genetic basis for the adaptation of E. coli to sugar synthesis from CO_2. Nat Commun. 2017 Nov 22; 8(1):1705
10. Chen, E. et al. Complete enzyme set for chlorophyll biosynthesis in Escherichia coli. Science Advances. 2018:Vol. 4, no. 1, eaaq1407

۱۱. تایز لینکلن، زایگر ادوارد، مولر این ماکس، مورفی آنکوس (۲۰۱۵). **فیزیولوژی و نمو گیاهی**، ترجمه محمد کافی و همکاران، مشهد، انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد ۱۳۹۴.