الجزء الثاني التغذية الكربونية والمعدنية Nutrition carbonée et minérale

1. التغذية الكربونية: Nutrition Carbonée

1.1. التمثيل الضوئي Photosynthèse:

تطلق كلمة التمثيل الضوئي بصفة عامة على العملية التي تبني بها الخلايا اليخضورية مواد كاربوهيدراتية معينة انطلاقا من CO_2 وH_2O بوجود الضوء، في هذه العملية يكون الاكسيجين ناتج إضافي.

إن تمثيل المواد العضوية اللازمة لنمو وتطور النبات ينطلق من مواد أو عناصر معدنية بسيطة، لكن العنصر الأساسي للجزيئات العضوية هو الكربون الآتي من CO_2 الجوي، ومن المحتمل كذلك أن تكون الايونات $CO3H^-$ (كربونات) مصدر للكربون المستعمل في التمثيل الضوئي، فهذا التنظيم للكربون المعدني يسمى التمثيل الضوئي، وتعني هذه الكلمة حرفيا البناء والجمع بواسطة الضوء وتكتب المعادلة الإجمالية عادة كما يلي:

$$CO_2 + H_2O \longrightarrow CH_2O + O_2$$

1.1.1. ملاحظة عملية التمثيل الضوئي:

إذا وضع نبات ما في أنبوب يحتوي على ماء به غاز CO_2 (مادة الكربونات) التي تتحلل وتعطي هذا الغاز وعرض لمنبع ضوئي بشدة كافية يلاحظ بعد وقت قصير تحرير الأكسيجين على شكل فقاعات تصعد إلى أعلى الأنبوب المقلوب لأن الأكسيجين أقل ذوبانا في الماء من CO_2.

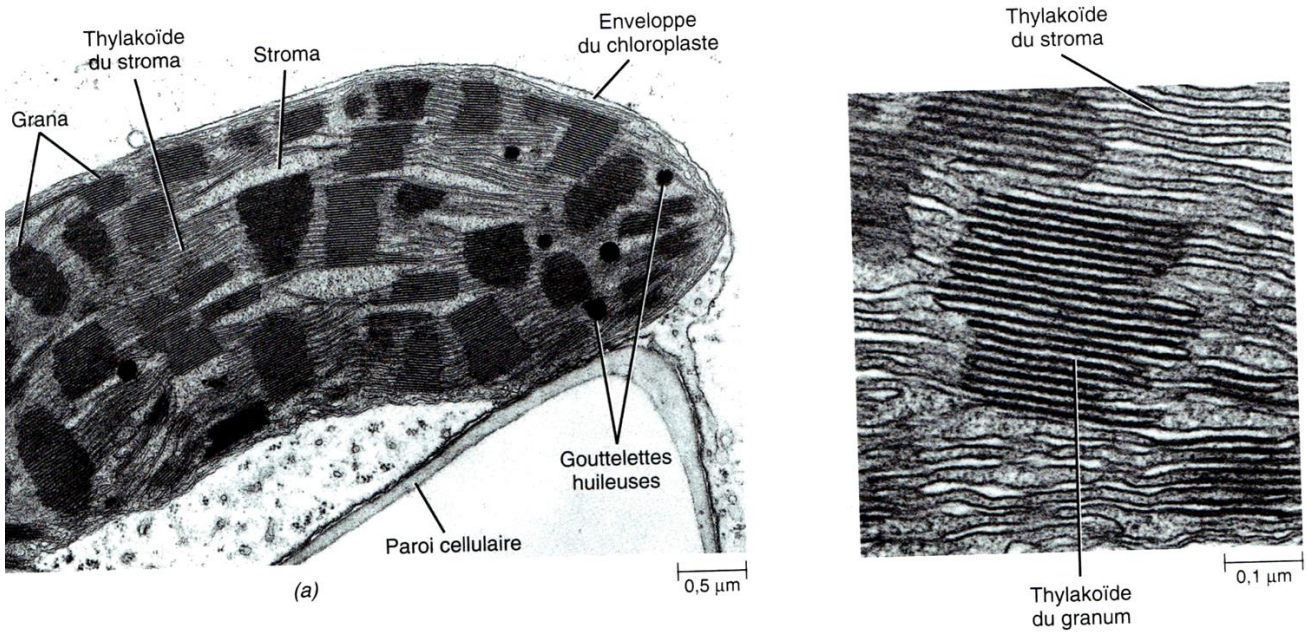
$$2CO_3HNa \longrightarrow CO_2 + CO_3Na_2 + H_2O$$

بعد التجارب العديدة تبين لـ VAN NIEL انه يأتي من استنشاق CO_2 لكن أعطى RUBEN بان الماء هو المصدر للأكسيجين باستعمال ماء يحتوي على الأكسيجين الثقيل H_2O^{18} وهو نضير O_2^{16}.

$$CO_2 + 2H_2O^{18} \longrightarrow CH_2O + 2O_2 + H_2O$$

2.1.1. الجهاز التمثيلي:

تعبر الصانعات الخضراء الجهاز التمثيلي للنباتات، فهي تتواجد في جميع الأجزاء الخضراء للنبات، يقدر عدد ها في الأوراق بحوالي نصف مليون كلوروبلاست في ملم^2 للورقة، لون هذه الأخيرة ناتج من الكلوروفيل وهو الصبغة الخضراء المحتوات داخل الكلوروبلاست (الشكل 14)



الشكل 1: صانعة خضراء لنبات الذرة *Zea mays*

تكثر البلاستيدات في الميزوفيل (النسيج الداخلي للورقة)، خلية الميزوفيل تحتوي على 30 ـ 40 كلوروبلاست طول الواحدة منها 4 ـ 7 مك متر وعرضها 2 ـ 4 مك متر، الغلاف الخارجي لها يتكون من غشائين، في داخل الكلوروبلاست يوجد سائل كثيف هو الحشوة Stroma أين تسبح أكياس غشائية مصفحة تسمى Thylakoide يحدد غشائها حجرة تدعى الفراغ بين الصفائح تكدس هذه الصفائح يعطي لنا ما يسمى بالجرانا Grana، الكلوروفيل يوجد في غشاء الصفائح وفيها تجري عملية التمثيل الضوئي.

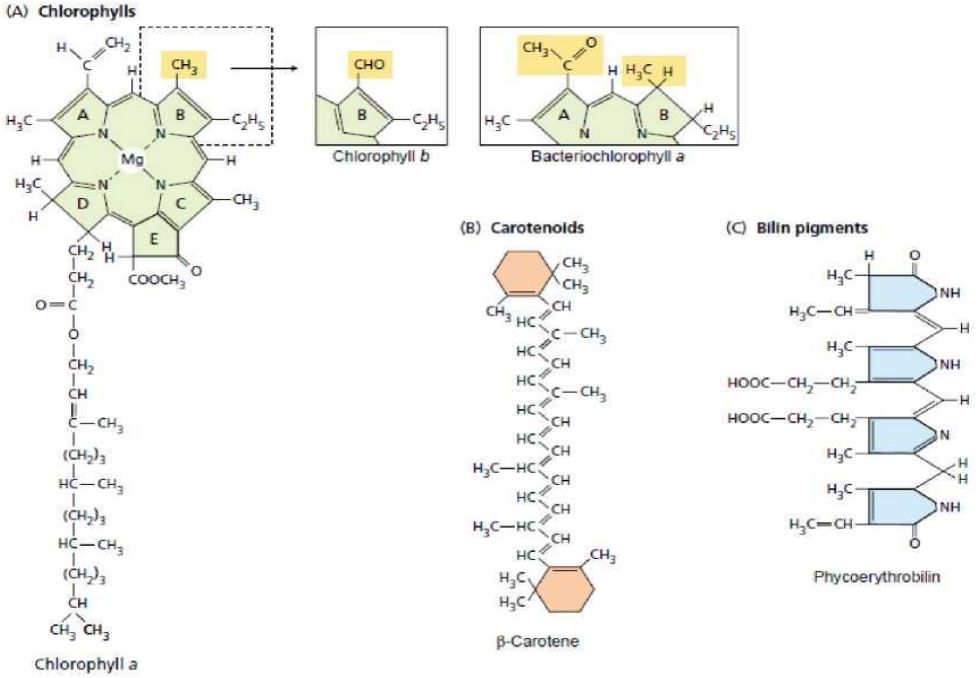
وجزيء الكلوروفيل يتكون من رأس محب للماء (Hydrophilique) وذيل كاره للماء .(Hydrophobique)

ويوجد نوعين من الكلوروفيل في بلاستيدات الخلايا النباتية هما:

- كلوروفيل أ (Chlorophylle a) : لونه اخضر مائل للزرقة وتبلغ كميته حوالي ثلاث اضعاف كلوروفيل b صيغته الكيميائية $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$.
- وكلوروفيل ب (Chlorophylle b) : لونه اخضر مائل للصفرة صيغته الكيميائية $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.

يمتاز الأول باحتوائه على مجموعة CH_3 بينما يحتوي كلوروفيل ب على مجموعة CHO عند ذرة الكربون الثالثة.

كما توجد اصباغ اخرى مساعدة ثانوية منها الكاروتينات وتشمل α- carotene و β-carotene و Lycopene وتمثل 5 % من مجموع الصبغات (الشكل 15).



الشكل 2: الصيغة الكيميائية لجزيئه الكلوروفيل

3.1.1. آلية التمثيل الضوئي:

تنقسم عملية التمثيل الضوئي إلى 3 تفاعلات تتم في وقت واحد وهي:

1- تفاعل هيل Hill: يتم في داخل الكيبسات بوجود الضوء حيث أن البلاستيدات تستطيع تحرير الأكسيجين بإضافة مستقبل للهيدروجين للوسط وتتم حسب المعادلة التالية:

$$2A + 2H_2O \longrightarrow 2AH_2 + 0_2$$

في تفاعل Hill نجعل من CO_2 هو المستقبل للهيدروجين:

$$CO_2 + 2H_2O \longrightarrow HCOH + O_2 + H_2O$$

الحرف A يمثل مستقبلات للهيدروجين في الهواء المستعملة خلال التجربة وفي سنة 1951 وجد بان المركب NADP يعمل كمستقبل للهيدروجين في عملية التمثيل الضوئي مع أن هذا المركب موجود في الصانعات الخضراء فأصبح التفاعل على الشكل التالي:

$$2NADP^+ + 2H_2O \longrightarrow 2NADPH + 2H^+ + O_2 \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (1)$$

وما تميز تفاعل HILL هو كسر جزيئة الماء وتحرير الأكسيجين والإلكترونات وتكوين NADPH.

2- الفسفرة الضوئية: يتم هدا التفاعل في الكيبسات بوجود الضوء فعند إضافة ADP والفوسفات غير العضوية في غياب $NADP^+$ و CO_2 ينتج عن العملية ATP:

$$ADP + H_3PO_4 \longrightarrow ATP + H_2O \ldots\ldots\ldots\ldots (2)$$

وهذا ما يسمى بالفسفرة الضوئية الحلقية.

والواضح أن التفاعلين (1) و (2) يتمان في وقت واحد حسب العلاقة التالية:

$$2NADP^+ + 2ADP + H_3PO_4 \longrightarrow 2NADPH + 2ATP + 2H^+ + O_2$$

3- تثبيت الـ CO_2: يتم في غياب الضوء في المادة الاساسية Stroma يتمثل في تثبيت CO_2 حسب دورة CALVIN حيث قسمت النباتات إلى 3 مجموعات حسب طريقة تثبيت جزيئة الـ CO_2.

بعد العمليات الثلاثة تكون الحصيلة كما يلي:

المرحلة المضيئة:

اكسدة الماء $2H_2O \longrightarrow 0_2 + 4H^+ + 4e^-$

ارجاع $2NADP^+ + 2H^+ + 4e^- \longrightarrow 2NADPH$

الحصيلة $2NADP^+ + 2H_2O \longrightarrow NADPH + 2H^+ + O_2$

الفسفرة Phosphorilation $ADP + Pi \longrightarrow ATP + H_2O$

المرحلة المظلمة:

اكسدة NADPH $2NADPH + CO_2 + 2H^+ \longrightarrow CHOH + 2NADP^+ + 2H_2O$

استهلاك الطاقة $ATP + H_2O \longrightarrow ADP + Pi$

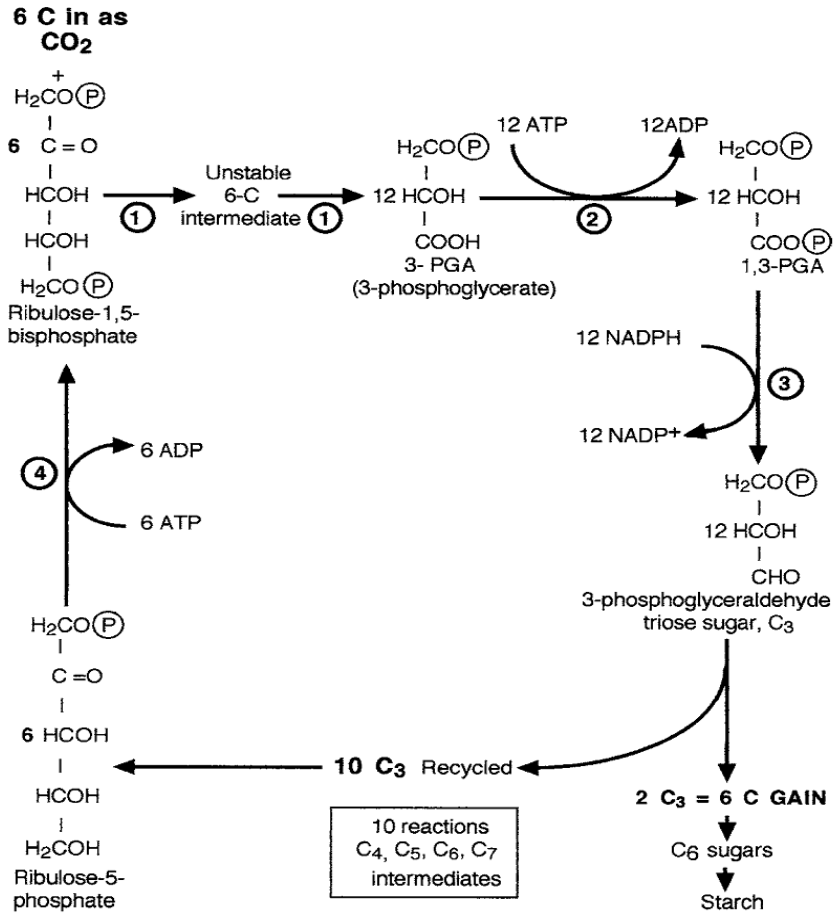
4.1.1. تقسيم النباتات حسب طريقة تثبيت CO_2:

حسب طريقة إدماج المادة الأولية للبناء قسمت النباتات إلى: C_3 . C_4 . CAM

1.4.1.1. تثبيت الـ CO_2 عند النباتات ثلاثية الكربون C_3 (حلقة CALVIN):

تشمل الأنواع التالية: القمح ، الشعير ، الأرز ... ، تشمل هذه الدورة على عدة تفاعلات أساسية تحدث داخل البلاستيدة، وقد تم الكشف عن هذه الدورة في طحلب Chlorella حيث قام العالم وزملائه بتعريض البيئة التي يعيش فيها هذا الطحلب للكربون المشع $^{14}CO_2$ وفي الحقيقة استعملت البيكاربونات كمصدر للكربون في شكل محلول $^{14}HCO_3^-$ لفترات زمنية مختلفة وبعد عدة ثواني كان حوالي 90% من المواد المشعة في المجموعة الكربوكسيلية لمركب (3 Phosphoglucerate) واختصارا (3APG)، أما إذا زيدت فترت التعريض فان الكربون المشع يظهر في مركبات أخرى وإذا طالت الفترة الزمنية يظهر الكربون في المركبات السكرية الأخرى مثل السكروز.

وبعد توالي البحوث تأكد بان المستقبل الأول ل CO_2 وهو سكر خماسي (Ribulose 1-5 phosphate) ليكون مركب سداسي ذرات الكربون غير ثابت لا يلبث أن ينشطر ليكون سكر ثلاثي الفوسفات الجلسرين (Acide 3 phosphoglycérique 3APG)



الشكل 3: حلقة CALVIN

تتلخص دورة كالفن في

أربعة مراحل من التفاعلات:

1- تثبيت الـ CO_2: يثبت الـ CO_2 في الكلوروبلاست مع جزيئة خماسية من Rudip، المركب الوسطي السداسي الكربون غير ثابت فهو ينشق بسرعة إلى جريئتين متماثلتين ثلاثية الكربون Acide phosphoglycérique APG يحتويان على ثلاثة ذرات كربون ومنها اشتقت النباتات ثلاثية الكربون.

2- اختزال APG: كل جزيئة APG تختزل إلى Glyceraldehydes phosphate باستعمال جزيئة ATP و NADPH

3- تصدير Glyceraldehydes phosphate: إلى خارج الكلوروبلاست أين لا يجمع إلا مؤقتا في النهار على شكل جزيئة كبيرة من النشاء الذي يميه في الليل إلى سكريات قابلة للتصدير خارج الكلوروبلاست.

4- اعادة تشكيل Rudip: مستقبل CO_2 الذي هو Rudip يعاد تشكيله انطلاقا من Pi و ATP انطلاقا من تفاعلات تحويل السكريات والتي تلخص في المعادلة التالية:

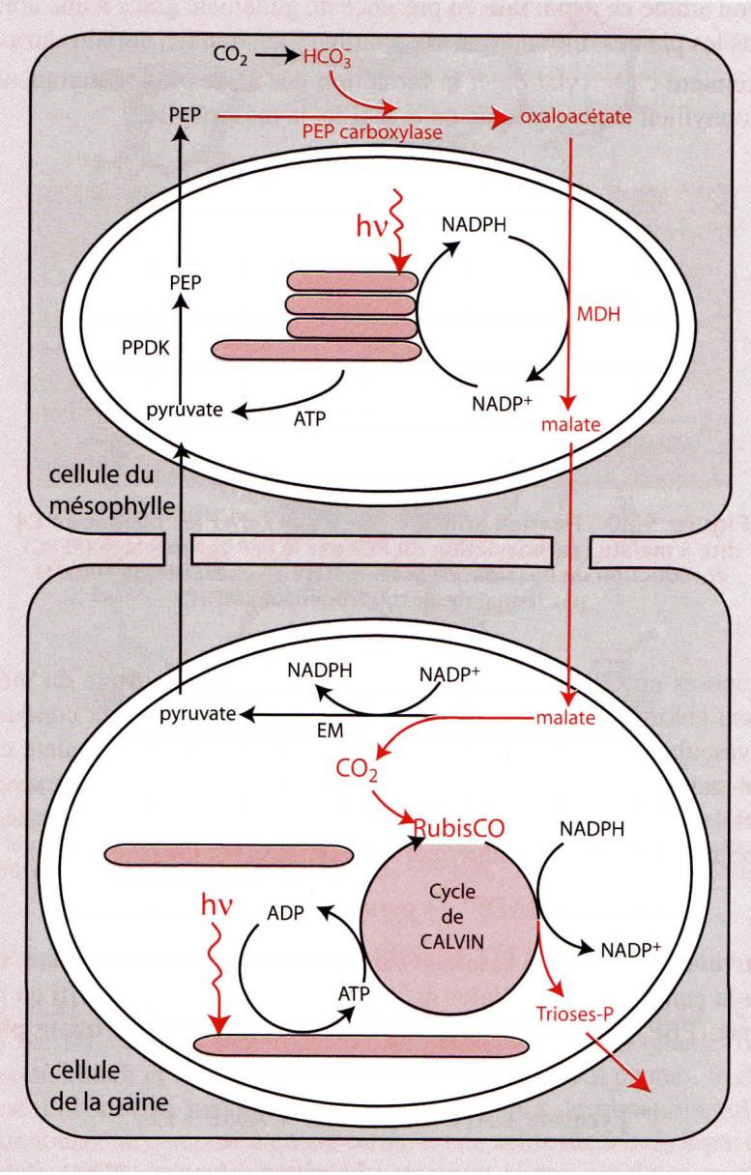
Ribulose 1,5-P + CO_2 + H_2O ⟶ 2 glycérate 3-P

2.4.1.1. تثبيت الـ CO_2 عند النباتات رباعية الكربون C_4 (حلقة HATCH et SLACK):

بعد اكتشاف مسار الكربون في طحلب Chlorella توالت البحوث في هذا المجال للكشف عن مدى التشابه بين النباتات الراقية في هذه الدورة حيث اثبت HATCH et SLACK عام 1968 ان هناك اختلاف في مسار الكربون عند بعض النباتات مثل قصب السكر والذرة إذ أن الناتج الاول الثابت بعد تعريض النبات للكربون المشع هو عبارة عن مركب عضوي رباعي ذرات الكربون acide Oxaloacétique (OAA) وليس (APG) ، ومن هنا استدلوا أن هناك مسار آخر

بديل لاختزال CO_2 في هذه النباتات، حيث اكتشف العالمان مسارا للكربون والتعرف كذلك على التفاعلات والانزيمات التي تؤدي إلى اختزال CO_2 وإضافته الى الحمض العضوي ثلاثي ذرات الكربون وهو Phosphoenolpyrovate (PEP) وتكوين حمض عضوي رباعي ذرات الكربون هو حمض (OAA) اما الانزيم المسؤول عن هذه العملية هو Phosphoenolpyrovate carboxylase، جميع هذه التفاعلات تحدث في خلايا النسيج المتوسط.

$$\text{Phosphoénolpyruvate} + CO_2 + H_2O \longrightarrow \text{oxaloacétate} + Pi$$



تتميز C_4 بصفات معينه تتميز بها عن غيرها من النباتات الاخرى فمن الناحية التشريحية تتميز بوجود طبقة من الخلايا تحيط بالحزمة الوعائية وبها بلاستيدات تختلف عن البلاستيدات الموجوده في الخلايا الكلورنشيمية الاخرى في الورقة اي ان C_4 تتميز بوجود نمطين من البلاستيدات في موضعين مختلفين في الورقة عكس C_3 (نمط واحد في جميع الخلايا الكلورنشيمية).

الشكل 4: مسار الكربون عند النباتات رباعية الكربون C_4

3.4.1.1. تثبيت الـ CO_2 عند النباتات العصارية Crassulacean Acid Metabolism (CAM):

جاء الاسم من اسم فصيلة النباتات التي تم اكتشاف هذه الطريقة فيها لأول مرة وهي فصيلة النباتات العشبية (Crassulacea) أو السيدوم بعد ذلك تم اكتشاف هذه الطريقة في أكثر من 25 عائلة من النباتات الأخرى مثل الأناناس التي تنمو في ظروف بيئية جافة.

وقد تكيفت هذه النباتات مع هذه الظروف بعدة عوامل منها المحافظة على الماء وذلك بغلق الثغور أثناء النهار وفتحها أثناء الليل. وبالرغم من أن غلق الثغور أثناء النهار في هذه النباتات يساعدها على المحافظة على الماء، لكنه يمنع دخول ثاني أكسيد الكربون. لذا فإن دخول ثاني أكسيد الكربون وعملية تثبيته وتحويله إلى مركبات عضوية مختلفة تتم عندما تكون الثغور مفتوحة أثناء الليل، يطلق على هذه الطريقة اسم الأيض الحمضي العشبي .(CAM) وفيها يتم تثبيت

ثاني أكسيد الكربون بطريقة تشبه تثبيته في النباتات رباعية الكربون (C_4) ، من حيث أن المركب العضوي الأول الذي يتم تثبيت ثاني أكسيد الكربون فيه هو حمض Acide oxaloacétique (OAA) وهو يتكون من أربع ذرات كربون، إلا أن هناك اختلافات هامة بين النوعين وذلك كما يلي:

1- تتم عملية تثبيت ثاني أكسيد الكربون بواسطة إنزيم Phosphoenolpyrovate carboxylase، وارتباطه مع Pyruvique acide معطياً (OAA) تتم أثناء الليل فقط في خلايا النسيج المتوسط (Mesophylle) التي تقوم بتخزين الأحماض العضوية الناتجة بعد تثبيت ثاني أكسيد الكربون في الفجوات العصارية حتى الصباح.

2- أثناء النهار يتحرر ثاني أكسيد الكربون من الأحماض العضوية ويدخل دورة كالفن لإكمال تفاعلات الدورة في خلايا النسيج المتوسط أيضاً وليس في الخلايا الحزمية كما في النباتات الأخرى.

ليلاً :

$$(OAA) \longrightarrow \text{malate} \longrightarrow CO_2 + (PEP)$$

Oxaloactic acid — Posphoenol pyruvate

نهاراً:

$$\text{Malate} \longrightarrow (OAA) \longrightarrow CO_2 + (PEP)$$

تمتاز هذه النباتات بعدة صفات منها:

1- نباتات جفافية (تعيش في بيئة جافة).

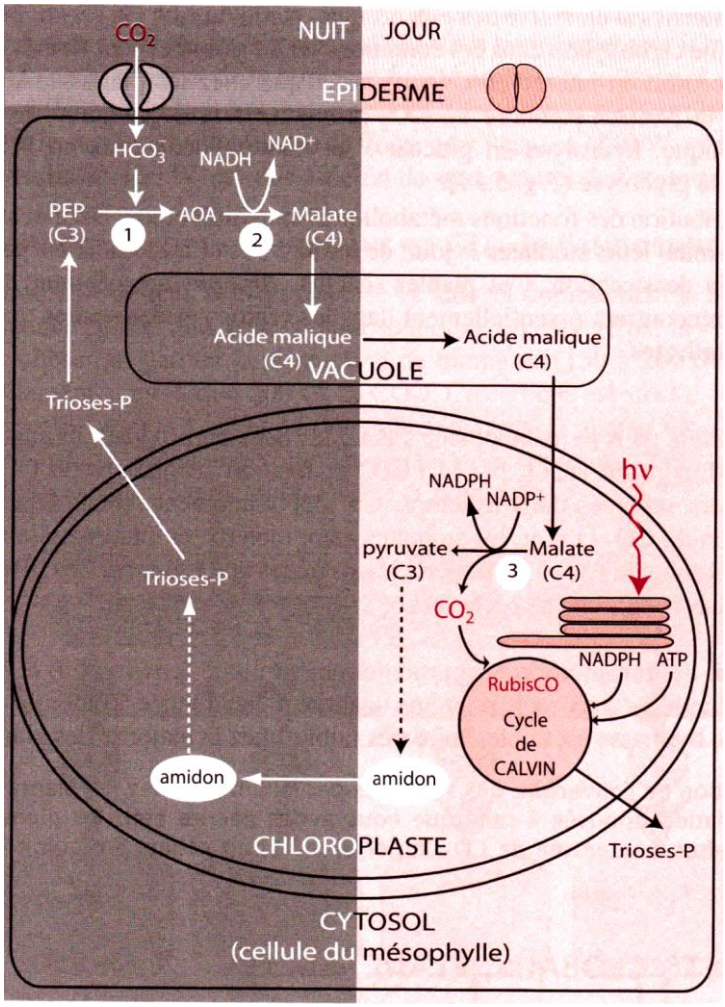
2- تمتلك النباتات أوراقا غضة وتكون نسبة مساحة سطح النبات الى حجمه صغيرة.

3- تمتاز بمعدل ضعيف من النتح.

4- تتشابه مع C_4 في جميع التفاعلات والأنزيمات.

5- تغلق ثغورها نهاراً للمحافظة على الماء القليل وتفتح ليلا لتثبيت CO_2 وتحويله الى أحماض عضوية (malate).

6- يتم تثبيت CO_2 ليلا ليتم اختزاله لتكوين حمض رباعي ذرات الكربون malate الذي يتجمع في الفجوة وفي النهار تغلق الثغور ويتم تحرير CO_2 من malate ليتم اختزاله في دورة كالفن.



الشكل 5: مسار الكربون عند النباتات العصاريةCAM

جدول 1 مقارنة بين نباتات رباعية الكاربون C_4 ونباتات ثلاثية الكاربون C_3

نباتاتC_4	نباتاتC_3
الانزيم الذي يثبت CO_2 تثبيت هو Phosphoenolepyruvate carboxylase	الانزيم الذي يثبت CO_2 تثبيت هو Ribulose diphosphate carboxylase
تمتلك نوعين من الكلوروبلاست: في النسيج المتوسط وفي غمد الحزم الوعائية	نوع واحد من الكلوروبلاست
ناتج التفاعل الاول هو Oxaloacetate	ناتج التفاعل الاول هو acide Phosphoglycérique
تستطيع القيام بعملية التمثيل الضوئي بفعالية في تراكيز منخفضة من CO_2	لا تستطيع القيام بعملية التمثيل الضوئي بفعالية في تراكيز منخفضة من CO_2
تستطيع القيام بعملية التمثيل الضوئي بفعالية عالية في الشدة العالية للضوء	لا تستطيع القيام بعملية التمثيل الضوئي بفعالية عالية في الشدة العالية للضوء
تستطيع القيام بعملية التمثيل الضوئي بفعالية عالية في دراجات الحرارة العالية	لا تستطيع القيام بعملية التمثيل الضوئي بفعالية عالية في دراجات الحرارة العالية
تستطيع العيش في ظروف قلت الماء	لا تستطيع العيش في ظروف قلت الماء
عملية التمثيل الضوئي لا تتأثر بوجود الاكسيجين	عملية التمثيل الضوئي تتثبط بوجود الاكسيجين
اغلب نباتاتها تعيش في المناطق شبه الاستوائية كالذرة وقصب السكر	اغلب نباتاتها تعيش في المنطق المعتدلة
عملية التنفس الضوئي Photorespiration فيها منخفضة	عملية التنفس الضوئي Photorespiration فيها عالية

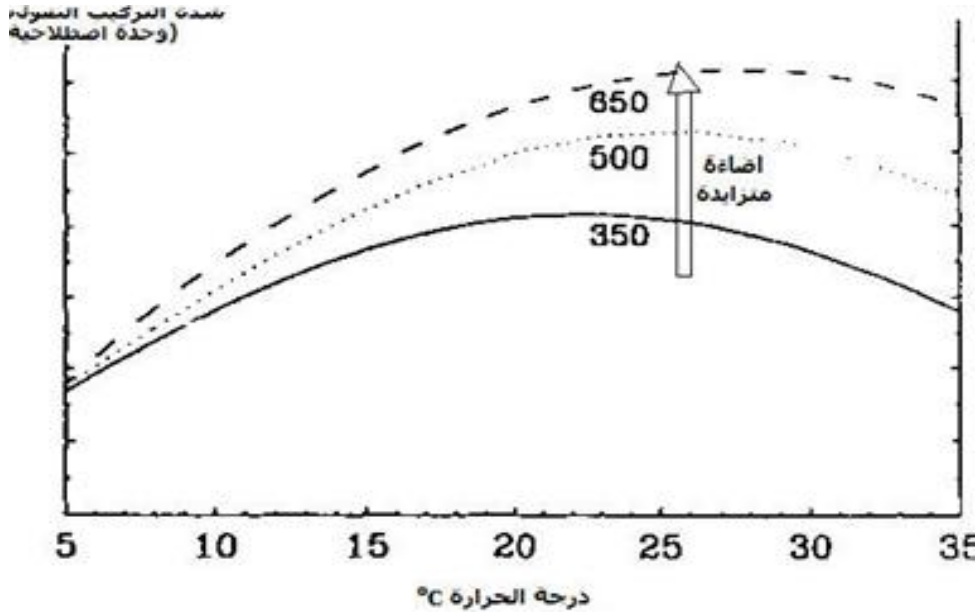
5.1.1. العوامل المؤثرة على التمثيل الضوئي:

1- الإضاءة:

تزداد سرعة عملية التمثيل الضوئي بزيادة كمية الضوء، شدة الاضاءة اليومية التي يستطيع فيها النبات أن يبني السكر اللازم لحياته تسمى شدة الإضاءة الحرجة، وتختلف النباتات في معدل التمثيل الضوئي وشدة الإضاءة حسب البيئات التي تعيش فيها الى نباتات محبة للضوء ونباتات الظل، كما ان نوعية الاضاءة لها تأثير في معدل التمثيل الضوئي فقد وجد ان الضوء الاحمر والأزرق هما الاساسيان في التفاعلات الضوئية، وتعتبر شدة الاضاءة تحت الظروف الطبيعية هي العامل المحدد في هذه العملية عندما تكون العوامل الاخرى مثالية، كما ان الضوء ينشط بعض انزيمات دورة CALVIN مثل انزيم Ribulose diphosphate carboxylase.

2- الحرارة:

تؤثر درجات الحرارة بصورة واضحة في عملية التمثيل الضوئي، فدرجات تحت الصفر تؤدي الى تجمد الماء في داخل المسافات البينية ومنع دخول غاز CO_2 وبالتالي خفض معدل التمثيل الضوئي، أما درجات الحرارة العالية فتؤثر سلبيا على نشاط انزيمات تفاعلات الظلام (ولا تؤثر في تفاعلات المرحلة الضوئية) مسببة خفض معدل التمثيل الضوئى، ويتراوح المجال الحراري لهذه التفاعلات ما بين 2 - 3م° في حدود الحرارة الفيزيولوجية و ما بين 5 - 20م° عند اغلبية الباتات حيث ينخفض معدل التمثيل الضوئى او يتوقف عندما تنخفض او ترتفع درجة الحرارة عن هذا المجال.

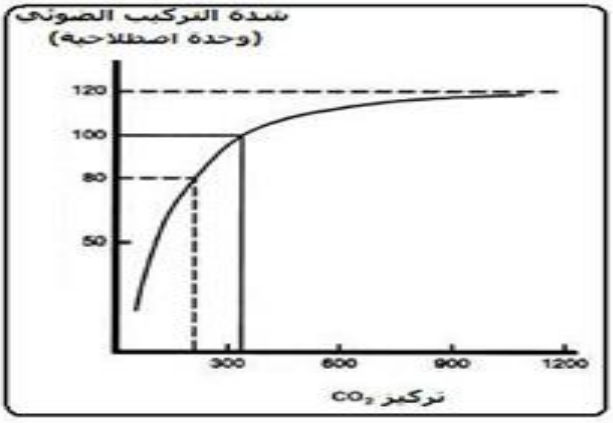


الشكل 6: تأثير الحرارة على شدة التمثيل الضوئى

3- تركيز CO_2:

تبلغ نسبة CO_2 في الهواء الجوي 0.03 % وجد أن زيادة تركيز CO_2 في الهواء المحيط بالنبات يؤدي الى زيادة معدل التمثيل الضوئى أعلى الى أن يصل تركيزه الى 0.15 %، وينقص معدل التمثيل الضوئي سريعا عند تركيز أعلى من هذا المستوى (4 %) ويعزى ذلك لحدوث التأثير السام للغاز على البروتوبلازم.

تؤثر كل من عملية انتشار غاز CO_2 وتركيزه في معدل عملية التمثيل الضوئي، فقد لوحظ أن انتشار الغاز داخل أنسجة الورقة من خلال الثغور يتأثر بسعة الثغر فهو يتناسب طرديا مع قطر الثغر.



الشكل 7: تأثير تركيز CO_2 على شدة التمثيل الضوئى

4- تركيز الاوكسجين:

تبلغ نسبة الأكسوجين فى الهواء الجوى حوالي 21% ولقد وجد أن نقص تركيز الأوكسجين في الهواء الجوي ذو تأثير مشجع على عملية التمثيل الضوئى بينما زيادة تركيزه عن هذا الحد يكون ذو أثر مثبط وذلك لأنه يعمل على:

1- التنافس مع CO_2 على H_2 وبالتالي يقلل فرص إختزال CO_2 مما يثبط التمثيل الضوئي .

2- أكسدة Rudip المستقبل لغاز CO_2 ليحوله الى مركب آخر مما يقلل كفاءة التمثيل الضوئي.

3- التأثير السلبي على نشاط إنزيم Ribulose diphosphate carboxylase

5- الماء:

دلت الأبحاث أن كمية الماء اللازمة لاستمرار عملية التمثيل الضوئي تقدر بحوالي 1% فقط من جملة الماء الممتص بواسطة النبات، كما لوحظ أن للماء تأثير على عملية التمثيل الضوئي فعند حصول الجفاف الشديد تغلق الثغور وينخفض دخول غاز CO_2 وبالتالي ينخفض التمثيل الضوئي، كما أن الجفاف الشديد يؤدي الى سحب الماء من البروتوبلازم وهذا بدوره يؤثر سليبا في نشاط الانزيمات في الخلية ومنها انزيمات التمثيل الضوئي.

6- العناصر الغذائية:

نقص بعض العناصر الغذائية كالنيتروجين والمغنيزيوم والبوتاسيوم والفوسفور يؤدي إلى انخفاض معدل التمثيل الضوئي لكون تلك العناصر قد تشترك في بناء الكلوروفيل a و b كما في النتروجين والمفنيزيوم، أو تلعب دور العوامل المساعدة لبعض الإنزيمات الخاصة بتفاعلات الظلام، أو ضرورة وجودها بكميات قليلة مثل الكلور فقد وجد أنه يؤثر على نقل الالكترونات من الماء إلى الكلوروفيل.

7- عمر الورقة:

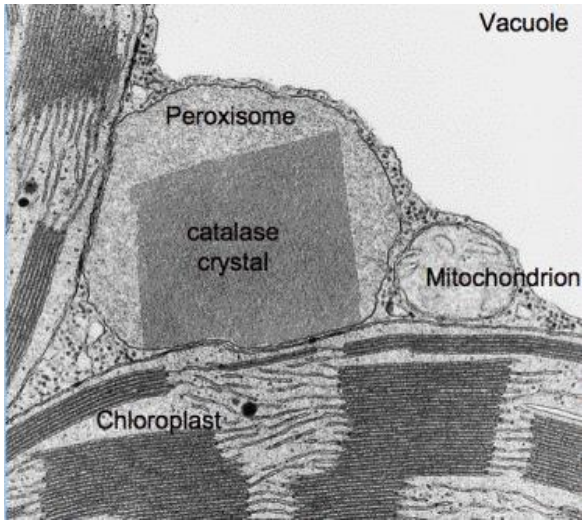
الأوراق البالغة هي الأوراق الأكثر كفاءة في عملية التمثيل الضوئي أما الأوراق الحديثة والأوراق التي وصلت الى موحلة الشيخوخة فإنها تكون ذات كفاءة منخفضة.

2.1. التنفس الضوئي Photorespiration:

المعروف أن الباتات كغيرها من الكائنات الحية تقوم بالتنفس الخلوي، وهي عملية تكسير المواد العضوية في السيتوبلام والميتوكوندري لتحرير الطاقة الازمة لمختلف النشاطات على هيأة ATP، وكذلك توفير مركبات وسطية وتستغل الاكسيجين وتطلق CO_2، وتتميز النباتات الخضراء بعملية التمثيل الضوئي اذ تستغل الطاقة الشمسية في بناء مواد سكرية عن طريق ادخال CO_2 الجوي داخل البلاستيدات الخضراء وينجم عنها اطلاق O_2 كناتج ثانوي لتحلل الماء ومواد سكرية في عملية التنفس الضوئي.

ولقد تبين من خلال هذه الدراسة ان معدل تصاعد الـ O_2 في عملية التمثيل الضوئي اكبر من معدل استهلاكه في عملية التنفس في الظلام بحوالي 100 مرة، ولكن تحت ظروف الإضاءة تستهلك النباتات O_2 و يتصاعد CO_2 بشكل ملحوظ مقارنة باستهلاكه في الظلام في عملية التنفس الخلوي.

ومع تقدم الدراسات تبين أن أحد المكونات الناتجة عن عملية التمثيل الضوئي يؤكسد مرة اخرى وينطلق CO_2، من هنا عرفت الظاهرة بالتنفس الضوئي Photorespiration تمييزا عن التنفس الخلوي Respiration إذ الاخير يتم في الظلام والإضاءة بينما الاول يتم في الإضاءة فقط.



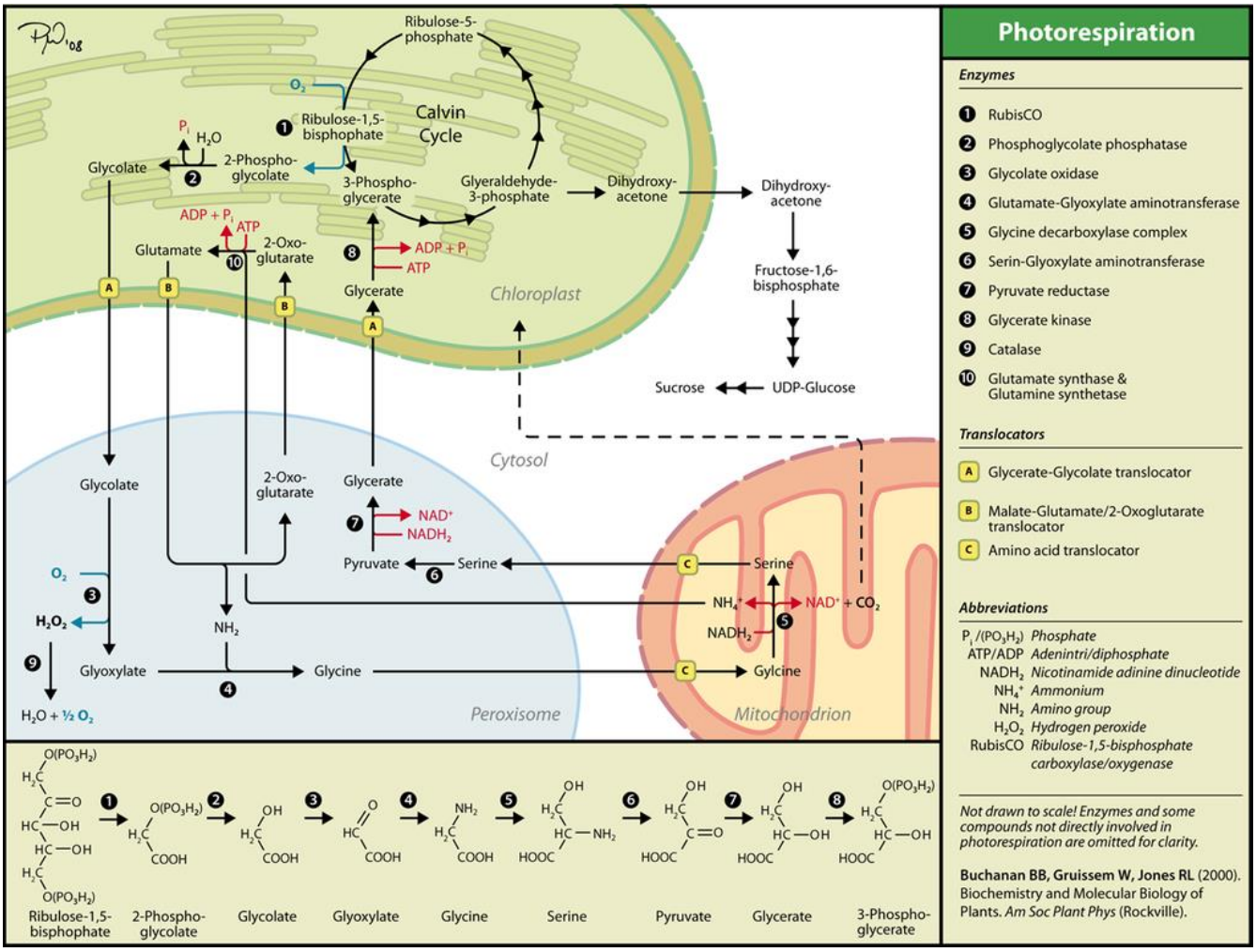
اول الملاحظات التي ادت الى إطلاق هذه التسمية على هذه الظاهرة رغم انها لا تعتبر ظاهرة تنفس حقيقية ملاحظة العالم الامريكي DECKER الذي بين انه عند تعريض الاوراق الى الإضاءة ثم الظلام يزداد معدل تصاعد CO_2 زيادة كبيرة وان هذه الزيادة تعتمد على استهلاك الأكسيجين وتتناسب مع شدة الإضاءة وهذا ما جعل هذا العالم يطلق اسم التنفس الضوئي على هذه الظاهرة.

الشكل 8: صورة فوتوغرافية بالمجهر الالكتروني النفاذ (MET) تظهر تقارب العضيات الثلاثة المسؤولة عن التنفس الضوئي

1.2.1. خصائص التنفس الضوئي:

التنفس الضوئي يشتمل على استهلاك الأكسيجين وانطلاق CO_2 في عملية تعتمد على الإضاءة، وبمقارنة بسيطة تبدو هذه العملية وكأنها عكس التمثيل الضوئي:

وللتعرف على المركبات الاساسية لهذه الظاهرة استخدم LORIMER et al (1973) نظائر من $^{18}O_2$ حيث اتضح ان اول مركب ثابت يظهر فيه الأكسيجين هو Phosphoglycolate ثم acide Glycine ثم acide Serine ثم المركب الوسطي في حلقة CALVIN (APG) acide Phosphoglycérique، وبتقدم الدراسات تبين ان Phosphoglycolate يتكون من اكسدة مركب RUBP ، والشكل التالي يوضح المسارات في هذه العملية



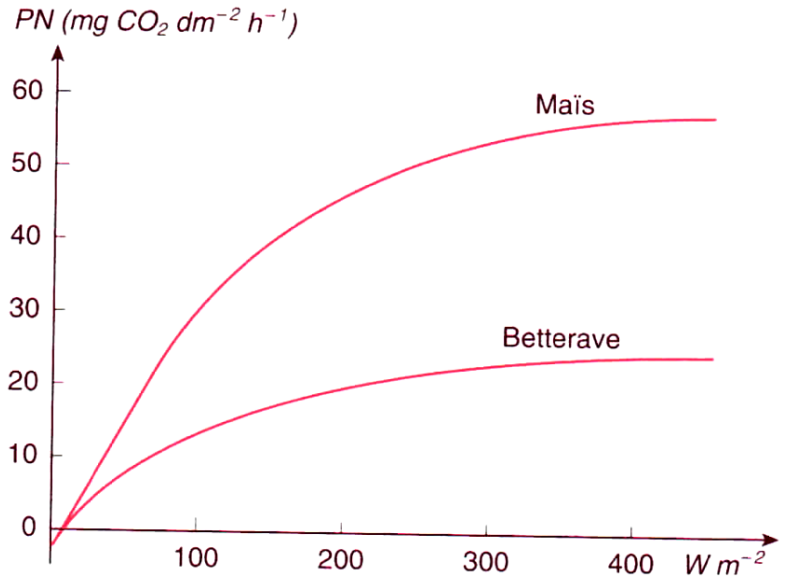
الشكل 9: مختلف المسارات في التنفس الضوئي

الإنزيم المسؤول عن هذه العملية هو إنزيم RubisCO حيث انه يقوم بعمليتين: اضافة CO_2 (Carboxylase) أو اضافة الأكسيجين (Oxygénase) لمركب RUBP حيث انهما يتواجدان بتركيز معين في حيز التفاعل مع RUBP، أي ان الأكسيجين يتنافس مع CO_2 لذلك يطلق على الانزيم Carboxylase او Oxygénase حسب مادة التفاعل، وحتى تتم العملية الاولى لابد من اتحاد CO_2 حتى يكون الانزيم نشطا وبالطبع يتنافس مع الأكسيجين على موقع التنشيط حسب الظروف السائدة (حرارة ، ph ،...)، ففي الجو الطبيعي حيث تركيز CO_2 يقدر بحوالي 10 ميكرو مول والأكسيجين 250 ميكرو مول يكون معدل تفاعل اختزال CO_2 (التمثيل الضوئي) اكبر من معدل اختزال تفاعل الأكسيجين (التنفس الضوئي) بحوالي 4 الى 5 مرات وهذا يلاحظ عند النباتات ثلاثية الكربون مقارنة بالنباتات رباعية الكربون و النباتات العصيرية التي اعطت قيما منخفضة تقارب الصفر وهذا راجع الى اختلاف عملية اختزال CO_2.

2.2.1. العوامل المؤثرة في التنفس الضوئي:

1- تركيز CO_2 والأكسيجين:

زيادة تركيز CO_2 يزيد من معدل التمثيل الضوئي وتخفض من معدل التنفس الضوئي (تستغل هذه الظاهرة في البيوت الزجاجية) من جهة اخرى تخفيض تركيز الأكسيجين الى 2% بدلا من 21% يؤدي الى انخفاض معدل التنفس الضوئي الى الصفر (FOTER, 1984)، بينما زيادة الأكسيجين يؤدي الى زيادة معدل التنفس الضوئي عكس التنفس الخلوي الذي يحتاج الى تركيز منخفض من الأكسيجين.



et de l'éclairement sur la photosynthèse nette d'une plante C4 (Maïs) et C3 (Betterave).
La photorespiration de la plante C3, stimulée par la lumière, diminue l'effet positif de l'éclairement (d'après CHARTIER et BÉTHENOD, 1976).

الشكل 10: تأثير الإضاءة على التركيب الضوئي لنبات C4 (الذرة) واخر C3 (البنجر)

2- الحرارة:

زيادة درجة الحرارة الى حد معين تزيد معدل التنفس الضوئي، لكن هناك تأثير آخر للحرارة في مواد التفاعل، فالمعروف ان ذوبان CO_2 والأكسيجين في الماء ينخفض بارتفاع درجة الحرارة لكن ذوبان CO_2 ينخفض بمعدل اكبر من ذوبان الأكسيجين، وبالتالي يزداد معدل التنفس الضوئي زيادة ملحوظة بزيادة درجة الحرارة.

3- الـ pH:

يؤثر الـ pH على نشاط الاكسدة حيث ان زيادة الـ pH يزيد من معدل الاكسدة وقد تبين ان الـ pH الامثل للأكسيجين كمادة تفاعل هو 9.2 بينما الـ pH الامثل لـ CO_2 كمادة تفاعل هو 7.8 (BECK, 1977).

3.1. التنفس Respiration:

تعد عملية التنفس عملية أكسدة واختزال، وفي هذه العملية تتم أكسدة المركبات العضوية الكربوهيدراتية كالنشا والسكروز وغيرها فضلا عن الدهون والأحماض العضوية والبروتينات، يعد سكر glycose المادة الأساسية في عملية التنفس ويمكن كتابة معادلة التنفس بالصيغة التالية:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 675\ K.Cal$$

عملية التنفس تتضمن عدة عمليات يمكن إيجازها بالتالي:

1. امتصاص الأوكسجين.
2. تحويل الكربوهيدرات المعقدة الى ثاني أكسيد الكربون والماء (أكسدة المواد الغذائية المخزنة أكسدة تامة).
3. تحرر الطاقة التي يستخدم جزء منها في إنجاز العمليات الحيوية والباقي يفقد على شكل حرارة.
4. تكوين مركبات وسطية تقوم بأدوار مختلفة.

هذا النوع من التنفس والذي يشترك فيه الأوكسجين بشكل أساسي لغرض الأكسدة النهائية وتكوين ثاني أكسيد الكربون والماء يسمى التنفس الهوائي Respiration Aerobique، وهو الشائع في النباتات والحيوانات والفطريات.

بعض أنواع الكائنات الحية كالخمائر تستطيع أكسدة المركبات الكربوهيدراتية بدون استخدام الأوكسجين (تنفس لا هوائي Respiration Anaerobique)، في هذه الحالة الأكسدة لا تكون تامة وإنما جزئية ويتكون نتيجة تلك الأكسدة الكحول الإيثيلي بدلا من الماء، هذا النوع من التنفس نادر الحدوث في النباتات الراقية، يمكن التعبير عن التنفس اللاهوائي بالمعادلة التالية:

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2CO_2 + 2C_2H_5OH + Energie$$

أما التنفس في البكتيريا فإنه يحدث بطريقة أخرى حيث تتحصل البكتريا على الطاقة اللازمة للعمليات الحيوية نتيجة أكسدتها لبعض المواد غير العضوية فمثلا بكتيريا *Nitrosomonas* تستطيع استخدام الأوكسجين لأكسدة الأمونيا الى نتريت كما في المعادلة:

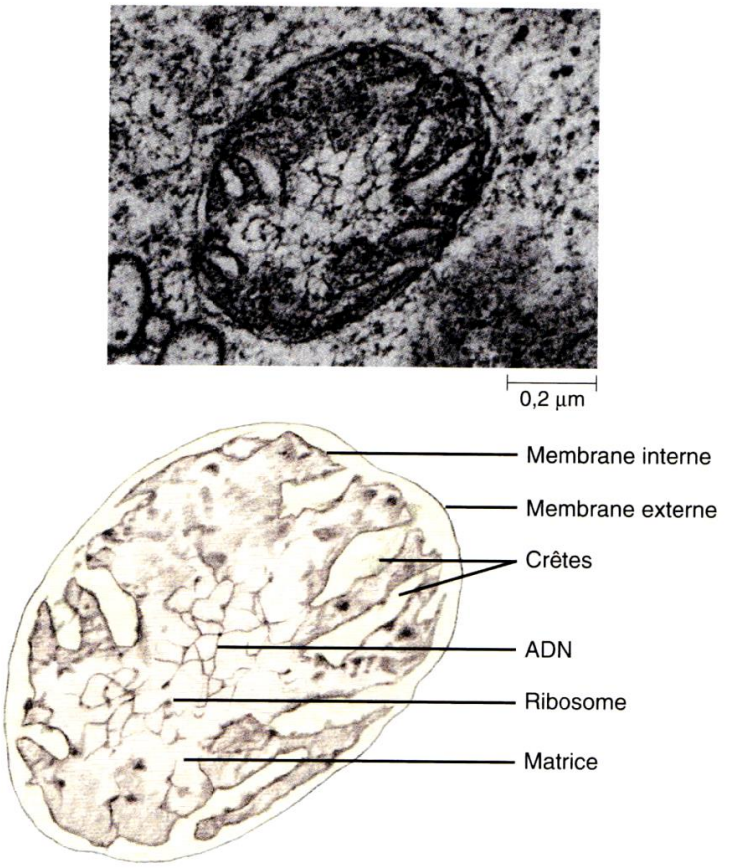
$$2NH_3 + 3O_2 \longrightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + Energie$$

1.3.1. الميتوكوندري:

ميتوكندري عضيات خلوية حية موجودة في سيتوبلازم جميع الخلايا حقيقية النواة سواء الحيوانية أو النباتية، و تبدو في الغالب على هيئة حبيبات عصوية، تتواجد الميتوكندري في الخلايا النشيطة بأعداد أكبر من الخلايا المسنة مما يدل على أهميتها في نشاط الخلية حيث توصف بأنها بيت الطاقة، والدور الأساسي لها هو استخلاص الطاقة المخزنة في المواد الغذائية.

تختلف أعداد الميتوكندري في الخلايا المختلفة، وتحتوي الخلايا النباتية أعداداً أقل من الخلايا الحيوانية، وقد تنعدم الميتوكندري في بعض الخلايا مثل كريات الدم الحمراء في الثدييات، وكذلك يختلف عدد الميتوكندري تبعاً لنوع الخلايا ووظائفها، وهي متعددة الأشكال فقد تكون على هيئة قضبان أو خيوط دقيقة أو حبيبات صغيرة أو بيضوية، تنتشر الميتوكندري في أنحاء سيتوبلازم الخلية وقد تتوزع بشكل غير متجانس.

تحاط الميتوكندري من الخارج بغشائين لهما تقريباً نفس تركيب غشاء الخلية، أحدهما غشاء خارجي أملس والأخر غشاء داخلي و يفصل بينهما فراغ الغشاء الداخلي يمتد داخل تجويف الميتوكندري على هيئة زوائد تعرف بالأعراف الهدف منها زيادة مساحة السطح، ويحتوي تجويف الميتوكندريا على سائل شبه متجانس يعرف بالسائل الحشوي ويحتوي على العديد من الإنزيمات والمواد البروتينية والدهنية والكربوهيدراتية والأحماض النووية.



الشكل 11: متوكوندريا لنبات السبانخ (*Spinacea olererea*)

2.3.1. آلية التنفس:

تشتمل عملية التنفس وتحرير الطاقة من المركبات الكربوهيدراتية على ثلاث مراحل رئيسية:

1. التحلل السكري Glycolyse.
2. دورة كريبس Cycle de Krebs
3. سلسلة نقل الطاقة.

1- التحلل السكري Glycolyse:

وهي عملية تحليل المواد الكربوهيدراتية مثل الغلوكوز والنشا والسكروز في السيتوبلازم الى مركبات وسطية تنتهي بتكوين حمض البيروفيك Acide pyruvique، وهذه العملية تتم بوجود أو غياب الأوكسجين، إن جزيء واحد من السكر السداسي (الغلوكوز أو الفراكوز) ينتج جزيئين من حمض البيروفيك، تتم عملية التحلل السكري في كافة الكائنات الحية سواء بدائية النواة أو حقيقية النواة.

2- دورة كريبس Cycle de Krebs:

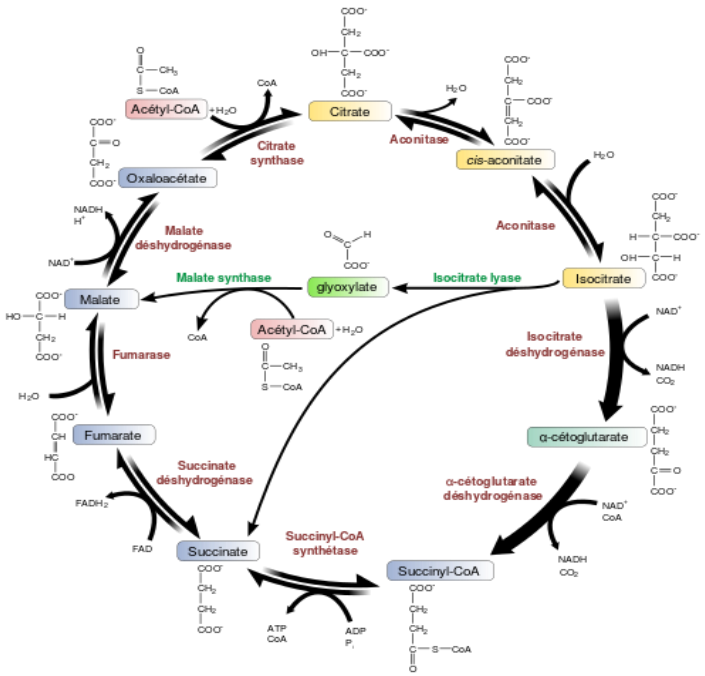
وهي المرحلة الثانية من مراحل التنفس الهوائي والتي تسمى دورة الحمض الثلاثي الكربوكسيل Cycle Acide Tricarboxylique أو دورة كريبس Cycle de Krebs نسبة لمكتشفها، الذي افترض سلسلة التفاعلات الدورية في عملية تحليل البيروفات هوائيا، كما سميت بدورة حمض الستريك Cycle Acide Citrique نسبة الى الحمض العضوي الأول المتكون بعد دخول حمض البيروفيك الى داخل الميتوكوندري.

إن حصيلة أكسدة البيروفات في دورة كريبس هي:

1. إنتاج ثلاث جزيئات من CO_2.
2. خزن معظم الطاقة الحرة بشكل 4 جزيئات من NADH (Nicotinamide adenine dinucleotide hydrogen) او جزيء

واحد من $FADH_2$ (Flavin adenine dinucleotide hydrogen).

3. إنتاج جزيء واحد من ATP.

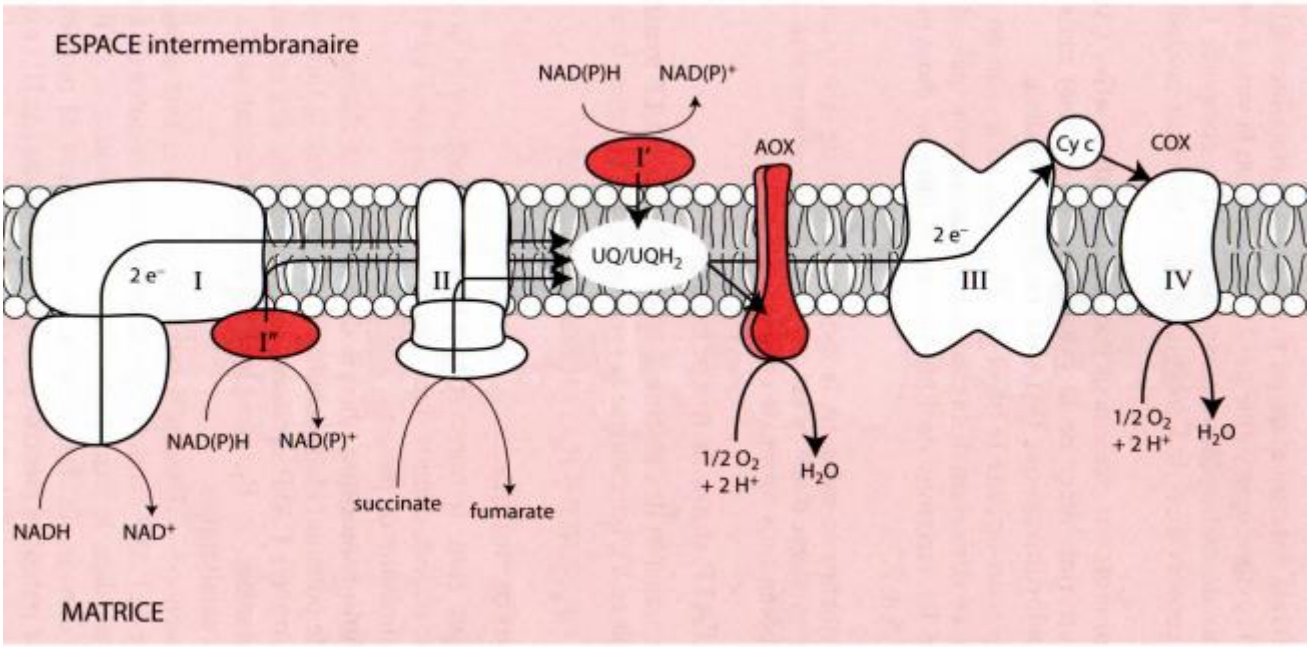


الشكل 12: حلقة Krebs

3ـ سلسلة نقل الطاقة:

إن الالكترونات المنزوعة من مواد التفاعل خلال عملية التحلل السكري ودورة كريبس تنقل من المرافقات الإنزيمية NADH و $FADH_2$ المرتبطة مع إنزيمات تلك التفاعلات الى نظام نقل الكتروني موجود على الميتوكوندري، وقد سمي هذا النظام بنظام السيتوكروم Cytochrome.

من أهم نواقل الالكترونات في هذا النظام Ubiquinone الذي يشابه الناقل الإلكتروني Plastoquinone في التمثيل الضوئي، كما تشتمل منظومة النقل Cytochrome a و Cytochrome c.



الشكل 13: سلسلة نقل الطاقة

3.3.1. العوامل المؤثرة على عملية التنفس:

1- تركيز O_2:

يزداد معدل التنفس بزيادة تركيز الاكسيجين ولذلك فإن نقص الاكسيجين يسبب انخفاض معدل التنفس، وعلى العموم فإن التنفس الهوائي يتطلب وجود الاكسيجين أي في حالة غياب الاكسيجين فإن التنفس يكون لا هوائيا، ويختلف تأثير تركيز الاوكسجين في سرعة التنفس حسب نوع الانسجة، فقد وجد أن معامل التنفس لا يتأثر عند خفض تركيز الاوكسجين الى 9%، غير أن خفض التركيز الى 5% أو أقل أدى الى انخفاض معامل التنفس لمعظم النباتات، وعلى العموم فان سرعة التنفس تنخفض كلما قل تركيز الاوكسجين عن 20%.

2- تركيز CO_2:

يختلف تأثير تركيز CO_2 في عملية التنفس باختلاف نوع النسيج وفترة التعريض، ويعتقد ان زيادة تركيز CO_2 قد يثبط عملية التنفس، حيث ان زيادة تركيز CO_2 في الانسجة النباتية قد يسبب غلق الثغور ومن ثم التأثير على تبادل الغازات وبالتالي تثبيط التنفس.

3- تركيز مادة التنفس:

تؤدي زيادة تركيز المادة الغذائية الذائبة في الخلايا الى زيادة معدل التنفس حتى درجة معينة بعدها تصبح العملية محددة بعامل آخر، فقد لوحظ زيادة تنفس النباتات الخضراء في الظلام عند تعرضها للضوء لمدة كافية وذلك لقيام الأوراق بعملية التمثيل الضوئي التي تؤدي بدورها الى زيادة محتوى الأوراق من السكر، أما إذا ما تركت النباتات لفترة أطول في الظلام فإن سرعة تنفسها تنخفض مع الزمن وإذا استمر تعريض النبات للظلام لفترة أطول فإن سرعة التنفس تبدأ بعد فترة بالزيادة مرة أخرى (الانخفاض الأول كان بسبب نفاذ الكربوهيدرات أما الزيادة الثانية فكانت بسبب لجوء النبات الى استخدام البروتين كمادة تنفس) لا يلبث أن يعقبه انخفاض في التنفس ينتهي بموت النبات.

4- المحتوى المائي للأنسجة:

يؤثر المحتوى المائي للأنسجة النباتية في سرعة تنفسها، فقد وجد أن سرعة تنفس حبوب القمح عند محتوى الرطوبة 12% تكون منخفضة وعند زيادة المحتوى الرطوبي الى 16% قد سبب زيادة ضئيلة في سرعة التنفس، أما عند زيادة المحتوى الرطوبي عن 16- 17% فإن سرعة التنفس تزداد بشكل كبير، ويرجع انخفاض التنفس عندما يكون المحتوى المائي للحبوب قليل الى أن معظم الماء الموجود فيها يكون مرتبط وغير جاهز لعمليات التحلل المائي، كما أن المحتوى المائي المنخفض يؤدي الى قلة نفاذية الأغشية الخلوية للأوكسجين وثاني أكسيد الكربون.

5- درجة الحرارة:

تؤثر درجة الحرارة تأثيرا ملحوظا في عملية التنفس، فالنباتات تستجيب لارتفاع درجة الحرارة في عملية التنفس مثلها كمثل أي عمليه حيوية اخرى، فيزداد معدل التنفس بزيادة درجة الحرارة الى حد ما، كذلك فأن انخفاض درجة الحرارة قد يسبب انخفاض في عملية التنفس وذلك بحسب نوع النبات والبيئة التي يعيش فيها.

تؤثر درجات الحرارة العالية التي تفوق 35° م على التنفس بسبب عوامل عديدة منها:

1. تناقص النشاط الانزيمي مع زيادة درجة الحرارة.
2. عدم دخول الاكسيجين بكمية كافية.
3. تراكم $\underline{CO_2}$ الذي بدوره يؤدي الى تثبيط التنفس.

6- الضوء:

تؤثر الضوء في عملية التنفس بطريقة غير مباشرة، ففي الأنسجة غير الخضراء يكون تأثير الضوء في سرعة التنفس محدودا، أما في الأنسجة الخضراء فإن تعرضها الى الضوء ينتج عنه زيادة في سرعة التنفس نتيجة لزيادة إنتاج مادة التنفس (الكربوهيدرات) بفعل التمثيل الضوئي، كما أن زيادة الإضاءة يؤدي الى ارتفاع درجة حرارة الأنسجة والتي تؤدي بدورها الى زيادة سرعة التنفس، فضلاً عن حدوث التنفس الضوئي.