فسيولوجى نبات

المحاضرة الثامنة

التحولات الغذائية (الأيض) فى النبات

إعداد

أ.د/ أحمد لطفى ونس

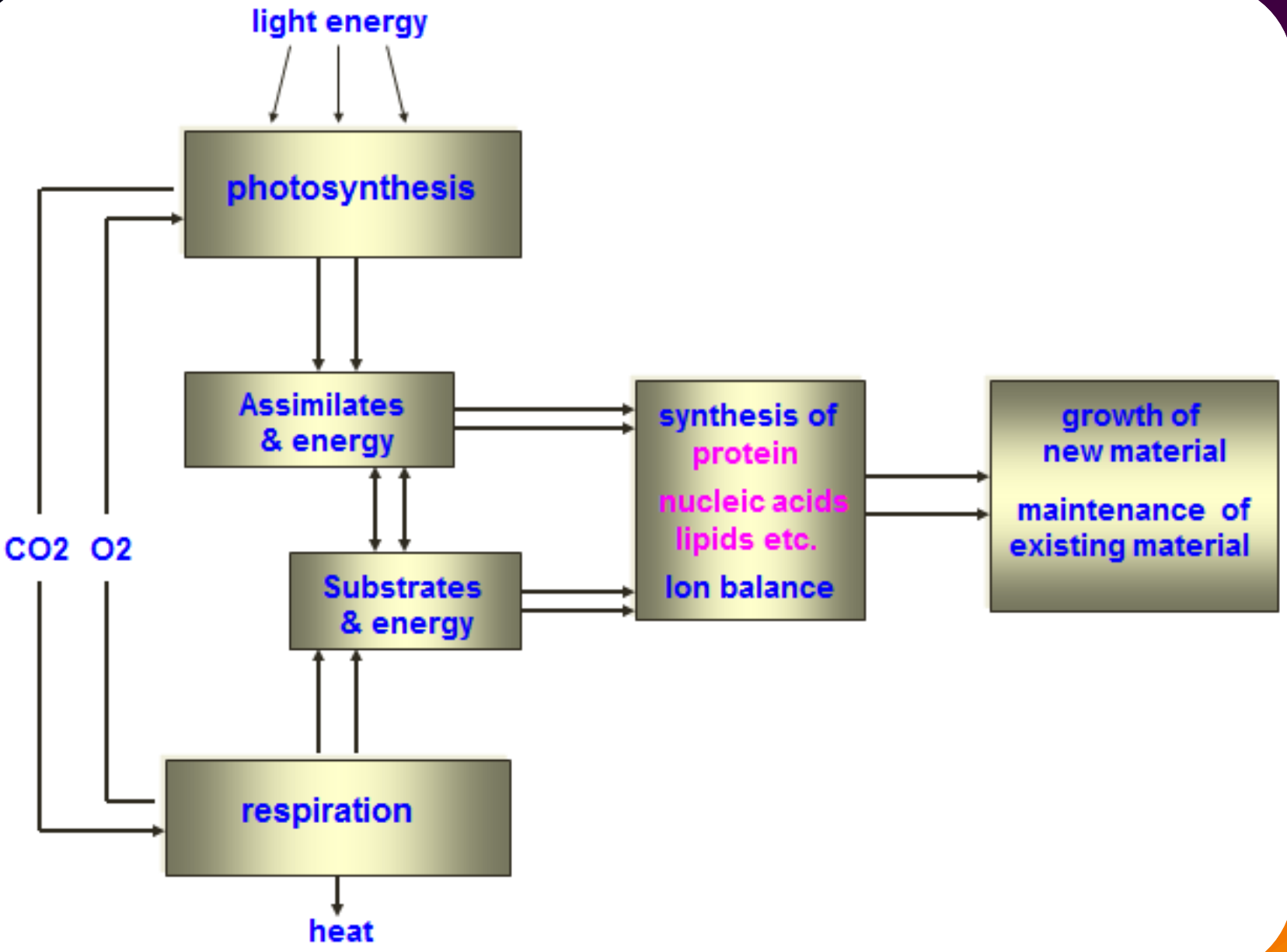
أستاذ النبات وعميد الكلية

التحولات الغذائية فى النبات "الأيض النباتى"

Plant Metabolism

تشتمل عمليات الأيض على نوعين أساسيين من العمليات هما:

- ✓ البناء Anabolism وهى العمليات التى يتم فيها بناء مركبات عضوية معقدة غنية بالطاقة من مواد بسيطة غير عضوية مثل بناء المواد الكربوهيدراتية والبروتينات والدهون.....إلخ ومن أهم عمليات البناء فى النبات هى عملية البناء الضوئى Photosynthesis.
- ✓ الهدم Catabolism وهى عمليات عكس عمليات البناء وفيها يتم تجزئة المركبات المعقدة إلى مركبات أقل تعقيدا أو إلى مكوناتها الأصلية البسيطة ويصحب ذلك انطلاق الطاقة التي كانت مختزنة بجزيئات المركبات المعقدة لاستخدامها فى العمليات الحيوية المختلفة، ومن أهم عمليات الهدم هى عملية التنفس Respiration.

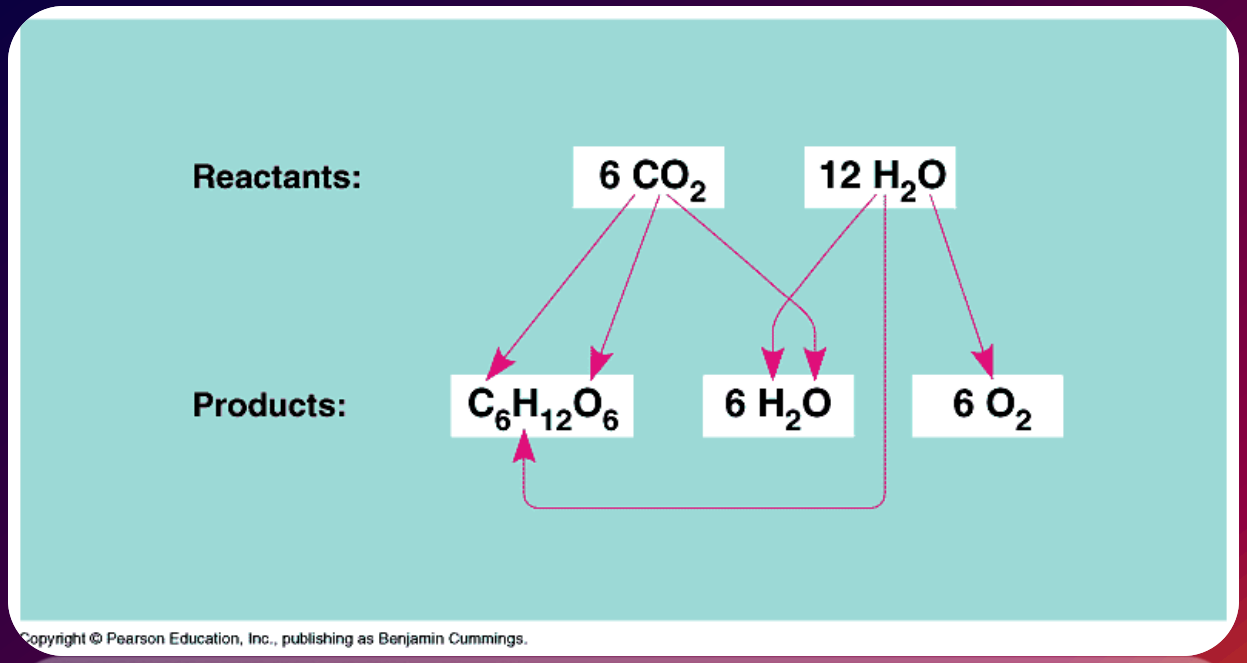


رسم تخطيطى مبسط يوضح علاقة الهدم والبناء بالنمو فى النباتات الراقية

Photosynthesis البناء الضوئى

يعرف البناء الضوئي على أنه عملية تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيماوية تستخدم في بناء المواد الكربوهيدراتية من مكونات أولية هى ثانى أكسيد الكربون والماء، كما يمكن تعريفه أيضا على أنه عملية تحويل ثانى أكسيد الكربون والماء إلى سكريات غنية بالطاقة باستخدام الطاقة الشمسية.

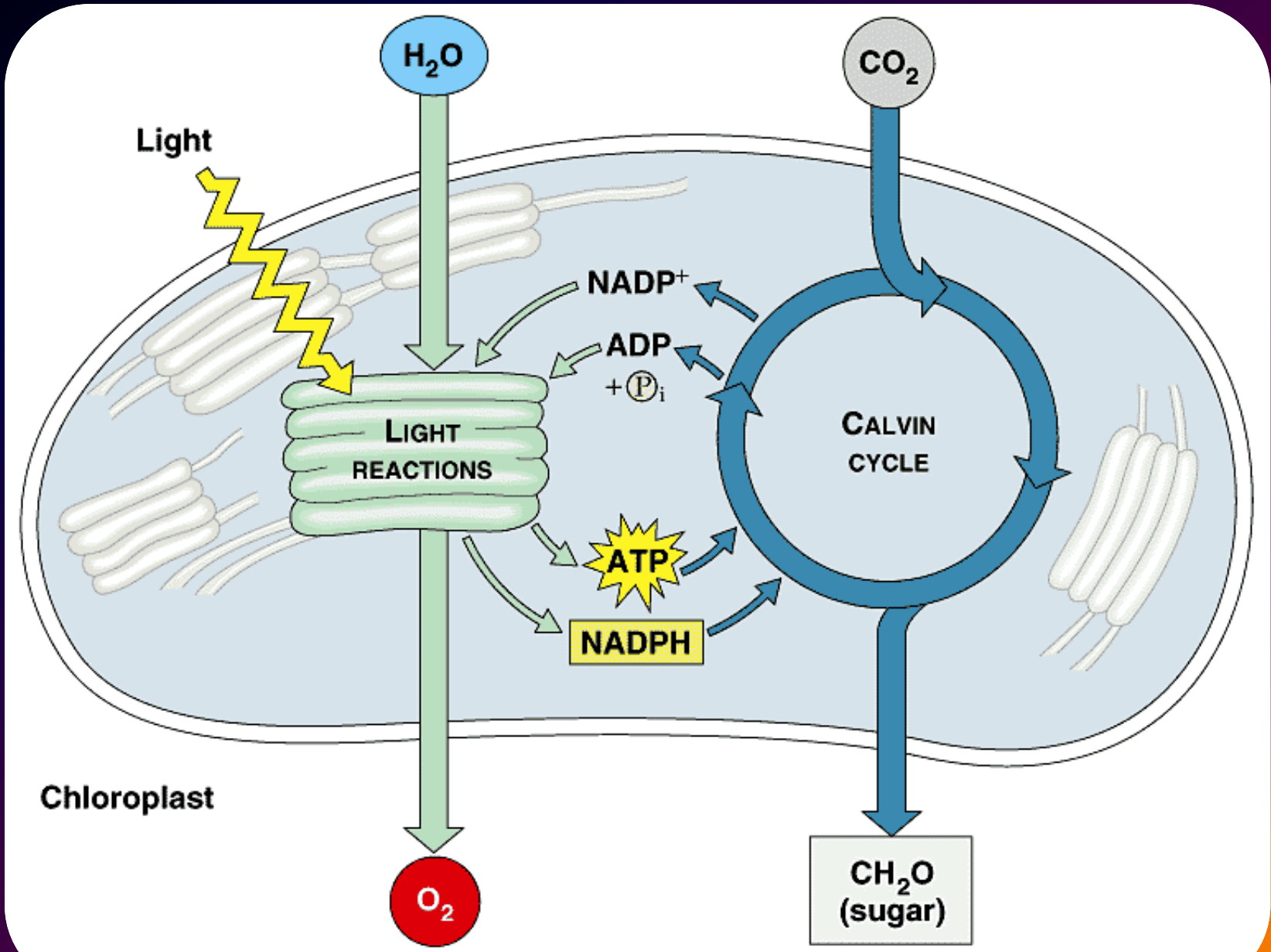
$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

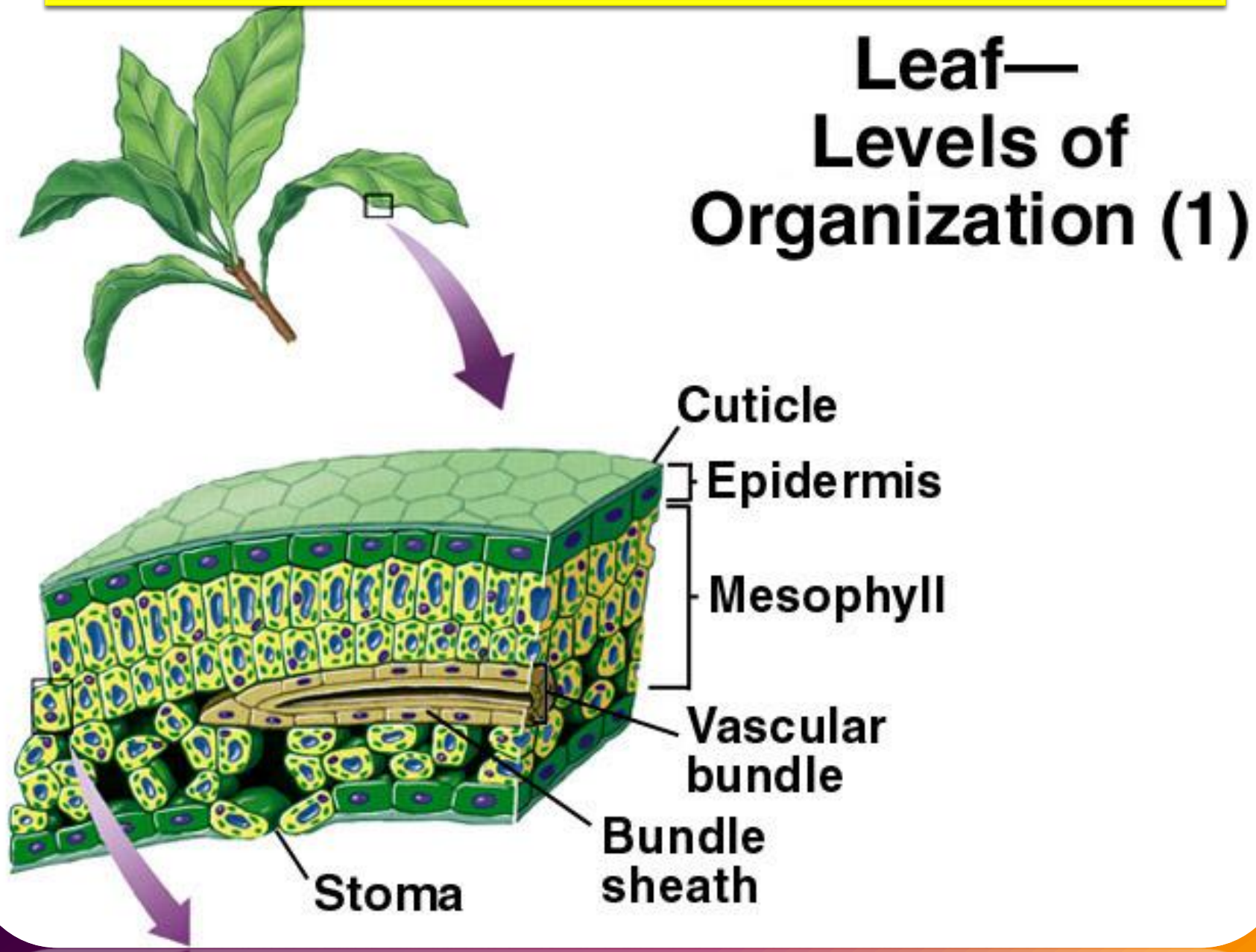
photosynthetic products often stored as starch

Starch = glucose polymer



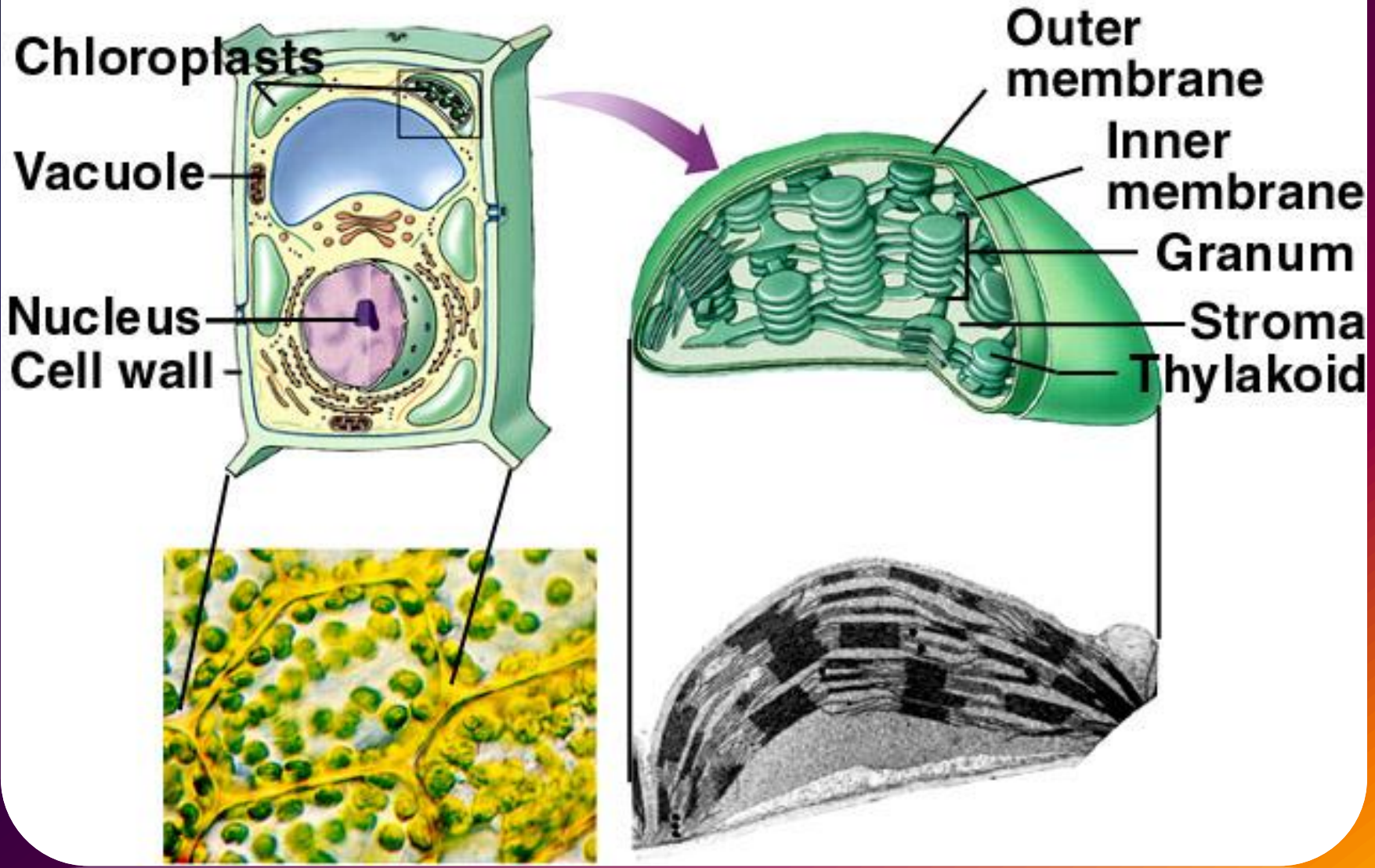
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Structure of photosynthetic apparatus تركيب جهاز البناء الضوئى



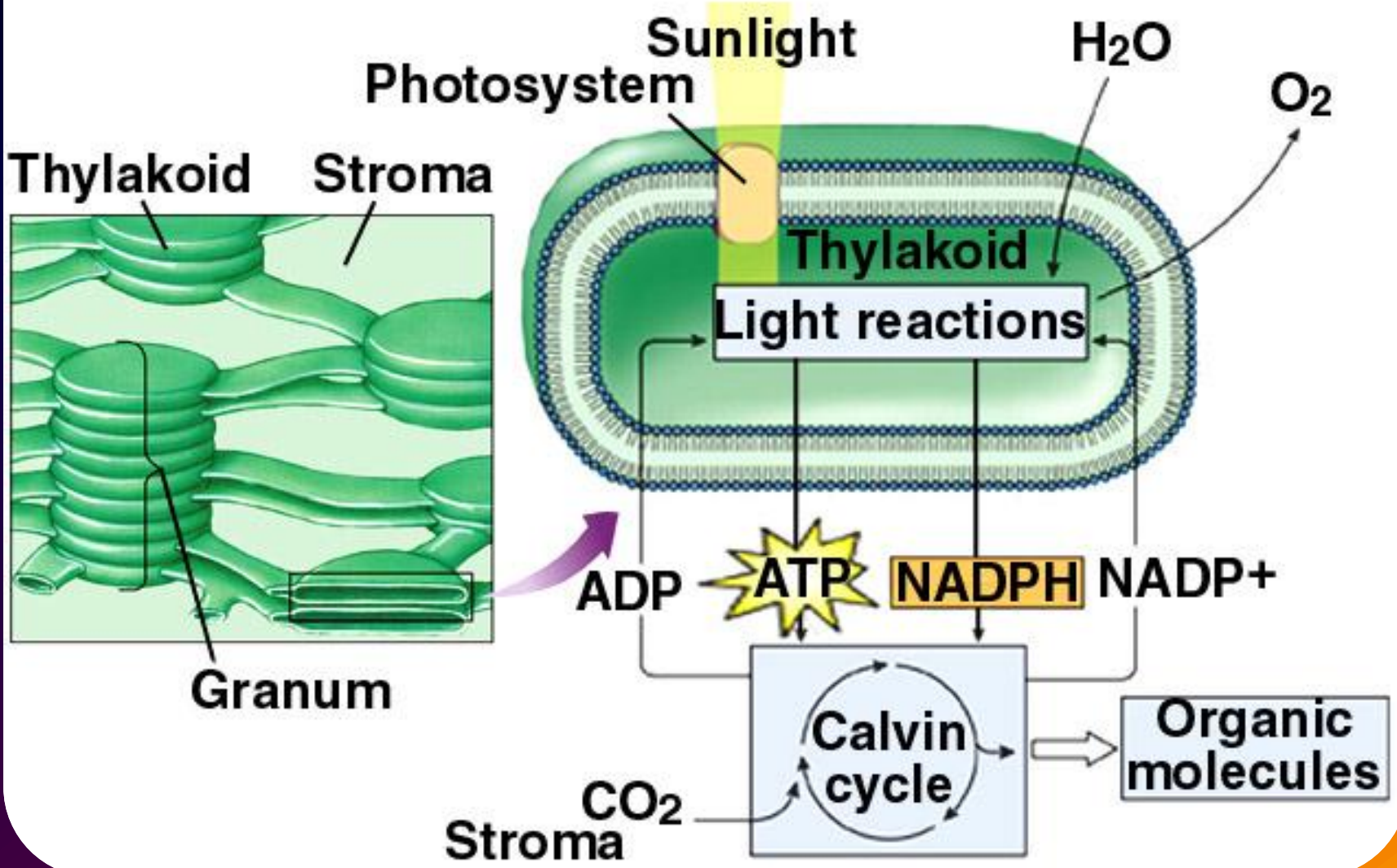
Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

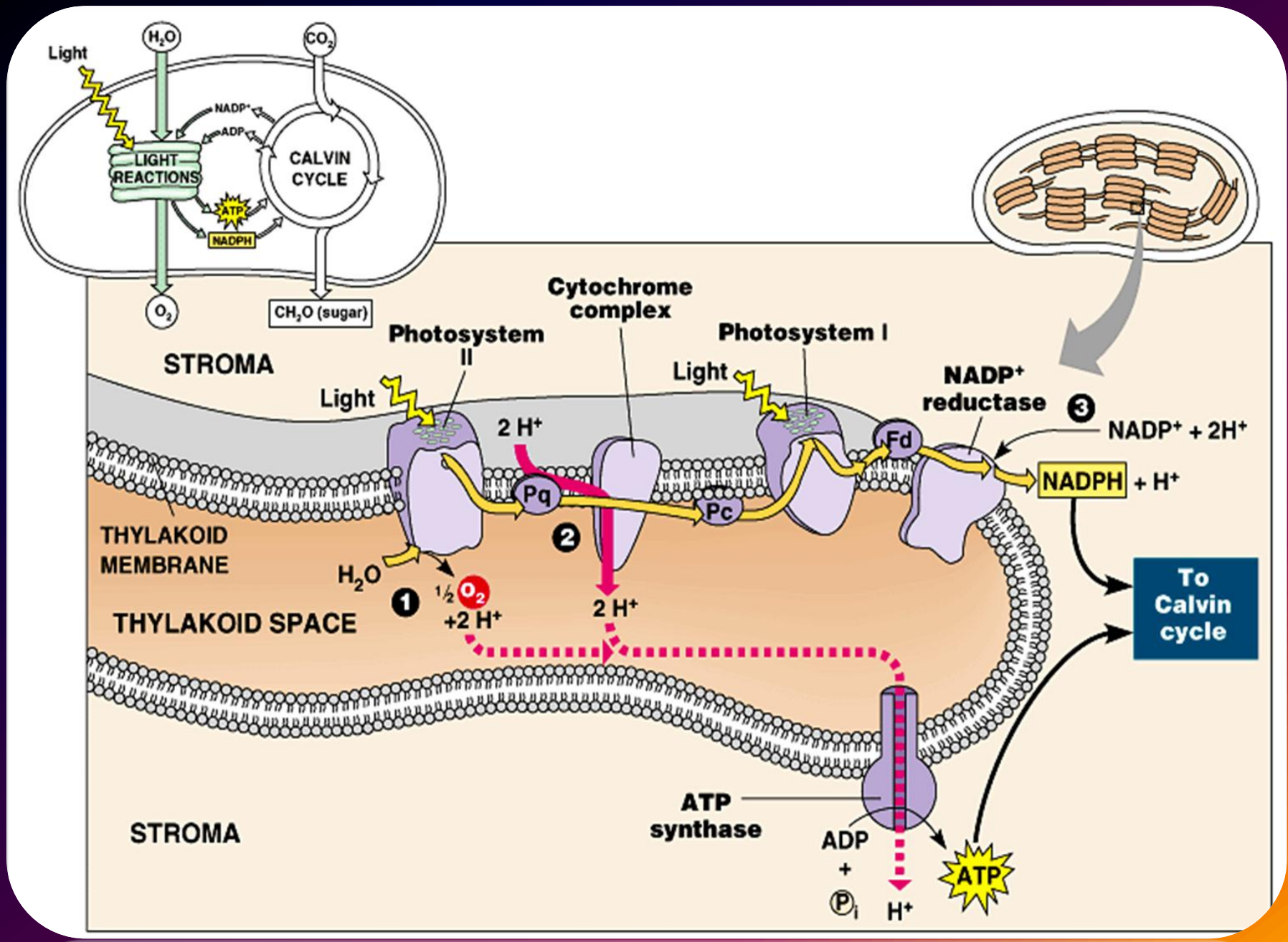
Leaf—Levels of Organization (2)



Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

Leaf—Levels of Organization (3)




Light
H_2O
CO_2
NADP+
ADP
LIGHT REACTIONS
CALVIN CYCLE
ATP
NADPH
O_2
CH_2O (sugar)
STROMA
Photosystem II
Cytochrome complex
Photosystem I
Light
Light
NADP+ reductase
3
NADP+ + 2H+
Fd
NADPH + H+
2 H+
Pq
Pc
2
THYLAKOID MEMBRANE
H_2O
1
$\frac{1}{2}$ O_2 +2 H+
THYLAKOID SPACE
2 H+
To Calvin cycle
ATP synthase
ADP + P_i
H+
ATP
STROMA

صبغات البناء الضوئى Photosynthetic pigments

تقوم النباتات الخضراء عن طريق جهاز التمثيل الضوئى بإمتصاص الطاقة الضوئية (طاقة الشمس) وتحويلها إلى طاقة كيميائية داخل البلاستيدات الخضراء المجهزة بطبقات معقدة من الأغشية التى تحوى صبغات البناء الضوئى ، وتوجد ثلاث مجموعات فقط من الصبغات النباتية تشارك فى البناء الضوئى وهى:

1. الكلوروفيلات Chlorophylls
2. الكاروتينويندات Carotenoids
3. الفيكوبلينات Phycobillins

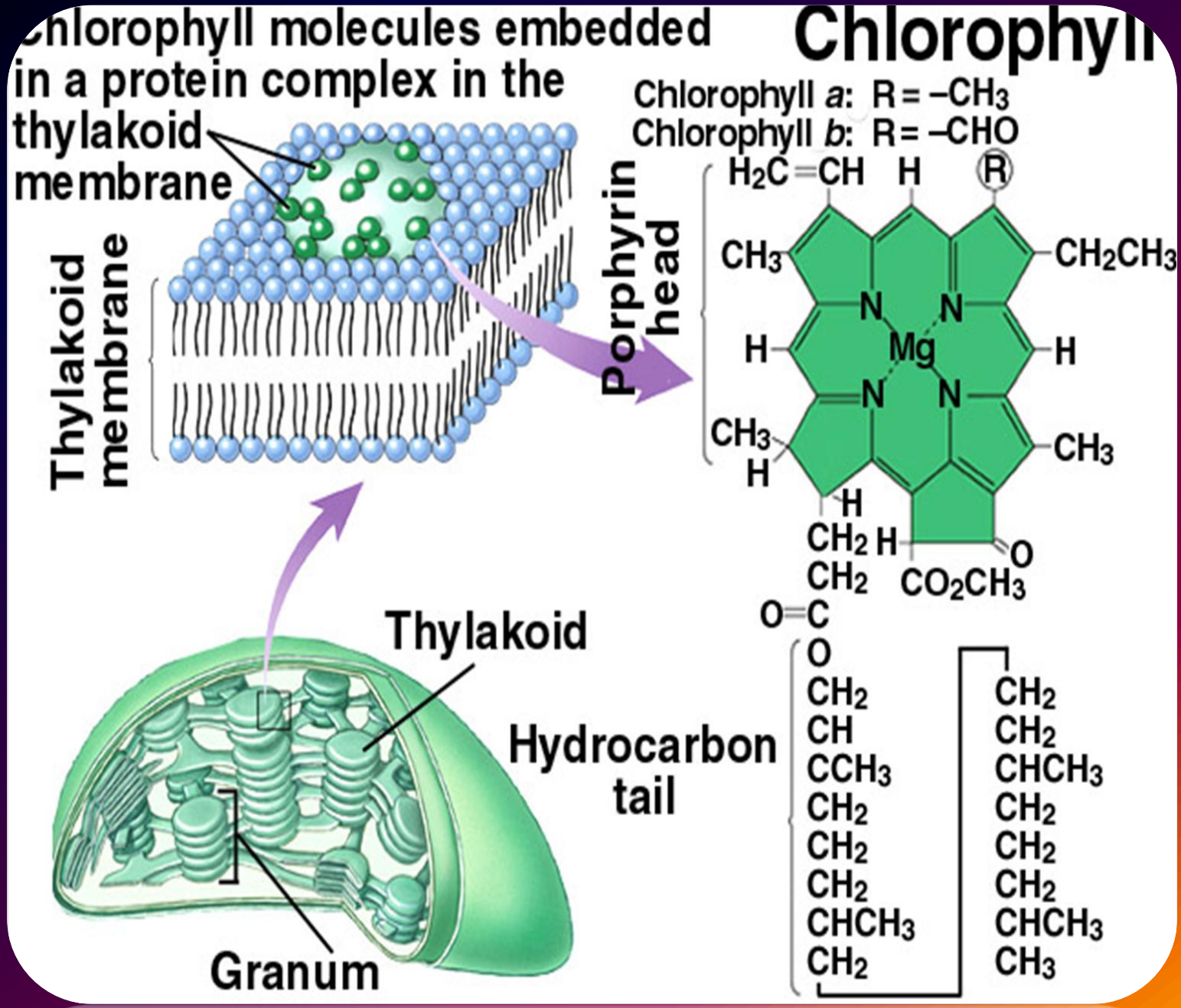
أولا: الصبغة الأساسية (صبغات الكلوروفيلات Chlorophyll pigments)

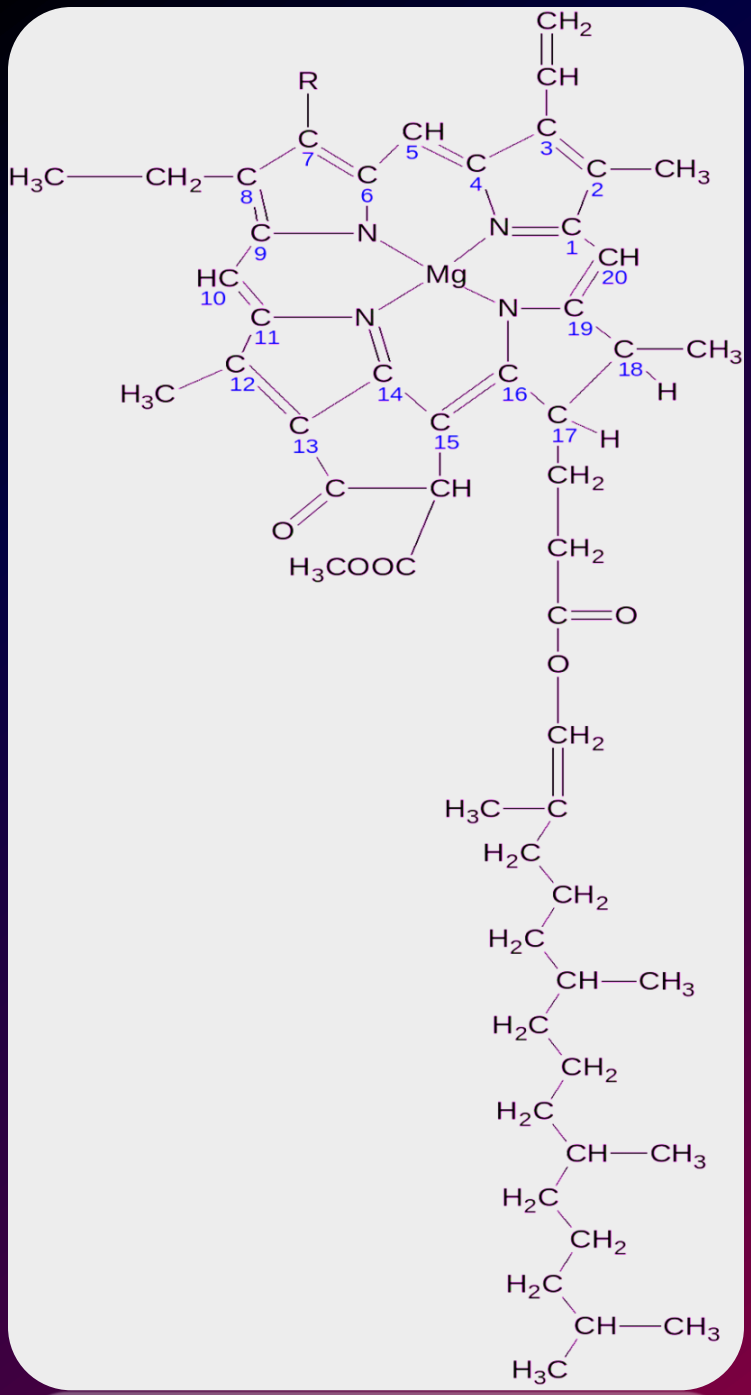
هى أهم وأكثر الصبغات النشطة فى عملية البناء الضوئى وهى الصبغات الأساسية والمسئولة عن هذه العملية خصوصا كلوروفيل أ ، ب وهى مركبات بورفيرينات المغنسيوم تنتجها النباتات طبيعيا.

وأنواع الكلوروفيلات المعروفة هى:

- كلوروفيلات أ ، ب ، ج ، د ، هـ (Chlorophylls a, b, c, d and e))
- كلوروفيلات البكتريا أ ، ب (Bacterial chlorophylls a and b)
- كلوروفيلات الكلوروبيوم 650 ، 660 (Chlorobium chlorophylls 650 and 660)

كلوروفيلات أ ، ب هى أهم الأنواع فى النباتات الراقية. وعادة تكون نسبة كلوروفيل أ إلى كلوروفيل ب فى النباتات الراقية ما بين 1:2 ونسبة الكلوروفيلات إلى الصبغات الأخرى حوالى 70%.

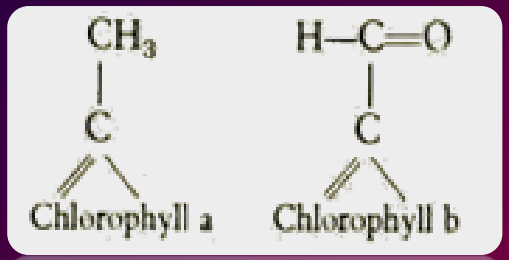

Chlorophyll molecules embedded in a protein complex in the thylakoid membrane
Thylakoid membrane
Chlorophyll
Chlorophyll a: R = –CH3
Chlorophyll b: R = –CHO
Porphyrin head
H2C=CH
H
R
CH3
CH2CH3
N
N
Mg
H
H
N
N
CH3
H
CH3
H
CH2
CH2
H
O
CO2CH3
O=C
O
CH2
CH
CCH3
CH2
CH2
CH2
CHCH3
CH2
CH2
CH2
CH2
CH2
CHCH3
CH3
Thylakoid
Hydrocarbon tail
Granum



أهم الفروق بين كلوروفيل أ وكلوروفيل ب تتمثل فى:

لون كلوروفيل أ أخضر مزرق ولون كلوروفيل ب أخضر مصفر.

ترتبط ذرة الكربون رقم 3 فى حلقة البيرول الثانية لجزيء كلوروفيل أ بمجموعة ميثيل (CH3) بينما ترتبط بمجموعة ألدهيد (CHO) لجزيء كلوروفيل ب.



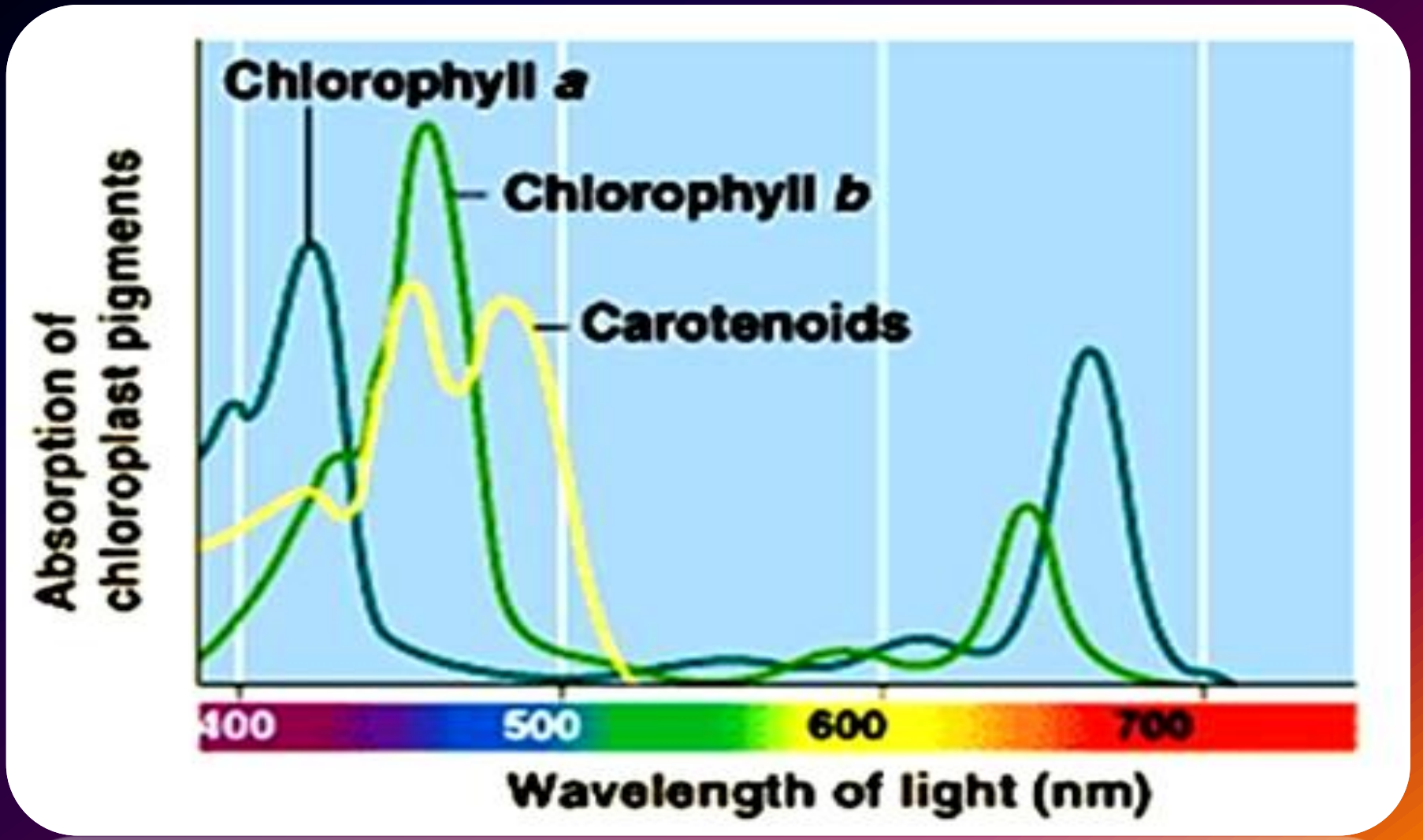
أطياف الإمتصاص لكلوروفيل أ هى 410 ، 660 مليميكرون أما لكلوروفيل ب فهى 452 ، 642 نانوميتر ولهما ذروة إمتصاص فى المنطقة الزرقاء ولا تمتص الموجات الضوئية فى المنطقة الخضراء والصفراء (500-600 نانوميتر) بل تنفذ خلالها لذا تظهر الأوراق باللون الأخضر.

لرمز الكيميائى لكلوروفيل أ هو

Chl "a" $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$

الرمز الكيميائى لكلوروفيل ب هو

Chl "b" $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$


Chlorophyll a
Chlorophyll b
Carotenoids
Absorption of chloroplast pigments
500
600
700
Wavelength of light (nm)

ثانيا: الصبغات المساعدة Accessory pigments

هى صبغات تمتص الطاقة الضوئية عند أطوال الموجات التى لا يمتصها الكلوروفيل ثم تنقلها إلى الكلوروفيل لإتمام عملية التمثيل الضوئى وهذه الصبغات المساعدة هى الكاروتينويدات الفيكوبلينات.

❖ صبغات الكاروتينويدات Carotenoid pigments

تتواجد في جميع الخلايا الممثلة للضوء جنبا إلى جنب مع الكلوروفيل بنسبة 1: 2-3. والكاروتينويدات مركبات هيدروكربونية غير مشبعة ذو سلسلة مستقيمة من مركبات التربينويد التى تتكون من ثمانى وحدات من الأيزوبرين (Isoperene) وأغلبها تحتوى على 40 ذرة كربون، وتختلف أنواعها بإضافة هيدرجين أو نزعه بالأكسدة وتكوين حلقة. تمتص الموجات الضوئية فى المنطقة الزرقاء والبنفسجية والتى لا يمتصها الكلوروفيل (380-520 نانوميتر). وتقسم الكاروتينويدات حسب وجود الأكسجين أو غيابه إلى مجموعتين هما:

أ- الكاروتينات Carotenes:

وهى خالية من الأكسجين فى تركيبها الكيماوى ورمزها الكيميائى هو ك 40 يد 56 ((C40H56، أشهر مركباتها هى بيتا كاروتين ((β-Carotene، وكذلك صبغة الليكوبين Lycopeneالتى توجد فى ثمار الطماطم خارج البلاستيدات.

ب- الزانثوفيلات Xanthophylls:

وهى تحتوى على الأكسجين فى تركيبها الكيماوى وأهمها صبغة الليوتين Leutine ورمزها C40H56O2ومنها أيضا النيوزانثين Neoxanthin و Violaxanthinورمزها C40H56O4 وصبغة الفيوكوزانثين (Fucoxanthin) التى توجد فى الطحالب البنية وطيف الإمتصاص لها 380-520 نانوميتر. وعند الرجوع الى التركيب الدقيق لأغشية الجرانا نجد أن ترتيب وإرتباط الكاروتينويدات مع صبغات الكلوروفيل داخل الثيلاكويدات ذو أهمية كبيرة فى إتمام عملية البناء الضوئى وحماية الكلوروفيل.

الدور الفسيولوجى للكاروتينويدات فى النبات

Physiological role of carotenoids in plants

أ- تقوم الكاروتينويدات بإمتصاص الطاقة الضوئية فى المنطقة التى لا يمتصها الكلوروفيل (380-500) وتنقلها إلى مراكز التفاعل الأنظمة الضوئية لتستغل فى عملية البناء الضوئى.

ب- تمتص الطاقة الضوئية الزائدة وتحولها عن الكلوروفيل وتشتتها فى صورة حرارة أى تصرف الطاقة الزائدة وتحمى الخلايا.

جـ- تعمل على وقاية وحماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية Photo-oxidation تحت شدة الإضاءة العالية نتيجة وجود الأكسجين الناتج من تفاعل الضوء بوفرة وتكون جزيئات الكلوروفيل المثارة قابلة للأكسدة وتتحطم، إلا أن وجود الكاروتينويدات يثبط الأكسدة الضوئية ويمنعها ويرجع ذلك إلى أن مركبات الكاروتينويدات تعمل كمضادات أكسدة Antioxidants حيث يفضل الأكسجين الإرتباط بها عن الكلوروفيل. وهذه الحماية تكون عن طريق تكوين مركبات الإيبوكسيد حيث تتأكسد مركبات الكاروتينويد غير الإيبوكسية فى الضوء إلى مركب الإيبوكسى كاروتينويد ثم يختزل مركب الإيبوكسى كاروتينويد فى الظلام بواسطة إنزيم كاروتينويد دى إيبوكسيديز إلى مركب الكاروتينويد الغير إيبوكسى وتعاد الدورة مرة أخرى وتعرف هذه الدورة بدورة الإيبوكسيد Epoxide cycle.

❖ صبغات الفيكوبلينات Phycobiline (Biliprotein) pigments:

توجد فى الطحالب والبكتريا الممثلة للضوء ولا توجد فى النباتات الراقية ويوجد منها:

الفيكوإريثرين Phycoerythrin: الصبغه الحمراء أو البليبروتين الحمراء Red biliprotein وهى توجد فى الطحالب الحمراء.

الفيكوسيانين Phycocyanin: الصبغة الزرقاء أو البليبروتين الزرقاء Blue biliprotein وهى توجد فى الطحالب الخضراء المزرقة.

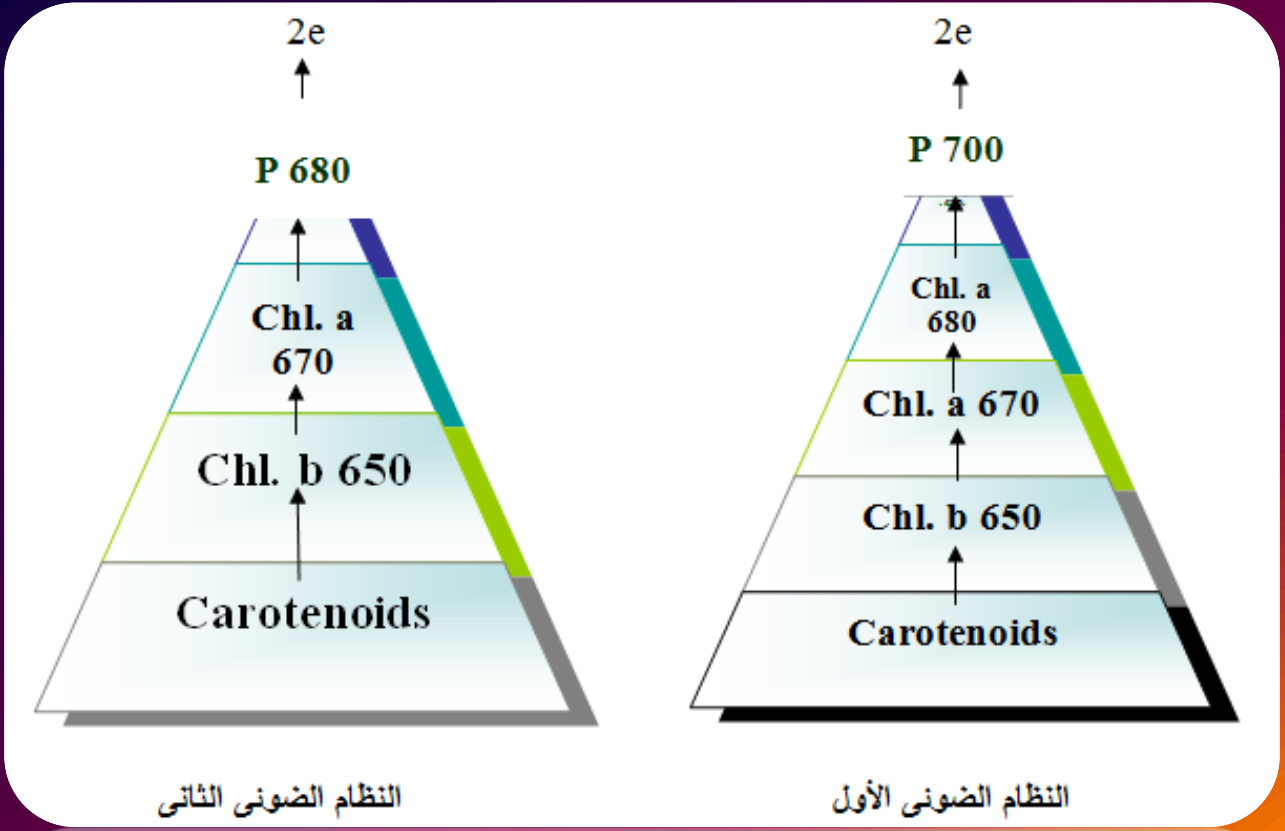
والتركيب الكيماوى لها يشبه مركب البروتوبورفرين 4 فى تخليق الكلوروفيل وهى تتركب من أربع حلقات بيرول مفتوحة وخالية من ذرة الماغنسيوم ومجموعة كحول الفيتول، وهذا التركيب هو الحامل الصبغى الذى يرتبط بالبروتين إرتباط قوى. وهذه الصبغة تمتص الضوء فى المنطقة الخضراء والحمراء وأطياف إمتصاصها من 500-600 نانوميتر، وتمتص الضوء فى المنطقة التى لا يمتصها الكلوروفيل والكاروتينويدات وتنقل الطاقة الضوئية بكفاءة عالية إلى مراكز التفاعل فى الكلوروفيل لتستغل فى البناء الضوئى لذا تسمى صبغات مساعدة وهى مهمه جدا مع الكلوروفيل فى الطحالب التى تعيش فى أعماق المحيط حيث يكون الضوء ضعيف لذا فهى تمتص الطاقة الضوئية وتجعلها فعالة وتنقلها إلى الكلوروفيل لتستغل فى البناء الضوئى.

الأنظمة الضوئية Photosystems

بعد إكتشاف تأثير إميرسون (السقطة الحمراء Red drop) أوضح العلماء أن التفاعلات الكيموضوئية (المرحلة الأولى فى البناء الضوئى) تتم فى مجموعتين منفصلتين ومتعاونتين من الصبغات العاملة فى البناء الضوئى سميت بالنظم الضوئية Photosystems وهى:

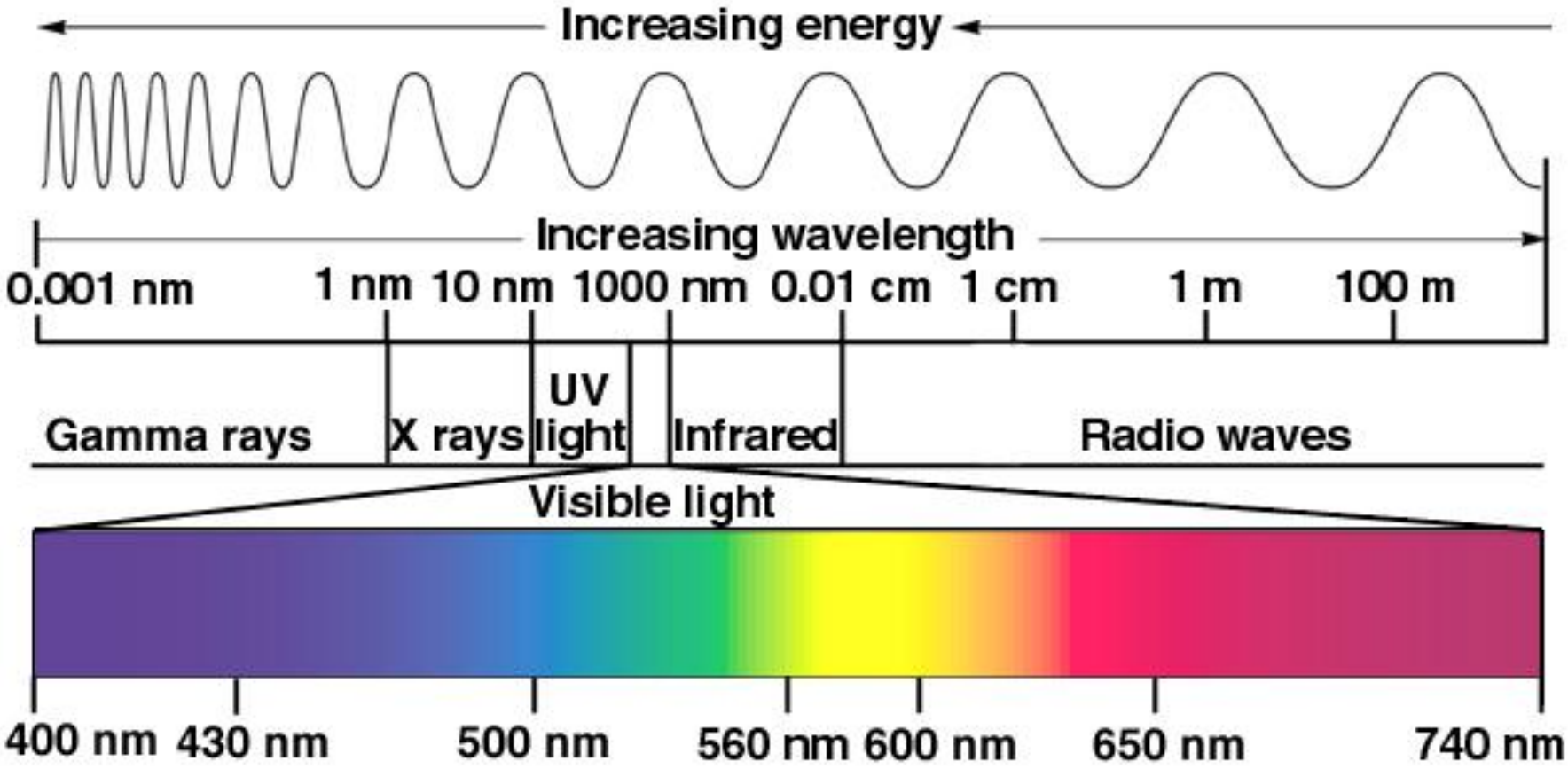
النظام الضوئى الأول Photosystem I (PSI).

النظام الضوئى الثانى Photosystem II (PSII).

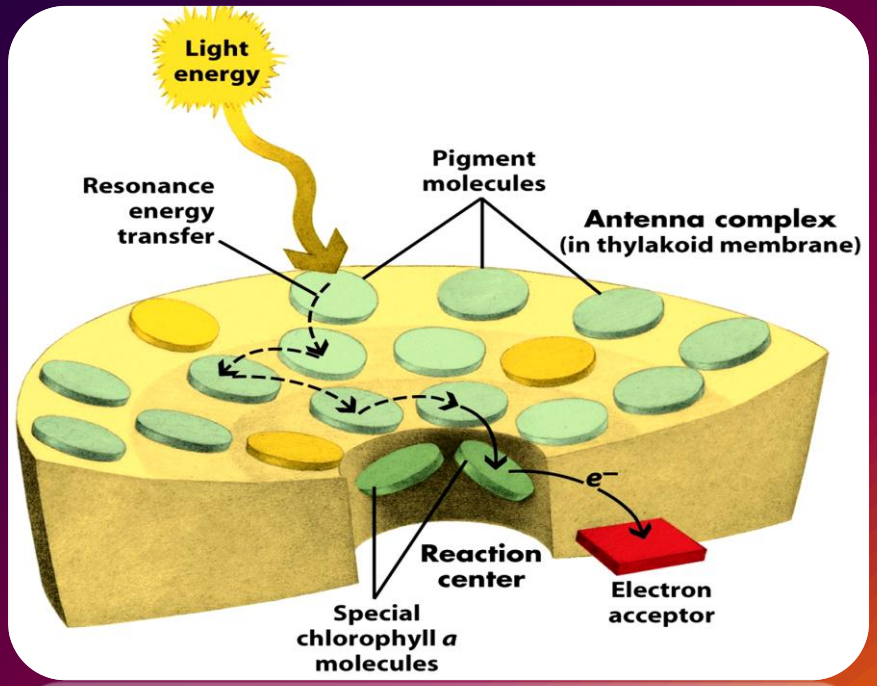


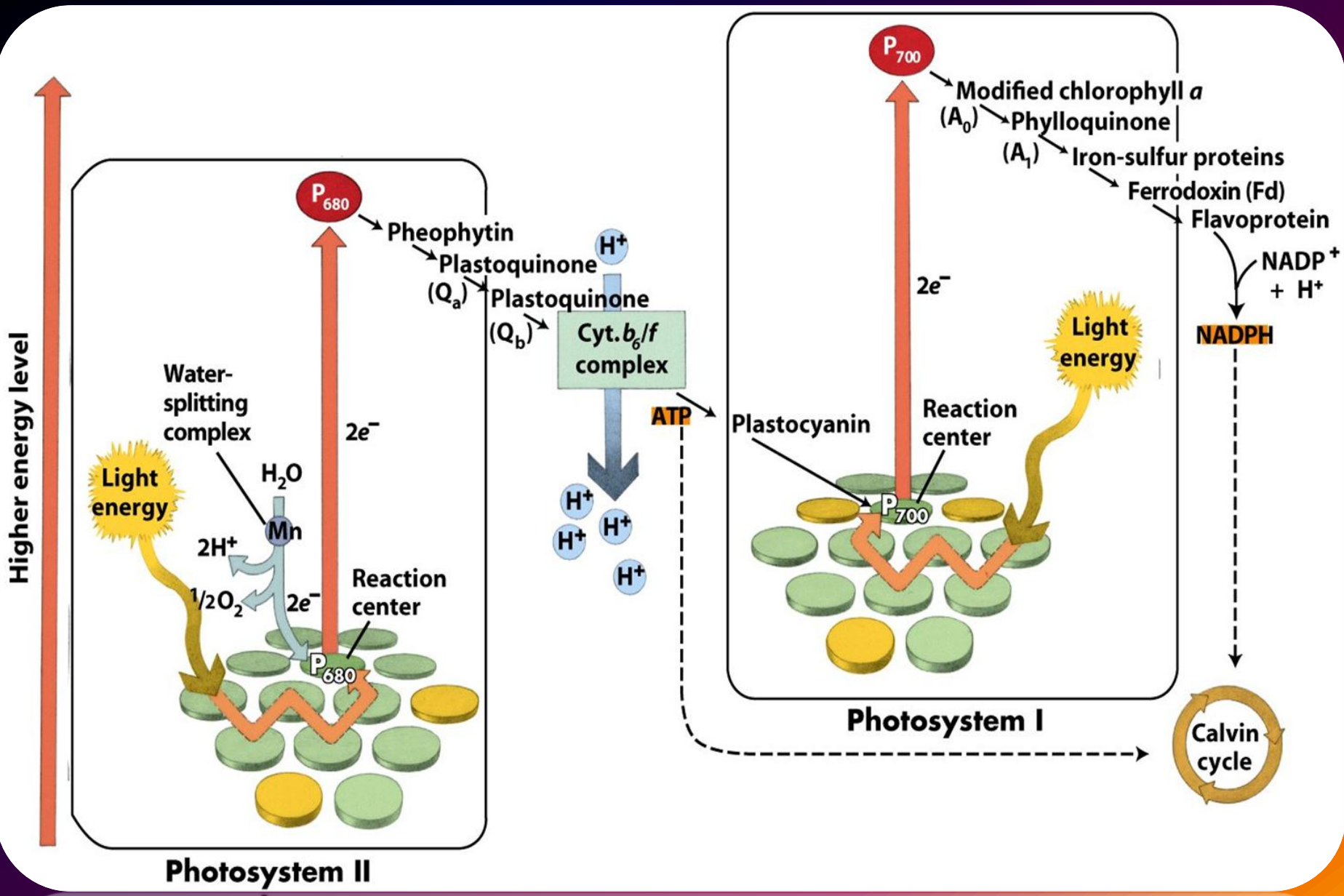
Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

Electromagnetic Spectrum



تقوم جزيئات الكاروتينويدات وجزيئات الكلوروفيل الحاصدة فى كلا النظامين بتجميع الطاقة الضوئية (الفوتونات) من الموجات الضوئية التى لا تمتصها مراكز التفاعل فى كلا النظامين ثم تقوم بتحويل هذه الطاقة عن طريق الرنين الموجى إلى مركز التفاعل فى كل نظام (الذى يحتوى على جزيئين خاصين من كلوروفيل أ هما الفعالان فى نقل طاقة الإثارة للإلكترونات) فيرتفع مستوى طاقتها إلى مستوى الإثارة الذى يؤدى إلى إنطلاق الإلكترونات منها إلى مستقبلات إلكترونية فتختزلها فى حين يتأكسد الكلوروفيل فى كل النظامين. الإلكترونات التى تنطلق من مركز التفاعل فى (PSI) تنتقل خلال سلسلة من حوامل الإلكترون المؤكسدة حت تصل إلى مستقبلها النهائى NADP فتختزله إلى $NADPH_2$، أما الإلكترونات التى تنطلق من مركز التفاعل فى (PSII) تنتقل من خلال سلسلة من الحوامل المؤكسدة التى تربط بين النظامين الضوئيين لتعوض الإلكترونات التى فقدها مركز التفاعل فى (PSI) وأثناء سريان الإلكترونات فى الحوامل بين النظامين تفقد الطاقة التى إكتسبتها وتستغل هذه الطاقة فى تكوين جزيئات ATP. وتعوض الإلكترونات التى يفقدها (PSII) بالإلكترونات التى تنتج من إنشطار الماء ضوئيا. إضغط 1 2





رسم تخطيطى يوضح التفاعلات الكيموضوئية التى تتم بالتعاون والتكامل بين النظامين الضوئيين لتكوين القوة التمثيلية $NADPH_2$ & ATP.

ميكانيكية البناء الضوئى

البناء الضوئى هو عملية حيوية يتم من خلالها تحويل CO_2 ، H_2O إلى سكريات غنية بالطاقة بإستغلال الطاقة الشمسية مع تصاعد الأكسجين. تنقسم عملية البناء الضوئى إلى قسمين أو نوعين من التفاعلات هما: تفاعل الضوء وتفاعل الظلام

أولاً: تفاعل الضوء Light reaction (التفاعلات الكيموضوئية Photochemical reactions)

1) تحدث هذه التفاعلات فى أغشية الثيلاكويدات.
2) يلزمها وجود الضوء ولا يلزمها وجود CO_2.
3) تفاعلات سريعة ولا تتأثر بدرجة الحرارة لأنها تفاعلات غير إنزيمية.
4) الطاقة الضوئية هى المسئولة عن إثارة جزيئات الكلوروفيل وحدوث التفاعلات الأتية:

أ- أكسدة الماء ضوئيا (إنحلال الماء ضوئيا) وتصاعد الأكسجين

$$H_2O \longrightarrow 2H + 2e^- + 1/2O_2$$

$$2H_2O \longrightarrow 4H + 4e^- + O_2$$

ب-تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية وإنتاج القوة التمثيلية Assimilatory power من خلال:

(1)الفسفرة الضوئية Photophosphorylation:

$$ADP + Pi \longrightarrow ATP$$

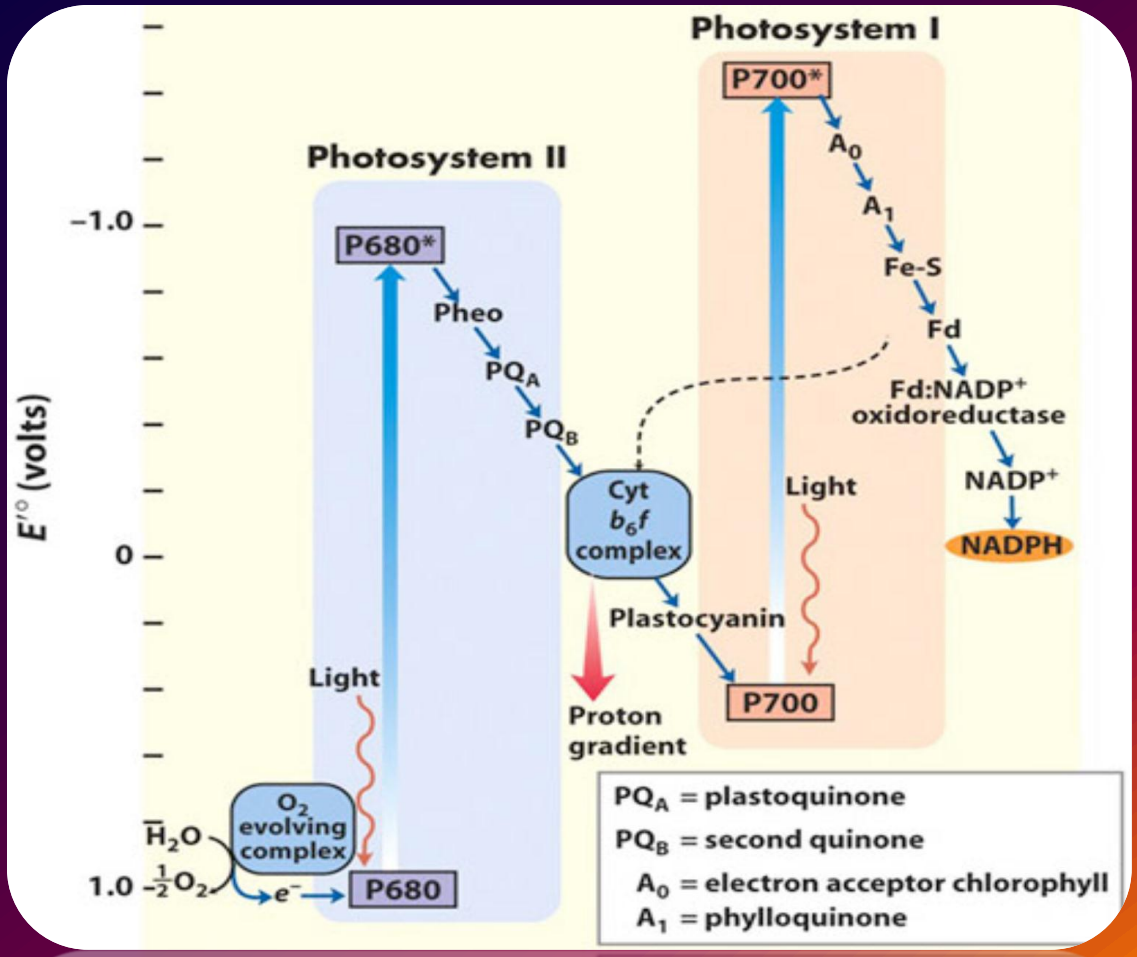
(2)الإختزال الضوئى Photoreduction:

$$NADP- + 2H+ \longrightarrow NADPH_2$$

الفسفرة الضوئية Photophosphorylation:

(1) الفسفرة الضوئية الغير دائرية أو المفتوحة Non-cyclic photophosphorylation:

فى هذا النوع من الفسفرة يعمل النظامين الضوئيين (PSI & PSII) معا فى وقت واحد، ويحدث فيها إنحلال ضوئى للماء كمانح للبروتونات والإلكترونات (المكونة لذرات الهيدروجين) ويتصاعد الأكسجين كناتج ثانوى، وينتج عنها تكوين $NADPH_2$ و ATP إضغط 1 2

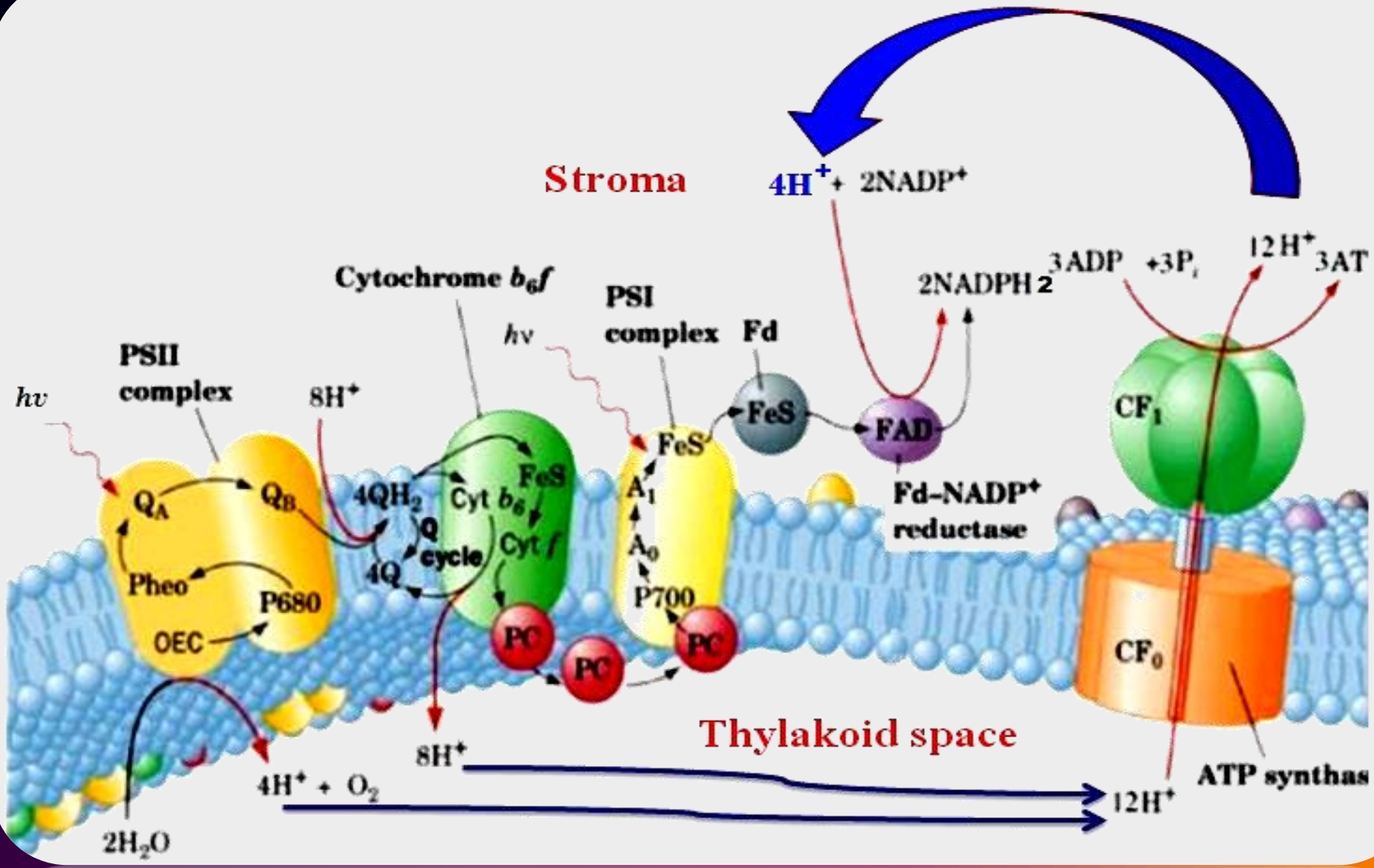


(2) الفسفرة الضوئية الدائرية Photophosphorylation

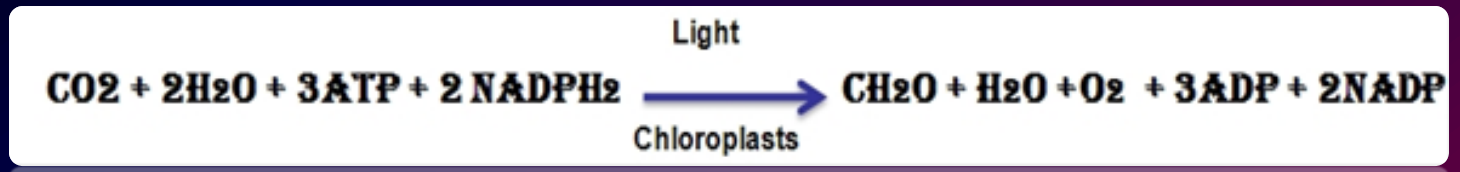
فى هذه العملية تنتقل الإلكترونات من كلوروفيل أ (P700) فى مركز التفاعل للنظام الضوئى الأول بعد إثارته إلى المستقبل الأول وهو (Fes)، ولكنها لا تنتقل بعد ذلك إلى الفريدوكسين (Fd) ومن ثم لا تنتقل إلى مستقبلها النهائى NADP، وإنما تنتقل الإلكترونات من (Fes) إلى (Cyt.b6/f) ثم تنتقل إلى البلاستوسيانين (Pc) ثم تعود الإلكترونات مرة أخرى إلى مركز النشاط (P700) فى النظام الضوئى الأول (PS I) ويصاحب هذا السريان الدائرى للإلكترونات تكوين جزىء واحد من ATP لكل فوتون من الضوء يمتصه PS I أو لكل زوج من الإلكترونات تمر خلال هذه الدورة. لا يصاحب عملية النقل الدائرى للإلكترونات (الفسفرة الضوئية الدائرية) إنحلال للماء ضوئيا وبالتالى لا يتصاعد أكسجين وكذلك لا يتكون $NADPH_2$ ولا يتم إختزال CO_2. ويتضح ذلك عند إضاءة البلاستيدات الخضراء بموجات ضوئية أطول من 680 ولتكن 700 نانوميتر، وفى هذه الحالة ينشط النظام الضوئى الأول فقط (PS I) ويحدث سريان دائرى للإلكترونات (تتم الفسفرة بالطريقة الدائرية)، أما النظام الضوئى الثانى (PS II) لا ينشط لأن الأطول الموجية أكبر من 680 لا يستطيع إمتصاصها.

نواتج التفاعلات الضوئية (الكيموضوئية)

نواتج تفاعلات الضوء وهى مركبات NADPH، ATP وهما القوة أو الطاقة التمثيلية اللازمة لتفاعل الظلام (المرحلة الثانية فى عملية البناء الضوئى)، حيث تنتج هذه القوة التمثيلية فى أغشية الثيلاكويدات ثم تنتقل منها إلى الستروما ليقودان تفاعل الظلام (تثبيت وإختزال CO_2). وقد أثبتت الأبحاث أن عدد الفوتونات الضوئية اللازمة لتصاعد جزىء واحد من الأكسجين O_2 أو تثبيت جزىء واحد من CO_2 هى 8 فوتونات ضوئية. وبالتالى فإن أكسدة جزيئين من الماء لكى يتصاعد جزىء أكسجين واحد يلزمه 8 فوتونات حيث يستغل مركز التفاعل الأول PS I أربعة فوتونات ومركز التفاعل الثانى PS II الأربعة فوتونات الأخرى. ويترتب على إنحلال جزيئين من الماء ضوئيا إنطلاق 4 إلكترونات ويؤدى إمتصاص 4 فوتونات ضوئية بواسطة النظام الضوئى الثانى إلى سريان هذه الإلكترونات من الماء إلى البلاستوسيانين وتستغل الطاقة التى تفقدها الإلكترونات أثناء هذا السريان فى نقل H^+ من الستروما إلى تجويف الثيلاكويد عبر غشاء الثيلاكويد مسبباً تدرجاً فى جهد الفوتونات يستغل فى تكوين 3 جزيئات ATP ، أما الأربعة الفوتونات التى تمتص بواسطة النظام الضوئى الأول فتقود سريان الإلكترونات من البلاستوسيانين إلى مستقبلها النهائى NADP فتختزل جزيئين منه إلى $2NADPH_2$


Stroma
4H+ + 2NADP+
2NADPH
3ADP +3Pi
12 H+
3AT
Cytochrome b6f
PSI complex
hν
Fd
PSII complex
hν
8H+
FeS
FAD
Fd–NADP+ reductase
CF1
QA
QB
4QH2
Cyt b6
FeS
Q cycle
Cyt f
4Q
A1
A0
P700
Pheo
P680
OEC
PC
PC
PC
CF0
Thylakoid space
8H+
4H+ + O2
12H+
ATP synthas
2H2O

المركبات الناتجة من أكسدة جزيئين من الماء ضوئيا وهى 3 جزيئات ATP + 2 جزىء $NADPH_2$ تكفى لتثبيت وإختزال جزىء واحد من CO_2 كما توضح المعادلة التالية:



يتضح من المعادلة السابقة أن تثبيت جزىء واحدCO_2 ينتج عنه جزىء CH_2O وهى أصغر وحدة بنائية للسكريات، وبالتالى لكى يتكون جزىء واحد من سكر سداسى مفسفر $C_6H_{12}O_6$ (الناتج الرئيسى لتفاعلات الظلام) فإنه يلزم تثبيت 6 جزيئات CO_2 وهذه يلزم لتثبيتها وإختزالها طاقة تمثيلية تتألف من 18 جزىء ATP و12 جزىء $NADPH_2$ وهذه الطاقة التمثيلية لكى يتم تكوينها من عملية الفسفرة الضوئية غير الدائرية تحتاج إلى إمتصاص 48 فوتون ضوئى يستغلها النظامين الضوئيين (24 فوتون / نظام ضوئى) ويحدث إنحلال ضوئى لـ12 جزىء ماء لينطلق منها 24 إلكترون تسرى خلال حوامل نقل الإلكترون التى تربط بين النظامين الضوئيين ويترتب على سريانها ووصولها إلى مستقبلها النهائى تكوين 12 جزىء $NADPH_2$ و 18 جزىء ATP.