فسيولوجى نبات

المحاضرة التاسعة

التحولات الغذائية (الأيض) فى النبات

تابع البناء الضوئى

إعداد

أ.د/ أحمد لطفى ونس

أستاذ النبات وعميد الكلية

ثانياً: تفاعل الظلام (التفاعلات الكيموحيوية أو تثبيت وإختزال CO_2)

Dark reaction (Biochemical reactions or CO_2 fixation and reduction)

- ✓ تحدث هذه التفاعلات فى الستروما.
- ✓ لا يلزمها وجود الضوء ولكنها تعتمد على نواتج تفاعلات الضوء (ATP & NADPH2) فى تثبيت وإختزال CO_2.
- ✓ تفاعلات إنزيمية (كيموحيوية) بطيئة وتتأثر بدرجة الحرارة.

يتم تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات من خلال ثلاث مسارات أو ثلاثة طرق على أساس الإختلافات الفسيولوجية والتشريحية بينها، وتتمثل الإختلافات الرئيسية بين المسارات الثلاثة فى المستقبل الأول لثانى أكسيد الكربون، والناتج الأول من تثبيت CO_2.

الطريق الأول أو المسلك الأول

تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات ثلاثية الكربون (C3 plants) وتسمى دورة كالفن وبنسون (Calvin and Banson Cycle)، فى هذا المسلك يكون الناتج الأول بعد تثبيت CO_2 هو مركب ذو ثلاث ذرات كربون هو حمض-3- فوسفوجلسريك (3PGA) والمستقبل الأول لثانى أكسيد الكربون هو سكر الريبولوز 5،1 ثنائى الفوسفات Ribulose-1,5-diphosphate (RuBP).

الطريق الثانى أو المسلك الثانى:

تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات رباعية الكربون (C4 plants) ويسمى مسلك أو دورة هاتش وسلاك Hatch and Slack Cycle or pathway، فى هذا المسلك يكون الناتج من تثبيت CO_2 هو مركب ذو أربع ذرات كربون وهو حمض الأوكسالوخليك (OAA) Oxaloacetic acid وأحماض رباعية أخرى هى حمض الماليك والأسبارتيك، والمستقبل الأول لثانى أكسيد الكربون هو فسفوإينول حمض البيروفيك Phosphoenol pyruvic acid (PEP).

الطريق الثالث أو المسلك الثالث:

مسلك تثبيت CO_2 فى النباتات العصارية المتشحمة Crassulasian acid Metabolism (CAM) ويسمى الأيض الحمض التشحمى، وفى هذا المسار يكون الناتج الأول من تثبيت CO_2 هو مركب عضوى ذو أربع ذرات كربون وهو (OAA) مثل النباتات رباعية الكربون والمستقبل الأول لـ CO_2 هو (PEP) أيضا فهو نفس مسلك نباتات الـ C4، ولكن تختلف هذه النباتات عن النباتات رباعية الكربون فى ميقات عملية التثبيت، حيث يتم تثبيت وإختزال CO_2 فى الظلام لأن ثغور هذه النباتات (CAM plants) تفتح فى الليل وتغلق فى النهار وهى وسيلة للتأقلم مع ظروف البيئة الجافة وقلة الماء.

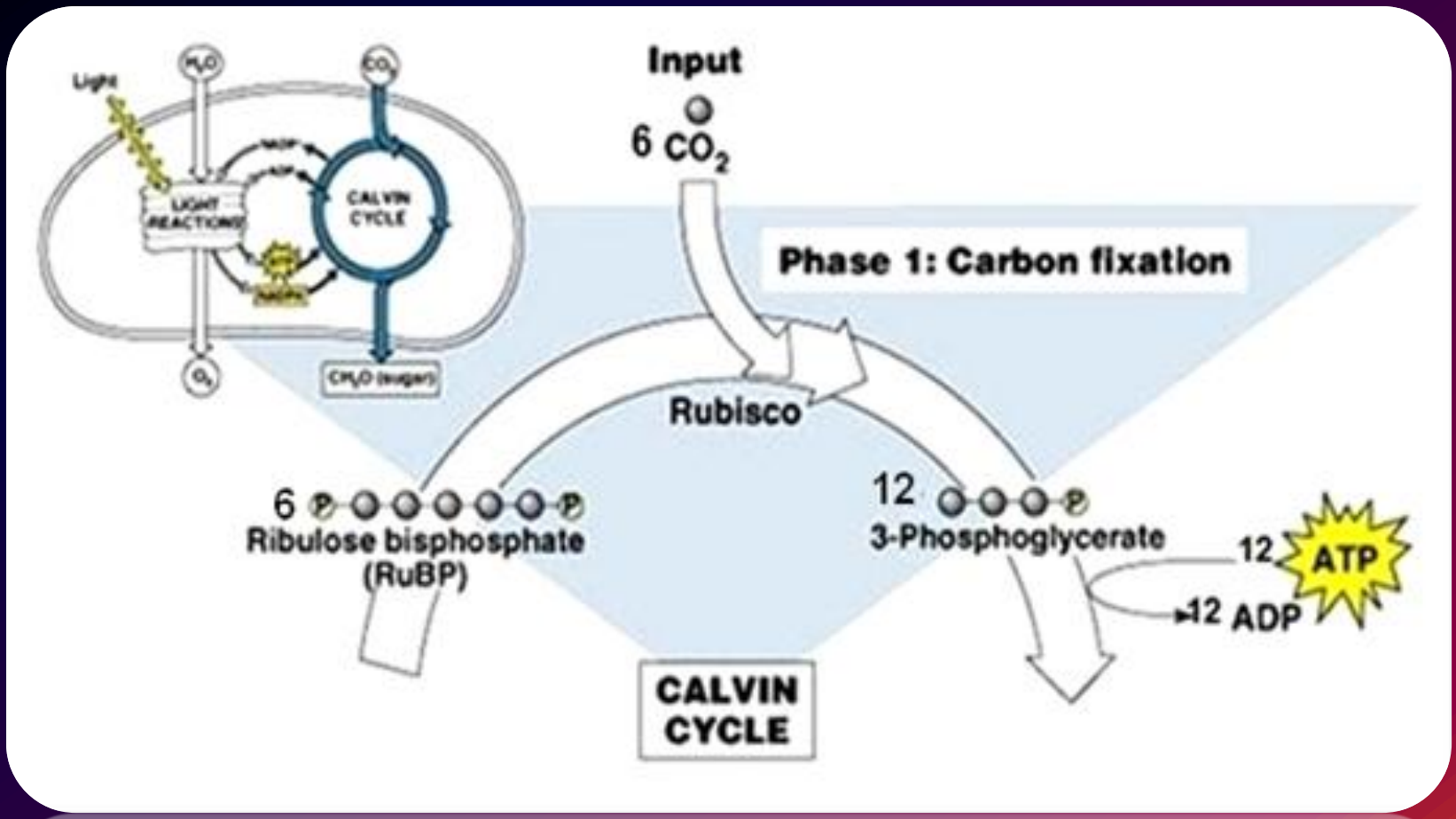
المسلك الأول: تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات ثلاثية الكربون (دورة كالفن وبنسون)

CO_2 Fixation and reduction of C3 plants (Calvin and Benson Cycle)

تشتمل دورة كالفن على تفاعلات كيميوحيوية عديدة تحدث فى ستروما البلاستيدات الخضراء حيث توجد جميع الإنزيمات اللازمة لهذه التفاعلات، وتتلخص تفاعلات دورة كالفن فى ثلاث مراحل رئيسية هى:

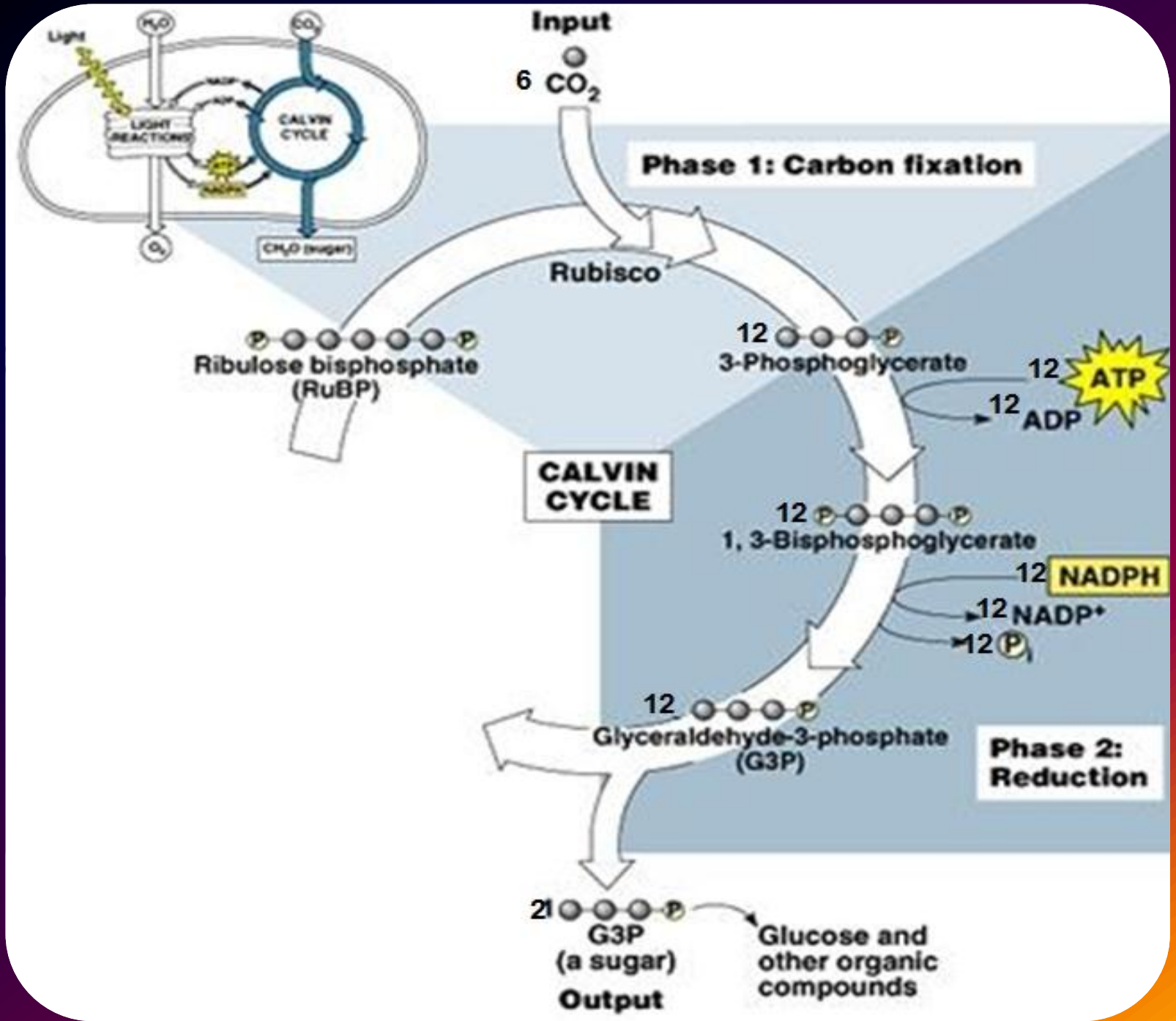
❖ المرحلة الأولى: تثبيت CO_2 أو الكربكسلة

فى هذه المرحلة يتم اتحاد CO_2 الغاز مع مستقبله وهو سكر ريبولوز 1،5 ثنائى الفوسفات Ribulose 1,5 diphosphate (RuBP) فى وجود الماء وإنزيم RuBP carboxylase. or rubisco ليعطى مركب ذو ست ذرات كربون غير ثابت وينشطر سريعا إلى جزيئين من حمض 3- فوسفوجلسريك 3-Phosphoglyceric acid (3PGA) وهو الناتج الأول من تثبيت CO_2 وهو مركب ثلاثى الكربون، ولكى يتم تثبيت 6 جزيئات CO_2 فإنها تحتاج إلى 6 جزيئات من RuBP لتكون 12 جزىء من حمض 3- فوسفوجلسريك (3PGA)

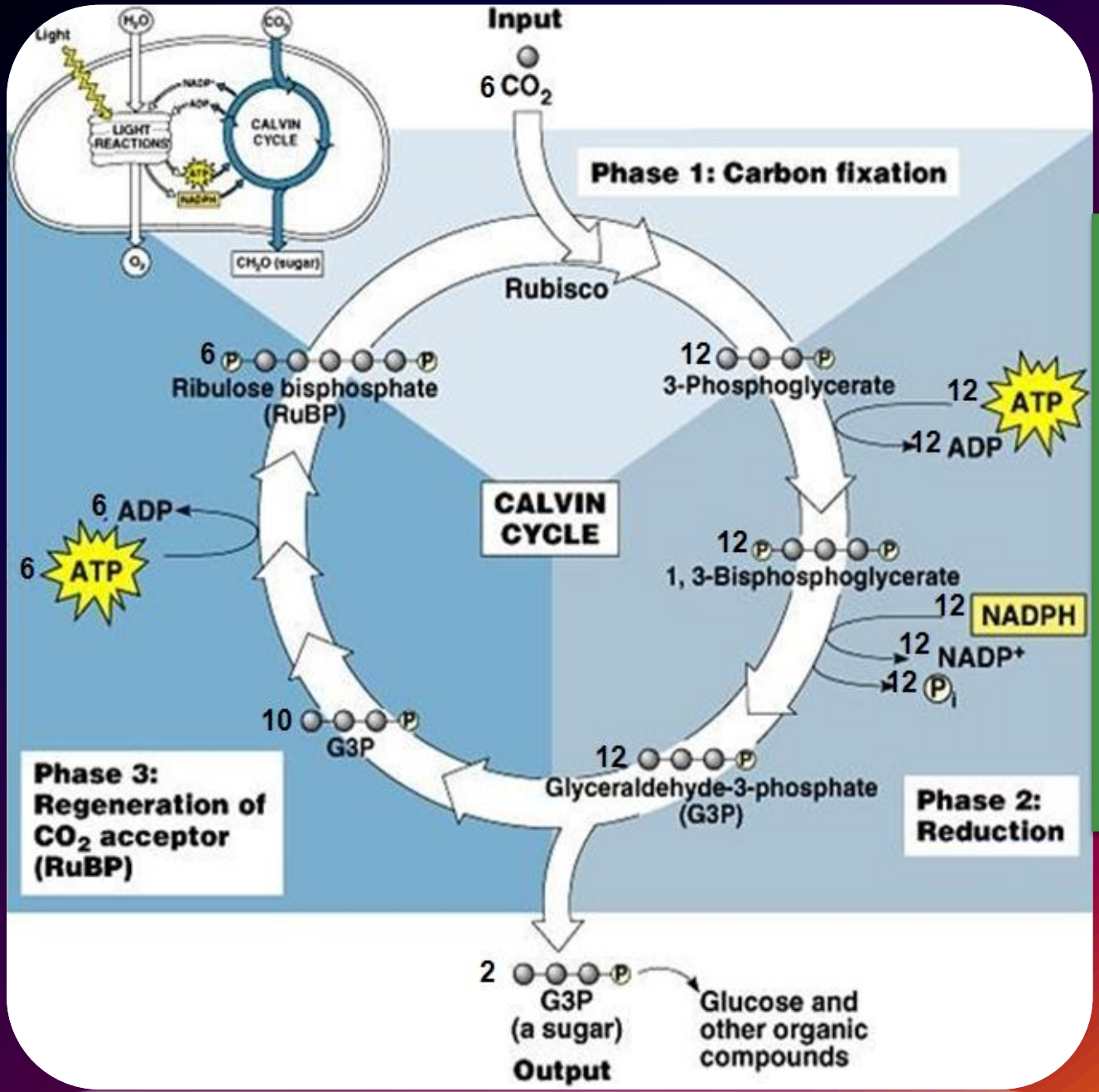


المرحلة الثانية: المرحلة الإختزالية Reduction

يستقبل كل جزىء من حمض 3- فوسفوجليسريك (3PGA) مجموعة فوسفات أخرى من ATP ليكون حمض 1،3- فسفو جليسريك الذى يختزل بواسطة $NADPH_2$ إلى جليسرالدهيد 3 فوسفات (G3P) أى تختزل مجموعة الكربوكسيل (-COOH) إلى مجموعة ألدهيد (-CHO)، ومركب جليسرالدهيد 3 فوسفات وهو سكر ثلاثى الكربون يدخل فى بناء مركبات كربوهيدراتية عديدة.

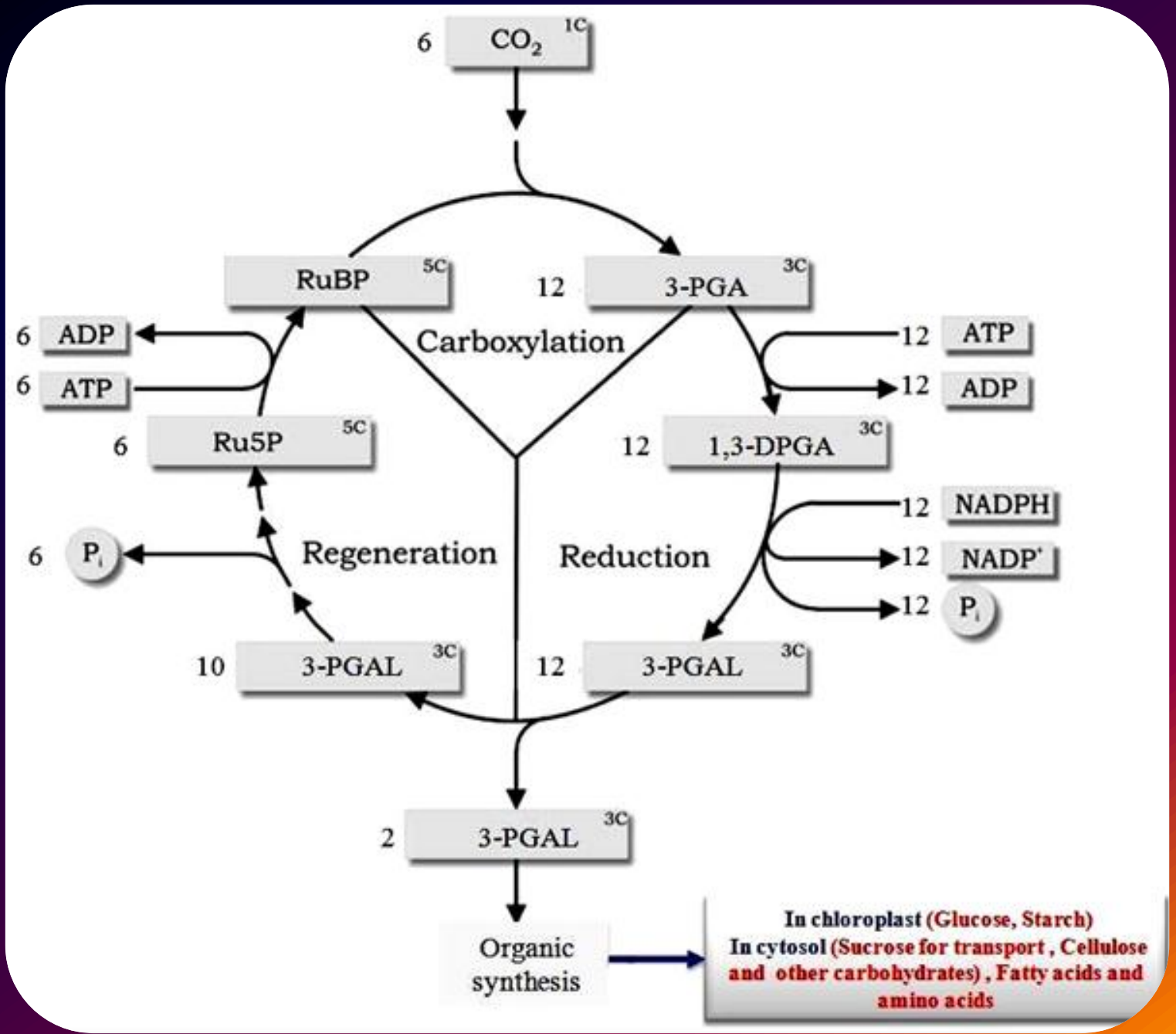

Input
6 CO_2
Phase 1: Carbon fixation
Rubisco
Ribulose bisphosphate
(RuBP)
12
3-Phosphoglycerate
12 ATP
12 ADP
CALVIN
CYCLE
12
1, 3-Bisphosphoglycerate
12 NADPH
12 NADP+
12 P
12
Glyceraldehyde-3-phosphate
(G3P)
Phase 2:
Reduction
2
G3P
(a sugar)
Output
Glucose and
other organic
compounds

المرحلة الثالثة: إعادة توليد المستقبل الأول وخروج ناتج تثبيت CO_2:



فى هذه المرحلة يخرج ناتج تثبيت CO_2 على صورة جزئ سكر سداسى ويعاد توليد المستقبل الأول لثانى أكسيد الكربون وهو سكر الريبولوز 1،5 ثنائى الفوسفات (RuBP) باستمرار.

أضغط 1 2



مخطط مختصر يوضح تفاعلات المراحل الثلاثة لدورة كالفن

Ribulose 1,5 biphosphate carboxylase (Rubisco) إنزيم

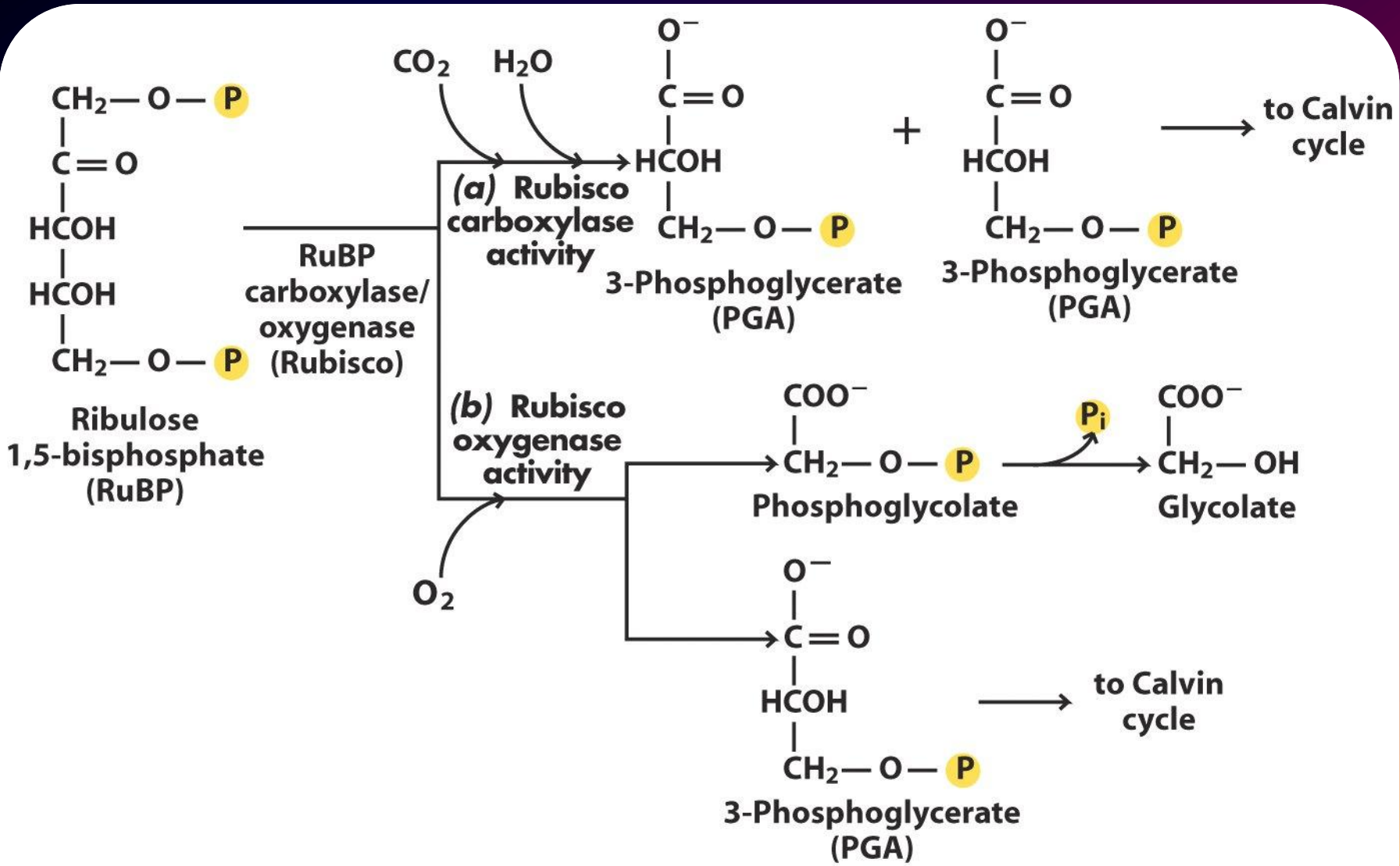
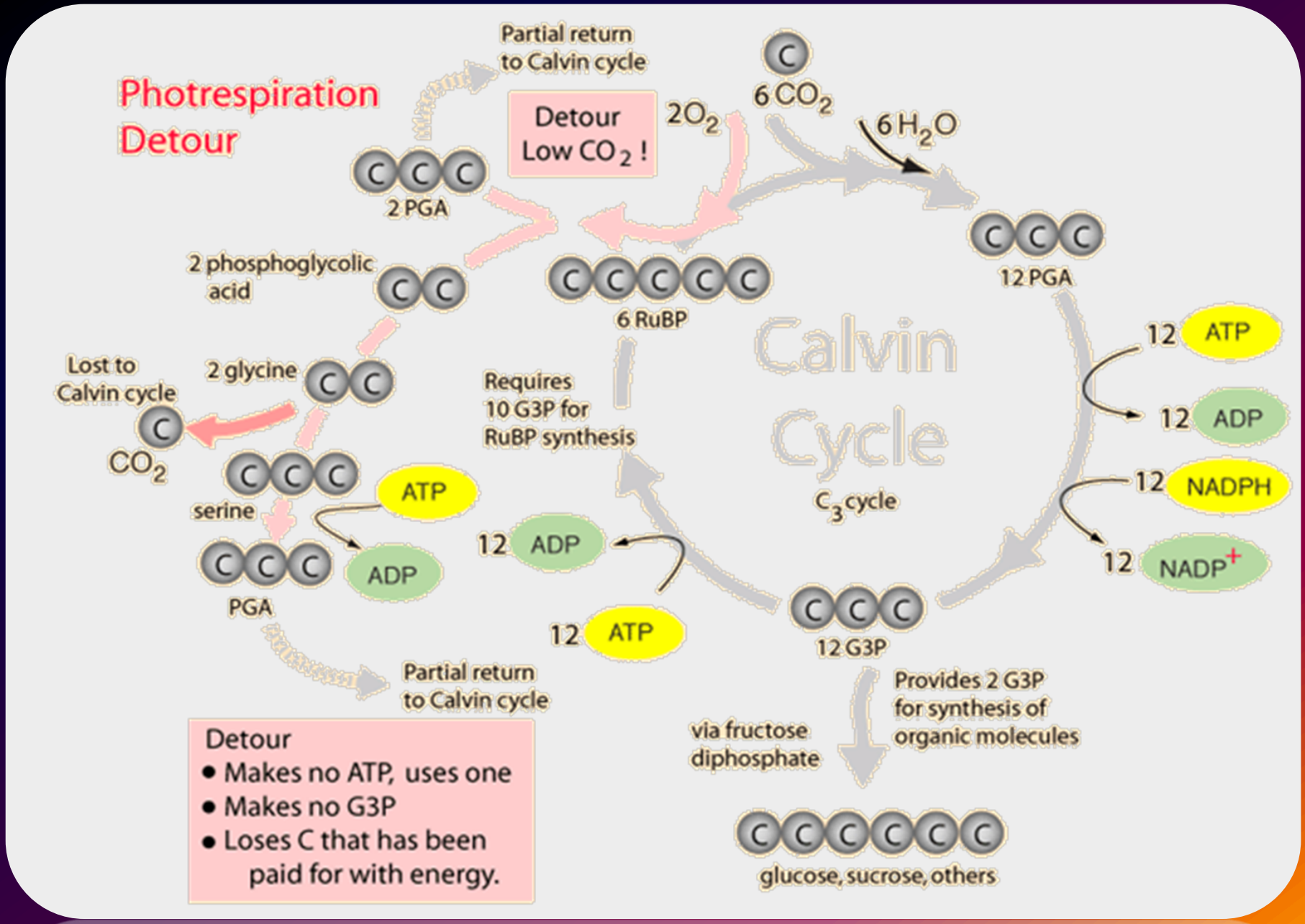
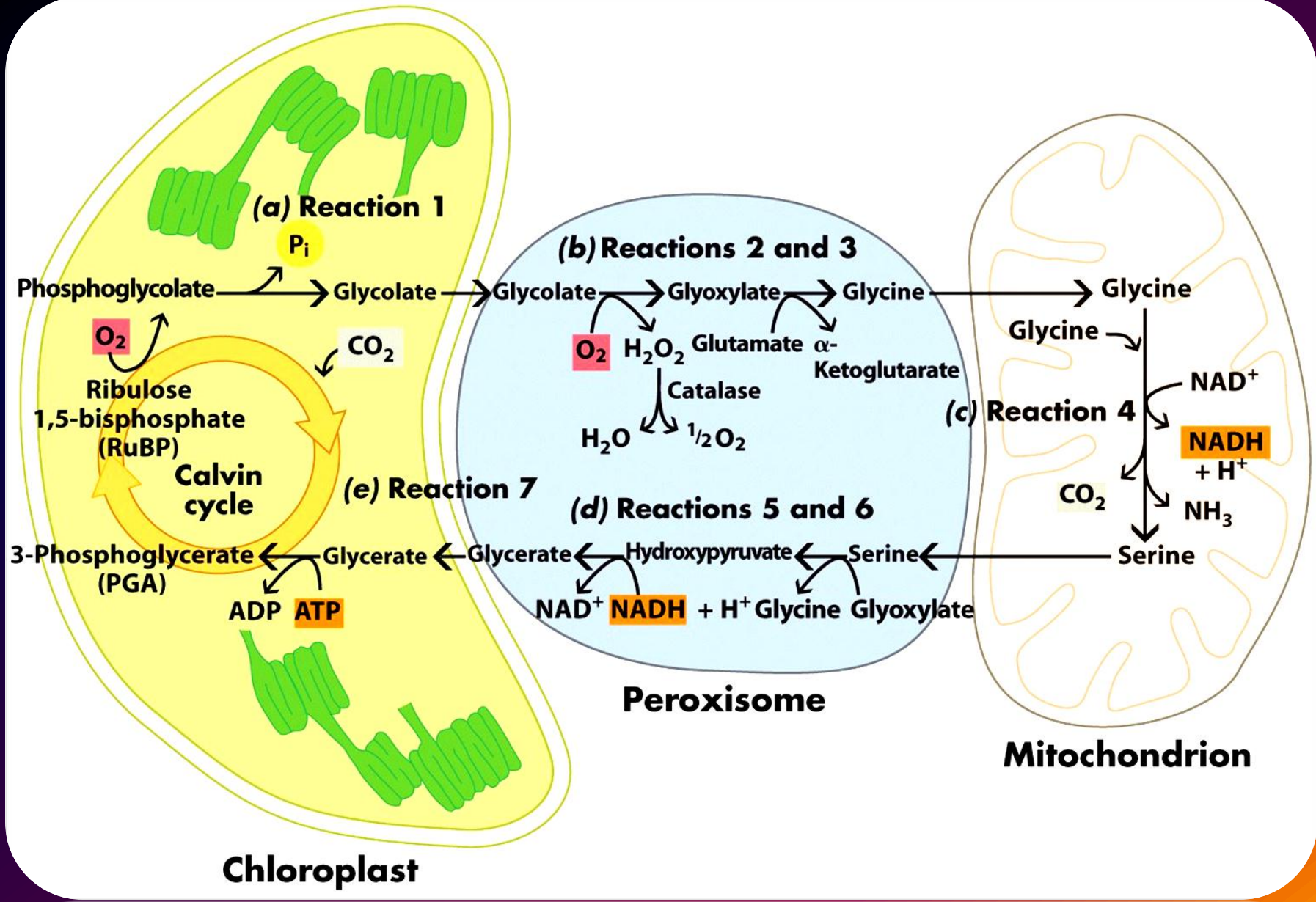


Figure 7-19
Biology of Plants, Seventh Edition
©2005 W. H. Freeman and Company



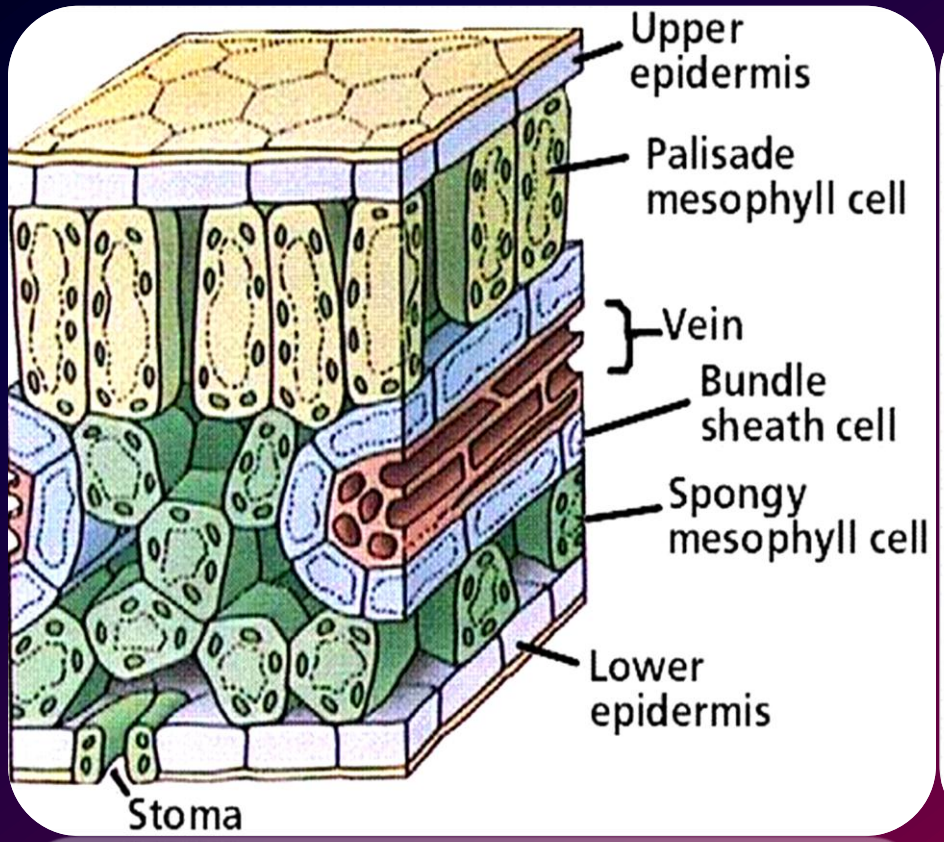
رسم تخطيطى يوضح كيفية حدوث عملية التنفس الضوئى جانبا إلى جانب مع عملية تثبيت واختزال CO_2 فى النباتات ثلاثية الكربون تحت ظروف درجات الحرارة والإضاءة المعتدلة

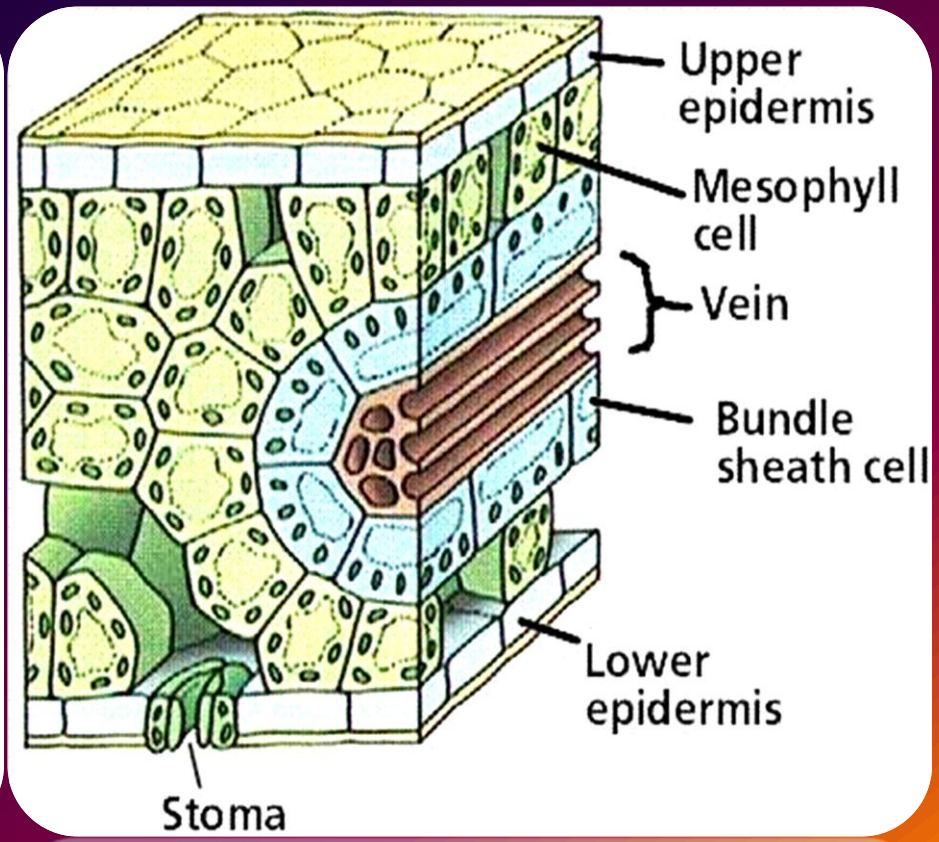


رسم تخطيطى يوضح ميكانيكية تحويل الجليكولات السامة من خلال التعاون بين البلاستيدات الخضراء والبيروكسيسومات والميتوكوندريا

المسلك الثانى: تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات رباعية الكربون C4 Plants

دورة هاتش وسلاك Hatch and Slack pathway

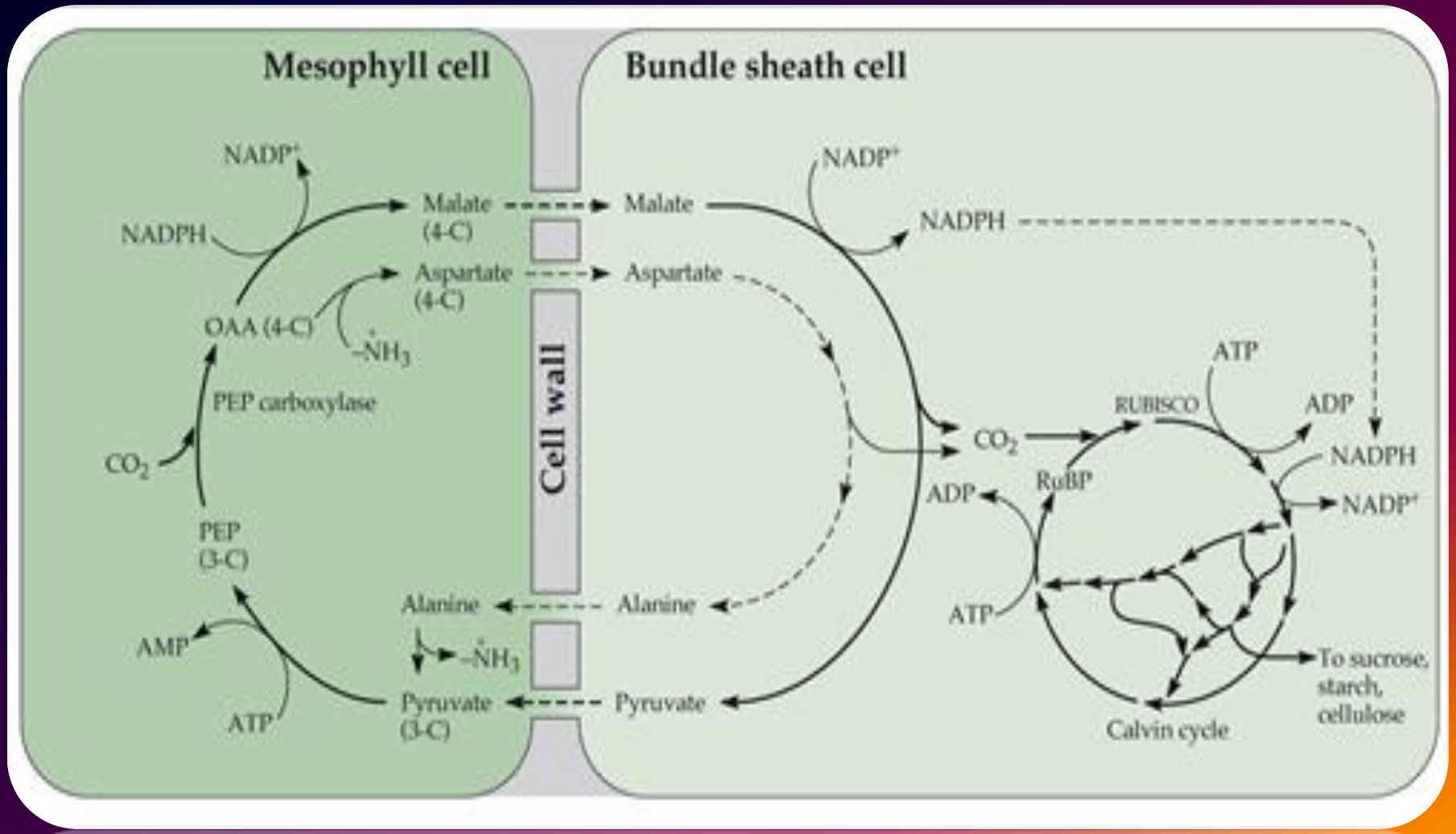




رسم ثلاثى الأبعاد يوضح أهم الفروق التشريحية بين أوراق نباتات C4 وأوراق نباتات C3.

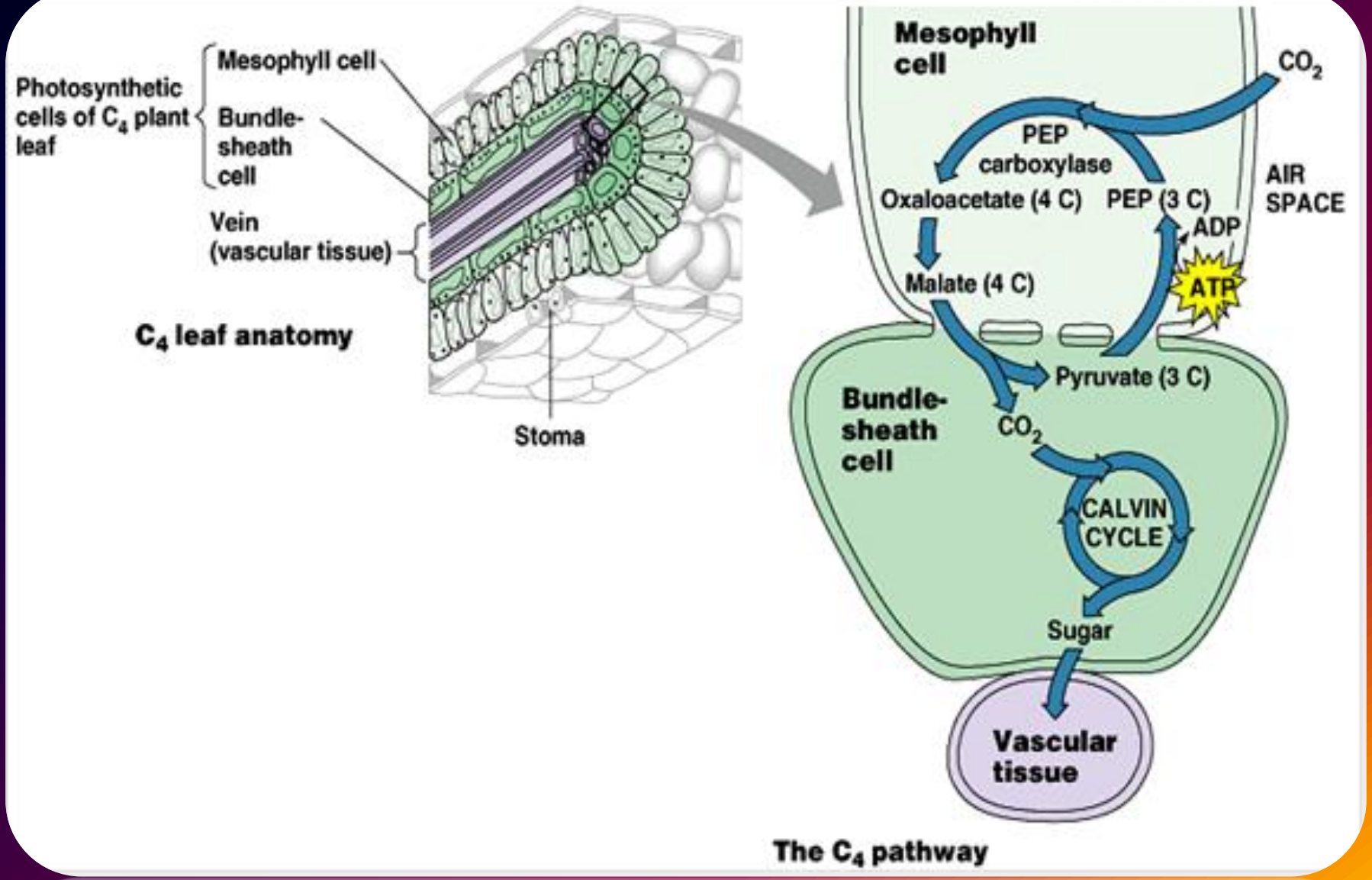
المسلك الثانى: تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات رباعية الكربون C4 Plants

دورة هاتش وسلاك Hatch and Slack pathway



المسلك الثانى: تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات رباعية الكربون C4 Plants

دورة هاتش وسلاك Hatch and Slack pathway



من الناحية الفسيولوجية الكيموحيوية تتميز نباتات الـ C4 عن نباتات الـ C3 بعدة ميزات منها:

- ✓ أغلبها نباتات إستوائية تعيش فى درجة حرارة مرتفعة وشدة إضاءة عالية ونقص فى الماء، ومنها ما ينمو فى المناطق الباردة المعتدلة كما أن بعضها يتحمل الملوحة وكلها تتميز بمعدل بناء ضوئى عالى وسريع.
- ✓ الثغور تغلق بسرعة أى لها مقاومة عالية.
- ✓ لا يحدث بها تنفس ضوئى وإن حدث يكون نادرأ وبمعدل منخفض للغاية.
- ✓ إنخفاض معدل بناء الجليكوليت.
- ✓ معدل عملية البناء الضوئى أكبر أو ضعف معدلها فى النباتات ثلاثية الكربون.
- ✓ سرعة نموها عالية نتيجة لكفاءة بنائها الضوئى العالية.
- ✓ إنتاجيتها عالية.
- ✓ إنخفاض نقطة التعويض الحرجة لثانى أكسيد الكربون (CO_2).

مسلك تثبيت CO_2 فى النباتات العصارية المتشحمة CAM Plants

الأيض الحمضى التشحمى Crassulacean Acid Metabolism (CAM)

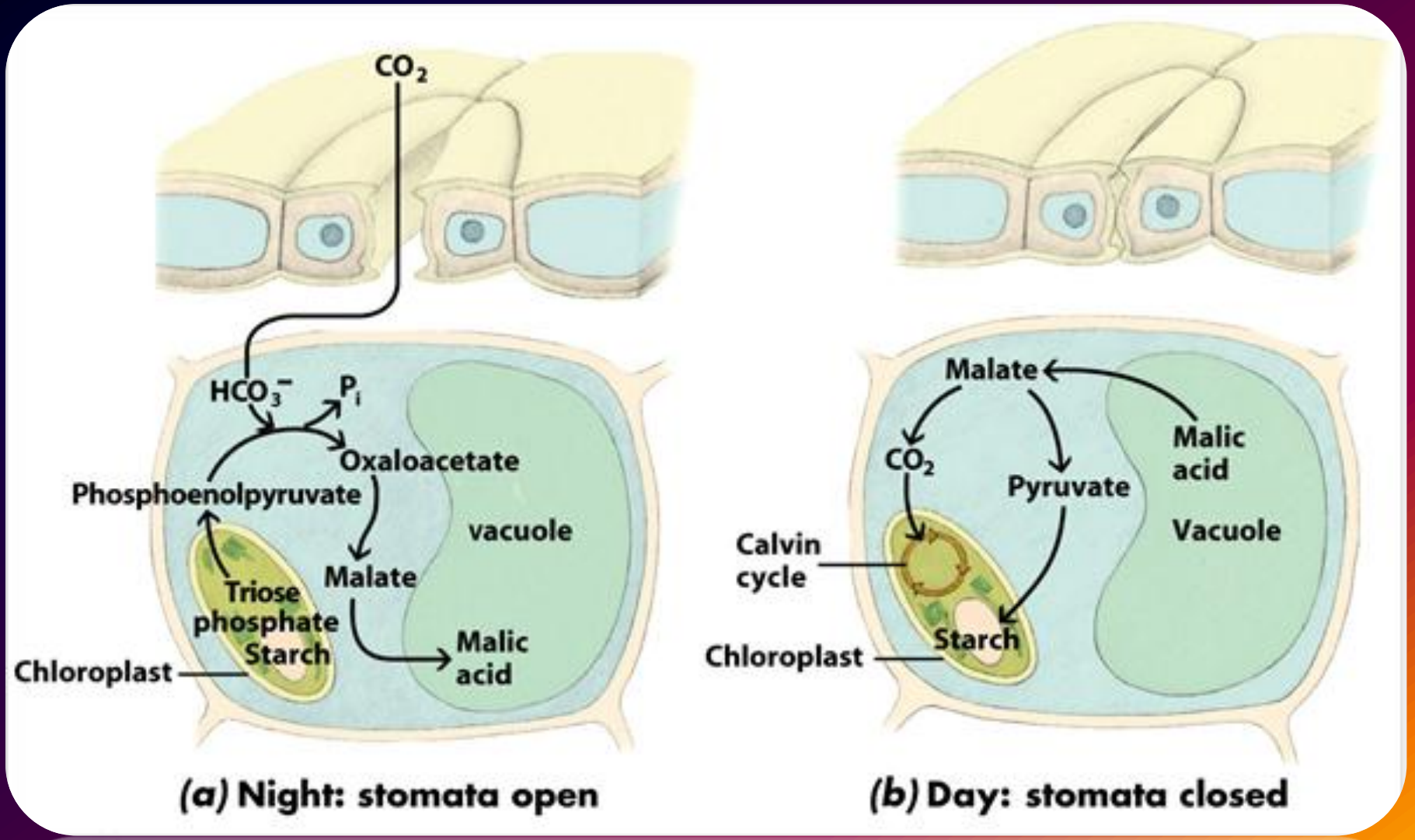
تتميز هذه النباتات ببعض الخصائص التشريحية والفسيولوجية التى تميزها عن النباتات العادية مثل:

1) زيادة سمك طبقة الأدمة على بشرة الأوراق، صغر حجم الأوراق، الثغور غائرة تغطيها شعيرات.
2) لا يوجد بها غلاف للحزم الوعائية (Kranz) لذا يوجد بها نوع واحد من البلاستيدات الخضراء فى خلايا النسيج المتوسط فقط.

هذه النباتات لها مسلك أو مسار لتثبيت CO_2 وإختزاله يشابه مسلك النباتات رباعية الكربون (C4 Plants) من حيث الناتج الأولى (حامض الأوكسالوخليك) والمستقبل الأول لـ CO_2 (فوسفو إينول حامض البيروفيك) والإنزيمات والتفاعلات ولكنها تختلف عن نباتات رباعية الكربون (C4) فى توقيت العملية، فهذه المجموعة من النباتات ثغورها تفتح ليلا (فى الظلام) ليدخل CO_2 ليتم تثبيته وإختزاله إلى حمض رباعى وهو حامض الماليك الذى يخزن فى الفجوات العصارية للخلايا. وفى أثناء النهار (الضوء) تقفل الثغور ويتم تحرير CO_2 من حامض الماليك ليتم تثبيته وإختزاله فى البلاستيدات الخضراء من خلال دورة كالفن لتكوين الكربوهيدرات (السكريات والنشا)، إذن هذه النباتات تكون أحماض رباعية بالليل وتكون النشا أو سكريات بالنهار للتخلص من الحموضة. والنشا يتحلل ويعطى فوسفوإينول بيروفيك PEP الذى يستقبل CO_2 فى الظلام

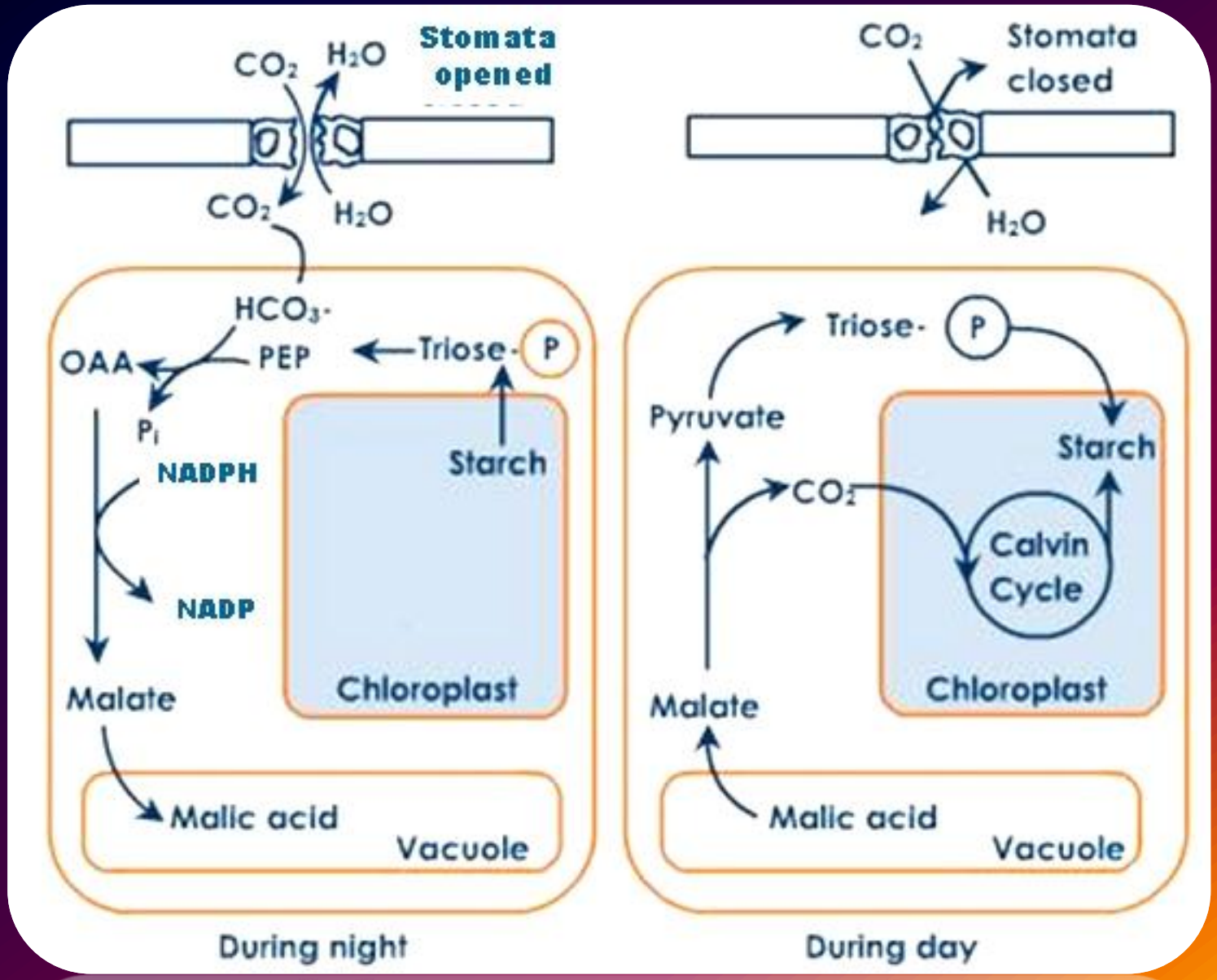
مسلك تثبيت CO_2 فى النباتات العصارية المتشحمة CAM Plants

الأيض الحمضى التشحمى Crassulacean Acid Metabolism (CAM)



مسلك تثبيت CO_2 فى النباتات العصارية المتشحمة CAM Plants

الأيض الحمضى التشحمى Crassulacean Acid Metabolism (CAM)



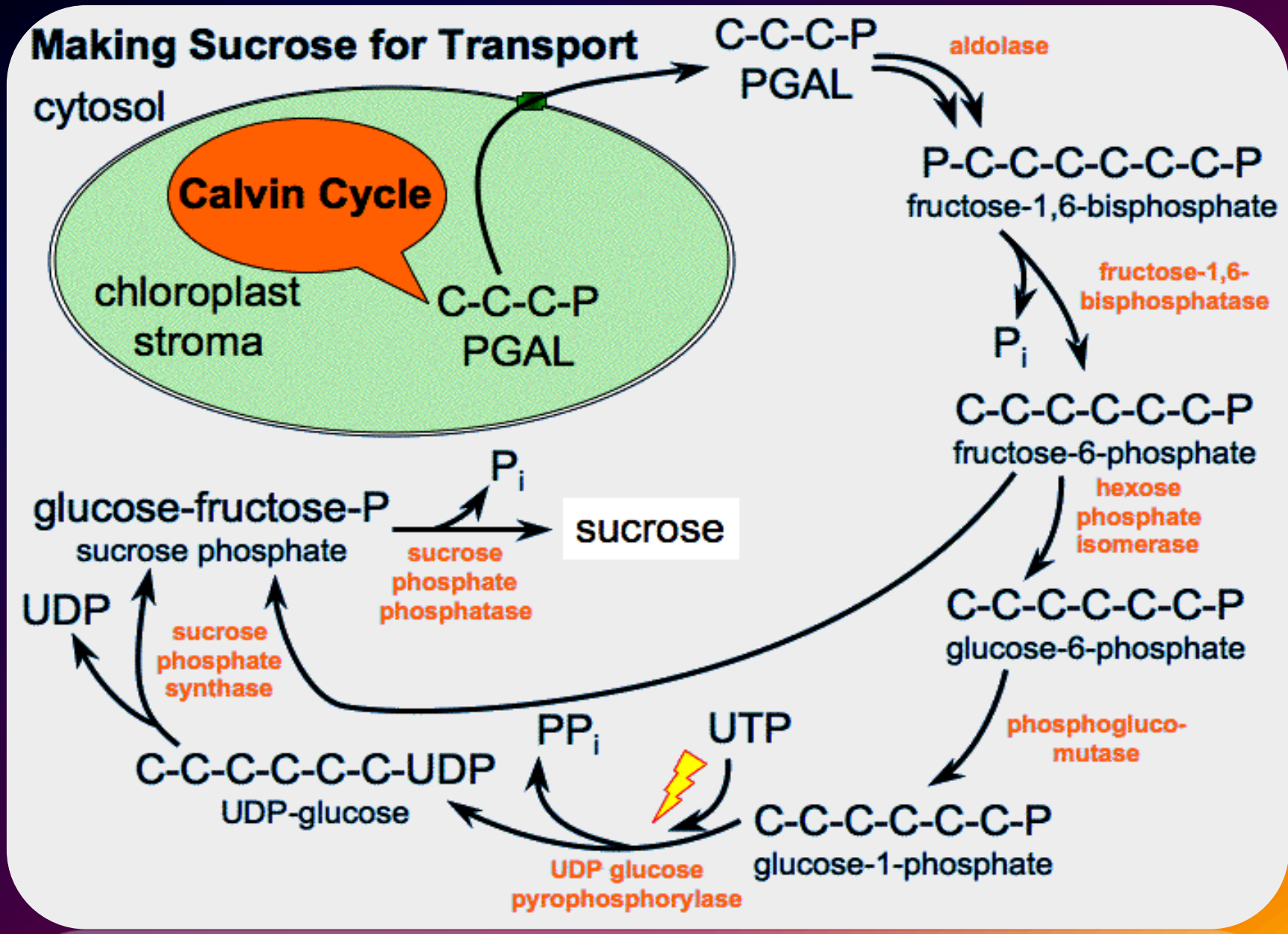
بناء السكروز والنشا

Sucrose and Starch Synthesis

يتم بناء السكروز والنشا كعملية تنظيمية أثناء عملية البناء الضوئى، حيث يتم بناء السكروز فى السيتوبلازم (cytosol) خارج البلاستيدات الخضراء، أما بناء النشا فيتم ويخزن فى حشوة البلاستيدات الخضراء، وهما من أهم نواتج عملية البناء الضوئى من ناحية الإستهلاك والقيمة التجارية للإنسان.

1) يتم بناء السكروز والنشا من السكر الثلاثى المفسفر جليسرالدهيد 3 فوسفات (G3P) والداى هيدوروكسى أسيتون فوسفات (DHAP) من نواتج تفاعلات الظلام فى عملية البناء الضوئى.
2) الذى يحدد بناء السكروز فى السيتوبلازم وبناء النشا فى البلاستيدات الخضراء هو تركيز الفوسفات غير العضوية (pi) فى السيتوبلازم وتركيز السكر الثلاثى المفسفرة (G3P) فى البلاستيدات الخضراء.
3) يتم نقل الفوسفات غير العضوية (pi) إلى داخل البلاستيدات ونقل السكر الثلاثى (G3P) إلى السيتوبلازم بالتبادل عن طريق حامل بروتينى.
4) عندما يزداد تركيز (pi) فى السيتوبلازم يزداد تبادله مع (G3P)، فيزداد إنتقال (G3P) إلى السيتوبلازم وبالتالى يتم بناء السكروز بمعدل عالى، كما يزداد إنتقال الفوسفات غير العضوية إلى البلاستيدات الخضراء على حساب G3P فيقل بناء النشا.
5) يتم بناء النشا عندما يقل تركيز (pi) فى البلاستيدات الخضراء وتزداد سرعة البناء الضوئى فيتراكم السكر الثلاثى المفسفر (G3P) فى البلاستيدة فيبدأ بناء النشا فى الستروما ويخزن أثناء النهار ثم يتحلل فى الظلام وينتقل ليستعمل فى العمليات الحيوية أو يخزن مرة أخرى فى أماكن لتخزين، ويثبط بناء النشا فى وجود تركيز عالى من pi فى السيتوبلازم.

Sucrose Synthesis بناء السكروز



1. بناء النشا Starch Synthesis

النشا من السكريات العديدة Polysaccharides وهو أحد أقسام الكربوهيدرات وأكثرها إنتشارا وهو ناتج تخزينى غذائى لعملية البناء الضوئى، ويتم بناء النشا فى ستروما البلاستيدات الخضراء أثناء النهار عندما يكون معدل البناء الضوئى (إنتاج السكريات الثلاثية المفسفرة) فى البلاستيدات عالى وينخفض تركيز الفوسفات غير العضوية (pi) فى السيتوبلازم منخفض والـ PH منخفض فيزداد تراكم السكريات الثلاثية المفسفرة (G3P) فى الستروما وتستخدم فى بناء النشا من خلال مسلك أو مسار بناء النشا من السكريات الثلاثية المفسفرة داخل البلاستيدات الخضراء.

يبدأ بناء النشا بتكوين جلوكوز-1- فوسفات من السكريات الثلاثية (G3P) الناتجة من دورة كالفن، حيث يتحد جزيئين من جلوكوز-1- فوسفات وتتكون بينهما رابطة جلوكوسيدية α- 1,4 مع خروج جزئ من الفوسفات غير العضوية (pi)، حيث يحتاج بناء النشا إلى مستقبل acceptor أو بادىء primer يتكون على الأقل من 2 : 4 وحدات من الجلوكوز مثل المالتوز – المالتو ترايوز – مالتو تتروز).

يتم بناء النشا فى وجود إنزيم نقل الجلوكوز UDPG transglycosylase الذى ينقل وحدات الجلوكوز إلى البادىء أو المستقبل لترتبط به برابطة جلوكوسيدية α-D (1,4) فى وجود إنزيم فوسفوريليز النشا Starch phosphorylase والذى يسمى أيضاً Starch synthetase وهذا الإنزيم يعمل على بناء النشا أثناء النهار عند إنخفاض الـ pH ووجود تركيز منخفض من pi وتراكم السكريات الثلاثية داخل البلاستيدات الخضراء، أما فى الظلام وبعد توقف عملية البناء الضوئى يرتفع الـ pH ويزداد تركيز الفوسفات غير العضوية (pi) يعمل الإنزيم على تحليل النشا إلى سكر الجلوكوز والسكريات الثلاثية التى تنتقل من البلاستيدات الخضراء إلى السيتوبلازم لتكوين السكروز

1. بناء النشا Starch Synthesis

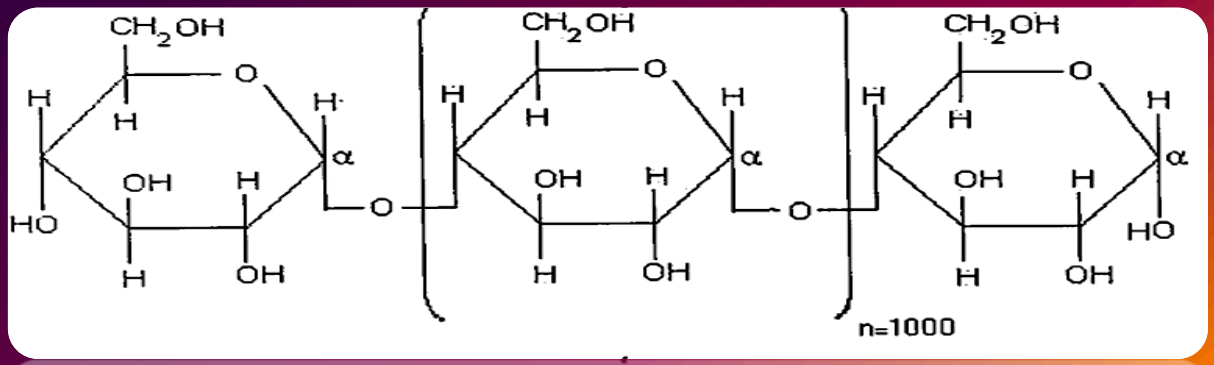
1-ATP + Glucose-1-p $\xrightarrow[\text{Low pH and pi}]{\text{UDPG transglycosylase}}$ ADP-glucose + ppi

2- ADP-glucose + acceptor primer (α 1,4-glucose) $\underset{\text{(Low pH and pi)}}{\overset{\text{(Low pH and pi)}}{\xrightleftharpoons{\text{Starch phosphorylase}}}}$ Starch (Amylose chain) + ADP

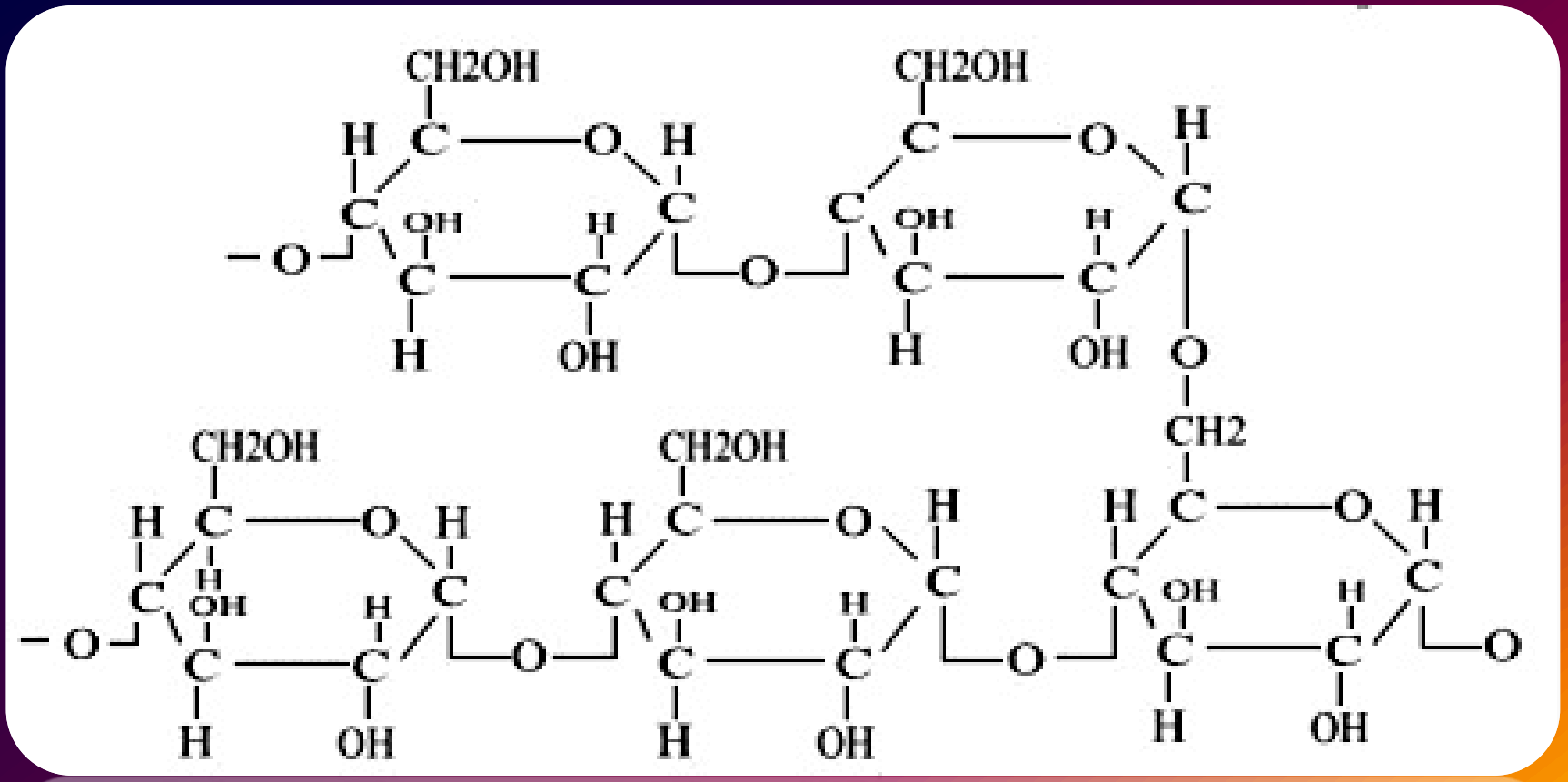
3- Glucose-1-p + acceptor primer $\underset{\text{(Low pH and pi)}}{\overset{\text{(Low pH and pi)}}{\xrightleftharpoons{\text{Starch phosphorylase}}}}$ Starch (Amylose chain) + pi

ويوجد نوعين من النشا هما:

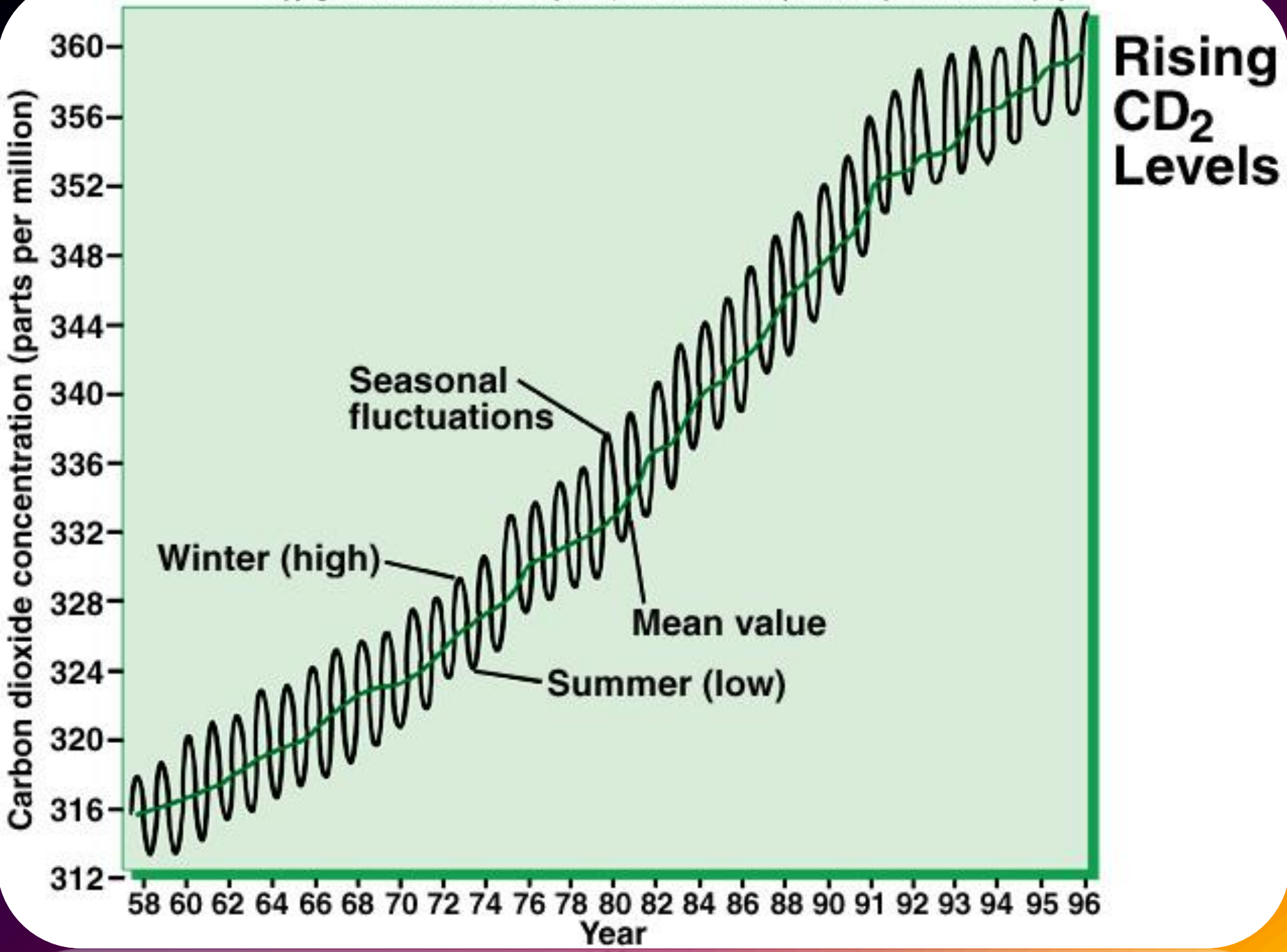
- الأميلوز Amylose وهو يتكون من وحدات جلوكوز مرتبطة مع بعضها فى سلسلة مستقيمة برابطة α-D(1,4-glucoside) ويعطى لون أزرق مع اليود.



- الأميلوبكتين Amylopectin وهو يتكون من جزئ متفرع يتكون من عدة سلاسل من وحدات الجلوكوز، حيث توجد تكون وحدات الجلوكوز مرتبطة فى سلاسل مستقيمة بروابط α -1,4- glucoside وترتبط السلاسل ببعضها براوبط α -1,6-glucoside. الإنزيم الذى ينشط الرابطة α -1,4- هو D-enzyme وأما الرابطة α -1,6 فينشطها إنزيم Q-enzyme والأميلوبكتين غير ذائب فى الماء ويعطى لون أرجوانى أو أحمر مع اليود.



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



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

Global Warming