كلية الزراعة
Faculty of Agriculture

جامعة دمياط
Damietta University

فسيولوجى نبات *

المحاضرة الأولى

البناء الضوئى «الجزء الثانى»

إعداد

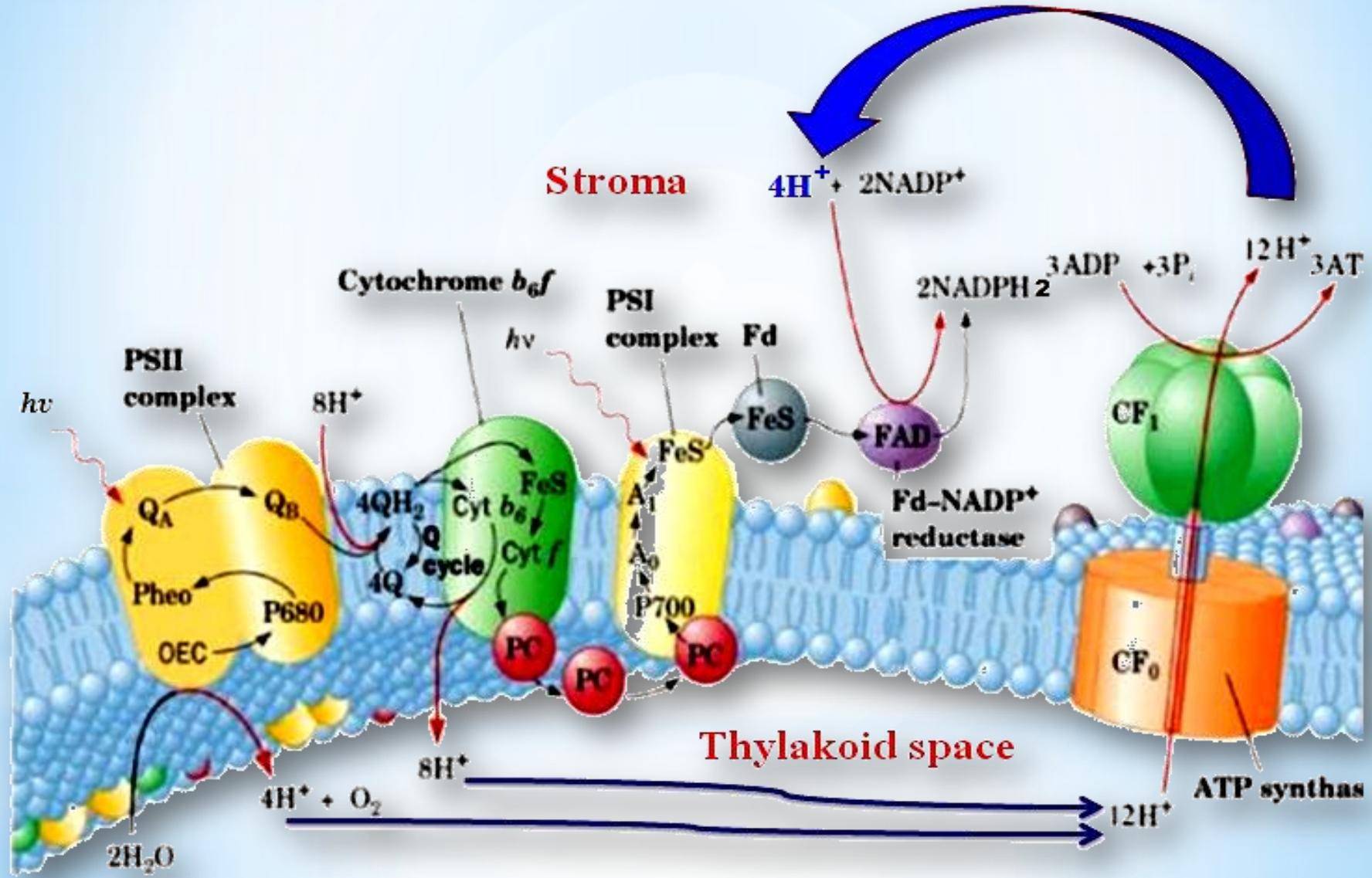
أ.د/ أحمد لطفى ونس

أستاذ النبات وعميد الكلية

Prof. Ahmed Lotfy Wanas

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 ٨ فوتونات ضوئية. وبالتالى فإن أكسدة جزيئين من الماء لكى يتصاعد جزىء أكسجين واحد يلزمه ٨ 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 ٤ إلكترونات ويؤدى إمتصاص ٤ 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 ٣ 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
12H+
3AT
Cytochrome b6f
PSI complex
hv
Fd
PSII complex
hv
8H+
FeS
FAD
Fd-NADP+ reductase
CF1
FeS
QA
QB
4QH2
Cyt b6
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 ٣ جزيئات ATP + ٢ جزىء $NADPH_2$ تكفى لتثبيت وإختزال جزىء واحد من CO_2 كما توضح المعادلة التالية:

يتضح من المعادلة السابقة أن تثبيت جزىء واحد CO_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 ٦ جزيئات CO_2 وهذه يلزم لتثبيتها وإختزالها طاقة تمثيلية تتألف من ١٨ جزىء ATP و١٢ جزىء $NADPH_2$ وهذه الطاقة التمثيلية لكى يتم تكوينها من عملية الفسفرة الضوئية غير الدائرية تحتاج إلى إمتصاص ٤٨ فوتون ضوئى يستغلها النظامين الضوئيين (٢٤ فوتون / نظام ضوئى) ويحدث إنحلال ضوئى لـ١٢ جزىء ماء لينطلق منها ٢٤ إلكترون تسرى خلال حوامل نقل الإلكترون التى تربط بين النظامين الضوئيين ويترتب على سريانها ووصولها إلى مستقبلها النهائى تكوين ١٢ جزىء $NADPH_2$ و ١٨ جزىء ATP.

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-٣- فوسفوجلسريك (3PGA) والمستقبل الأول لثانى أكسيد الكربون هو سكر الريبولوز ٥،١ 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 الأكسالوخليك Oxaloacetic acid (OAA) 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)

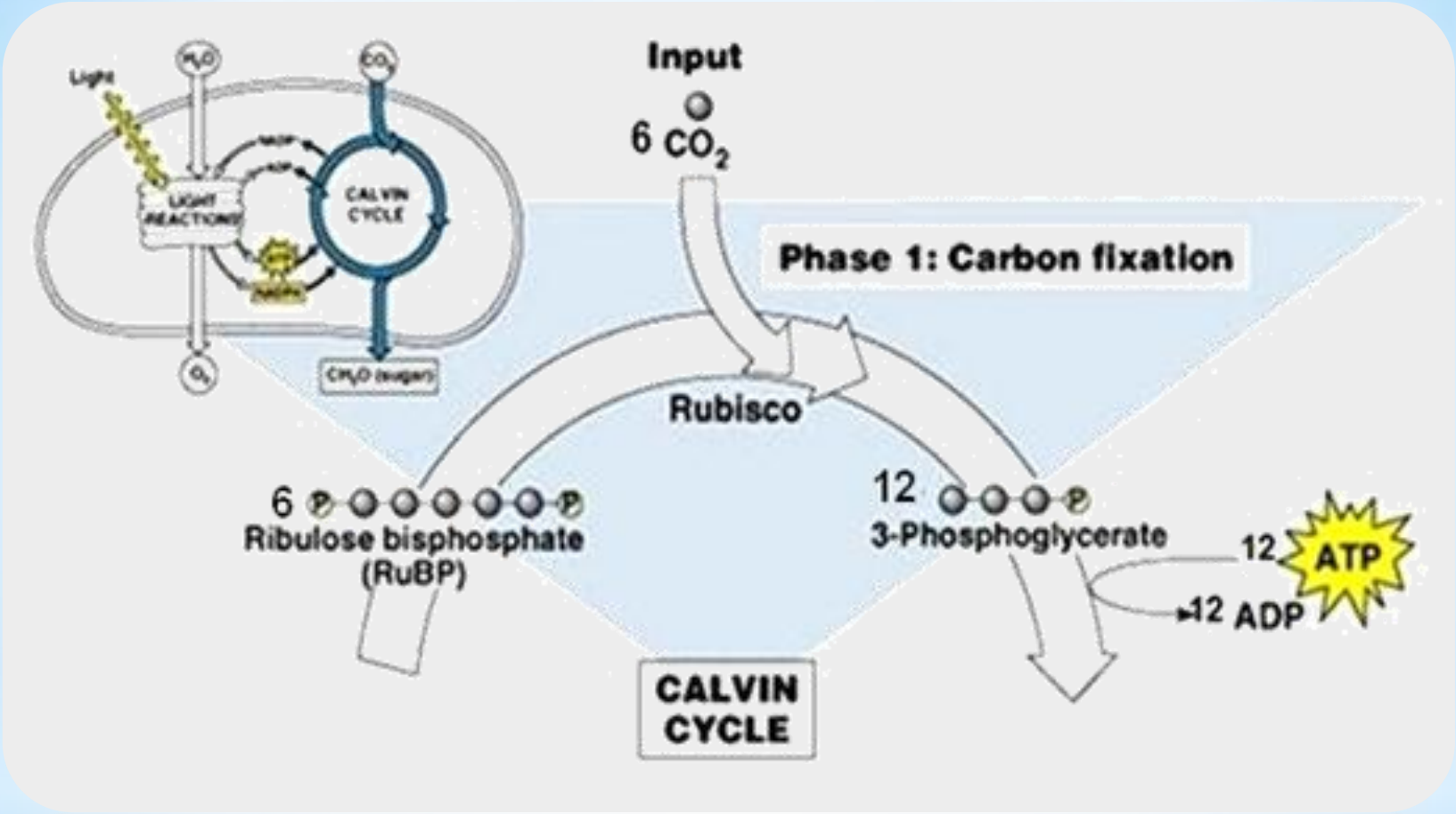
CO_2 Fixation and reduction of C3 plants (Calvin and Benson Cycle)

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

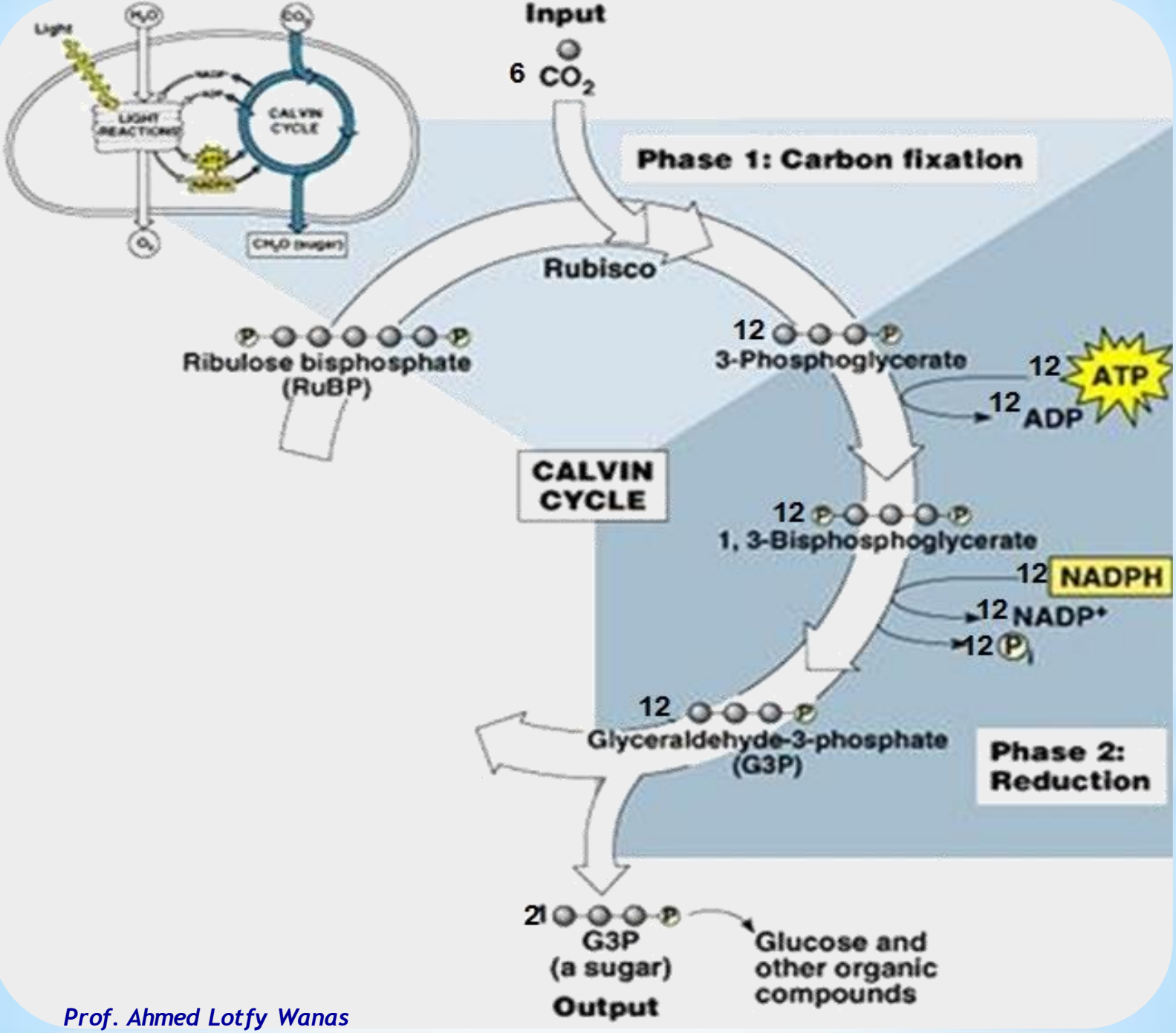
فى هذه المرحلة يتم اتحاد CO_2 الغاز مع مستقبله وهو سكر ريبولوز ١،٥ ثنائى الفوسفات Ribulose 1,5 diphosphate (RuBP) فى وجود الماء وإنزيم RuBP carboxylase. or rubisco ليعطى مركب ذو ست ذرات كربون غير ثابت وينشطر سريعا إلى جزيئين من حمض ٣- فوسفوجلسريك 3-Phosphoglyceric acid (3PGA) وهو الناتج الأول من تثبيت CO_2 وهو مركب ثلاثى الكربون، ولكى يتم تثبيت ٦ جزيئات CO_2 فإنها تحتاج إلى ٦ جزيئات من RuBP لتكون ١٢ جزىء من حمض ٣- فوسفوجلسريك (3PGA)

Rubisco هى اختصار لاسم الانزيم وهو Ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase oxygynase



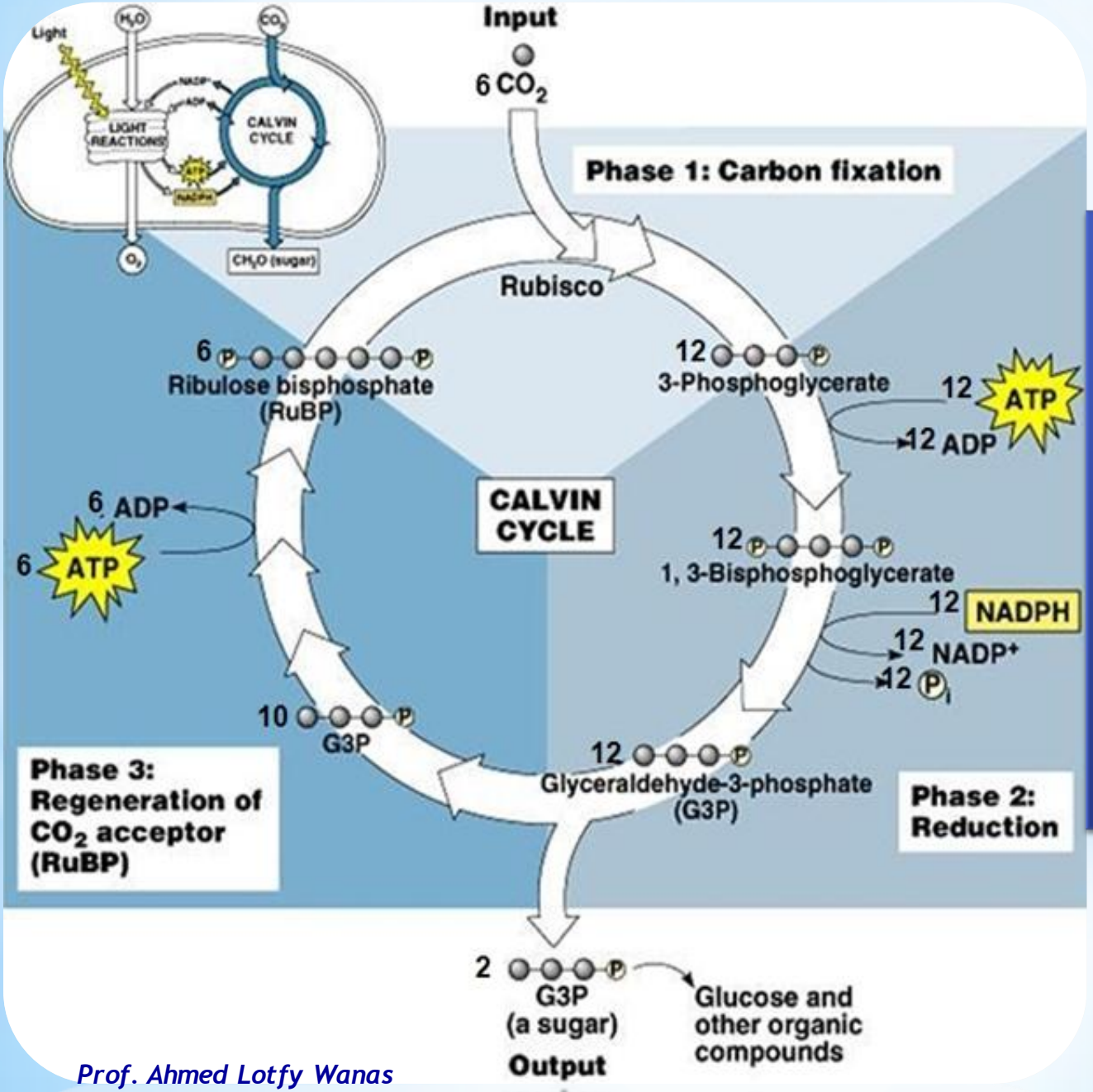
المرحلة الثانية: المرحلة الإختزالية Reduction

يستقبل كل جزىء من حمض ٣- فوسفوجليسريك (3PGA) مجموعة فوسفات أخرى من ATP ليكون حمض ٣،١- فسفو جليسريك الذى يختزل بواسطة $NADPH_2$ إلى جليسرالدهيد ٣ فوسفات (G3P) أى تختزل مجموعة الكربوكسيل (COOH-) إلى مجموعة ألدهيد (CHO-)، ومركب جليسرالدهيد ٣ فوسفات وهو سكر ثلاثى الكربون يدخل فى بناء مركبات كربوهيدراتية عديدة.



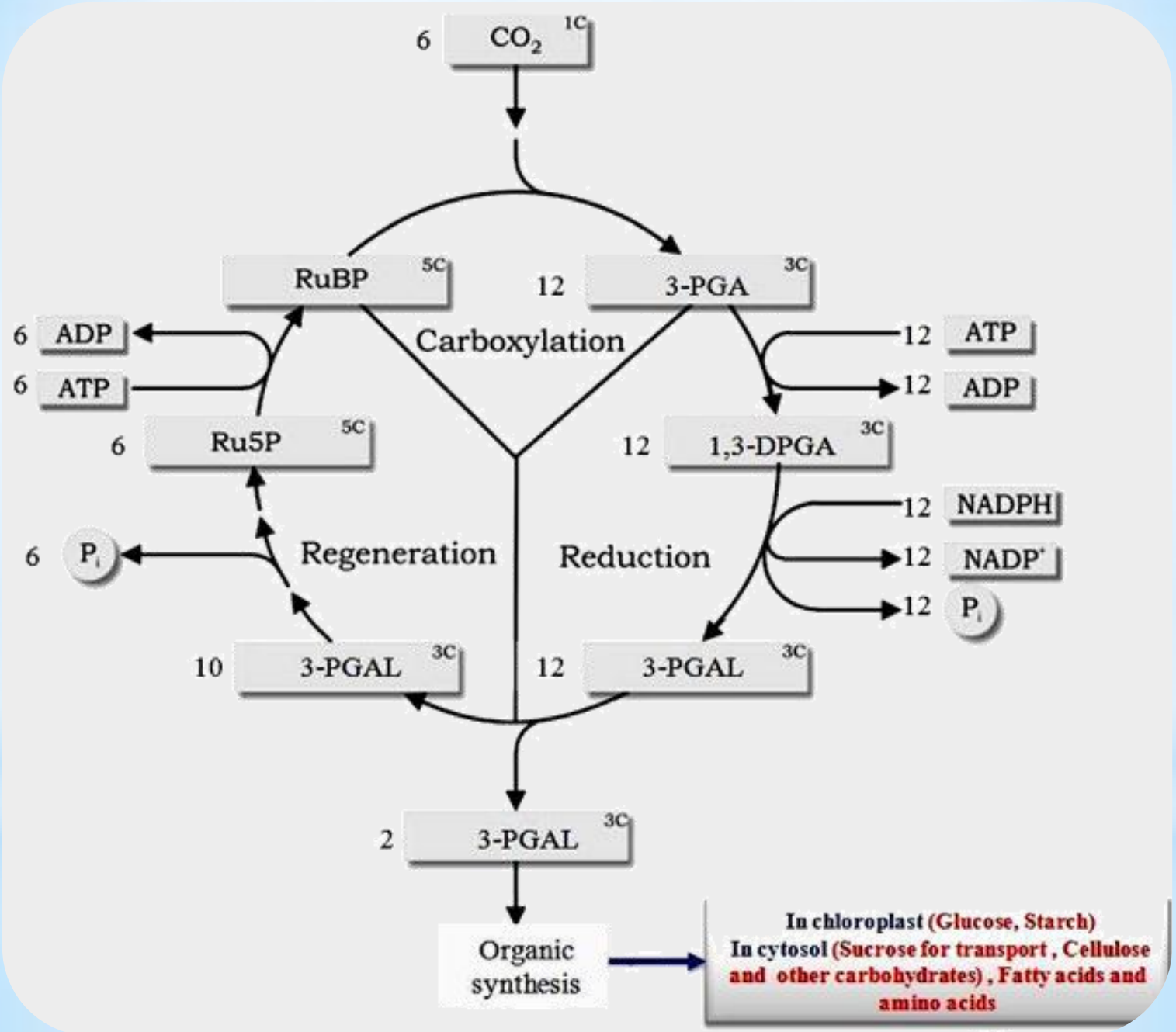
Prof. Ahmed Lotfy Wanas

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 ١،٥ ثنائى الفوسفات (RuBP) باستمرار.

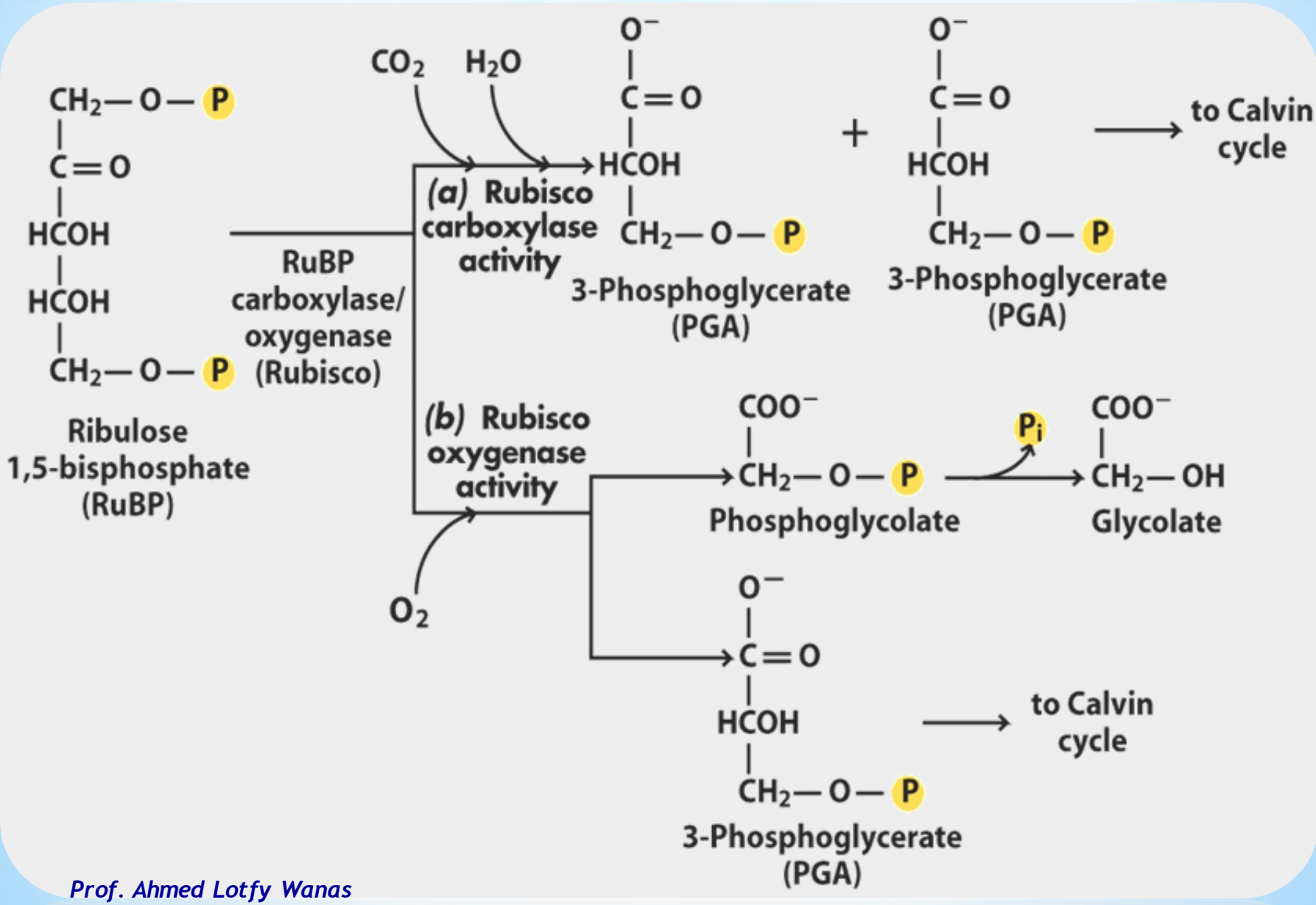
أضغط هنا

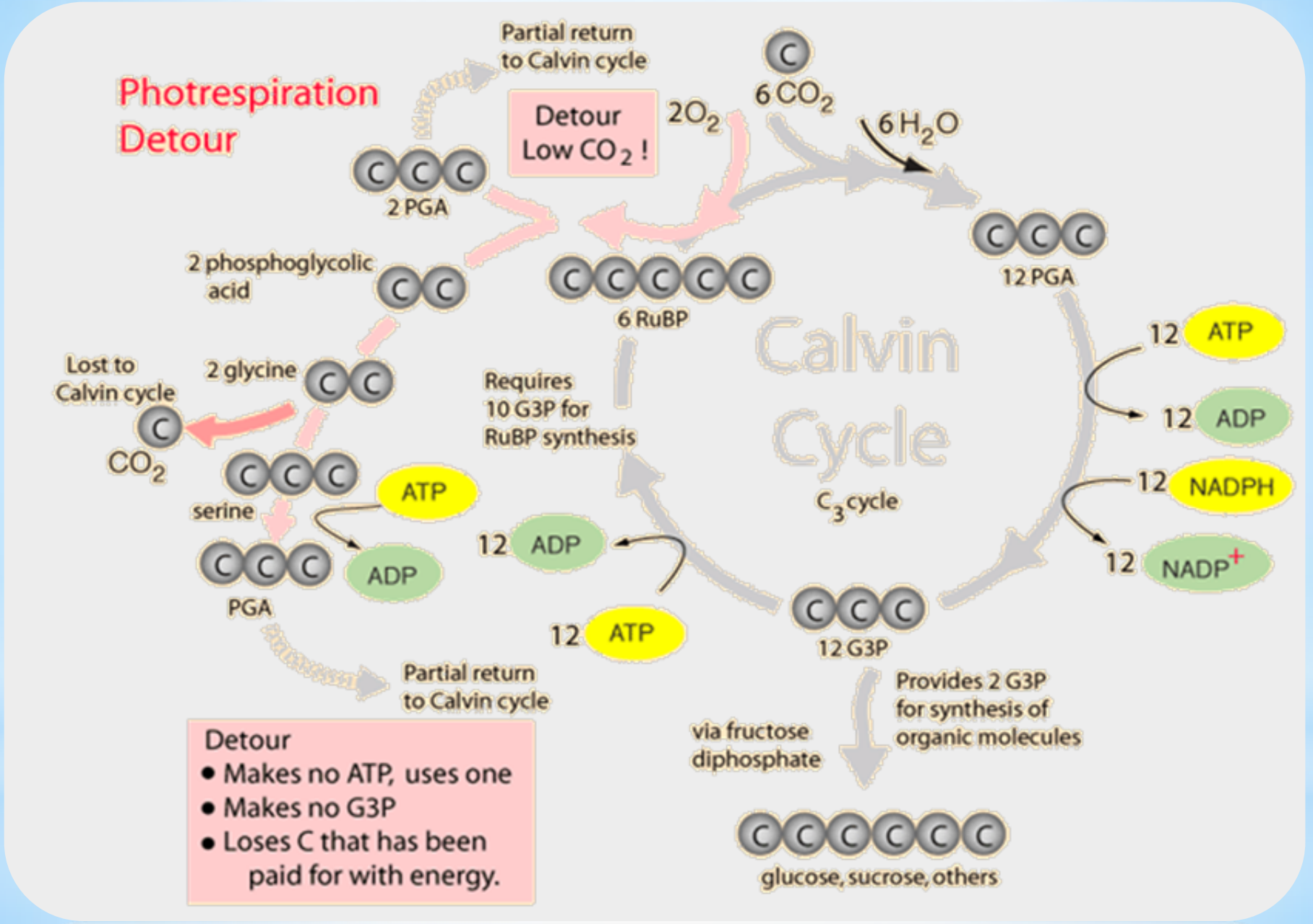


مخطط مختصر يوضح تفاعلات المراحل الثلاثة لدورة كالفن

Prof. Ahmed Lotfy Wanas

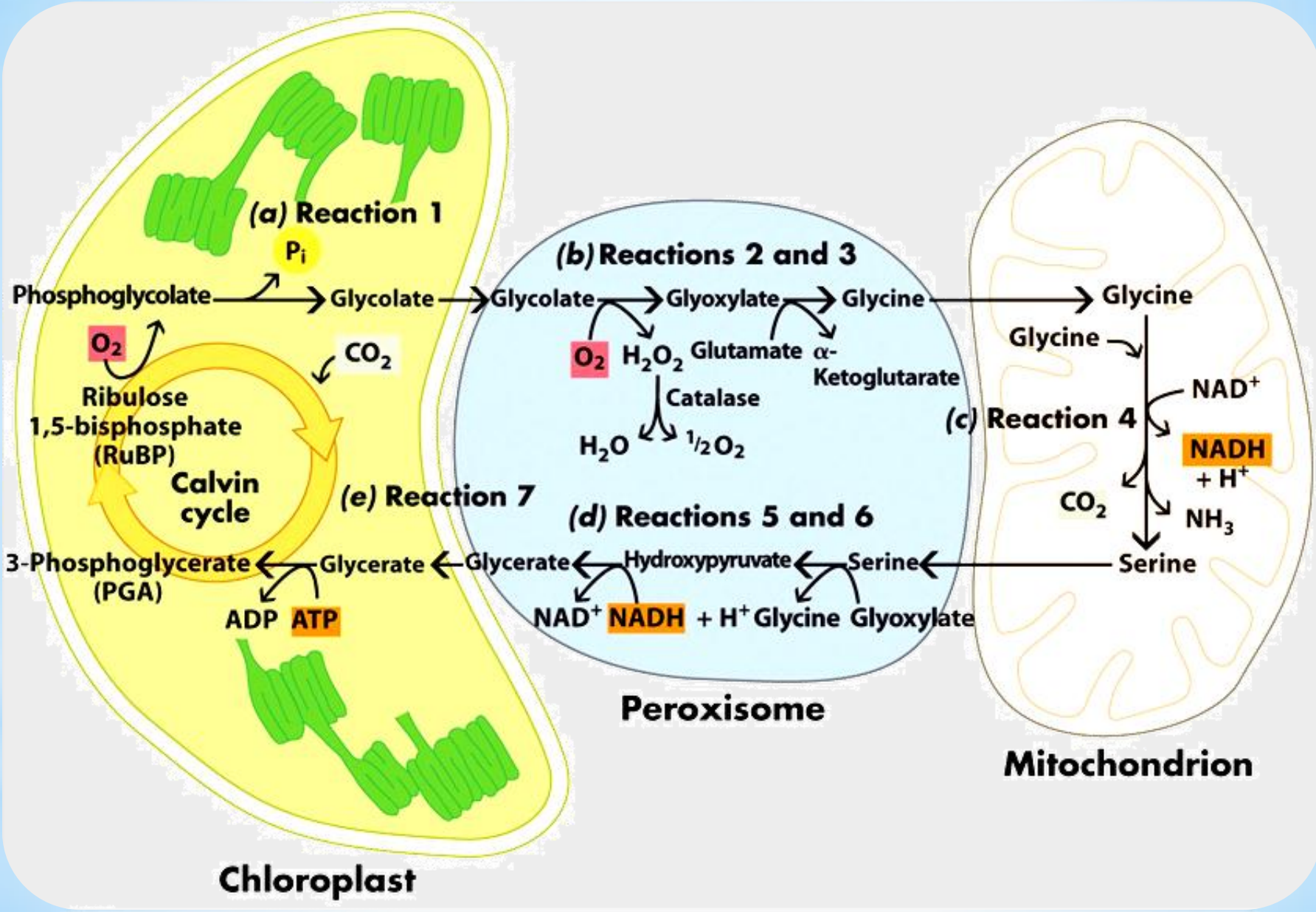
Ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase (Rubisco) إنزيم





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

Prof. Ahmed Lotfy Wanas



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

Prof. Ahmed Lotfy Wanas

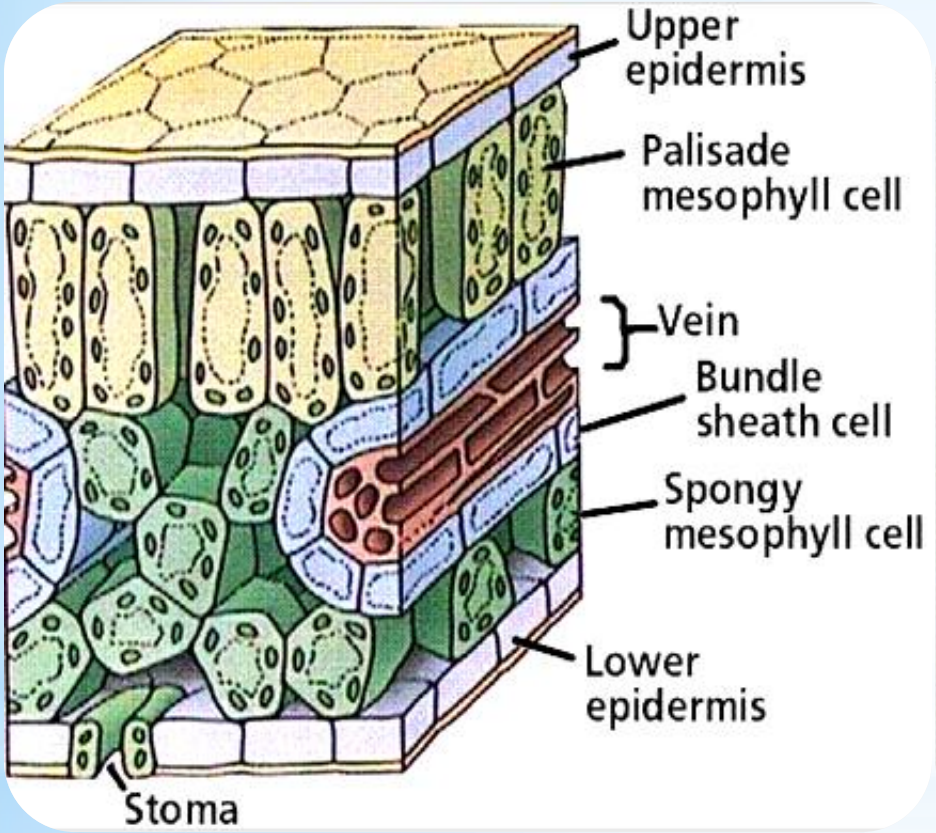
المسلك الثانى: تثبيت واختزال CO_2 فى النباتات رباعية الكربون C4 Plants

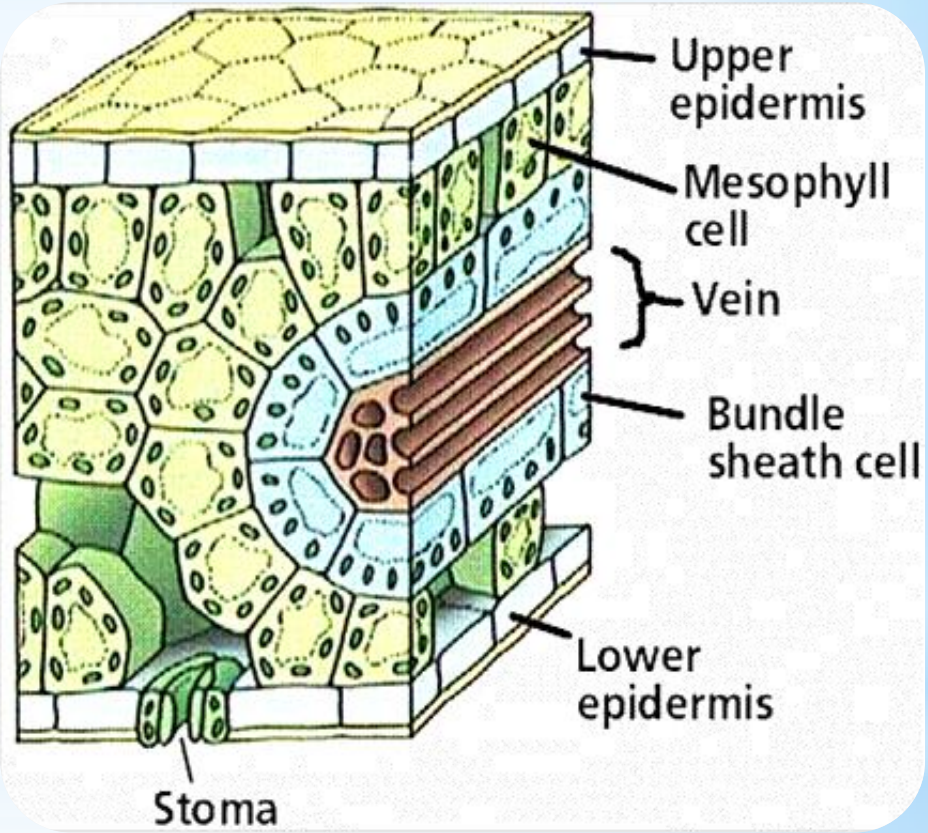
دورة هاتش وسلاك Hatch and Slack pathway

- ✓ 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 نادراً 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.

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

دورة هاتش وسلاك Hatch and Slack pathway

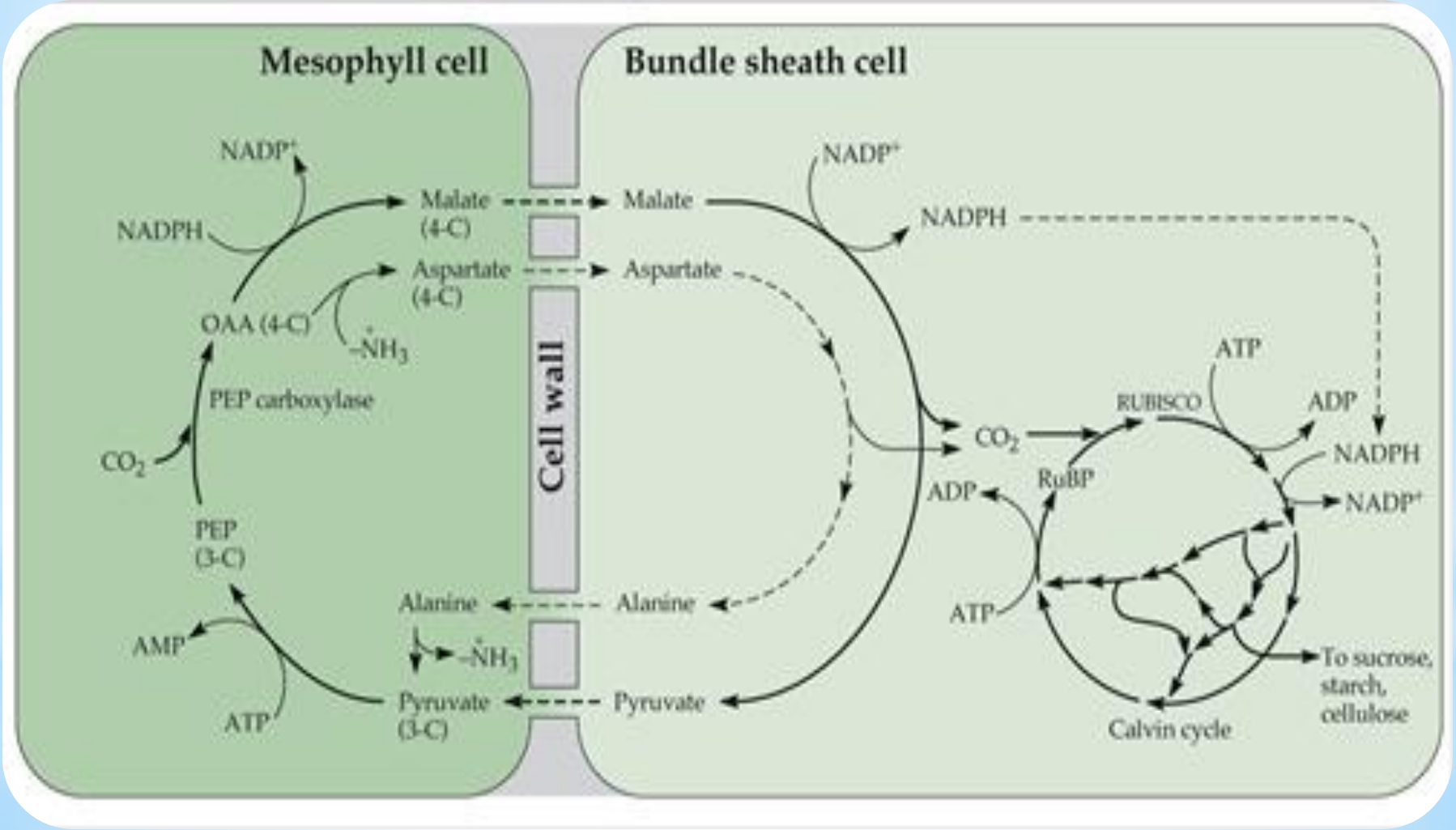




Prof. Ahmed Lotfy Wanas

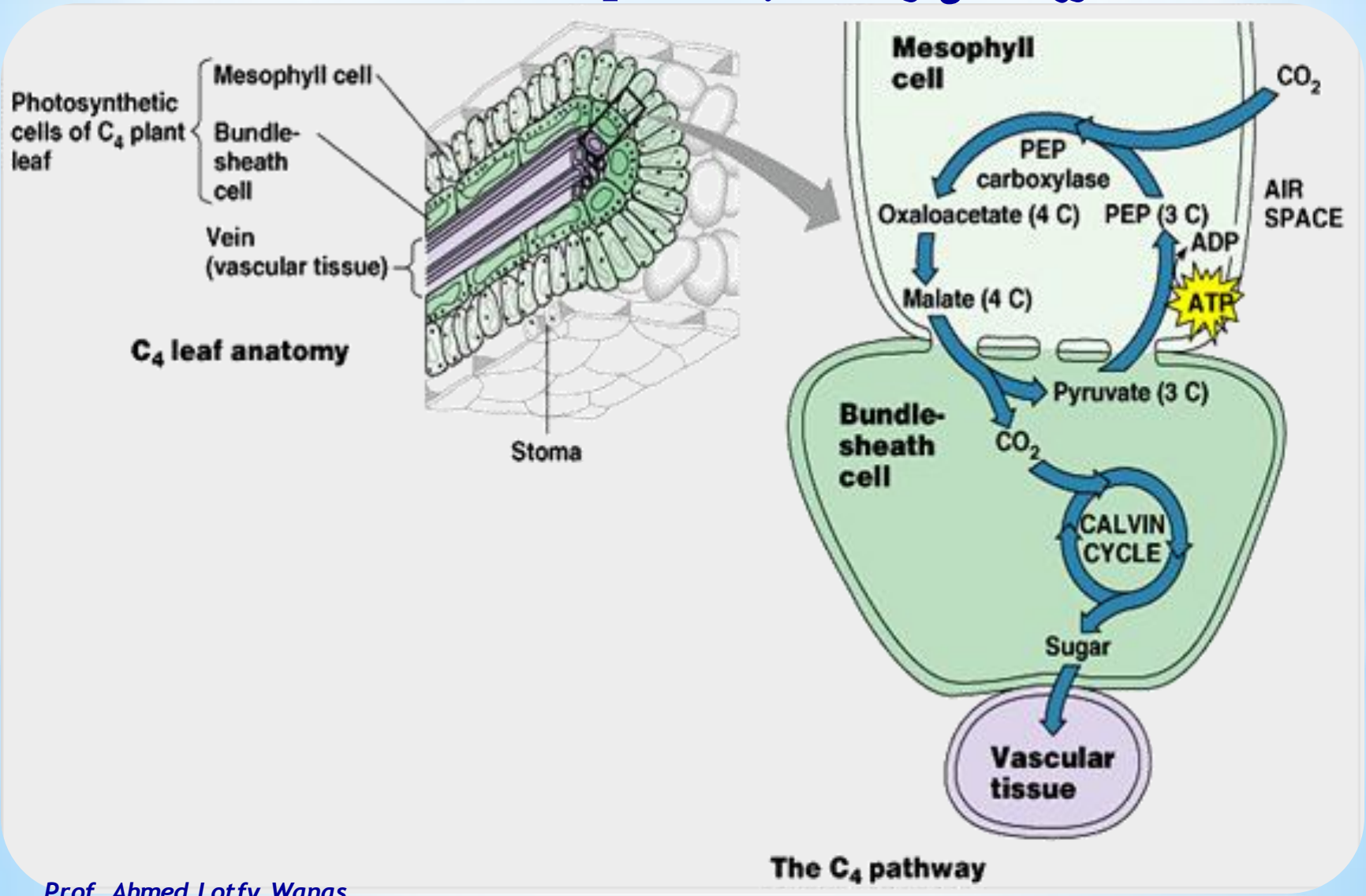
المسلك الثانى: تثبيت وإختزال CO_2 فى النباتات رباعية الكربون C4 Plants

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



Prof. Ahmed Lotfy Wanas

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:

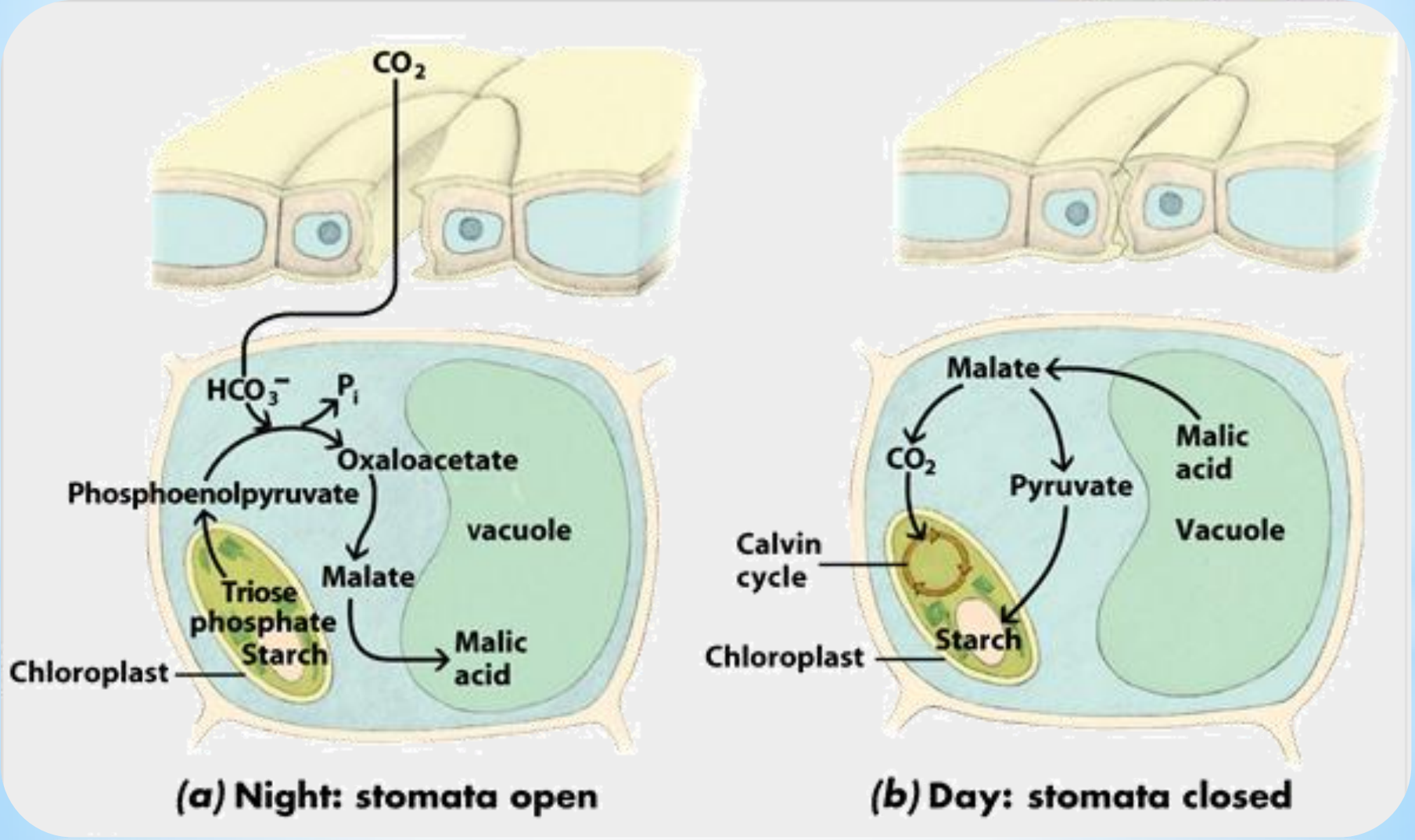
١) زيادة سمك طبقة الأدمة على بشرة الأوراق، صغر حجم الأوراق، الثغور غائرة تغطيها شعيرات.

٢) 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 الأكسالوخليك) 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_2ليتم 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

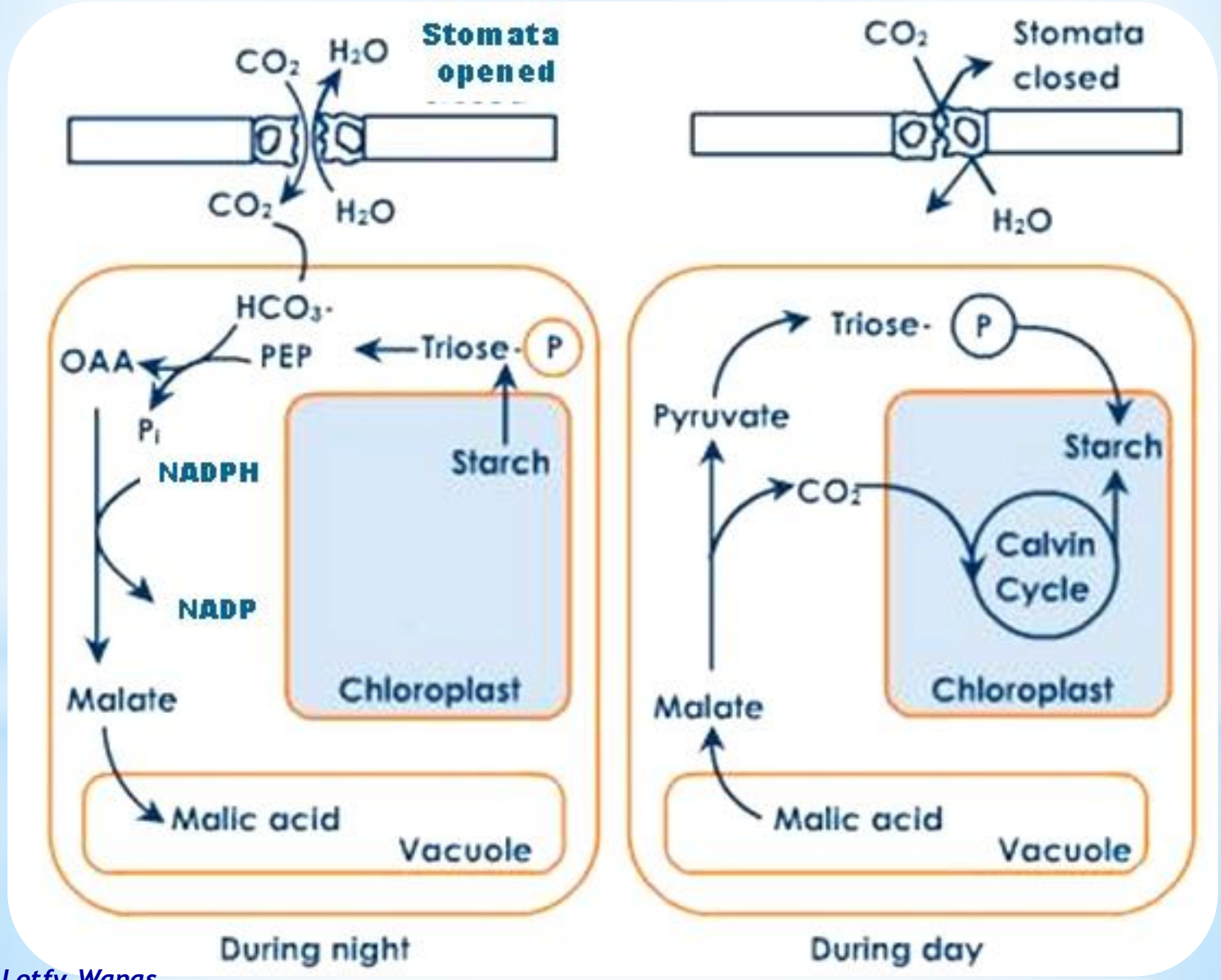
الأيض الحمضى التشحمى Crassulacean Acid Metabolism (CAM)



Prof. Ahmed Lotfy Wanas

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.

١) يتم بناء السكروز والنشا من السكر الثلاثى المفسفر جليسرالدهيد ٣ فوسفات (G3P) والداى هيدروكسى أسيتون فوسفات (DHAP) من نواتج تفاعلات الظلام فى عملية البناء الضوئى.

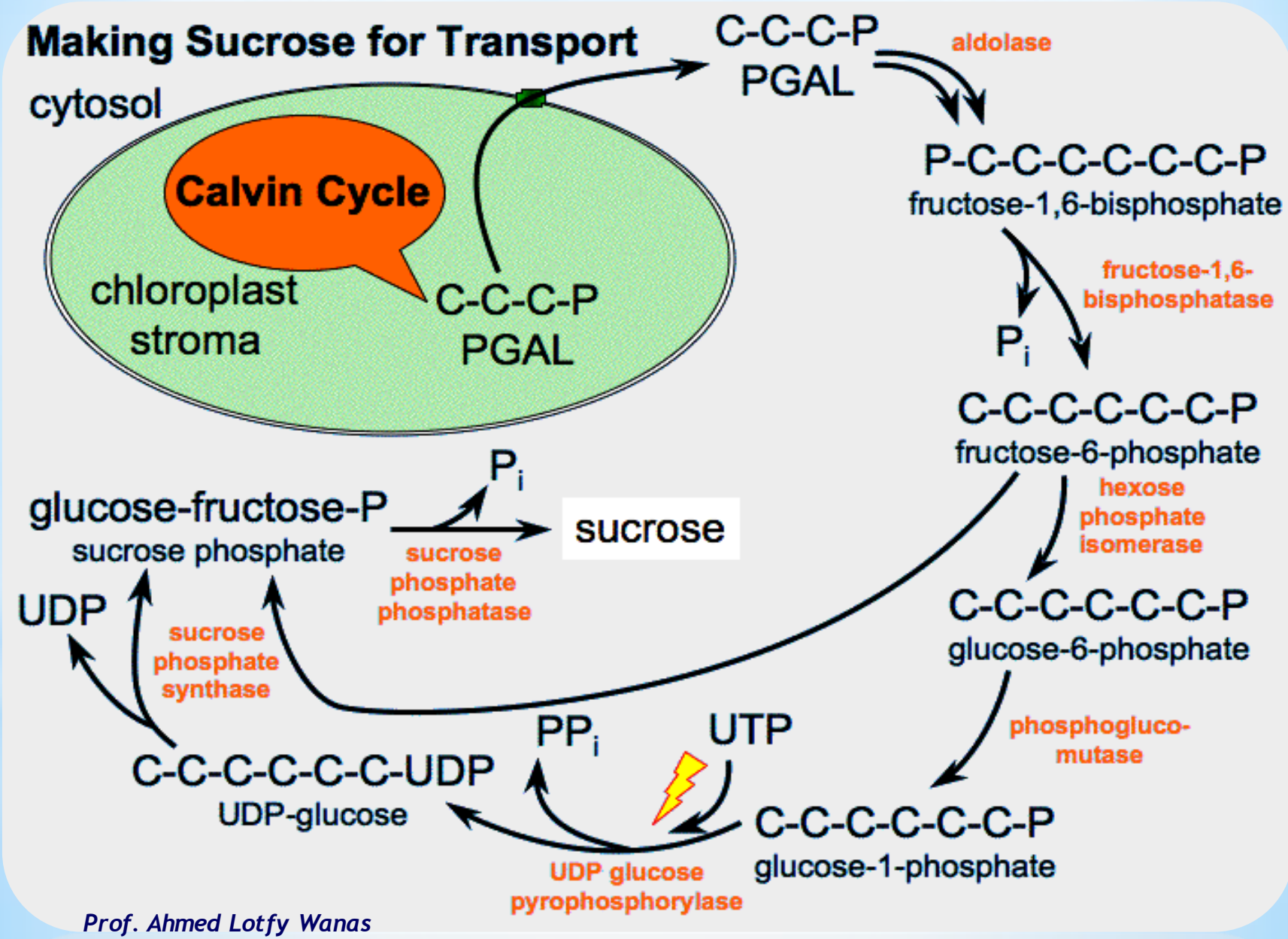
٢) الذى يحدد بناء السكروز فى السيتوبلازم وبناء النشا فى البلاستيدات الخضراء هو تركيز الفوسفات غير العضوية (pi) فى السيتوبلازم وتركيز السكر الثلاثى المفسفرة (G3P) فى البلاستيدات الخضراء.

٣) يتم نقل الفوسفات غير العضوية (pi) إلى داخل البلاستيدات ونقل السكر الثلاثى (G3P) إلى السيتوبلازم بالتبادل عن طريق حامل بروتينى.

٤) 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.

٥) 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



Prof. Ahmed Lotfy Wanas

١. 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-١- فوسفات من السكريات الثلاثية (G3P) الناتجة من دورة كالفن، حيث يتحد جزيئين من جلوكوز-١- فوسفات وتتكون بينهما رابطة جلوكوسيدية α- 1,4مع خروج جزئ من الفوسفات غير العضوية (pi)، حيث يحتاج بناء النشا إلى مستقبل acceptor أو بادىء primer يتكون على الأقل من ٢ : ٤ وحدات من الجلوكوز مثل المالتوز – المالتو ترايوز – مالتو تتروز).

يتم بناء النشا فى وجود إنزيم نقل الجلوكوز UDPG transglycosylaseالذى 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 synthetaseوهذا الإنزيم يعمل على بناء النشا أثناء النهار عند إنخفاض الـ pHووجود تركيز منخفض من piوتراكم السكريات الثلاثية داخل البلاستيدات الخضراء، أما فى الظلام وبعد توقف عملية البناء الضوئى يرتفع الـ pHويزداد تركيز الفوسفات غير العضوية (piيعمل الإنزيم على تحليل النشا إلى سكر الجلوكوز والسكريات الثلاثية التى تنتقل من البلاستيدات الخضراء إلى السيتوبلازم لتكوين السكروز

١. بناء النشا Starch Synthesis

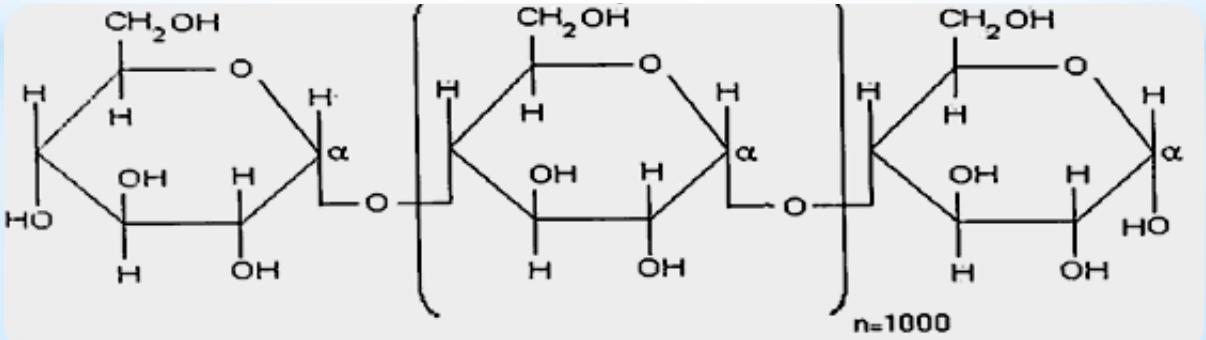
$$\text{1-ATP + Glucose-1-p} \xrightarrow[\text{Low pH and pi}]{\text{UDPG transglycosylase}} \text{ADP-glucose + ppi}$$

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

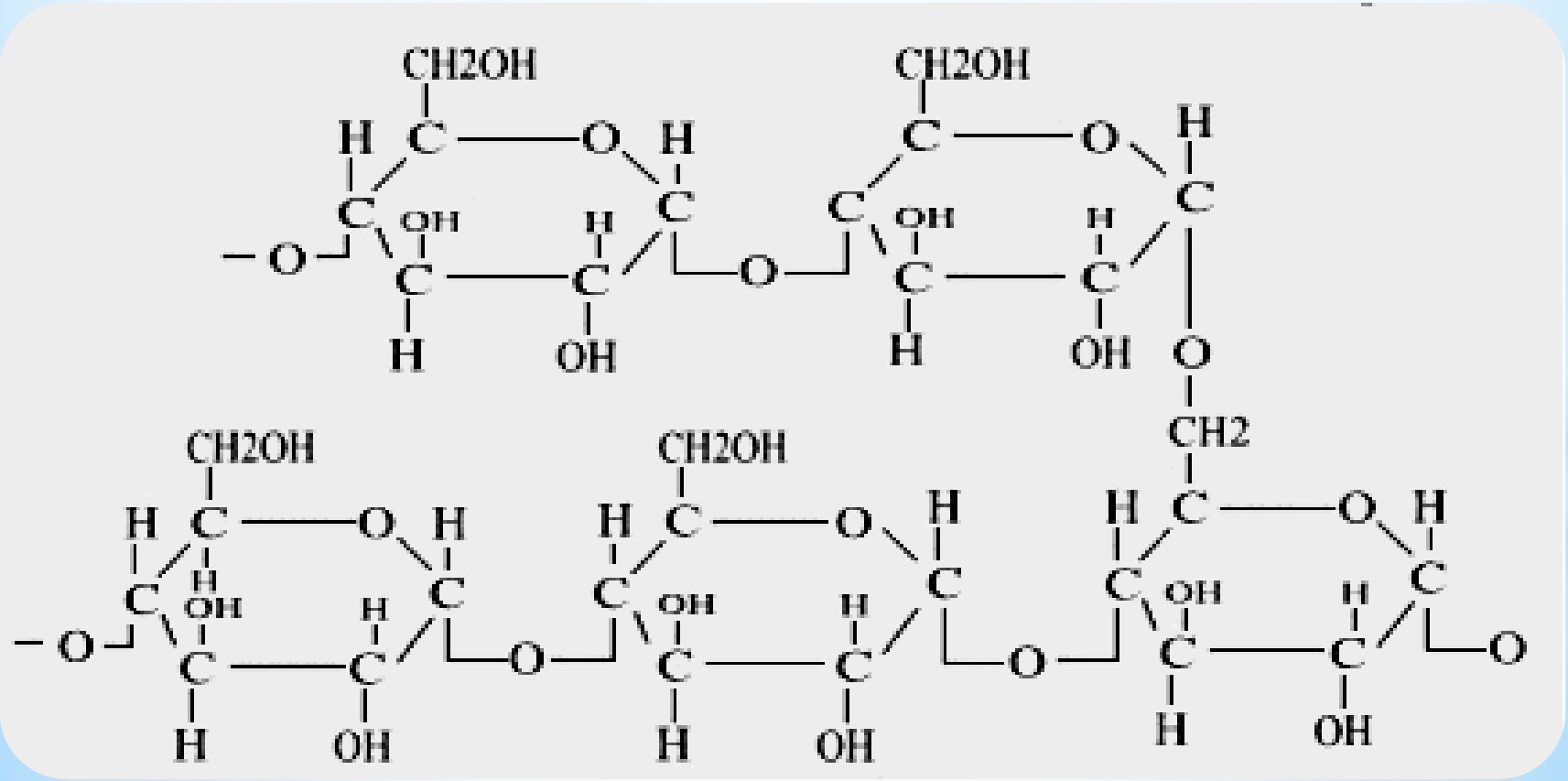
$$\text{3- Glucose-1-p + acceptor primer} \underset{\text{(Low pH and pi)}}{\overset{\text{(Low pH and pi)}}{\overset{\text{Starch phosphorylase}}{\rightleftharpoons}}} \text{Starch (Amylose chain) + pi}$$

ويوجد نوعين من النشا هما:

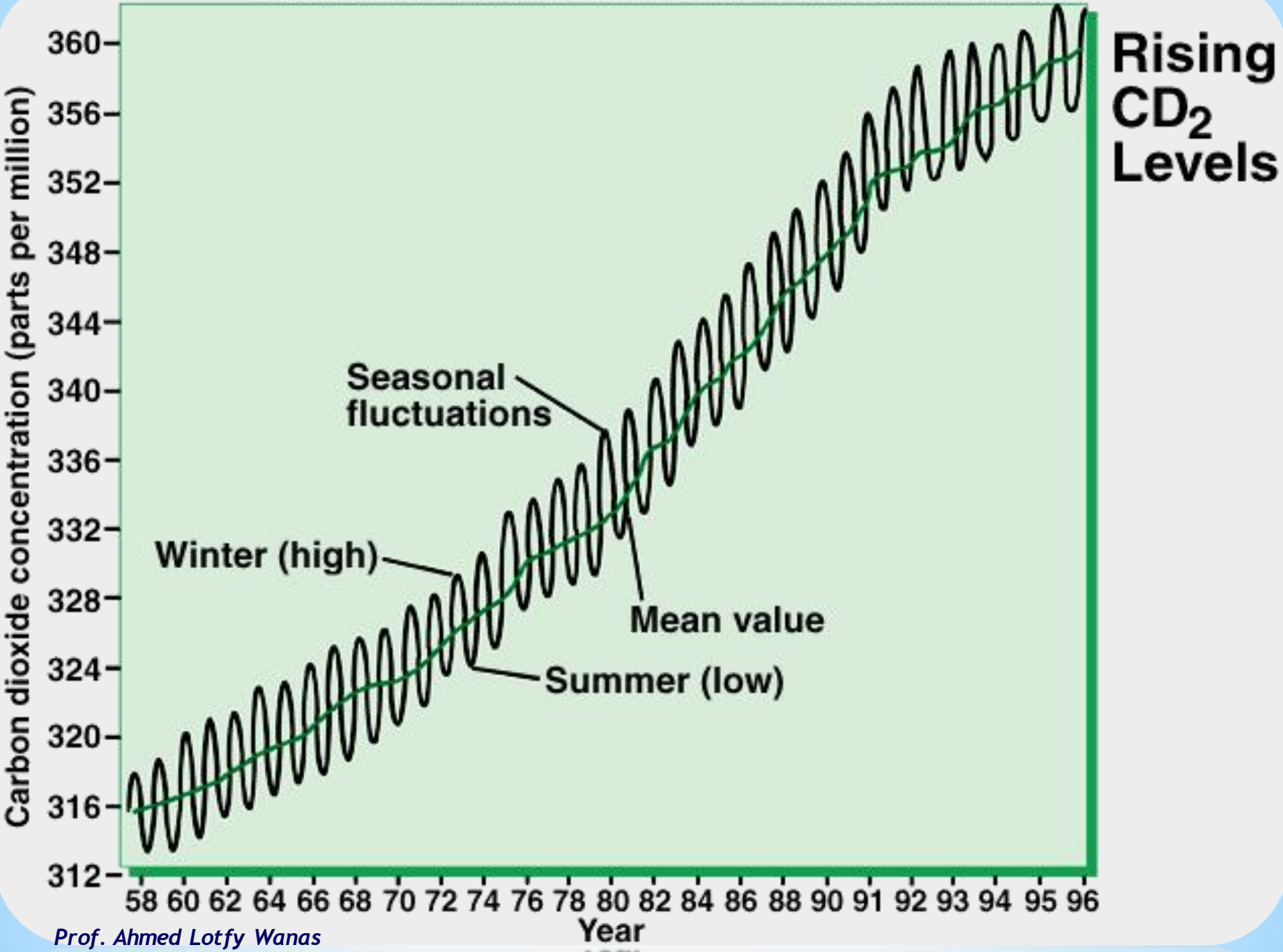
- **الأميلوز Amylose وهو يتكون من وحدات جلوكوز مرتبطة مع بعضها فى سلسلة مستقيمة برابطة α-D(1,4-glucoside) ويعطى لون أزرق مع اليود.**



- 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