أنواع تثبيت او اختزال ثاني اوكسيد الكاربون (CO_2)

1- دورة كالفن بينسون Calvin - Benson في نباتات C_3 (C_3 -Plants).

2- نظام Hatch-Slack في نباتات C_4 (C_4 -Plants).

3- نظام تثبيت Co_2 في النباتات العصارية (CAM).

1- دورة كالفن بينسون Calvin - Benson في نباتات C_3 (C_3 -Plants):-

حصل كالفن ومساعديه على ادله تثبت ان السكر Ribulose1,5 diphosphate (Rudp) والمكون من خمس ذرات كاربون ويحتوي على مجموعتين من الفوسفات هو المركب الاول الذي يتحد مع Co_2 اثناء عملية التمثيل الضوئي ، وان الانزيم الذي يساعد على اتحاد Co_2 مع Rudp لإنتاج جزيئتين من 3-PGA هو Rudp Carboxylase ، وان الحامض المفسفر (3-PGA) يمر بمرحلتين من التفاعل تختزل فيها مجموعة الكاربوكسيل COOH الى الالديهايد CHO ليكون جزيئة phospho glyceric aldehyde .

وهذه العملية الاختزالية تتطلب اشتراك طاقة كافية وقوة اختزالية عن طريق اشتراك ATP والقوة الاختزالية $NADPH+H^+$ المتكونتان من تفاعلات الضوء .

ان جزيئة الكليسر الديهايد المفسفرة ثلاثية الكاربون سرعان ما تتحول الى مركبات اخرى لا توجد بتراكيز عالية ضمن الخلية النباتية والى سكريات سداسية الكاربون (كسكر الكلوكوز والفركتوز) التي تتواجد بتراكيز عالية وخاصةً في الخلايا الخازنة . أذ تحتاج الخلية النباتية الى جزيئتين من كليسر الديهايد مفسفر تتحدان رأسياً مع بعضها لتكوين جزيئة واحدة من سكر سداسي الكاربون المفسفر والتي تمر فيما بعد في مرحلة انفصال مجموعة الفوسفات عنها لتكون جزيئة سكرية حرة . ان بعض من جزيئات الكليسر الديهايد المفسفر (phospho glyceric aldehyde) تتحول الى مركبات وسطية اخرى والى زايلولوز المفسفر Xylulos-5-phosphate والتي تتحول فيما بعد الى جزيئة الرايبلوز المفسفر Ribulose-5-phosphate التي تجري عليها عملية الفسفرة بواسطة جزيئة الـ ATP لتكوين جزيئة Ribulose1,5diphosphate والتي تكون عندئذ جاهزة للاتحاد مع Co_2 لتستمر الدورة .

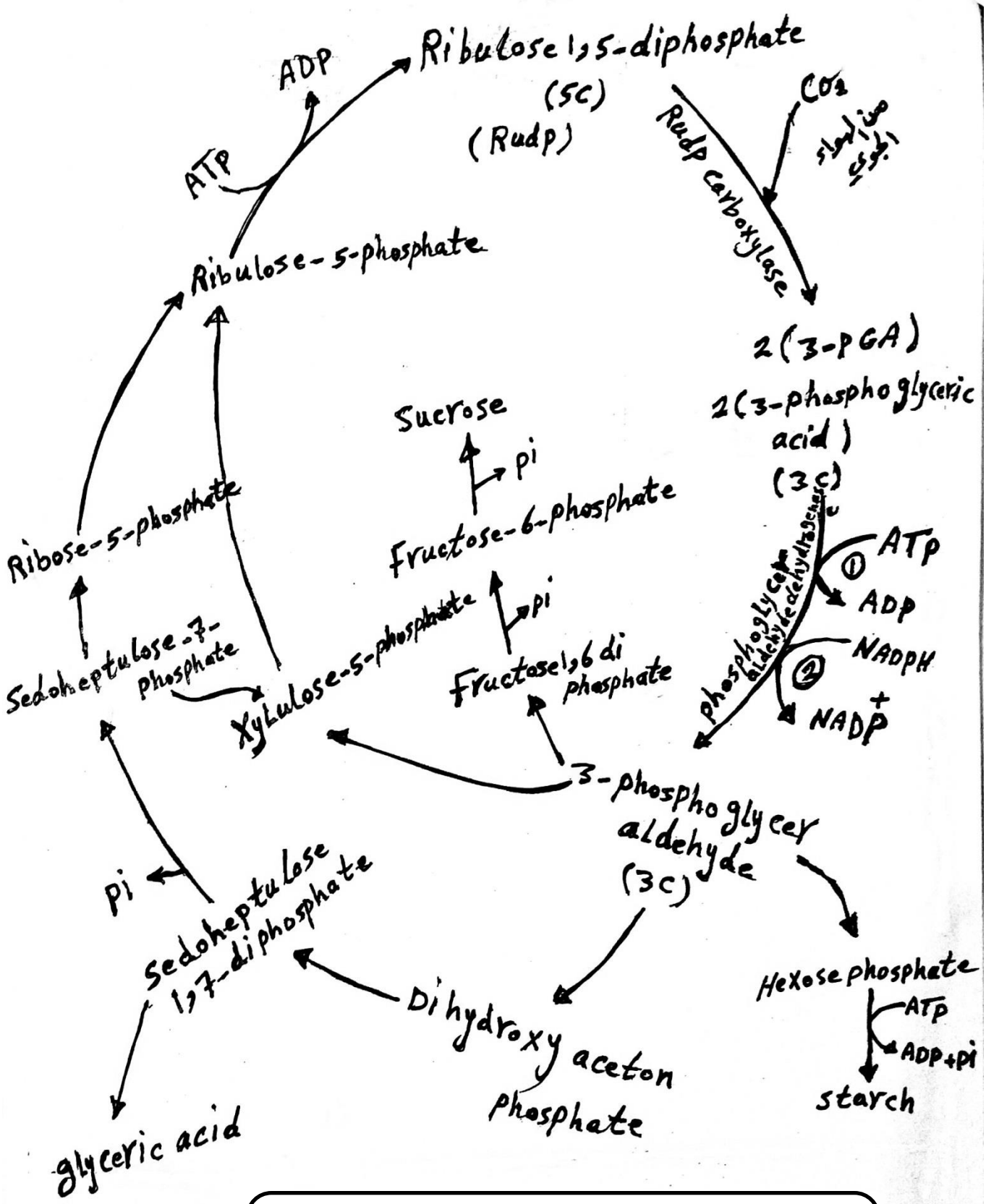
وقد استطاع كالفن ومساعديه من اثبات هذه التفاعلات بشكل سلسلة دائرية اطلق عليها (Calvin – Benson Cycle) وتكريماً لجهودهما فقد نالا جائزة نوبل لعام 1961م . وقد تسمى هذه الدورة باسم Reductive Pentose Cycle وذلك بسبب وجود السكريات ذات خمس ذرات كاربون في هذه الدورة .

كما سميت هذه الدورة بثلاثية الكاربون لان اول مركب ينتج منها هو مركب ثلاثي الكاربون (3- phosphor glyceric acid) 3- PGA .

اهمية دورة كالفن :-

1- وسيلة لتثبيت CO_2 وتحرير O_2 والمحافظة على نسبتهما في الجو بصورة ملائمة .

2- وسيلة لتكوين المواد العضوية كالكاربوهيدرات والدهون والفيتامينات والبروتينات.



(دورة كالفن – بينسون في نباتات C_3)

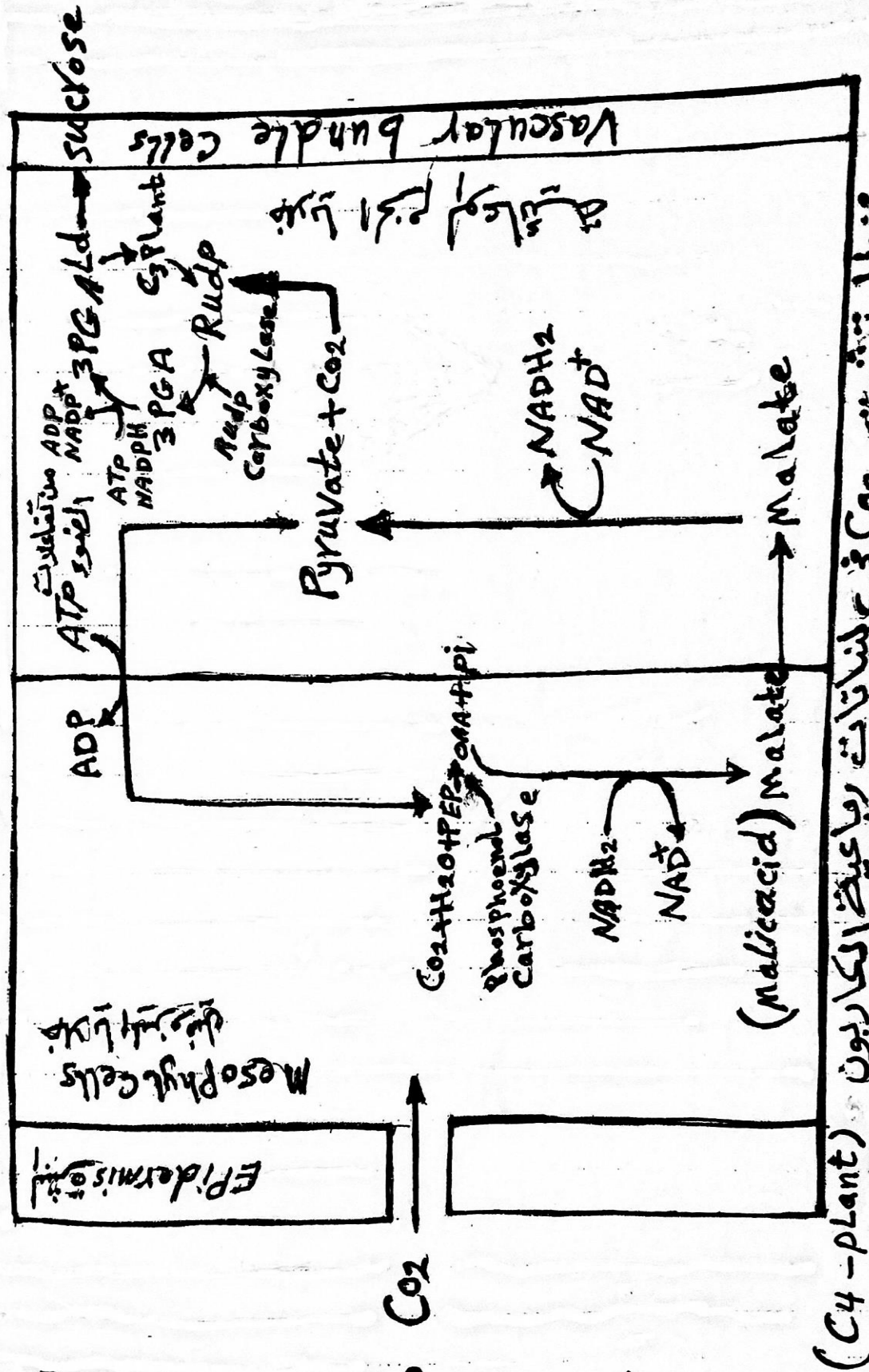
(Calvin – Benson Cycle)

2- نظام Hatch-Slack في نباتات C_4 (C_4 -Plants).

ان استمرار الباحثين في اجراء بحوث مكثفة لدراسة النواتج الكيميائية لعملية التمثيل الضوئي ساعد بعض العلماء على اكتشاف طريقة جديدة بديلة لدورة كالفن – بينسون في تثبيت CO_2 عند بعض النباتات، اذ استطاع مجموعة من العلماء سنة 1965 من اكتشاف دورة بديلة في نباتات قصب السكر. وفي هذه النباتات يثبت CO_2 في عملية التمثيل الضوئي الى حامض الماليك Malic acid وحامض الاسبارتك Aspartic acid وليس الى حامض الكليسيرك المفسفر (3- PGA)، فبعد ثانية واحدة من عملية التمثيل الضوئي في جو مشبع من CO_2^{14} المشع تبين ان 80% من الكاربون المشع موجود في تركيب هذين الحامضين وان 10% فقط موجود في تركيب حامض 3- PGA .

ان هذه النتائج تشير الى ان حامض (3-PGA) ليس المركب الاول الذي يتكون نتيجة التمثيل الضوئي لهذه النباتات . وقد توصل كل من العالمين Hatch و Slack في استراليا الى نفس النتيجة بخصوص وجود دورة بديلة لدورة كالفن – بينسون وسميت هذه الدورة بمسار هاج – سلاك **(Hatch- Slack pathway)** حيث وجدوا في بعض النباتات النجيلية كالذرة الصفراء وقصب السكر انها تسلك نفس الطريقة في تثبيت CO_2 . وفي هذا المسار وجد ان اول مركب يتحد مع CO_2 هو مركب ثلاثي الكاربون يسمى فوسفو اينول بايروفك اسد phospho enol pyruvic acid (PEP) مؤدياً الى تكوين مركب رباعي الكاربون هو Oxalo acetic acid (OAA) وتسمى هذه النباتات التي يسود فيها هذا المسار بنباتات رباعية الكاربون C_4 .

$$CO_2 + PEP \xrightarrow{\text{PEP Carboxylase}} OAA \rightarrow \text{Aspartic acid} + \text{Malic acid}$$

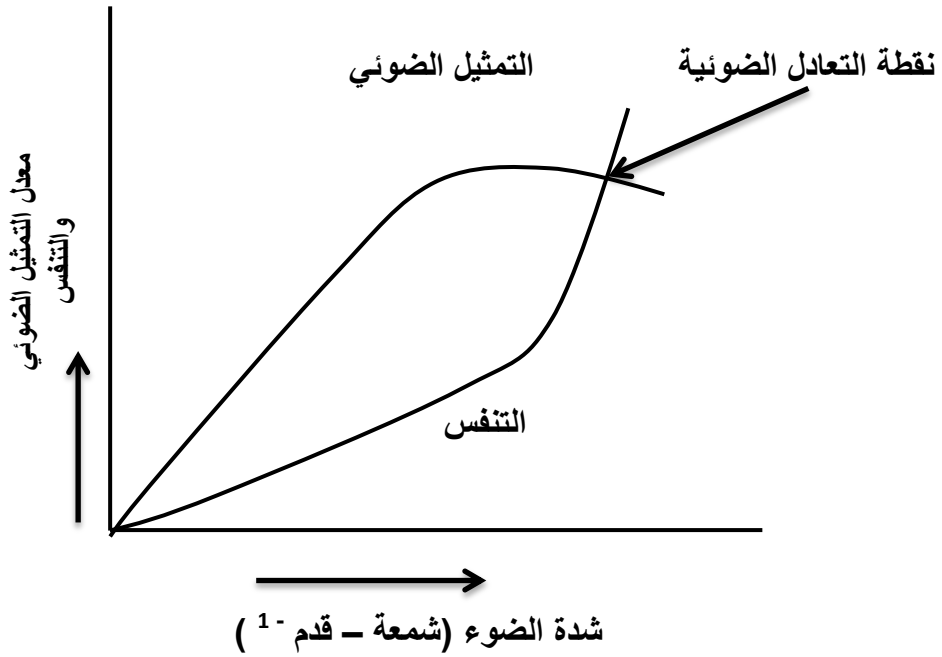


Hatch- Slack path way

* PEP = PhosPhoenolPyruvicacid

العوامل المؤثرة في التمثيل الضوئي :-

1- الضوء Light :- ان زيادة شدة الضوء تؤدي الى زيادة عملية التمثيل الضوئي حتى تصل كمية Co_2 المثبتة بهذه العملية تعادل كمية CO_2 المفقودة بالتنفس، ويطلق على هذه الشدة من الضوء بنقطة التعادل الضوئية Light Compensation point اي تعادل كمية O_2 المتحررة بعملية التمثيل الضوئي مع كميته المستهلكة بالتنفس . وقد وجد ان نقطة التعادل الضوئية تختلف باختلاف النباتات ولكنها ذات حدود بين 50 - 200 شمعة قدم $^{-1}$.



علاقة شدة الضوء بمعدل التمثيل الضوئي والتنفس

قسمت النباتات تبعاً لشدة الاضاءة اللازمة لحصول معدل تمثيل ضوئي وسط الى :-

أ- نباتات الشمس Sun plants : وهي النباتات التي تتشبع بحدود $\frac{1}{5}$ شدة الضوء الموجودة في اليوم المشمس .

ب- نباتات الظل Shade Plants :- وهي النباتات التي تتشبع بحدود $\frac{1}{10}$ شدة الضوء الموجودة في اليوم المشمس .

ان زيادة شدة الضوء اكثر من الحد المسموح به او الاقصى يؤدي الى اكسدة العديد من مكونات الخلية ومنها الكلوروفيل وخاصه عند توفر الاوكسجين ، وهذا ما يسمى بالأكسدة الضوئية للكلوروفيل Photo oxidation ويطلق عليها احياناً

Solarization وان قسماً من صبغات الكاروتينات تحمي الكلوروفيل من الاكسدة الضوئية .

ان الوان الضوء الفعالة في عملية التمثيل الضوئي هي اللون الاحمر والازرق . وان كفاءة الاستفادة من الطاقة الضوئية بعملية التمثيل الضوئي تقدر بحوالي 14% من الاشعة الساقطة على النبات . وهذه النسبة المنخفضة من الكفاءة **ترجع الى ما يأتي :-**

أ- قسم من الضوء ينعكس من الاوراق . وقد تصل نسبته الى 26% في الشدة الضوئية العالية .

ب- قسم من الضوء ينفذ الى الارض خلال الاوراق (25 – 35 %) .

جـ - قسم من الضوء ينعكس من الارض .

د- قسم يمتص من قبل الاوراق النباتية (14 %) .

ان كفاءة الاستفادة من الطاقة الضوئية عموماً الواصلة الى الارض تقدر بحوالي 3% وهذه النسبة المنخفضة ترجع الى **الاسباب التالية :-**

أ – العوامل البيئية الغير ملائمة وتشمل :-

1- قلة الماء **2-** نقص Co_2 **3-** درجات الحرارة غير الملائمة

4- نقص المغذيات **5-** الامراض النباتية والحشرات والادغال

ب- نقص دليل المساحة الورقية او زيادتها عن الحد الامثل

$$\text{دليل المساحة الورقية} = \frac{\text{المساحة الورقية للنبات}}{\text{مساحة الارض التي يشغلها النبات}}$$

فكلما ازداد عدد الاوراق وحجمها خلال فترة نمو النبات ازدادت قيمة دليل المساحة الورقية (LAI) وبالتالي يزداد مقدار امتصاص الضوء ومعدل التمثيل الضوئي .

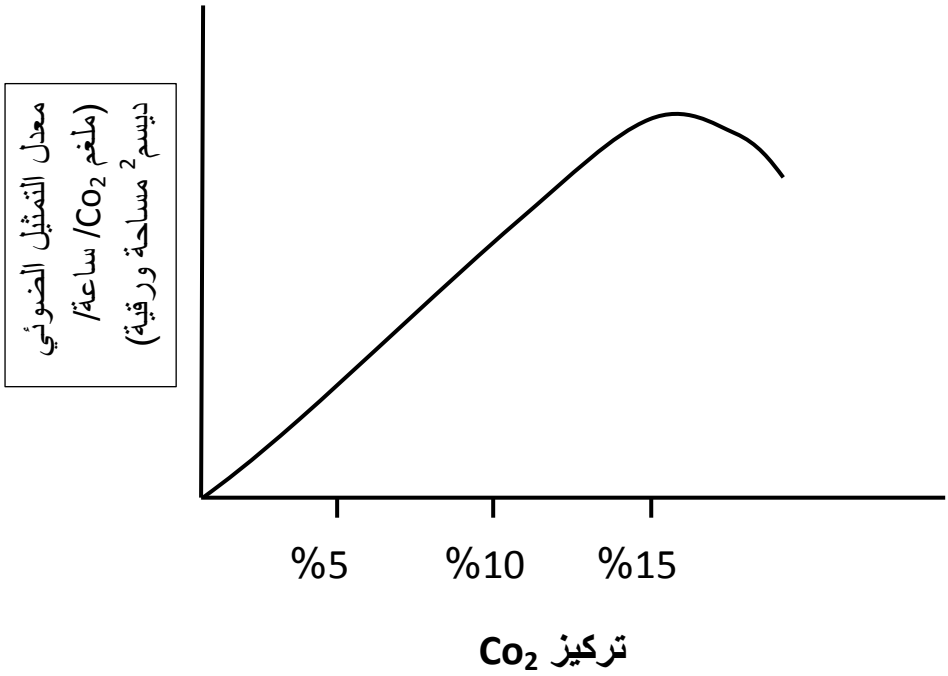
Shading effect :- وهو التأثير الناتج عن تظليل الاوراق لبعضها . حيث تستلم الاوراق الخارجية ضوء اكثر من الداخلية، وكلما ازدادت الكثافة النباتية ازداد تأثير التظليل وقل معدل التمثيل الضوئي .

اما من ناحية طول مدة التعرض للضوء (Light duration) او طول النهار فان نمو النبات خضرياً او ثمرياً يتوقف على طول النهار .

شدة الاضاءة الحرجة Critical light intensity :- وهي شدة الضوء اليومية التي يستطيع فيها النبات ان يبني السكر اللازم لحياته . وهي تختلف باختلاف النبات ودرجة الحرارة والرطوبة و Co_2 .

2 – ثاني اوكسيد الكاربون Co_2 :- ان عملية التمثيل الضوئي تحدث بصورة رئيسية في الخلايا العمادية والاسفنجية وكذلك الخلايا الحارسة. ويدخل Co_2 الى الورقة عن طريق الثغور المفتوحة . ويختلف مقدار Co_2 في الجو حسب الوقت والموقع من سطح الارض لذلك تتراوح نسبته 0.03 - 0.3 % في الهواء الذي يرتفع عدة سنتمترات فوق سطح التربة، وتؤدي الزيادة في تركيز Co_2 في حال ثبوت العوامل الاخرى الى زيادة معدل التمثيل الضوئي . ووجد ان معدل التمثيل الضوئي يزداد بزيادة تركيز Co_2 حتى يصل تركيزه الى 15 % وبعدها تقل عملية التمثيل الضوئي نتيجة للتأثير السام لـ Co_2 على البروتوبلازم .

كما وجد ان عملية التمثيل الضوئي تزداد بزيادة Co_2 وشدة الضوء، اذ يعتقد ان شدة الضوء العالية تسبب زيادة في انتاج الطاقة (ATP) والقوة الاختزالية $NADPH_2$ وبالتالي زيادة كمية Co_2 المثبتة . كذلك ان حركة الهواء قد تزيد من معدل التمثيل الضوئي بسبب تقليل سمك الطبقة المجاورة للورقة والتي يكون CO_2 قد استنفذ منها .



مخطط تأثير تركيز Co_2 على معدل التمثيل الضوئي في حالة ثبوت العوامل الاخرى

Co_2 Compensation point :- هي تركيز Co_2 الذي يتساوى فيه معدل التمثل الضوئي مع معدل التنفس (اي معدل تثبيت Co_2 مع معدل تحرير Co_2) .

مصادر Co_2 :-

1- تنفس الكائنات الحية جميعها .

2- ما تخلفه المصانع والآلات المختلفة .

3- حدوث البراكين وبثها كميات هائلة من Co_2 .

4- ان الكاربونات الذائبة في مياه المحيطات والبحار تكون بحالة توازن مع Co_2 في الهواء الجوي ، فأي تغير في احدهما يؤدي الى تغير الاخر .

ان انخفاض نسبة Co_2 بالجو يتسبب عن عملية التمثيل الضوئي وبعض العوامل الاخرى مثل عملية تحلل المعادن ، حيث وجد ان تحلل معادن الفلد سبار Feldspar تستهلك Co_2 لتحويل المعادن الى اشكال كيميائية غير صالحة للاستغلال من قبل النبات .

ان كمية التمثيل الضوئي المخمنة على سطح الارض كله تقدر بحوالي 200 بليون طن من Co_2 تثبت سنوياً ، وان حوالي 90 % من هذا المقدار تثبته النباتات المائية وخاصه في المحيطات والبحار .

3 - درجة الحرارة Temperature :-

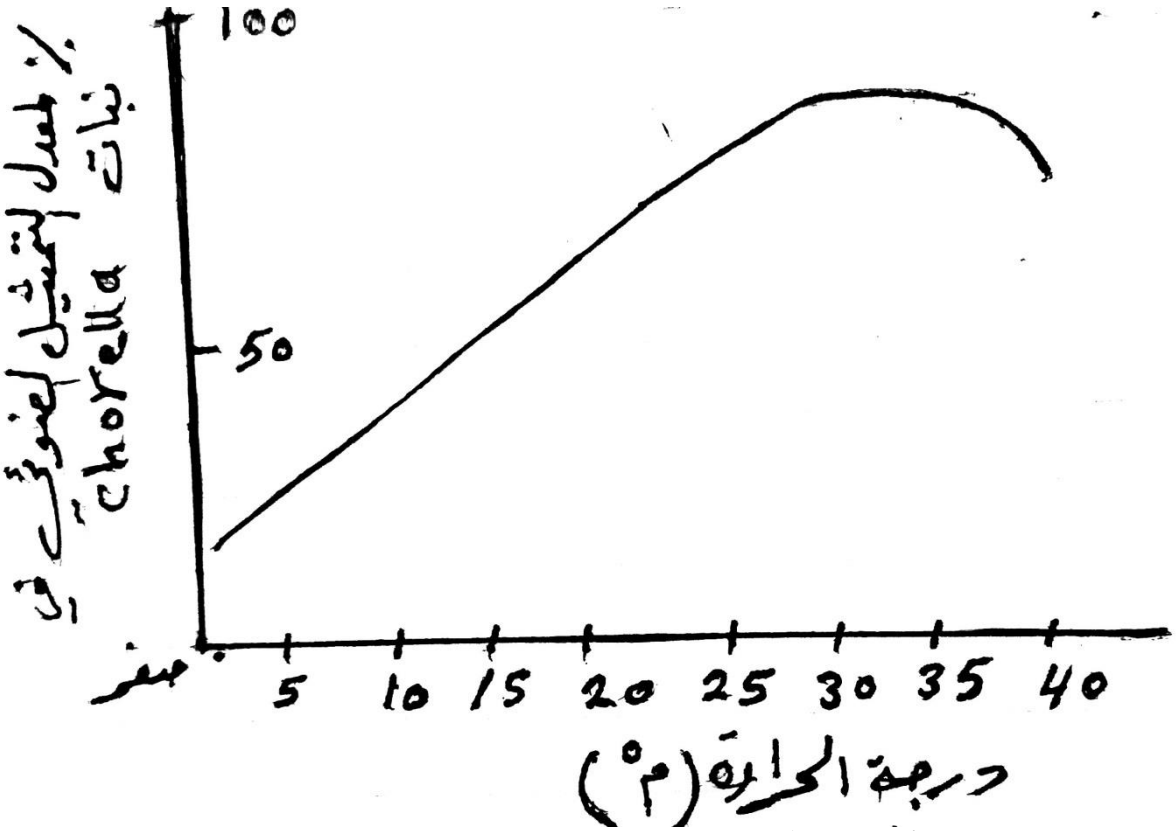
ان مدى درجة الحرارة التي تستطيع فيها النباتات القيام بعملية التمثيل الضوئي يكون واسعاً، فبعض البكتريا والاشنات الخضراء تستطيع ان تقوم بعملية التمثيل الضوئي حتى في الدرجات الحرارية العالية (70 م°) بينما بعض المخروطيات تقوم بهذه العملية حتى في درجات الحرارة الواطئة ($^{-}6$ م°) . لكن معظم الانواع النباتية قادرة على القيام بعملية التمثيل الضوئي في ايام الصيف الحارة التي تصل فيها درجة الحرارة الى (40 م°) . اما درجة الحرارة المثلى فتقع بين(20- 35م°). فضلاً الى ذلك فأن تأثير درجة الحرارة على التمثيل الضوئي يتوقف على شدة الضوء وتركيز Co_2 . ويزداد معدل انتشارCo_2 الى الكلوروبلاست بزيادة درجة الحرارة .

اما تأثير درجات الحرارة المتطرفة على عملية التمثيل الضوئي فقد يكون تأثيراً مباشراً او غير مباشر .

التأثير المباشر :- ان انخفاض درجة الحرارة يؤدي الى هبوط معدل التمثيل الضوئي بسبب قلة فعالية الانزيمات المتعلقة بتفاعلات الظلام . اما تأثير درجة الحرارة العالية فأنها تسبب فقدان حيوية البروتينات والانزيمات المتعلقة بالتمثيل الضوئي وبالتالي يقل معدله .

التأثير غير المباشر :- ان انخفاض درجة الحرارة يسبب انجماد الماء داخل وخارج الخلايا (المسافات البينية) وبالتالي حدوث الاضرار الميكانيكية وتشوه هيكل الخلية والكلوروبلاست . كما ان خصائص نفاذية الاغشية الخلوية تتضرر بانخفاض درجة الحرارة.

Temperature compensation point :- هي درجة الحرارة التي يتساوى عندها معدل التمثيل الضوئي مع معدل التنفس .



مخطط يبين تأثير درجة الحرارة على معدل التمثيل الضوئي في الاشنات

4- الماء H_2O :- يؤثر الماء في معدل التمثيل الضوئي بطرق عديدة منها :-

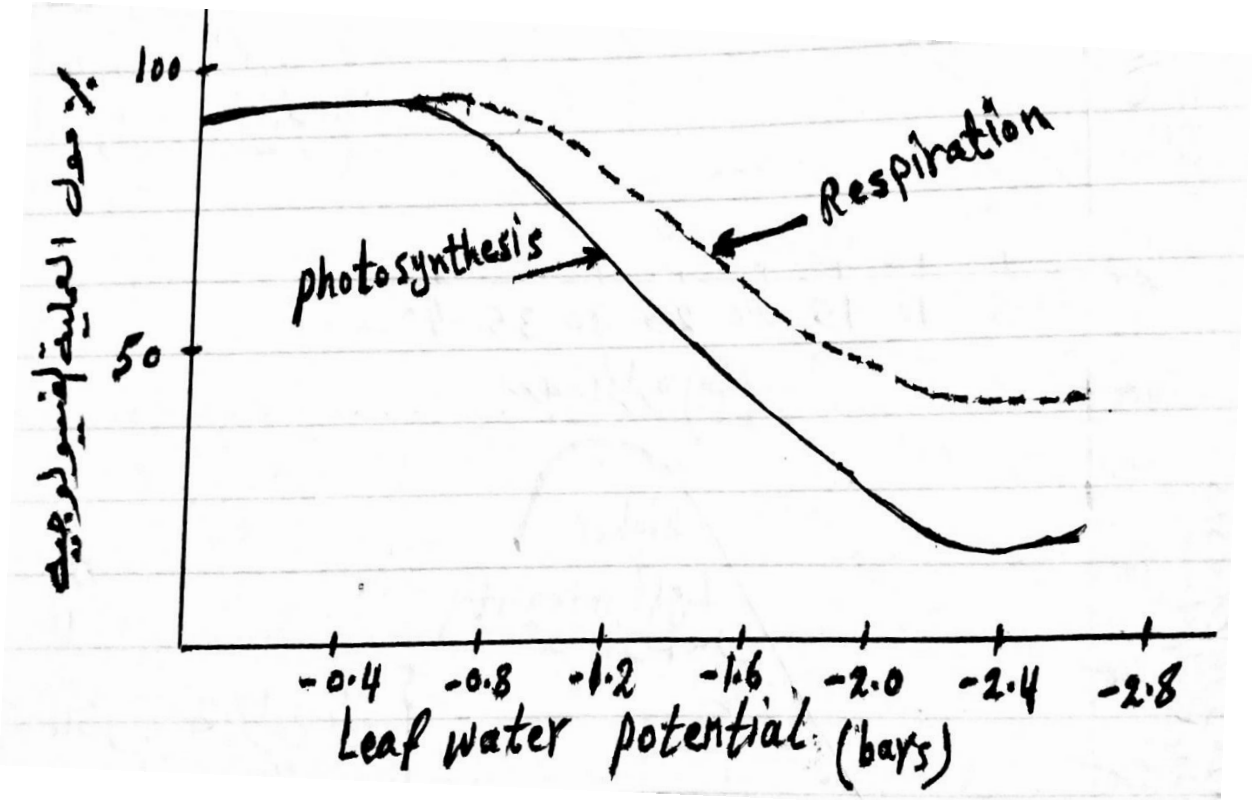
أ- الماء هو مصدر الالكترونات والهيدروجين اللازمين لاختزال Co_2 .

ب- نقص الماء في النبات يسبب غلق الثغور وبالتالي قلة دخول Co_2 الى انسجة الورقة مؤدياً الى قلة معدل التمثيل الضوئي .

جـ- نقص الماء Water stress :- يسبب تحطيم تنظيم الاجزاء الخلوية وهذا يؤدي الى زيادة المكونات الذائبة .

د- ان نقص الماء يسبب الـ Dehydration في السايتوبلازم وتغيير التركيب الغروي للسايتوبلازم وبذلك تنخفض فعالية الانزيمات .

هـ - ان نقص الماء يسبب تشوه تنظيم الجزيئات داخل الكلوروبلاست وبالتالي تنخفض عملية التمثيل الضوئي .

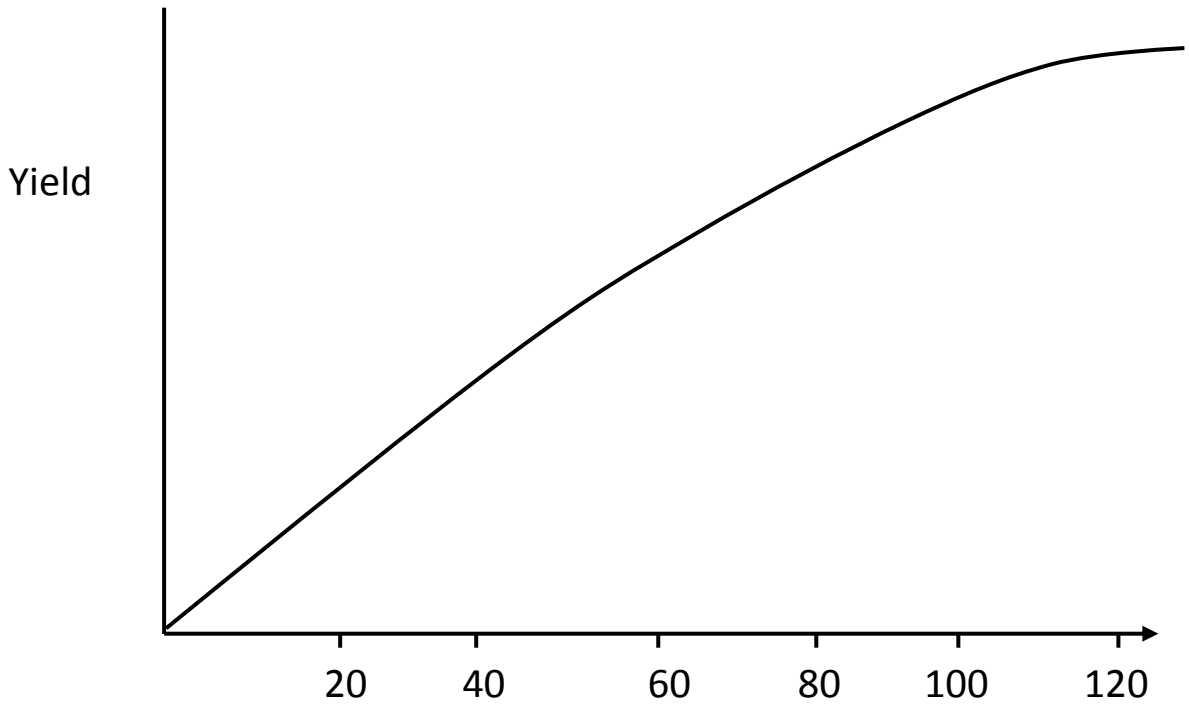


مخطط يبين علاقة نقص المحتوى المائي للورقة بعملية التمثيل الضوئي والتنفس

5- عمر الورقة ومحتوى الكلوروفيل فيها وزاوية الورقة مع الساق :- ان نمو وتطور الاوراق وزيادة محتوى الكلوروفيل فيها وكذلك زاوية الورقة مع الساق التي تسمح لنفوذ الضوء الى معظم اوراق النبات يؤدي الى زيادة قابلية النبات على التمثيل الضوئي وزيادة منتجاتة حتى تصل الى مرحلة النضج ثم تنخفض عملية التمثيل الضوئي بعد ذلك لتهدم الكلوروفيل في الاوراق وتصبح البلاستيدات غير فعالة، كما ان الانزيمات تقل فعاليتها .

6 - العناصر المغذية Nutrients :- توجد علاقة بين توفر العناصر الغذائية في بيئة النبات ومعدل التمثيل الضوئي، من خلال دورها في تغذية النبات وزيادة النمو وبناء

الكلوروفيل في الخلايا الخضراء للورقة وكذلك دورها في تحفيز نشاط الانزيمات المتعلقة بالتمثيل الضوئي .



مخطط يبين تأثير توفر العنصر المغذي N (كغم) على معدل التمثيل الضوئي والانتاجية في نبات الشعير

7- الاوكسجين Oxygen :- في بعض الحالات قد يؤدي الاوكسجين الى تثبيط التمثيل الضوئي وقد **يعزى ذلك الى الاتي :-**

أ- ان التنفس ينافس التمثيل الضوئي في الحصول على المواد الحيوية الوسطية، وان الاوكسجين يساعد التنفس في الحصول على هذه المواد وبالتالي انخفاض التمثيل الضوئي .

ب - ان الاوكسجين قد ينافس Co_2 للحصول على الهيدروجين والـ Coenzyme (لأجل الاختزال) وبذلك يحصل الاوكسجين على الالكترونات والهيدروجين وليس Co_2 مما يؤدي الى خفض التمثيل الضوئي . وتحدث هذه الظاهرة في نباتات الـ C_3 التي تنشط فيها عملية التنفس الضوئي Photo respiration .

جـ - قد يتدخل الاوكسجين في تهيج الكلوروفيل الى مرحلة الـ Triplet وبذلك يثبط تفاعلات الضوء .

8:- عوامل اخرى Other Factors :- وجد ان غبار الاتربة ودخان المصانع و المبيدات المختلفة تعمل على غلق الثغور وبالتالي قلة التمثيل الضوئي ، كما ان الآفات الحشرية القارضة والامراض النباتية تقلل من المساحة الورقية للنبات وهذا ينعكس سلباً على عملية التمثيل الضوئي للنبات .

الفروقات بين نباتات ثلاثية الكربون (C_3) ورباعية الكربون (C_4)

الصفة	C3 Plants	C4 Plants
1- تشريح الورقة Leaf anatomy .	لا توجد خلايا غمد الحزمة bundle sheath مع عدم وجود بلاستيدات خضراء متخصصة . توجد فقط بلاستيدات خضراء في النسيج المتوسط Mesophyll .	توجد خلايا متخصصة لغمد الحزمة مع وجود بلاستيدات خضراء كبيرة وارتفاع نسبة سطح الخلايا المعرضة للجو.
2- التكيف البيئي Ecological adaptation	متكيفة للمنطقة المعتدلة (الباردة والرطبة)	متكيفة للمنطقة الاستوائية (الحارة والجافة)
3- درجة الحرارة المثلى لتثبيت Co_2 Optimum temperature .	(15- 25م°)	(30- 47 م°)
4- نسبة النتح (غم ماء / غم وزن جاف)	600	300
5- معدل انتقال نواتج التمثيل الضوئي	بطيء توجد انبوبة وعائية لكل 1-2 خلية	سريع توجد 7- 8 انبوبة وعائية لكل خلية
6- اعلى معدل للنمو (غم/ سم2 من الاوراق في اليوم) Max. growth rate	1 (0.5 -2)	4 (4-5)
7- الانتاجية كمادة جافة(طن/ هكتار/ سنة)	متوسطة	عالية
8- نقطة التعويض Compensation point (ppm)	(30-70) ppm	(0-10) ppm
9- كبح عملية التمثيل الضوئي بواسطة O_2	نعم	كلا
10- التنفس الضوئي Photorespiration	عالي	واطئ (فقط في غمد الحزمة)

11- السرعة العظمى لصافي التمثيل الضوئي	(40 – 15) ملغم Co_2 لكل دسم^2 من الاوراق في الساعة	(40-80) ملغم Co_2 لكل دسم^2 من الاوراق في الساعة
12- نقطة التشبع الضوئي Light saturation point	(6000-3000) شمعة . قدم	غير مشبع عند (10000) شمعة قدم.
13- انزيمات الكاربوكسيليت (الانزيم الذي يقوم بتثبيت الكربون)	RuDp Carboxylase	PEP Carboxylase
14- مسار CO_2 في عملية التثبيت (Co_2 Pathway)	المسار المؤدي لتكوين احماض ثلاثية الكربون (مسار دورة كالفن) Entire Calvin cycle in any mesophyll cell.	المسار المؤدي لتكوين احماض رباعية الكربون (مسار هاتش وسلاك) (Hatch & Slack) Initial fixation in Mesophyll, Then transfer of acid to bundle sheath for Calvin cycle.
15- الناتج الاولي في عملية التمثيل الضوئي	PGA 3- phosphoglyceric acid	OAA (oxaloacetic acid) ثم يتحول الى Malate او aspartate
16- الاحتياجات النظرية للطاقة اللازمة لتثبيت Co_2	NADPH : ATP ↓ ↓ 2 : 3	NADPH : ATP ↓ ↓ 2 : 5
17- احتياجات Na^+ كعنصر غذائي ثانوي	No	Yes
18- نسبة كلوروفيل a الى كلوروفيل b في الورقة	2.8 (0.4_{+}^{-})	3.9 (0.6_{+}^{-})