البناء الضوئى photosynthesis

يقصد بعملية البناء الضوئى اختزال CO_2 إلى مستوى الكربوهيدرات بواسطة الكلوروبلاست فى وجود الماء الضوئى حيث يقوم الضوء بتوفير الطاقة اللازمة لعملية تحويل CO_2إلى كربوهيدرات تبعاً للمعادلة:

$$6CO_2+12H_2O \xrightarrow[\text{Chloroplast}]{\text{light}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2+6H_2O + 675\ \text{k.Cal.}$$

ولقد أسهم العديد من العلماء التوصل إلى حقيقة التفاعلات التى تتم خلال عملية البناء الضوئى وكان أفضلهم العالم Blackman (1905) حيث توصل بالأدلة إلى أن عملية البناء الضوئى ليست تفاعل كيمو ضوئى فقط photo chemical reaction بل تشمل تفاعل كيموحيوى أيضاً biochemical reaction.

ومن المعروف أن التفاعلات الكيموضوئية سريعة الغاية وتلزمها الطاقة الضوئية على العكس من التفاعلات الكيموحيوية (تثبيتCO_2) والتى تسير بمعدل بطئ.

وفى عام (1937) أقام العالم hill الدليل على أن الكلوروبلاست المعزولة والمعرضة للضوء والماء ومستقبل مناسب للهيدروجين تمكنت من انبعاث غاز O_2 وذلك فى غياب CO_2 وهذا دليل على حدوث تفاعلات كيموضوئية وكذلك مصدر O_2 هو الماء وليس CO_2.

تحتوى النباتات الخضراء على صبغات البناء الضوئى التى تتأثر بالأشعة الضوئية. ونتيجة لاستجابة هذه الصبغات للضوء يتمكن النبات من القيام بعملية البناء الضوئى.ويجب معرفة أن الضوء هو المهم فى عملية البناء الضوئى. ويمكن تصور أن الشعاع الضوئى يشبه تياراً من الجسيمات المتناهية فى الصغر ويسمى كل جسيم فوتون photon وعند اصطدام هذه الجسيمات بالكلوروفيل تنتقل طاقتها الضوئية إلى الكترونات الكلوروفيل وبذلك تدفع جزيئات الكلوروفيل إلى إحداث التفاعل الكيمائى الضوئى. والطاقة التى يحتويها الفوتون تسمى كوانتم Quantum.

صبغات البناء الضوئى photosynthetic pigments

يعتبر الكلوروفيل أهم أنواع الصبغات النباتية فى عملية البناء الضوئى فهو يمتص الطاقة الضوئية ويحولها إلى طاقة كيماوية صالحة لأن تدفع الخلية لبناء المواد الكربوهيدراتية. ويوجد الكلوروفيل فى البلاستيدات الخضراء مرتبطاً بالبروتين ولا يذوب الكلوروفيل فى الماء ولكنه يذوب فى المذيبات العضوية مثل الاستيون ، الأثير ، الميثانول. ولقد وجدت أنواع عديدة من الكلوروفيل أهمها فى النباتات الراقية كلوروفيللات (أ) وكلوروفيل (ب) ونسبة الأول إلى الثانى غالباً 1:3 ولونهما أخضر.

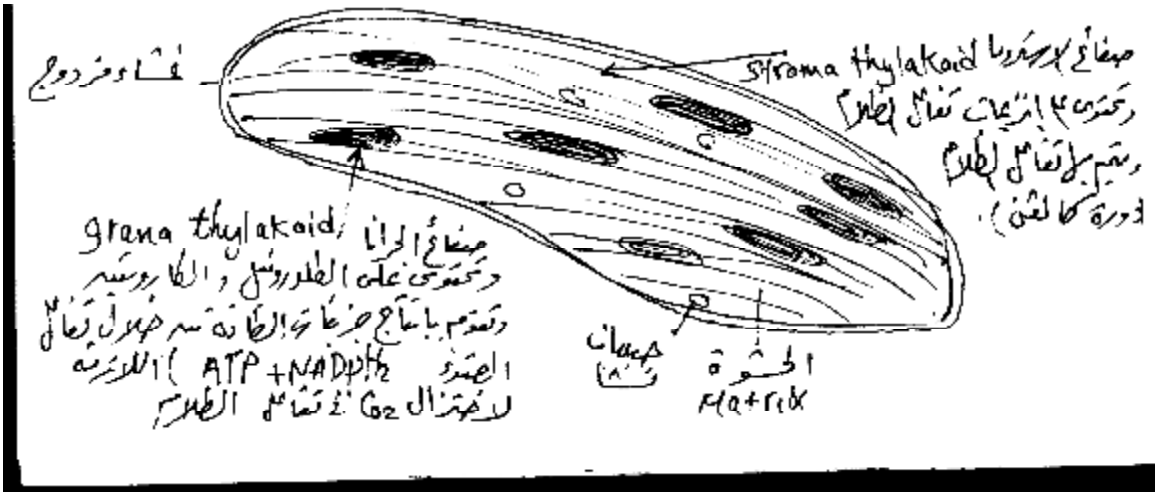
كما توجد صبغات أخرى يميل لونها إلى الأصفر تسمى الكاروتين والزانثوفيل وهذه الصبغات لها دور مساعد فى عملية البناء الضوئى حيث تقوم بامتصاص والتقاط الطاقة الضوئية ثم تنقلها إلى صبغات الكلوروفيل. كما تقوم أيضاً بدور رئيسى فى حماية الكلوروفيلات من عمليات الأكسدة الضوئية وخاصة فى الضوء الساطع.

ويتم تخليق جزئ الكلوروفيل من خلال عدة خطوات تبدأ باتحاد أحد المركبين الفا-كيتوجلوتاريك α-ketoglutaric acid أو سكسينيل كوأ succinyl co A مع الحمض الأمينى جليسين glycein لتكوين المركب ALA حمض الفا أمينو لفيولينيك. وتنتهى التفاعلات بتكوين مركب رباعى البيرول. ويتوسط حلقات البيرول ذرة المغنسيوم Mg. كما يحتوى الكلوروفيل على مجاميع جانبية على حلقات البيرول. كما يحتوى على حمض الفيتول. ويتواجد الكلوروفيل مرتبطاً بالبروتين فى صفائح الجرانا داخل البلاستيدة الخضراء.

الرمز الجزيئى لكلوروفيل أ	**$C_{55}\ H_{72}O_5N_4Mg$**
الرمز الجزيئى لكلوروفيل ب	**$C_{55}\ H_{70}O_6N_4Mg$**
الرمز الجزيئى للكاروتين	**$C_{40}\ H_{56}$**
الرمز الجزيئى للزانثوفيل	**$C_{40}\ H_{56}O_2$**

*** تركيب الكلوروبلاست chloroplast**

بفحص الكلوروبلاست بالمجهر الإلكترونى يتضح تواجد الغشاء الخارجى المزدوج والــذى يحــوى بداخلــه نوعين من الصفائح. الأول منها تسمى صفائح الجرانا وتحتوى على صبغات البناء الضوئى والثــانى منهــا تسمى صفائح الاستروما وتحتوى على إنزيمات تفاعل الظلام.



ويمكن الإشارة إلى أن البلاستيدة أو جزء منها يكون قادراً على القيام بعملية البناء الضوئى ويمكــن أيضــاً الإشارة إلى أن أصغر جزء من البلاستيدة يستطيع القيام بعملية البناء الضوئى هذا الجزء لابد من احتوائــه على ٤٠٠ جزىء كلوروفيل على الأقل ويسمى هذا الجزء quantasome كوانتاسوم أو الوحــدة الضــوء تمثيلية.

*** محصول أو غلة الكوانتم Quantum yield**

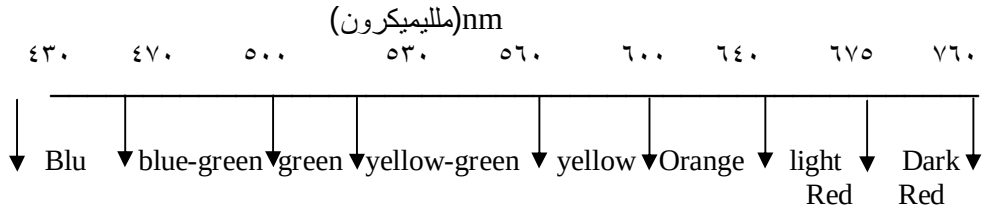
تمكن العالم أيمرسون Emerson من حساب غلة أو إنتاج الكوانتم والمقصود بها عدد جزئيات الأكســوجين المنطلقة فى عملية البناء الضوئى لكل كوانتم ممتص. ولاحظ العالم Emersonانخفاض محصول الكــوانتم انخفاضاً مقبولا عند الموجات الضوئية الأطول من 680 nm والمعروف أن هذه الموجات تــدخل فــى ذروة الامتصاص الحمراء للكلوروفيل (a) وسميت هذه المنطقة بالسقطة الحمراء Red drop

*** تأثير ايميرسون Emerson effect**

أمكن لهذا العالم Emerson استخدام نوعين من الأشعة الأول منها أقصر من680nm والثانى منها أطول من 680nm ووجد أن استعمال النوعين من الأشعة فى آن واحد يفوق ويزيد عن مجموع كل من النوعين من الأشعة عند استعمال كل منها بمفرده. أى أمكن التغلب على السقطة الحمراء باستعمال أشعة حمراء أقصر طولا من 680nm.

*** الكيمياء الضوئية للكلوروفيل photochemistry of chlorophyll**

يتأثر الكلوروفيل ويثار إذا ما تعرض للضوء الأبيض حيث يشغل الضوء الأبيض منطقة صغيرة جداً يتراوح أطوالها الموجية من 340nm حتى 670nm وهذه المنطقة من الأطوال الموجية تشمل الضوء الأزرق (٤٧٠ ــ ٤٣٠) ، الأزرق المخضر (٥٠٠ ــ ٤٧٠) ، الأخضر (٥٣٠ ــ ٥٠٠) ، الأصفر المخضر (٥٦٠ ــ ٥٣٠) ، الأصفر(٦٠٠ ــ ٥٦٠) ، البرتقالى (٦٤٠ ــ ٦٠٠) ، الأحمر الفاتح (٦٧٠ ــ ٦٤٠) ، الأحمر القاتم (٧٦٠nm ــ ٦٧٥). بينما الأطوال الموجية الأكبر من ذلك أو الأصغر أشعة كهرومغناطيسية لا يستفيد منها النبات.



(منطقة الامتصاص المؤثرة على الكلوروفيل وهى منطقة الضوء الأبيض)

عند امتصاص الكلوروفيل للأشعة الزرقاء ذات الطول الموجى (٤٣٠nm) وكذلك الأشعة الحمراء ذات الطول الموجى (٦٧٠nm)فإن جزئيات الكلوروفيل يحدث لها إثارة نتيجة لامتصاص هذه الطاقة الضوئية. وتوجد ثلاث مستويات للإثارة يمكن أن يصل جزيئى الكلوروفيل المثار إلى أى منها وهى:

1- Second singlet state:

هذا المستوى يصل إليه الكلوروفيل عند تعرضه للضوء الأزرق(٤٣٠nm) حيث تثار جزئيات الكلوروفيل وتمتص كمية عالية من الطاقة تصل إلى ٦٥ k.Cal. ومن المعروف أن هذه المرحلة عالية الطاقة ولكنها لا

تستمر طويلاً حيث تفقد الكترونات الكلوروفيل كمية من الطاقة فى صــورة انبعــاث حــرارى ويصــل إلــى المستوى التالى 1st singlet state وهو الأكثر ثباتاً نسبياً وطاقته٤٠ k.Cal.

2- 1st singlet state:

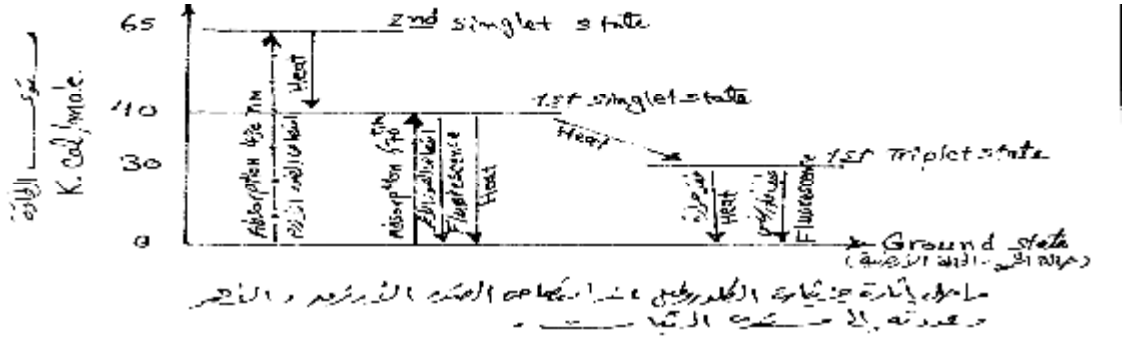
وتصل الكترونات الكلوروفيل فى محتواها من الطاقة إلى هذا المستوى إذا ما تعرضت إلى الضــوء الأحمــر (٦٧٠nm) وكما سبق ذكره أن هذا المستوى أكثر ثباتاً من المستوى السابق حيث أن هذه المرحلة قــادرة على إتمام التفاعلات الكيموحيوية بالخلية. والإلكترون المثار فى هذا المستوى هو الأكثــر أهميــة كمصــدر للطاقة فى إتمام تفاعل البناء الضوئى.

ويمكن وصول الإلكترون إلى هذا المستوى أيضاً من خلال فقده كمية من الطاقة فــى صــورة حــرارة مــن المستوى.second singlet stat

3- 1st triplet state:

وطاقة هذا المستوى حوالى ٣٠K.Cal وتصل الكترونات الكلوروفيل المثارة لهــذا المســتوى عنــد فقــد الإلكترون فى مرحلة 1st singlet stale لكمية من الطاقة فى صورة انبعاث حرارى .ويمكــن للإلكترونــات المثارة فى هذا المستوى القدرة على إتمام تفاعلات البناء الضوئى فى الكلوروبلاست وهى تفــاعلات psI & psII.

كما قد يعود الإلكترون المثار والذى طاقته فــى المســتوى 1st singlet stale & 1st triplet state إلــى المستوى Ground state وهى مرحلة الثبات وذلك بعد أن يفقد طاقته المكتسبة والتى يحملها ويفقدها فى صورة انبعاث حرارى أو ضوئى.



مراحل إثارة جزئيات الكلوروفيل عند امتصاص الضوء الأزرق والأحمر وعددته إلى مستوى الثبات

تفاعل الضوء Light Reaction

من المعروف أن عملية البناء الضوئى من خلال تفاعلين هما تفاعل الضوء وتفاعل الظلام داخل الكلوروبلاست. أما تفاعل الضوء فيتم فى صفائح الجرانا داخل الكلوروبلاست وتحتوى هذه الصفائح على صبغات البناء الضوئى. أما تفاعل الظلام فتتم خطواته فى صفائح الاستروما والتى تحتوى على إنزيمات تفاعل الظلام. وتفاعل الضوء هو الذى يقوم بإنتاج الطاقة المختزلة كمصدر للهيدروجين فى صورة $NADPH_2$ وكذلك جزئيات الطاقة ATP.وتستغل هذه الطاقة المنتجة فى عملية اختزال CO_2 كما فى التفاعلات التالية:

$$H2O + NADP + ADP + Pi \longrightarrow O_2 \uparrow + NADPH_2 + ATP \quad \text{(تفاعل الضوء)}$$

$$NADPH_2 + ATP + CO_2 \longrightarrow (CH_2O)n. \quad \text{(تفاعل الظلام)}$$

وقد أمكن معرفة أن تفاعل الضوء يتضمن نظامين هما

النظام الضوئى الأول **1-photosystem I**

النظام الضوئى الثانى **2- photo system II**

ولكل نظام صبغاته الخاصة وكذلك الحاملات الالكترونية الخاصة به.

الصبغات والحاملات الالكترونية الخاصة بالنظام الضوئى الأول.

Ferredoxin & NADP & F.R.S & P_{700}
Chlorophylls & carotenoids & Fd-NADR- reductase
(كلوروفيلات أ بأنواعه ٦٦٠ & ٦٧٠ & ٦٨٠ & ٦٩٠ & ٧٠٠ nm)

كما يشمل النظام الضوئى الثانى كل من

P_{680} & Q & cytochrome (b) & plastoquenone & cyfochrome (f) & plastocyanine & ChlOrOlhylls وتشمل (chlorophyll (b)650 & Chl (a) 660 & Chl (a) 670 nm & Chl (a) 677 & Chl (a) 670).

فى هذين النظامين التابعين لتفاعل الضوء أو المرحلة الكيموضوئية

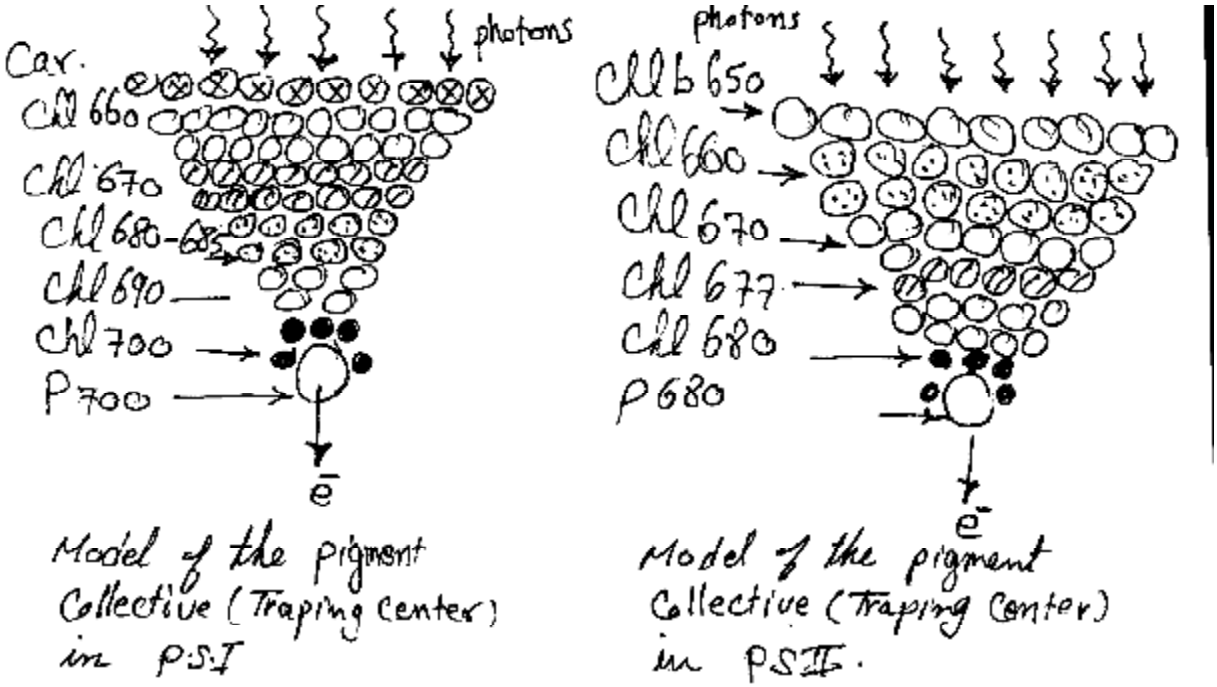
Photo Chemical phase من التمثيل الضوئى غنيان بصبغات الكلوروفيل والكاروتين وفى كلا النظامين فإن الصبغات تعمل على حصاد وتجميع الطاقة الضوئية ونقلها إلى مراكز النشاط الرئيسية فى كل النظامين (Reaction Centers) والتى تسمى المصايد Traps.

كوانتم Quantumالضوء الممتص بجزيء واحد من الكلوروفيل يرحل من جزيء إلى آخر وفـــى النهايـــة يستغل فى عمل كيميائي وهو تكوين $NADPH_2$ & ATP

وبمجرد أن يحدث إثارة لمراكز النشاط فى النظامين الضوئيين وهما:

P680 & (Reaction Center Of PS I) P_{700}

(Reaction Center Of PS II) فإنها تحرر الكترونات وبذلك تختزل مستقبلات الإلكترون وهذه بدورها تحرر الالكترونات إلى مستقبلات أخرى.



ويلاحظ أنه بوصول الطاقة المتجمعة كما فى الشكل إلى P_{700} فإن جزئياتها تثار فتتأكســد وينطلــق منهــا الكترونات تنتقل عبر عدة حوامل الكترونية إلى أن تصل فى النهاية إلى NADP لتكــون جزئيــات الطاقــة المختزلة $NADPH_2$ ومصدر الهيدروجين فى هذه الحالة هو الماء. وبالتالى فإن P_{700} أصبحت مؤكســدة بفقدها الكترونات ويلزمها تعويض هذه الالكترونات التى فقدتها ويمكن تعويض هذه الالكترونات مــن P_{680} وهى مركز تفاعل النظام الضوء الثانى وتنتقل هذه الالكترونات عبر عدة حوامل الالكترونية. وكــذلك يمكــن للصبغة ٦٨٠ تعويض ما فقدته من الكترونات من الماء والذى يحدث له تحلل ضــوئى ويتــأتى الإلكتــرون والأكسوجين أما الهيدروجين فنتيجة لتكون $NADPH_2$.

ويعرف المسار الذى تسلكه الالكترونات لتكوين جزئيات الطاقة بالفسفرة الضوئية غير الدائرية

- Non -Cyclic photo phosphorylation

ــ أما إذا تعرض الكلوروفيل لنوعية واحدة من الأطوال الموحية ولتكن الضوء الأحمر ذو الطــول المــوجى (700nm) فإن تحدث فسفرة ضوئية دائرية حيث يعود الإلكترون المنطلق من p_{700} مرة أخرى ولا يتكــون $NAOPH_2$ لعدم حدوث تحلل ضوئى للماء بينما يتكون جزئيات ATP فقط. ويسمى هذا المسار

- Cyclic photo phosphorylation

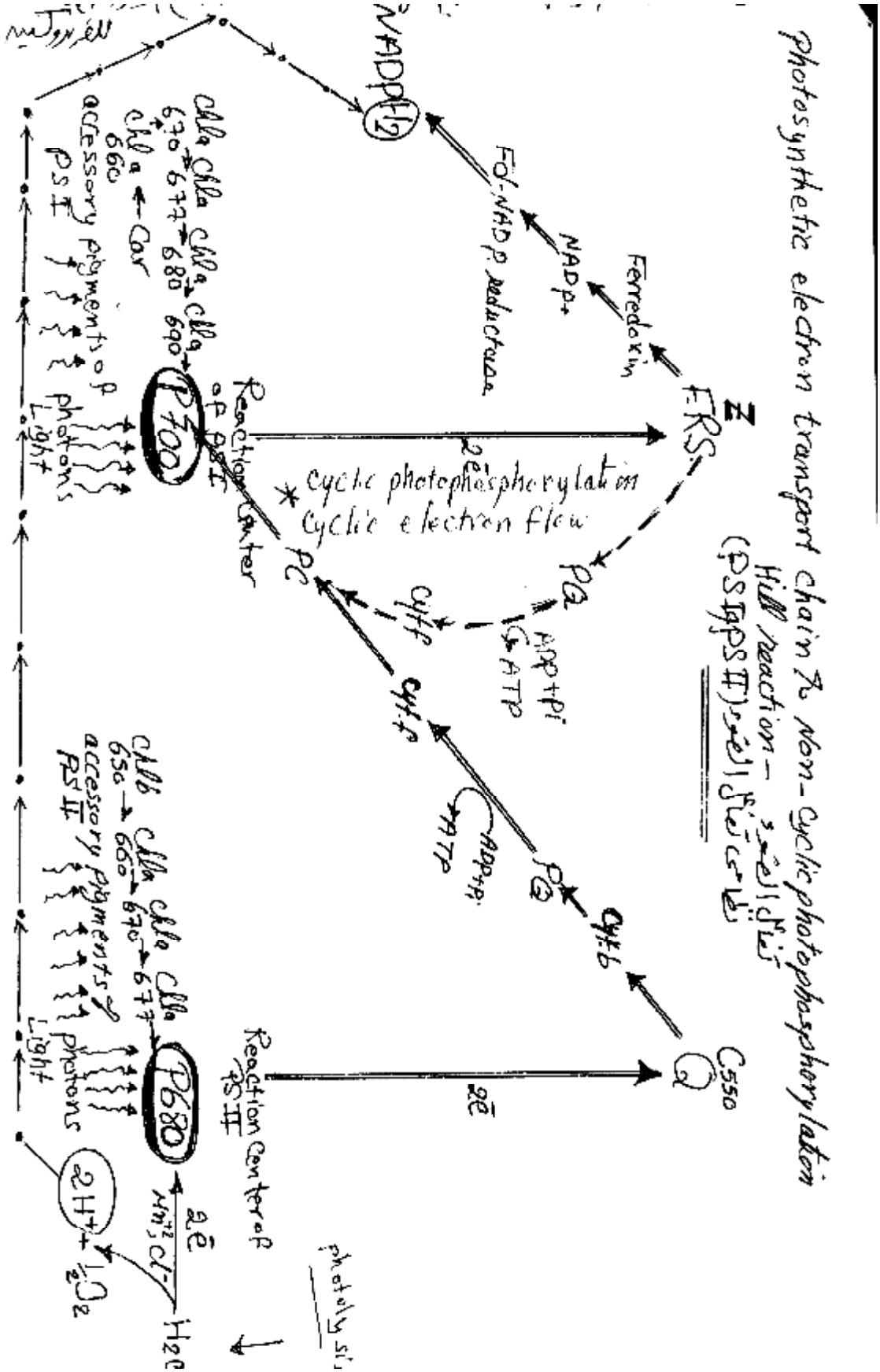
(وهذه الظاهرة لا تحدث إلا فى الظروف المعملية فقط).

مكونات سلسلة نقل الإلكترون فى نظامى تفاعل الضوء (PS I & PS II)

- **$NADP^+$ هو المستقبل النهائى للالكترونات فى سلسلة نقل الإلكترون من خلال تفاعل الضوء وهذا المركب فى صورته المختزلة ضرورى جداً لاختزال CO_2 لمستوى الكربوهيــدرات واختــزال هــذا المركب NADP يحتاج لوجود كل من الفريدوكسن & Fd-NADP-reductase.**
- **Fd-NADP - reductase: هذا الإنزيم يتكون من الفلافوبروتين ويحتــوى علــى FAD وهــذا الإنزيم متخصص للفريدوكسين أو NADP.**
- **الفريدوكسين Ferredoxin عبارة عن بروتين يحتوى على الحديد والكبريــت وجهــد الأكســدة الاختزالية لهذا المركب منخفض. ويتم اختزال هذا المركب فى حدود الضوء.**
- **Ferredoxin Reducing sudstances (FRS). تقوم هذه المادة باختزال الفريدوكسين وهــو أول المستقبلات الالكترونية فى PS I.**
- **P700: وهذه الصبغة هى نوع من أنواع كلوروفيل أ والتى تمتص الضوء ذو الطول الموجى ٧٠٠ ملليمكرون. وتوجد هذه الصبغة بنسبة ٠.٢٥% من الكلوروفيل الكلى فى النباتات الراقية. وتتأكسد هذه الصبغة عند تعرضها للضوء وهى مركز التفاعل للنظام الضوئى الأول PST كما تعتبــر هــذه الصبغة بالوعة أو مصيدة للطاقة سواء الطاقة المباشرة من الضوء أو تلك الممتصــة مــن خــلال الصبغات المساعدة والتى تنتقل إلى P700.**

- **Plastocyanin البلاستوسيانين عبارة عن بروتين مرتبط بالنحاس وتوجد هــذه المــادة بنســبة ٠.٢% من كمية الكلوروفيل الكلى ويمكن إختزالها بسهولة بالكلوروبلاست المعزولة.**
- **cytochrome (f) يوجد سيتوكروم (f) فى البلاستيدات الخضراء بنسبة ٠.٢٥% من الكلوروفيــل الكلى وموقع انطلاق ATP يكون فيما بين انطلاق الالكترون من البلاسيتوكينون وسيتوكروم (f).**
- **plastoquinon توجد مادة البلاستوكينون فيما بين نظامى تفاعل الضوء ويتم اكســدتها ضــوئياً بواسطة PS I أما اختزالها فيكون من خلال النظام الضوئى الثانى PS II وهذا المركب هو الوحيد الموجود بكمية تعادل ٥-١٠% من الكلوروفيل الكلى.**
- **Q أو C_{55O} هذه المادة غير معروفة بدرجة كافية وهى تعمل كمستقبل الكتروني فى PS II ويعطى هذا المركب أعلا معدل لطيف الامتصاص عند ٥٥٠ ملليمكرون.**

وتحدث Cyclic photophosphorylation فقط عند تعريض الكلوروبلاست لموجات ضوئية طويلة فقــط أطول من ٦٨٠ ملليمكرون بحيث ينشط النظام PS I فقط ولا يتم تحلل للمــاء ولا إنتــاج O_2 ولا يســتطيع الإلكترون الاتصال للفريدوكسين.


Photosynthetic electron transport chain & Non-Cyclic photophosphorylation
Hill reaction - تفاعل الضوء
(PS I & PS II) نظامى تفاعل الضوء
NADPH2
Fd-NADP Reductase
NADP+
Ferredoxin
Fd
FRS
Cyclic photophosphorylation
Cyclic electron flow
PC
Cyt f
Cyt b
PQ
ADP+Pi
ATP
Reaction Center of PS I
P700
Chla Chla Chla
670 677 680
Chl a
660
Car
accessory pigments of PS I
photons
Light
Reaction Center of PS II
P680
Chlb Chla Chla Chla
650 660 670 677
accessory pigments of PS II
2e
2H+
1/2 O2
H2O
Mn++, Cl-
C550
Q
2e
photolysis

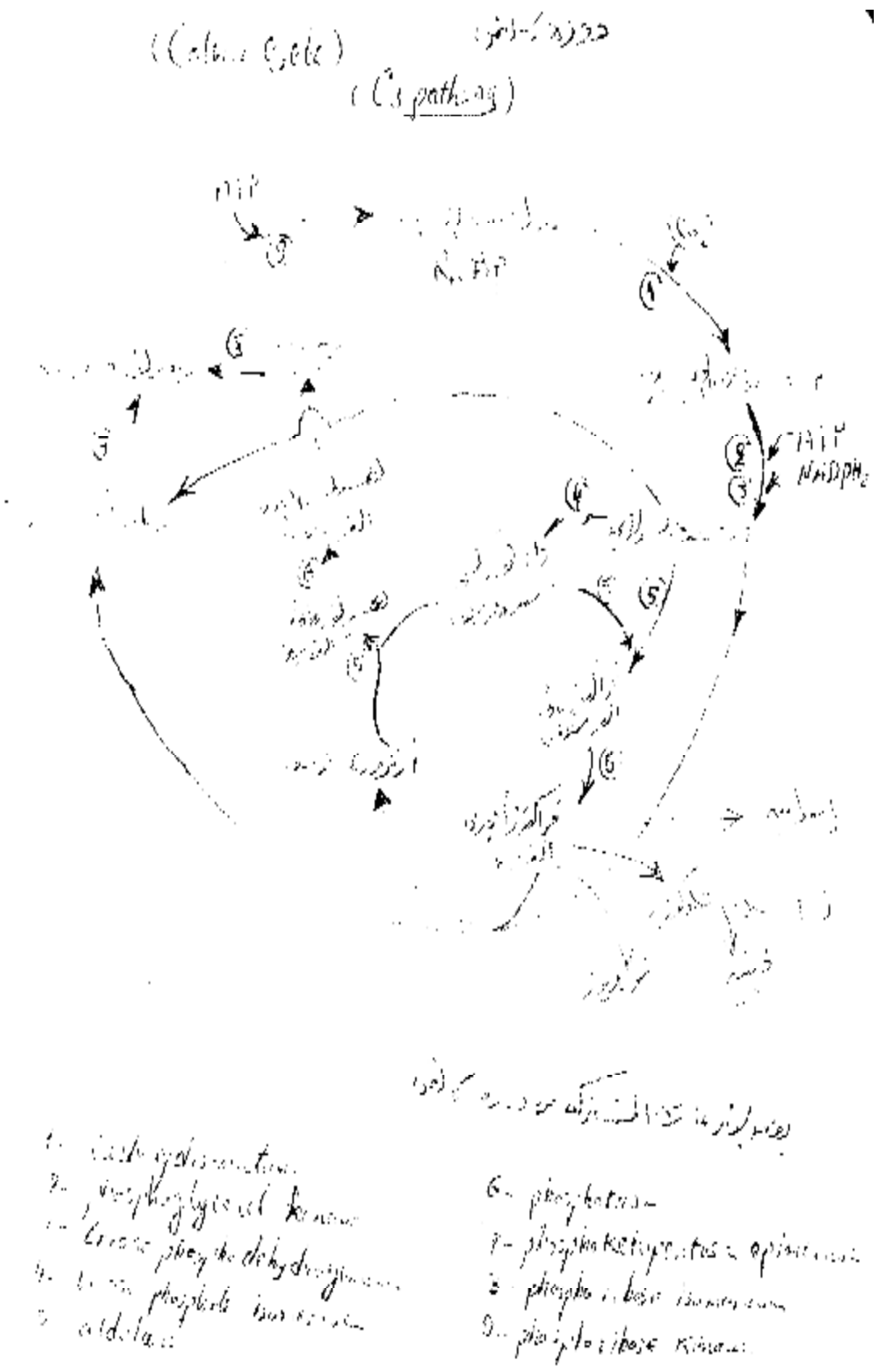
تثبيت وإختزال CO_2 (تفاعل الظلام Dark reaction)

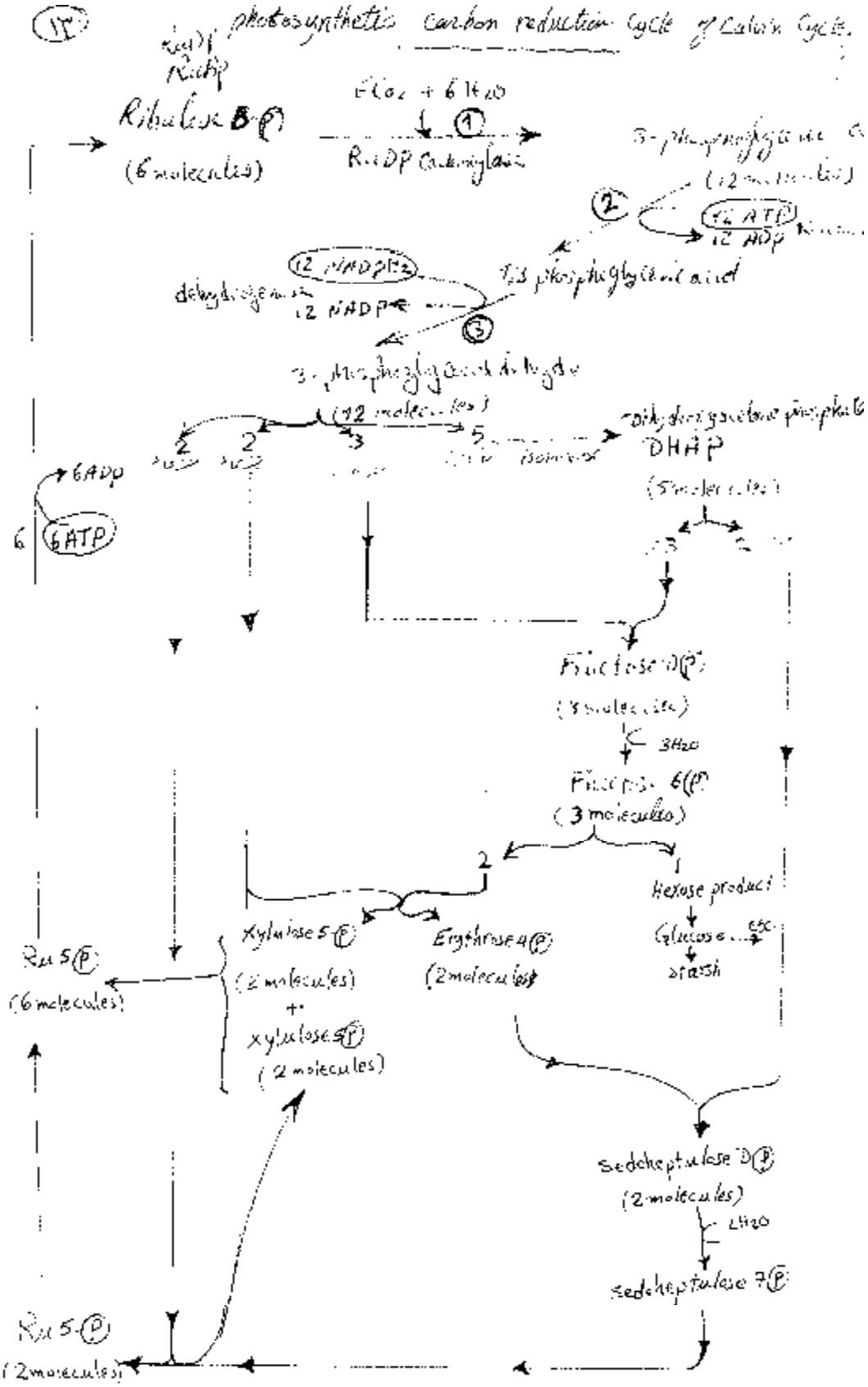
هذا التفاعل كيماوي ويتم بواسطة إنزيمات متخصصة فى صفائح الاستروما فى الكلوروبلاست. وبما أن هذا التفاعل كيماوى فإنه لا يتأثر بوجود الضوء من عدمه ولذلك فهو يتم فى الضوء أو الظلام على حد سواء. ويتوقف نشاط هذا التفاعل على الطاقة المنتجة بواسطة تفاعل الضوء ونظاميه Ps II & Ps I . وفى هذا التفاعل يتم اختزال CO_2 لمستوى الكربوهيدرات بواسطة $NADPH_2$ فى وجود ATP الناتجة من تفاعل الضوء. وعند اختزال CO_2 من خلال دورة كالفن يتكون المركب (PGA) حمض الفسفوجلسريك والذى يعتبر أول المركبات الثابتة أو الناتجة خلال تفاعل الظلام. وهذا المركب يتكون من ٣ ذرات كربون ولذلك تسمى النباتات التى تتم بها هذه الدورة بالنباتات ثلاثية الكربون.

أهم الخطوات التى يختزل فيها CO2 إلى سكر من خلال دورة كالفن

- يستقبل السكر RNBP (الرايبيولوز ثنائى الفوسفات) غاز CO_2 وينتج جزئيات من PGA (حمض الفوسفوجلسريك)
- إختزال PGA بواسطة جزئيات الطاقة الناتجة من تفاعل الضوء إلى السكر G-3P (جلسرلدهيد ٣ -فوسفات).
- يتحول السكر .G3.P الألدهيدى إلى نظيره الكيتونى DHAP (داى هيدروكس اسيتون فوسفات) وهذا التفاعل عكسى.
- يتحد جزئيات من السكر الثلاثية أحدهما الدهيدى والآخر كيتونى (DHAP&G.3.P) لتكون جزىء سكر الفراكتوز والذى يمكنه التحول إلى نظيره لجلوكوز.
- بإتحاد جزىء جلوكوز آخر واكتوز يتكون السكر الثنائى سكروز ومن الجلوكوز يتكون النشا .كما يمكن إنتاج عدة مركبات وسيطة والتى يتكون منها فى النهاية RuBP والذى يعمل كمستقبل للغاز CO_2.

والرسم التوضيحى التالى يبين خطوات اختزال CO_2 إلى مستوى الكربوهيدرات من خلال دورة كالفن.

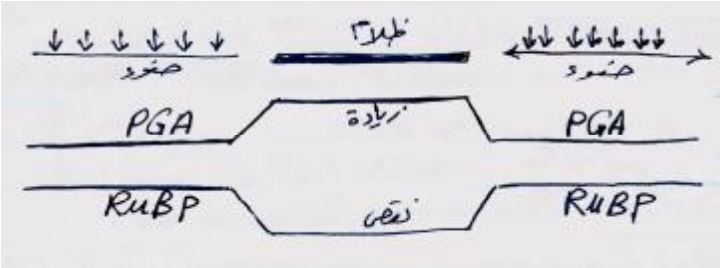




$6\,CO_2 + 12\,NADPH_2 + 18ATP + 11\,H_2O \rightarrow$ Fructose 6(P) + 12 NADP + 18ADP

تأثير الضوء والظلام على مستوى RuBP & PGA

عند تعريض نسيج ممثل للضوء والظلام بالتعاقب خلال عملية البناء الضوئى يلاحظ ارتفاع نسبة PGA ويثبت عند مستوى معين بينما ينخفض مستوى RuGP ثم يثبت الانخفاض عند مستوى معين وعند تعريض النسيج البنائى للضوء مرة أخرى يتلاشى التأثير السابق.



ولتفسير ذلك أنه فى الظلام يتوقف تفاعل الضوء وبالتالى يتوقف إنتاج NADPH & ATP اللازمين لاختزال PGA وبذلك يتراكم هذا المركب لاستمرار تكوينه فى الظلام بينما يستهلك سكر الريبولوز RuBP لاستمرار تفاعل الظلام لذلك ينخفض تركيزه. وعند إعادة الإضاءة مرة أخرى تتكون الطاقة المختزلة من تفاعل الضوء وبذلك يتم اختزال PGA المتراكم إلى .G3.P ويعود إلى سابق مستواه كما ينتظم أيضاً مستوىRuBP.

قياس عملية البناء الضوئى

تقاس عملية البناء الضوئى بعدة طرق أهمها:

- **قياس حجم O_2الناتج من تفاعلات البناء الضوئى باستخدام جهاز واربورج أو الأكسيجراف.**
- **قياس حجم CO_2 المستهلك فى عملية البناء الضوئى باستخدام جهاز ultera Red ReCOrding**
- **تقدير كمية الكربوهيدرات التى تم بناؤها.**

هذا ويراعى أنه يستهلك جزء من الكربوهيدرات فى عملية التنفس ومن المعروف أن معدل عملية البناء الضوئى يبلغ ١٠ ــ ٢٠ مرة قدر عملية التنفس.

دور الضوء فى تنشيط إنزيمات تفاعل الظلام
Role of light an activation of dark phase enzymes

بالإضافة إلى دور الضوء فى تنشيط تفاعل الضوء من خلال نظاميه Ps II & Ps I وإنتاج الطاقة فى صورة ATP & $NADPH_2$.

لوحظ أيضاً أن للضوء دور فى تنشيط بعض إنزيمات دورة كالفن والمسماة بتفاعل الظلام. ومن هذه الإنزيمات:

1- RuBP cardoxylase.
2- glyceraldehyde-3p-dehydrogenase.
3- fructos biphosphatase.
4- sedoheptulose biphosphatase.
5- phosphoribukinase.

البناء الضوئى فى النباتات رباعية الكربون photosynthesis in C4 plants

اقترح العالمان هاتش وسلاك (Hatch &slack,1968) مساراً جديداً لتثبيت CO_2 فى بعض النباتات وخاصة الاستوائية وشبه الاستوائية مثل الذرة & قصب السكر & Amayanthus& atriplex.

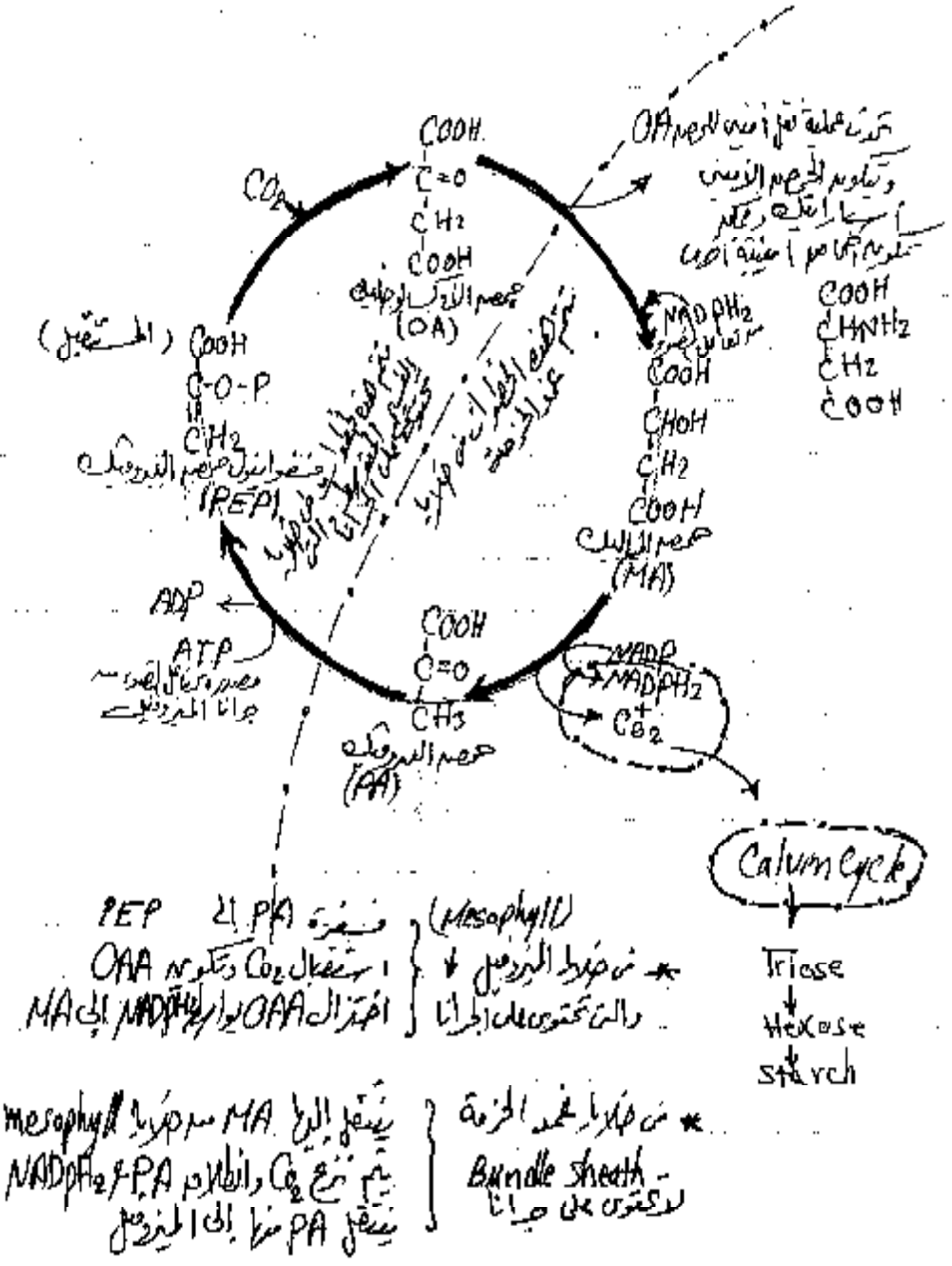
والمستقبل لثانى أكسيد الكربون فى هذا المسار هو المركب PEP(فسفو إينول حمض البيروفيك).

يلاحظ فى هذا المسار أن PEP يستقبل CO_2 ويتكون OAA (حمض الآوكسالوخليك) والذى يختزل إلى MA (حمض الماليك) والذى ينتقل من خلايا النسيج المتوسط فى الأوراق حيث توجد الجرانا إلى خلايا غمد الحزمة حيث يتم تمثيل CO_2 بعد انفراده إلى مستوى الكربوهيدرات من خلال دورة كالفن.

يلاحظ أن النباتات الرباعية الكربون أكثر كفاءة فى عملية البناء الضوئى من النباتات ثلاثية الكربون وذلك لأن الرباعية الكربون يتم بها مساران هما هاتسن وسلاك ومسار كالفن أما الثلاثية الكربون فيتم بها مسار واحد هو مسار كالفن.

فى بعض الحالات الخاصة تكون عملية البناء الضوئى $C4_2$ أقل كفاءة منها فى نباتات C3 وخاصة فى درجات الحرارة المنخفضة وذلك لأن إنزيم pyrovate phosphate dikinase حساس جداً لدرجات الحرارة المنخفضة.

والرسم التوضيحي التالي يبين مسار هاتش وسلاك فى النباتات رباعية الكربون.



أهم الفروق بين نباتات C4 & C3

١ ــ نباتات C_4 تنمو جيداً تحت ظروف إضاءة شديدة ودرجة حرارة مرتفعة نسبياً تتراوح بــين ٣٠ - ٣٥ °م أثناء النهار بينما C_3 تنمو جيداً فى ظروف معتدلة تميل إلى البرودة.

٢ ــ تنمو نباتات C_4 بمعدل مرتفع فى عملية البناء الضوئى حيث يتم تمثيل ٤٠ - ٨٠ مجم CO_2/ديســمبر مربع من سطح الورقة بينما نباتات C_3 معدلها أقل من ذلك فهو يعادل ١٥ - ٤٠ مجم CO_2 فقط.

40-80 mg CO_2 afixed/dm^2 of leaf surface/hour (C4)

15-40 mg CO_2 afixed/dm^2 of leaf surface/hour (C3)

٣ ــ تنمو نباتات C_4 بمعدل مرتفع من النمو بدرجة أكبر من نباتات C_3.

4-5 gm dry weight produced / dm^2 of leaf surface/ day (C_4)

0.5- gm dry weight produced / dm^2 of leaf surface/ day (C_3)

٤ ــ معدل التنفس الضوئى منخفض جداً فى النباتات C_4 بينما مرتفع فى نباتات C_3.

٥ ــ تنمو نباتات C_4 بانخفاض معدل الماء المفقود مقارنة بكمية المادة الجافة المتكونة فى النباتات

50-350 gm H_2O/gm D.wt (C_4)

450-950 gm H_2O/gm D.wt (C_3)

٦ ــ التركيب التشريحى للأوراق مختلف حيث تتميز نباتاتC_4 بوجود نسيج متوسط وغلاف حزمه.

٧ ــ المستقبل لغاز CO_2 فى نباتات C_4 هو PEP بينما فى نباتات C_3 هو RuBP

٨ ــ موقع إنزيم PEP- Carboxylase فى السيتوبلازم.

بينما إنزيم RuRP- Casboxylase فى الكلوروبلاست.

٩ ــ نباتات C_4 فى معظمها تتحمل الملوحة ويعتبر عنصر Na (الصوديوم) أساسياً حيث أنه يــؤدى إلــى زيادة نشاط PEP-Casboxylase.

١٠ ــ أهم الإنزيمات فى نباتات C_4 هو PEP-Casboxylase.

بينما فى نباتات C_3 هو RuRP- Casboxylase.

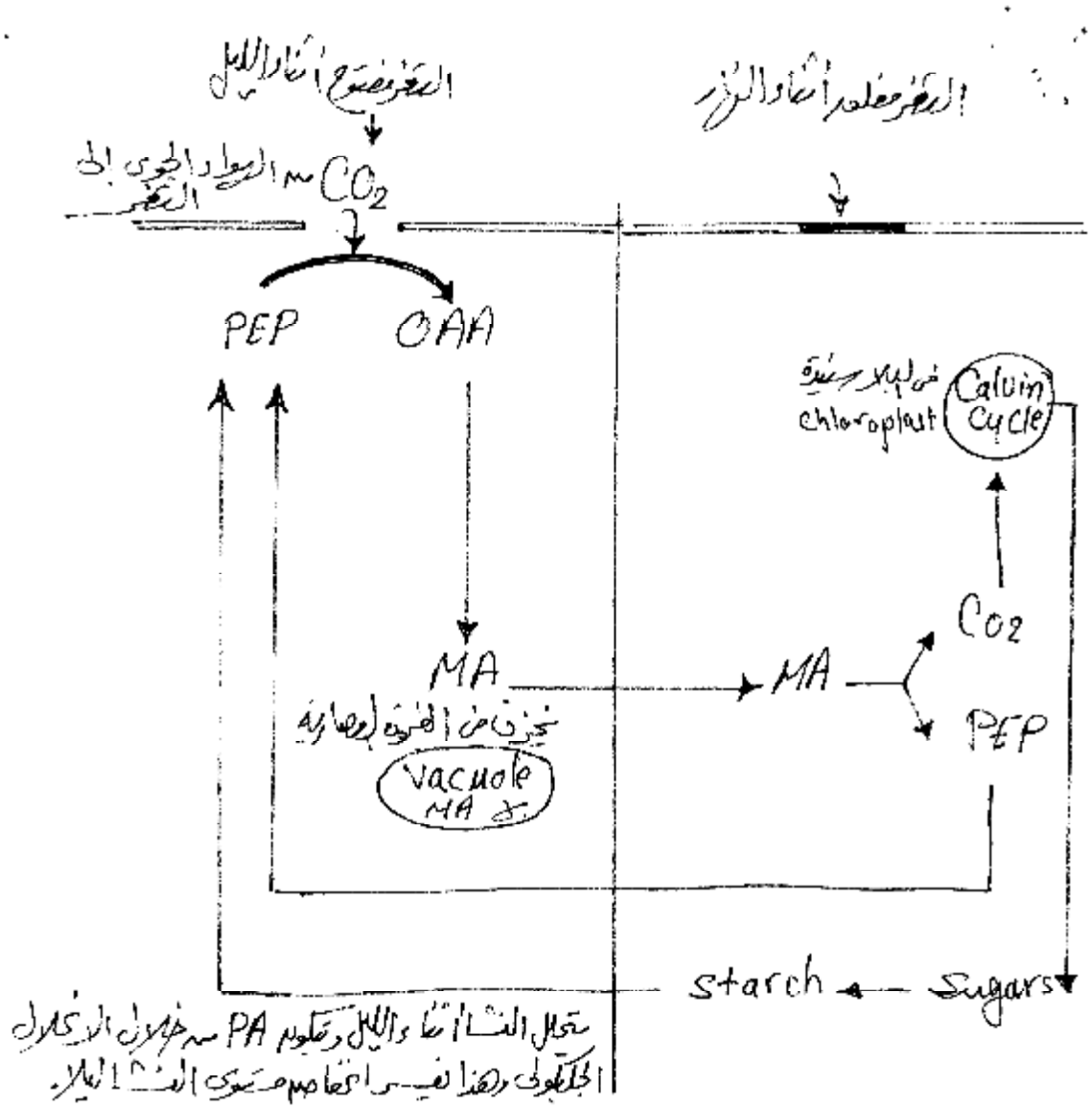
تمثيل CO2 فى النباتات العصيرية CO2 fixation in succulent plants

بعض النباتات مثل الودنة ــ الصبار ــ حى علم ــ السادوم. والتى تنمو فى البيئة الحامضية تكون سيقانها لحمية ومعدل النتح منخفضاً لذلك تسمى بالنباتات العصارية وهذه النباتات تقوم بتثبيت CO_2 كما يحدث فى نباتات C_4 إلا أن هذه النباتات ليس لها التركيب التشريحى لنباتات C_4.

وتسمى الدورة التى تتم فى مجموعة النباتات العصارية باسم (CAM) Crassulacean acid metabolism والمستقبل لغاز CO_2 هو المركب PEP كما فى نباتات C_4.

فى هذه النوعية من النباتات تفتح ثغورها ليلاً وتغلق نهاراً. فيدخل CO_2 ليلا من خلال الثغور ويرتبط بالمستقبل PEP ويختزل إلى OAA ثم MA والذى يخزن فى الفجوة العصارية مما يرفع درجة حموضة العصير الخلوى (PH = 4.0).

أثناء النهار وفى وجود الضوء تغلق الثغور ويحدث نقل للحمض NA إلى الكلوروبلاست حيث ينزع CO_2 منMA ويتحول إلى PEP ويدخل CO_2 إلى دورة كالفن ويحدث نقص فى درجة حموضة الفجوة العصارية (PH = 6.0). ومثال لبعض العائلات التى تحدث بها هذه الظاهرة Crassulaceae & Euphorbiaceae & Cactaceae



Scheme of Carssulacean Acid Metabolism

العوامل التى تؤثر فى سرعة عملية البناء الضوئى

* الـضوء

تزداد سرعة عملية البناء الضوئى بزيادة كمية الضوء إلى أن يصبح عامل آخر هو العامل المحدد. وشـدة الإضاءة اليومية التى يستطيع فيها النبات أن يبنى السكر اللازم لحياته تسمى شدة الإضاءة الحرجة.

وتنقسم النباتات تبعاً لشدة الإضاءة إلى نباتات شمس ونباتات ظل. ويمكن فى حالة توفر العوامـل اللازمـة لعملية البناء الضوئى بدرجة ثابتة وإذا كانت شدة الإضاءة ضعيفة فى أول الأمر فإن عملية البناء الضـوئى تزداد تدريجيا بزيادة شدة الضوء. أما الإضاءة الشديدة جداً فلها تأثير ضار بعملية البناء الضوئى ويسـمى هذا التأثير **solarizatian** يعزى الضرر إلى حدوث أكسـدة ضـوئية **photo-oxidation** حيـث تتأكسـد مكونات الخلية بواسطة الأكسجين الناتج من عملية البناء الضوئى. كما يتم هدم وأكسدة الكلوروفيل إلـى أن تقف عملية البناء الضوئى إذا حدثت عملية الأكسدة الضوئية لفترة طويلة (عدة ساعات).

أما بالنسبة للطول الموجى للضوء وتأثيره على عملية البناء الضوئى فقد لوحظ أن عملية البنـاء الضـوئى تبلغ أقصى سرعتها عند الأطوال الموجية ٤٤٠ &٦٥٠ ملليمكرون.

* درجة الحرارة

درجة الحرارة المثلى لعملية البناء الضوئى فى معظم النباتات ما بين ١٠-٣٥ ْم. وقد تحدث عملية البنـاء الضوئى عند (-٣٥ ْم) كما فى صنوبريات المناطق القطبية. وقد تحدث أيضاً عند (٧٥ ْم) كما فـى طحالـب العيون الساخنة أو عند (٥٥ ْم) كما فى بعض النباتات الصحراوية. وعموماً لا تحدث عملية البناء الضـوئى فى النباتات الاستوائية عند أقل من ٥ ْم.

درجة الحرارة المنخفضة تثبط عملية البناء الضوئى من خلال نشاط الإنزيمات الخاصة بتفاعل الظـلام وقـد تتكون الثلج داخل وخارج الخلايا. وتكوين الثلج خارج الخلايا يؤدى إلى سحب الماء من الخلايـا وحـدوث جفاف لمحتويات الخلية ومنها الكلوروبلاست بالإضافة إلى أن الثلج يحطم الأغشية البلازمية ويفسد النفاذية بما فى ذلك أغشية الكلوروبلاست.

بينما الارتفاع الشديد لدرجة الحرارة يثبط عملية البناء الضوئى وخاصة فى نباتات C3 بدرجة أكبر من نباتات C_4 وذلك لتنشيط وتشجيع عملية التنفس الضوئى.

* تركيز CO2

يوجد CO_2 فى الهواء الجوى بنسبة 0.03% وجد أن زيادة تركيز CO_2 حول النباتات يؤدى إلى إسراع معدل عملية البناء الضوئى إلى أن يصل تركيزه 0.15%، وتنقص معدل العملية سريعاً عند تركيزات أعلى من هذا المستوى ويعزى ذلك لحدوث التأثير السام للغاز على البروتوبلازم.

* الأكسوجين

يوجد بعض الأكسوجين بنسبة٢٠% تقريباً فى الهواء الجوى ولقد وجد أن نقص O_2 ذو أثر مشجع لعملية البناء الضوئى بينما زيادة تركيزه عن ٢٠% كان ذو أثر مثبط وذلك لأنه يعمل على:

- **يقوم O_2 بالتنافس على H_2 فيقلل من قرص اختزال CO_2 وبالتالى يثبط عملية البناء الضوئى.**
- **يقوم الأكسوجين بأكسدة RuBP وهو المستقبل لغازCO_2 فيحوله إلى حمض الفسفوجليكوليك فيقلل بذلك من معدل تثبيت CO_2.**
- **يؤثر بالسلب على نشاط الإنزيمة RuBP- Carboxylase**

من الواضح أن هذا التثبيط يكون واضحاً فى النباتاتC_3 بينماC_4 لا يحدث فيها تثبيط لعملية البناء الضوئى وذلك لإمدادها بتركيزات عالية من CO_2 من خلال دورة هاتش سلاك ووجود CO_2 بتركيز وافر يقلل من تنافسO_2 وأثره المثبط ويقل التنفس الضوئى فى نباتات C_4.

* الإجهاد الناتج عن زيادة الأملاح

فى حالة salinity stress لوحظ انتفاخ البلاستيدات ــ تأكل الجرانا ــ نقص كفاءة تفاعل الضوء ــ نقص كفاءة الفسفرة الضوئية – أكسدة الكاروتين الذى يحمى الكلوروفيل من الهدم.