كلية العلوم

القسم : علم الحياة

السنة : الرابعة

المادة : تركيب ضوئي

المحاضرة : الثانية/نظري/

{{ مكتبة A to Z }}

Facebook Group : مكتبة A to Z

2025

يمكنكم طلب المحاضرات برسالة نصية (SMS) أو عبر(What's app-Telegram)على الرقم 0931497960

التركيب الضوئي – محاضرة 2

الاصطناع الحيوي لليخضور

يتم الاصطناع الحيوي لليخضور في مراحله المختلفة ضمن الصانعات الخضراء في النباتات الراقية أو حوامل الصبغات في الخلايا الطحلبية، ولمراقبة هذه العملية بمراحلها المختلفة والتعرف على المركبات المرحلية وبالتالي على المراحل الكاملة لاصطناع اليخضور، أجريت تجربة على طحلب الكلوريلا بعد تعريضه لجرعات محددة من الأشعة فوق البنفسجية والتي توقف اصطناع اليخضور في مراحل مختلفة. ومن ثم تحليل المركبات المتشكلة والتعرف عليها في كل مرحلة.

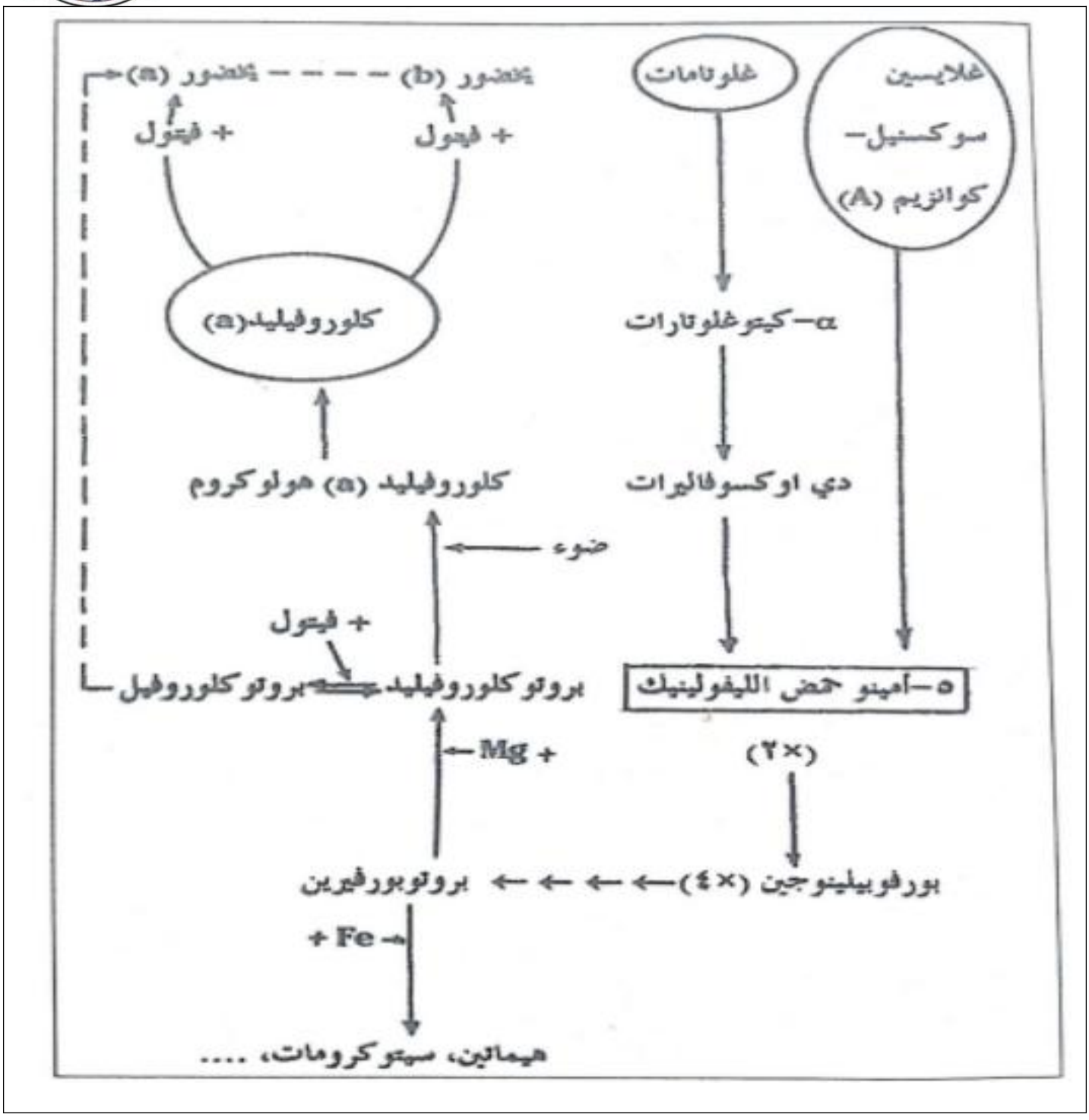
يذكر بان العالم R.B.Woodward أول من استطاع الحصول على اليخضور مخبرياً عام 1965 م وقد نال جائزة نوبل على هذا العمل.

يتماثل الاصطناع الحيوي لليخضور في مراحله الأولى مع الاصطناع الحيوي للهيموغلوبين وللسيتوكرومات ولأنزيمات البيروكسيداز، إذ يتم في المرحلة الأولى اصطناع الحلقات البايرولية المشكلة للهيكل البورفيريني.

يعتقد أن الحمض الأميني غلوتامات Gluamate أو المركب المرحلي في حلقة حمض الليمون وهو

α- كيتوغلوتارات يمكن أن يكون أحدهما هو المصدر الرئيسي لاصطناع الهيكل البورفيريني الخاص باليخضور.

بينما يمثل الحمض الأميني غلايسين Glycine والمرافق الأنزيمي سكسنيل كو انزيم A -Succinyl CO الركيزة الأساسية لاصطناع أنزيمات البيروكسيداز والسيتوكرومات والمركبات البورفيرينية الأخرى ضمن الخلايا البكتيرية ، وضمن السيتوبلاسم الخلوية للنباتات الراقية.

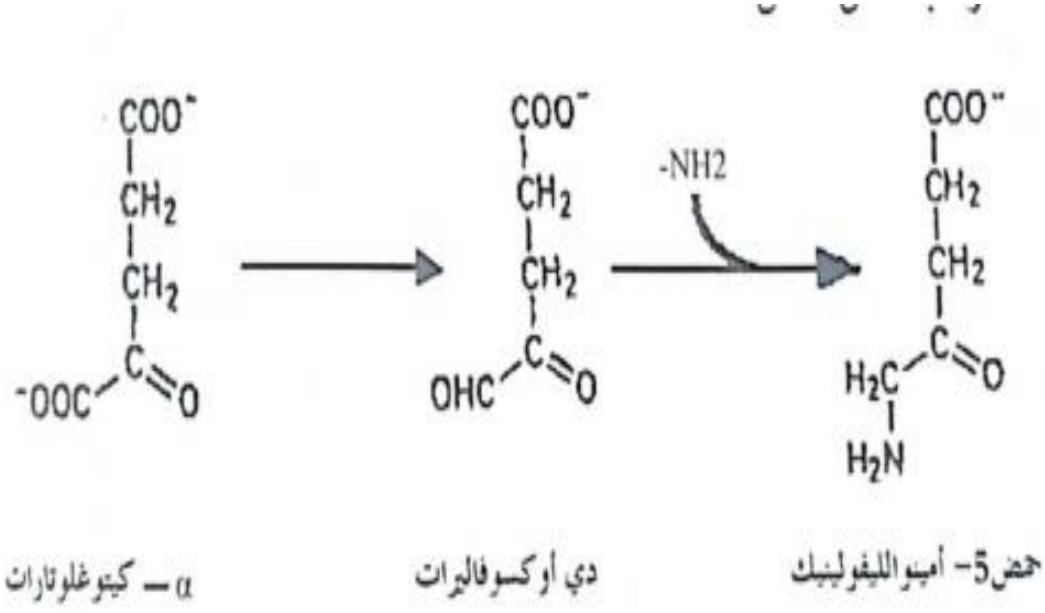


الشكل 1: تمثيل تخطيطي لبعض مراحل اصطناع اليخضور

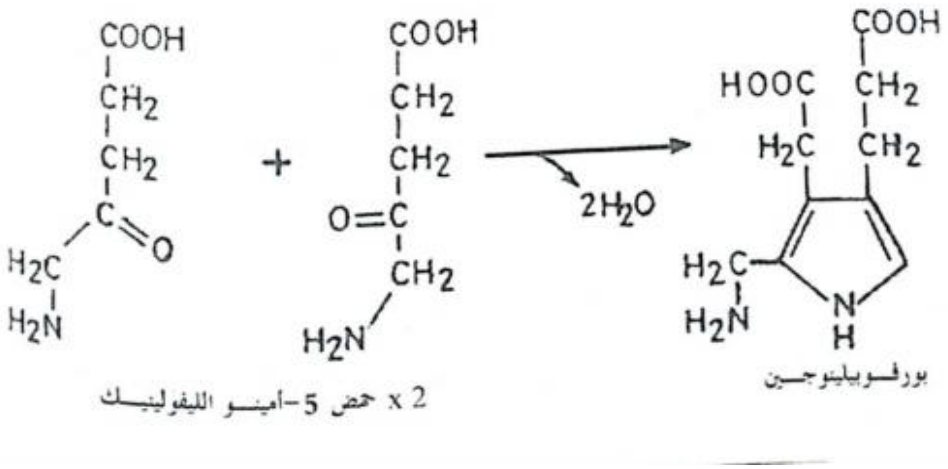
الخطوات الرئيسية في اصطناع اليخضور:

يجري اصطناع اليخضور ضمن الصانعات الخضراء ويبدا من الحمض الأميني غلوتامات الذي يتحول إلى α- كيتو غلوتارات وهذا الأخير يتحول بدوره إلى دي اوكسالوفاليرات بفعل أنزيم α- كيتو غلوتارات ريدوكتاز.

وبعد ذلك يتحول دي اوكسالو فاليرات إلى حمض 5 أمينو ليفولينيك وذلك من خلال ضم زمرة امينية بفعل أنزيم أمينو ليفولينيك – أمينو ترانس فراز الذي يوجد في الصانعات الخضراء بشكل خاص.



يتشكل لدينا مركب حلقي شبيه بالبايرول بدءا من الليفولينيك وهو البورفوبيلينوجين وذلك بواسطة انزيم البوفوبيلينوجين سنتيتاز. ولقد تم الكشف عن هذا الأنزيم في سيتوبلازم الخلية وضمن الصانعات الخضراء عند طحلب الأوغلينا.



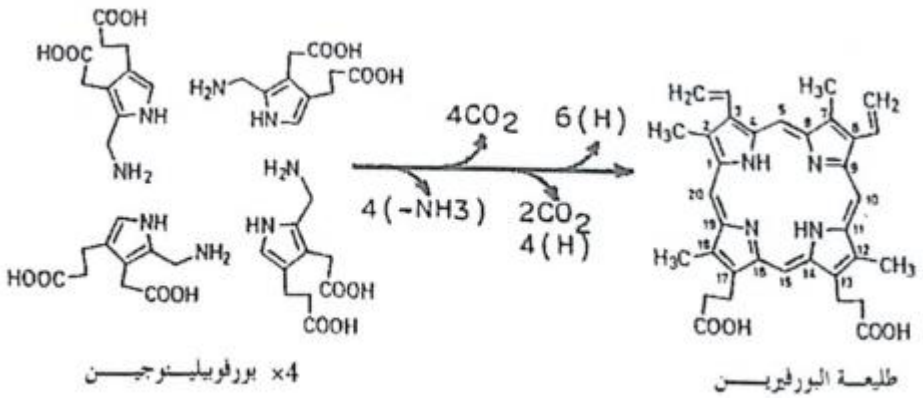
تتحد كل أربع جزيئات من البوفوبيلينوجين مع بعضها. إذ يحدث في المرحلة الاولى اقتطاع للزمر النتروجينية الجانبية NH_2 – من كل حلقة، ومن ثم يطرأ على المعقدات الرباعية الناتجة عدة تحولات:

تتعرض الجذور الاستيلية ضمن الحلقات الشبيهه بالبايرول لعملية نزع الزمر الكربوكسيلية وتتحول إلى جذور ميتيلية. كما يتعرض اثنان من الجذور البربانوئيلية (الحلقة A والحلقةB) أيضاً لعمليات نزع للزمر الكربوكسيلية إضافة إلى عمليات أكسدة وتتحول إلى جذور فينيلية.

$$-CH_2 - COOH \longrightarrow -CH_3 + CO_2$$

$$-CH_2 - CH_2 - COOH \longrightarrow -CH=CH_2 + 2[H] + CO_2$$

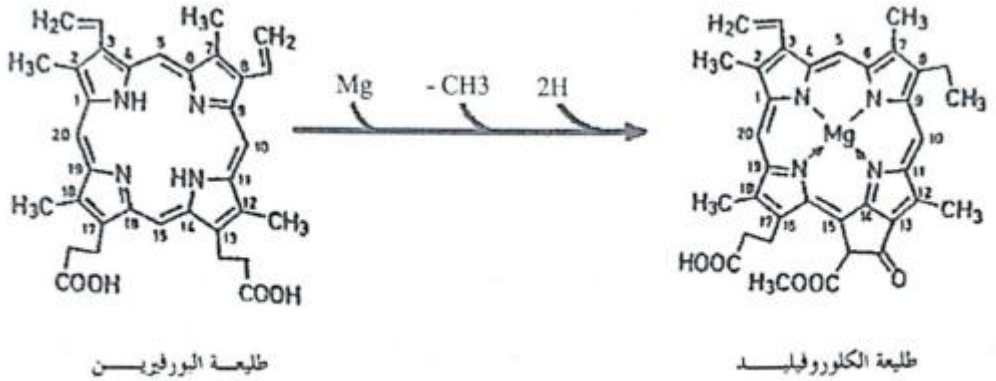
ونحصل بعد ثلاث مركبات مرحلية على معقد رباعي البايرول هو طليعة البورفيرين.



تتشابه مراحل اصطناع اليضور حتى هذه المرحلة مع خطوات اصطناع المركبات البورفيرينية الأخرى، التي تحدثنا عنها في البداية، وهذا ما اكدته تجارب العالم غرانيك Granick et al. 1978 على طفرات طحلب الكلوريلا.

يتمخلب الهيكل البورفيريني المتشكل مع أيون المغنزيوم في الصانعات الخضراء ويتوضع في مركز المعقد وذلك بفعل أنزيم Mg- catalase بينما يضم الهيكل البورفيريني في المركبات الأخرى (مثلا لسيتوكرومات) أيون الحديد او الكوبالت.

بعد ضم أيون المغنزيوم يحدث إرجاع للجذر الفينيلي في الموقع 8 وضم لزمرة الميتيل، وتتشكل الحلقة الخماسية الإضافيه التي نجدها ضمن بنية اليخضور لتنضم إلى الحلقة البايرولية C، ونحصل على مركب طليعة الكلوروفيليد Protochlorophyllid.



بما أن الهيكل البورفيريني المتشكّل يتمخلب مع أيون مغنيزيوم، فإن غياب المغنيزيوم من الوسط سوف يؤدي إلى توقف إصطناع اليخضور. ولقد وجد أيضاً أن غياب الحديد يؤثر سلباً على اصطناع اليخضور، على الرغم من أن الحديد لا يدخل مباشرة في تركيب جزيئة اليخضور، إذ يُعتقد أن نقص الحديد يقود إلى تثبيط اصطناع حمض الليفولينيك، وربما يؤدي أيضاً إلى اضطراب في التركيب البروتيني للصانعات الخضراء.

إما أن يرتبط البروتوكلورفيليد الناتج مع بروتينات الأغشية الثايلاكويدية ضمن الصانعات، ويتم في الوقت نفسه إرجاعه وإشباع الرابطة (18- 17) من الهيكل البورفيريني بذرتي هيدروجين، ويتحول بمجرد تعريضه للضوء إلى الكلوروفيليد (a) هولوكروم Chlorophyllid-holocrome، أو يتحد مع الجذر الفيتولي الكحولي معطياً طليعة اليخضور Protochlorophyll. لا تزال وظيفة طليعة اليخضور غير واضحة تماماً، إذ كان يُعتقد سابقاً أنه يتحول إلى يخضور مباشرة بمجرد تعريضه للضوء. ولكنه من المعلوم حالياً أن مثل هذا التحول لا يشكّل إلا

حالة استثنائية، إذ يُعتقد أنّ طليعة اليخضور تشكّل مخزوناً احتياطياً لطليعة الكلوروفيليد التي تتحول لاحقاً إلى يخضور وظيفي.

لا يلبث مركب كلوروفيليد (a) – هولوكروم أن يتحول إلى كلوروفيليد (a)، الذي يرتبط به فيما بعد الجذر الفيتولي ويعطي جزيئة اليخضور (a)، وذلك بواسطة انزيم كلوروفيل – سينتيتاز، الشكل (14). بسبب قابلية الهيكل البورفيريني للانحلال في الماء تجري عملية الربط هذه ضمن الطبقة اللبيدية للأغشية الثايلاكويدية، في المكان الذي سترتبط به الصبغات اليخضورية مشكلة معقداً صبغياً – بروتينياً.

يتشكل اليخضور (b) من اليخضور (a)، ولكن يبدو أنه يمكن أن يتشكل في الضوء اعتباراً من البروتوكلوروفيليد (a)، أو من مركب طليعي آخر.

لا يزال الاصطناع الحيوي لكل من يخضور (c،d) غير واضح تماماً ويعتقد أن اليخضور (c) يتشكل أيضاً اعتباراً من البروتوكلورفيليد.

تتشابه خطوات الاصطناع الحيوي لليخضور البكتيري (a) لدى البكتيريا ذات التركيب الضوئي مع تلك لليخضور العادي (Chl.a)، مع الانتباه إلى أن اصطناع اليخضور البكتيري يبدأ من الحمض الأميني غلايسين Glycin والمرافق الانزيمي سكسنيل كوانزيم ـ أ Succinyl-CoA .

يتخرب اليخضور بفعل انزيم الكلورفيلاز Chlorophyllase، إذ يفقد جذره الفيتولي متحولاً إلى الكلورفيليد، ويفقد المغنزيوم ليعطي مركب الفيوفيتين Phacophytin. كما يتخرب اليخضور أيضاً بفعل الشدات الضوئية العالية والتراكيز المرتفعة من الأوكسجين.

الطيف الامتصاصي لليخضور

لا يتطابق طيف امتصاص الورقة النباتية للضوء مع طيف الامتصاص لمحلول صبغات نفس الورقة. وذلك لأنّ الصبغات الفعّالة ضوئياً ليست مستمرة في الورقة بل

محصورة في الصانعات الخضراء، ومنه قد تمتص الورقة بعض الضوء دون أن يمر في الصانعات الخضراء وصبغاتها، ويعدُّ هذا الضوء عديم الأهمية بالنسبة للتركيب الضوئي. إضافة إلى ذلك يختلف تركيز الصبغة في الورقة عنه في الخلاصة، ومنه فإن قيم الامتصاص للصبغات داخل الورقة تُخالف نظائرها في المحلول.

وتبعاً لذلك فإننا نميز عادةً بين امتصاص فعّال للضوء من قبل الصانعات الخضراء، وهو يفيد في التركيب الضوئي، وبين امتصاص عام من قبل الورقة ككل بأقسامها الملونة والخضراء وغيرها.

لتحديد طيف الامتصاص Absorption spectrum لليخضور يجري عادةً فصل الصبغات اليخضورية من النبات وحلّها في مذيب عضوي مناسب، ثم يجري تعريضها لحزم ضوئية ذات أطوال موجية محددة وثابتة، ومن ثم قياس مدى الامتصاص عند كل موجة. يتم قياس طيف الامتصاص بواسطة مقياس الطيف الضوئي Spectrophotometer، وتُسجل النتائج بعد ذلك وترسم بيانياً. تشكّل الأشعة الممتصة مجالاً امتصاصياً ذا قيم امتصاص أعظمية تقابل أطوال أمواج محددة. بينما يتضاءل هذا المجال أو ينعدم عند الأشعة المنعكسة أو النافذة عبر الصبغة.

لنتساءل الآن، أي جزء من الضوء المرئي يتم امتصاصه من قبل اليخضور ؟ وما هي العلاقة بين أنواع اليخضور المختلفة وأطياف امتصاصها للضوء؟.

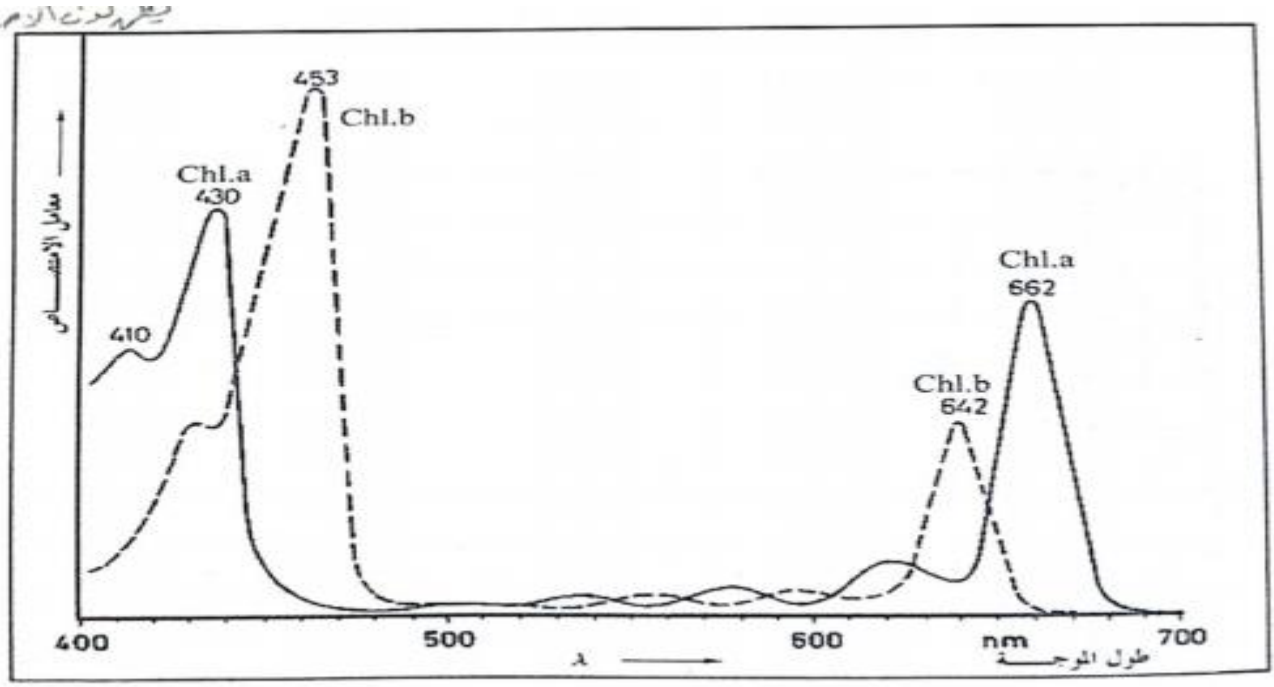
إن نظرة إلى طيفي الامتصاص لليخضور (Chl.a، Chl.b) تبيّن لنا أن هذين النمطين من اليخضور يبديان امتصاصاً شديداً للأشعة الزرقاء (430-470 nm= λ) وللأشعة الحمراء الفاتحة (640-675 nm = λ)، بينما يتناقص الامتصاص عند الأشعة الحمراء القاتمة (675-760 nm = λ)، وينعدم تقريباً عند الأشعة الخضراء (470-560 nm = λ)، الشكل (15).

تبدو الصبغات اليخضورية خضراء اللون، وهذا يعني عدم امتصاصها للون الأخضر. إذ إنّ الأشعة الخضراء إما أن تنعكس، أو تنفذ عبر المحلول اليخضوري

دون الاستفادة منها. ومن هنا وجد اصطلاح الفجوة الخضراء Green gap في طيف الضوء المرئي بالنسبة لعملية التركيب الضوئي.

يبدو اليخضور (Chl.a) أخضراً مزرقاً، بينما يبدو اليخضور (Chl.b) أخضراً مصفراً، كما كنا قد ذكرنا. إن هذا يتفق تماماً مع طيف الامتصاص الأعظمي لكل من نوعي اليخضور. فالطيف الامتصاصي لليخضور (Chl.a) يبدي قمتي امتصاص تقع إحداهما في بداية مجال الأشعة الزرقاء. وهذا يعني أن هذا اليخضور يمتص قسماً ضئيلاً من الأشعة الزرقاء ويعكس القسم الأكبر منها إضافة إلى الأخضر لذلك يبدو أخضرا مزرقاً.

أما الطيف الامتصاصي لليخضور (Chl.b) فإنه يبدو مُزاحاً باتجاه مجال الأشعة الخضراء، وتقع قمته الامتصاصية الصغرى في مجال الأشعة الحمراء الفاتحة، بينما العظمى في مجال الأشعة الزرقاء. هذا يعني أن هذا اليخضور يمتص قسماً كبيراً من الأشعة الزرقاء ويعكس الخضراء والصفراء لذلك يبدو أخضراً مصفراً.

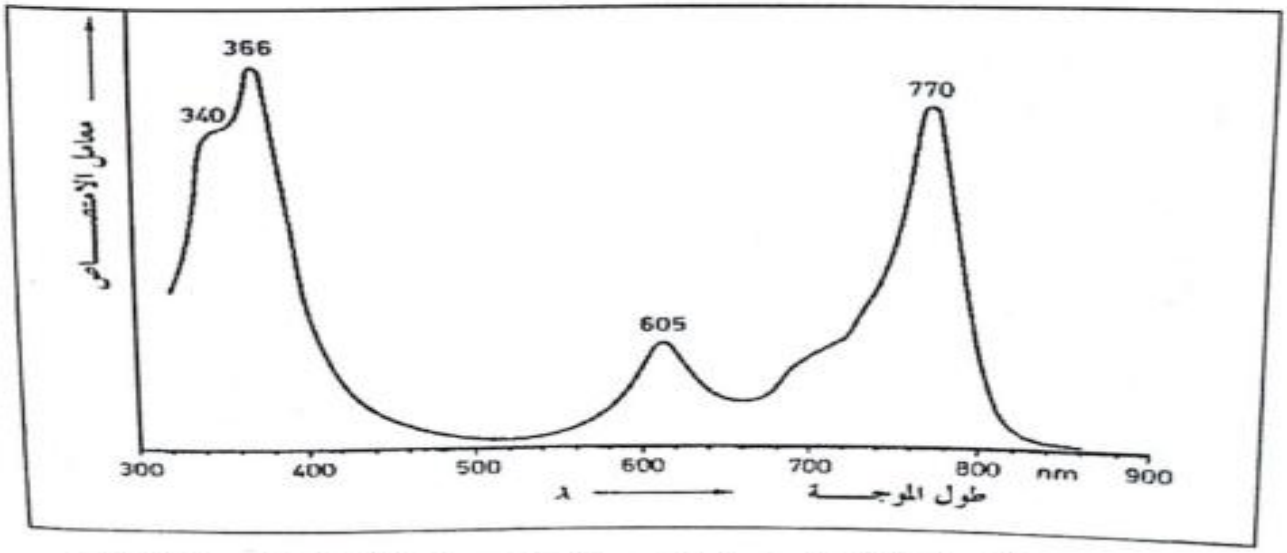


الشكل (15): طيفا الامتصاص لليخضور (Chl.a)، (Chl.b) في محلول الايتر

نشير في هذا السياق إلى أنّ القمم الامتصاصية لكلا نمطي اليخضور ليست ثابتة ومطلقة، بل تتعلق أيضاً بنوع المذيب العضوي المستخدم لاستخلاص الصبغة. فمثلاً تقع القمة الامتصاصية في مجال الأشعة الحمراء لليخضور (Chl.a) عندما يُذاب في الايتر عند الموجة 662 نانومتر، وعند الموجة 663 نانومتر عندما يُذاب في 80٪ أسيتون، وعند الموجة 683 نانومتر في الوسط المائي.

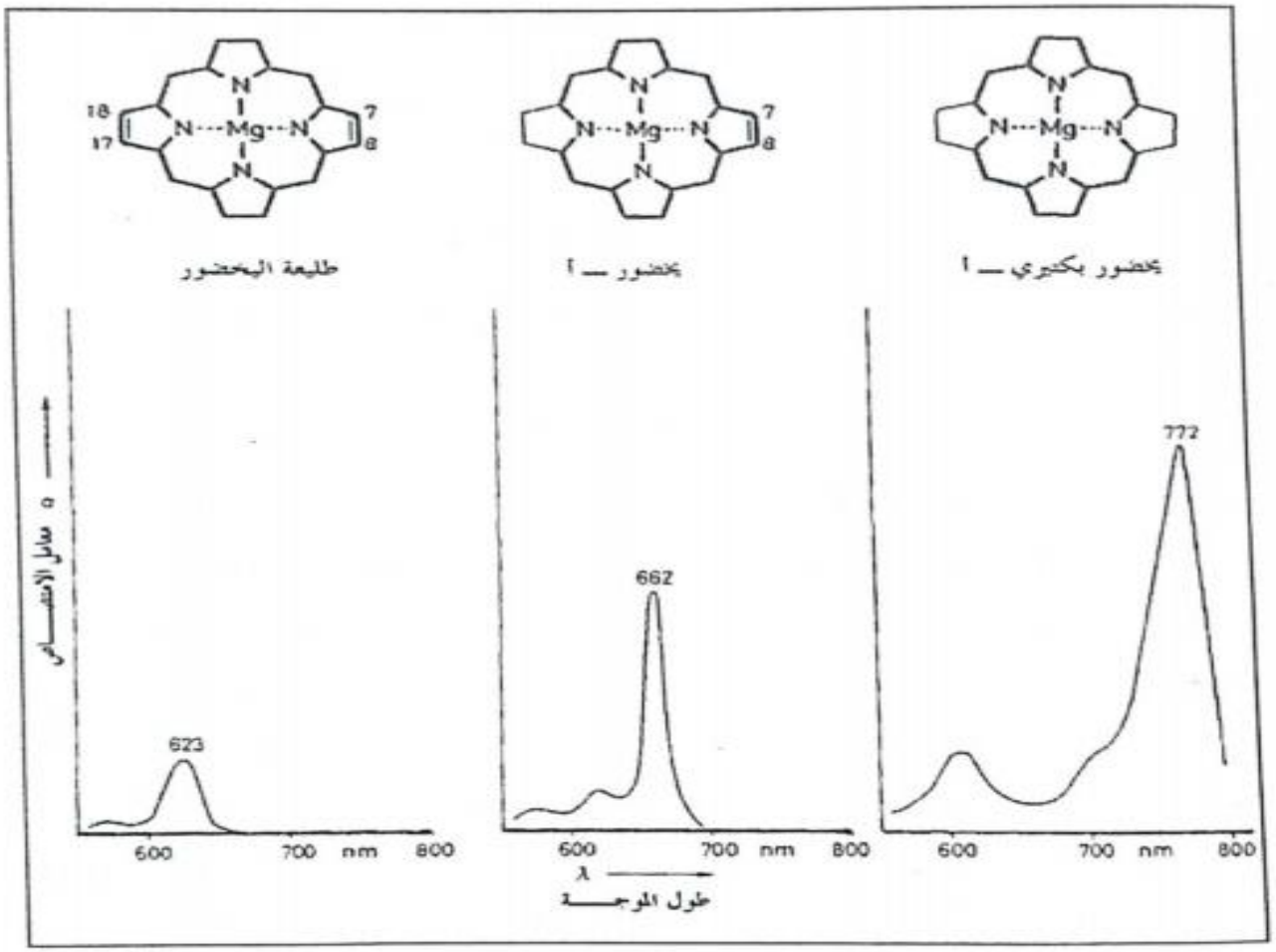
أما بالنسبة لليخضور البكتيري - أ Bacterio-chlorophyll(a) فإن احتوائه على ذرتي هيدروجين إضافيتين في الموقعين (8 و 7) من حلقة البايرول (B) يُسبب إزاحة مجال امتصاصه الضوئي إلى حدود الطيف المرئي، باتجاه الأمواج الحمراء الطويلة. وهذا يفسّر تمكّن البكتيريا ذات التركيب الضوئي من امتصاص الأشعة الحمراء ذات الأمواج الطويلة، التي تعدُّ غير فعّالة في عملية التركيب الضوئي عند النباتات الراقية. أما الامتصاص باتجاه المجال الأزرق فإنه يشمل أمواجاً أقصر طولاً، مقارنة مع اليخضور العادي (Chl.a)، الشكل (16).

يمتص اليخضور البكتيري Bacterio-chorphyll(b) (b) الأمواج تحت الحمراء الطويلة في المجال بحدود 1000 نانومتر، ويزيد بذلك من إمكانية استفادة البكتيريا ذوات التركيب الضوئي من الأشعة غير المرئية.



الشكل (16): طيف الامتصاص لليخضور البكتيري (B.Chl.a) في محلول الميتانول

لو أجرينا مقارنة فيما يتعلق بالمجال الامتصاصي في الأحمر والأصفر بين كل من طليعة اليخضور Protochlorophyll، واليخضور (Chl.a)، واليخضور البكتيري (B.Chl.a)، لوجدنا أنه مع ازدياد عدد ذرات الهيدروجين المحمولة على الحلقات البايرولية، تزداد شدة الامتصاص في مجال الأشعة تحت الحمراء من جهة، كما يزداد انزياح المجال الامتصاصي باتجاه الأشعة تحت الحمراء الطويلة من جهة أخرى. الشكل (17). بينما تبقى الشدة الامتصاصية في المجال الأصفر (λ =560-630nm) شبه ثابتة لا تتأثر بالتغيرات الكيميائية الطارئة على الحلقات البايرولية.



الشكل (17): تأثير الزيادة في عدد ذرات الهيدروجين ضمن الهيكل البورفيريني على شدة ودرجة انزياح العصابة الامتصاصية في مجال الأشعة الحمراء.

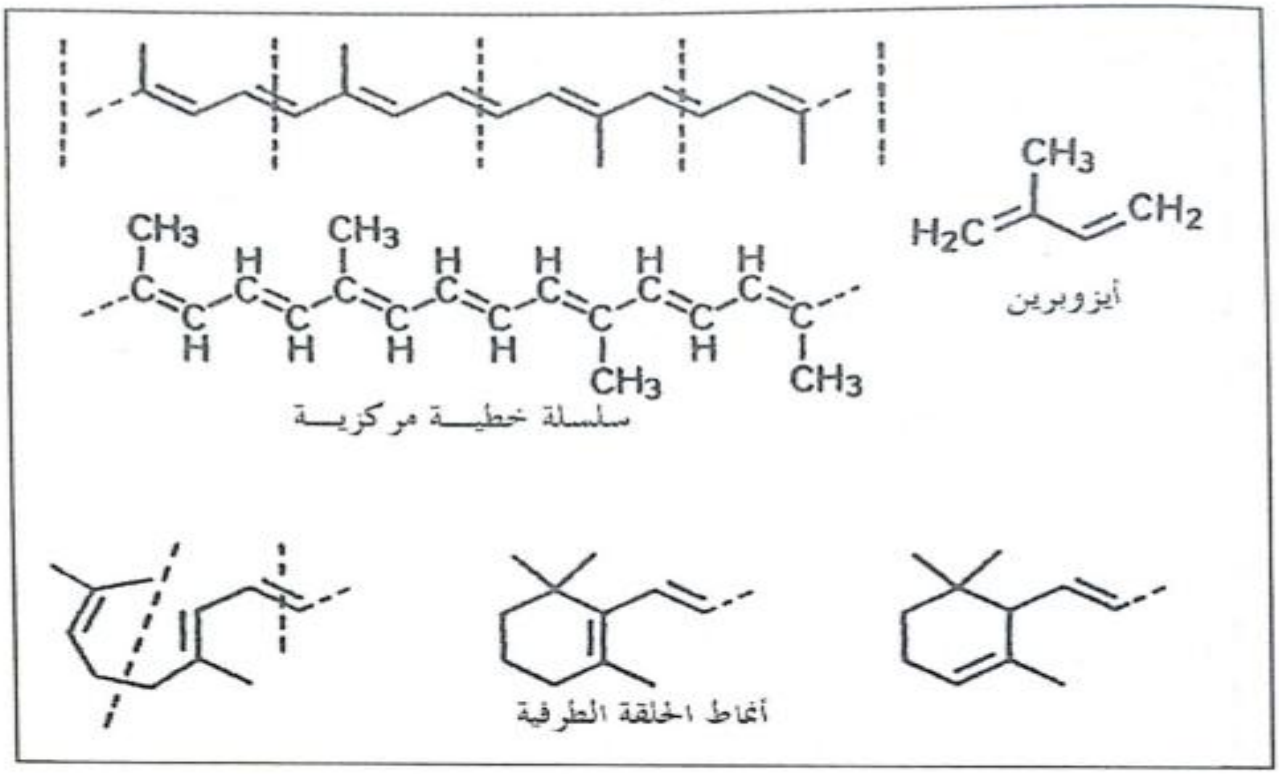
ثانياً – الصبغات الكاروتينويدية Carotenoids

توجد الصبغات الكارتينويدية (الشبيهة بالكاروتين) عند جميع المتعضيات ذات التركيب ضوئي مترافقة مع اليخضور وغالباً ما تكون مقنّعة باللون الأخضر لليخضور، ولكن عند زواله يظهر لونها. فأوراق الأشجار تبدو في فصل الخريف ملونة بألوان مختلفة وعلى الأغلب صفراء، وكذلك تبدو أيضاً الثمار الناضجة.

تعدُّ هذه الصبغات صبغات ملحقة يتمثل دورها في التركيب الضوئي في تحويل الأشعة الضوئية الممتصة من قبلها إلى جزيئة اليخضور الفعّالة. كما أنها تحيط بالصبغات اليخضورية وتؤمن لها الحماية، إذ عرف أن وجود الصبغات يمنع تخرب اليخضور بفعل الضوء الشديد والأوكسجين عبر حادثة الأكسدة الضوئية Photooxidation. يبدو أن هذه الصبغات تستطيع أن تعيد الفائض من الطاقة الضوئية إلى الوسط ثانية على شكل حرارة.

لقد تم التحقق من دور هذه الصبغات في حماية اليخضور من خلال الدراسات المختلفة على بعض السلالات البكتيرية الطافرة الخالية من الكاروتينويدات التي يتخرب يخضورها بسرعة كبيرة لدى تعرضها للضوء.

تعدُّ الكاروتينويدات مركبات كربونية مهدرجة تحتوي على الأغلب 40 ذرة كربون، وهي تنتج عن بلمرة ثماني وحدات من الايزوبرين، المركب العضوي الذي يحتوي على خمس ذرات من الكربون وروابط غير مشبعة. ترتبط وحدات الايزوبرين مع بعضها البعض مشكلة سلسلة خطية تتألف في قسمها المركزي من 14 ذرة كربون وأربع جذور ميتيلية جانبية وتسع روابط مضاعفة متناوبة مع روابط بسيطة. وهذا هو السبب الذي يُكسب هذه الصبغات خواصها الضوئية ويجعلها ملونة بالأصفر أو البرتقالي أو البني أو الأحمر. تحمل السلسلة الخطية في أحد طرفيها أو في كليهما حلقة عضوية مغلقة أو مفتوحة. ويمكن أن تكون الحلقتان متشابهتان أو متغايرتان، الشكل (18).



الشكل (18): الوحدة الايزوبرينية خماسية الكربون والسلسلة الخطية المؤلفة لبنية الكاروتينويدات والحلقات الطرفية.

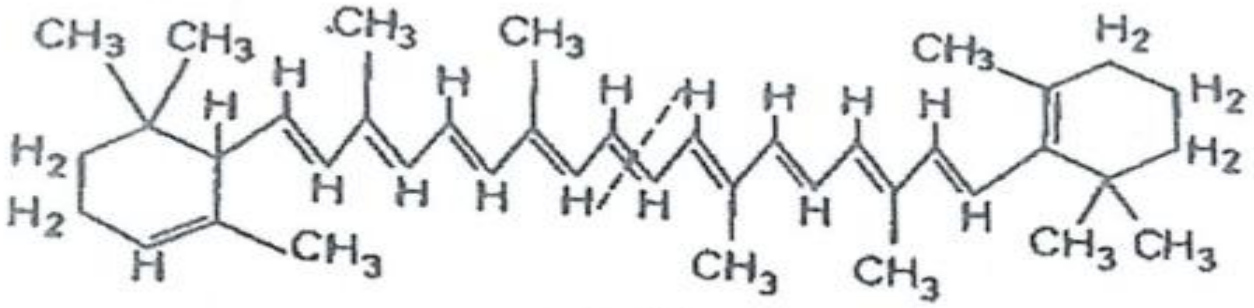
بما أن الكاروتينويدات تتألف بنيوياً من سلسلة خطية من الكربون والهيدروجين فهي غير قابلة للانحلال في الماء بل في المذيبات العضوية كما هو الحال عند الجذر الفيتولي الكحولي المرتبط ضمن جزيئات اليخضور.

وعلى العموم تقسم الكاروتينويدات حسب وجود الأوكسجين أو عدمه ضمن تركيبها الكيميائي إلى مجموعتين : كاروتينات Carotenes و زانتوفيلات Xanthophylls.

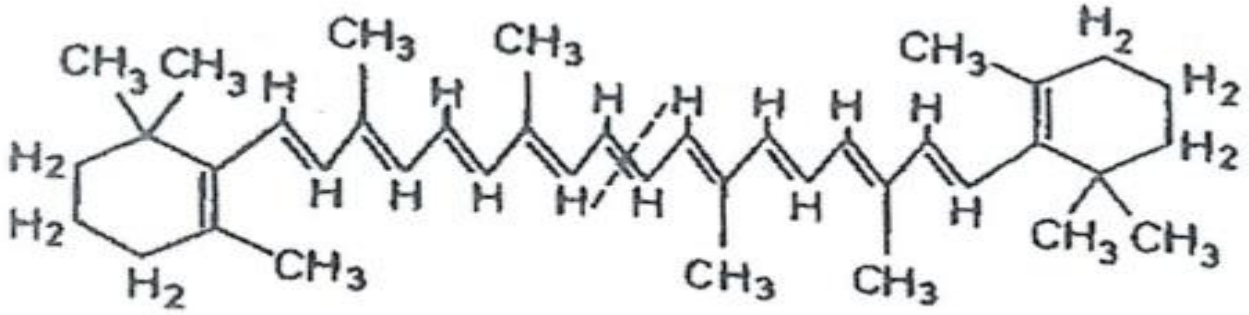
الكاروتينات Carotenes:

وهي صبغات لا يدخل الأوكسجين في تركيبها الكيميائي وتتمتع بالصيغة المجملة ($C_{40}H_{56}$). ويمكننا أن نميّز بين عدة أنواع منها وذلك بحسب الزمرتين أو

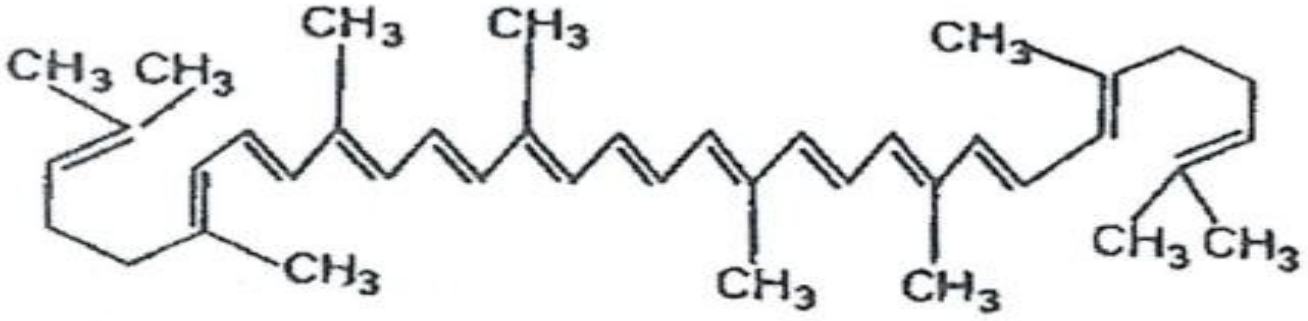
الحلقتين في نهايتي السلسلة الخطية، ومن هذه الأنواع نذكر ألفا كاروتين α – Caroten وبيتا كاروتين β-Caroten واللايكوبين Lycopen، الشكل (19).



ألفا كاروتين



بيتا كاروتين



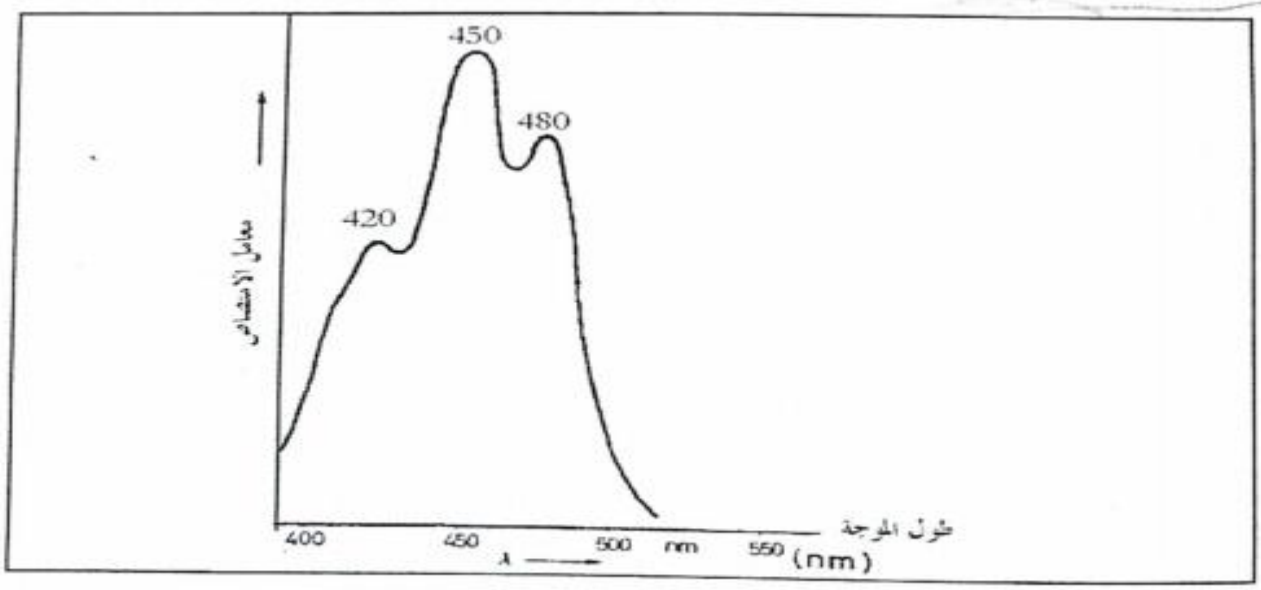
لايكوبين

الشكل (19): التركيب الكيميائي لبعض الأنواع الهامة من صبغات الكاروتينات

بينما تتناوب الروابط المضاعفة مع الروابط البسيطة حتى أول رابطة ضمن الحلقتين الطرفيتين عند β- كاروتين، نجد أن هذا التناوب محقق أيضاً ولكن حتى أول رابطة ضمن إحدى الحلقتين الطرفيتين فقط عند α- كاروتين، بينما تُزاح الرابطة المضاعفة ضمن الحلقة الأخرى بمعدل ذرة كربون واحدة.

يمكن لـ β- كاروتين (يفرز عند نبات الجزر)، أن ينشطر في المنتصف معطياً جزيئتي فيتامين (A)، وذلك في كبد الحيوانات، ولكن الأبحاث الحديثة تبين أن هذه المقولة لا تبدو دقيقة. إذ إنّ جزيئة الكاروتين لا تنشطر في المنتصف تماماً، وبالتالي فإن كل جزيئة صبغة ستعطي جزيئة واحدة من فيتامين (A). أما صبغة اللايكوبين الموجودة في ثمار البندورة والتي تُكسبها اللون الضارب للحمرة، فهي مثال للصبغات الكاروتينية التي يمكن أن توجد خارج الصانعات الخضراء، بنيوياً تحمل السلسلة الخطية لهذه الصبغة حلقتين مفتوحتين في كلتا النهايتين.

تمتص الصبغات الكاروتينية الضوء في المنطقة الزرقاء البنفسجية من الطيف المرئي (400- 500 نانومتر)، ويبدي طيف امتصاصها للضوء قمة امتصاص أعظمي وقمتين جانبيتين، الشكل (20).



الشكل (20): الطيف الامتصاصي لبيتا كاروتين في محلول الإيتانول

الزانتوفيلات Xanthophylls:

وتتميّز هذه الصبغات عن الكاروتينات باحتوائها على الأوكسجين في تركيبها الكيميائي. يتوضع الأوكسجين ضمنها على شكل زمرة هيدروكسيل أو كاربونيل أو كربوكسيل أو غيرها من الوظائف الأوكسجينية.يتنوع التركيب الكيميائي لهذه الصبغات كثيراً وبالتالي فإن أعدادها مقارنة بالكاروتينات كبيرة جداً (تفوق الـ 20نوعاً). لكن دراستنا لهذه الصبغات ستقتصر على بعض المركبات ذات الأهمية في عملية التركيب الضوئي، التي نوردها في الشكل (21).

1- الليوتين Lutein:

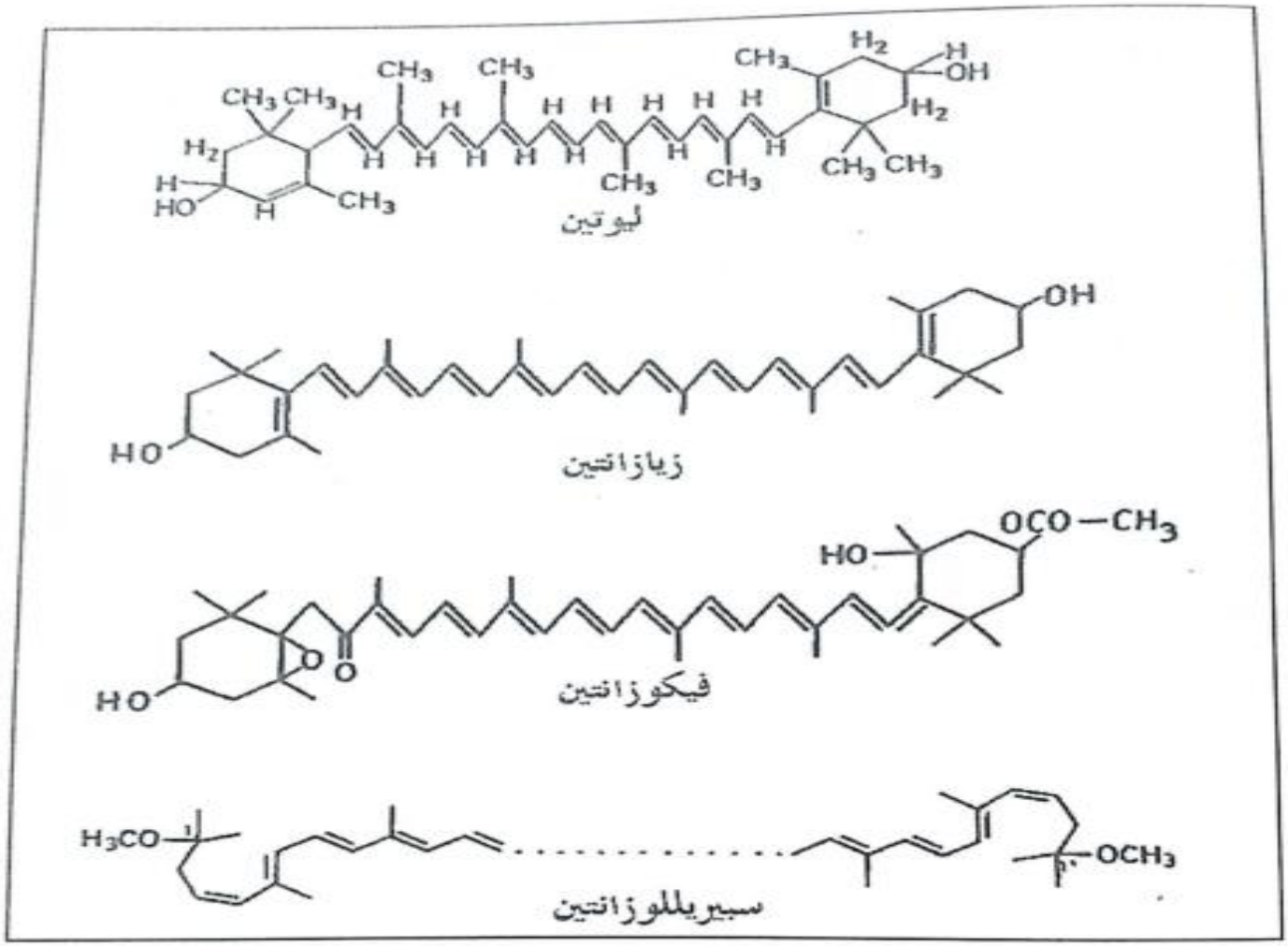
و يتمتع بالصيغة المجملة ($C_{40}H_{56}O_2$)، ويعدُّ مشتقاً من α- كاروتين، إذ أن كل حلقة طرفية من السلسلة الخطية تحمل زمرة هيدوكسيل إضافية، ولذلك يُدعى أيضاً ثنائي هيدروكسي α- كاروتين، الشكل (21). يُدعى الليوتين أيضاً بالصبغة الصفراء إذ يوجد في الأزهار والثمار الناضجة وعند النباتات المصابة بالهيج. توجد هذه الصبغة أيضاً في المملكة الحيوانية كملون لأرياش الطيور مثلاً، لكن مصدره نباتي دوماً، إذ يأتي عن طريق تناوله مع الغذاء.

2- الزيازانتين Zeaxanthin:

وهو مشتق كاروتيني أيضاً ينتج عن β- كاروتين. فتحمل كل حلقة نهائية من السلسلة الخطية زمرة هيدروكسيل إضافية، ولهذا يُدعى أيضاً ثنائي هيدروكسي β- كاروتين. تعدُّ هذه الصبغة مميزة في حبوب الذرة الصفراء، إذ يتم اصطناعها في أثناء نضوج الحبوب. كما أنها توجد عند بعض الطحالب والبكتيريا.

3- الفيكوزانتين Fucoxanthin:

وهو الصبغة المميزة عند الطحالب البنية والمشطورات، وتأتي تسميته من طحلب الفوقس *Fucus sp.* ذي اللون البني اللون. إذ تغلب كمية هذه الصبغة عند هذا الطحلب على اليخضور (a) وبقية الصبغات.

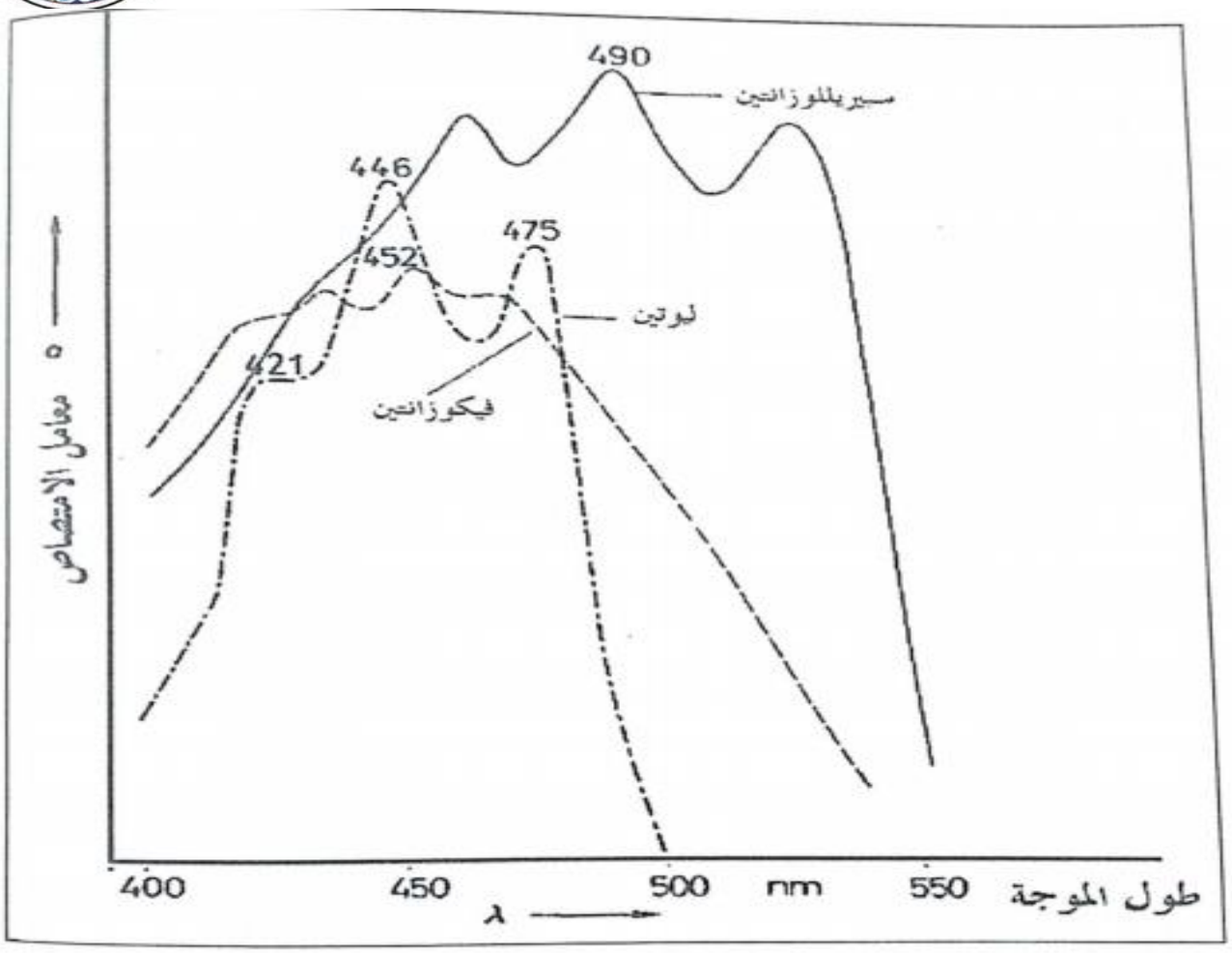


الشكل (21): التركيب الكيميائي لبعض الأنواع الهامة من صبغات الزانتوفيلات

4- السبيريللوزانتين Spirilloxanthin:

وهو يمثل الصبغة الزانتوفيلية المميزة عند البكتيريا الأرجوانية الكبريتية Purple Sulphur Bacteria. وتكون الحلقتان الطرفيتان عند هذا المركب مفتوحتين، الشكل (21)

تمتص الصبغات الزانتوفيلية الضوء في المجال ما بين (380- 550 نانومتر)، ويُلاحظ أن الطيف الامتصاصي لصبغة السبيريللوزانتين يبدو مزاحاً باتجاه الأمواج الطويلة ضمن مجال الأشعة الخضراء، الشكل (22).



الشكل (22): الطيف الامتصاصي لبعض الصبغات الزانتوفيلية في محلول الإيثانول

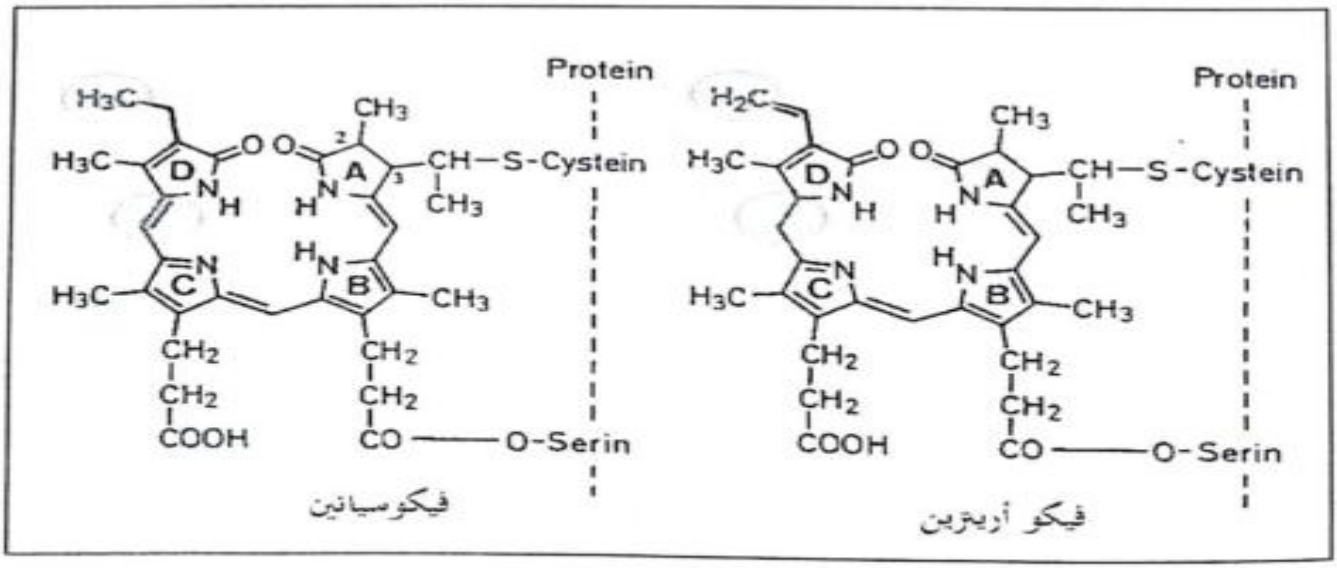
وهكذا نجد أن الصبغات الكاروتينويدية Carotenoids تحاول امتصاص الأشعة تلك التي لا يقوم اليخضور بامتصاصها، ومن ثم تحويلها إلى اليخضور. والهدف من ذلك كله هو اقتناص أكبر كمية ممكنة من الطاقة الضوئية من مجمل الطيف المرئي.

ثالثاً – الصبغات الفيكوبيلينية Phycobilins

تغيب هذه الصبغات تماماً عند النباتات الراقية، ولكنها توجد عند بعض الطحالب كالطحالب الحمراء Rhodophyceae والبكتيريا الخضراء المزرقة Cyanobacteria إذ تشكّل مع اليخضور (a) وبعض الصبغات الكاروتينويدية مجمل صبغات التركيب الضوئي عند هاتين المجموعتين من الكائنات.

تبدو هذه الصبغات زرقاء مخضرة أو حمراء بنفسجية، ودورها في عملية التركيب الضوئي مشابه تماماً لدور الصبغات الكاروتينويدية. فهي تمثل أيضاً صبغات ملحقة تقوم بتحويل الطاقة الممتصة عبرها إلى اليخضور.

كيميائياً تتألف هذه الصبغات من أربع حلقات من البايرول Tetrapyrol مرتبطة بشكل قوي إلى سلسلة بروتينية. ترتبط الحلقات فيما بينها من الجانبين، فيما عدا الحلقتين الطرفيتين اللتين تبقيان حرتين من إحدى الجهتين، مما يعطي لهذه الصبغات شكل سلسلة أو حلقة مفتوحة. ولا تحتوي بنية هذه الصبغات على أيون مغنزيوم كما لايرتبط إليها جذر فيتولي، الشكل (23).



الشكل (23): التركيب الكيميائي للفيكوأريثرين والفيكوسيانين

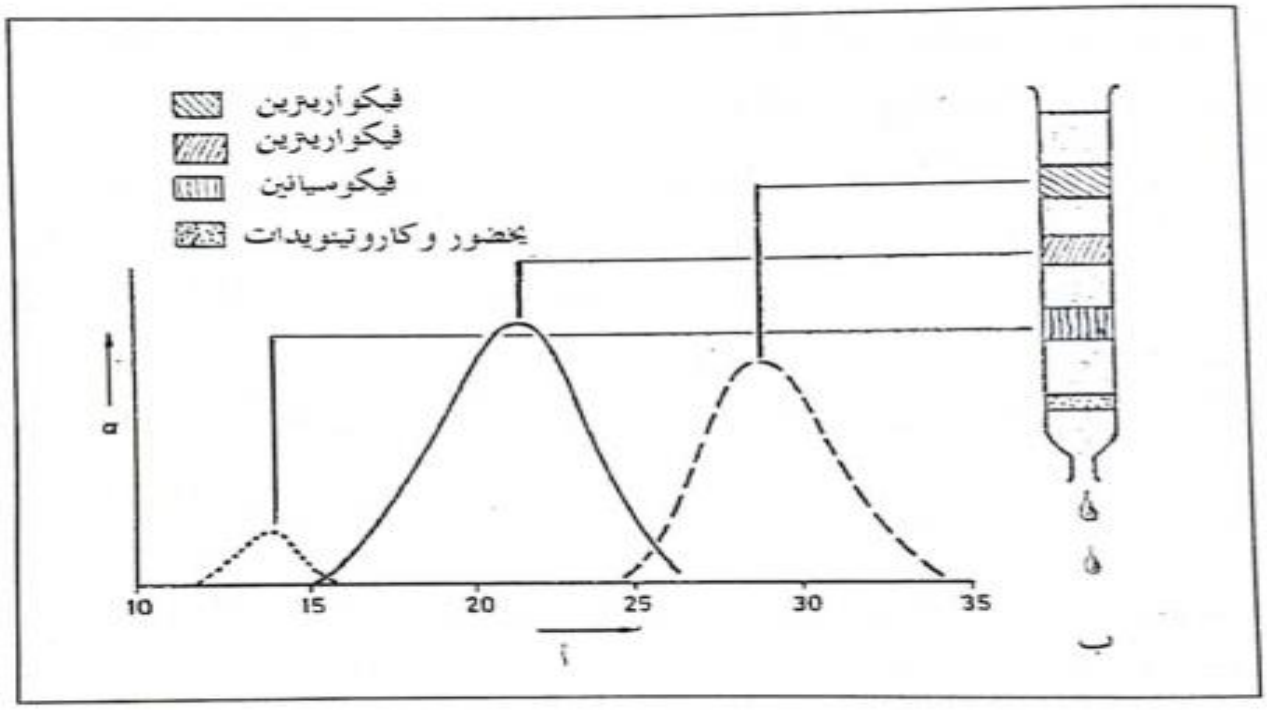
تُكسب البنية الكيميائية المزدوجة (بروتين + حلقات بايرولية) الفيكوبيلينات خواص فيزيائية وكيميائية مميّزة، فبينما يكون الجزء المتمثل بالحلقات البايرولية أو المسمى بالمادة الملونة Chromophor مسؤولاً عن تلون هذه الصبغات، يُكسبها الجزء البروتيني الضخم خاصية الانحلال في الماء وعدم الإنحلال في المذيبات العضوية. وبهذا تختلف هذه الصبغات عن الصبغات اليخضورية والكاروتينويدات.

إن دراسة نوع البروتين المرتبط هنا وتركيبه بصورة دقيقة يعدُّ أمراً صعباً، ولذلك فإن معظم المعلومات المتوفرة تأتي من تجارب على معقدات البروتين – الصبغات Pigment-protein-complex. إنّ هذا التركيب يُشبه تركيب الانزيمات الصفراوية المفرزة من قبل مرارة الثدييات. يأتي المقطع (-Phyco) في مصطلح فيكوبيلينات Phycobilins بسبب وجودها بكميات كبيرة عند الطحالب بشكل خاص.

تقسم الفيكوبيلينات بحسب طبيعة وبنية المادة الملونة إلى ثلاث مجموعات صبغية هي : الفيكواريترين Phycoerythrin ذو اللون الأحمر، وكل من الفيكوسيانين Phycocyanin وأللوفيكوسيانين Allophycocyanin ذي اللون الأزرق. وتتفاوت نسبة وكمية هذه الصبغات بحسب المتعضية النباتية التي توجد فيها. فمثلاً تصل كمية البروتينات المرتبطة ضمن المعقدات الصبغية – البروتينية حتى 50٪ من مجمل بروتينات الخلية عند البكتيريا الخضراء المزرقة Cyanobacteria.

تتمتع الفيكوبيلينات بألفة مميّزة تجاه المحاليل المائية كما ذكرنا ولذلك لا يمكن استخلاصها بواسطة المذيبات العضوية، بل يتم ذلك باستخدام محاليل مائية موقية. إذ يتم في المرحلة الأولى تحطيم الخلايا ومن ثم ترسيبها بسرعات عالية تؤدي إلى ترسب الحطام لخلوي، بينما يؤخذ المحلول الطافي الحاوي على الصبغات التي يتم فصلها عن بعضها بطريقة الفصل الصبغي العمودي. عند فصل الصبغات من البكتيريا الخضراء المزرقة بهذه الطريقة نلاحظ أن اليخضور (a) والصبغات الكاروتينويدية تترتب في الأسفل على شكل عصابة خضراء مصفرة، بينما يتوضع

الفيكوسيانين ذو اللون الأزرق في المنتصف والفيكواريترين ذو اللون الأحمر في الأعلى، الشكل (24).



أ. معامل الامتصاص لكل صبغة

ب . انفصال الأصبغة بطريقة الفصل الصباغي العمودي

الشكل (24): فصل الصبغات عن بعضها بطريقة الفصل الصبغي العمودي

من الممكن التعرف إلى هذه الصبغات وتحديدها عن طريق دراسة أطيافها الامتصاصية. إن انحلال اليخضور والصبغات الكاروتينويدية ضمن وسط مائي يبدو للوهلة الأولى على أنه يتناقض مع ما ذكرناه سابقاً حول الطبيعة المحبة للدسم لهذه الصبغات وعدم انحلالها ضمن الأوساط المائية، ولكن يجب أن نشير إلى أنه في هذه الحالة لم يحدث بنتيجة تحطيم الخلايا عزل كامل للصبغات على نحو أصبحت حرة، بل بقيت بشكل أو بآخر مرتبطة ببروتينات الأغشية الثايلاكويدية وبذلك تكون قابلة للانحلال بشكل محدود في الماء، إلا أن هذا الارتباط بين الصبغات

اليخضوريه والصبغات الكاروتينويديه من جهه والبروتينات من جهه اخرى يبقى ضعيفاً ويمكن إزالته بإضافة بضع قطرات من مذيب عضوي إلى الوسط المائي.

التركيب الكيميائي للفيكوبيلينات :

تتألف المادة الملونة Chromphor عند الفيكوبيلينات، كما كنا قد ذكرنا، من أربع حلقات بايرولية ترتبط فيما بينها عبر جذور ميتيلية (=CH_3 -). تحمل كل من الحلقتين (A، D) وظيفة أوكسجينية، بينما تحمل كل من الحلقتين (B، C) جذراً بروبانوئيلياً.

تتميّز هذه الصبغات باحتوائها على جذر ايتيلي (= $CH\text{-}CH_3$) في الموقع (3) من الحلقة البايرولية (A). إذ يقوم هذا الجذر بربط الحلقات البايرولية الأربع بالسلسلة البروتينية عبر الوظيفة الكبريتية للحمض الأميني سيستين Cystein من الجزء البروتيني. يختلف الفيكوسيانين عن الفيكواريترين في موقعين، الشكل (23).

نشير هنا إلى أنّ التوضع الحلقي المفتوح الممثل في الشكل (23) لهاتين الصبغتين لا يعبر إلا عن إمكانية من إمكانيات التوضع الفراغي. فمن الممكن مثلاً أن تتوضع الحلقات البايرولية بشكل خطي مستقيم. يتأثر الوضع الفراغي لحامل الصبغة بمدى وكيفية التفاف السلسلة البروتينية، التي تؤثر أيضاً على الطيف الامتصاصي لهذه الصبغات.

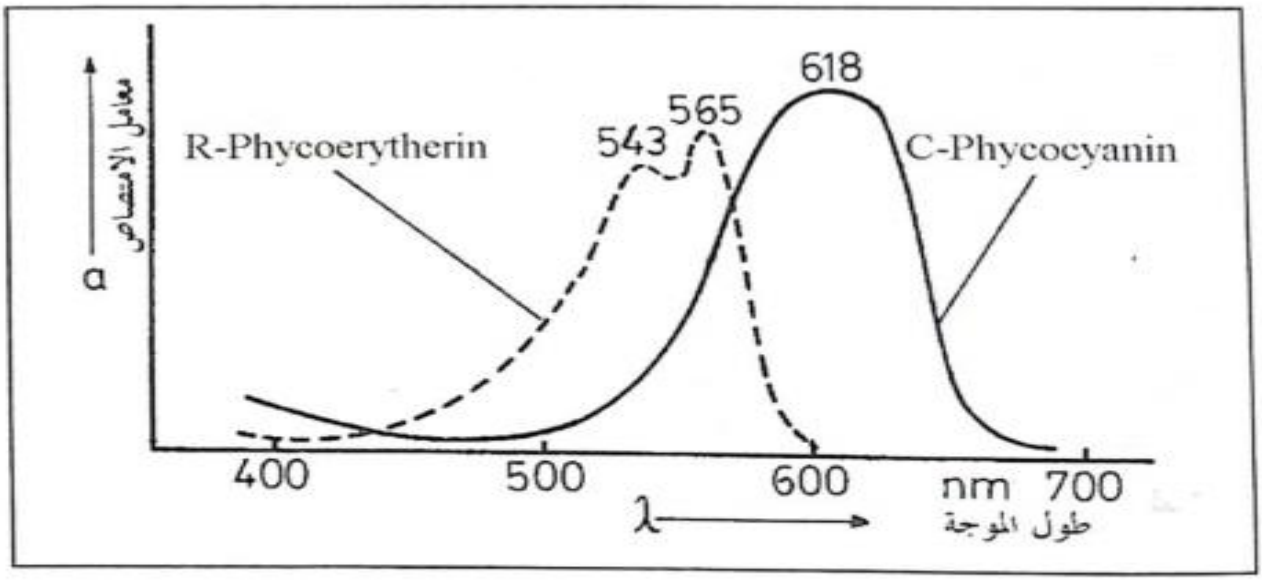
يمكن أن يرتبط بكل سلسلة أو وحدة بروتينية (وزن جزيئي = 12000- 21000 دالتون) 1- 4 مواد ملونة، ويمكن أن تحتوي الوحدة البروتينية على نوع واحد من المادة الملونة كالفيكواريترين مثلاً، أو تحتوي على عدد متفاوت من الفيكواريترين والفيكوسيانين إلى جانب بعضهما على نفس السلسلة. وهذا يؤدي إلى نشوء أطياف امتصاص مختلفة للفيكوبيلينات، أما الوحدات البروتينية فإنها تتوضع على شكل سلسلتين ملتفتين على بعضهما، أو تتجمع أكثر من سلسلة مع بعضها مشكلة حويصلات كروية صغيرة فعّالة في التركيب الضوئي تدعى

بالفيكوبيليزومات Phycobilisoms، التي توجد أيضاً على أسطح الأغشية الثايلاكويدية عند البكتيريا الخضراء المزرقة Cyanobacteria.

الطيف الامتصاصي للفيكوبيلينات:

تتناوب الروابط المضاعفة والبسيطة في الحلقات البايرولية لهذه الصبغات (كما في اليخضور)، وتحدد هذه البنية إضافة إلى درجة التفاف السلسلة البروتينية الطيف الامتصاصي للفيكوبيلينات وبالتالي اللون المميز لكل صبغة، إذ تمتص صبغات الفيكوسيانين الأشعة الصفراء والبرتقالية، بينما تنعكس أو تنفذ الأشعة الزرقاء فتبدو هذه الصبغات زرقاء اللون. أما صبغات الفيكواريترين فإنها تمتص الأشعة الخضراء وتعكس الحمراء فتبدو ذات لون أحمر.

تُبدي صبغة C-Phycocyanin المميّزة للبكتيريا الخضراء المزرقة قمة امتصاصية عند الموجة 618 نانومتر، بينما تُبدي صبغة R-Phycoerythrin المميّزة للطحالب الحمراء مجالاً امتصاصياً أعظمياً ما بين 540- 570 نانومتر، الشكل (25).



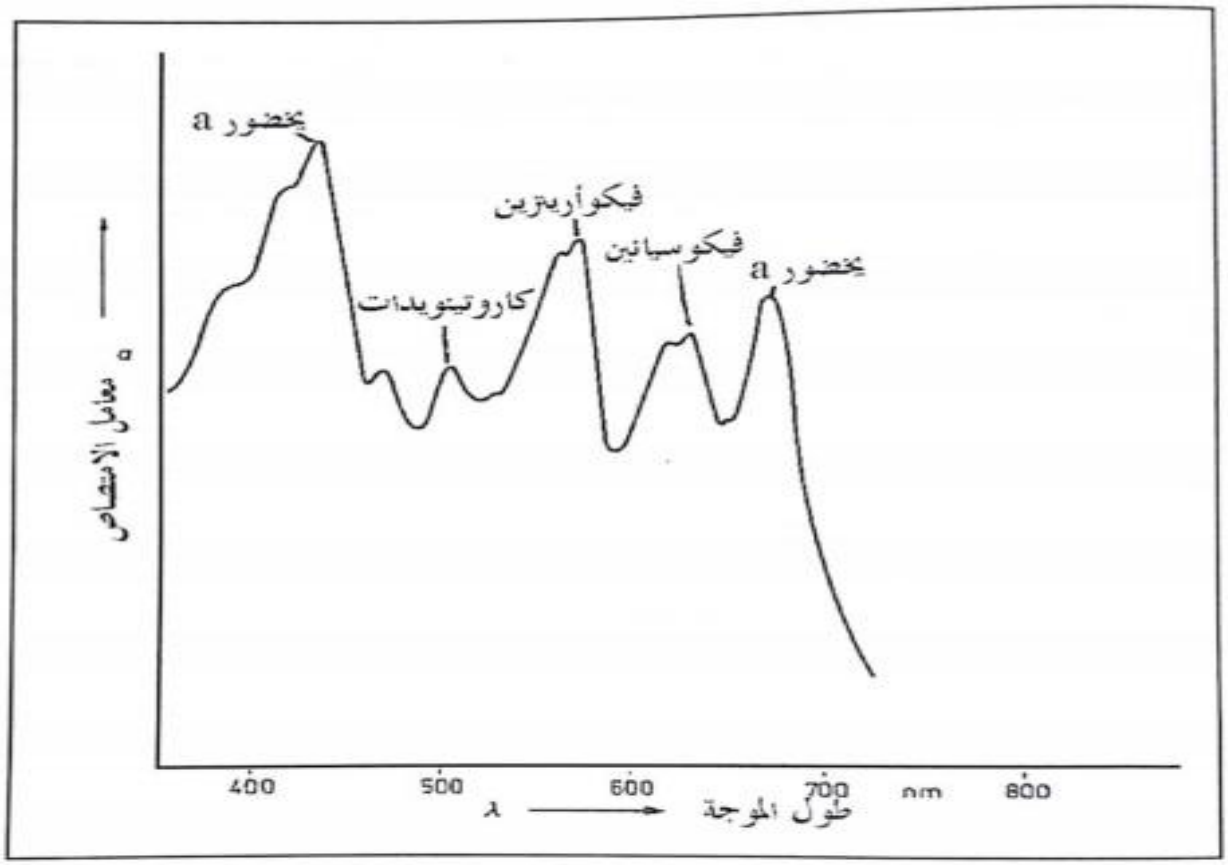
الشكل (25): الطيف الامتصاصي لكل من صبغتي C-Phycocyanin و R-Phycoerythrin

توجد صبغة أللوفيكوسيانين Allophycoyanin بكميات صغيرة عند الأنماط المختلفة لكل من البكتيريا الخضراء المزرقة والطحالب الحمراء. ويبدو أنّ مجال امتصاصها الأعظمي يقع في مجال الأشعة الحمراء ما بين 650- 670 نانومتر.

تحتوي بعض أنواع الطحالب و البكتيريا الخضراء المزرقة على صبغتي الفيكوسيانين والفيكواريترين ضمن خلاياها. ولكن كمية ونسبة كل من الصبغتين إلى بعضهما تختلف كثيراً وذلك بحسب نوعية الأشعة الضوئية المسلّطة. إذ يؤدي هذا الضبط الضوئي في عمود الماء إلى الزيادة في إنتاج الفيكواريترين عند تعرض النبات للأشعة الخضراء. بينما يتم إنتاج كميات كبيرة من الفيكوسيانين عند تعرض الخلية إلى أشعة حمراء. والهدف من ذلك كله هو التأقلم مع الشعاع الضوئي الساقط ومحاولة الاستفادة منه ما أمكن.

أما نسبة الفيكو سيانين والفيكواريترين إلى اليخضور فإنها تعتمد أساساً على نوع الكائن الحي وموطنه. فكلما وجد الكائن عميقاً في المياه، كانت هذه النسبة كبيرة، ففي أعماق البحار والمحيطات، لا تصل كمية كافية من الضوء الأحمر أو الأزرق نظراً لامتصاصه أو انعكاسه بواسطة الطبقات السطحية من الماء، ولذا تزداد كمية هذه الصبغات عند الطحالب التي تعيش في هذه الأعماق من أجل امتصاص أكبر قدر ممكن من الضوء المتوفر وتحويله إلى اليخضور.

لقد تمكنت البكتيريا الخضراء المزرقة والطحالب الحمراء من خلال احتوائها على صبغات الفيكواريترين من الاستفادة وامتصاص الأشعة الضوئية، تلك التي لا تستفيد منها النباتات الراقية والطحالب الخضراء عادةً، وهذا يتضح من خلال ملاحظة الطيف الامتصاصي للبكتيريا الخضراء المزرقة بأصبغتها المختلفة (يخضور + صبغات كاروتينويدية + فيكوبيلينات) إذ نجد أن الفجوة الخضراء في الطيف المرئي حسب مفهوم التركيب الضوئي أصبحت هامة، وبالتالي أضيق أو انعدمت بالكامل، بسبب امتصاص الأشعة الخضراء من قبل الفيكوبيلينات عند هذه البكتيريا، كما يتضح في الشكل (26).



الشكل (26): الطيف الامتصاصي لصبغات البكتيريا الخضراء المزرقة *Phormidium unicatum* في درجة حرارة منخفضة (حسب *Haeder &Nultsch*) إذ نستطيع تمييز الصبغات من خلال قمم امتصاصها العظمى