كلية العلوم

القسم : علم الحياة

السنة : الرابعة

المادة : تركيب ضوئي

المحاضرة : الثالثة/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

جهـاز التركيب الضوئـي
Photosynthesis Apparatus

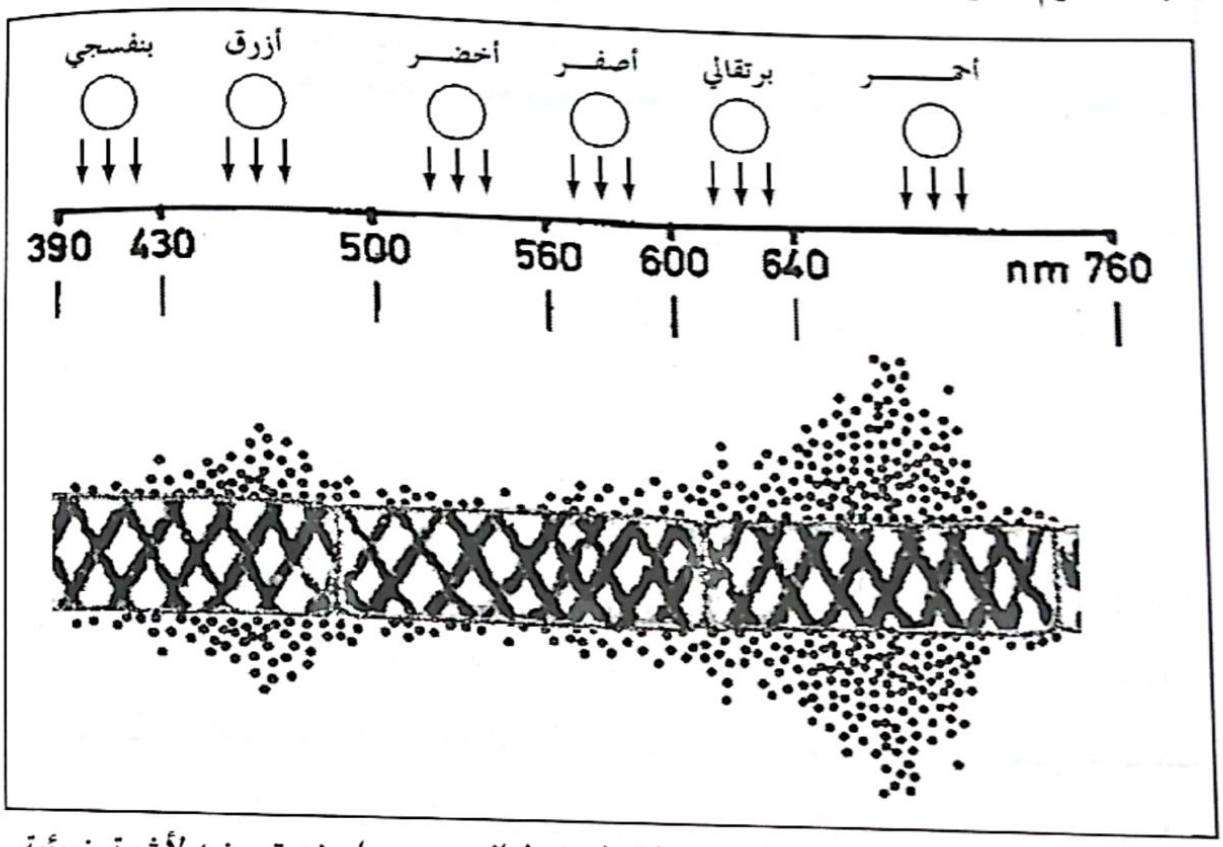
من المعروف الآن أنَّ عملية التركيب الضوئي تتم في خلايا الأعضاء النباتية الخضراء، وذلك ضمن عضيات متخصصة لهذا الغرض كالصانعات الخضراء Chloroplasts عند النباتات والطحالب الراقية، أو ضمن ما يسمى بحوامل الصبغات Chromatophores عند الطحالب الدنيا.

توجد في الطبيعة أشكال أخرى من الصانعات كالصانعات اللونية Chromoplasts التي توجد عند الأزهار الملونة وبعض الأجزاء النباتية كالجذور كما في نبات الجزر *Daucus carota* . تحتوي الصانعات اللونية على صبغات الكاروتينويدات Carotenoids التي تكسبها ألوانها التي تتدرج بين البرتقالي والأحمر، إلا أنّها تفتقر إلى اليخضور، لذا فإنها لاتستطيع القيام بالتركيب الضوئي. كما يوجد نمط ثالث من الصانعات في الخلايا النباتية وهو الصانعات غير الملونة (البيضاء) Leucoplasts عديمة الصبغات التي توجد في الأزهار البيضاء وبعض الأعضاء النباتية الادخارية. لاتقوم الصانعات عديمة اللون بالتركيب الضوئي، بل يجري فيها تخزين المواد العضوية الناتجة عن التركيب الضوئي .

لقد أثبت العالم انجلمان Engelmann عام 1884 أنَّ التركيب الضوئي وانطلاق الأوكسجين يجري في الصانعات الخضراء أو حوامل الصبغات، حيث وجد من خلال تجاربه على طحلب السبيروجيرا *Spirogyra sp.* أنَّ البكتيريا المحبّة للأوكسجين تتجمع على حواف حامل الصبغات اللولبي عند هذا الطحلب بمجرد تعريضه للضوء، وفق ما يسمى بالانجذاب الهوائي *Aerotropism*، وأنَّ هذا الانجذاب تختلف قوته بحسب نوع الأشعة الضوئية التي يتعرض لها الخيط الطحلبي،

Scanned with CamScanner

حيث يكون الانجذاب على أشدّه عند تعرض الطحلب لإشعاعات حمراء أو زرقاء (تحرير كبير للأوكسجين) وشبه معدوم عند التعرض لإشعاعات خضراء (تحرير شبه معدوم للأوكسجين). الشكل (27).

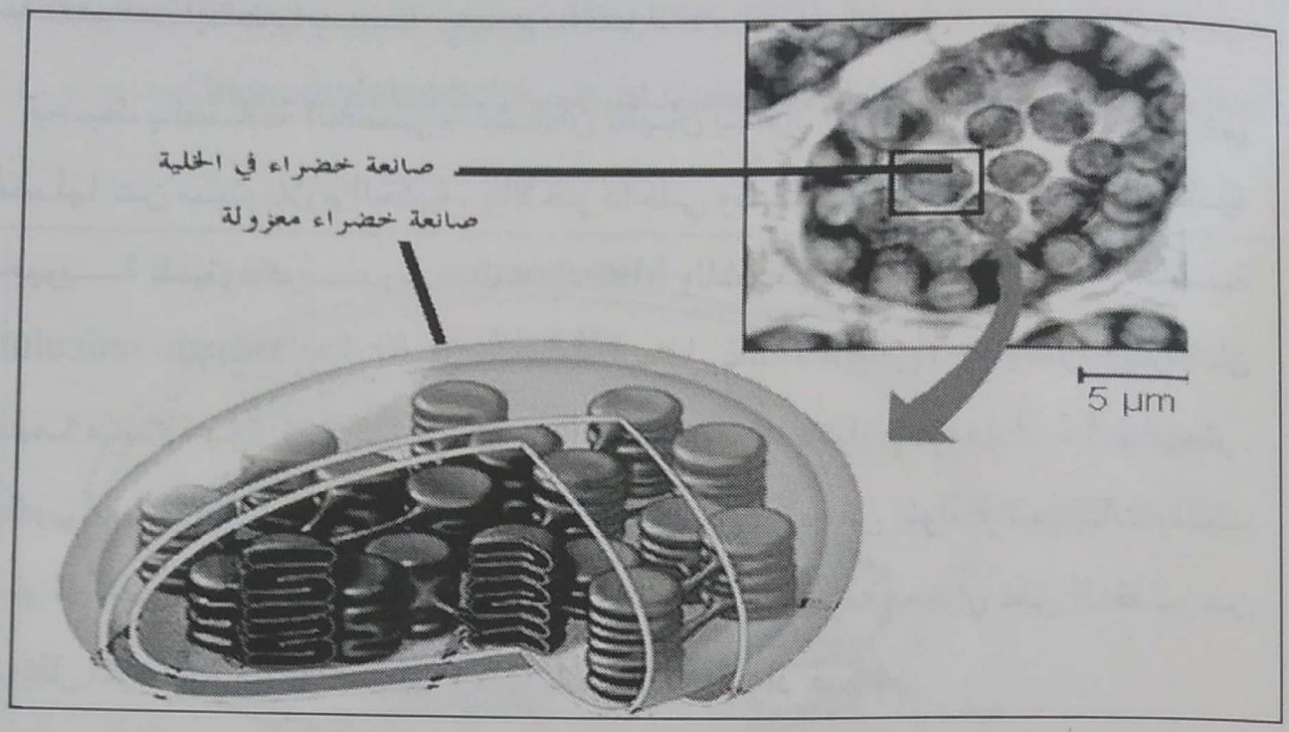


الشكل (27): الإنجذاب الهوائي للبكتيريا تجاه خيط السبيروجيرا عند تعرضه لأشعة ضوئية مختلفة (تجربة انجلمان).

الصانعات الخضراء

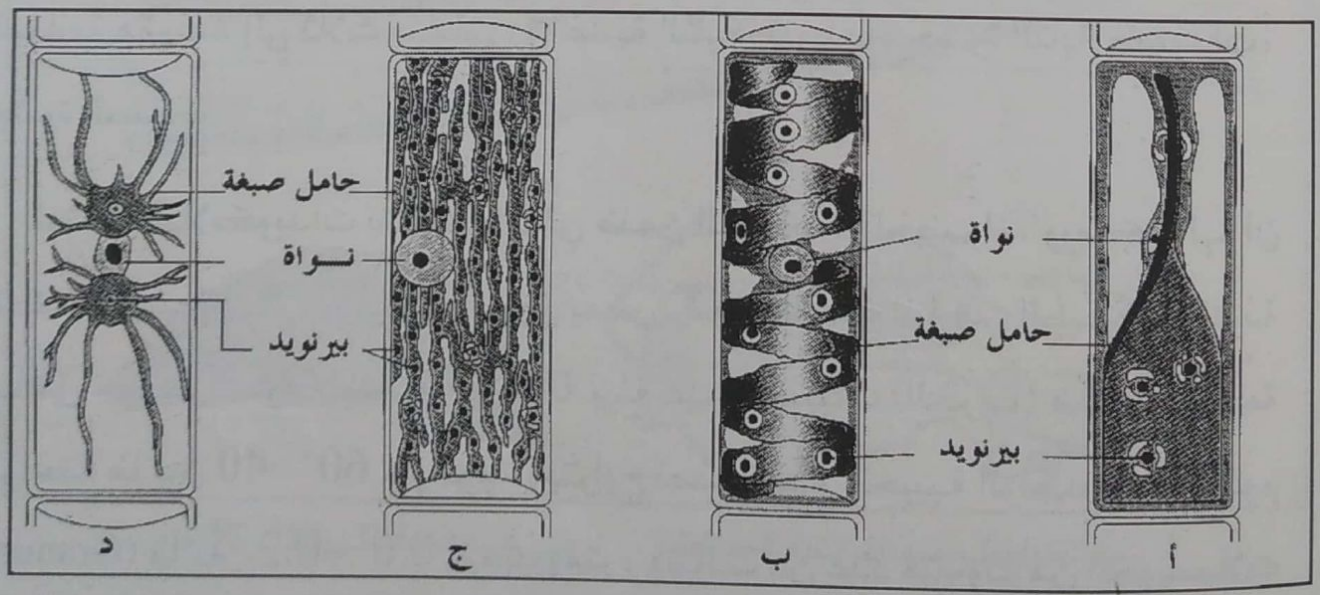
تبدو الصانعات الخضراء عدسية الشكل على الأغلب في خلايا النسيج الوسطي Mesophyll لأوراق النباتات الراقية، الشكل (28)، ويتراوح عددها ما بين 50- 200 صانعة في الخلية، أما من حيث الحجم فإن الصانعات الخضراء الموجودة في أوراق نباتات الظل تكون عادةً أكبر من تلك الموجودة عند النباتات التي تتعرض إلى أشعة الشمس مباشرة، على أنَّ الطول الشائع لهذه الصانعات يتراوح ما بين 4- 8 ميكرومتر والثخانة من 2 ـ 3 ميكرومتر، ولذا فمن السهل تمييزها تحت المجهر الضوئي، لكن معرفة تركيبها الدقيق يتطلب قوة تكبير في مستوى المجهر الالكتروني وتقنيات عالية الدقة.

Scanned with CamScanner



الشكل (28): الصانعات الخضراء في الخلية، وبنية إحدى الصانعات المعزولة

توجد حوامل الصبغات في الخلايا الطحلبية وتكون أقل عدداً (2 - 10)، وتأخذ أشكال مختلفة، فقد تكون نجمية كما في طحلب الزيجنيما *Zygnema sp.*، أو شريطية حلزونية في طحلب السبيروجيرا *Spirogyra sp.*، أوصفيحية كما في طحلب موجوتيا *Mougeotia sp.*، أو شبكية كما في طحلب أودوجونيوم *Oedogonium sp.*، الشكل (29).



أ- صفيحية (موجوتيا)، ب - حلزونية (سبيروجيرا)، ج- شبكية (أودوجونيوم)، د- نجمية (زيجنيما)

الشكل (29): بعض أشكال حوامل الصبغات عند الطحالب

Scanned with CamScanner

بنية الصانعة الخضراء

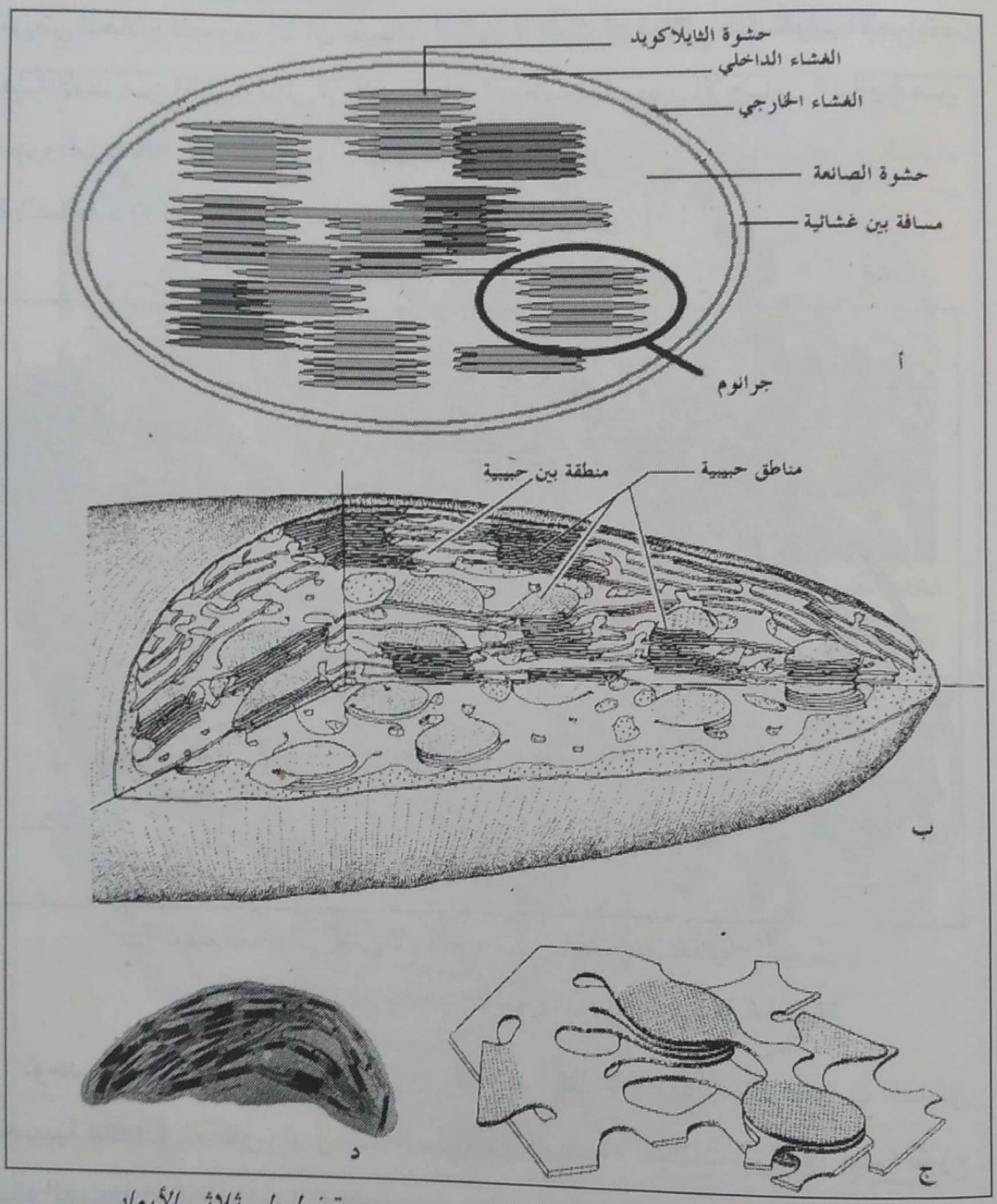
يحيط بالصانعة الخضراء غشاءان غنيان بالمواد الدهنية، أحدهما خارجي يفصلها عن سيتوبلازم الخلية، والآخر داخلي وظيفي يشبه في تركيبه الأغشية الحيوية للميتوكوندريا Mitochondria وللشبكة البلازمية الداخلية Endoplasmatic reticulum. تبلغ سماكة كل غشاء حوالي 8 نانومتر، ويتركان بينهما مسافة بين غشائية Intermembrane space تتراوح مابين 2 - 3 نانومتر. يكون الغشاء الخارجي منفذاً بشكل غير منظم لكثير من المواد والجزيئات بسبب احتوائه على ثقوب، بينما يكون الداخلي غير منفذ، إلا أنّه يحتوي على الكثير من النواقل الموضعية Translocators التي تنظم مرور المواد عبره.

مع تطور الصانعة يبدأ الغشاء الداخلي بالانخماص نحو الداخل مشكلاً كييسات أو حويصلات قرصية تدعى بالثايلاكويدات Thylakoids التي تبدأ بالانضغاط على نفسها تاركةً حيزاً ضيقاً في داخلها يدعى حشوة الثايلاكويد Loculus، ثم لا تلبث الثايلاكويدات أن تنفصل فيما بعد عن الغشاء الداخلي مع اكتمال نمو الصانعة، أو تبقى في بعض المواقع متصلة معه. تسبح الثايلاكويدات ضمن المادة الأساسية أو الحشوة Stroma للصانعة الخضراء. وهكذا تكون الصانعة مقسّمة إلى ثلاث مناطق : الأغشية الثايلاكويدية، حشوة الثايلاكويدات، حشوة الصانعة.

تمتد الثايلاكويدات بشكل طولي ضمن الصانعات الخضراء، ويمكن لها أن تتكدس بشكل قرصي بعضها فوق بعض في مناطق مختلفة من الصانعة مكونة مناطق حبيبية ندعوها بالجرانا Grana. يبلغ عدد الحبيبات (الجرانا) ضمن الصانعة الواحدة ما بين 40- 60 جرانوم، ويتراوح نصف قطر الحبيبة الواحدة (الجرانوم Granum) ما بين 0.2- 0.6 ميكرومتر، وتتألف من عدد متفاوت من الحويصلات (الثايلاكويدات) يتراوح ما بين 2- 100 حويصل. كما تستمر الأغشية الثايلاكويدية بشكل متوازٍ بين الجرانا ضمن حشوة الصانعة مشكلة مناطق بين

Scanned with CamScanner

حبيبة Intergrana، الشكل (30). وفقاً لذلك يجري التمييز بين ثايلاكويدات الحشوة Stroma-thylakoids وثايلاكويدات الجرانا Grana-thylakoids.

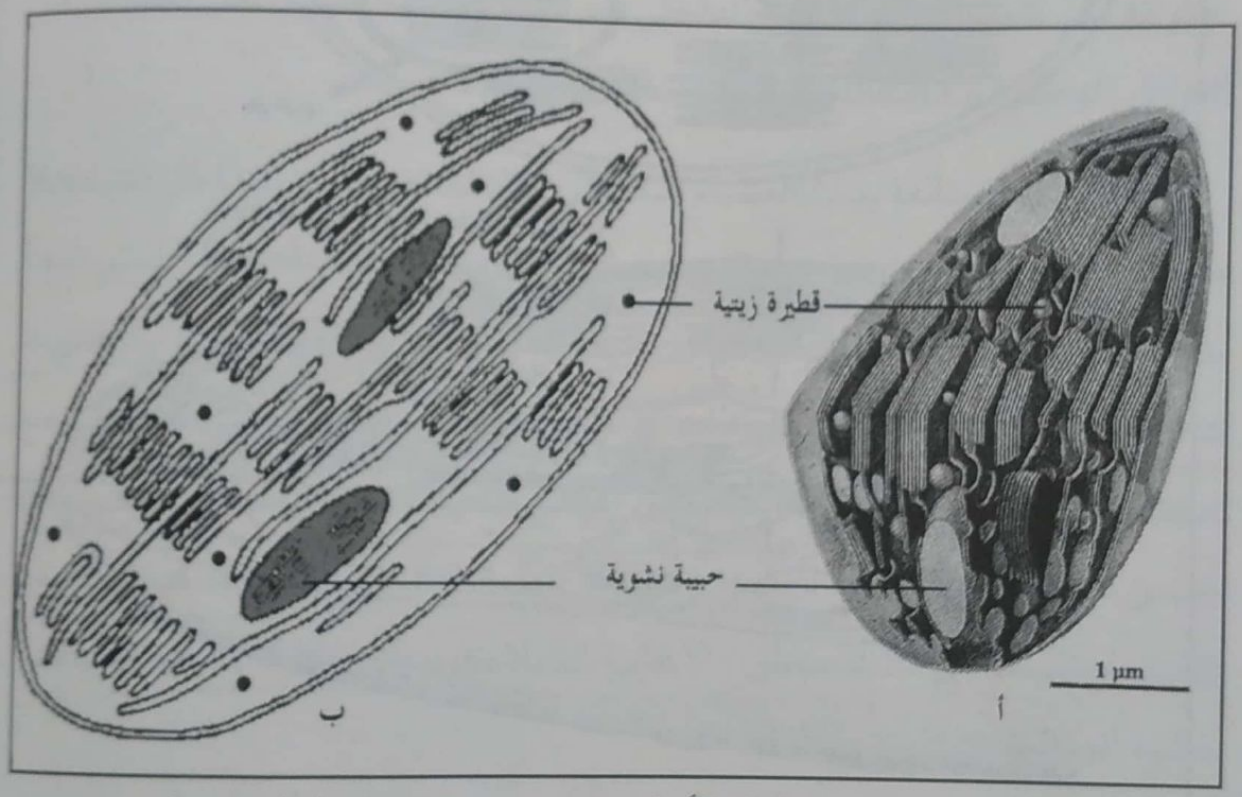


أ- رسم تخطيطي مبسط لبنية الصانعة، ب - رسم تخطيطي ثلاثي الأبعاد
ج- طريقة ارتباط وتكدس الثايلاكويدات، د - صورة مجهرية لصانعة خضراء

الشكل(30): بنية الصانعة الخضراء

Scanned with CamScanner

تحتوي حشوة الصانعات الخضراء على مواد عضوية تُعدّ من نواتج التركيب الضوئي، كالزيوت التي توجد ضمن جسيمات زيتية صانعية Plastoglobuli، والنشاء الذي يتكدس على هيئة حبيبات دقيقة منتشرة في الحشوة وذلك عند تعريض الخلايا للضوء، إلا أن حبيبات النشاء لا تلبث أن تختفي عند غياب الإضاءة، وهنا لابد من الإشارة إلى أن الصانعات الخضراء لبعض الأجناس النباتية من المخروطيات Coniferea والقراصيات Urticaceae يمكن لها أن تقوم بتخزين النشاء في الصانعات الخضراء لفترة طويلة من الزمن، الشكل (31).



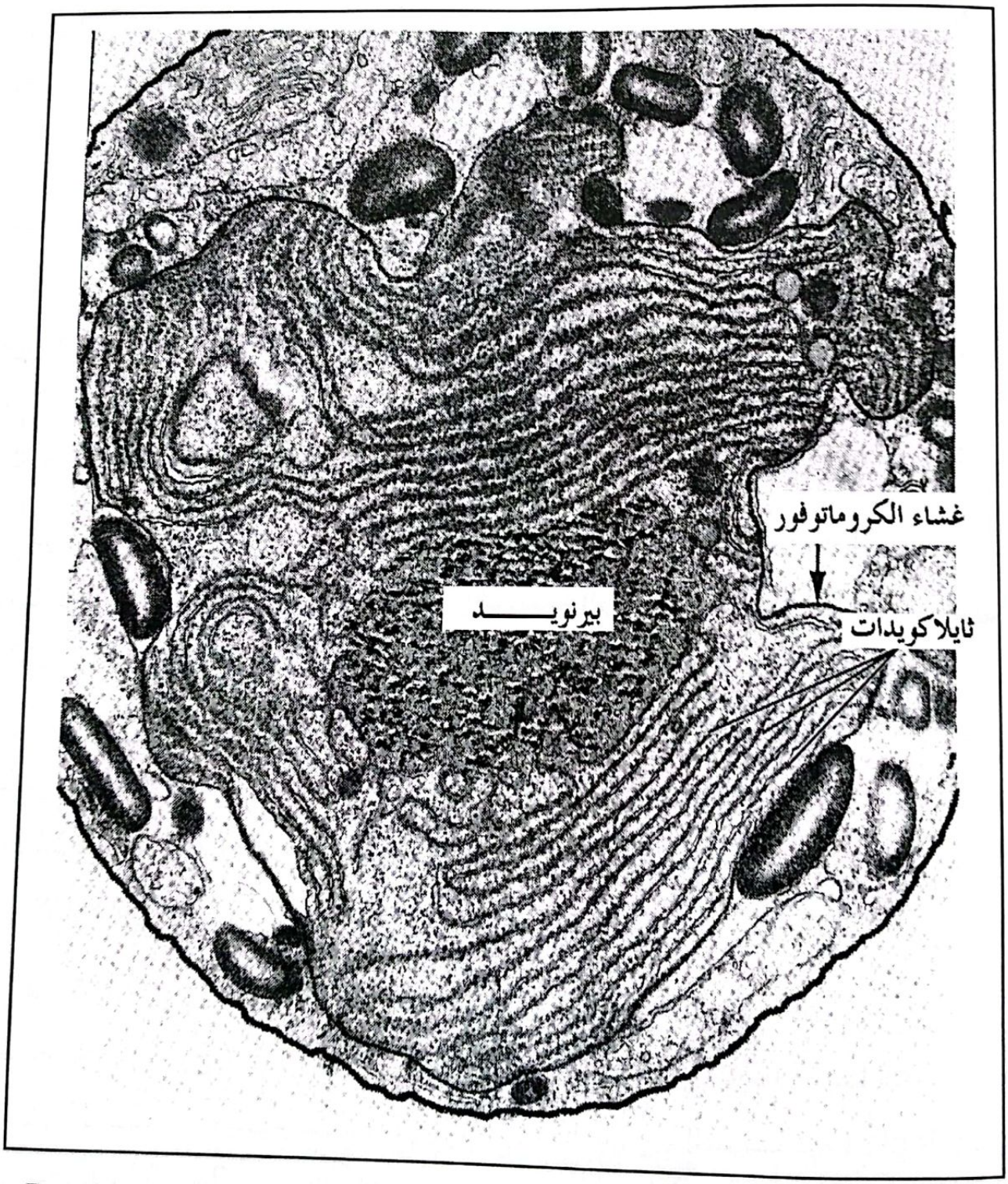
أ ـ رسم تخطيطي ثلاثي الأبعاد، ب ـ رسم تخطيطي مبسط

الشكل (31): مكان تكدس النشاء والزيوت في الصانعة الخضراء

توجد صبغات التركيب الضوئي في الأغشية الثايلاكويدية وتتركز في المناطق الحبيبية Grana بشكل رئيس عند الصانعات الخضراء للنباتات الراقية، بينما تتوزع هذه الصبغات في الغشاء الثايلاكويدي عند حوامل الصبغات بشكل متجانس ومنتظم ضمن كامل الغشاء. ولا يزال من غير الواضح ما إذا كان توضعها مترادفاً مع تطور الثايلاكويدات، أو أنَّ ذلك تم بعد إتمام تشكلها.

Scanned with CamScanner

تغيب الجرانا تماماً عند حوامل الصبغات، حيث تمتد الثايلاكويدات طولياً ضمن جسم حامل الصبغة دون أن تتكثف في منطقة دون غيرها. كما يتكدس النشاء في حوامل الصبغات في مراكز نشوية (بيرنويدات Pyrenoids) متخصصة بتصنيع وتخزين النشاء، الشكل (32).



الشكل (32): صورة مجهرية للطحلب الأحمر وحيد الخلية Porphyridium cruentum
(تكبير x22000)

Scanned with CamScanner

منشأ الصانعات الخضراء وتطورها

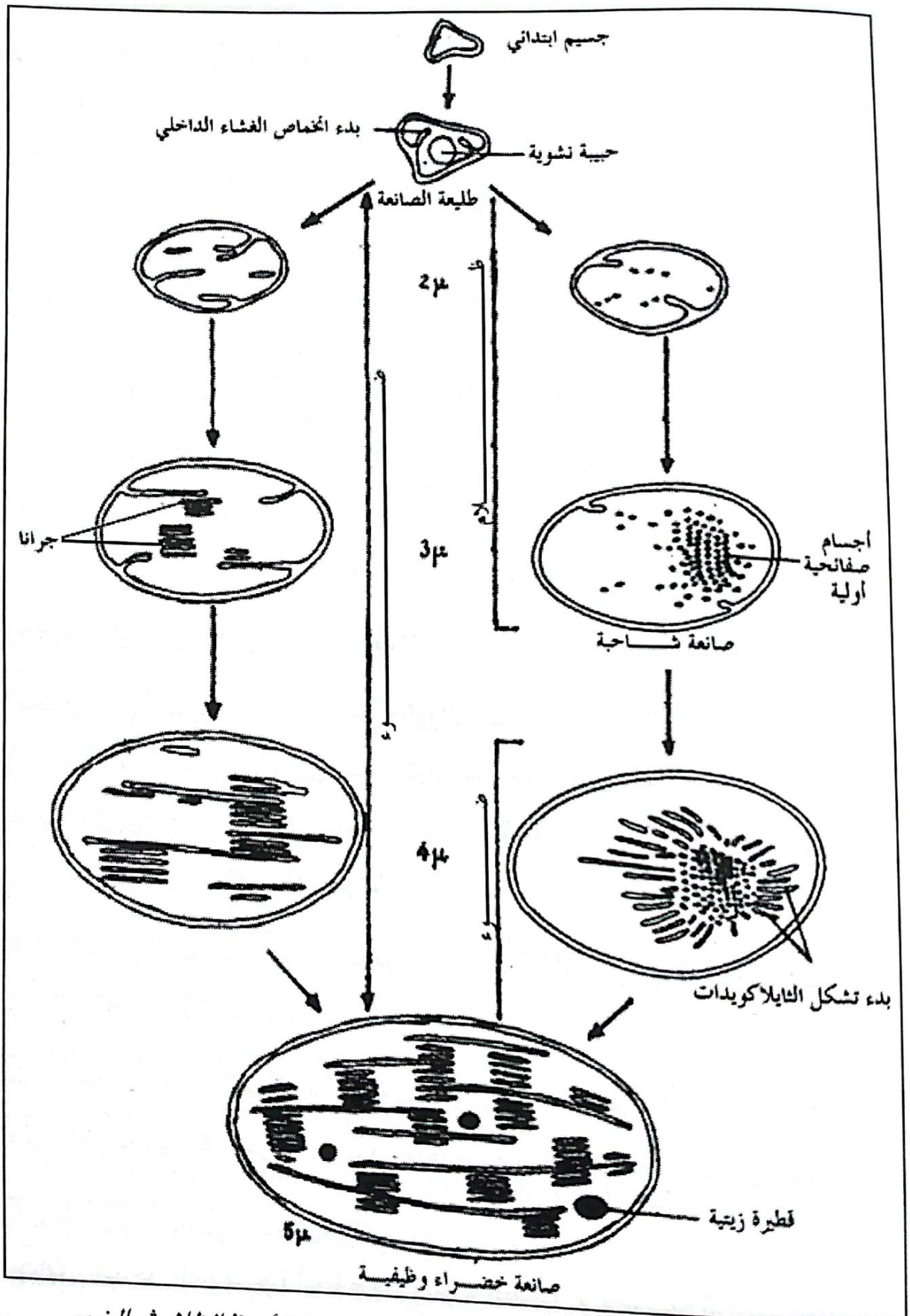
لا تتشكل الصانعات في الخلايا من جديد بل تنشأ بدءاً من الصانعات الأم بطريقة الانقسام، إذا كان نمط التكاثر لا جنسياً. أما في حالة التكاثر الجنسي فإنها تنتقل عبر البويضة عند انقسام الخلايا، ويكون هذا الانتقال على شكل أجسام صغيرة قابلة للانقسام والتمايز، تعرف بالجسيمات الابتدائية Initial bodies، التي تترتب في الخلايا المريستيمية.

تكون هذه الجسيمات متشابهة جداً، على نحو يكون من الصعب معرفة أيّ منها سيعطي صانعات خضراء، وأيّ منها سيعطي ميتوكوندريا. بينما يبدأ الغشاء الداخلي للجسيمات الابتدائية التي ستعطي الميتوكوندريا بالانخماص نحو الداخل بشكل عمودي على محور العضيّة، يبدأ الغشاء الداخلي للجسيمات الابتدائية التي ستعطي الصانعات الخضراء بالانخماص بشكل موازٍ للمحور الأطول للعضية. فتتحول الجسيمات الابتدائية إلى عضيات صغيرة تدعى طلائع الصانعات Proplasts.

تزداد أبعاد طلائع الصانعات بسرعة كبيرة لدى تعرضها للضوء، وذلك بزيادة مادتها الأساسية المكونة للحشوة. وتترافق هذه الزيادة عادةً مع تطور واضح في الأغشية الداخلية والحويصلات القرصية، التي تتراص فوق بعضها في مناطق معينة من الصانعة معطية المناطق الحبيبية Grana ثم تتحول العضيّة في النهاية إلى صانعة خضراء وظيفية، الشكل (33). كما ويترافق هذا التطور مع بناء اليخضور الذي يُعدّ أساساً لاكتمال فعالية هذه الأغشية ومقدرتها على تأدية دورها الهام ضمن تفاعلات التركيب الضوئي كما سنرى لاحقاً.

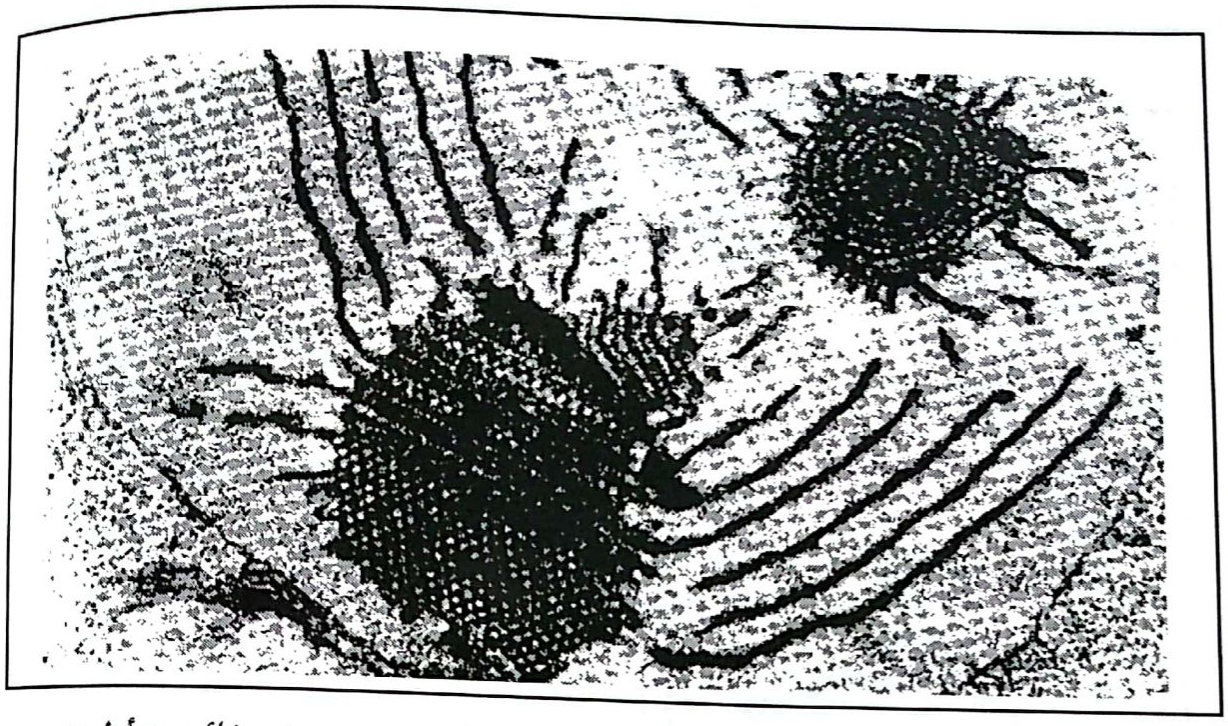
أما إذا تُركت طلائع الصانعات في الظلام فإنه يتشكل فيها عدد كبير من الحويصلات الصغيرة، تعرف بالأجسام الصفائحية الأولية Prolamellar bodies داخل حشوة العضيّة التي تعرف حينها بالصانعة الشاحبة Etioplast، الشكلين (33، 34). ومن الجدير بالذكر أنَّ تعريض الصانعات الشاحبة للضوء لمدة 24 ساعة يؤدي إلى تطور وتجمع هذه الحويصلات وتشكل المناطق الحبيبية والحصول في النهاية على صانعات خضراء وظيفية.

Scanned with CamScanner



الشكل (33): تطور طليعة الصانعة تحت ظروف ضوئية أو في الظلام ثم الضوء

Scanned with CamScanner



الشكل (34): صانعة شاحبة لورقة نبات الشعير تحتوي جسمين صفائحيين أوليين

(حسب Lutz، تكبير x40000)

التركيب الكيميائي والوارثي للصانعات الخضراء:

تجري دراسة التركيب الكيميائي والوراثي للصانعات عن طريق عزل الصانعات من الخلايا، ثم تحطيمها وتحليل مكوناتها. لقد وجد أنّ الصانعات تحتوي على مواد عضوية تمثل نواتج التركيب الضوئي (غلوكوز، نشاء، زيوت، ..)، إلا أنّها تتكون من مكونات بنائية مختلفة، نذكر منها ما يلي:

- **ماء**: كسائر العضيات الحية يشكل الماء القسم الأكبر من مكونات الصانعة فهو يمثل 45- 55 ٪ من وزنها.

- **عناصر معدنية**: تُعدّ الصانعات غنية بالمغنيزيوم والفوسفور والكالسيوم بالدرجة الأولى، إضافةً إلى كل من الحديد والصوديوم والنحاس بكميات أقلَ بينما يندر وجود البوتاسيوم.

- **لبيدات**: ويدخل القسم الأعظم منها في تركيب الأغشية الحيوية للصانعة (الثايلاكويدات)، وهي تتألف بشكل رئيس من فوسفولبيدات وغالاكتولبيدات.

- **بروتينات**: وهي تقسم إلى بروتينات بنيوية تدخل في تركيب الأغشية الحيوية المختلفة ضمن الصانعة، وبروتينات وظيفية. تتنوع أنماط البروتينات الوظيفية حيث يشكل بعضها بنية الانزيمات المساهمة في تفاعلات تثبيت وإرجاع غاز CO_2 الجارية في حشوة الصانعة، كما ترتبط ببعضها صبغات التركيب الضوئي، أو يرتبط ببعضها عناصر معدنية مختلفة كالنحاس أو الحديد أو المنغنيز لتساهم في عملية النقل الالكتروني الجارية في الأغشية الثايلاكويدية، كما سنرى لا حقاً.

- **جسيمات ريبية (رايبوزومات)**: تحتوي الصانعات الخضراء على جسيمات ريبية خاصة بها (النمط 70-S) تشبه تلك عند الكائنات بدائية النوى، وهي تختلف عن الجسيمات الريبية للسيتوبلازم (النمط 80-S) بالبنية وكذلك بحساسيتها العالية تجاه بعض المضادات الحيوية كالكلورأمفينيكول واللينكومايسين.

- **معقدات صبغية - بروتينية**: تشكل صبغات التركيب الضوئي 6- 20 ٪ من الوزن الجاف للصانعة الخضراء، وهي تشتمل على صبغات اليخضور Chlorophylls وصبغات الكاروتينويدات Carotenoids عند جميع عضيات التركيب الضوئي، إضافة إلى الصبغات الفيكوبيلينية Phycobilins في حوامل الصبغات Chromatophores عند بعض الطحالب.

لكي يتعرف المرء إلى البنية الكيميائية لصبغات التركيب الضوئي، ولكي يستطيع دراسة فعالية كل منها في امتصاص الأشعة الضوئية المختلفة، لا بد له من عزل هذه الصبغات من الصانعات الخضراء أو من حوامل الصبغات بواسطة مذيب عضوي مناسب، ولكن من المعلوم الآن أن صبغات التركيب الضوئي لا تكون حرة، بل ترتبط إلى وحدات بروتينية مشكّلة معقدات صبغية بروتينية. تنغرس المعقدات الصبغية البروتينية في الأغشية الثايلاكويدية للصانعات الخضراء، وتقوم بامتصاص الضوء للاستفادة منه في الخطوات اللاحقة للتركيب الضوئي، ولذلك تُسمى بمعقدات اقتناص الضوء Light harvesting complexes أو اختصاراً (LHC).

Scanned with CamScanner

إن ما يؤكد حقيقة كون صبغات التركيب الضوئي ليست حرة في الصانعات الخضراء، بل تكون مرتبطة ببروتينات ضمن معقدات اقتناص الضوء هو التالي :

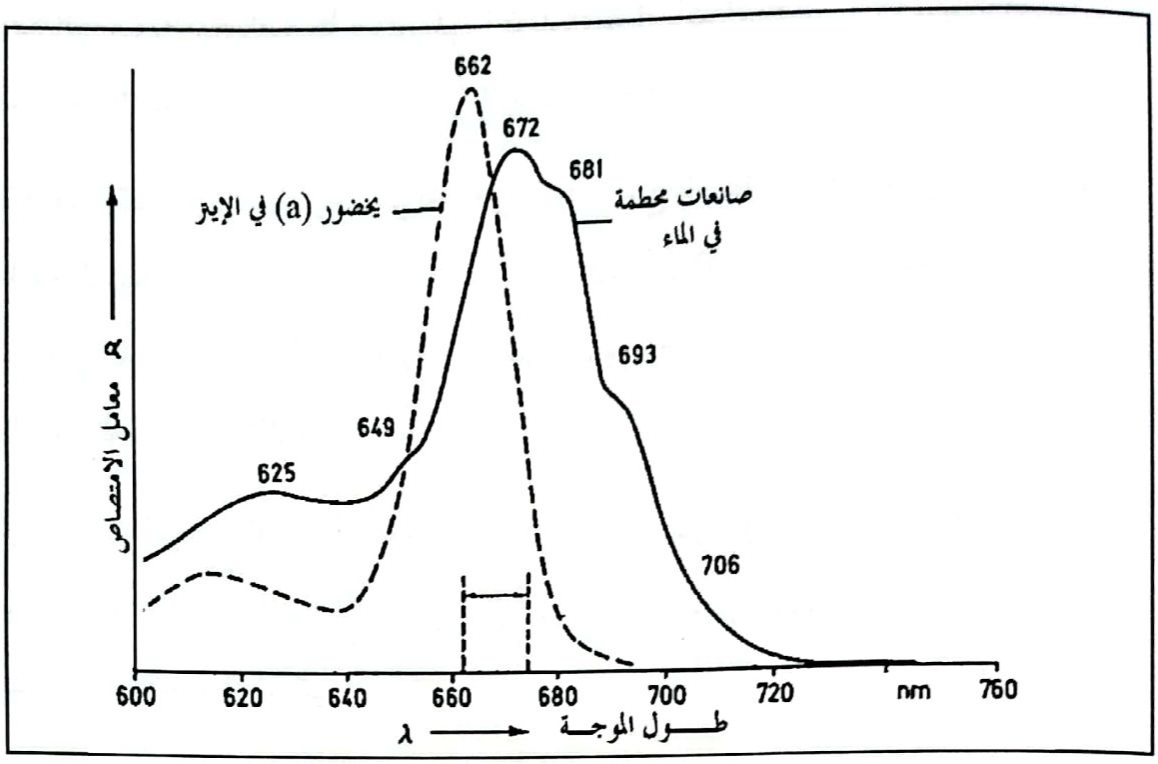
يتماثل الطيف الامتصاصي لخلاصة الصبغات اليخضورية المعزولة في وسط مائي عملياً مع الطيف الامتصاصي للصانعات الخضراء السليمة المعزولة من الورقة النباتية نفسها. ومن المعروف أنَّ الصبغات اليخضورية والكاروتينويدات لا تكون حرة في الوسط المائي، بل تبقى مرتبطة ببعض بروتينات الصانعة الخضراء، إذ أنّه بإضافة بضع قطرات من الكحول أو الأسيتون تترسب البروتينات بينما تنحل الصبغات ضمن المذيب العضوي.

بينما لو أجرينا الآن مقارنة في المجال الأحمر بين الطيف الامتصاصي للصبغات اليخضورية المعزولة في مذيب عضوي، أي التي انفصلت عن بروتيناتها من جهة، مع الطيف الامتصاصي في نفس المجال ولنفس الصبغات في الصانعات الخضراء من جهة أخرى، لوجدنا اختلافاً في القيم الامتصاصية فيما بينهما، إذ تبدو القمة الامتصاصية في الأحمر للصبغات ضمن الصانعات مزاحة بشكل واضح باتجاه الأمواج الحمراء الطويلة، الشكل (35).

يشير هذا كله إلى تأثير التوضع الفراغي وارتباط الصبغة إلى بروتينات الصانعات على الطيف الامتصاصي وفعالية هذه الصبغة في عملية التركيب الضوئي. إذ إنّ معرفة طريقة هذا الارتباط وآليته تُشكل إحدى النقاط الهامة في فهم الميكانيكية المعقدة لعملية التركيب الضوئي.

لقد تم في السنوات الأخيرة عزل بعض المعقدات الصبغية البروتينية (معقدات اقتناص الضوء LHC) التي تحتوي على كميات محددة من اليخضور والكاروتينويدات من الصانعات الخضراء ومن حوامل الصبغات. كما تم التعرف على معقدات اقتناص للضوء مشابهة عند البكتيريا الخضراء المزرقة Cyanobacteria.

Scanned with CamScanner



الشكل (35): الطيف الامتصاصي في المجال الأحمر لكل من اليخضور الحر واليخضور المرتبط بالبروتينات ضمن الأغشية الصانعية.

- **مادة وراثية :** أشار العالم باور Bauer عام 1909 إلى إمكانية وجـــود معلومـــات وراثية داخل الصانعات الخضراء، إلا أنَّ أول عزل لـ DNA ـ الصانعات تم على يد كل من ريس Ris وبلاوت Plaut في عام 1962. يتراوح طول DNA ـ الصانعات مابين 37 ـ 45 ميكرومتر، و يمثل شريطاً مضاعفاً يتألف من 2 ـ 5 نيكليوتيدات، يأخذ شكلاً حلقياً، وتحتوي الصانعة الواحدة على عدة نسخ منه (مابين 20- 60).

يختلف DNA ـ الصانعة عن DNA ـ النواة بشكله الحلقي وبمحتواه المنخفض من الأساسين النتيروجينيين (غوانين/ سيتوزين)، كما أنه لا يرتبط ببروتينات هيستونية Histone proteins بل يبقى حراً كما هو الحال عند البكتيريا.

إن احتـواء الصـانعات علـى مادتهـا الوراثيـة الخاصـة بهـا والمتمثلـة في كـل مـن الحمضـين النـوويين (DNA، RNA)، إضـافة إلى احتوائهـا أيضـاً علـى الجسـيمات الريبية الخاصة بها يجعل هـذه المتعضيات قـادرة على اصطناع مادتها الحية المتمثلة بالبروتينات بنفسها، وهي في الوقت ذاته قادرة بفعل التركيب الضوئي على اصطناع

Scanned with CamScanner

موادها العضوية المختلفة الأخرى. لهذا تُعدّ الصانعات الخضراء عضيات مستقلة جزئياً Semi-autonomy ضمن الخلية النباتية الحية.

لقد مكّنت نتائج الدراسات المتوفرة من وضع خريطة وراثية أولية لـ DNA . الصانعة الخضراء، الشكل (36)، إذ نعلم الآن أنّ DNA . الصانعات يُشرف في كثير من النباتات (كالسبانخ والذرة وطحلب الكلاميدوموناس) على اصطناع البروتينات الصانعية التالية:

أ- بروتينات الوحدات الكبيرة لإنزيم ريبيلوز دي فوسفات كربوكسيلاز أوكسيجيناز Rubisco المسؤول عن تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون خلال حادثة التركيب الضوئي.

ب - بعض من بروتينات الجسيمات الريبية للصانعات الخضراء (حوالي 19 من أصل 60 بروتين).

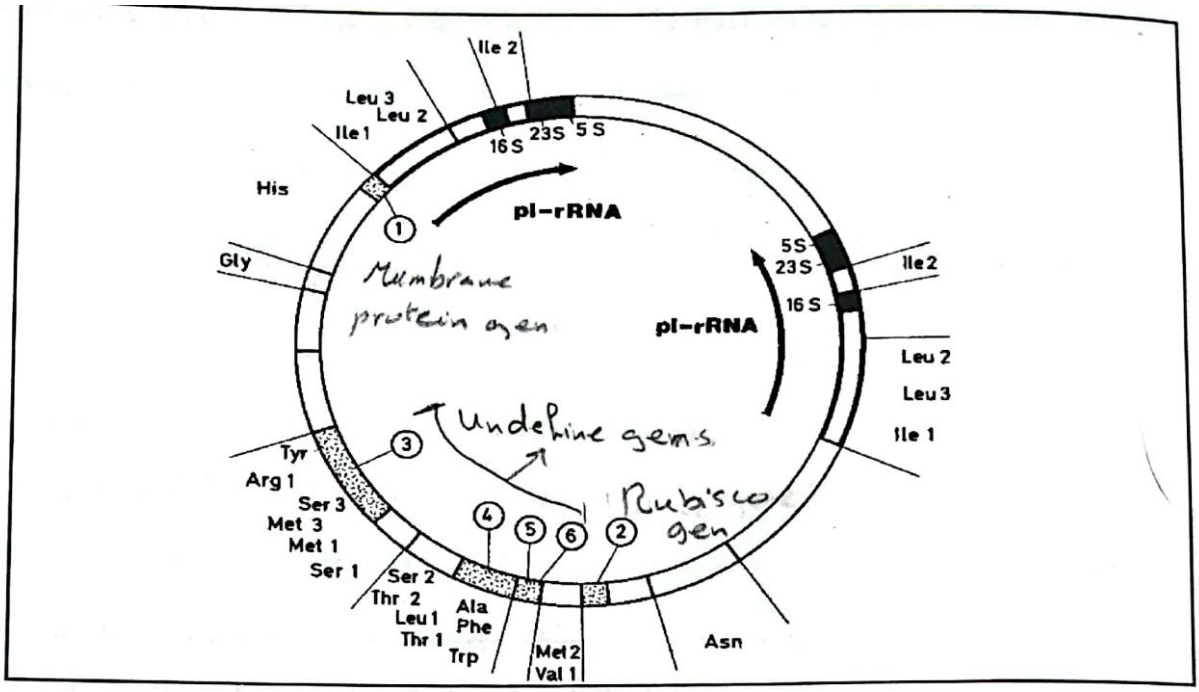
ج - بعض البروتينات المرتبطة إلى الصبغات اليخضورية في المركز التفاعلي Reaction center لكل من نظامي التركيب الضوئي Photosystem II،I المساهمين في النقل الالكتروني الضوئي. RCII ، RCI

د - اثنين من الوحدات البروتينية لعامل الارتباط البارز Coupling factor (CF1) لمعقدات إنتاج الطاقة (معقدات الأتيباز ATP-ase).

هـ - بعض بروتينات المعقدات السيتوكرومية التي تساهم في النقل الالكتروني الضوئي عبر الغشاء الثايلاكويدي.

بينما يشرف DNA - النواة على اصطناع كامل بقية بروتينات الصانعة ونذكر منها : الجزء البروتيني ضمن معقدات اقتناص الضوء، الوحدات الصغيرة لإنزيم ريبيلوز دي فوسفات كربوكسيلاز- أوكسجيناز، وبقية بروتينات الجسيمات الريبية والغشاء الثايلاكويدي، علاوة على أنّ DNA - النواة يشرف على أيضاً على اصطناع الصبغات اليخضورية والكاروتينويدية ضمن الصانعات الخضراء.

Scanned with CamScanner



1: مورثات لبروتينات غشائية (ذات وزن جزيئي 33500)

2: مورثات الوحدات الكبيرة لانزيم روبيسكو

3 ـ 6: مورثات لبروتينات لم يجر تحديدها حتى الآن

الشكل (36): الخارطة الوراثية غير الكاملة لـDNA ـ صانعات السبانخ

تشرف المادة الوراثية للصانعة على اصطناع قسم من بروتينات هذه العضيّة، إلا أن القسم الأكبر من بروتينات الصانعات الخضراء يجري إصطناعه تحت إشراف DNA ـ النواة ضمن سيتوبلازم الخلية، ومن ثم يجري نقلها إلى داخل الصانعة.

لقد لاحظنا أنَّ بعض بروتينات الإنزيمات المعقدة أو البروتينات الأخرى يجري تصنيع قسم منها بإشراف DNA ـ الصانعة، بينما يتم تصنيع القسم الأخر بإشراف DNA ـ النواة. وهكذا نلاحظ أنَّ فاعلية الصانعات الخضراء يتطلب تنسيقاً دقيقاً وتعاوناً بين كل من مورثات النواة والصانعة.

البنية الدقيقة للأغشية الثايلاكويدية:

تتماثل البنية العامة للغشاء الثايلاكويدي مع بنية الأغشية الحيوية المعروفة، حيث يتألف من طبقتي دسم وبروتينات متداخلة معهما، بينما لا تزال معرفتنا ببنيته

Scanned with CamScanner

الدقيقة على المستوى الجزيئي غير كاملة. لقد تم التوصل إلى التصور الحالي للبنية الدقيقة لهذا الغشاء بمساهمة تجارب ودراسات عديدة، نذكر منها:

- الدراسات المجهرية الالكترونية المباشرة.

- دراسات المناعة المتمثلة في مقاومة الطفرات النباتية لفعل المبيدات العشبية المؤثرة على التركيب الضوئي.

- باستخدام الأجسام المضادة Antibodies التي ترتبط إلى بروتينات محددة في الغشاء الثايلاكويدي، إذ تمّ بهذه الطريقة مثلاً التعرف إلى أنّ الوحدات البروتينية (CF_1) لانزيم الأتيباز ATP-ase تترتب على الوجه الخارجي للغشاء الثايلاكويدي باتجاه حشوة الصانعة، بينما تترتب بروتينات المعقد الانزيمي لتحرير الأوكسجين على الوجه الداخلي للغشاء باتجاه حشوة الثايلاكويد.

- وحديثاً عن طريق الدراسات الطبوغرافية الدقيقة للغشاء بطريقة النسخ بعد التجميد والتمزيق Freeze fracture replicas عن طريق تجميده السريع والمباشر في النتروجين السائل (- 190 م°)، ثم تقشير الطبقة العليا للغشاء الثايلاكويدي بواسطة المقطاع المجهري عالي الدقة Ultra microtome بحيث يمر المقطع في مركز الجزء الكاره للماء من الطبقتين الدهنيتين للغشاء. يتم بعد ذلك نسخ طبقة جليدية لوجهي منطقة القطع وتُعالج بتقنيات عالية الدقة، ثم تجري دراستها بواسطة المجهر الالكتروني. لقد تمكن الباحثون بهذه الطريقة من التعرف على سطحين جديدين في داخل الغشاء الثايلاكويدي، الشكل (37):

- سطح داخلي للطبقة العليا من الغشاء Protoplasmic fracture face (PF)

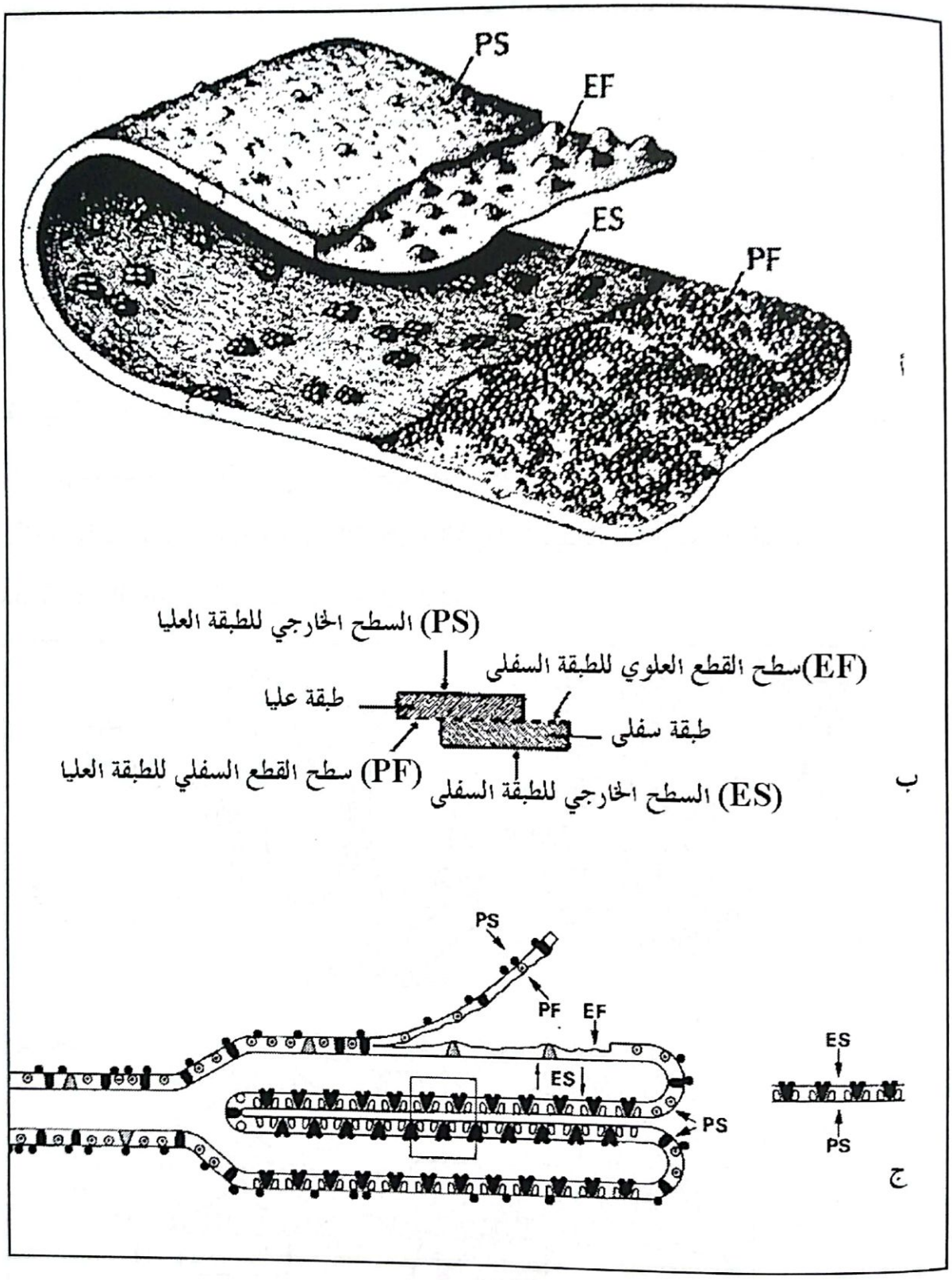
- سطح داخلي للطبقة السفلى من الغشاء Endoplasmic fracture face (EF)

إضافة إلى كل من السطحين الخارجيين للغشاء:

- سطح خارجي للطبقة العليا من الغشاء Protoplasmic surface (PS)

- سطح خارجي للطبقة السفلى من الغشاء Endoplasmic surface (ES)

Scanned with CamScanner



أ- رسم تخطيطي يوضح أسطح الغشاء الثايلاكويدي

ب - الطبقة السفلى والعليا للغشاء الثايلاكويدي وسطحي التماس بينهما

ج - مبدأ تقشير الطبقة العليا للغشاء لدراسة مكوناته الدقيقة

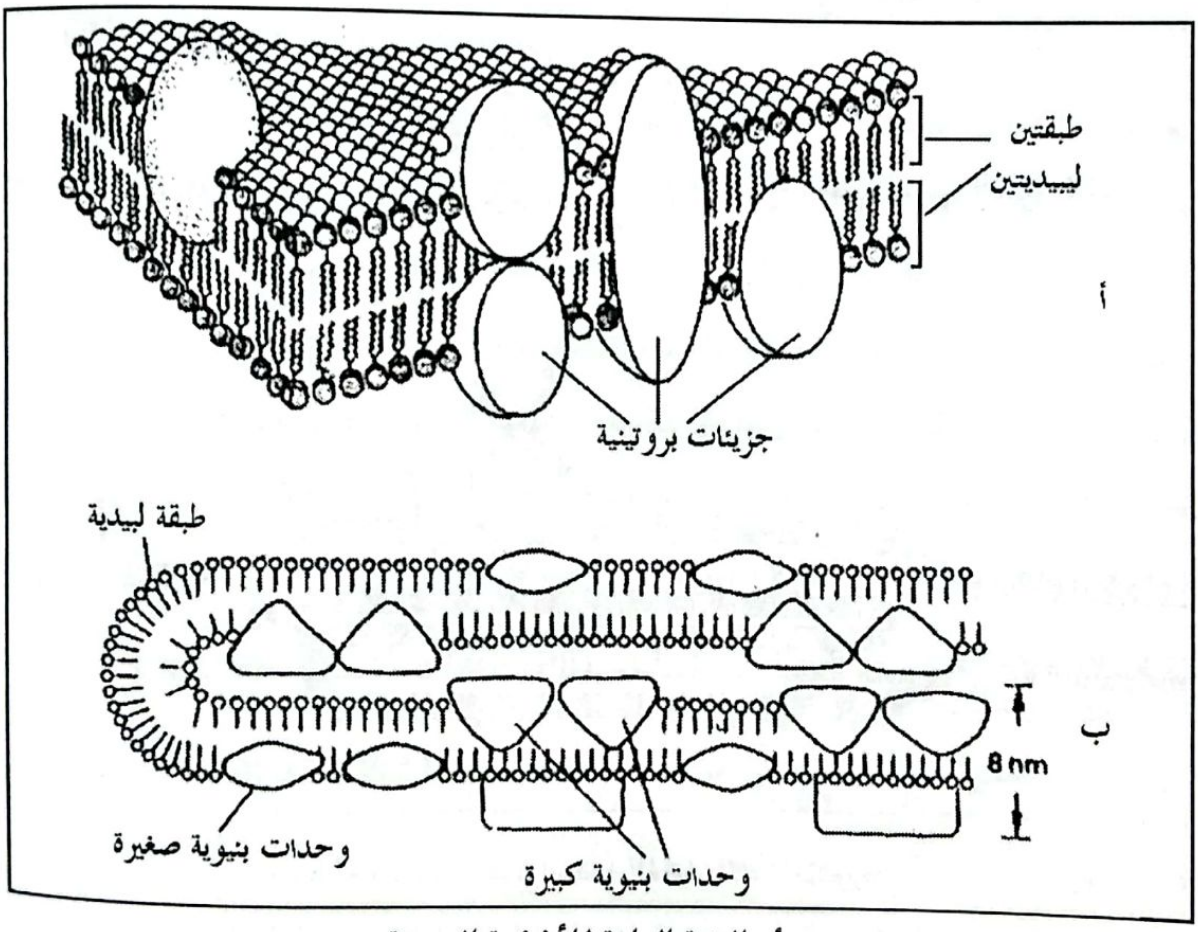
الشكل (37): مبدأ طريقة النسخ بعد التجميد والتمزيق للغشاء الثايلاكويدي

Scanned with CamScanner

نستعرض فيما يلي أحد التصورات المطروحة للبنية الدقيقة للغشاء الثايلاكويدي حسب العالم كيرك Kirk:

يتألف هذا الغشاء من طبقتي دسم تتداخل معهما وحدات بنيوية وظيفية تتألف من بروتينات وصبغات وعناصر معدنية ولبيدات مفسفرة ومركبات أخرى لا تزال مجهولة الهوية. تتفاوت هذه الوحدات في حجمها وتترتب إلى جانب بعضها البعض في أماكن معينة من الأغشية الثايلاكويدية وذلك تبعاً للوظيفة المنوطة بها.

تترتب الوحدات الكبيرة والمتوسطة الحجم باتجاه مركز الغشاء بشكل عام، بينما تترتب الوحدات الأصغر إلى الجهة الخارجية منه، الشكل (38). كما يُعتقد أن الوحدات الأضخم توجد في الأغشية الثايلاكويدية للجرانا، وتغيب في أغشية المناطق بين الحبيبية (أغشية حشوة الصانعة).



أ ـ البنية العامة للأغشية الحيوية

ب ـ طريقة توزيع الوحدات البروتينية مختلفة الأحجام في الغشاء الثايلاكويدي

الشكل (38): البنية العامة للأغشية الثايلاكويدية

Scanned with CamScanner

لقد تمّ من خلال التجارب اللاحقة التعرف إلى طبيعة معظم الوحدات الوظيفية الداخلة في تركيب الغشاء الثايلاكويدي، وتمّ أيضاً التعرف إلى أحجام الوحدات المختلفة ومكان وجودها في طبقتي الغشاء الواحد، وفقاً لما يلي:

- السطح الداخلي للطبقة العليا (PF): وتنتشر فيه الوحدات متوسطة الحجم، التي يتراوح قطرها مابين 9 - 11 نانومتر، وهي تمثل النظام الضوئي الأول Photosystem I (PS I) الذي ترتبط إليه أيضاً معقدات صبغية - بروتينية قانصة للضوء خاصة به (LHC I).

- السطح الداخلي للطبقة السفلى (EF): وتنتشر فيه الوحدات كبيرة الحجم التي يتراوح قطرها مابين 12 - 18 نانومتر، وهي تمثل النظام الضوئي الثاني Photosystem II (PS II) الذي ترتبط إليه معقدات صبغية - بروتينية قانصة للضوء خاصة به (LHC II). ولكن بما أنّ سماكة الغشاء الثايلاكويدي بطبقتيه لاتزيد عن 8 نانومتر، فإنّ هذا يعني أنّ جزءاً من هذه الوحدات المنغمسة سيبرز إلى الجهة الداخلية Loculus أو الخارجية Stroma من هذا الغشاء.

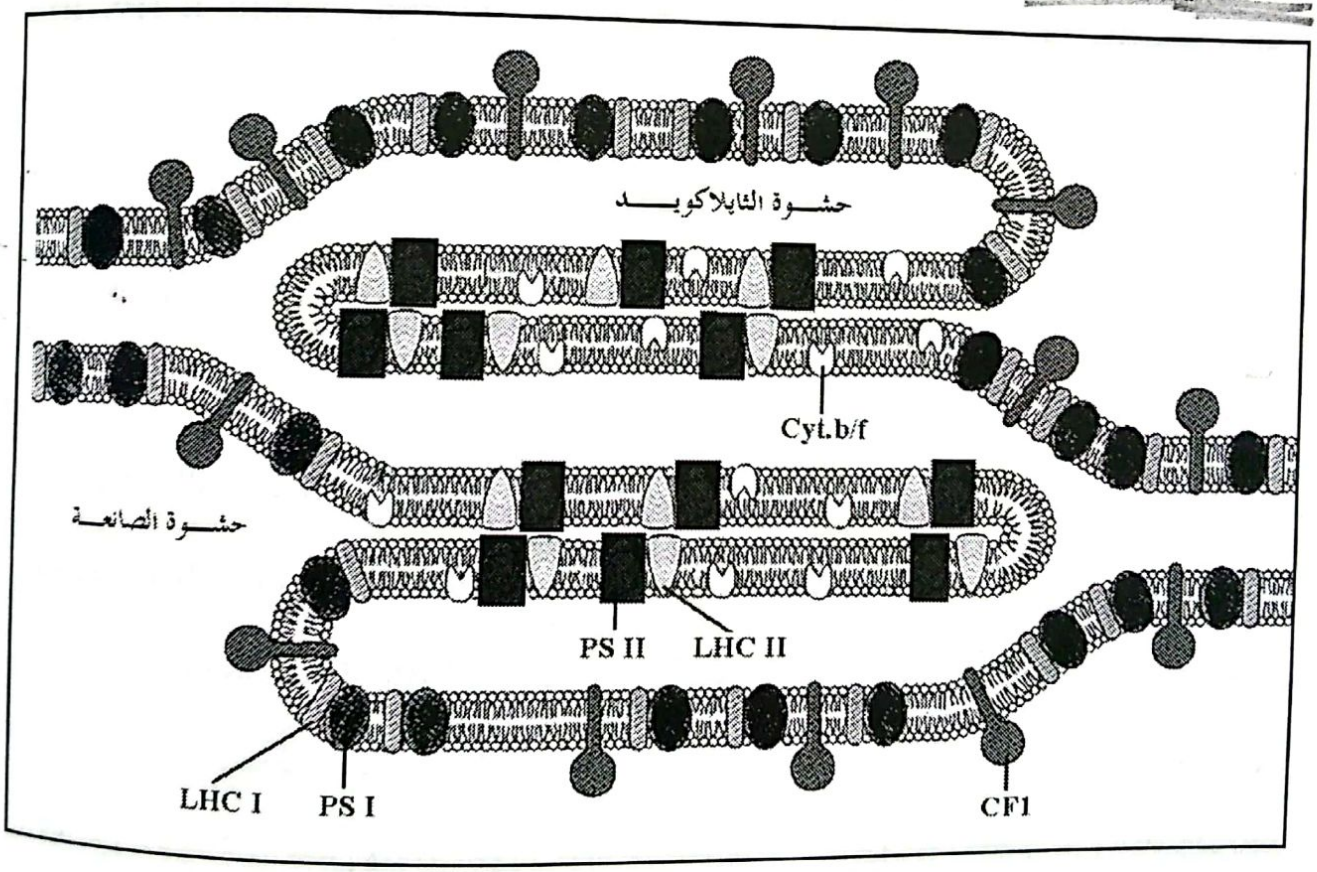
- السطحان الخارجيان لكل من الطبقة العليا والسفلى (PS, ES): وتنتشر فيهما الوحدات الصغيرة التي يتراوح قطرها مابين 8 - 9 نانومتر، وهي تمثل وحدات مجهولة الوظيفة، إضافة إلى وحدات المعقد السيتوكرومي Cytochrom b_6f (Cyt. b_6f) الذي يُعدّ وظيفياً صلة الوصل بين كل من نظامي التركيب الضوئي الثاني والأول (PS II, PSI) . حيث يقوم هذان النظامان بتحرير الأوكسجين واقتناص الطاقة الضوئية والنقل الالكتروني الضوئي، كما سنرى فيما بعد.

كما تنتشر على السطوح الخارجية للأغشية الثايلاكويدية (وليس فيها) وحدات بروتينية تمثل عوامل الارتباط البارزة (CF_1) Coupling factors لانزيمات الأتيباز ATP-ase . يبقى ارتباط وحدات عوامل الارتباط بالغشاء الثايلاكويدي ضعيفاً،

Scanned with CamScanner

حيث وجد أنّها يمكن أنَّ تُفصل بسهولة عن سطحه عند معالجته بمحلول الإيتيلين ثنائي الأمين رباعي حمض الخل EDTA (Ethylene diamine tetra acetate) ذو تركيز (10^{-3} mol). بينما تكون وحدات عوامل الارتباط المنخمصة (CF_0) لانزيمات الأتيباز منغرسة عميقاً في الغشاء الثايلاكويدي.

تختلف نوعية الوحدات البروتينية الوظيفية بين كل من ثايلاكويدات الجرانا و ثايلاكويدات الحشوة (ثايلاكويدات المناطق بين الحبيبية)، حيث وجد أنّ وحدات النظام الضوئي الثاني (PS II) والوحدات السيتوكرومية *b6/f* Cyt. توجد في الثايلاكويدات الداخلية في الجرانا، بينما توجد وحدات النظام الضوئي الأول (PS I) ووحدات معقد الأتيباز ATP-ase في ثايلاكويدات الحشوة والثايلاكويدات السطحية للجرانا، الشكل (39).



الشكل (39): البنية الدقيقة للغشاء الثايلاكويدي

إن انتشار كل من وحدات (PS I, PS II, ATP-ase) بين المناطق الحبيبية والمناطق بين الحبيبية في الصانعات الخضراء ليس اعتباطياً، بل هو ضروري لتنظيم توزيع الطاقة الضوئية الممتصة بين النظامين، ولإتمام عملية النقل الالكتروني الضوئي وإنتاج الطاقة (ATP)، كما سنرى لاحقاً.

Scanned with CamScanner

وبالمقابل لا يجوز النظر إلى هذا التصور للغشاء الثايلاكويدي على أنه ثابت غير قابل للتبدل، بل أنّ العكس هو الصحيح بالتأكيد، إذ إنّ الغشاء الثايلاكويدي كبقية الأغشية الحيوية مرن وقابل للتحول بشكل يتلائم مع الوظيفة التي يقوم بها، فمثلاً تتمتع وحدات السيتوكروم (Cyt. *b6f*) ووحدات اقتناص الضوء (LHC) بقابلية للتحرك الأفقي بين وقت وآخر بما يتناسب مع إتمام وظيفة الغشاء الثايلاكويدي في اقتناص الضوء والنقل الالكتروني وإنتاج الطاقة.

لن نستطيع من خلال هذا التصور البنيوي للغشاء الثايلاكويدي التعرف أيضاً وبدقة إلى مكان ارتباط كل من الصبغات المساهمة في عملية التركيب الضوئي ضمن هذا الغشاء، إذ إنّ ذلك يتعلق بنوعية الصبغات المساهمة بشكل مباشر في التفاعلات الضوئية، وبمدى التطابق بين الوحدات البنيوية الوظيفية والمعقدات الصبغية البروتينية. الأمر الذي يمكن إيضاحه من خلال دراسة النقل الالكتروني الضوئي كما سنرى لاحقاً. ولكن من المعروف عموماً أنَّ جزيئات اليخضور تتوضع في الغشاء الثايلاكويدي بحيث ينغرس الجذر الفيتولي عميقاً بين سلاسل الأحماض الدسمة، بينما يبقى الهيكل البورفيرني ملاصقاً للجزيئات البروتينية.

المخطط العام لتفاعلات التركيب الضوئي

إن عملية تحويل المواد الأولية (H_2O، CO_2) إلى مركبات كربوهيدراتية وأوكسجين ليست عملية بسيطة، بل هي عملية معقدة تجري بالكامل عند معظم النباتات في الصانعة الخضراء، إنما على عدة مراحل. أشار العالم بلاكمان Blackmann إلى وجود نمطين من التفاعلات في التركيب الضوئي، ثم جاء العالم واربورغ Warburg ليُشير إلى وجود تفاعلات ضوئية Light reactions لا تتأثر مباشرة بتبدلات درجة الحرارة، وتفاعلات ظلام (لاضوئية) Dark reactions تتأثر مباشرة بدرجة الحرارة. وقد وجدنا هنا أنَّ تسميتها بالتفاعلات الضوئية وتفاعلات تثبيت وإرجاع غاز ثاني أكسيد الكربون يُعدّ أكثر دقة، كما سنرى فيما بعد.

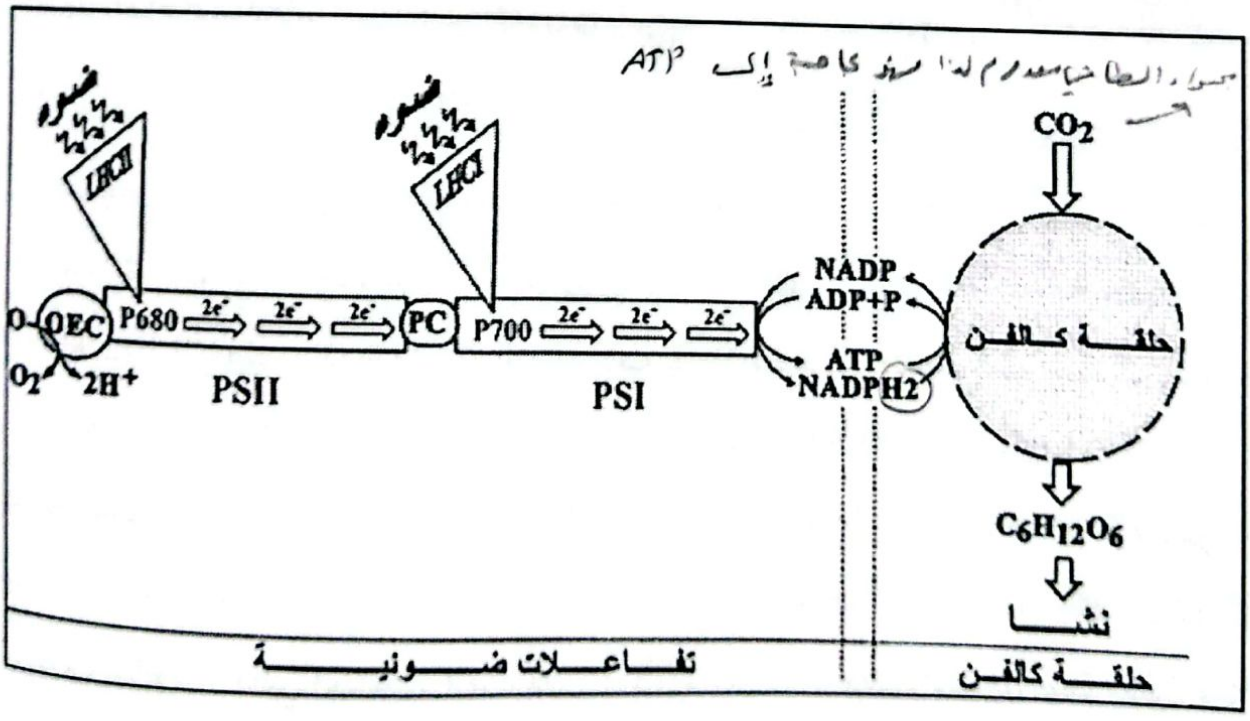
Scanned with CamScanner

سنحاول التعرف بشكل مبسط على هذين النمطين من التفاعلات، الشكل (40)، إلا أننا سنتطرق للحديث بشكل مفصل عنهما في الفصلين اللاحقين.

أ-التفاعلات الضوئية Light reactions :

تجري هذه التفاعلات في الأغشية الثايلاكويدية للصانعات الخضراء، وتتطلب لحدوثها الضوء بشكل رئيس، وهي تتضمن إنشطار الماء وإنطلاق الأوكسجين بفعل معقد إنزيمي حاوٍ على المنغنيز (Mn) ومترتب ضمن الأغشية الثايلاكويدية.

تترتب في الأغشية الثايلاكويدية معقدات صبغية - بروتينية تقتنص الطاقة الضوئية، التي تُفيد في نقل الالكترونات الناجمة عن انشطار جزيئة الماء عبر سلسلة من المركبات الكيميائية الوساطية (نواقل الكترونية) التي تترتب أيضاً في هذه الأغشية. تصل الالكترونات في نهاية المطاف إلى مركب النيكوتين أميد أدينين ثنائي النيكليوتيد المؤكسد (NADP ox) الذي يتحول إلى الشكل المرجع (NADP red)، وتترافق العملية مع إنتاج لجزيئات الأدينوزين ثلاثي الفوسفات ATP. سيكون لمركبي NADP red، ATP الناتجين دور هام في تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون وإرجاعه.



الشكل (40): المخطط العام لتفاعلات التركيب الضوئي

ب - تفاعلات تثبيت وإرجاع غاز ثاني أكسيد الكربون

Reactions of fixation and reduction of CO_2:

وهي تمثل مجموعة تفاعلات كيميائية، تجري بفعل مجموعة من الإنزيمات ضمن حشوة الصانعة الخضراء Stroma، وهي لا تتطلب الضوء على نحو مباشر لحدوثها، لذلك تدعى أحياناً بالتفاعلات المظلمة Dark reactions فهي يمكن أنَّ تجري نظرياً في الظلام، ولكن شريطة توفر نواتج التفاعلات الضوئية التي لاتجري إلا في الضوء.

يتم عبر هذه التفاعلات تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون وإرجاعه وتشكيل السكريات، التي تُعدّ أهم نواتج عملية التركيب الضوئي. تجري معظم هذه التفاعلات في حشوة الصانعة عبر حلقة متشعبة تدعى حلقة كالفن Calvin cycle، ويشترك فيها على الأقل 13 تفاعلاً انزيمياً، وعدد كبير من السكاكر الأحادية. كما يمكن لمجموعة أخرى من هذه التفاعلات أن تجري ضمن سيتوبلازم ذات الخلية، كما هو الحال عند النباتات العصارية CAM-Plants، أو ضمن سيتوبلازم الخلية إضافة إلى سيتوبلازم خلية مجاورة، كما هو الحال عند النباتات رباعية الكربون C_4- Plants. كما سنرى لاحقاً.

Scanned with CamScanner