كلية العلوم

القسم : علم الحياة

السنة : الرابعة

المادة : تركيب ضوئي

المحاضرة : الخامسة/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

النقل الالكتروني في التركيب الضوئي

يتم بفعل التفاعلات الضوئية خلال حادثة التركيب الضوئي نقل للالكترونات من بعض جزيئات الماء (جهة حشوة الثايلاكويد Loculus) عبر الغشاء الثايلاكويدي إلى مركب النيكوتين أميد أدينين ثنائي النيكلوتيد المفسفر NADP (جهة حشوة الصانعة) وذلك عبر مجموعة من النواقل الالكترونية التي تترتب ضمن هذا الغشاء مشكّلة سلسلة نقل الكتروني ضوئي.

Scanned with CamScanner

الجدول (2) : كمون الأكسدة والإرجاع التقريبي لبعض النواقل الالكترونية والمركبات المرتبة ضمن الأغشية الثايلاكويدية

الناقل أو المركب	الرمز	كمون الأكسدة والإرجاع (ميلي فولت)
مركز النظام الثاني	P680	+1200
التيروزين	Tyr	+1000
الماء/ الأوكسجين	H_2O/O_2	+800
مركز النظام الأول	P700	+800
البلاستوسيانين	PC	+700
السيتوكروم f	Cyt f	+380
بروتين ريسكه (الحديدي ـ الكبريتي)	Protein (2Fe-2S)	+300
السيتوكروم b_6	Cyt b_6	+100
البلاستوكينون	PQ	0
المستقبل النهائي للالكترونات	NADP	-100
الفريدوكسين	Fd	-120
الفيوفيتين	Phe	-600
الفيللوكينون	Q	-800

Scanned with CamScanner

تختلف هذه النواقل الالكترونية فيما بينها في طبيعتها (كينونية، سيتوكرومية، فلافوبروتينية، نيكليوتيدات البيريدين، معقدات معدنية – بروتينية) وفي كمونات الأكسدة والإرجاع لديها (الجدول :2). وهي تقوم بنقل الالكترونات بين المانح الأولي (H_2O) والمستقبل النهائي لها (NADP) الذي يجري إرجاعه وتنتج لدينا النواتيدات المرجعة ($NADPH+H^+$).

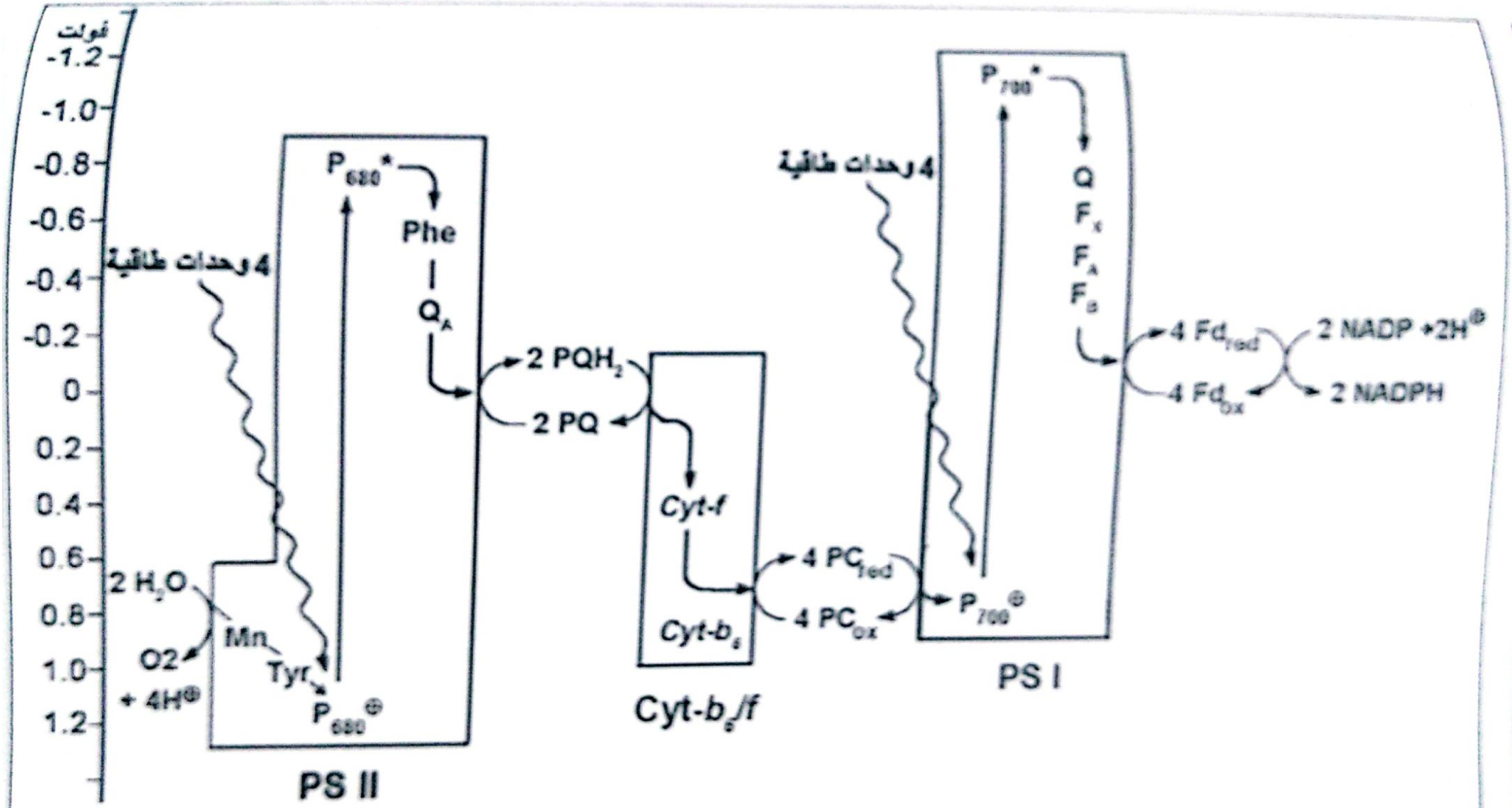
إلى جانب إنتاج النواتيدات المرجعة يفيد النقل الالكتروني أيضاً في إنتاج الطاقة على شكل ATP. إذ ستستخدم كل من الطاقة والـ $NADPH+H^+$ في تثبيت وإرجاع غاز CO_2 عبر حلقة كالفن.

تبدأ عملية النقل الالكتروني الضوئي مع شطر جزيئتي ماء وذلك بواسطة معقد إنزيمي إذ يتم تحرر أربع بروتونات على شكل أيونات هيدروجينية ($4H^+$) وأربع الكترونات ($4e^-$) وانطلاق جزيئة أوكسجين (O_2) كناتج ثانوي لعملية التركيب الضوئي.

تنتقل بعد ذلك الالكترونات أزواجاً أو فرادى عبر سلسلة النواقل الالكترونية تلقائياً تارةً أو بفعل فرق الكمون بين الحالة المؤكسدة والمرجعة للمركزين التفاعلين ضمن النظامين الضوئيين تارةً أخرى.

لو رتبنا هذه النواقل المتسلسلة بحسب كمون أكسدتها وإرجاعها لحصلنا على ما يعرف باسم الترتيب المتتابع أو المخطط Scheme Z. كان العالمان هيل وبندال Hill and Bendal أول من وضع مثل هذا المخطط عام 1960. لكن طرأ عليه فيما بعد تغيرات كثيرة بفعل نتائج تجارب عدد من العلماء. يوضح الشكل (53) التصور الحالي لهذا المخطط مع الإشارة إلى أنه لا يمثّل التصور النهائي.

Scanned with CamScanner



الشكل (53) مخطط السَّيل الالكتروني للتتابع أو المخطط Z . إذ تترتب النواقل الالكترونية حسب كمون الأكسدة والإرجاع

نلاحظ من المخطط أنّ الالكترونات تنتقل من جزيئات الماء المشطورة ذات الكمون الموجب (800+ ميلي فولت) أي المحبّة للالكترونات، إلى مركب NADP ذو الكمون السالب (100- ميلي فولت) أي الكاره للالكترونات. فالالكترونات تجري بالمحصّلة بعكس سلم التراكيز وتجتاز عتبة من فرق الكمون تتمثّل بحوالي (900 ميلي فولت). إن ذلك يبدو غير ممكن لولا وجود الطاقة الضوئية المتصة عبر نظامي التركيب الضوئي الثاني ثم الأول، إذ تساهم هذه الطاقة في دفع الالكترونات عبر السلسلة بعكس سلّم التراكيز.

لا تعمل الأشعة الضوئية المتصة على شطر جزيئات الماء كما كان يُعتقد سابقاً، بل إنّ ذلك يجري بفعل معقد أنزيمي، إلا أنّه لابد من الإشارة إلى التأثير غير المباشر للطاقة الضوئية في هذا المجال، إذ تعمل هذه الطاقة على نقل الالكترونات الناجمة عن شطر الماء، ولولا وجود هذه الطاقة لتراكمت الالكترونات في بداية سلسلة النقل الالكتروني، مما يؤدي كما هو الحال عند أي تفاعل كيميائي إلى توقف حادثة الانشطار ذاتها بفعل زيادة تركيز النواتج.

تنتقل الالكترونات عبر هذه السلسلة، ويترافق انتقالها مع انتقال بروتونات من حشوة الصانعة الخضراء Stroma إلى حشوة الثايلاكويد Loculus عبر الغشاء الثايلاكويدي. لنتتبع فيما يلي خطوات النقل الالكتروني الضوئي، ونتعرف على النواقل الالكترونية المشاركة في عملية النقل هذه.

أ-التفاعل الضوئي الثاني :

ويشارك فيه النظام الضوئي الثاني (PSII) Photosystem II والمعقد السيتوكرومي (Cyt b_6/f) Cytochrome complex والبلاستوسيانين Plastocyanin (PC)، وربما نواقل الكترونية أخرى لا تزال مجهولة.

Scanned with CamScanner

1- النظام الضوئي الثاني:

- تبدأ عملية النقل الالكتروني الضوئي من الماء، إذ يقوم معقد أنزيمي يدعى بمعقد تحرير الأوكسجين Oxygen evolving complex (OEC) بشطر جزيئات الماء وتحرير الأوكسجين. يقوم هذا المعقد في كل مرة بتحرير جزيئة واحدة من الأوكسجين (O_2) مع شطر جزيئتي ماء وتحرير أربعة الكترونات وأربعة بروتونات. تساهم البروتونات المتحررة في زيادة حموضة الوسط الداخلي للغشاء الثايلاكويدي.

لقد لوحظ تجريبياً أنه لابد من وصول أربع وحدات طاقية إلى المركز التفاعلي (P680) للنظام الضوئي الثاني قبل تحرر جزيئة الأوكسجين بفعل معقد OEC. وتبيّن أنّ ذلك يعود إلى وجود أربع أيونات من المنغنيز في مركز هذا المعقد تترتب إلى جوار بعضها مشكّلة مجموعة منغنيز Mn-Cluster، الشكل (54).

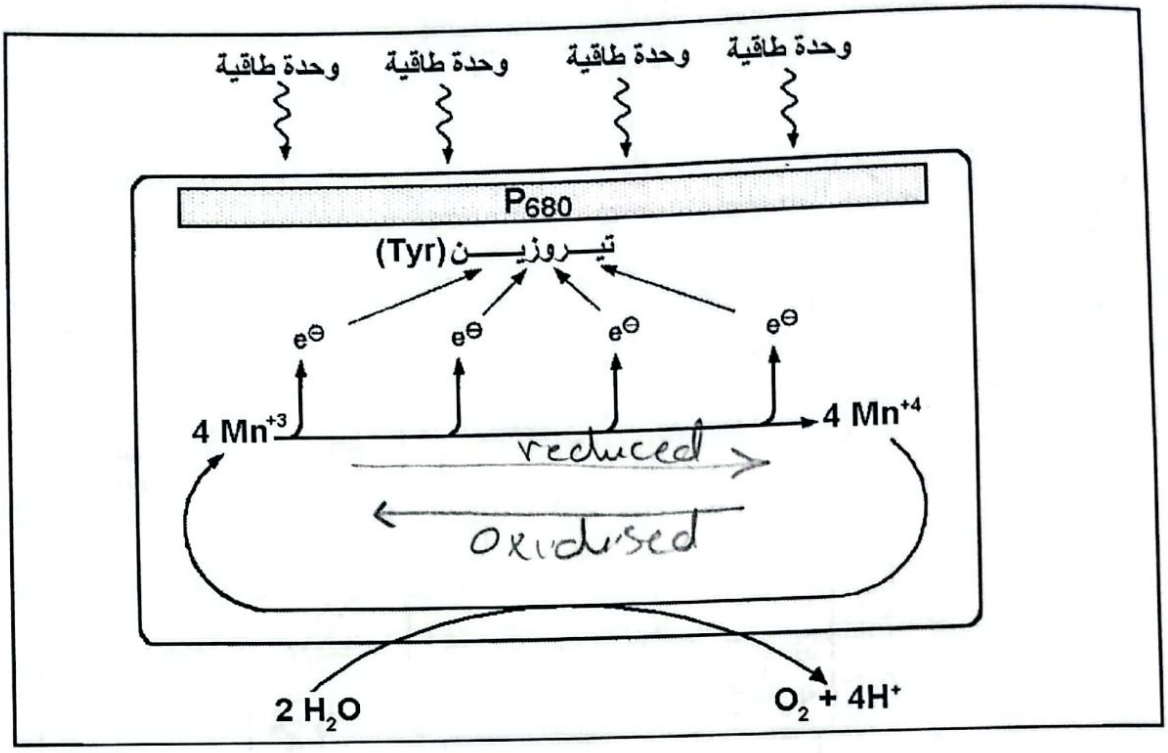
تشكل مجموعة المنغنيز نظام أكسدة وإرجاع مرتبط إلى الوحدة البروتينية المثبتة للمنغنيز Manganase stabilizer protein (MSP) ذات الوزن الجزيئي 33 كيلودالتون، ويمكن لها أن تأخذ بشكل متتابع أربع الكترونات من الماء لتعطيها إلى الناقل الألكتروني التالي (التيروزين Tyrosine)، وذلك عن طريق تأرجح درجة أكسدة المنغنيز بين:

$$4Mn^{+4} \rightleftharpoons 4Mn^{+3}$$

وهكذا نلاحظ أن مجموعة المنغنيز من خلال تحريرها لجزيئات الأوكسجين (O_2) ساهمت في العمل على منع ظهور أيونات الأوكسجين الحرة (O) في النظام الضوئي الثاني، إذ إنّ هذه الأيونات تُعدّ مؤكسدات قوية ذات تأثير شديد السلبية على بروتينات هذا النظام.

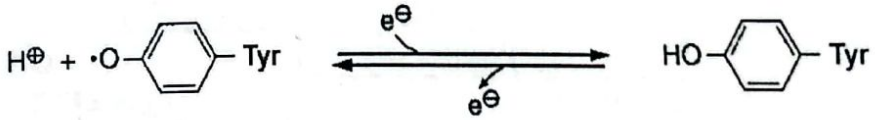
يتألف معقد تحرير الأوكسجين (OEC) من ثلاث بروتينات ذات الأوزان الجزيئية (17 و24 و 33 كيلو دالتون) يتم تصنيعها تحت إشراف DNA النواة. ترتبط هذه البروتينات ببعضها وببروتينات النظام الضوئي الثاني PS II. وهي تترتب إلى الجهة الداخلية من الغشاء الثايلاكويدي Loculus.

Scanned with CamScanner



الشكل (54): بنية معقد تحرير الأوكسجين وآلية عمله

. تنتقل الالكترونات المتحررة إلى المستقبل التالي المكتشف حديثاً وهو الحمض الأميني تيروزين Tyrosine أو اختصاراً (Tyr) ذو الزمرة القطبية (OH^-) التي تلعب دوراً في استقبال الالكترونات الواصلة إليه، ومن ثم تمريرها إلى اليخضور P680 في المركز التفاعلي للنظام الضوئي الثاني.

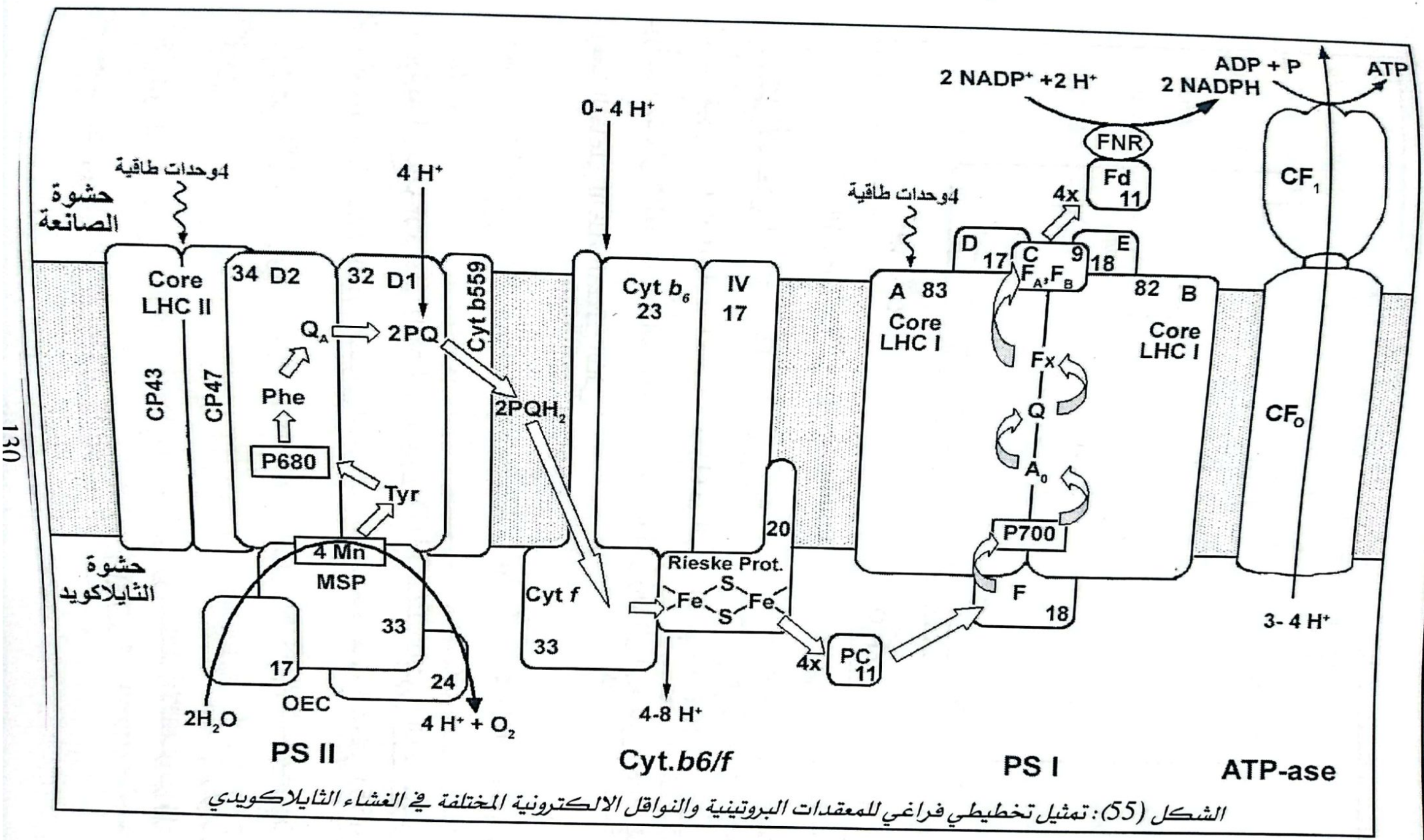


. يرتبط المركز التفاعلي (P680) بالبروتين D_2 (34 كيلو دالتون) الذي يترتب إلى جانب بقية بروتينات النظام الضوئي الثاني التي نذكر منها هنا، الشكل (55):

البروتين D1 (32كيلو دالتون) الذي يرتبط به التيروزين (Tyr) والبلاستوكينون (PQ)،

البروتين السيتوكرومي Cyt b559 الذي لا يلعب أي دور في النقل الالكتروني بل ربما يساعد على حماية النظام الضوئي الثاني من الضوء الشديد.

Scanned with CamScanner



الشكل (55): تمثيل تخطيطي فراغي للمعقدات البروتينية والنواقل الالكترونية المختلفة في الغشاء الثايلاكويدي

Scanned with CamScanner

بروتينات معقد اقتناص الضوء LHC II التي تتالف عند معظم النباتات من عدد من الوحدات، أهمها اثنتين هما: CP43، CP47 (CP: Chlorophyll Protein). يحتوي كل معقد بروتيني ضمن LHCII على عدد متفاوت من الصبغات الضوئية، التي تتوزع وفقاً للنسب التالية: 4 يخضور (a) : 3 يخضور (b) : 2 زانتوفيلات.

لقد دعي هذا النظام الضوئي بالنظام الضوئي الثاني لأن كمون مركزه التفاعلي أعلى بكثير من كمون المركز التفاعلي للنظام الضوئي الأول. هذا من جهة، إضافة إلى أن اكتشاف النظام الثاني جاء بعد اكتشاف النظام الأول.

يتمتع المركز التفاعلي (P680) في حالته القاعدية بقوة أكسدة مرتفعة إذ يكون كمون أكسدته موجباً (+1200 mV) . تعمل طاقة كل فوتون تصل إلى المركز التفاعلي الموجود في حالته القاعدية على نقل الكترون في إحدى جزيئتي اليخضور إلى مدار أعلى، مما يؤدي إلى تهييج جزيئة اليخضور أو المركز التفاعلي الذي يصبح ذا خاصية إرجاعية عالية (يصبح كمون أكسدته سالباً، حوالي 800- mV)، إذاً يقوم كل فوتون 680 أو وحدة طاقية واصلة إلى المركز عبر LHCII بنقل المركز من الحالة القاعدية إلى الحالة المهيّجة. يقوم المركز بحالته المهيّجة بإعطاء أحد الكتروناته إلى مستقبل الكتروني مجاور وهو الفيوفيتين Phaeophytin او (Phe) ليصبح بعدها موجباً $P680^{\oplus}$ لفترة قصيرة من الزمن. ولكنه لا يلبث أن يتم تعويضه عن الالكترون المفقود إذ يتلقاه من الالكترونات الناجمة عن شطر الماء وذلك عبر الحمض الأميني تيروزين .

نلاحظ . بالمحصلة . أن هذا المركز التفاعلي قد قام بنقل الالكترونات من الماء ذي الكمون الموجب المرتفع، أي المركب ذو القابلية العالية لاستقبال الالكترونات إلى الفيوفيتين ذي الكمون السالب، أي المركب ذو القابلية المنخفضة لاستقبال الالكترونات، انظر الجدول (2). وهنا يكمن الدور الهام للمركز التفاعلي بنقل الالكترونات بعكس سلم التراكيز.

. يمثل الفيوفيتين يخضوراً عديم المغنيزيوم، يرتبط بالبروتين نفسه الذي يحمل المركز التفاعلي P680. ويقوم باستقبال الالكترونات بسهولة من المركز التفاعلي

Scanned with CamScanner

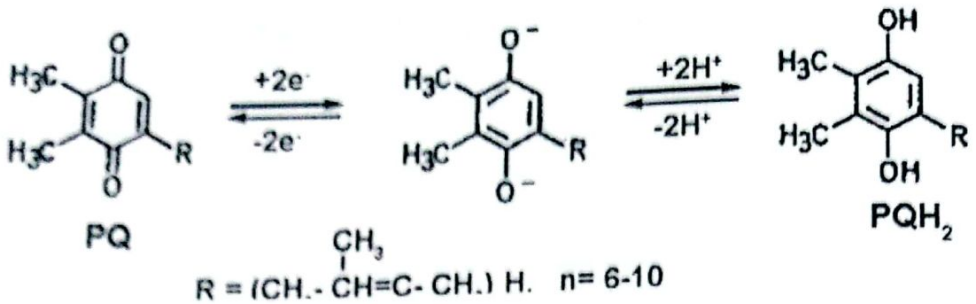
المهيّج ($P680^*$) إذ إنّ كمونه أكثر ايجابية، ليقوم بعدها بإعطاء الالكترونات إلى ناقل الكتروني كينوني هو (Q_A).

- يرتبط الكينون Quinune (Q_A) إلى البروتين D_2، ويقوم بإخماد حالة التهيّج للمركز التفاعلي P680 وذلك عن طريق استقباله الالكترونات منه عبر الفيوفيتين، ولذلك يُعدّ هذا المركب من المخمدات Quenchers للنظام الضوئي الثاني والمستقبل الالكتروني النهائي ضمن هذا النظام. تنتقل الالكترونات بسهولة من الكينون Q_A إلى الكينون Q_B الذي يمثل مكان ارتباط البلاستوكينون المؤكسد Plastoquinone أو (PQ) بالبروتين (D1) وذلك لأن كمون البلاستوكينون يساوي الصفر وهو بالتالي أكثر تقبلاً للالكترونات من Q_A . يتحول البلاستوكينون إلى الشكل المرجع (بلاستوهيدروكينون PQH_2) .

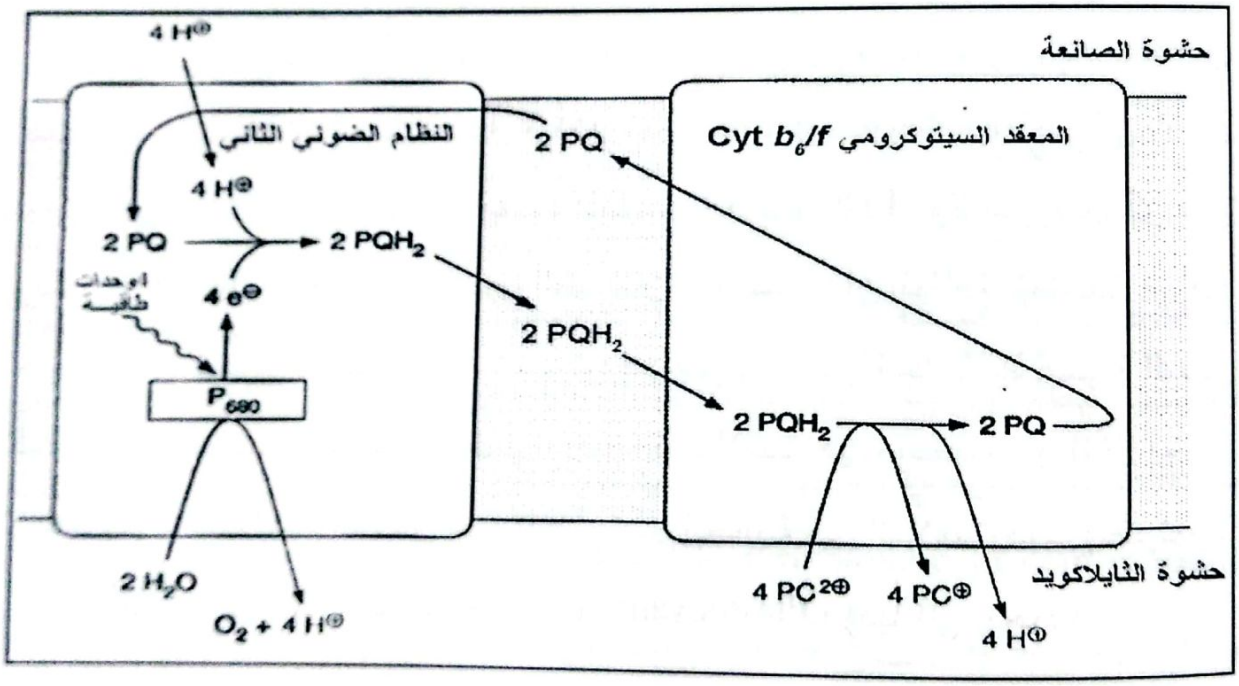
- يمثل البلاستوكينون Plastoquinone (PQ) حلقة هامة في عملية النقل الالكتروني فهو يُرجع بواسطة النظام الضوئي الثاني وتتم أكسدته بواسطة المستقبل الالكتروني التالي وهو المعقد السيتوكرومي *b6f* Cyt.

يتألف البلاستوكينون من حلقة كينونية تحمل زمرتي ميتيل جانبيتين وجذر أيزوبريني محب للدسم . ويقوم بعد أن يستقبل الالكترونات بأخذ شاردتي هيدروجين من حشوة الصانعة متحولاً إلى شكله المرجع الحر وهو البلاستوهيدروكينون PQH_2. ينفصل البلاستوهيدروكينون عن البروتين D1، ويسبح ضمن طبقتي الدسم للغشاء الثايلاكويدي ناقلاً الالكترونات والبروتونات التي يحملها إلى المعقد السيتوكرومي *b6f* Cyt. عند أكسدة البلاستوهيدروكينون تنتقل أيونات الهيدروجين المتحررة عبر المعقد السيتوكرومي إلى الوسط الداخلي للثايلاكويدات. يكون عدد جزيئات البلاستوكينون كبيراً ضمن الغشاء الثايلاكويدي، أي إنه يمكن أن يستقبل الالكترونات من أكثر من نظام ضوئي ثاني قبل أن يعطيها إلى المعقد السيتوكرومي، ومن النادر أن يتم في الحالة الطبيعية إشباع كامل جزيئات البلاستوكينون بالالكترونات، وإن حدث ذلك فإنه يؤدي إلى ازدياد معدلات الفلّورة اليخضورية.

Scanned with CamScanner



لقد تبين أنّه مع وصول طاقة التهييج الناجمة عن فعل أربع فوتونات إلى المركز التفاعلي (P680) ومع تحرير جزيئة من الأوكسجين، يجري تحرير أربعة بروتونات في حشوة الثايلاكويد وذلك أثناء أكسدة جزيئتين من البلاستوهيدروكينون بفعل المعقد السيتوكرومي Cyt *b6f* ، الشكل (56). تُضاف هذه البروتونات إلى البروتونات الناجمة عن شطر الماء، مما يؤدي إلى حدوث فرق في الكمون بين داخل وخارج الغشاء الثايلاكويدي الأمر الذي له أهميته في الفسفرة الضوئية وإنتاج الـ ATP، كما سنرى لاحقاً.



الشكل (56): النقل الالكتروني بين PSII و Cyt b6f المتلازم مع تحرير البروتونات

يترتب النظام الضوئي الثاني في المنطقة الحبيبية Gana من الأغشية الثايلاكويدية، وتنغمس جميع بروتيناته ضمن هذه الأغشية ما عدا بروتينات معقد تحرير الأوكسجين، الشكل (55).

Scanned with CamScanner

2- المعقد السيتوكرومي Cytochrom b/f :

توجد السيتوكرومات المساهمة في النقل الالكتروني الضوئي مرتبطة إلى وحدات بروتينية مشكلة معقدات بروتينية – سيتوكرومية ضمن الغشاء الثايلاكويدي. تشبه السيتوكرومات في تركيبها الكيميائي المعقد البورفيرني لجزيئة اليخضور ولكنها تحتوي في الوسط على أيون حديد بدلاً من أيون المغنزيوم، وتقوم بعملها التأكسدي – الارجاعي وبالتالي نقل الالكترونات عن طريق تحول أيون الحديد من حالة التكافؤ الثلاثي إلى حالة التكافؤ الثنائي أو العكس.

يختلف طيف الامتصاص لنفس السيتوكروم من الحالة المرجعة إلى الحالة المؤكسدة، وتبعاً لذلك يختلف أيضاً لون السيتوكروم. ويكون الطيف الامتصاصي في الحالة المرجعة منحرفاً باتجاه الأمواج الطويلة، إذ يستخدم في التمييز بين الأنواع المختلفة للسيتوكروم وترقيمها تبعاً لذلك.

صحيح أن السيتوكرومات تبدو ملوّنة كاليخضور والكاروتينويدات، ولكن الأمواج الضوئية الممتصة من قبلها لا تُعدّ فعالة في عملية التركيب الضوئي. إذ إنّ السيتوكرومات لا توجد ضمن معقد اقتناص الضوء LHC، ولا ترتبط بأي من المركزين التفاعليين ضمن النظامين الضوئيين، وبالتالي فإن الطاقة الممتصة عبرها تضيع سدىً. تبدو أهمية المعقد السيتوكرومي *b6f* Cyt جلية في عملية النقل الالكتروني الضوئي إذ يعمل على أكسدة البلاستوهيدروكينون PQH_2 آخذاً الالكترونات منه بسهولة، لأن كمونه أكثر إيجابية من البلاستوهيدروكينون، ويقوم بإعطائها إلى البلاستوسيانين Plastocyanin (PC) مؤدياً إلى إرجاعه.

يُعتقد حالياً أنّ المعقد السيتوكرومي *b6f* Cyt يحتوي على موقعين لارتباط البلاستوكينون به، أحدهما إلى جهة حشوة الصانعة والآخر إلى جهة حشوة الثايلاكويد . وتبعاً لذلك في أثناء تأرجح البلاستوكينون بين شكله المؤكسد والمرجع (PQ, PQH_2) يمكن له أن يمر بهذين الموقعين، وهذا ما يُسمى بالحلقة

Scanned with CamScanner

كيو Cycle Q، ويقوم بضخ عدد من البروتونات عبر المعقد السيتوكرومي تعادل ضعف ما يقوم بنقله فعلياً من الالكترونات إلى هذا المعقد خلال عملية النقل الالكتروني الضوئي.

يوجد المعقد السيتوكرومي Cyt *b6f* منغمساً في الغشاء الثايلاكويدي، الشكل (55)، ويتألف من عدد من الوحدات البروتينية وهي:

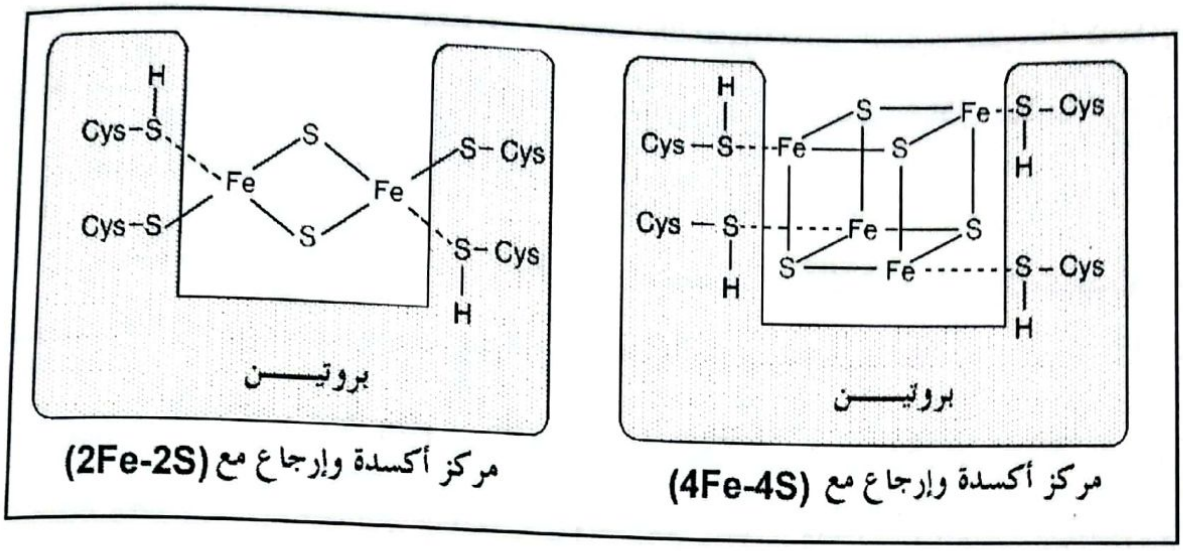
- السيتوكروم (ف) Cyt *f*: ويرتبط إلى الوحدة البروتينية الأكبر (33 كيلو دالتون)، وهو يمثل أحد أنواع السيتوكروم Cyt c وتحديداً السيتوكروم Cyt c555، أما تسميته بالحرف f فتأتي من التسمية اللاتينية للورقة النباتية frons وذلك لوجوده بكثرة ضمن الأوراق النباتية، نهاراً يوجد السيتوكروم (ف) Cyt *f* غالباً بالحالة المؤكسدة لأن النظام الضوئي الأول PSI يسحب الالكترونات بسرعة كبيرة منه عبر البلاستوسيانين قبل أن تصله من البلاستوكينون (PQ).

- السيتوكروم Cyt b_6: ويرتبط إلى الوحدة البروتينية المركزية للمعقد السيتوكرومي (23 كيلو دالتون)، وهو يمثل السيتوكروم Cyt b563 إذ يبدي طيفه الامتصاصي في الحالة المرجعة امتصاصاً أعظمياً عند الموجة 563 نانومتر.

- مركز الأكسدة والإرجاع : وهو يتألف في الغالب من ذرتي حديد وذرتي كبريت ترتبطان إلى وحدة بروتينية (20 كيلو دالتون) تترتب إلى الجهة الداخلية من الغشاء الثايلاكويدي. يسمى هذا المركز أيضاً ببروتين ريسكه الحديدي - الكبريتي Rieske iron-sulphur protein وذلك نسبة إلى مكتشفه. قد يحتوي بروتين ريسكه على أربع ذرات حديد وأربع ذرات كبريت، الشكل (57)، وفي كل الحالات فإنّه يقوم بعمله في النقل الالكتروني عن طريق تأرجح الحديد بين درجتي الأكسدة (3+ :2+).

- البروتين IV (17 كيلو دالتون)، وعدد من الوحدات البروتينية الصغيرة التي لاتزال مجهولة الوظيفة.

Scanned with CamScanner



الشكل (57): آلية ارتباط مركز الأكسدة والإرجاع ضمن بروتين ريسكه

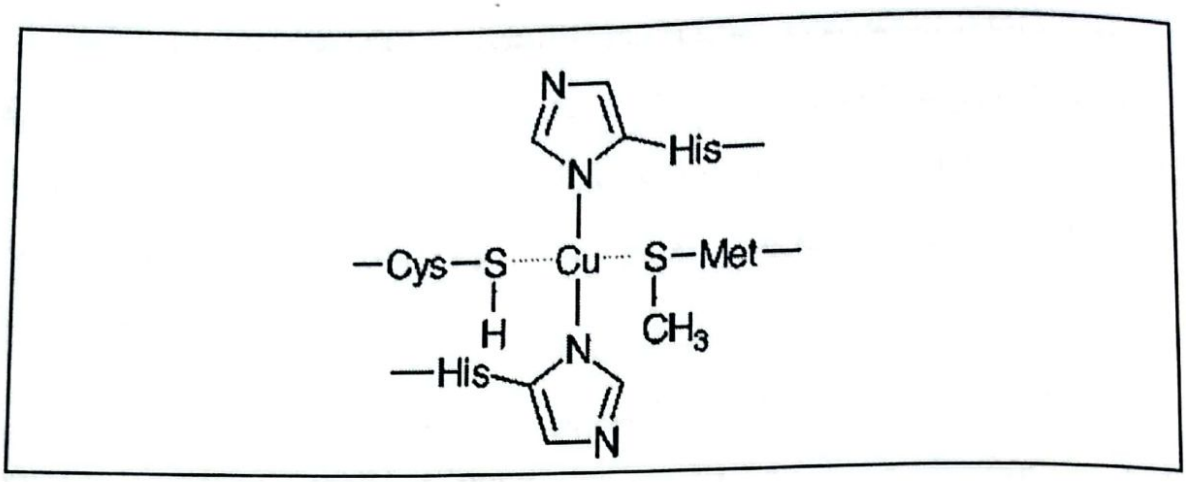
ناقل الكتروني حر يرتبط للوجه الداخلي للغشاء الثايلاكويدي

3- البلاستوسيانين Plastocyanin:

يقوم البلاستوسيانين Plastocyanin أو (PC) بتلقي الالكترونات من المعقد السيتوكرومي، إذ إنّ كمونه يماثل أو أكثر إيجابية بقليل من كمون هذا المعقد. انظر الجدول (2). ومن ثم ينتقل في حشوة الغشاء الثايلاكويدي حاملاً الألكترونات (الكترون في كل مرة) إلى المركز التفاعلي للنظام الضوئي الأول P700 ومتحولاً إلى الشكل المؤكسد، الذي لا يلبث أن ينتقل أيضاً ضمن حشوة الثايلاكويد عائداً للارتباط بالمعقد السيتوكرومي. ولذلك يُعدّ البلاستوسيانين صلة الوصل بين المعقد السيتوكرومي المترتب في المنطقة الحبيبية والنظام الضوئي الأول PSI المترتب في المنطقة بين الحبيبية من الغشاء الثايلاكويدي.

يُعدّ البلاستوسيانين ناقلاً الكترونياً قابلاً للانحلال في الماء، يرتبط إلى معقد بروتيني يبلغ وزنه حوالي (11 كيلو دالتون)، ويترتب على سطح الغشاء الثايلاكويدي إلى الجهة الداخلية منه. كما أن ارتباطه إلى هذا الغشاء يُعدّ ضعيفاً، إذ إنّه من الممكن أنّ ينفصل عنه بعد عملية تخريب خفيفة. يحتوي المركز الفعّال للبلاستوسيانين على أيون (شاردة) نحاس يتم ربطه بالسلسلة البروتينية بواسطة زمر مركابتونية (-SH)، الشكل (58).

لأنه إن لم يكن كذلك فإنه لا يستطيع



الشكل (58): بنية المركز الفعّال عند البلاستوسيانين

يكون عدد جزيئات هذا الناقل أعلى بقليل من عدد جزيئات كل من المعقد السيتوكرومي والمركز التفاعلي P700 بحوالي 3- 4 مرات في الغشاء الثايلاكويدي، بينما تكون منخفضة جداً قياساً لكمية اليخضور 4 /1000.

تستطيع البكتيريا الخضراء المزرقة وبعض أنواع الطحالب وحيدة الخلية كالأوغلينا *Euglena sp.* الاستعاضة عن البلاستوسيانين بأحد أنواع السيتوكروم (سي) (Cyt c_{553}). من المعتقد أنّ غياب البلاستوسيانين عند هذه الكائنات سببه غياب النحاس بالشكل المناسب من الوسط أثناء تطور هذه المتعضيات.

ب - التفاعل الضوئي الأول:

ويشارك فيه النظام الضوئي الأول Photosystem I (PSI) و مركب النيكوتين أميد ثنائي النيكليوتيد المفسفر NADP.

1- النظام الضوئي الأول:

يتشابه الترتيب البنيوي للنظام الضوئي الأول (PS I) مع الترتيب البنيوي للنظام الضوئي الثاني (PS II)، إذ يتألف من عدد من الوحدات البروتينية (حوالي 11 وحدة) متفاوتة الحجم التي يرتبط إليها مركز تفاعلي P700 (زوج من جزيئات اليخضور a)، ونواقل الكترونية، وجزيئات صبغية تشكل معقداً لاقتناص الضوء LHCI . يُشار إلى الوحدات البروتينية في هذا النظام بالأحرف (A ، B ، C، D،..)

Scanned with CamScanner

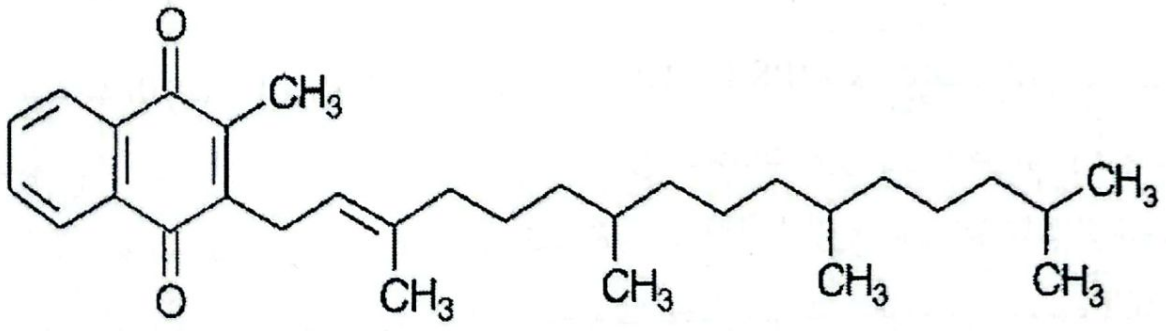
- يُعدّ المركز التفاعلي P700 مركباً مؤكسداً ذو كمون موجب (800+ ميلي فولت)، أي أن لديه قابلية قوية لاستقبال الالكترونات. وبالتالي فإن انتقال الالكترونات من هذا المركز إلى مركب الفريدوكسين (Fd) Ferrodoxin ذي الخاصية الارجاعية القوية (120- ميلي فولت)عبر مجموعة من النواقل الوسيطة يُعدّ أمراً غير ممكن الحدوث تلقائياً.

عند وصول طاقة التهيّج عبر معقد اقتناص الضوء LHCI إلى المركز التفاعلي P700 تصبح هذه الصبغة مهيّجةً $P700^*$ وذات درجة إرجاعية مرتفعة (1200- ميلي فولت)، عندها تقوم بإعطاء أحد الكتروناتها إلى المستقبل الالكتروني المجاور (A_0)، وتستقبل الالكترونات من المانح الالكتروني الذي قبلها (PC).

وهنا تتضح مرة أخرى أهمية المركز التفاعلي ضمن النظام الضوئي في دفع الالكترونات بعكس سلّم التراكيز والاستمرارية في عملية النقل الالكتروني.

- يمثل (A_0) جزيئة يخضور تقوم بدور ناقل الكتروني، ويرتبط إلى الوحدتين البروتينيتين (A, B). يقوم (A_0) بنقل الالكترون الواصل إليه إلى الناقل الالكتروني التالي وهو الفيللوكينون Phyllochinone (Q)، الشكل (55) .

- يحمل الفيللوكينون (Q) جذراً فيتيلياً كما في جزيئة اليخضور، ويشبه في وظيفته الكينون (Q_A) في النظام الضوئي الثاني PS II. يرتبط الفيللوكينون إلى الوحدتين البروتينيتين (A, B) في قلب النظام الضوئي الأول، ويقوم بنقل الالكترون إلى مركب (F_x) .



الفيللوكينون (Q)

Scanned with CamScanner

- يمثل الناقل (F_x) مركز أكسدة وإرجاع يتألف من أربع ذرات من الحديد وأربع ذرات من الكبريت، ويرتبط إلى الوحدتين البروتينيتين (A, B)، ويقوم بنقل الالكترون الواصل إليه إلى مركبي (F_B، F_A).

- تمثل (F_B، F_A) مركزي أكسدة وإرجاع حديدية- كبريتية، يرتبطان إلى الوحدة البروتينية C، ويقومان بإيصال الالكترون إلى مركب الفريدوكسين (Fd).

- يتمتع الفريدوكسين Ferrodoxin (Fd) بكمون أكثر إيجابية من كمون المركبين F_B، F_A، الأمر الذي يجعله قادراً على استقبال الالكترونات منهما مؤدياً إلى أكسدتهما.

يرتبط الفريدوكسين إلى الوحدتين البروتينيتين D، E إلى الجهة الخارجية من الغشاء الثايلاكويدي (جهة حشوة الصانعة)، وهو يمثل جزيئاً بروتينياً صغيراً (11كيلو دالتون) قابلاً للانحلال في الماء، يحمل مركز أكسدة وإرجاع مؤلف من ذرتي حديد وذرتي كبريت.

يبلغ الوزن الجزيئي للوحدتين البروتينيتين (A، B) حوالي 82 كليو دالتون لكل وحدة، و تشكلان قلب هذا النظام (كما في D1، D2 عند النظام الضوئي الثاني)، وتقومان بوظيفتين رئيسيتين إذ تحملان صبغات ضوئية (حوالي 100 جزيئة يخضور) وتربطان أيضاً عدداً من النواقل الالكترونية (A_0، Q، Fx) إلى هذا النظام، فهما تشكلان قلب النظام، وفي الوقت نفسه جزءاً من معقدات اقتناص الضوء بهذا النظام LHC I، الشكل (55). وهذا ما نجده عن LHC II

لقد جرى من خلال ما تقدم الإشارة إلى دور أهم الوحدات البروتينية في النظام الضوئي الأول، إنما لم يتم التعرض إلى الوحدة البروتينية F التي تمثل مكاناً لارتباط البلاستوسيانين إلى هذا النظام في جهة حشوة الثايلاكويد.

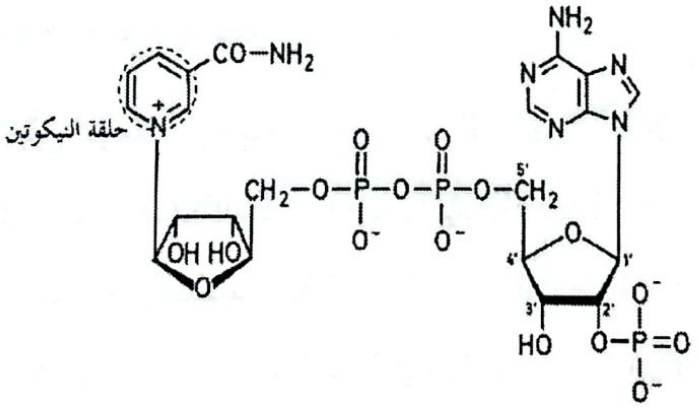
Scanned with CamScanner

2- النيكوتين أميد أدينين ثنائي النيكليوتيد المفسفر NADP:

يتمتع مركب النيكوتين أميد أدينين ثنائي النيكليوتيد – المفسفر (NADP) بكمون سالب (100- ميلي فولت)، و يشكل المستقبل النهائي للالكترونات والمركب الأكثر ثباتاً في نهاية عملية النقل الالكتروني الضوئي.

يشكل مركب الـ (NADP) صلة الوصل بين عمليات النقل الالكتروني في الأغشية الثايلاكويدية وتفاعلات تثبيت وإرجاع CO_2 في حشوة الصانعة الخضراء، إذ يلعب دوراً هاماً من خلال تقديم أيونات الهيدروجين أثناء دوران حلقة كالفن.

يكون الـ (NADP) على شكل ضميمة انزيمية لانزيم فريدوكسين -NADP- ريدوكتاز (FNR) Ferredoxin- NADP-reductase، ويقوم باستقبال الالكترونات وأيونات الهيدروجين بواسطة حلقة حمض النيكوتين أميد ضمن تركيبه الكيميائي.



$NADP^+$

تنظيم توزيع الوحدات الطاقية بين نظامي التركيب الضوئي:

لكي يبقى النقل الالكتروني متتابعاً في نظامي التركيب الضوئي الثاني ثم الأول، فإن ذلك يتطلب أن تتوزع طاقة التهييج الممتصة بين النظامين بشكل متعادل.

لقد بيّنا سابقاً أن الطاقة الضوئية الممتصة تنتقل بين الجزيئات الصبغية المتجاورة من جزيئة لأخرى على أن يكون المستوى الطاقي للجزيئة المستقبلة أقل (طول موجتها أكبر) منه للجزيئة المانحة. بما أن جزيئات اليخضور في المركز التفاعلي للنظام

Scanned with CamScanner

الضوئي الأول (P700) هي الأخفض طاقياً، فهذا يعني أنه يمكن نظرياً للطاقة الواصلة إلى المركز التفاعلي للنظام الضوئي الثاني (P680) أن تتسرب وتتابع طريقها إلى (P700) دون أن يستفيد منها (P680) شيئاً. وهنا تتبين ضرورة تنظيم توزيع الطاقة بين النظامين على نحوٍ متعادل. يلعب في هذا السياق الترتيب الفراغي لكلا النظامين في الأغشية الثايلاكويدية دوراً محورياً في عملية التنظيم هذه، إذ يوجد النظام الضوئي الأول PS I ومعقدات الأتيباز ATP-ase . كما مر معنا سابقاً . في المناطق بين الحبيبية وفي محيط المناطق الحبيبية (الجرانا) للأغشية الثايلاكويدية، يتضح لنا الآن أهمية وجود كل من PS I وATP-ase في هذه المناطق إذ يكونان على تماس مباشر مع حشوة الصانعة، الأمر الذي يسهّل وصول كل من NADP و ADP إليهما في نهاية عملية النقل الالكتروني الضوئي.

وبالمقابل يوجد النظام الضوئي الثاني PS II و المعقد السيتوكرومي Cyt *b6/f* عميقاً في المناطق الحبيبية (الجرانا: الثايلاكويدات المتكدّسة) . وهكذا بسبب الانفصال الفراغي لا يمكن تحت الظروف الطبيعية للطاقة الواصلة إلى المركز التفاعلي للنظام الضوئي الثاني أن تغادره إلى المركز التفاعلي للنظام الضوئي الأول. تنتظم معقدات اقتناص الضوء (LHC) لكل نظام عادة إلى جواره، إلا أنها تتمتع بقابلية التحرك الأفقي في الغشاء الثايلاكويدي بما يحقق إتمام وظيفة هذا الغشاء.

لقد تبين بالمقابل في حالات خاصة عندما تصل طاقة تهييج مرتفعة إلى النظام الضوئي الثاني (PS II) عبر معقدات اقتناص الضوء الخاصة به (LHC II) فإن ذلك يؤدي إلى إرجاع معظم أو جميع جزيئات البلاستوكينون التي ستتكدس على هيئة بلاستوهيدروكينون (PQH_2) على نحوٍ يفوق القدرة أو السرعة التي يعمل بها النظام الضوئي الأول على أكسدتها عبر المعقد السيتوكرومي Cyt *b6/f* . لقد لوحظ حديثاً أنه يجري تحت هذه الظروف تنشيط أنزيم كينازي - بروتيني يقوم بفسفرة زمر الهيدروكسيل الطرفية لبروتينات معقدات اقتناص الضوء (LHC II) التي تربط هذه المعقدات بالنظام الضوئي الثاني، وبنتيجة ذلك تنفصل LHC II عن PS II وتنتقل ضمن طبقتي الدسم للغشاء الثايلاكويدي باتجاه النظام الضوئي الأول

Scanned with CamScanner

(PS I)، لترتبط هناك إلى الوحدة البروتينية (H) لهذا النظام، ولتقوم بإيصال طاقة التهييج الإضافية التي تحملها إلى PS I.

عند انتقال الالكترونات وانخفاض نسبة البلاستوهيدروكينون (PQH_2) يعمل انزيم فوسفاتازي - بروتيني بشكل عكسي، الأمر الذي يجعل معقدات اقتناص الضوء للنظام الضوئي الثاني قادرة على العودة والارتباط بهذا النظام كما كانت في السابق تحت الظروف الطبيعية.

تجعل هذه الآلية النباتات قادرة على الاستفادة من الطاقة الضوئية الممتصة عبر معقدات اقتناص الضوء وتوزيعها بشكل متناسب بين نظامي التركيب الضوئي.

أشكال النقل الالكتروني الضوئي

يمكن أن تجري في الصانعة الخضراء ثلاثة أنماط من النقل الالكتروني الضوئي وذلك وفقاً للظروف البيئية التي تحيط بالنبات:

1- النقل الالكتروني اللادائري (الخطي):

يُعدّ النقل الالكتروني اللادائري Noncyclic electron transport النمط السائد والمسار الرئيس للالكترونات ضمن الصانعات الخضراء. إذ يجري كما مرّ معنا بمشاركة النظامين الضوئيين الثاني ثم الأول، فتنتقل الالكترونات من الماء عبر مجموعة من النواقل الالكترونية حتى تصل إلى مركب NADP وتقود إلى إرجاعه أي تشكل $NADPH+H^+$ ، الشكل (55). يترافق هذا النقل مع إطلاق للأوكسجين وتشكل $NADPH+H^+$ وإنتاج للطاقة على شكل ATP.

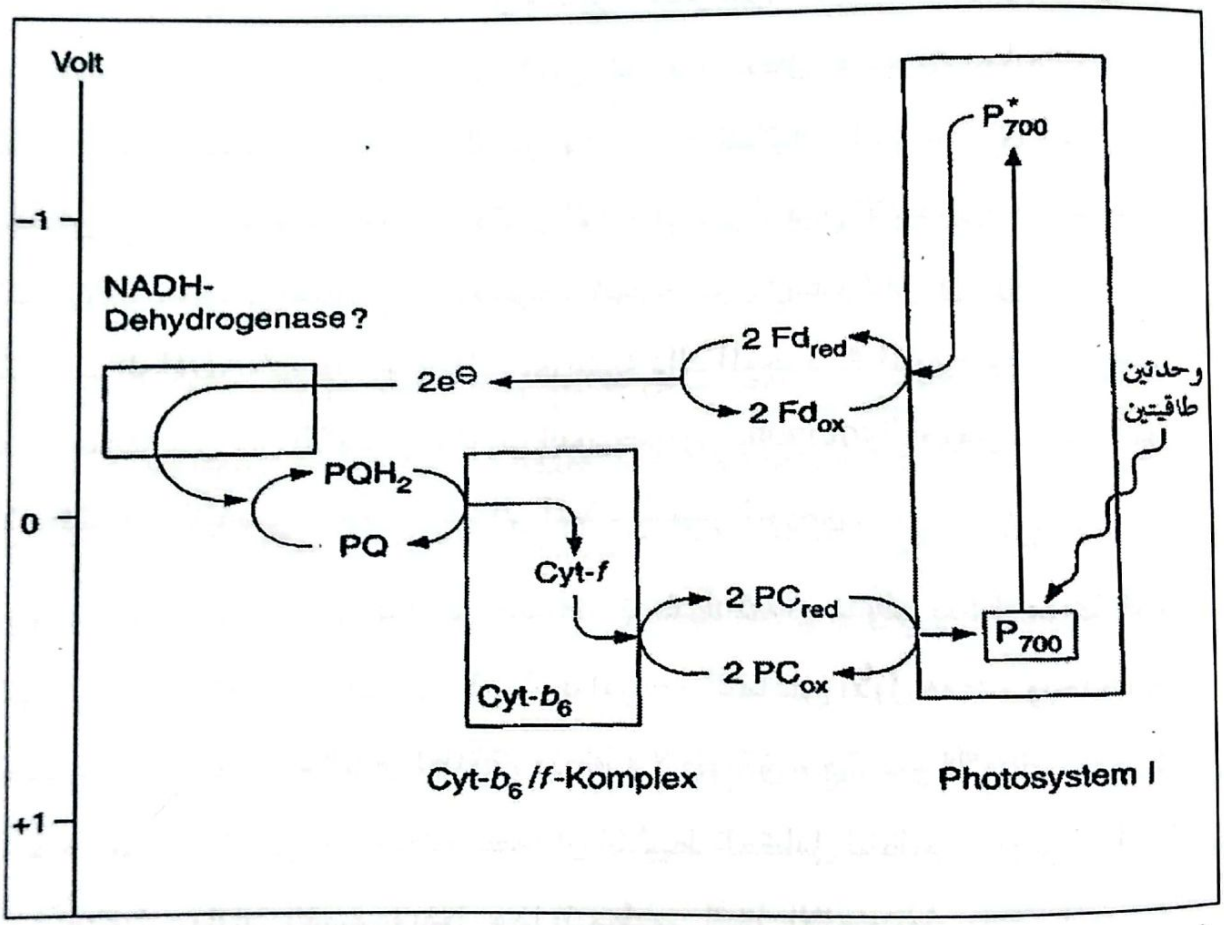
2-النقل الالكتروني الدائري :

تصل الالكترونات عبر مسار النقل الدائري Cyclic electron transport إلى الفريدوكسين (Fd) قادمة من المركز التفاعلي المهيّج للنظام الضوئي الأول (P700*)، ولكنها لا تنتقل إلى مركب NADP كما هو مألوف، بل إنها تسلك مسلكاً آخر عائدة إلى المعقد السيتوكرومي *Cyt b6f* ومنه إلى البلاستوسيانين، ثم المركز التفاعلي P700 ثانية، وهكذا، الشكل (59). وبذلك فإن الالكترونات

Scanned with CamScanner

تدور ضمن النظام الضوئي الأول PSI بشكل مترافق مع ضخ المزيد من أيونات الهيدروجين داخل حشوة الثايلاكويد (من PQH2 وعبر Cyt *b6/f*)، الأمر الذي له أهميته الكبيرة في إنتاج المزيد من جزيئات الـ ATP.

يحدث النقل الالكتروني الدائري بشكل كبير في صانعات خلايا غمد الحزمة لأوراق النباتات رباعية الكربون C4-Plants كالذرة . كما سنرى لاحقاً، إذ يكون عدد جزيئات النظام الضوئي الأول أكبر بكثير من عدد جزيئات النظام الضوئي الثاني.



الشكل (59): مخطط النقل الالكتروني الدائري

يُعتقد أن حالة الأكسدة والإرجاع للـ NADP هي التي تتحكم في جريان النقل الالكتروني الدائري، فعندما تتراكم جزيئات الشكل المرجع $NADPH+H^+$. مما يعني إشباع جزيئات الـNADP بالالكترونات . فإن ذلك يحرض الالكترونات الجديدة الواصلة إلى الفريدوكسين على دخول مسار النقل الالكتروني الدائري،

Scanned with CamScanner

والعكس صحيح. إذاً يمكن القول أن النقل الالكتروني الدائري يفيد في تنظيم إنتاج كل من $NADPH+H^+$ و ATP بشكل يتلاءم مع حاجة الصانعة لكل منهما.

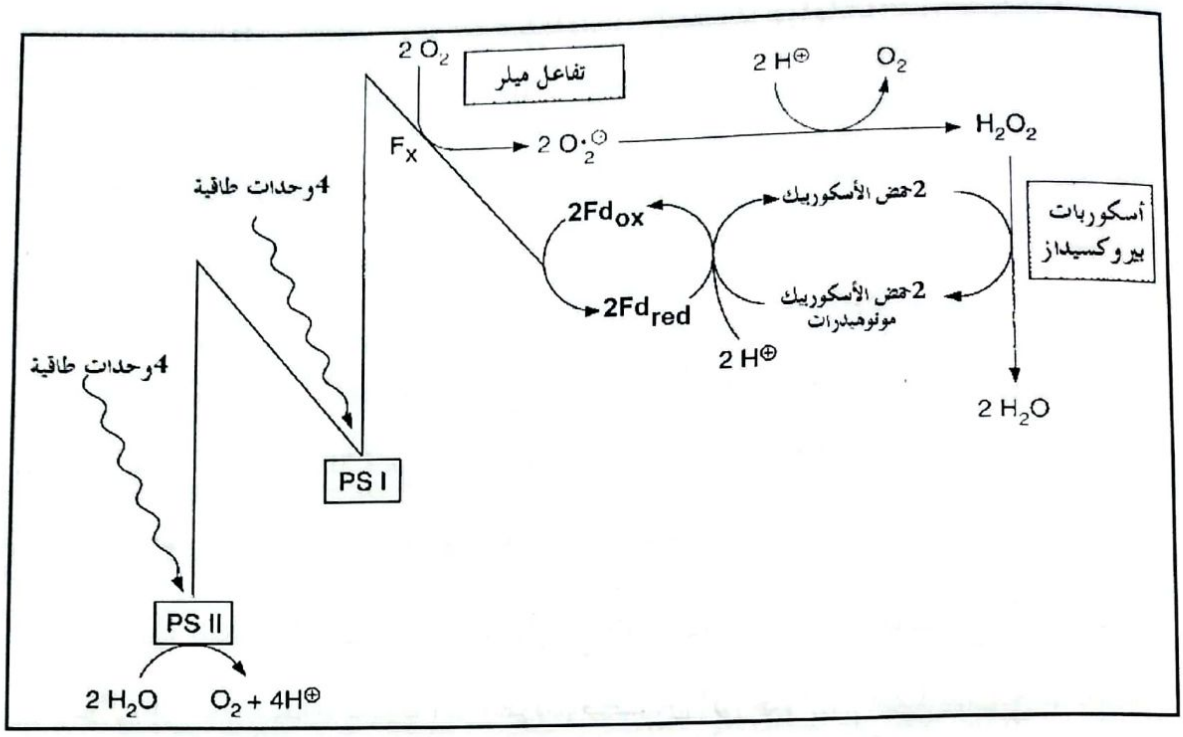
على الرغم من الدراسات المكثّفة لا يزال مسار النقل الالكتروني الدائري غير واضح تماماً. لقد وجد الباحثون وبشكل يدعو للدهشة وحدات أنزيم الـ NADH ـ ديهيدروجيناز ضمن الأغشية الثايلاكويدية للصانعات الخضراء، ومن المعروف أن هذا الأنزيم هو أنزيم ميتوكوندري يساهم بشكل فعال في السلسلة التنفسية، ولا تزال وظيفته في الصانعات الخضراء تثير أكثر من علامة استفهام. لقد بيّنت دراسات أخرى على أن جزيئات هذا الأنزيم توجد بشكل كبير في صانعات خلايا غمد الحزمة للنباتات رباعية الكربون، هذه النباتات التي يجري فيها نقل الكتروني دائري نشط. ومن هنا كان الاعتقاد بأن انتقال الالكترونات في مسار النقل الالكتروني الدائري من الفريدوكسين يجري عن طريق مرورها بأحد أنزيمات الـ NADH ـ ديهيدروجيناز الذي يشبه ذاك الموجود في الميتوكوندريا والذي يعمل هناك على نقل الالكترونات إلى اليوبيكينون Ubiquinone ضمن سلسلة النقل الالكتروني التنفسي، ثم بعد ذلك إلى المعقد السيتوكرومي.

يظهر النقل الالكتروني الدائري جلياً عند تسليط شعاع ضوئي بطول موجة 700 نانومتر على خلاصة الصانعات، إذ ينشط المركز التفاعلي الأول فقط، ويحدث نقل الكتروني مترافق مع إنتاج الطاقة، ولكنه لا يترافق مع تحرر للأوكسجين لأن النظام الضوئي الثاني لم ينشط، كما أن التثبيط الكامل للنظام الضوئي الثاني لا يمنع حدوث عمليات الفسفرة بفعل هذا النمط من النقل الالكتروني.

3- النقل الالكتروني اللادائري الكاذب:

يجري النقل الالكتروني اللادائري الكاذب Pseudo noncyclic electron transport بمشاركة النظامين الضوئيين الثاني ثم الأول كما هو الحال عند النقل الالكتروني اللادائري، الشكل (60).

Scanned with CamScanner



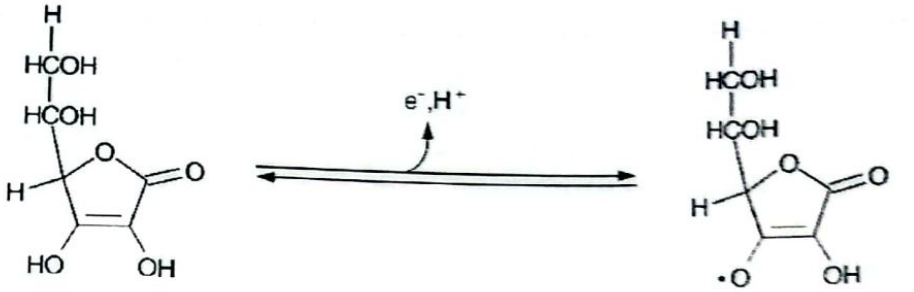
الشكل(60): النقل الالكتروني اللادائري الكاذب (حلقة ميلر- حمض الأسكوربيك)

تسلك الالكترونات مسار هذا النقل عندما يكون الفريدوكسين (Fd) مرجعاً بشكل شديد إذ لا يمكنه استقبال الالكترونات التي تنعطف عندئذ من مركز الأكسدة والإرجاع (Fx) لتتفاعل مع الأوكسجين الجزيئي معطية الماء الأوكسجيني، وهذا مايُسمى بتفاعل ميلر Mehler-reaction نسبة إلى مكتشفه.

$$2e^- + 2O_2 \rightarrow 2O_2^- \quad ، \quad 2O_2^- + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$$

بما أن الماء الأوكسجيني من المؤكسدات القوية لذا تحاول الصانعة التخلص منه، إذ يجري تفكيكه إلى الماء وذلك بوجود حمض الأسكوربيك Ascorbic acid وبواسطة أنزيم الأسكوربات بيروكسيداز Ascorbate-Peroxidase. وبنتيجة التفاعل يتأكسد حمض الأسكوربيك إلى حمض الأسكوربيك مونوهيدرات Ascorbic acid monohydrate الذي يمكن له أن يتحول إلى حمض الأسكوربيك ثانية آخذاً الالكترونات من الفريدوكسين المرجع، كما هو مبين :

Scanned with CamScanner



حمض الأسكوربيك حمض الأسكوربيك مونوهيدرات

يُشار إلى هذا النقل الالكتروني الذي يؤدي إلى انتقال الالكترونات من الماء إلى الماء مرة أخرى أيضاً بحلقة ميلر ـ حمض الأسكوربيك Mehler-Ascorbic acid-Cycle، وتتجلى فائدة هذا النقل في نقطتين أساسيتين:

- يعمل هذا النقل على تبديد طاقة التهييج الفائضة في النظام الضوئي الأول التي أدت إلى إرجاع شديد لجزيئات الفريدوكسين إلى حرارة، مما يسمح بمتابعة سلسلة النقل الالكتروني وشطر جزيئات الماء في النظام الضوئي الثاني.

- يترافق هذا النقل مع ضخ لأيونات الهيدروجين من حشوة الصانعة باتجاه حشوة الثايلاكويد، الأمر الذي له أهميته في إنتاج الطاقة (ATP).

الفسفرة الضوئية Photophosphorylation

يقترن انتقال الالكترونات ضمن الأغشية الثايلاكويدية مع إنتاج للنواتيدات المرجعة $NADPH+H^+$ كما وجدنا. كما أن هذا النقل يقترن أيضاً مع إنتاج للطاقة على شكل الأدينوزين ثلاثي الفوسفات ATP من مركبات أدنى طاقياً (ADP + Pi) وتدعى هذه العملية بالفسفرة الضوئية Photophosphorylation.

تعتمد الفسفرة الضوئية في إنتاج الطاقة (ATP) على الطاقة الضوئية والنقل الالكتروني المحرّض بفعلها، وهي بذلك تختلف عن الفسفرة التأكسدية Oxidative phosphorylation التي تحدث في أثناء التنفس ضمن الميتوكوندريا، إذ يتم أكسدة المواد العضوية (السكريات غالباً) واستخدام الطاقة الناجمة عن ذلك في إنتاج المركبات الغنية بالطاقة على شكل ATP.

Scanned with CamScanner

النظرية الكيميائية الحلولية للفسفرة الضوئية :

لقد تم وضع هذه النظرية على يد العالم ميتشل Mitchell عام 1961 وذلك لتفسير آلية إنتاج الـ ATP عند الميتوكوندريا النباتية. اصطدمت نظرية ميتشل في البداية بكثير من المعارضة، إلا أنها أثبتت في السنوات اللاحقة صوابيتها وحصل ميتشل على جائزة نوبل للكيمياء عام 1978. أثبت العالم ياجن دورف Jagendorf بشكل تجريبي أن نظرية ميتشل الحلولية تصلح أيضاً لتفسير إنتاج الـ ATP في الصانعات الخضراء، إذ قام بإضافة كل من الـ ADP والفوسفات غير العضوي إلى معلق الثايلاكويدات فلاحظ أنها بدأت تقوم بإنتاج الـATP بعد فترة وجيزة من الزمن.

تقترن عملية النقل الالكتروني الضوئي - كما وجدنا - مع انتقال موجّه لأيونات الهيدروجين من حشوة الصانعة إلى حشوة الثايلاكويد، وذلك بفعل الناقل الالكتروني بلاستوكينون (PQ) وعبر المعقد السيتوكرومي Cyt b_6f الذي يضخ البروتونات نحو داخل الثايلاكويد. كما يعمل معقد تحرير الأوكسجين (OEC) تحت نفس الظروف على زيادة تركيز البروتونات في الوسط الداخلي للثايلاكويد بعد شطره لجزيئات الماء. وهكذا فإنه ينتج عن فعل هذا الأنزيم (OEC) وذاك المعقد (Cyt b_6f) زيادة في حموضة الوسط الداخلي للثايلاكويد (pH =5) مقارنة مع حشوة الصانعة(pH = 8). هذا يعني أن تركيز أيونات (شوارد) الهيدروجين يصبح إلى الجهة الداخلية للثايلاكويد أعلى من تركيزها إلى الجهة الخارجية منه بحوالي 1000مرة. الأمر الذي ينتج عنه تشكل فرق في الكمون بين طرفي الغشاء. يمثل هذا الفرق القوة المحرّكة للفسفرة الضوئية، ويشار إليه بقوة حركة البروتون Proton motive force أو اختصاراً (pmf) ووحدة القياس هنا هي الفولت. ويمكن التعبير عن هذه القوة رياضياً بالعلاقة التالية :

$$pmf = 2.3\frac{RT}{F}\Delta pH + \Delta\Psi$$

Scanned with CamScanner

إذ : pmf : القوة المحركة للبروتون. R : ثابت الغازات.

T : درجة الحرارة. F : ثابت فاراداي.

ΔpH : الفرق في درجة الـ pH على جانبي الغشاء.

$\Delta\psi$: فرق الكمون على جانبي الغشاء.

تبلغ قيمة الطاقة الناجمة عن فعل بروتون واحد حوالي (17 kj / mol)، وتبلغ كمية الطاقة اللازمة لإنتاج جزيئة ATP من الفوسفات (Pi) والـ ADP حوالي (30.5 kj / mol)، إلا أنّ هذا الرقم يبقى نظرياً ويتعلق من الناحية العملية بالعمليات الاستقلابية الجارية في حشوة الصانعات الخضراء والتي تؤثر كثيراً في تركيز كل من ADP، Pi، ATP في حشوة الصانعة . وبالتالي فإنّ هذا الرقم يتغير كثيراً، ويبلغ تجريبياً حوالي (48 kj/mol) لأجل إنتاج جزيئة واحدة من الـ ATP. وهكذا وتحت الظروف الطبيعية فإنّ الصانعة الخضراء تحتاج إلى الطاقة الناجمة عن فعل ثلاثة بروتونات لأجل إنتاج جزيئة ATP من الفوسفات والـADP.

تمثل معقدات الأتيباز ATP-ase المسماة أيضاً بعوامل الاقتران Coupling factor أو (CF)(اقتران تمرير البروتونات عبرها مع إنتاج الـ ATP) معقدات إنزيمية منغرسة في الأغشية الثايلاكويدية، وهي تعمل على إعادة تركيزات الهيدروجين إلى وضعها الأولي (تمريرها باتجاه حشوة الصانعة) مستفيدة من فرق الكمون الناتج في تشكيل جزيئات الـ ATP، الشكل (55).

لقد أكد العالم ياجن دورف عام 1966 تجريبياً صحة النظرية الكيميائية الحلولية في إنتاج الـATP. إذ وجد أنّ إحداث فرق في الكمون بين طرفي الغشاء الثايلاكويدي يقود حتى في الظلام إلى تشكيل جزيئات من الـ ATP عبر معقد الأتيباز. ولكي تحدث الفسفرة الضوئية على نحوٍ فعّال يشترط أن يكون الغشاء الثايلاكويدي غير نفوذ للبروتونات أي لا يسمح بتسرب أيونات الهيدروجين عشوائياً باتجاه حشوة الصانعة. كما يشترط أن يكون التجويف الداخلي للثايلاكويد مغلقاً.

Scanned with CamScanner

البنية الدقيقة لمعقدات الأتيباز ATP-ase :

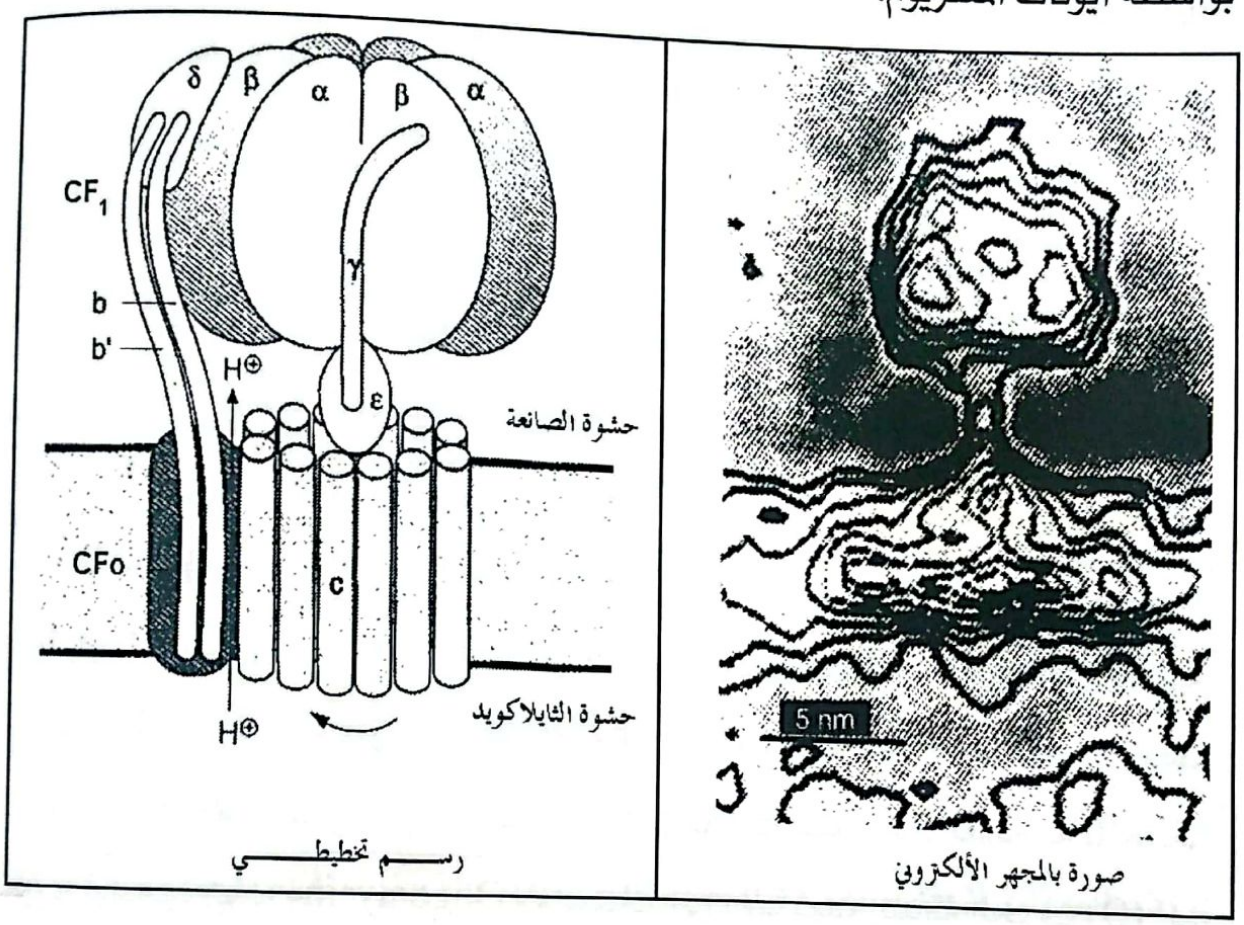
تنتشر معقدات إنتاج الـ ATP (معقدات ATP-ase) في الأغشية البكتيرية وأغشية الميتوكوندريا والأغشية الثايلاكويدية للصانعات الخضراء. مع تطور تقنيات المجهر الالكتروني تمكّن الباحثون من التعرف إلى بنية هذه المعقدات، إذ تبيّن أن كل منها يتألف من كتلتين بروتينيتين يُشار إليهما باسم عامل الارتباط المنخمص و عامل الارتباط البارز:

- **عامل الارتباط المنخمص Coupling factor o أو (CF_o)** : يوجد هذا المعقد منغمساً ضمن الغشاء الثايلاكويدي، ويخترقه من جهة لأخرى مشكلاً قناة تسمح بتدفق البروتونات عبرها إلى جهة حشوة الصانعة. يتألف هذا المعقد من أربع وحدات بروتينية، تتراوح أوزانها الجزيئية ما بين 8- 27 كيلو دالتون، ويُشار إليها بالأحرف (c_{12}، b'، b، a) . تتكرر الوحدة (c) حوالي 12 مرة في هذا العامل لتشكل اسطوانة تخترق الغشاء الثايلاكويدي من جهة لأخرى، بينما توجد الوحدات (a, b, b') إلى جانبها، وتكون الوحدتان (b, b')، على ارتباط مع الوحدة البروتينية (δ) من عامل الارتباط البارز (CF_1)، الشكل (61). يتثبط عمل وحدات هذا المعقد في الأغشية الميتوكوندرية، ويتوقف تدفق البروتونات عبره عند معالجته بالمضاد الحيوي أوليجومايسين Oligomycin، واستناداً إلى ذلك تمت إضافة الحرف (O) إلى اسم هذا المعقد البروتيني. ولكن تبين لاحقاً أن هذا المضاد الحيوي عديم التأثير على هذا المعقد عندما يكون موجوداً في الصانعات الخضراء أو في الأغشية البكتيرية، وعلى الرغم من ذلك جرى الاحتفاظ بنفس التسمية أو الرمز (CF_o).

- **عامل الارتباط البارز Coupling factor 1 أو (CF_1)**: يبرز هذا الجزء باتجاه حشوة الصانعة ويتألف من مجموعة من الوحدات البروتينية المتفاوتة جداً في أوزانها الجزيئية (مابين 15- 55 كيلو دالتون) والمتكررة أحياناً في أعدادها، لذا يُشار إليها بالأحرف والأرقام التالية: $\alpha_3, \beta_3, \gamma, \delta, \varepsilon$.

Scanned with CamScanner

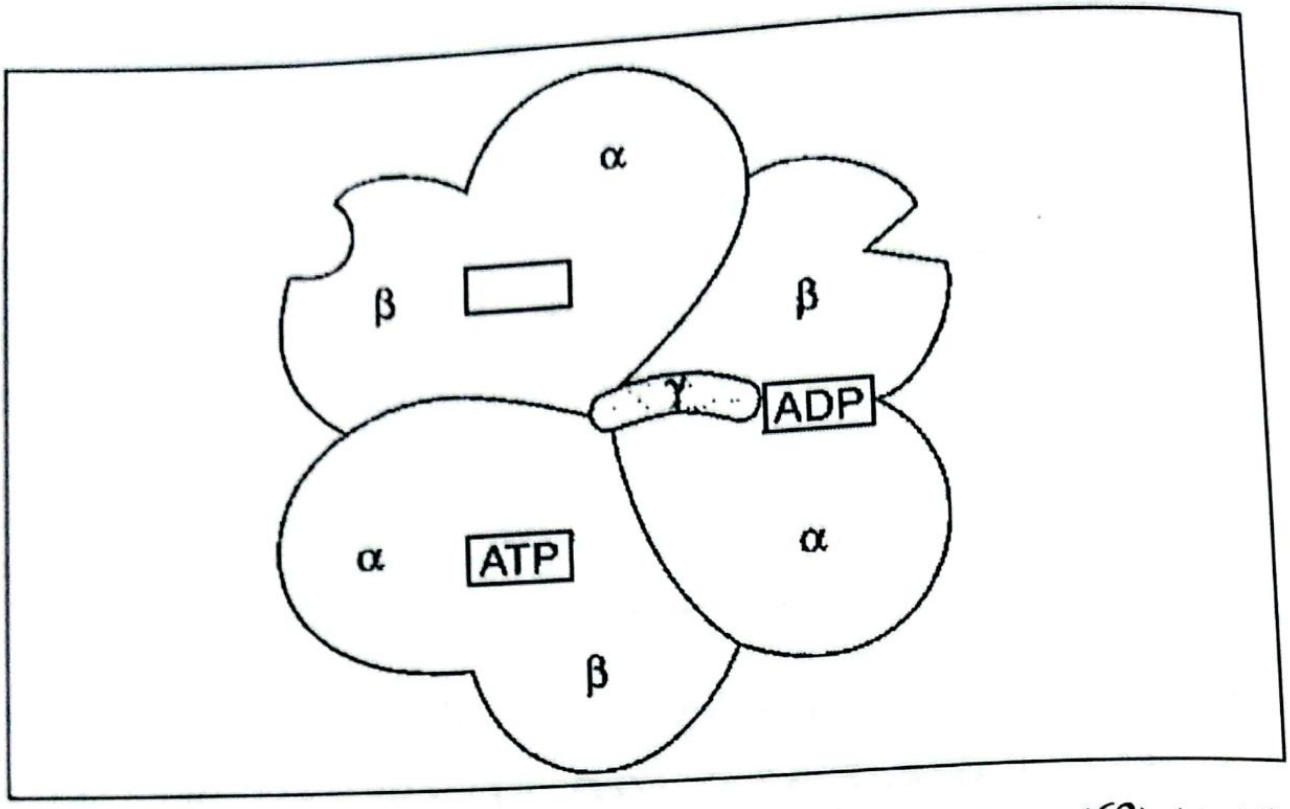
يبدو هذا العامل باستخدام المجهر الالكتروني على هيئة حبيبات دقيقة على سطح الأغشية الثايلاكويدية، ويمكن بسهولة أن تنفصل عن هذه الأغشية عند معالجتها بحمض البول أو ببعض المتمخلبات مثل الايتيل ثنائي الأمين رباعي الاستات (EDTA)، كما أنه من الممكن إعادة ارتباطها والتالي تنشيط الفسفرة الضوئية بواسطة أيونات المغنزيوم.



الشكل (61): البنية الدقيقة لمعقد الأتيباز ATP-ase

تعمل هذه الوحدات البروتينية على استغلال القوة المحركة للبروتون (pmf) في ربط الفوسفات اللاعضوي (P_i) إلى الأدينوزين ثنائي الفوسفات (ADP) لإنتاج جزيئات الـATP . لقد تبيّن في السنوات الأخيرة أن كل من ADP و (Pi) ترتبط إلى الوحدات β و α، وأن تكرار هذه الوحدات ثلاث مرات يُشير إلى وجود ثلاثة مواقع لارتباط كل من ADP و (Pi) على سطح هذا العامل . وتؤكد الصور الشعاعية أن كل وحدتين (α + β) تشكلان مجموعة متكاملة، تتكرر ثلاث مرات وفق ترتيب فراغي متناظر وتخترقها في المركز الوحدة البروتينية (γ)، الشكل (62).

Scanned with CamScanner



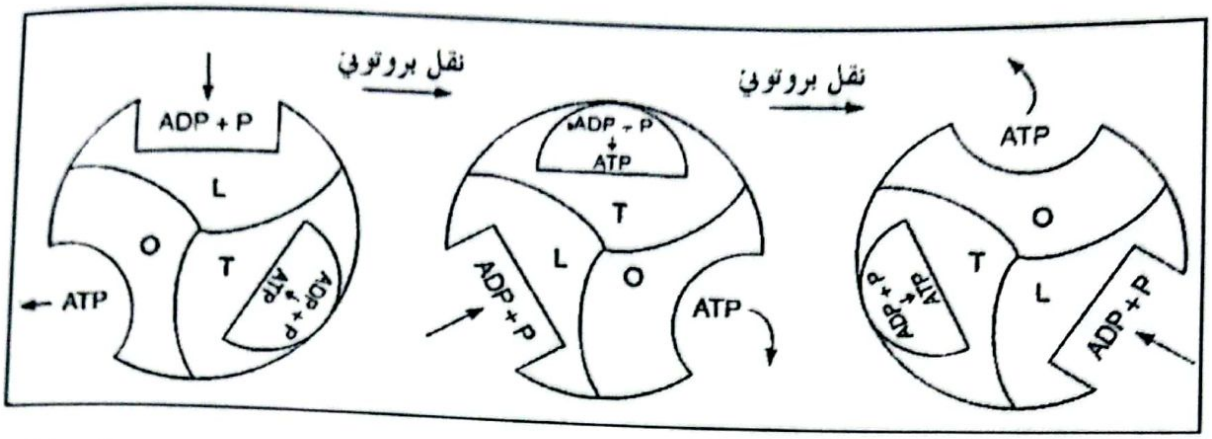
الشكل (62): رسم تخطيطي لطريقة ارتباط الوحدات (α + β)، (γ) إلى بعضها ضمن CF_1

مكانيكية إنتاج ATP عبر معقدات الأتيباز ATP-ase :

يجري في الوقت الراهن تفسير آلية إنتاج ATP بواسطة معقدات الأتيباز عن طريق نظرية الارتباط والتغيّر Binding-change theory التي وضع أسسها العالمان بوير Boyer و ولكر Walker اللذان حصلا - بعد أن أثبتت نظريتهما مصداقيتها - على جائزة نوبل للكيمياء عام 1997.

تُشير هذه النظرية إلى أنه يوجد على سطح الوحدات (β) لعامل الارتباط البارز CF_1 ثلاث مواقع ارتباط لـ ADP و Pi أو لـ ATP، ويتبدل الوضع الفراغي لهذه المواقع فيما بينها بشكل مستمر. يُشار إلى الموقع الأول بالحرف L (loose) إذ ترتبط إليه كل من جزيئات ADP والفوسفات بشكل ضعيف، ثم لا تلبث بنية هذا الموقع أن تتبدل وتتحول إلى نمط الارتباط الوثيق الذي يُشار إليه بالحرف T (tight) إذ يتم فيه تحويل ADP +P إلى جزيئات ATP التي ترتبط إليه بشكل قوي، ثم تتبدل بنية هذا الموقع إلى النمط المفتوح الذي يُشار إليه بالحرف O (open) لتتحرر منه جزيئات ATP الناتجة، الشكل (63).

Scanned with CamScanner



الشكل(63): تفسير إنتاج ATP من خلال نظرية الارتباط والتبدل الفراغي لمراكز الارتباط على الوحدة البروتينية (β) للعامل CF_1 ضمن معقد الأتيباز ATP-ase.

لقد أشار واضعا أسس نظرية الارتباط والتغيّر إلى أن التبدل في بنية مواقع الارتباط بين الحالات الثلاث $(L \to T, T \to O, O \to L)$ يحتاج إلى طاقة يجري الحصول عليها نتيجة مرور البروتونات عبر CFo ووصولها إلى الجهة الخارجية من الغشاء الثايلاكويدي جهة CF_1، أي هدم فرق الكمون المتولد بين داخل الغشاء وخارجه. لقد جاءت نتائج تحليل الصور الشعاعية لتؤكد صحة نظرية الارتباط والتغيّر عندما أظهرت وجود ثلاث مواقع للارتباط على سطح عامل الاقتران البارز CF_1. كما بيّنت نتائج التجارب اللاحقة أن الوحدة البروتينية المركزية(γ) تقوم بدور عجلة تعمل على التدوير الفراغي والتبديل بين الحالات الثلاث لمواقع الارتباط على سطح CF_1، وتبيّن أنّ سرعة دوران CF_1 لمعقدات الأتيباز الصانعية تبلغ حوالي 160 دورة في الثانية، إلا أنّه من غير الواضح تماماً كيف يعمل مرور البروتونات على تدوير هذا العامل.

تنظيم عمل معقدات الأتيباز ATP-ase :

بما أن تفاعل إنتاج ATP بدءاً من الفوسفات غير العضوي وADP هو تفاعل عكوس: $\Delta G^0 = -30,5 kj/mol$ $ADP + Pi \leftrightarrow ATP + H_2O$، فإنه من الممكن نظرياً لمعقدات الأتيباز أن تعمل بشكل عكسي على تفكيك ATP مما

Scanned with CamScanner

يسبب خسارة كبيرة للصانعة. لقد تبيّن أنّ للضوء دوراً كبيراً في تنظيم عمل هذه المعقدات في الصانعات الخضراء من خلال ما يلي:

لايمكن نهاراً لمعقدات الأتيباز أن تعمل بشكل عكسي على تفكيك ATP وذلك لأن تركيز البروتونات الناجمة عن النقل الالكتروني الضوئي سيكون في الوسط الداخلي للثايلاكويد أعلى منه بكثير في حشوة الصانعة، مما سيجعل البروتونات تتدفق دوماً عبر عامل الاقتران المنغمس CFo نحو الخارج بشكل مترافق مع تدوير الوحدات البروتينية (β) ومراكز الارتباط الموجودة على سطحها باتجاه تصنيع ATP.

ولكي لا تعمل معقدات الأتيباز ليلاً بشكل عكسي على تفكيك ATP تُغلق مراكز ارتباط ADP أو ATP على الوحدات (β) وتتوقف مع غياب الضوء كلياً عن العمل وفق آلية لا تزال تفاصيلها غير واضحة تماماً، وبالتالي لا يتفكك ATP.

الاستهلاك الكوانتي في التفاعلات الضوئية

وهو يمثل عدد الوحدات الطاقية الضوئية (الفوتونات) المستهلكة في عملية النقل الالكتروني الضوئي وذلك لإنتاج جزيئة واحدة من الأوكسجين (O_2). كان قد مرّ معنا أن تحرير جزيئة أوكسجين يستوجب انشطار جزيئتي ماء وانتقال أربع الكترونات ضمن سلسلة النواقل الالكترونية حتى مركب NADP. لو نظرنا إلى النظامين الضوئيين ضمن السلسلة، الشكل (55) لعلمنا أنّ كل الكترون يحتاج إلى وحدتين طاقيتين (2 فوتون أو 2 كوانتا) : مرة لفوتون بطول موجي 680 نانومتر (مركز النظام الثاني) ومرة أخرى لفوتون بطول موجي 700 نانومتر (مركز النظام الأول) حتى يصل نهاية السلسلة، وبالتالي فإننا نحتاج نظرياً من أجل انتقال الالكترونات الأربع إلى ثماني فوتونات (8 كوانتا)، أو بعبارة أخرى إلى ثماني وحدات طاقية من أجل إنتاج جزيئة أوكسجين واحدة.

Scanned with CamScanner

لقد أمكن تحديد الاستهلاك الكوانتي تجريبياً، إذ تمّ عزل الصانعات الخضراء من الأوراق النباتية تجنباً لتأثير التفاعلات الخلوية الأخرى على هذا الاستهلاك، فكانت قيم القياس تتراوح بين 8- 12 فوتون لكل جزيئة O_2 منطلقة.

يقود الاستهلاك الكوانتي إلى إيصال الالكترونات إلى NADP وإرجاع جزيئتين منه، وأيضاً إنتاج ثلاث جزيئات ATP، وفق المعادلة التالية التي تمثل محصلة التفاعلات الضوئية:

$$2NADP + 2H_2O + 3ADP + 3Pi \xrightarrow{\text{ضوء (8-12 فوتون)}} 2(NADPH + H^+) + 3ATP + O_2$$

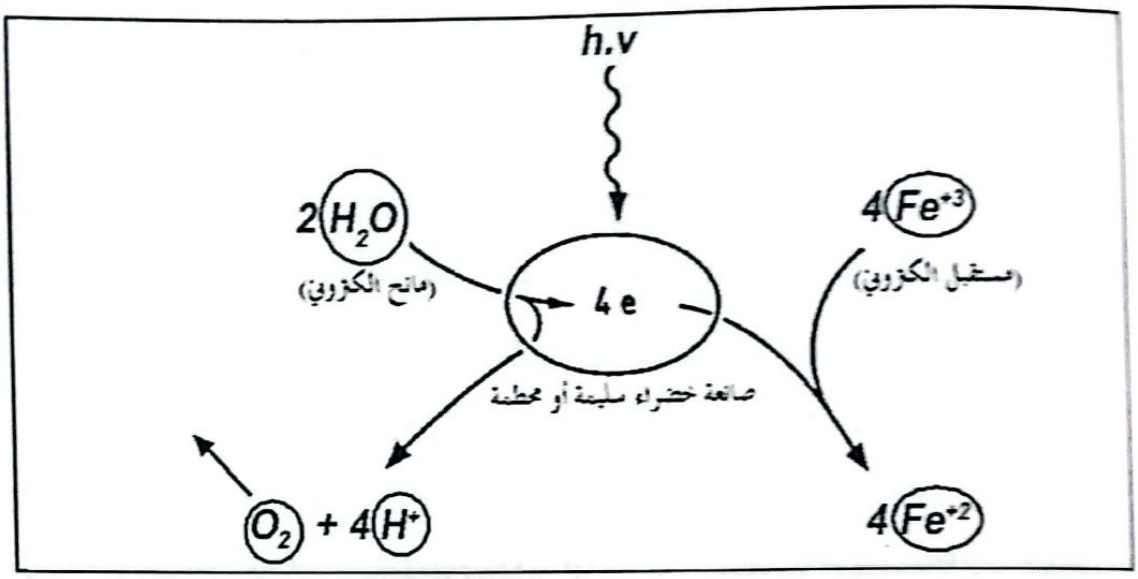
تفاعل هيل Hill reaction

أثبت العالمان هيل وسكاريسبريك Hill and Scarisbrick عام 1940 أنّ الصانعات الخضراء السليمة أو المحطمة جزئياً والمعرضة للنور تستطيع إطلاق الأوكسجين عند توفر مستقبلات الكترونية لافيزيولوجية في الوسط كمركبات الحديد الثلاثي، حتى ولو كان غاز CO_2 معدوماً تماماً من الوسط.

حصل هذان العالمان على الصانعات الخضراء أو أجزائها عن طريق سحق الأوراق النباتية الغضة في محلول سكري موقي، ثم قاما بترشيح المزيج عبر القطن الزجاجي للحصول على معلق للصانعات أو أجزائها (ثايلاكويدات). قاما بعد ذلك بتعريض المعلّق للضوء بوجود مستقبل الكتروني لافيزيولوجي في وسط خالٍ تماماً من الأوكسجين (كي لايتأكسد المستقبل الالكتروني اللافيزيولوجي بعد استقباله للالكترونات، ولكي يتم التأكيد أن الأوكسجين الذي سيتحرر سيكون ناجماً عن شطر الماء وحدوث نقل الكتروني ضوئي)، فلاحظا إرجاع المستقبل الالكتروني وتبدل لونه، مما يؤكد وجود نقل الكتروني.

لقد وجد هيل Hill أنّ مركبات الحديد الثلاثي كأوكزالات الحديد وكرومات الحديد يمكن أن تُستخدم كمستقبلات الكترونية، إذ تتلقى الالكترونات الناجمة عن انشطار الماء والمارة عبر بعض أو كامل النواقل

الالكترونية متحولة في النهاية إلى مركبات الحديد الثنائي، وتترافق العملية مع تحرير الأوكسجين، الشكل (64). كما لوحظ أيضاً أنه عند نفاذ الحديد الثلاثي أو زوال الضوء فإن العملية تتوقف تماماً.



الشكل (64): تمثيل تخطيطي لتفاعل هيل

لقد تم فيما بعد تأكيد حقيقة تفاعل هيل وتطويره، على نحوٍ أمكن أيضاً إجراؤه على الأغشية الثايلاكويدية المعزولة من الصانعات الخضراء. كما أخذ هذا التفاعل يكتسب أهمية خاصة في أبحاث التركيب الضوئي، وخصوصاً تلك المتعلقة بالنقل الالكتروني في الصانعات الخضراء أو بشكل أدق ضمن ثايلاكويداتها.

يشكل المركب الفيزيولوجي NADP المستقبل النهائي للالكترونات في عملية النقل الالكتروني إذ يجري في الحالة الطبيعية التفاعل التالي :

$$2NADP + 2H_2O \xrightarrow[\text{بخضور}]{\text{ضوء}} 2[NADPH+H^+] + O_2$$

توجد مركبات لافيزيولوجية أخرى يمكن لها أن تقوم بدور المستقبل الالكتروني، وتمنع وصول الالكترونات إلى مركب NADP وعلى الخصوص مركب دي كلوروفينول اندو فينول (DCPIP) Dichlorphenol-indophenol،

Scanned with CamScanner

الذي يكون أزرقاً في الحالة المؤكسدة ولا يلبث أن يتحول تدريجياً إلى مركب عديم اللون مع تلقيه للالكترونات وإرجاعه. وقد لقيت مركبات السيانيد أيضاً تطبيقات عملية واسعة وخاصة مركب سيانات البوتاسيوم الحديدية (فروسيانات البوتاسيوم) إذ يجري تفاعل هيل عند استعمال هذا المركب على الشكل :

$$4K_3[Fe(CN)_6] + 2H_2O + 4K^+ \rightarrow 4k_4[Fe(CN)_6] + 4H^+ + O_2$$

يبقى من الصعب في أثناء جريان تفاعل هيل معرفة مكان التقاط المستقبلات اللافيزيولوجية للالكترونات من سلسلة النقل الالكتروني الضوئي. إذ يُعتقد أنّ هذا الأمر يتعلق بطبيعة ونوعية المستقبل الالكتروني المستعمل، فبعض هذه المستقبلات يتلقى الالكترونات في نهاية التفاعل الضوئي الثاني وقبل دخول الالكترونات ضمن التفاعل الضوئي الأول. وبعضها الأخر يتلقاها في نهاية سلسلة النقل الالكتروني أي قبل وصولها مباشرةً إلى مركب NADP وبالتالي يمكننا في الحالة الأخيرة قياس شدة وسرعة النقل الالكتروني عبر كامل السلسلة.

يؤكد تفاعل هيل على الحقيقتين التاليتين:

- تجري ضمن الأغشية الثايلاكويدية عملية نقل الكتروني ضوئي وهي مستقلة تماماً عن عمليات تثبيت وإرجاع غاز ثاني أكسيد الكربون. إذ إنّ عملية النقل الالكتروني يمكن أن تجري حتى ولو كان تثبيت غاز CO_2 مثبَطاً، شريطة وجود مستقبل الكتروني نهائي في هذه الحالة. إنّ في هذا تأكيداً على حقيقة وجود التفاعلات الضوئية وتفاعلات تثبيت CO_2 وإرجاعه ضمن الصانعات الخضراء بشكل منفصل.
- يشكل الماء المانح الالكتروني ومصدر الأوكسجين المنطلق خلال عملية التركيب الضوئي.

Scanned with CamScanner

مكتبة A to Z