كلية العلوم

القسم : علم الحياة

السنة : الرابعة

المادة : تركيب ضوئي

المحاضرة : الثامنة/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

ثانياً-التثبيت المسبق ل CO_2 عند النباتات رباعية الكربون

تقوم معظم النباتات بتثبيت CO_2 عبر حلقة كالفن مباشرةً، ويتمثّل الناتج الأولي بعد تثبيت هذا الغاز - كما وجدنا- بمركّب ثلاثي الكربون هو غليسرات 3- فوسفات. ولكن تقوم بعض النباتات بتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون بشكل مسبق في سيتوبلازم الخلايا، قبل دخوله حلقة كالفن. نذكر من هذه النباتات بعض النجيليات Poaceae كالذرة وقصب السكر، وبعض النباتات التي تتبع لفصائل مختلفة كفصيلة عرف الديك Amaranthaceae، والفصيلة الرمرامية Chenopodiaceae، والاوفوربية Euphorbiaceae، والرجلية Portulacaceae.... .

يتمثّل الناتج الأولي بعد تثبيت CO_2 بمركّب رباعي الكربون ثنائي الكربوكسيل هو الأوكسال اسيتات (OAA) Oxalacetate، وعلى هذا الأساس تمت تسمية هذه النباتات بالنباتات رباعية الكربون C_4 – Plants، لكن من الممكن أيضاً أن تكون الأنواع النباتية ضمن الفصائل الآنفة الذكر مختلفة، إذ يسلك بعضها مسلك النباتات ثلاثية الكربون، بينما يسلك بعضها الآخر مسلك النباتات رباعية الكربون، وذلك وفقاً للبيئة التي ينمو فيها النوع النباتي.

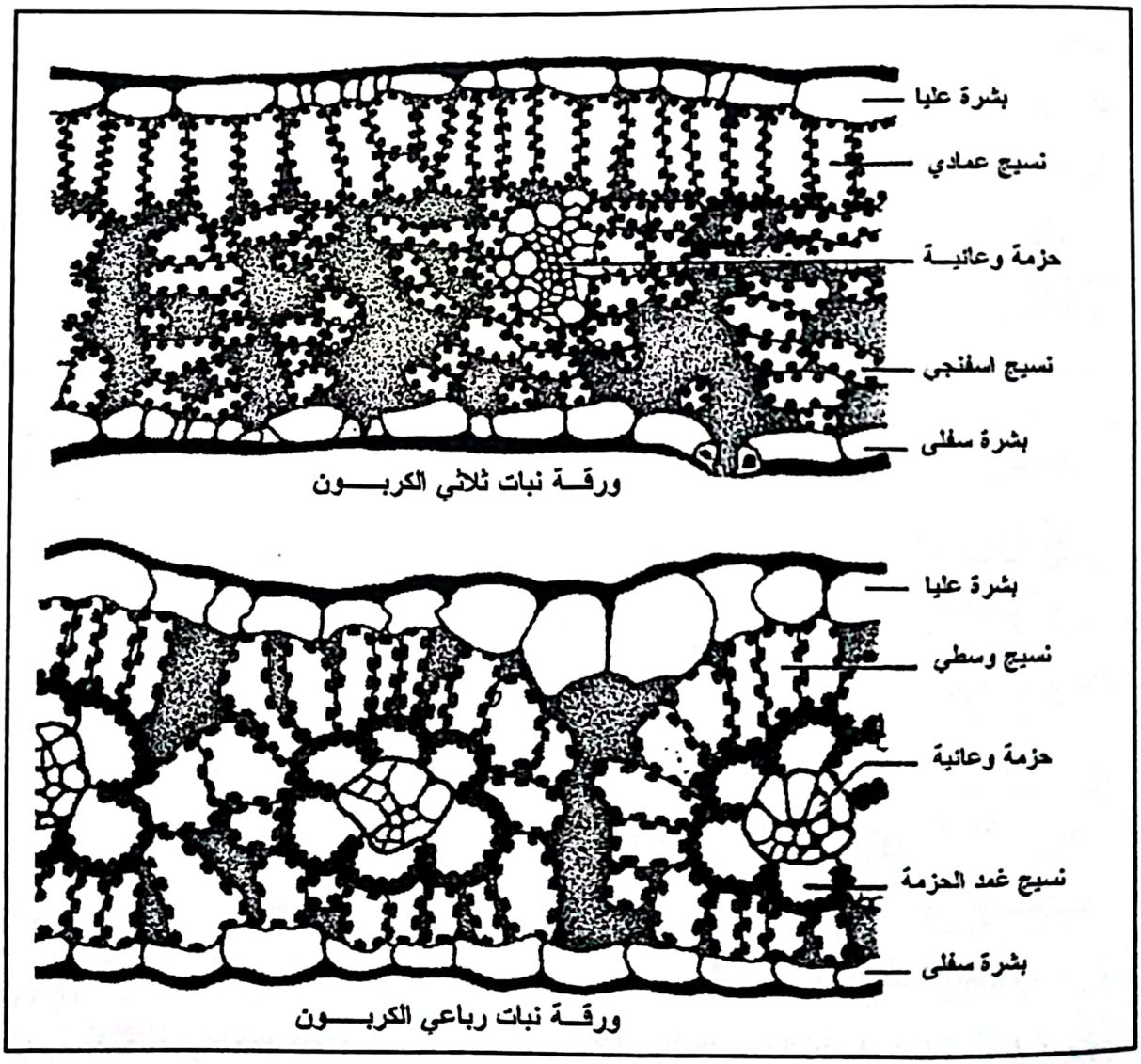
توجد النباتات رباعية الكربون في المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية عادةً، إذ تكون الشدة الضوئية والجفاف ودرجة الحرارة مرتفعة نسبياً، ولذلك تكون هذه النباتات مجبرة على إغلاق ثغورها جزيئاً في النهار وذلك للتقليل من شدة النتح. لكن الإغلاق الجزئي للثغور سيقود إلى تقليل كمية CO_2 المتصة عبرها اللازمة للتركيب الضوئي. لذا كان لابدّ لهذه النباتات من أن تتمتع بإلفة وقابلية كبيرتين تجاه غاز CO_2 لكي تُثبت أكبر كمية ممكنة منه حتى في التراكيز المنخفضة جداً، إذ تعجز النباتات ثلاثية الكربون C3-Plants عن تثبيت هذا الغاز.

تشريحياً وُجد أنّ بنية أوراق النباتات رباعية الكربون تختلف عن بنية النباتات ثلاثية الكربون، ففي حين تتألف بنية ورقة نبات ثلاثي الكربون من بشرة عليا وسفلى تحصران بينهما نسيجاً عمادياً علوياً يليه نسيج اسفنجي سفلي تتوزع فيه

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الحزم الوعائية، نجد أن بنية ورقة نبات رباعي الكربون تتألف من نوعين مختلفين من الخلايا التي تترتّب شعاعياً حول الحزم الناقلة مشكّلة ما يعرف بنمط التشريح الاكليلي Kranz – type anatomy، الشكل (74) . إذ نجد في المقطع العرضي للورقة خلايا غمد الحزمة الناقلة Bundle sheath التي تحيط مباشرة بالأوعية الناقلة. تترتب حول هذه الخلايا خلايا النسيج الوسطي Mesophyll التي تكون على تماس مباشر مع الفراغات بين الخلوية التي تتصل مباشرة مع فتحات الثغور الورقية. تحتوي كل من هذه الخلايا صانعات خضراء ، لكن هذه الصانعات تختلف في عدد الجرانا وكميتها فيها وذلك تبعاً لنمط تثبيت CO_2 عند النبات رباعي الكربون (نمط المالات أو نمط الاسبارتات) كما سنرى بعد قليل.



Scanned with CamScanner
الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

على الرغم من أن العالم هابرلاندت كان قد أشار عام 1884 إلى وجود اختلاف تشريحي بين خلايا غمد الحزمة وخلايا النسيج الوسطي لأوراق نبات قصب السكر، وتوقع في حينها وجود علاقات استقلابية بين صانعات خلايا كلا النوعين، إلا أنّه لم يتضح أثر هذا الاختلاف التشريحي ودوره في عمليات تثبيت CO_2 عند هذه النباتات حتى السبعينات من القرن العشرين وذلك عن طريق أبحاث العالمين كورتشاك وهارت Kortshack، Hartt في هاواي، ثم أبحاث العالمين هاتش وسلاك Hatch، Slack في أوستراليا. ولذا يُعرف هذا المسار أيضاً بمسار هاتش وسلاك Hatch – Slack pathway.

وجد هؤلاء العلماء تجريبياً أنّه يجري في أوراق الذرة المعرّضة للضوء تثبيت مسبق لغاز ثاني أكسيد الكربون الموسوم المقدّم إلى النبات في مركبات رباعية الكربون ثنائية الكربوكسيل كالأوكسال أسيتات والمالات والاسبارتات وذلك في سيتوبلازم خلايا النسيج الوسطي وليس في الصانعات. ثم يتحرر هذا الغاز في خلايا غمد الحزمة الناقلة إذ يجري تثبيته الفعلي بواسطة انزيم الروبيسكو في صانعات هذه الخلايا، ليظهر الكربون المشعّ بعد فترة من الزمن ضمن المركّب ثلاثي الكربون (غليسرات3- فوسفات) وبقية مركّبات حلقة كالفن.

آلية تثبيت CO_2 عند النباتات رباعية الكربون :

يتمثّل المستقبل الأولي لغاز CO_2 بمركب ثلاثي الكربون هو الفوسفو إينول بيروفات Phosphoenol pyruvate (PEP)، إذ يجري تثبيت غاز CO_2 إلى هذا المركّب وينتج لدينا مركب رباعي الكربون هو الأوكسال أسيتات Oxalacetate (OAA) وذلك كله ضمن سيتوبلازم خلايا النسيج الوسطي. أما الانزيم المسؤول عن هذه العملية فهو فوسفوإينول بيروفات كربوكسيلاز PEP-Carboxylase، وهو انزيم شائع في السيتوبلازم عند النباتات الخضراء وبعض البكتيريا. يقوم هذا الانزيم بتثبيت CO_2 وذلك بعد انحلال هذا الأخير في الماء مكوّناً البيكربونات بوساطة انزيم كاربون أنهيدراز Carbon anhydrase. يتمتع انزيم فوسفوإينول بيروفات كربوكسيلاز بإلفة عالية تجاه غاز ثاني أكسيد الكربون،

Scanned with CamScanner
الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

إذ تبلغ النقطة الحدية الحرجة Low compensation point التي لا يستطيع دونها الانزيم تثبيت هذا الغاز حوالي 5µ mol CO_2/l. بينما تكون هذه الإلفة أقل بكثير عند انزيم الروبيسكو، أي تكون النقطة الحدية أعلى بكثير (حوالي 50µ mol CO_2/l)، وهذا يفسر مقدرة النباتات رباعية الكربون على القيام بعملية التركيب الضوئي حتى في تراكيز منخفضة جداً من غاز CO_2، ويفسّر بالوقت نفسه جوع النباتات ثلاثية الكربون عند وضعها مع نباتات رباعية الكربون في وسط معزول.

بعد تثبيت CO_2 تجري التفاعلات اللاحقة بشكل دوري بين كل من خلايا النسيج الوسطي وخلايا غمد الحزمة الناقلة. وتتلخص هذه التفاعلات بأنّها عملية إمداد بغاز ثاني أكسيد الكربون من خلايا النسيج الوسطي إلى طبقة خلوية بعيدة إلى حد ما عن الثغور وهي خلايا غمد الحزمة، التي تجري فيها حلقة كالفن واصطناع الكربوهيدرات بنشاط.

يمكننا عموماً أن نقسّم النباتات رباعية الكربون حسب المركّب التالي الذي سيتحول إليه الأوكسال أسيتات، وحسب التفاعلات اللاحقة إلى نمطين :

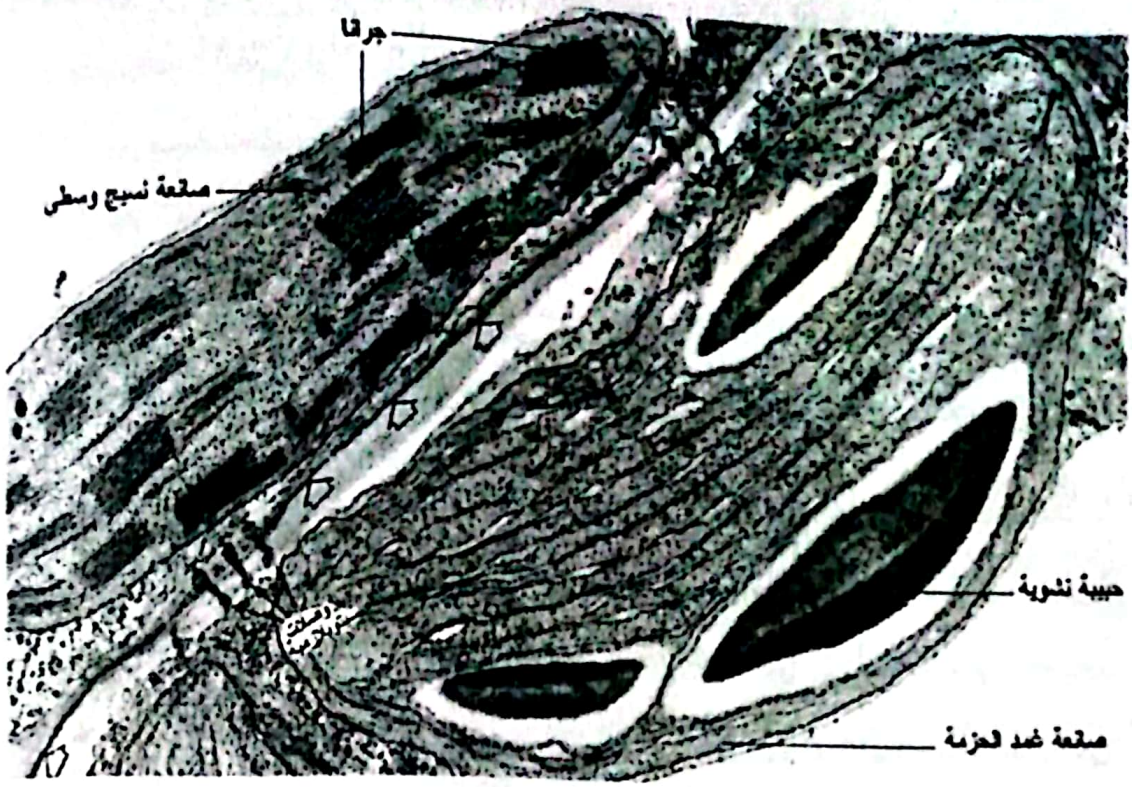
أ- نمط المالات Malate type:

نذكر من نباتات هذا النمط قصب السكر والذرة. إذ تتميز الصانعات الخضراء لخلايا غمد الحزمة عن صانعات خلايا النسيج الوسطي بعدم احتوائها على الجرانا وبغناها بالمدخرات النشوية، الشكل (75).

يجري في سيتوبلازم خلايا النسيج الوسطي تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون إلى مركب فوسفو إينول بيروفات الذي يتحول إلى الأوكسال أسيتات. ينتقل مركّب الأوكسال أسيتات المتشكّل ليدخل مباشرة إلى الصانعات الخضراء لنفس الخلايا بواسطة ناقل بروتيني متخصص مترتب في الغشاء الداخلي للصانعة، إذ يجري إرجاعه إلى المالات Malate، وذلك بواسطة انزيم المالات ديهيدروجيناز المرتبط إلى NADP NADP – Malate dehydrogenase.

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

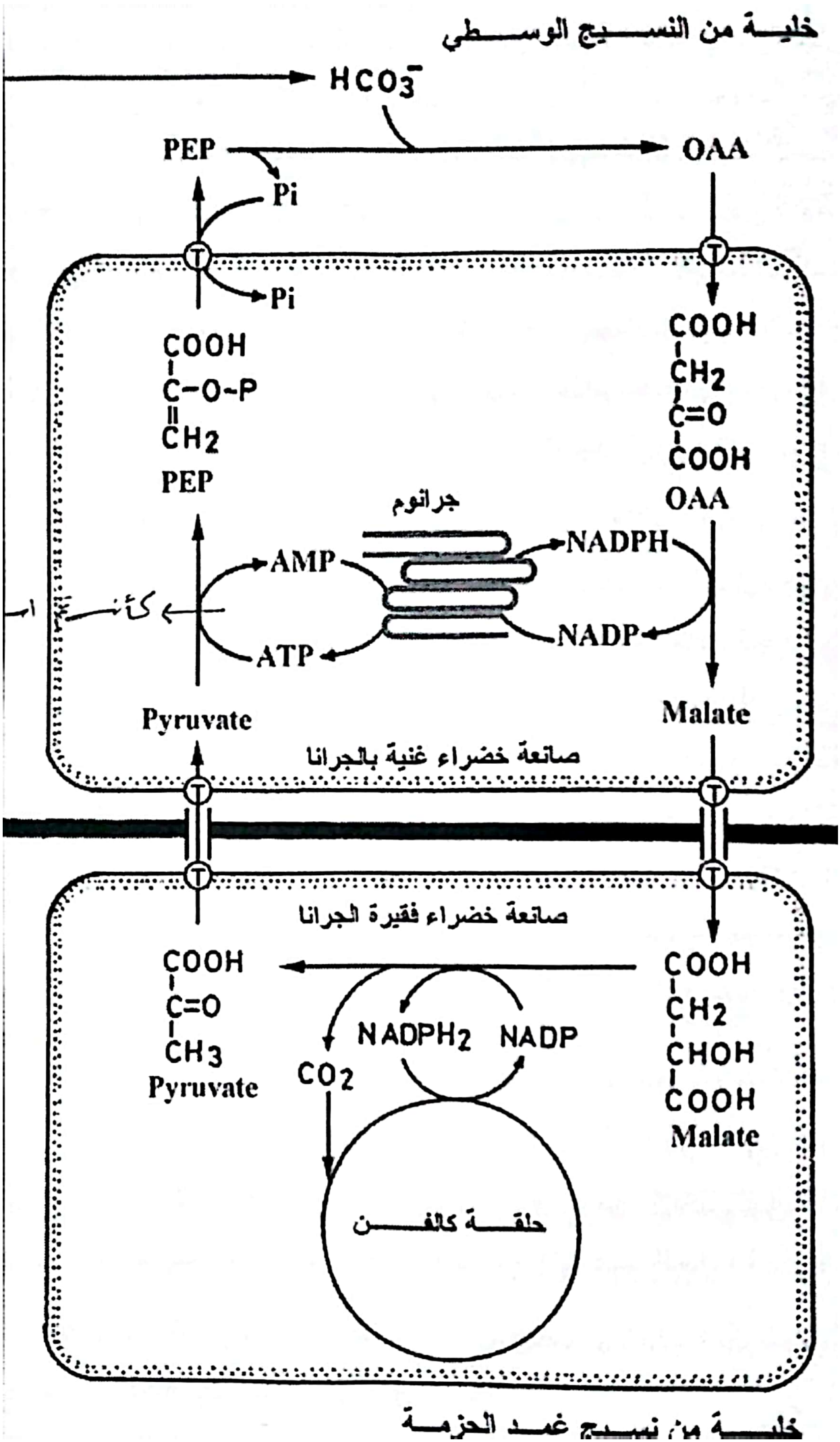


الشكل (75): صورة مجهرية لصانعتين في خليتين متجاورتين (خلية من غمد الحزمة وخلية من النسيج الوسطي) في ورقة نبات الذرة

تترافق عملية الإرجاع مع استهلاك للنواتيدات المرجعة $NADPH+H^+$ الناتجة بفعل عملية النقل الالكتروني الضوئي ضمن ثايلاكويدات هذه الصانعات، الشكل (76). يغادر حمض المالات الناتج بعد ذلك الصانعة وخلايا النسيج الوسطي عبر الوصلات السيتوبلازمية Plasmodesmata التي تربط بين الخلايا المتجاورة إلى خلايا غمد الحزمة الناقلة ومنها إلى الصانعات الخضراء المتوضعة في داخلها، الشكل (76).

يجري في صانعات خلايا غمد الحزمة تحوّل المالات إلى البيروفات Pyruvate بواسطة انزيم المالات المرتبط مع NADP : NADP – Malate enzym ، وتترافق العملية مع تحرر لغاز ثاني أكسيد الكربون وللنواتيدات على شكل $NADPH+H^+$. لا يمكن لغاز CO_2 المتحرّر أن يغادر خلايا غمد الحزمة الناقلة، إذ إنّ الجدار الخلوي لهذه الخلايا يحتوي على ترسّبات شمعية لمادة السوبرين Suberin التي تعمل على تشكيل حاجز يمنع خروج CO_2.

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner


خليـــة من النســـيج الوســـطي
HCO_3^-
PEP
OAA
Pi
Pi
COOH
C-O-P
CH2
PEP
COOH
CH2
C=O
COOH
OAA
جرانوم
AMP
NADPH
كأنـــ
NADP
ATP
Pyruvate
Malate
صانعة خضراء غنية بالجرانا
صانعة خضراء فقيرة الجرانا
COOH
C=O
CH3
Pyruvate
NADPH2
NADP
CO2
COOH
CH2
CHOH
COOH
Malate
حلقـــة كالفـــن
خليـــة من نسيج غمـــد الحزمـــة

تجري حلقة كالفن ضمن صانعات خلايا غمد الحزمة الناقلة بنشاط، ويتمّ اصطناع الكربوهيدرات وتراكم النشاء. وهكذا فإن المالات القادم من خلايا النسيج الوسطي لم يزوّد حلقة كالفن بغاز ثاني أكسيد الكربون فحسب، بل أيضاً بالنواتيدات المرجعة $NADPH+H^+$ اللازمة لجريانها. وبهذا تتمّ تغطية النقص في $NADPH+H^+$ الناجم عن غياب النقل الالكتروني في صانعات خلايا غمد الحزمة، وذلك بسبب غياب الجرانا عند هذه الصانعات، وبالتالي الغياب الكبير للنظام الضوئي الثاني PS II، إذ وجدنا فيما سبق أنّ هذا النظام يوجد بشكل رئيس في المنطقة الحبيبية (الجرانا). على الرغم من غياب النظام الضوئي الثاني تقوم صانعات خلايا غمد الحزمة بإنتاج الطاقة ATP وذلك بواسطة النقل الالكتروني الدائري في النظام الضوئي الأول PSI المنتشر في المناطق بين الحبيبية.

تعود البيروفات الناتجة إلى خلايا النسيج الوسطي، وذلك من أجل تجديد المستقبل الأولي لغاز CO_2، إذ تنتقل في المرحلة الأولى من الصانعات الخضراء لخلايا غمد الحزمة إلى الصانعات الخضراء لخلايا النسيج الوسطي، إذ يجري هناك تحولها إلى مركب فوسفوإينول بيرفات (PEP)، وذلك بواسطة انزيم بيروفات فوسفات دي كيناز Pyruvate phosphate dikinase. تُعدّ هذه العملية مكلفة طاقياً تترافق مع تفكك جزيئة ATP إلى AMP. يمكن لمركّب فوسفو اينول بيروفات المتشكّل أن يغادر الصانعة إلى سيتوبلازم الخلية عبر ناقل بروتيني متخصص مترتب في الغشاء الداخلي للصانعة، وذلك بالمبادلة مع الفوسفات غير العضوي. وبهذا الشكل يكون قد تم تجديد المستقبل الأولي لغاز CO_2.

ب - نمط الأسبارتات Aspartate type:

يقوم حمض الأسبارتات Aspartate عند نباتات هذا النمط بدور الناقل لغاز ثاني أكسيد الكربون بين كل من خلايا النسيج الوسطي وخلايا غمد الحزمة الناقلة.

تتميز هنا الصانعات الخضراء لخلايا غمد الحزمة باحتوائها على الجرانا على نحوٍ طبيعي، كما هو الحال عند خلايا النسيج الوسطي.

تبعاً لانزيم تحرير CO_2 ضمن خلايا غمد الحزمة الناقلة فإننا نميز من النباتات رباعية الكربون نمط الاسبارتات فئتين:

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

1- فئة انزيم المالات المرتبط إلى NAD :

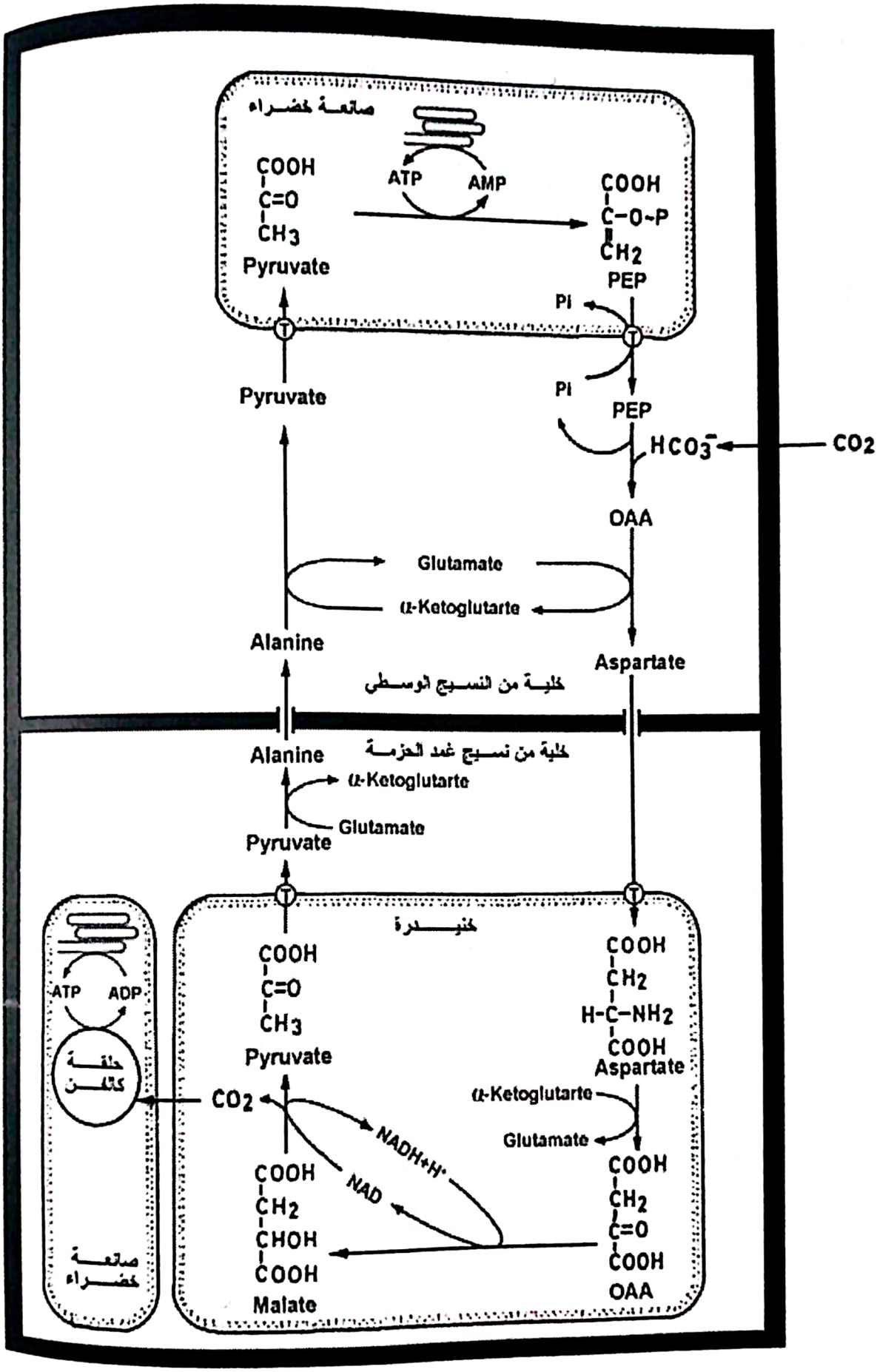
تتميز هذه النباتات بتوضع الصانعات الخضراء في خلايا غمد الحزمة على نحوٍ مركزي، ومثالها نبات عرف الديك *Amaranthus retroflexus*. يجري عند هذه النباتات تحوّل الأوكسال أسيتات الناجم عن تثبيت CO_2 إلى الأسبارتات، وذلك في سيتوبلازم خلايا النسيج الوسطي. يحتاج هذا التحوّل إلى زمرة أمينية يجري تقديمها من قبل حمض الغلوتامات Glutamate الذي يتحوّل إلى مركب ألفا كيتو غلوتارات α- Ketoglutarate، ويجري التفاعل بواسطة انزيم غلوتامات - أسبارتات – أمينو ترانس فراز Glutamate-aspartate amino transferase. ينتقل الأسبارتات المتشكّل إلى خلايا غمد الحزمة إذ يدخل مباشرةً إلى الميتوكوندريا Mitochondria في هذه الخلايا عبر ناقل بروتيني متخصص مترتب في الغشاء الداخلي للميتوكوندريا، إذ تجري هناك سلسلة من التفاعلات تقود إلى تحرير غاز ثاني أكسيد الكربون، الشكل (77).

يخسر الأسبارتات في المرحلة الأولى زمرته الأمينية متحولاً إلى الأوكسال أسيتات ثانية. يمثل هذا التفاعل الصورة العكسية للتفاعل السابق ويجري بوساطة نفس الانزيم، ويترافق مع تحوّل ألفا كيتو غلوتارات إلى غلوتامات.

إنّ تحوّل الأوكسال أسيتات إلى أسبارتات في خلايا النسيج الوسطي، ثم عودة الأسبارتات بعد عبوره إلى خلايا غمد الحزمة إلى التحوّل إلى أوكسال أسيتات ثانية يبدو غريباً للوهلة الأولى، ولكن يجب أن نعلم أنّ تركيز الأوكسال أسيتات في خلايا النسيج الوسطي يكون منخفضاً جداً (حوالي 0.1 ml mol) لايمكّنه من الانتشار إلى خلايا غمد الحزمة المجاورة، بينما يكون تركيز الغلوتامات مرتفعاً في نفس الخلايا. وهكذا يجري استهلاك الغلوتامات لإنتاج عدد كبير من جزيئات الأسبارتات، التي تستطيع حينها الانتشار إلى خلايا غمد الحزمة، إذ يمكن بعد أدائها لدورها الناقل أن تتفكك ثانية إلى الأوكسال أسيتات.

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner



الشكل (77): التثبيت المسبق لـ CO_2 عند النباتات رباعية الكربون (نمط الأسبارتات . فئة انزيم المالات المرتبط إلى NAD)

Scanned with CamScanner
الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

يتحوّل الأوكسال أسيتات إلى المالات وذلك بواسطة انزيم ميتوكوندري مرتبط إلى NAD وهو المالات ديهيدروجيناز NAD-Malate dehydrogenase بشكل مترافق مع استهلاك النوتيدات المرجعة $NADH+H^+$. يقوم المالات بتحرير CO_2 ضمن الميتوكوندريا النباتية متحولاً إلى البيروفات بواسطة انزيم ميتوكوندري آخر مرتبط أيضاً إلى NAD وهو انزيم المالات NAD-Malate- enzym. يترافق التفاعل الأخير مع تحرّر للنوتيدات بشكلها المرجع $NADH+H^+$.

يقوم غاز ثاني أكسيد الكربون المتحرر ضمن الميتوكوندريا بمغادرتها والدخول إلى الصانعات الخضراء، إذ يتم تثبيته وإرجاعه عبر حلقة كالفن. تتميز صانعات خلايا غمد الحزمة عند نباتات هذا النمط بغناها بالجرانا، كما ذكرنا، وبالتالي بتوفر النظام الضوئي الثاني، الأمر الذي يجعلها قادرة عبر النقل الالكتروني الضوئي على إنتاج $NADPH+H^+$ اللازم لدوران حلقة كالفن.

أما البيروفات الناتجة في الميتوكوندريا فإنّها تغادرها إلى سيتوبلازم خلايا غمد الحزمة إذ تتحول إلى الحمض الأميني آلانين Alanine (Ala) وذلك بعد ضمها لزمرة أمينية أخرى من الغلوتامات. يجري التفاعل بواسطة انزيم آلانين ـ غلوتامات أمينو ترانس فراز Alanine-glutamate amino transferase. يُغادر بعد ذلك حمض الآلانين الناتج الميتوكوندريا وخلية غمد الحزمة متوجهاً إلى خلايا النسيج الوسطي، إذ يخسر في سيتوبلازم هذه الخلايا زمرته الأمينية إلى ألفا كيتو غلوتارات متحولاً إلى البيروفات ثانية وذلك بواسطة نفس الانزيم في التفاعل السابق.

وهنا أيضاً يكون تركيز الآلانين أعلى من تركيز البيروفات، لذا تتحوّل البيروفات إلى آلانين كي تستطيع العبور إلى خلايا النسيج الوسطي، ثم لا يلبث الآلانين هناك أن يتفكك إلى بيروفات ثانية.

تدخل البيروفات بواسطة ناقل خاص إلى الصانعات الخضراء لخلايا النسيج الوسطي إذ تتحوّل إلى مركب فوسفو إينول بيروفات الذي يمثّل المستقبل الأولي لغاز CO_2 كما ذكرنا. يجري التفاعل بشكل مترافق مع استهلاك شديد للطاقة بواسطة انزيم بيروفات فوسفات دي كيناز Pyruvate phosphate dikinase.

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

2-فئة انزيم فوسفو إينول بيروفات كربوكسي كيناز :

تتميز هذه النباتات بتوضع الصانعات الخضراء ضمن خلايا غمد الحزمة بشكل محيطي، و تستهلك جزيئة ATP وحيدة فقط في أثناء التثبيت المسبق لغاز ثاني أكسيد الكربون. ينطوي تحت هذه النباتات كثير من النباتات العلفية التي تنمو بشكل سريع في المناطق الاستوائية، نذكر من هذه النباتات النوع بانيكوم ماكسيموم *Panicum maximum*. (نبات راعد معروف)

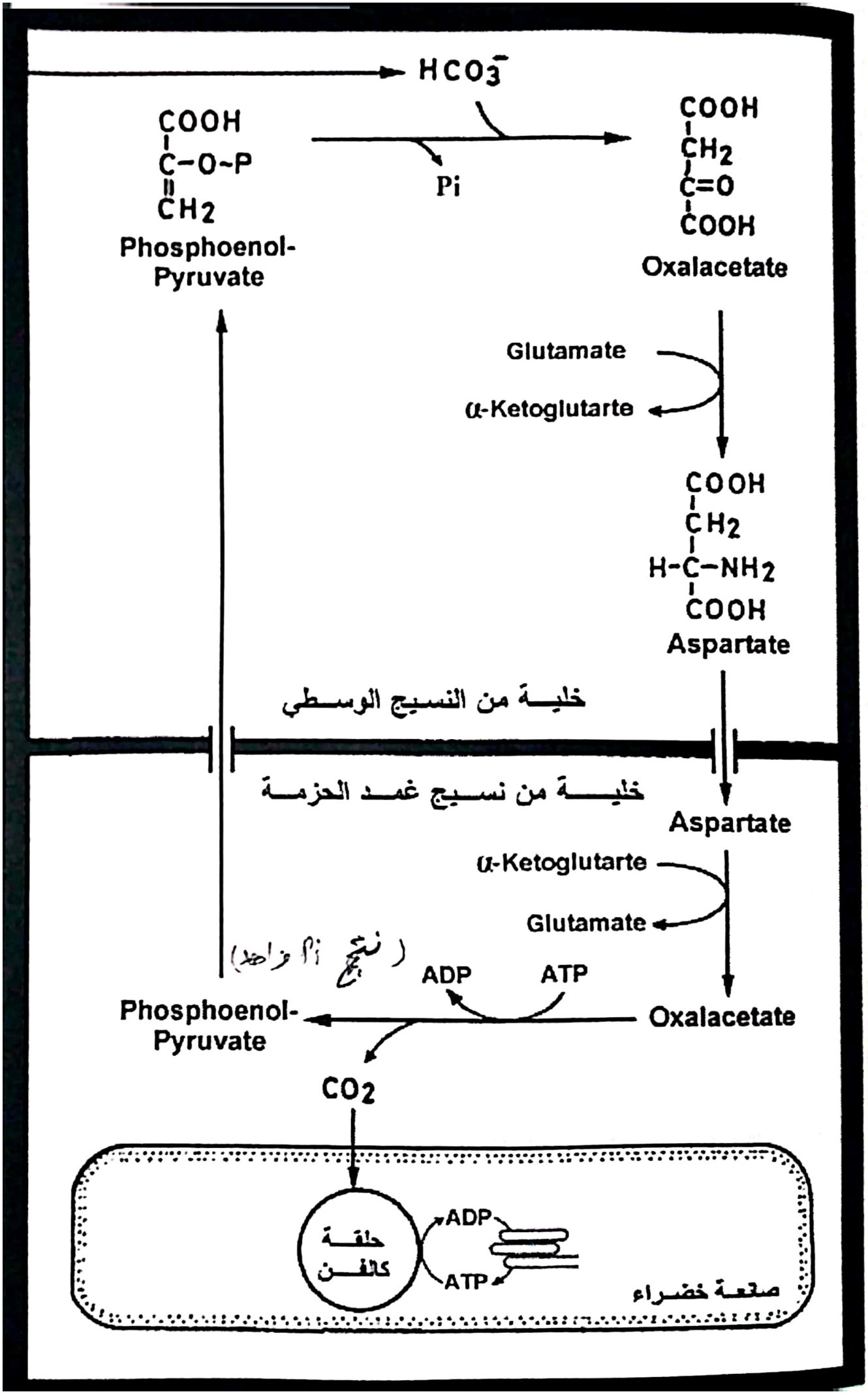
كما في نباتات فئة انزيم المالات المرتبط إلى NAD يجري أيضاً عند هذه النباتات تثبيت غاز CO_2 إلى مركب فوسفو إينول بيروفات في سيتوبلازم خلايا النسيج الوسطي ويتشكل مركب الأوكسال أسيتات، الشكل (78).

يتحوّل الأوكسال أسيتات إلى أسبارتات بواسطة انزيم غلوتامات ـ أسبارتات - أمينو ترانس فراز Glutamate-aspartate amino transferase . ينتقل الأسبارتات من خلايا النسيج الوسطي إلى سيتوبلازم خلايا غمد الحزمة إذ يتحول هناك إلى الأوكسال أسيتات ثانية بفعل نفس الانزيم السابق. يتفكك الأوكسال أسيتات في سيتوبلازم خلايا غمد الحزمة محرراً غاز CO_2 ومتحولاً إلى الفوسفوانيول بيروفات. يترافق التفاعل مع استهلاك لجزيئة ATP واحدة، ويجري بواسطة انزيم فوسفواينول بيروفات كربوكسي كيناز PEP- Carboxykinase وفقاً لما يلي :

$$\text{Oxalacetate} + \text{ATP} \rightarrow \text{Phosphoenol pyruvate} + CO_2 + \text{ADP}$$

ينتقل غاز ثاني أكسيد الكربون المتحرر وينفذ إلى داخل صانعات غمد الحزمة، إذ يدخل هناك حلقة كالفن، أما مركب فوسفوانيول بيروفات فإنّه يغادر خلايا غمد الحزمة إلى خلايا النسيج الوسطي، أو يتحوّل عبر البيروفات إلى الحمض الأميني آلانين الذي يغادر إلى خلايا النسيج الوسطي، ويتابع الدورة كما مرّ معنا قبل قليل. تكتمل الحلقة في كلتا الحالتين ويعود النبات إلى تثبيت CO_2 بشكل مسبق في خلايا النسيج الوسطي، الشكل (78).

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner


HCO_3^-
COOH
C–O~P
CH2
Phosphoenol-Pyruvate
Pi
COOH
CH2
C=O
COOH
Oxalacetate
Glutamate
α-Ketoglutarte
COOH
CH2
H-C-NH2
COOH
Aspartate
خليـــة من النسيج الوســطي
خليـــة من نسـيج غمـد الحزمـة
Aspartate
α-Ketoglutarte
Glutamate
(نتج Pi واحد)
ADP
ATP
Phosphoenol-Pyruvate
Oxalacetate
CO2
حلقـة كالفـن
ADP
ATP
صانعـة خضـراء

تنظيم التثبيت المسبق ل CO_2 عند النباتات رباعية الكربون:

تقوم النباتات رباعية الكربون بالتثبيت المسبق لغاز ثاني أكسيد الكربون في سيتوبلازم خلايا النسيج الوسطي نهاراً فقط، إذ يلعب الضوء دوراً منشطاً لعمل بعض الانزيمات المساهمة في هذه العملية، ومن الانزيمات التي تخضع لتأثير الضوء:

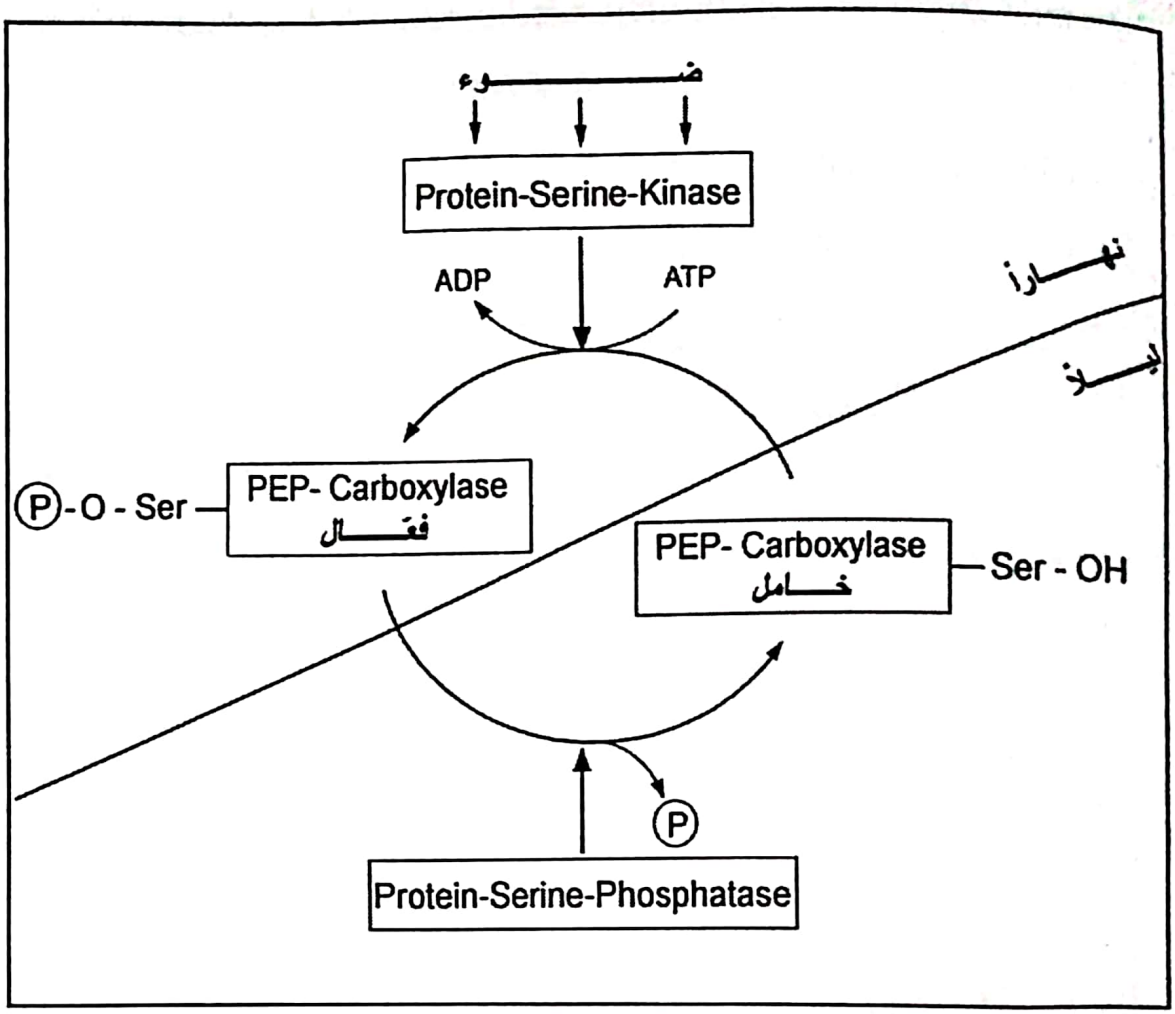
- **انزيم فوسفو إينول بيروفات كربوكسيلاز PEP-Carboxylase:** لقد تبيّن أنّ إلفة هذا الانزيم إلى مادة التفاعل (فوسفو إينول بيروفات) تنخفض بشكل كبير في الظلام، بينما يعمل الضوء على تنشيط هذا الانزيم بشكل غير مباشر. ينتشر في سيتوبلازم خلايا النسيج الوسطي انزيم بروتين - سرين - كيناز Protein-Serine-Kinase وهو انزيم منشط لانزيم فوسفو إينول بيروفات. يعمل الضوء وفق آلية لا تزال غير واضحة على تنشيط الانزيم الأول، الذي يقوم في المرحلة التالية بفسفرة زمرة الهيدروكسيل (OH-) في الحمض الأميني سرين من البنية البروتينية لانزيم فوسفو إينول بيروفات كربوكسيلاز، محوّلاً إياه من حالة خاملة إلى حالة فعّالة، يبدأ معها الانزيم بتثبيت ناشط لغاز CO_2، الشكل (79).

ليلاً يقوم انزيم سيتوبلازمي آخر هو بروتين - سرين - فوسفاتاز Protein-Serine phosphatase بفصل زمرة الفوسفات من الحمض الأميني سرين من بنية انزيم فوسفو إينول بيروفات كربوكسيلاز محوّلاً إياه إلى الشكل الخامل (حامل زمرة الهيدروكسيل) ثانية.

-انزيم NADP - مالات ديهيدروجيناز NADP-Malate Dehydrogenase:

يحمل هذا الانزيم زمراً كبريتية في بنيته، ويكون فعالاً عندما تكون هذه الزمر بشكلها المرجع (SH-). يعمل نهاراً بروتين الثيوريدوكسين المنحل في حشوة صانعات النسيج الوسطي على نقل الكترونات النقل الالكتروني الضوئي إلى هذا الانزيم، وبالتالي يعمل على إرجاع زمره الكبريتية وتنشيطه، وذلك بشكل مشابه لدور الفريدوكسين - ثيوريدوكسين تجاه بعض انزيمات حلقة كالفن.

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner



الشكل (79): آلية تأثير الضوء في تنظيم فعالية انزيم فوسفوإينول بيروفات كربوكسيلاز.

بعض الخواص الفيزيولوجية للنباتات رباعية الكربون :

1. لقد بيّنت الدراسات أن المورثّات الصانعية المسؤولة عن اصطناع الوحدات الثماني الكبيرة لانزيم الروبيسكو تكون موجودة في صانعات كل من خلايا النسيج الوسطي وخلايا غمد الحزمة، ولكن يغيب لدى صانعات النسيج الوسطي الـ m-RNA المناسب. وهذا يفسر عدم وجود هذا الانزيم في هذه الصانعات، وبالتالي عدم قدرتها على تثبيت وإرجاع غاز ثاني أكسيد الكربون عبر حلقة كالفن.

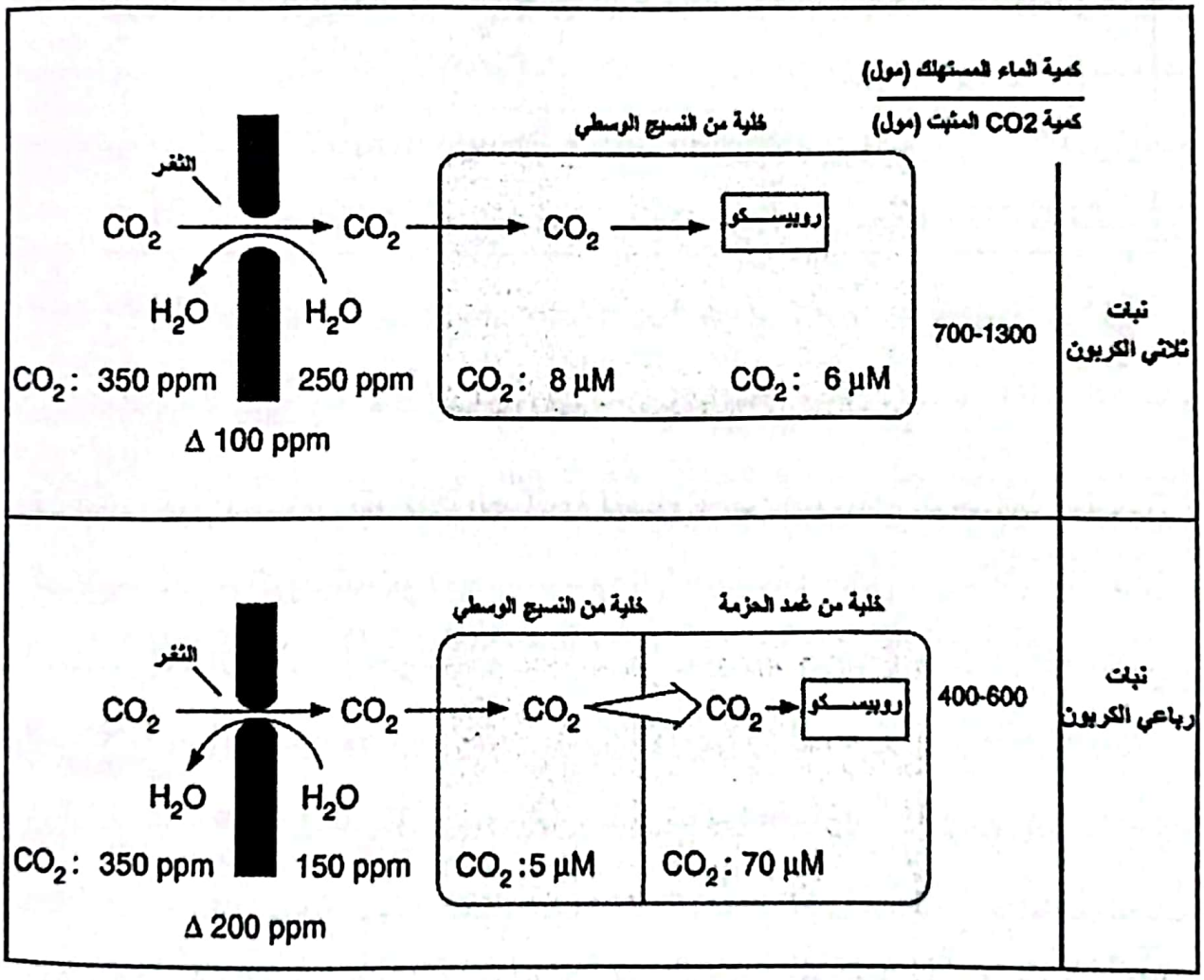
2. لا تستطيع الصانعات الخضراء لخلايا غمد الحزمة الناقلة عند نباتات نمط المالات إطلاق الأوكسجين، وذلك بسبب غياب النظام الضوئي الثاني لديها .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

بينما يكون هذا النظام موجوداً عند جميع أنواع صانعات نباتات نمط الأسبارتات، إذ يجري إطلاق الأوكسجين.

3. تتميز النباتات رباعية الكربون بانخفاض معدلات التنفس الضوئي عموماً، ويعود السبب في ذلك إلى انخفاض تركيز الأوكسجين في الصانعات التي تجري فيها حلقة كالفن (صانعات غمد الحزمة)، وخصوصاً عند نباتات نمط المالات، إضافة إلى التركيز المرتفع لغاز CO_2 في هذه الصانعات. يقود ذلك كله إلى شبه انعدام للوظيفة الأوكسجينية لانزيم الروبيسكو.

4. بسبب وجودها في المناطق الحارة الجافة تغلق النباتات رباعية الكربون ثغورها جزئياً في النهار للتقليل من عملية النتح، ويترافق هذا مع تقليل دخول غاز CO_2 عبر الثغور الورقية، الشكل (80).



الشكل (80): مقارنة بين النباتات ثلاثية الكربون ورباعية الكربون من إذ: حجم فوهة الثغر، تركيز CO_2 الغازي في الفراغات بين الخلوية والمنحل في الخلايا، اقتصاد الماء.

Scanned with CamScanner
الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

وهكذا بالمقارنة مع النباتات ثلاثية الكربون نجد أن رباعية الكربون أكثر اقتصاداً في الماء، إنما يكون تركيز CO_2 في فراغاتها بين الخلوية (حوالي 150 ppm) أقل منه عند النباتات ثلاثية الكربون (حوالي 250 ppm)، ويقترب تركيزه المنحل (5 µ mol) في خلايا رباعية الكربون من العتبة الدنيا لهذا الغاز الضرورية لقيام النبات بالتركيب الضوئي، الشكل (80).

5. تقوم النباتات رباعية الكربون من أجل سد حاجتها من غاز ثاني أكسيد الكربون بضخ المزيد من هذا الغاز باستمرار باتجاه خلاياها الداخلية العميقة (خلايا غمد الحزمة)، إذ يقوم انزيم الروبيسكو بتثبيته إلى حلقة كالفن. ومن الطبيعي أن تكون عملية الضخ هذه مكلفة طاقياً، إذ إنّ تثبيت جزيئة واحدة من CO_2 وإرجاعها عند نباتات نمط المالات (على سبيل المثال) يحتاج إلى خمس جزيئات ATP، إذ يجري استهلاك جزيئتين في خلايا النسيج الوسطي في أثناء التثبيت المسبق لـ CO_2 وثلاث جزيئات في أثناء التثبيت الفعلي وإرجاع هذا الغاز عبر حلقة كالفن في خلايا غمد الحزمة الناقلة. وهكذا يكون تثبيت غاز CO_2 وإرجاعه عند النباتات رباعية الكربون مكلف طاقياً من الناحية النظرية أكثر منه عند النباتات ثلاثية الكربون (استهلاك ATP 3 عند تثبيت جزيئة CO_2 وإرجاعها). ولكن يجب أن لا ننسى أنّ الطاقة المقدمة هنا يجري توفيرها من خلال غياب التنفس الضوئي المكلف طاقياً لدى هذه النباتات.

6. تزداد في المناطق الاستوائية الحارة والمدارية الجافة فعالية الوظيفة الأوكسجينية لانزيم الروبيسكو بشكل كبير مع ارتفاع درجات الحرارة، مما يعني زيادة معدلات التنفس الضوئي، كما تصبح في هذه المناطق كميات الماء المتاحة للنبات قليلة، وفي مثل هذه الظروف البيئية تكون النباتات رباعية الكربون أفضل نمواً وأقوى إنتاجية من النباتات ثلاثية الكربون وذلك بسبب انخفاض معدلات التنفس الضوئي لديها واقتصادها المرتفع للماء. بينما تكون النباتات ثلاثية الكربون أميز نمواً وإنتاجية في المناطق الباردة الرطبة.

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

7. تمثل النباتات رباعية الكربون مصدراً هاماً للأعلاف الحيوانية، إذ ينتمي إلى هذه النباتات 11 من أصل 12 من أسرع النباتات العلفية إنتاجية ونمواً، ولكن لسوء الحظ ينتمي كثير من النباتات العشبية الضارة التي لا يمكن القضاء عليها بسهولة إلى النباتات رباعية الكربون (8 رباعية الكربون من كل عشرة أنواع عشبية مقاومة).

كيفية تحديد النباتات رباعية الكربون :

من أجل التعرّف إلى النباتات رباعية الكربون يمكن استخدام عدة طرق، منها: تشريح الورقة وكيفية ترتب خلاياها في المقطع العرضي، تحديد النواتج الأولية للتركيب الضوئي بعد تثبت CO_2 مباشرة، تحديد النقطة الحدية الحرجة لتركيز CO_2 اللازم من أجل عدم توقف عملية التثبيت، أو عن طريق تحديد نسبة الكربون الثقيل إلى الكربون العادي C^{13}/C^{12} في المواد السكرية نواتج التركيب الضوئي. تعتمد الطريقة الأخيرة على الاختلاف في درجة إلفة الانزيمات المثبتة لغاز CO_2 إلى الكربون الثقيل (C^{13}) وتستند إلى ما يلي :

تبلغ نسبة الكربون العادي في الجو حوالي 98.89٪ وهي أعلى بكثير منها للكربون الثقيل (حوالي 1.11)، أي أنّ النبات يقوم بتثبيت غاز CO_2 الحاوي على النظير (C^{12}) بكمية أكبر منها من ذلك الحاوي على النظير (C^{13}) وأكبر بكثير من ذلك الحاوي على النظير (C^{14}). تُبدي الانزيمات المثبّتة لغاز CO_2 إلفة عالية تجاه الكربون العادي (C^{12}) بالدرجة الأولى، لكنها تتفاوت في درجة إلفتها تجاه الكربون الثقيل (C^{13}). لقد وجد أنّ انزيم الروبيسكو (المثبت الأولي لغاز CO_2 عند النباتات ثلاثية الكربون) يُبدي إلفة منخفضة جداً تجاه الكربون (C^{13})، ولذلك تكون كمية هذا الكربون منخفضة في المركّبات السكرية عند هذه النباتات. فيما يُبدي انزيم فوسفو إينول بيروفات كربوكسيلاز عند النباتات رباعية الكربون إلفة لا بأس بها تجاه الكربون الثقيل (C^{13})، وبما أنّ انزيم روبيسكو عند هذه النباتات يعتمد في عمله كلياً على غاز ثاني أكسيد الكربون المثبّت

Scanned with CamScanner
الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

مسبقاً من قبل هذا الانزيم، لذلك تكون كمية الكربون الثقيل (C^{13}) أعلى في نواتج التركيب الضوئي مقارنةً مع النباتات ثلاثية الكربون.

يتم عادةً تحديد النسبة (C^{13}/C^{12}) ضمن كتلة المادة باستخدام جهاز مقياس طيف الكتلة، ويُعبّر عنها رياضياً من خلال القيمة δC^{13} كما يلي :

$$\delta C^{13}\left[‰\right]=\left[\frac{(C^{13}/C^{12})\text{للعينة}}{(C^{13}/C^{12})\text{للمعامل}}-1\right]\times 1000$$

ويُمثّل المعامل أحد الصخور الرسوبية الكلسية.

كما يتضح من العلاقة ستكون القيمة (δC^{13}) سالبة دوماً. ولكن من الممكن تحديد المسلك الذي يتم عبره تثبيت CO_2 عند النبات، إذ كلما كانت هذه القيمة أكثر سلبية، كانت كمية الكربون الثقيل (C^{13}) المثبّتة منخفضة. تبلغ القيمة (δC^{13}) عند النباتات رباعية الكربون حوالي ‰ 14- ، بينما تكون عند النباتات ثلاثية الكربون أكثر سلبية، حوالي ‰ 28-.

يفيد الكشف عن القيمة δC^{13} في تحديد نسبة الكربون الثقيل في البروتينات الحيوانية، وفي تحديد مصدر السكر النباتي الخام : من قصب السكر (نبات رباعي الكربون)، أم من الشوندر السكري (نبات ثلاثي الكربون).

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

ثالثاً-التثبيت المسبق ل CO_2 عند النباتات العصارية(نباتات المسلك CAM):

تقوم مجموعة من النباتات التي تنمو في بيئات جافة أو شبه جافة بتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون ليلاً وتخزينه في فجواتها على شكل أحماض عضوية (خاصة المالات)، ومن ثمّ تقوم في النهار التالي بدءاً من هذه الأحماض بتحرير هذا الغاز، الذي يجري استقلابه عبر حلقة كالفن.

يتغيّر تركيز الأحماض العضوية داخل الفجوة عند هذه النباتات بين الليل والنهار وفقاً لتثبيت ومن ثم تحرير غاز CO_2، إذ عُرفت هذه الظاهرة عند كثير من النباتات العصارية، وتبعاً لذلك جرت تسمية هذا المسلك بالتثبيت المسبق لغاز ثاني أكسيد الكربون عند النباتات العصارية. لقد كان الباحث الانكليزي بنيامين هاين B. Heyne قد لاحظ هذه الظاهرة عام 1813 عند أحد نباتات الزينة العصارية *Bryophyllum calycinum (Kalanchoe pinnata)* المنتشر في الهند دون أن يستطيع تفسيرها، إذ وجد أنّ أوراق هذا النبات تكون في ساعات المساء ذات طعم عشبي مر، بينما تكون في ساعات الصباح الأولى ذات طعم حامضي. جاء التفسير العلمي الدقيق لهذه الظاهرة فيما بعد من خلال الأبحاث العديدة التي أُجريت على نباتات الفصيلة الكراسيولية Crassulaceae، وتبعاً لذلك يجري أيضاً تسمية هذا المسلك لغاز CO_2 باستقلاب الأحماض عند الفصيلة الكراسيولية أو Crassulcean acid metabolism و اختصاراً CAM، ودُعيت جميع النباتات التي تسلك هذا المسلك CAM-Plants.

تشريحياً، تتميز هذه النباتات باحتوائها على فجوات ضخمة غنية بالماء وصانعات خضراء ضمن نفس الخلية، كما تبدو أوراقها صغيرة ذات أدمة سميكة وعدد قليل من الثغور للتقليل من تبخر الماء. ينتمي إلى هذه النباتات الأنواع التالية من النباتات العصارية Succulents : الأناناس *Ananas sativus*، الصبار *Opuntia sp.* . الأجاف *Agave sp.*، كراسيولا *Crassula sp.*، *Sedum sp.*.

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

تجدر الإشارة هنا إلى أن ليس كل نبات عصاري يتبع مجموعة النباتات هذه. إضافةً إلى ذلك فقد وجد أن هذا النمط من الاستقلاب لا يقتصر على النباتات العصارية، بل يتعداها ليشمل نباتات تنتمي إلى مجموعات تصنيفية مختلفة من وحيدات الفلقة مثل نبات *Aloe arborescens*، أو من عاريات البذور مثل نبات *Welwitschia mirabilis*، أو من بعض السراخس التي تعيش في المناطق المدارية مثل *Pyrrosia longifolia*.

تتشابه عمليات تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون وإرجاعه عند نباتات المسلك CAM إلى حد بعيد مع تلك عند النباتات رباعية الكربون. إلا أنّه يجري عند النباتات رباعية الكربون تثبيت غاز CO_2 في مكان (خلايا النسيج الوسطي) وإرجاعه في مكان آخر (خلايا غمد الحزمة)، بينما نجد هنا أنّ التثبيت والإرجاع يجريان في نفس المكان (نفس الخلية).

لا تستطيع نباتات المسلك CAM فتح ثغورها نهاراً، لأنّ ذلك سيترافق مع خسارة شديدة للماء بسبب الحرارة العالية في المناطق التي تنمو فيها، لذا تقوم هذه النباتات بفتح ثغورها وتثبيت CO_2 من الوسط الخارجي ليلاً، إذ تكون درجة الحرارة منخفضة ورطوبة الهواء مرتفعة نسبياً، وبالتالي فقدان الماء عبر الثغور شبه معدوم. يُختزن غاز CO_2 المثبَّت ضمن الفجوات الكبيرة على شكل أحماض عضوية (المالات). ثم تقوم هذه النباتات في النهار التالي بإغلاق ثغورها وتعمل في الوقت نفسه على تحرير غاز CO_2 المختزن في الفجوات، إذ يجري إرجاعه عبر حلقة كالفن في الصانعات الخضراء لنفس الخلية. هكذا نلاحظ أنّ حادثتي تثبيت وإرجاع غاز CO_2 منفصلتين زمانياً وليس مكانياً.

تتجلى الفائدة الفيزيولوجية من هذا النمط الاستقلابي في تخفيض عمليات النتح إلى أدنى مستوى والحفاظ على المحتوى المائي للخلايا، دون أن تعاني عملية التركيب الضوئي من نقص في غاز ثاني أكسيد الكربون.

Scanned with
الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

آلية تثبيت وإرجاع غاز CO_2 عند النباتات العصارية :

يجري تثبيت غاز CO_2 (البيكربونات HCO_3^-، بشكل فعلي) كما في النباتات رباعية الكربون إلى مركّب الفوسفواينول بيروفات الموجود في سيتوبلازم الخلية بواسطة انزيم فوسفواينول بيروفات – كربوكسيلاز PEP-Carboxylase، إذ يتشكّل حمض الأوكسال أسيتات (OAA). لكن هذه الخطوة والخطوتين اللاحقتين تجري ليلاً عندما تكون الثغور مفتوحة، إذ يمكن لغاز CO_2 أن يدخل الخلية مباشرة عبر الثغور.

يأتي مركب الفوسفوإينول بيروفات (PEP) اللازم لهذا التفاعل عند هذه النباتات من هدم النشاء المخزّن في الصانعات، وذلك عبر عدة تفاعلات كما يلي: يتفكك النشاء أولاً في الصانعات الخضراء حتى مرحلة السكريات الثلاثية المفسفرة Triose phosphate، التي يمكن أن تُغادر الصانعة عبر ناقل متخصص إلى السيتوبلازم. يجري في سيتوبلازم الخلية أكسدة هذه السكريات لتتحوّل إلى مركب فوسفوإينول بيروفات، الشكل (81).

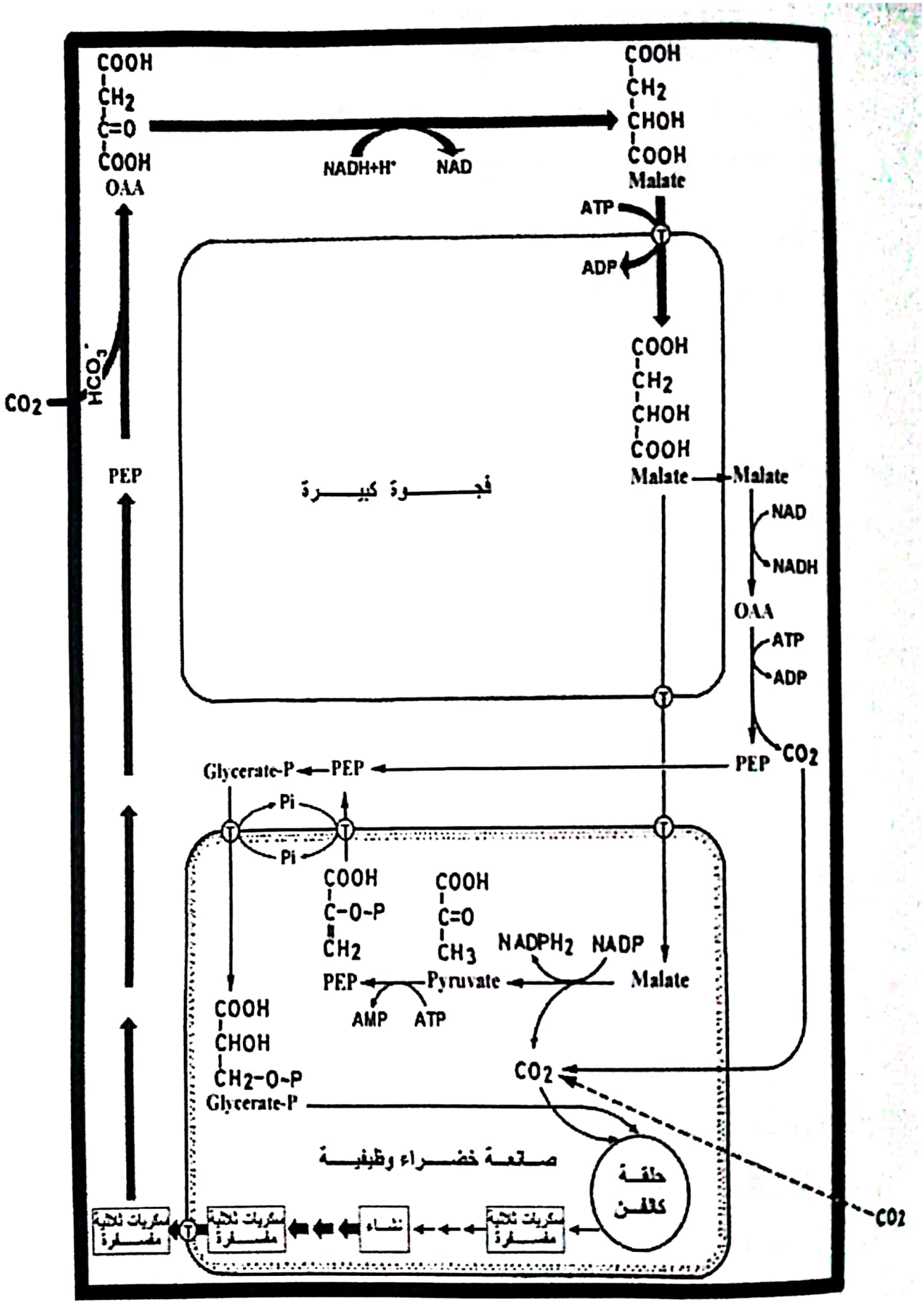
يتحول مركب الأوكسال أسيتات إلى المالات وذلك في سيتوبلازم الخلية أيضاً بواسطة انزيم NAD ـ مالات ديهيدروجيناز NAD-Malate dehydrogenase، وتترافق العملية مع استهلاك للنواتيدات المرجعة $NADH_2$، التي يجري الحصول عليها من أكسدة السكريات الثلاثية في التفاعلات السابقة.

يجري بعد ذلك نقل حمض المالات بواسطة نواقل خاصة مترتبة في الغشاء الفجوي Tonoplast بشكل مترافق مع استهلاك للطاقة، و يتمّ تخزينه في الفجوة الخلوية الكبيرة، مما يؤدي إلى ارتفاع حموضتها pH =3 - 3.5. وهنا تلعب السيقان والأوراق اللحمية للنباتات العصارية دوراً هاماً في تخزين كميات كبيرة من المالات في فجواتها الضخمة إلى جوار الصانعات الخضراء.

يجري في النهار إغلاق الثغور الورقية ونقل المالات من الفجوة (مما يؤدي إلى انخفاض حموضتها pH = 6) إلى الصانعات الخضراء المجاورة، إذ يتحوّل المالات

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner



الشكل (81): مخطط التثبيت المسبق لغاز ثاني أكسـيد الكربون عند النباتات العصارية (نباتات المسلك CAM): الخطوط الثخينة (ليلاً)، الخطوط الرفيعة (نهاراً)

Scanned with CamScanner
الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

إلى البيروفات، بواسطة انزيم NADP ـ المالات NADP-Malate enzyme، ويترافق التفاعل مع تحرّر غاز ثاني أكسيد الكربون والنواتيدات المرجعة $NADPH+H^+$. لايلبث البيروفات أن يتحول إلى فوسفوإينول بيروفات بفعل انزيم بيروفات فوسفات دي كيناز مع استهلاك شديد للطاقة (تحول ATP إلى AMP).

كما هو الحال عند النباتات رباعية الكربون يوجد أيضاً لدى النباتات العصارية (نباتات المسلك CAM) أكثر من نمط استقلابي وذلك تبعاً للانزيم المحرر لغاز ثاني أكسيد الكربون. وهكذا نجد عند مجموعة أخرى من نباتات هذا المسلك أنه يمكن للمالات المخزّن داخل الفجوات أن يغادرها إلى السيتوبلازم متحولاً إلى الأوكسال أسيتات بواسطة انزيم المالات ديهيدروجيناز، ثم لايلبث الأوكسال أسيتات أن يتحول إلى الفوسفوإينول بيروفات محرراً غاز CO_2 الذي يدخل حلقة كالفن، يجري التفاعل بواسطة انزيم فوسفوإينول بيروفات كربوكسي كيناز PEP-Carboxykinase، بشكل مترافق مع استهلاك الطاقة. وما يؤكد وجود هذا التفاعل المحرّر لـ CO_2 في السيتوبلازم وليس في الصانعة هو غياب انزيم تحرير CO_2 (انزيم NADP ـ المالات) من الصانعات لبعض نباتات المسلك CAM.

تتحوّل النواتج بعد تحرير غاز ثاني أكسيد الكربون العصارية (جزيئات الفوسفو إينول بيروفات) عند كلا نمطي النباتات عبر عدة تفاعلات إلى النشاء ثانية.

لا يمكن للصانعات الخضراء التعامل مع الفوسفو إينول بيروفات، لذا يُغادر هذا المركب الذي نتج داخلها إلى سيتوبلازم الخلية. يتحوّل الفوسفو إينول بيروفات القادم من الصانعة (نمط انزيم المالات) وذاك الموجود أصلاً في السيتوبلازم (نمط انزيم فوسفوإينول بيروفات كربوكسي كيناز) إلى غليسرات فوسفات. تدخل الغليسرات فوسفات الصانعة عبر ناقل فوسفاتي متخصص، وتساهم في حلقة كالفن لإنتاج جزيئات جديدة من السكريات الثلاثية Triose phosphate التي تعمل على إعادة إنتاج النشاء الذي تم استهلاكه ليلاً، ويبقى قسم ضئيل منها يمثل الفائض أو الناتج الصافي للتركيب الضوئي عند هذه النباتات، الشكل (81).

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

بعض الخواص الفيزيولوجية للنباتات العصارية:

. لقد أظهرت الدراسات المختلفة على أنّ هذه النباتات تستطيع التأقلم مع الظروف البيئية السائدة، وذلك عن طريق التحكم في مسارات تثبيت وإرجاع غاز ثاني أكسيد الكربون عندها. تستطيع هذه النباتات نهاراً في حال وجود كميات كافية من الماء في الوسط ليس فقط إرجاع CO_2 المتحرر من المالات في خلاياها، بل أيضاً فتح ثغورها، وتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون من الجو عبر حلقة كالفن مباشرةً بواسطة انزيم روبيسكو، كما هو الحال عند نبات الأناناس *Ananas sativus* عندما يُروى بشكل جيد.

. كما في النباتات رباعية الكربون تبدو قابلية النباتات العصارية لتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون الحاوي على النظير الكربوني الثقيل (C^{13}) مرتفعة نسبياً، لأن الانزيم المثبت لهذا الغاز من الجو الخارجي (انزيم الفوسفو إينول بيروفات كربوكسيلاز) يتمتع بإلفة لابأس بها تجاهه. ولكن عندما يقوم النبات العصاري بتثبيت غاز CO_2 في النهار أيضاً مع توفر الماء والرطوبة فإن كمية الكربون الثقيل (C^{13}) تنخفض في مركباته الكربوهيدراتية بسبب أن التثبيت يحدث في هذه الحالة بواسطة أنزيم الروبيسكو. وهكذا يمكن استخدام كمية (C^{13}) كمعيار لتحديد ظروف الجفاف ومدى تحمّل النباتات لهذه الظروف، إذ تتناسب كمية الكربون الثقيل في النبات عكساً مع كمية الماء في الوسط .

. تتميّز النباتات العصارية بمعدلات نمو منخفضة، إذ تبقى مقدرتها على تخزين المالات (مصدر غاز ثاني أكسيد الكربون اللازم للتركيب الضوئي) محدودة نسبياً، بسبب الحجم المحدود للفجوات. كما وجد بعض أنواع الصباريات التي تلجأ في المناطق الصحراوية شديدة الجفاف إلى إغلاق ثغورها ليلاً ونهاراً لفترات طويلة من الزمن، مستمدة غاز CO_2 اللازم للتركيب الضوئي من عملية التنفس فقط، وبالتالي تكون معدلات النمو عندها شبه معدومة. ولكن بالمقابل تتسم جميع النباتات العصارية باقتصادها المرتفع للماء. يتضح هذا الأمر عند مقارنة هذه النباتات

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

مع النباتات رباعية وثلاثية الكربون، كما في الجدول (3)، الذي يستعرض بعض خصائص التركيب الضوئي عند المجموعات النباتية الثلاث.

الجدول (3) : مقارنة بعض الخواص المرتبطة بالتركيب الضوئي عند المجموعات النباتية المختلفة

الخاصية	نباتات ثلاثية الكربون (الفول)	نباتات رباعية الكربون (الذرة)	نباتات عصارية (الأجاف)
معدل التركيب الضوئي	عادي	مرتفع	منخفض جداً
معدل النمو	عادي	أعلى بقليل	منخفض جداً
استهلاك الماء	مرتفع	وسطي	منخفض
نسبة كل من : $NADPH+H^+ : ATP : CO_2$	2:3:1	2:5:1	0 : 5:1
انزيم التثبيت الأولي لغاز CO_2	ريبيلوز ثنائي الفوسفات كربوكسيلاز أوكسيجيناز	فوسفو اينول بيروفات كربوكسيلاز	فوسفو اينول بيروفات كربوكسيلاز
الناتج الأولي بعد تثبيت غاز CO_2	غليسرات فوسفات	أوكسال أسيتات	أوكسال أسيتات
التنفس الضوئي	مرتفع	معدوم	متوسط
النقطة الحدية الحرجة لغاز CO_2	مرتفعة	منخفضة جداً	منخفضة جداً
أثر 22٪ من الأوكسجين على التركيب الضوئي	تثبيط	لا تأثير	تثبيط

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

تنظيم تفاعلات تثبيت CO_2 عند النباتات العصارية :

تحتاج تفاعلات التثبيت المسبق لغاز CO_2 في الليل وتفاعلات استقلاب هذا الغاز ثانية في النهار إلى تنظيم سيرها عند النبات على نحوٍ دقيق. وتتبيّن ضرورة وجود ميكانيكية دقيقة التنظيم أيضاً من خلال مقدرة هذه النباتات على التحوّل من مسلك كربوني إلى آخر وذلك بحسب الظروف البيئية للوسط. لا تزال هذه الميكانيكية المنظّمة في تفاصيلها غير واضحة تماماً، إلا انه قد تم التعرف إلى بعض أساسياتها :

- يتوقف انزيم فوسفو إينول بيروفات كربوكسيلاز عن العمل نهاراً، وربما يعود ذلك إلى التأثير العكسي المثبط للنواتج Feed back inhibition (مالات، أوكسال أسيتات) التي يزداد تركيزها في السيتوبلازم. يقود هذا التاثير المثبّط إلى عدم قدرة هذا الانزيم على تثبيت CO_2 المتحرر نهاراً داخل الخلية، مما يفسح المجال لانزيم الروبيسكو لتثبيت الغاز عبر حلقة كالفن.

- تسلك النباتات العصارية مسلك النباتات ثلاثية الكربون عند توفر الماء والرطوبة المناسبة، كما وجدنا، ولكن عند سيطرة الجفاف وشحّ المياه فإنّه يجري في خلاياها اصطناع سريع لبروتينات انزيم تثبيت CO_2 (فوسفواينول بيروفات كربوكسيلاز) وانزيم تحرر هذا الغاز في الخلية (انزيم المالات) الخاصّين بالمسلك CAM، وبذلك لايحدث تضارب بين عمل انزيمات كل من المسلكين.

- تلعب بعض النواقل المترتبة في الغشاء الفجوي Tonoplast دوراً هاماً في تنظيم تفاعلات تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون، وذلك من خلال تحكمها في نقل المالات من وإلى الفجوة في نفس الخلية.

Scanned with CamScanner

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

مكتبة A to Z