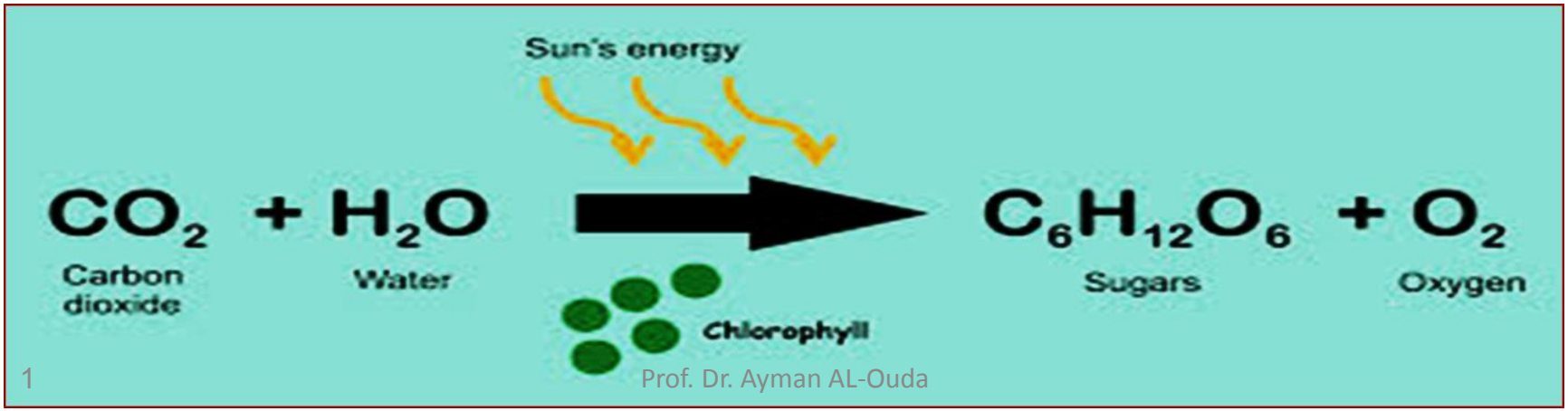
التمثيل الضوئي Photosynthesis

يُعرّف التمثيل الضوئي **Photosynthesis** بأنّه عملية تحويل الطاقة الضوئية **Light energy** إلى طاقةٍ كيميائية، تتمثل بشكلٍ رئيس بالسكريات **Sugars**، ومركبات عضوية أخرى. وتتكون عملية التمثيل الضوئي من سلسلةٍ من التفاعلات الكيميائية التي تتطلب غاز ثاني أوكسيد الكربون (CO_2) والماء (H_2O) كمواد أولية يتم تحويلها أنزيمياً إلى طاقةٍ كيميائة على شكل سكريات، حيث تُسهم الطاقة الضوئية من أشعة الشمس على دفع عجلة تلك التفاعلات، وتترافق عملية اختزال غاز الفحم تحرير الأوكسيجين (O_2) **Oxygen** إلى الغلاف الجوي الضروري لتنفس جميع الكائنات الحية. ويمكن تلخيص عملية التمثيل الضوئي بالتفاعل الآتي:



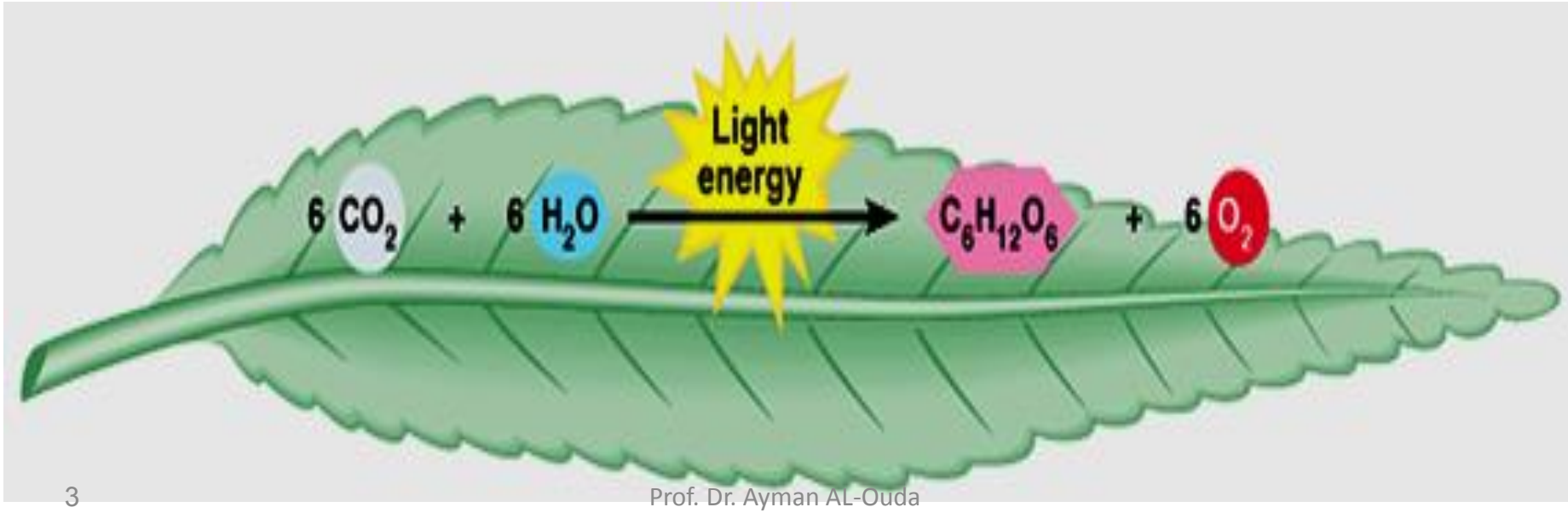
carbon dioxide + water $\xrightarrow[\text{chlorophyll}]{\text{light energy}}$ carbohydrates + oxygen

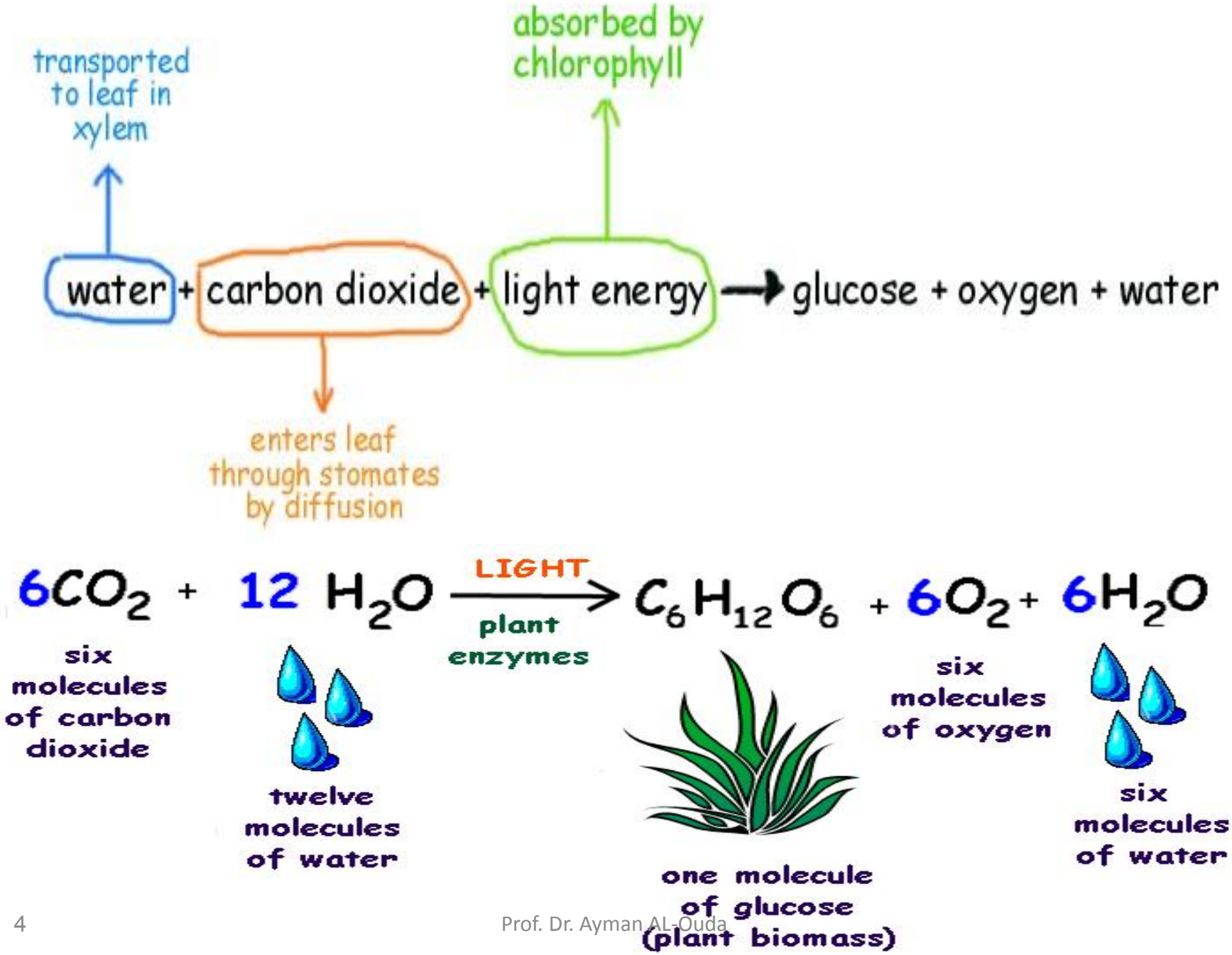
$$CO_2 + H_2O \xrightarrow[\text{chlorophyll}]{\text{light energy}} C_6H_{12}O_6 + O_2$$

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{chlorophyll}]{\text{light energy}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

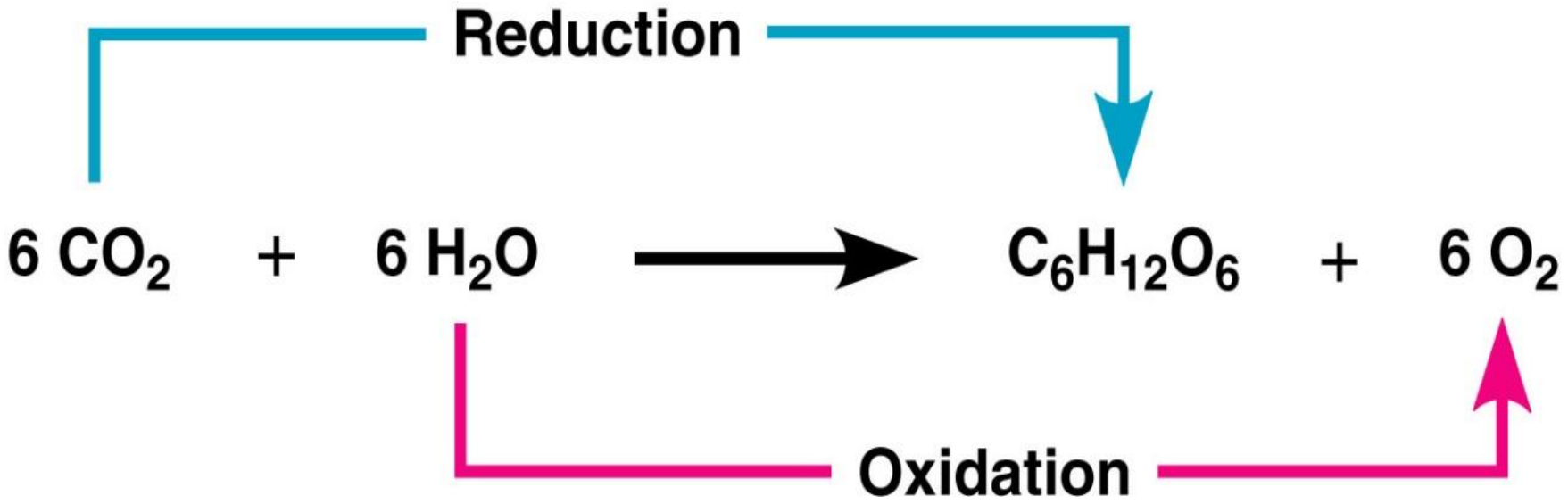
- **المواد الأولية اللازمة لإتمام عملية التمثيل الضوئي هي: CO_2 و H_2O، والطاقة الضوئية Light energy.**
- **تتمثل مخرجات عملية التمثيل الضوئي بتشكيل سكر الجلوكوز Glucose (starch)، وغاز الأوكسيجين O_2.**

خلال عملية التمثيل الضوئي تقوم النباتات الخضراء Green plants بامتصاص CO_2 عن طرق مسامات الأوراق Stomata، بواسطة الانتشار Diffusion، في حين تحصل النباتات على الماء عن طريق الجذور بفضل عملية الحلول osmosis، الذي يُنقل إلى الأوراق عن طريق الأوعية الناقلة الخشبية Xylem vessels. وتعمل جزيئات اليخضور Chlorophyll على أسر الطاقة الضوئية، التي تعمل على تحطيم جزيئات الماء (الأكسدة الضوئية للماء) بواسطة المعقد الأنزيمي المؤكسد للماء (WOE)، وربط ذرات الهيدروجين مع غاز الفحم لتشكيل سكر الجلوكوز. ويمكن أن يتحول الجلوكوز إلى سكروز sucrose، الذي يُنقل عبر اللحاء Phloem إلى باقي أجزاء النبات، أو يخزّن على هيئة نشاء starch. وينجم عن أكسدة جزيئيتين من الماء ضوئياً تحرير جزيء واحد من الأوكسيجين O_2، الذي يُستعمل في تنفس Respiration النبات، والإنسان، والحيوان، لذلك تُعد النباتات الخضراء بمنزلة رئات المدن.



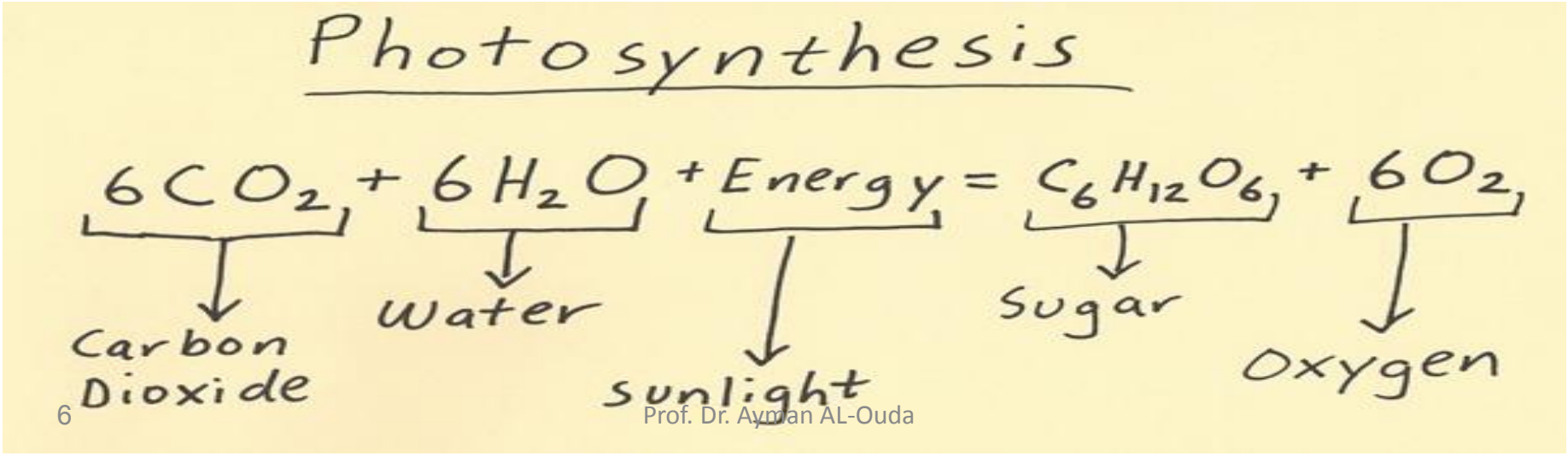

absorbed by chlorophyll
transported to leaf in xylem
water + carbon dioxide + light energy → glucose + oxygen + water
enters leaf through stomates by diffusion
6CO2 + 12 H2O LIGHT plant enzymes C6H12O6 + 6O2 + 6H2O
six molecules of carbon dioxide
twelve molecules of water
one molecule of glucose (plant biomass)
six molecules of oxygen
six molecules of water

خلال عملية التمثيل الضوئي تتم أكسدة الماء (فقد إلكترونات)، حيث يتم تحرير أربعة إلكترونات لتعويض الإلكترون المفقود من مركز التفاعل في النظام الضوئي الثاني، وإرجاع غاز الكربون (يكتسب إلكترونات).

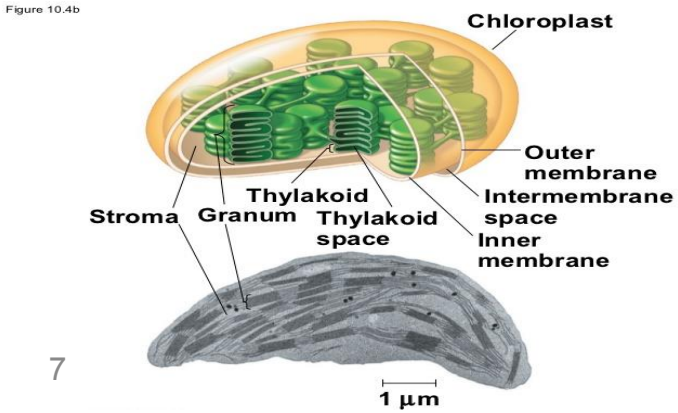


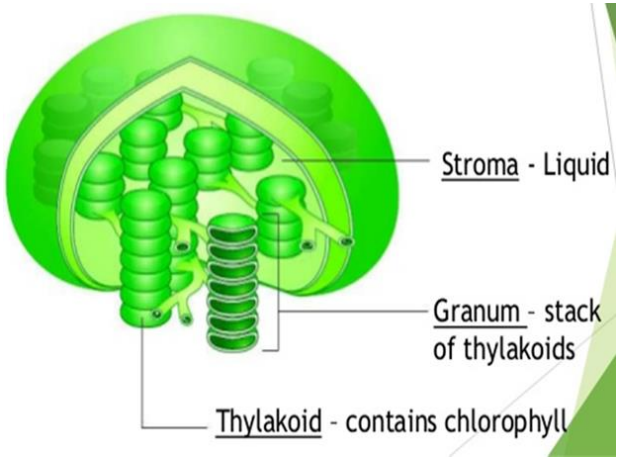
أهمية عملية التمثيل الضوئي Importance of photosynthesis:

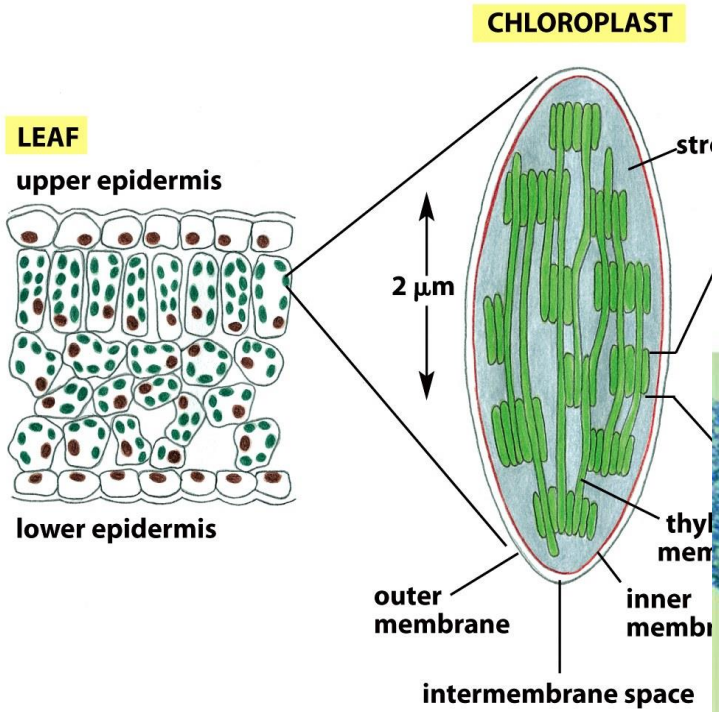
- تزود عملية التمثيل الضوئي بالطاقة (الوقود الأحفوري fossil fuels)، الضروري لكل أشكال الحياة على كوكب الأرض.
- تزود عملية التمثيل الضوئي بالأوكسيجين الجزيئي الضروري لتنفس وحياة جميع الكائنات الحية ذات التنفس الهوائي Oxygen consuming organisms.
- تؤدي عملية التمثيل الضوئي دوراً مهماً في التخفيف من ظاهرة الاحتباس الحراري من خلال امتصاص سنوياً قرابة 10% من غاز الكربون في الغلاف الجوي، الذي يُعد أحد أهم الملوثات الجوية، وإرجاعة إلى سكريات، التي تُعد مصدراً مهماً للطاقة اللازمة لدفاع عجلة العمليات الحيوية داخل الخلايا النباتية، وتصنيع المركبات العضوية الأخرى (البروتينات، والدهون ..... وغيرها).



تحدث عملية التمثيل الضوئي في النباتات الخضراء والطحالب Algae ضمن مكتنفات خلوية صغيرة تُسمى الصانعات الخضراء Chloroplasts، التي تتوضع داخل خلايا النسيج المتوسط التمثيلية Mesophyll cells، حيث تحتوي كل خلية قرابة 50 صانعة خضراء أو أكثر. تحدث تفاعلات الضوء ضم غشاء الصانعة الخضراء الداخلي الذي يُسمى Thylakoid membrane، الذي يتكون من المنطقة المتراصة التي يتوضع فيها النظام الضوئي الثاني (PSII)، وجزيئات الكلوروفيل والبروتينات الناقلة للإلكترونات المرتبطة به، في حين يتوضع النظام الضوئي الأول (PSI) مع جزيئات اليخضور والبروتينات الناقلة للإلكترونات، على حواف الغرانا وضمن الوصلات السيتوبلاسمية التي تُسمى Stroma Lamellae . وتحدث تفاعلات الظلام في الجزء السائل المحيط بغشاء الصّانعة الخضراء، التي تُسمى الستروما Stroma، حيث يتواجد الأنزيم RuBisCo، الذي يتوسط تفاعل تثبيت غاز الفحم في حلقة إرجاع الكربون الثلاثية (حلقة كالفن).







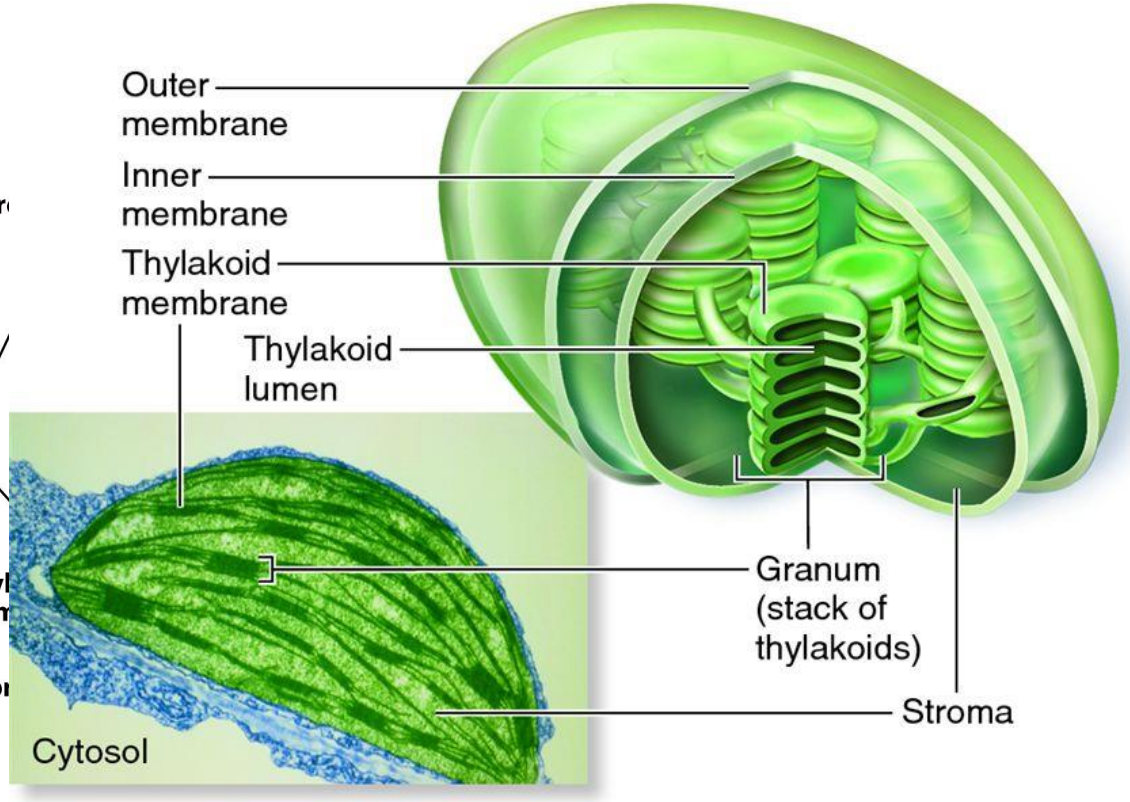
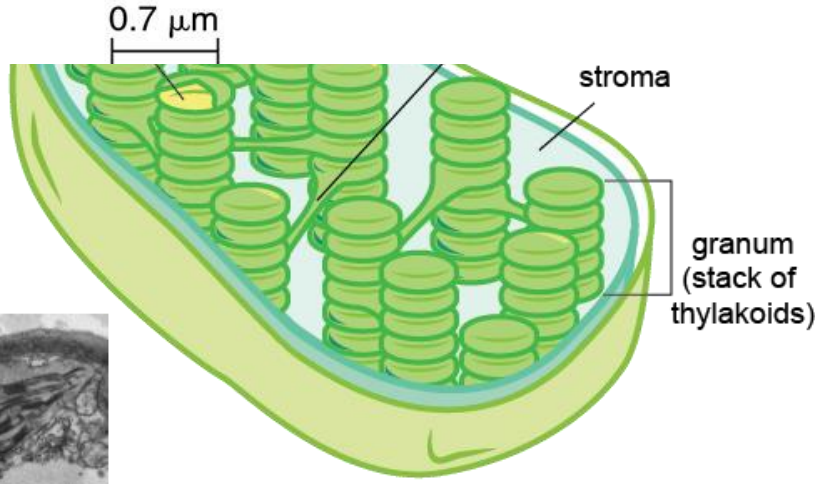
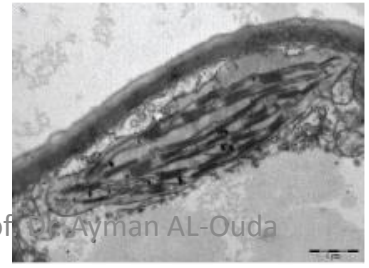


Figure 14-26 Essential Cell Biology 3/e (© Garland Science 2010)

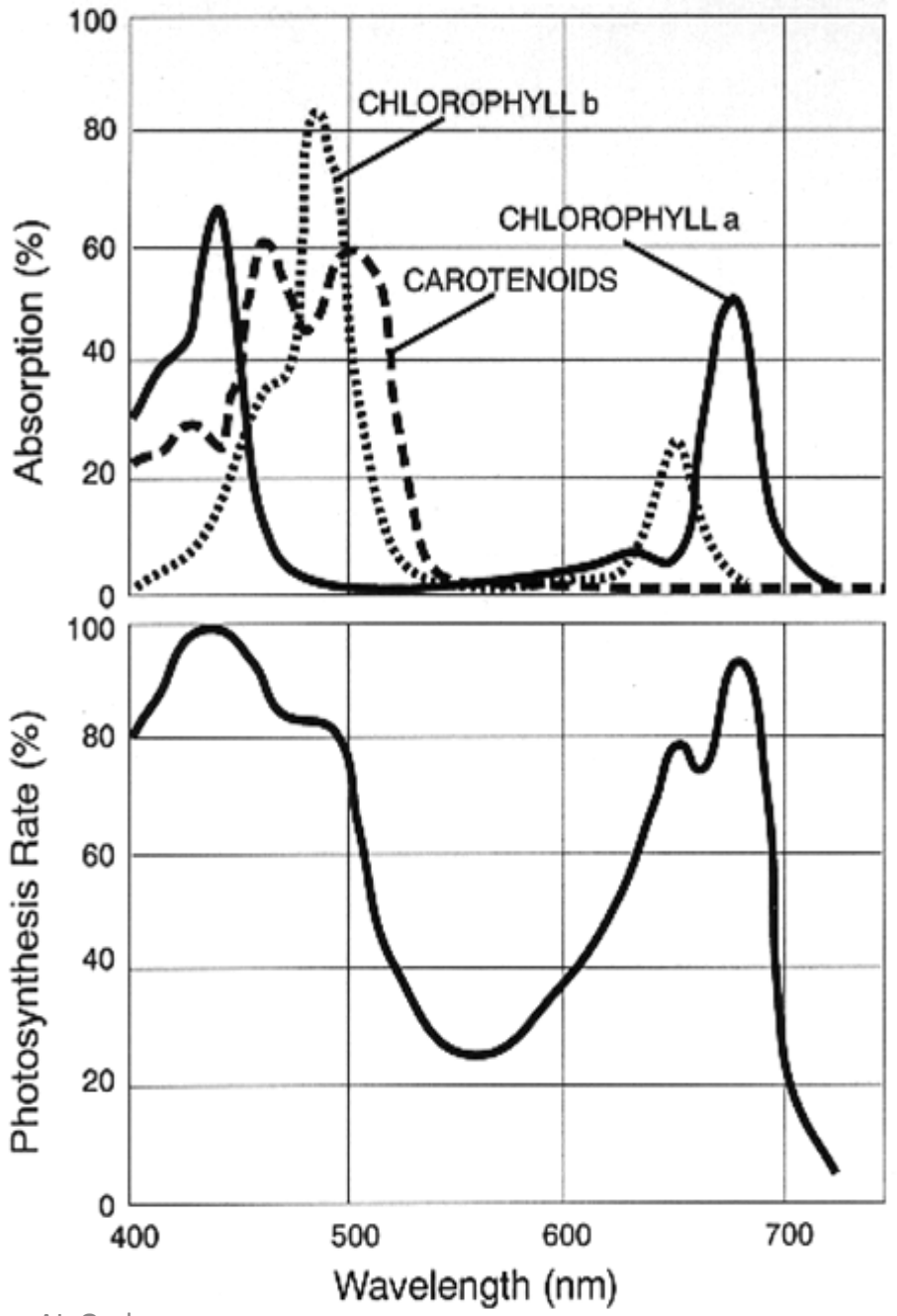


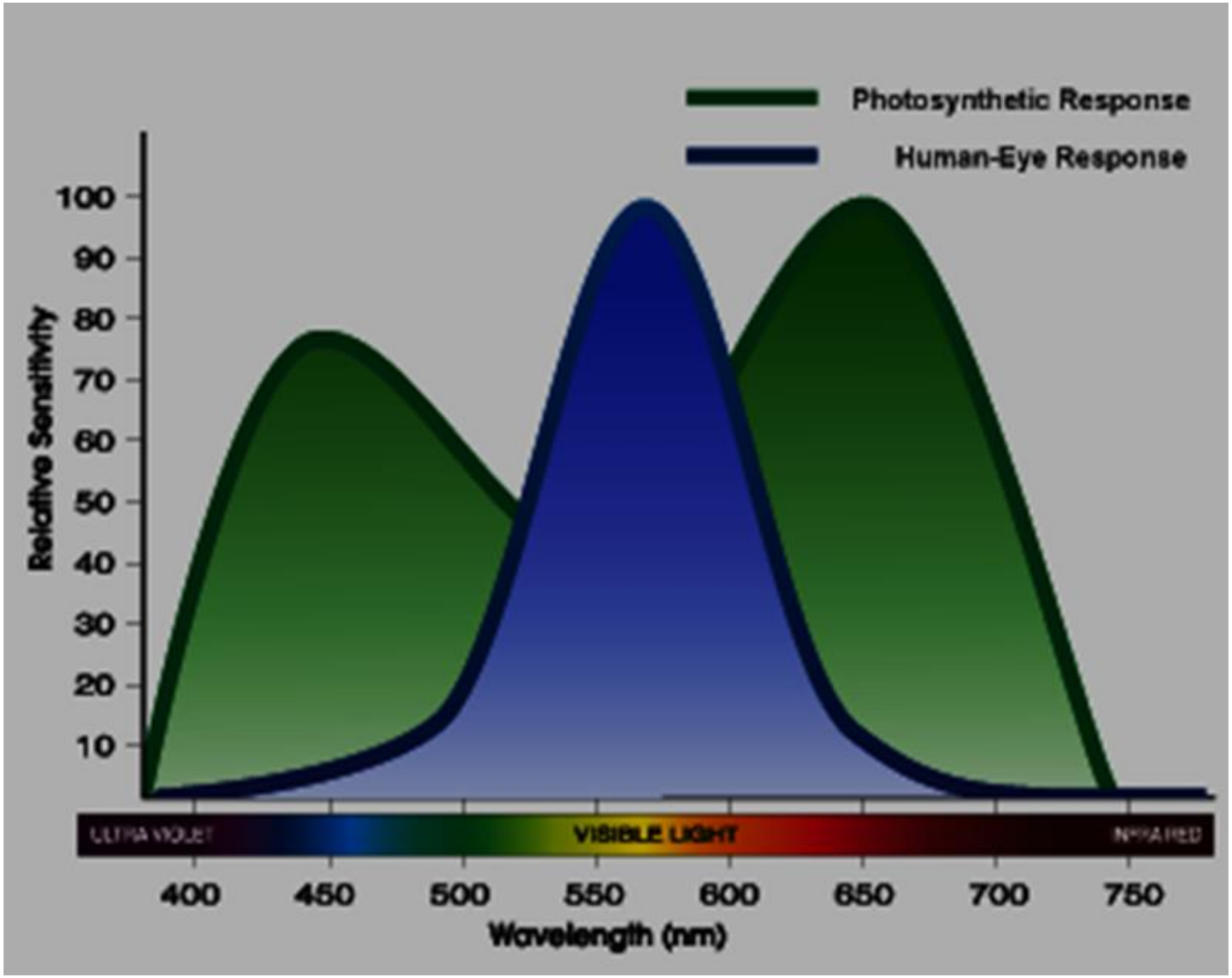


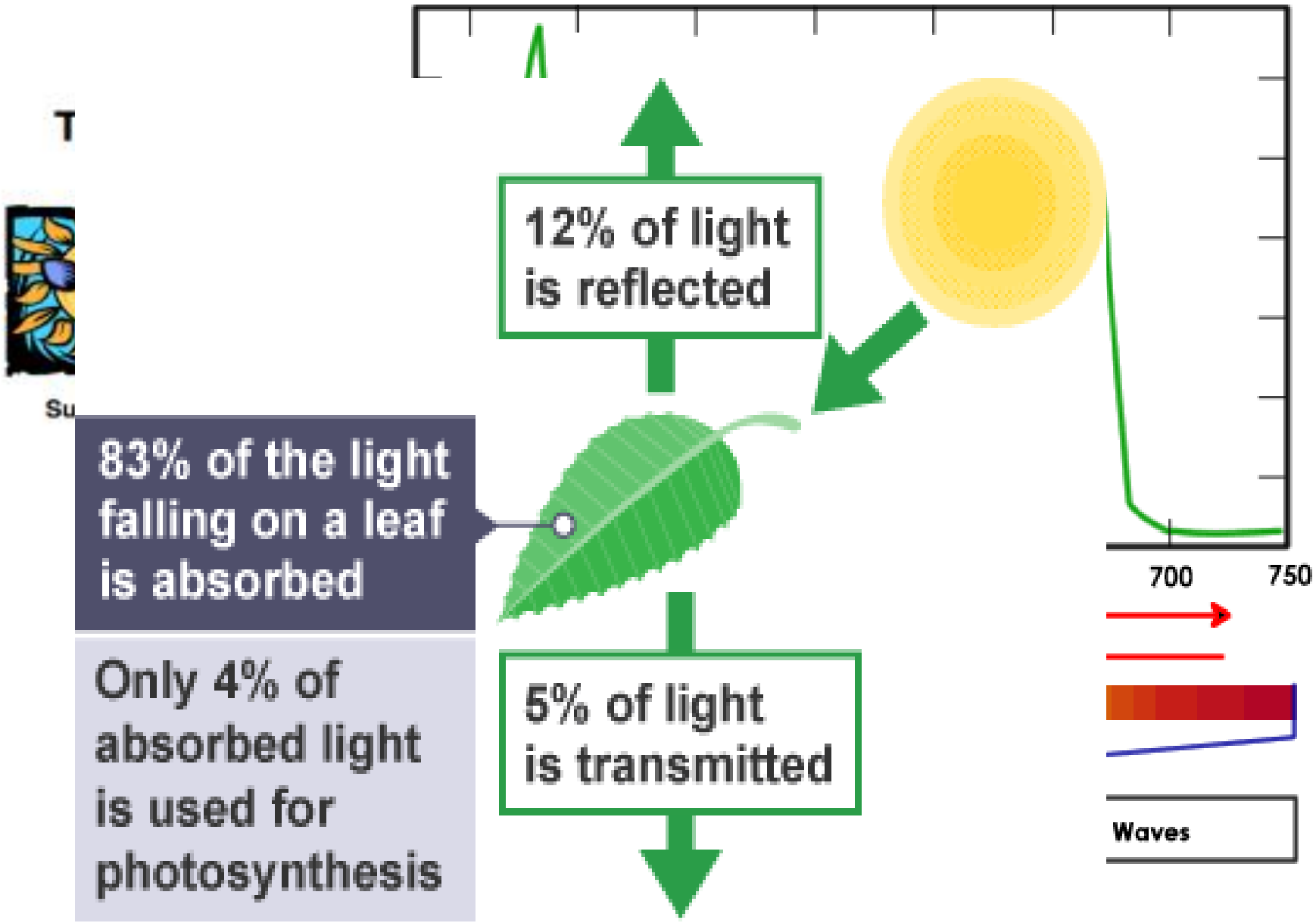
TEM image of a chloroplast (*Anemone sp.*, leaf cell)

امتصاص الضوء – اللواقط الضوئية:

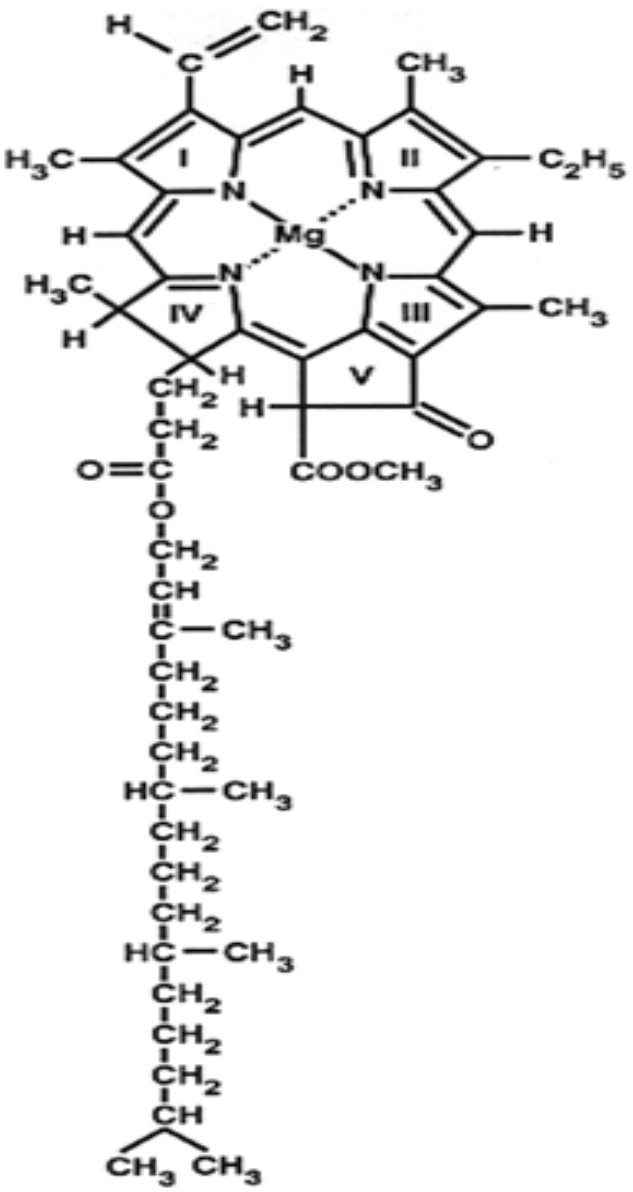
تمتص الأصبغة الخضراء (جزيئات الكلوروفيل)، والأصبغة البرتقالية Carotenoids الفوتونات الضوئية (الطيف المرئي visible light) (ضمن طول الموجة بين 400 – 700 نانومتر)، التي تُسمّى الأشعة الضوئية الفعّالة في عملية التمثيل الضوئي (PAR). وتنتقل الفوتونات الضوئية الممتصة من جزيئة كلوروفيل إلى أخرى وصولاً إلى معقد حصد الطاقة الضوئية في النظام الضوئي الثاني LHCII، ومن ثمّ مركز التفاعل P680، أو مباشرةً إلى مركز التفاعل في لنظم الضوئي الأول P700، ما يؤدي إلى تحريضها ودفعها للتخلي عن الكتروناتها.

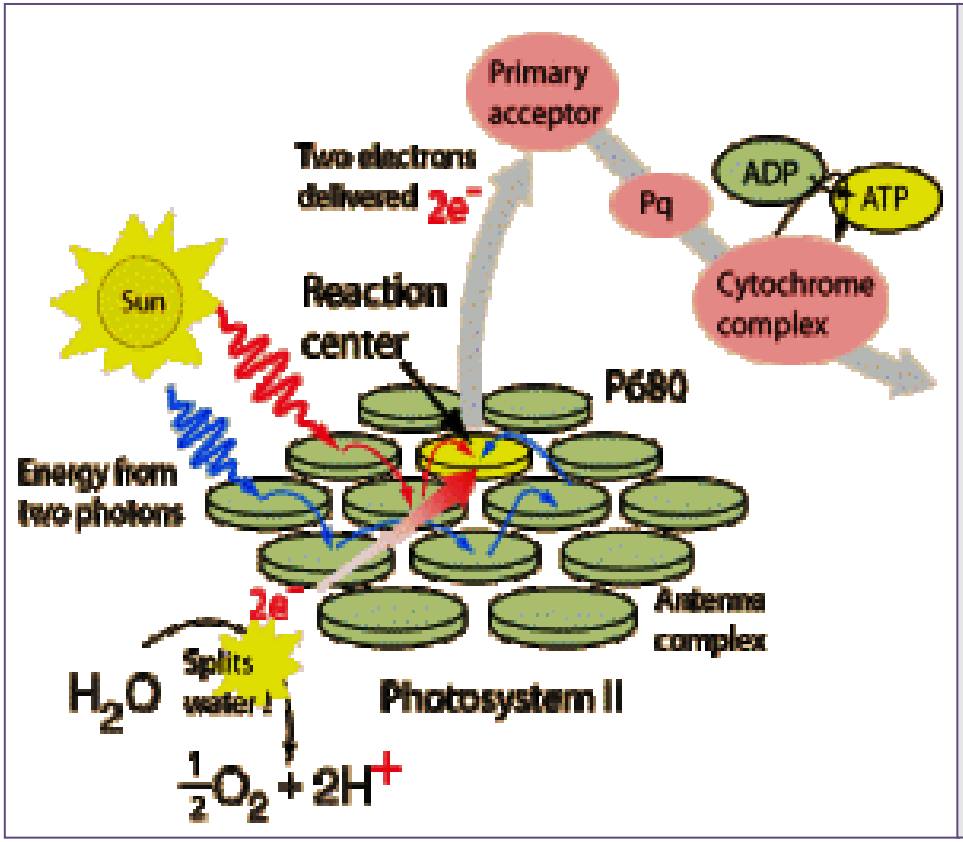


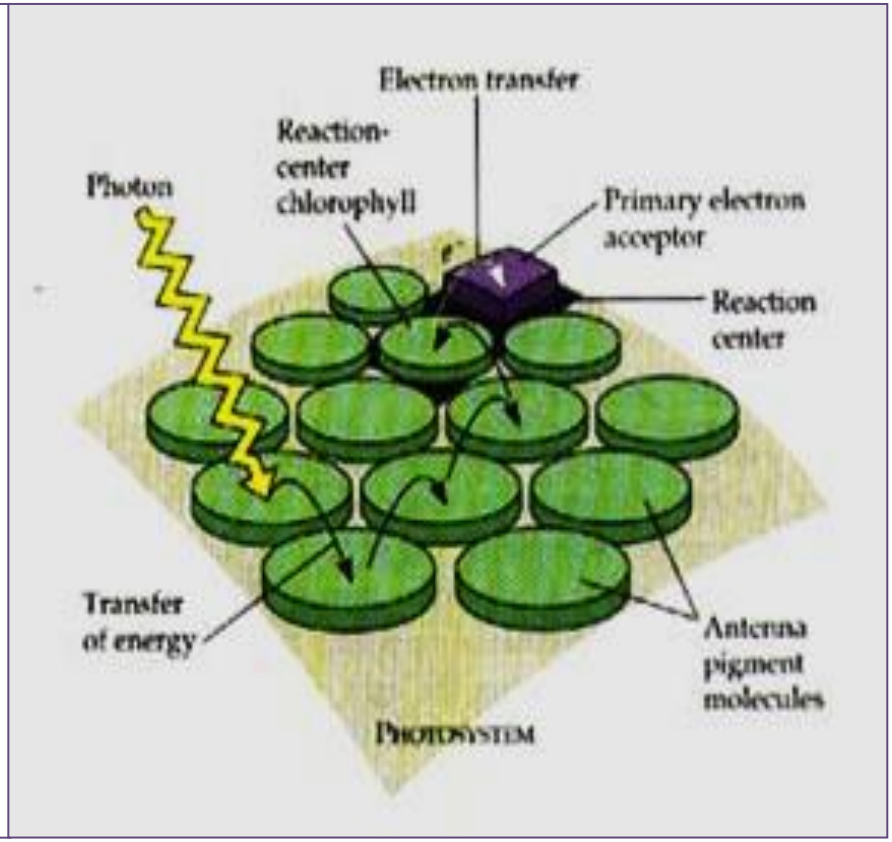

Photosynthetic Response
Human-Eye Response
Relative Sensitivity
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
VISIBLE LIGHT
400
450
500
550
600
650
700
750
Wavelength (nm)


12% of light is reflected
83% of the light falling on a leaf is absorbed
Only 4% of absorbed light is used for photosynthesis
5% of light is transmitted
700
750
Waves

يبين الشكل التركيب الكيميائي لجزيئة كلوروفيل a. أمّا في جزيئة كلوروفيل b، فتستبدل مجموعة CH_3 في الحلقة الثانية ring II بمجموعة CHO. وتظهر النباتات خضراء اللون بسبب جزيئات اليخضور المتواجدة بكثافةٍ كبيرة في الأوراق، التي تمتص بقوة الضوء الأحمر والأزرق، وتعكس الضوء الأخضر. ويتراوح عدد جزيئات اليخضور المرتبطة بكل مركز تفاعل في النباتات الراقية بين 200 – 300 ، تختلف باختلاف النوع النباتية والظروف البيئية السائدة في منطقة الانتشار. تعمل على امتصاص الفوتونات الضوئية ونقلها من جزيئة إلى أخرى بكفاءةٍ عالية تصل حتى 98%.



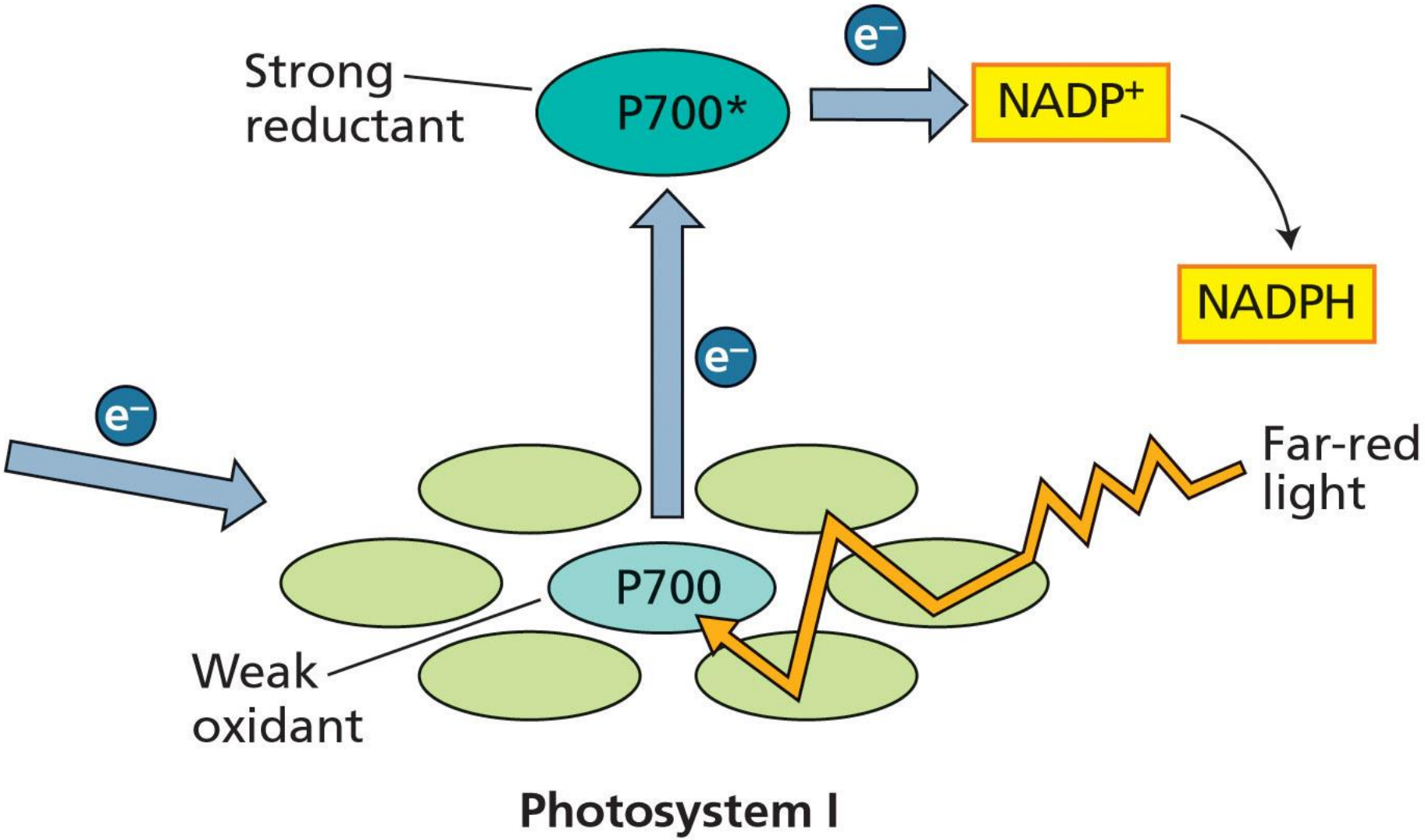


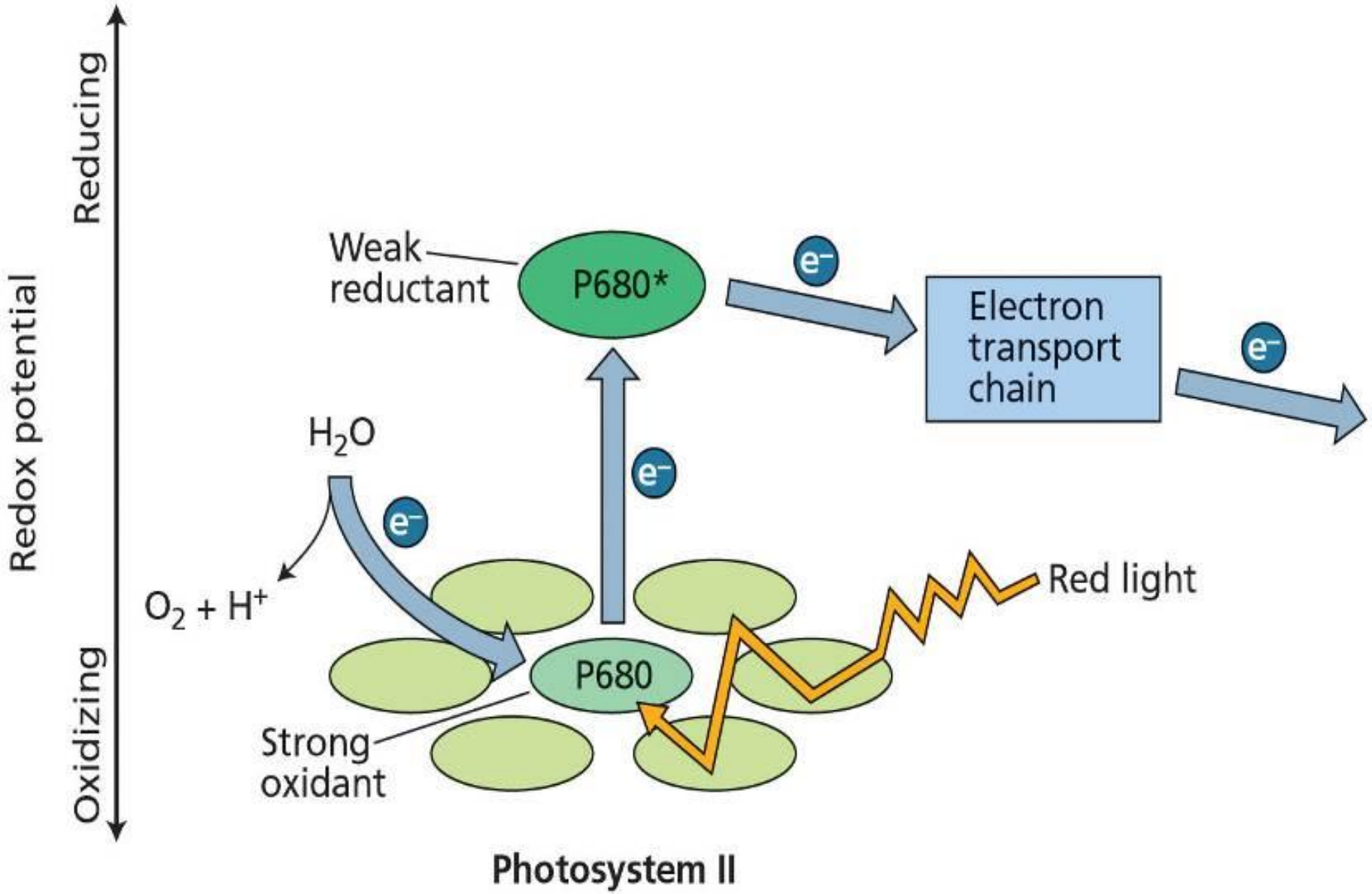


وتُسمّى الآلية التي تنتقل فيها الطاقة الضوئية المحرّضة Excitation energy من جزيئات الكلوروفيل إلى مركز التفاعل بالنقل بالرنين/الاهتزاز Resonance transfer ، حيث لا تنتقل الفوتونات الضوئية الممتصة من جزيئة كلوروفيل إلى الجزيء المجاور بطريقة إشعاعية، ولكن بطريقة غير إشعاعية. ويمكن أنْ ينتقل بهذه الآلية نحو 99- 95% من الفوتونات الضوئية الممتصة من جزيئات اليخضور إلى مركز التفاعل المرتبطة به، حيث تُستعمل هذه الطاقة الضوئية في عملية التمثيل الضوئي.

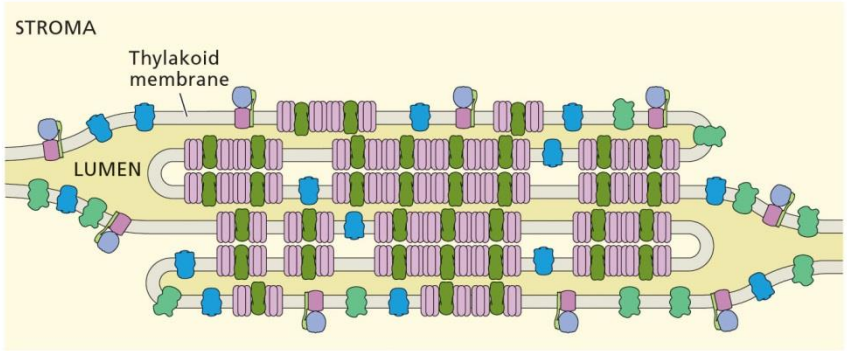
Prof. Dr. Ayman Al-Dujaili

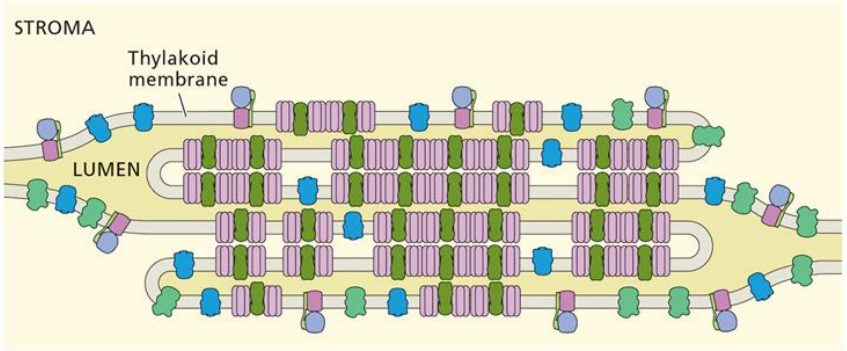
الأنظمة الضوئية Photosystems: تحتوي الصّانعات الخضراء على نوعين من الأنظمة الضوئية، النظام الضوئي الأول (PSI)، والنظام الضوئي الثاني (PSII). يمتص النظام الضوئي الأول الأشعة الحمراء الطويلة Far-red بطول موجة أكبر من 680 نانومتر، لذلك يُرمز له اصطلاحاً بالرمز P-700. ويُنتج النظام الضوئي الأول مرجعاً قوياً Strong reductant، قادراً على إرجاع $NADP^+$، ومؤكسداً ضعيفاً، قادراً على أكسدة البلاستوسيانين (PC) للحصول على الإلكترون، في حين يمتص النظام الضوئي الثاني الأشعة الحمراء Red light بطول موجة 680 نانومتر، ويُرمز له اختصاراً P-680. ويُنتج مؤكسداً قوياً Strong oxidant، قادراً على أكسدة الماء، ومرجعاً ضعيفاً يختزل المؤكسد الناتج عن النظام الضوئي الأول (البلاستوسيانين). ويرتبط النظامان الضوئيّان المختلفان فيزيائياً وكيميائياً الواحد بالآخر بواسطة سلسلة نقل الإلكترونات Electron Transport Chain. توجد الأنظمة الضوئية في موقعين مختلفين ضمن غشاء الـ Thylakoid، حيث يوجد النظام الضوئي الثاني مع جزيئات اليخضور المرتبطة به، والبروتينات الناقلة للإلكترونات المرافقة له بشكلٍ أساسي في المنطقة المتراصة من الغشاء، المسماة Grana lamellae، في حين يوجد النظام الضوئي الأول مع أصبغة الكلوروفيل والبروتينات الناقلة للإلكترونات المرتبطة معه، بالإضافة إلى أنزيم العامل المزدوج Coupling factor المسؤول عن تصنيع المركبات الغنية بالطاقة (ATP) في المنطقة غير المتراصة من الغشاء، المُسمّاة Stroma lamellae، وحواف Grana lamellae.

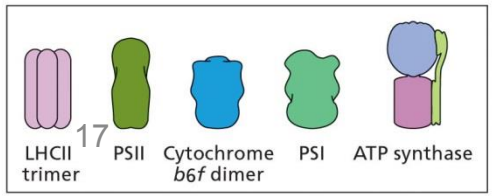

Strong reductant
P700*
e⁻
NADP⁺
NADPH
e⁻
e⁻
Far-red light
P700
Weak oxidant
Photosystem I

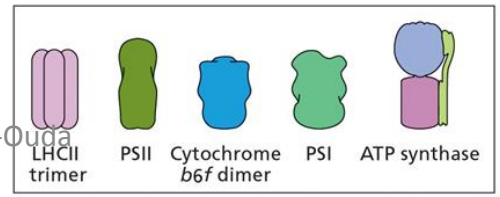

Redox potential
Reducing
Oxidizing
Weak reductant
P680*
e⁻
Electron transport chain
e⁻
H2O
e⁻
e⁻
O2 + H+
Red light
P680
Strong oxidant
Photosystem II

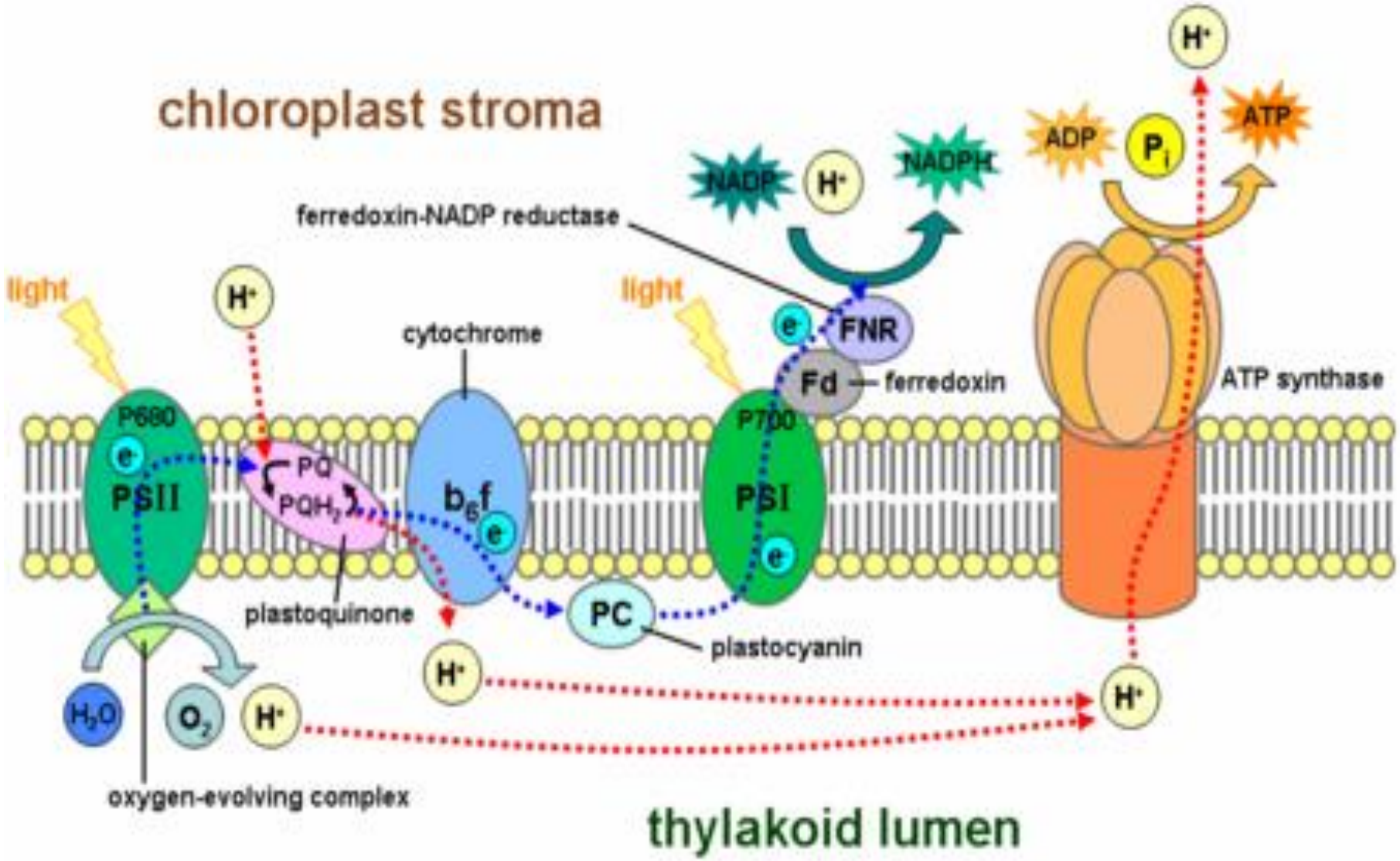
أمّا معقد السايتوكروم Cytochrome b6-f الذي يربط النظامين الضوئيين الواحد بالآخر، فيتوزع بشكلٍ متجانس بينهما. يقترح التباعد من حيث الموقع بين الأنظمة الضوئية وجود مركب أو أكثر من نواقل الإلكترونات لا بدّ أن يُهاجر من المنطقة المتراصة للغشاء إلى المنطقة غير المتراصة لإيصال الإلكترونات من النظام الضوئي الثاني إلى النظام الضوئي الأول (الهيدروكينون). وقد يفيد هذا التباعد بين الأنظمة الضوئية في تنظيم توزيع الطاقة الضوئية الممتصة بين النظامين الضوئيين لتخفيف الضغط على النظام الضوئي الثاني الحسّاس جداً للشدة الضوئية العالية، للحد من حدوث ما يُسمّى التثبيط الضوئي Photoinhibition. وبيّنت معظم القياسات الكمية وجود كمية زائدة من النظام الضوئي الثاني PSII، وإنّ نسبة PSII / PSI تحت مختلف الظروف البيئية قرابة 1.5/1، ويمكن أن تتبدل هذه النسبة عندما تُزرع النباتات في شروط مختلفة من الإضاءة .










chloroplast stroma
NADP
H+
NADPH
ferredoxin-NADP reductase
ADP
Pi
ATP
H+
light
H+
cytochrome
light
e
FNR
Fd
ferredoxin
ATP synthase
P680
e
PSII
PQ
PQH2
b6f
e
P700
PSI
e
plastoquinone
PC
plastocyanin
H+
H+
H2O
O2
H+
oxygen-evolving complex
thylakoid lumen

آليـة انتقـال الإلكترونـات والبروتونـات: تعمـل نواقـل الإلكترونـات علـى نقـل الـدفق الإلكتروني Electron flow من المعطي الأولي للإلكترونات، وهو المـاء (H_2O)، إلـى المستقبل النهائي لها ($NADP^+$). تتم تقريباً كل العمليات الكيميائية الخاصة بتفاعلات الضوء خلال عملية التمثيل الضوئي بواسطة أربعة معقدات بروتينية رئيسة، هي النظام الضوئي الثاني PSII، وCytochrome b6f، والنظام الضوئي الأول PSI، وأنزيم ATP Synthase. وترتبط هذه المعقدات البروتينية مع غشاء Thylakoid بشكلٍ أفقي على التتابع، بحيث يتأكسد الماء ضوئياً في الجزء الداخلي للغشاء (Lumen) ويتحرر الأوكسجين، ويختزل المستقبل النهائي للإلكترونات $NADP^+$ إلى المركب الغني بالطاقة NADPH Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate على الجزء الخارجي للغشاء (Stromal side)، ويُصنّع المركب الغني بالطاقة ATP في الستروما Stroma نتيجة تدفق شوارد الهيدروجين من الجزء الداخلي إلى الجزء الخارجي للغشاء. ويوجد بين المعقد الأنزيمي المؤكسد للماء والنظام الضوئي الثاني (PSII) ناقل إلكترون وحيد يرمز له بالحرف Z، وهو عبارة عن Tyrosine residue مرتبط مع مركز التفاعل في النظام الضوئي الثاني، ويعمل كصلة وصل بين WOE و PSII، أي إيصال الإلكترونات الناجمة عن أكسدة الماء إلى النظام الضوئي الثاني PSII.

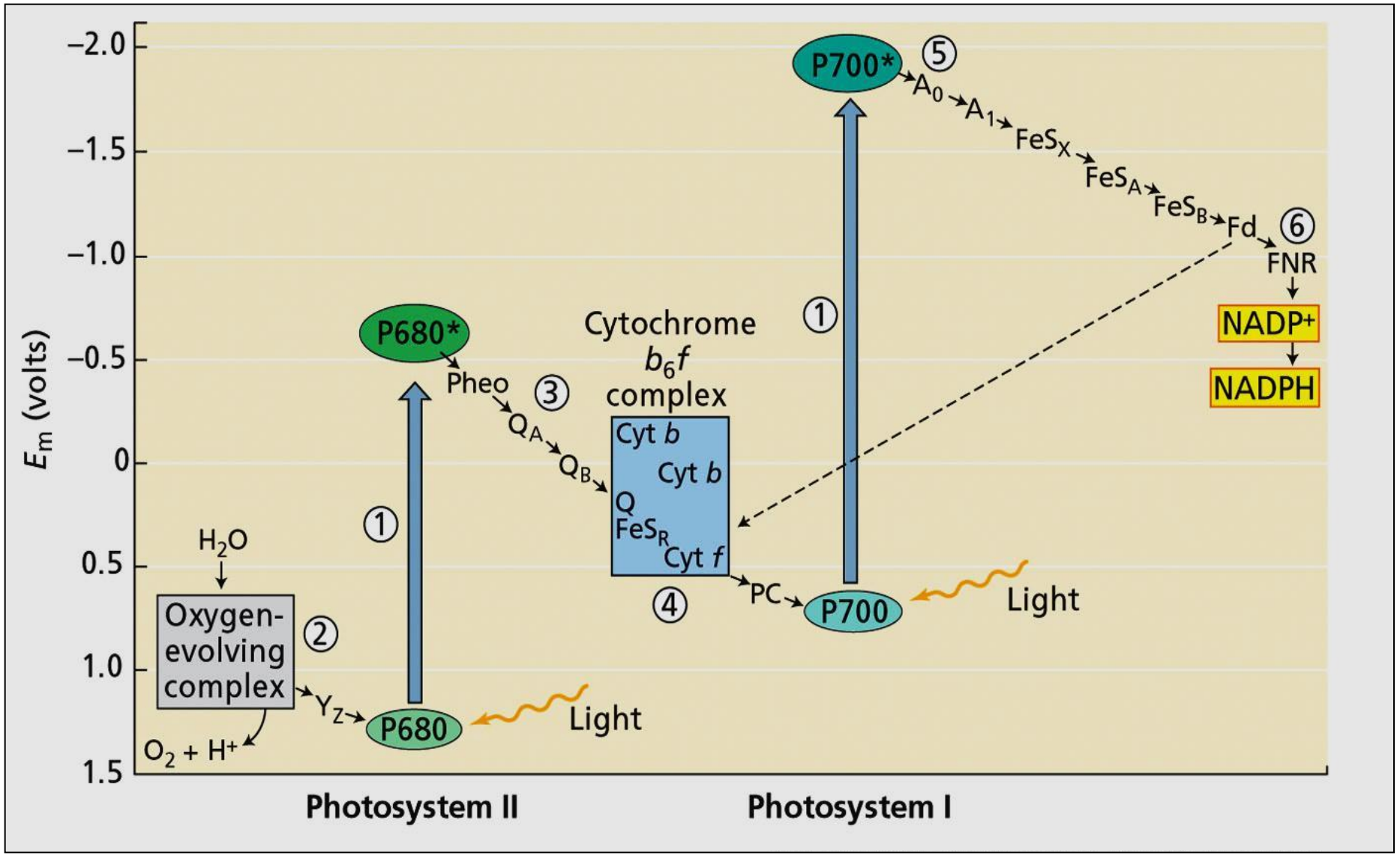
يتضح مما سبق ما يلي:

1. تُستعمل الطاقة الضوئية لتحويل الكلوروفيل من مرجع ضعيف إلى مرجع قوي.
2. يُعدّ الماء المعطي الرئيس والأولي للإلكترونات، في حين يُعد $NADP^+$ المستقبل النهائي لهذه الإلكترونات.
3. لا بد من انتقال أربعة إلكترونات ضمن سلسلة نقل الإلكترونات لتحرير جزيء أوكسجين واحد. ولا بدّ من أن يتفعّل كلا النظامين الضوئيين لإتمام تفاعلات الضوء أثناء عملية التمثيل الضوئي.

يُؤكسد الماء ضوئياً إلى O_2 بواسطة النظام الضوئي الثاني، ويُعطى التفاعل الكيميائي الذي تتم فيه أكسدة الماء على النحو الآتي:

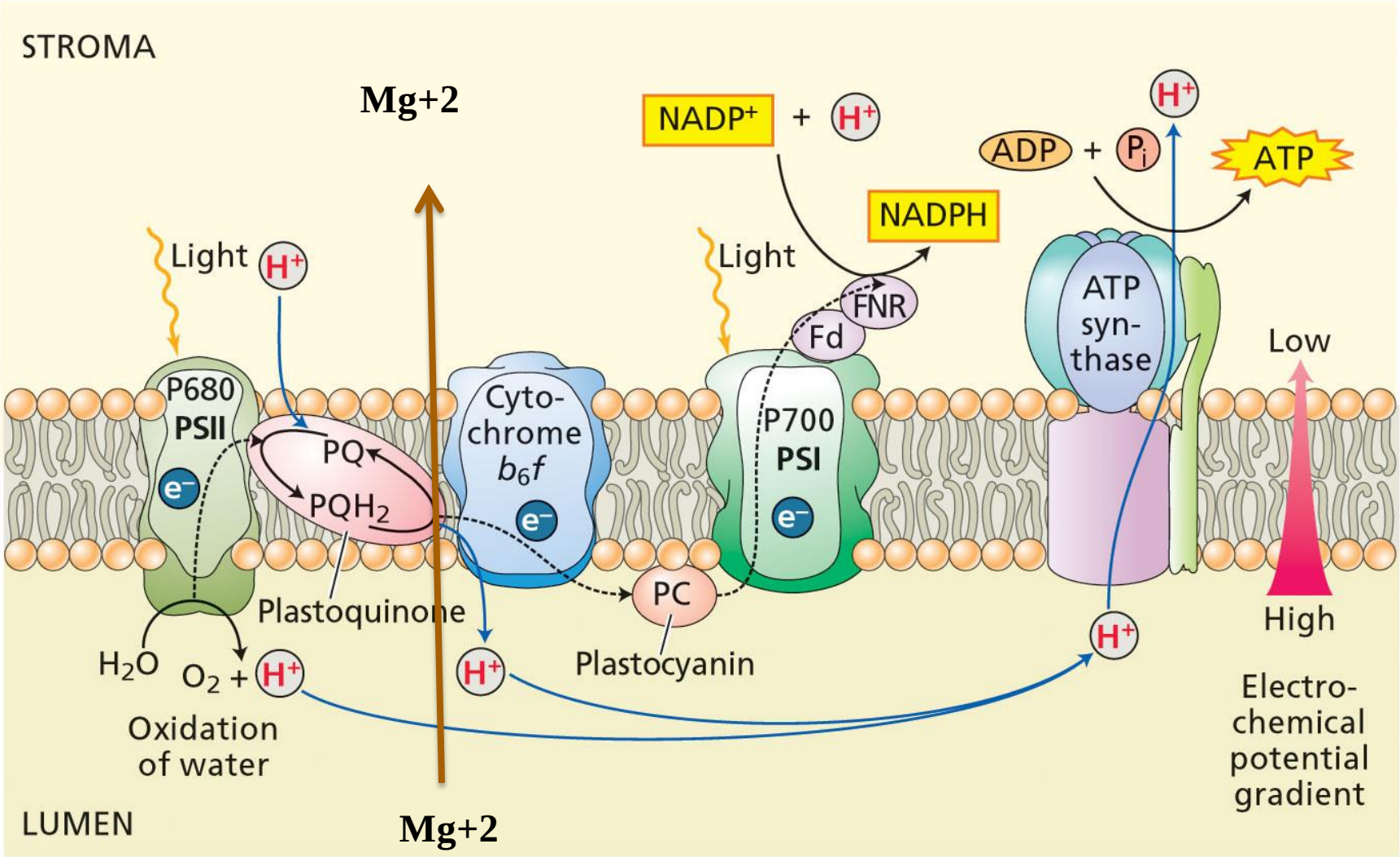
$$2\,H_2O \rightarrow O_2 + 4H^+ + 4\bar{e}$$

تُشير المعادلة إلى إزالة أربعة إلكترونات من جزيئتين من الماء، وتحرير الأوكسجين الجزيئي وأربعة بروتونات.


−2.0
−1.5
−1.0
−0.5
0
0.5
1.0
1.5
E_m (volts)
P700*
5
A_0
A_1
FeS_X
FeS_A
FeS_B
Fd
6
FNR
NADP+
NADPH
1
P680*
Pheo
3
Q_A
Q_B
Cytochrome b_6f complex
Cyt *b*
Cyt *b*
Q
FeS_R
Cyt *f*
PC
4
P700
Light
H_2O
Oxygen-evolving complex
2
Y_Z
P680
Light
$O_2 + H^+$
Photosystem II
Photosystem I

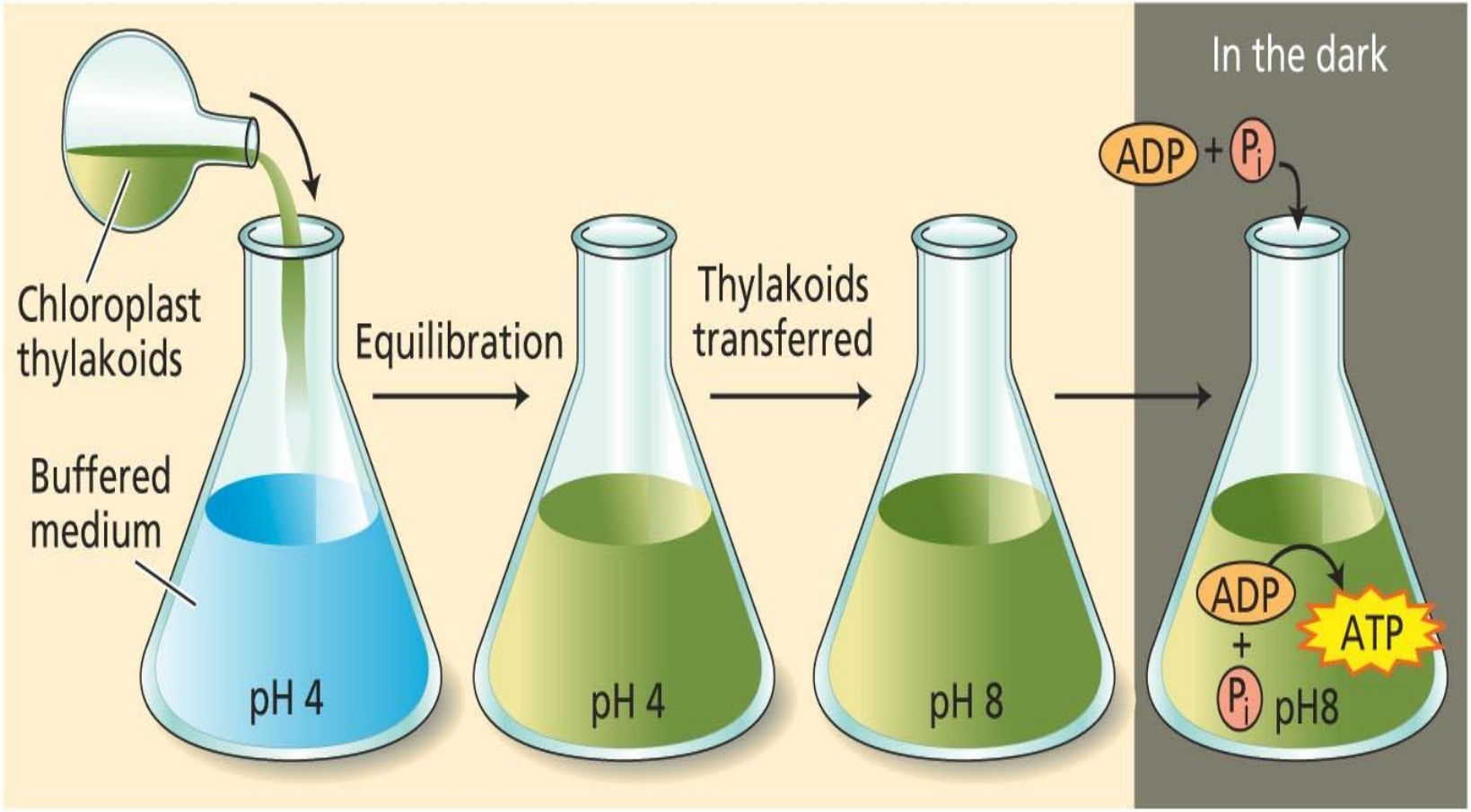
تتجمع البروتونات الناجمة عن أكسدة الماء في الجزء الداخلي للغشاء (Lumen)، لأنّ المعقد الأنزيمي المؤكسد للماء يتمركز عند الجزء الداخلي من الغشاء. وتُسهم هذه البروتونات المتجمعة في الجزء الداخلي للغشاء وكذلك البروتونات المنتقلة من الجزء الخارجي إلى الداخلي خلال أكسدة البلاستوكينون في زيادة التدرج بالجهد الكيميائي على جانبي الغشاء، وتُساعد القوة الناجمة عن تدفق البروتونات عبر القناة البروتينية (CF_0) في العامل المزدوج Coupling factor من الجزء الداخلي إلى الجزء الخارجي في تفعيل أنزيم ATP synthase، الذي يقوم بدمج ADP+Pi وتشكيل المركب الغني بالطاقة ATP على سطح الجزء الخارجي لغشاء الصّانعة الخضراء الداخلي Thylakoid. إذاً، يرافق عملية انتقال الإلكترونات عبر سلسلة نقل الإلكترونات أيضاً انتقال البروتونات من الجزء الخارجي (Stroma) إلى الجزء الداخلي للغشاء (Lumen)، ما يُساعد في زيادة فرق التدرج في درجة الحموضة بين الجزء الخارجي للغشاء نتيجة استنفاد البروتونات منه، والجزء الداخلي للغشاء نتيجة تراكم البروتونات فيه، وهذا مفيد جدًا في توليد القوة المحرضة البروتونية Proton motive force (PMF) اللازمة لتصنيع مركب ATP. وتُسمّى هذه الحلقة التي تُفسر تزامن انتقال الإلكترونات مع انتقال البروتونات في النظام الضوئي الثاني بحلقة الكينون Q Cycle.

النظرية الأسموكيميائية وآلية تشكل المركبات الغنية بالطاقة ATP:



أهمية التدرج في درجة الحموضة والتدرج في الجهد الكهربائي على جانبي الغشاء في توليد الطاقة الحرة اللازمة لتصنيع المركب الغني بالطاقة ATP.

النظرية الأسموكيميائية وآلية تشكل المركبات الغنية بالطاقة ATP: مرّ سابقاً، أثناء انتقال الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات، أنّه ينتج عن ذلك تباين في الجهد الكهربائي **Electrical potential**، ويتشكل كذلك تدرجاً في الجهد الكيميائي نتيجة انتقال البروتونات (H^+) من الجزء الخارجي إلى الجزء الداخلي للغشاء، وكذلك نتيجة تدفق البروتونات الناجمة عن أكسدة الماء ($4H^+$) إلى الجزء الداخلي من الغشاء. كل ذلك يجعل الجزء الخارجي من الغشاء أكثر قلوية (pH= 8)، والجزء الداخلي للغشاء أكثر حموضة (pH= 4 - 4.5)، وكل تباين مقداره 2 في درجة الحموضة على جانبي الغشاء تولد جهد كهربائي مقداره 120 ميللي فولت. وأيضاً لتحقيق التوازن الكهربائي على جانبي الغشاء تنتقل شوارد المغنزيوم (Mg^{+2}) من الجزء الداخلي إلى الجزء الخارجي للغشاء، ما يولد تدرجاً في الجهد الكهربائي (Δ Em)، وتدرجاً في الجهد الكيميائي (pH)على جانبي الغشاء. يُعد هذا التدرج الكهروكيماوي مصدراً مهماً للطاقة الحرة التي يمكن أن تُستعمل من قبل الخلية النباتية.



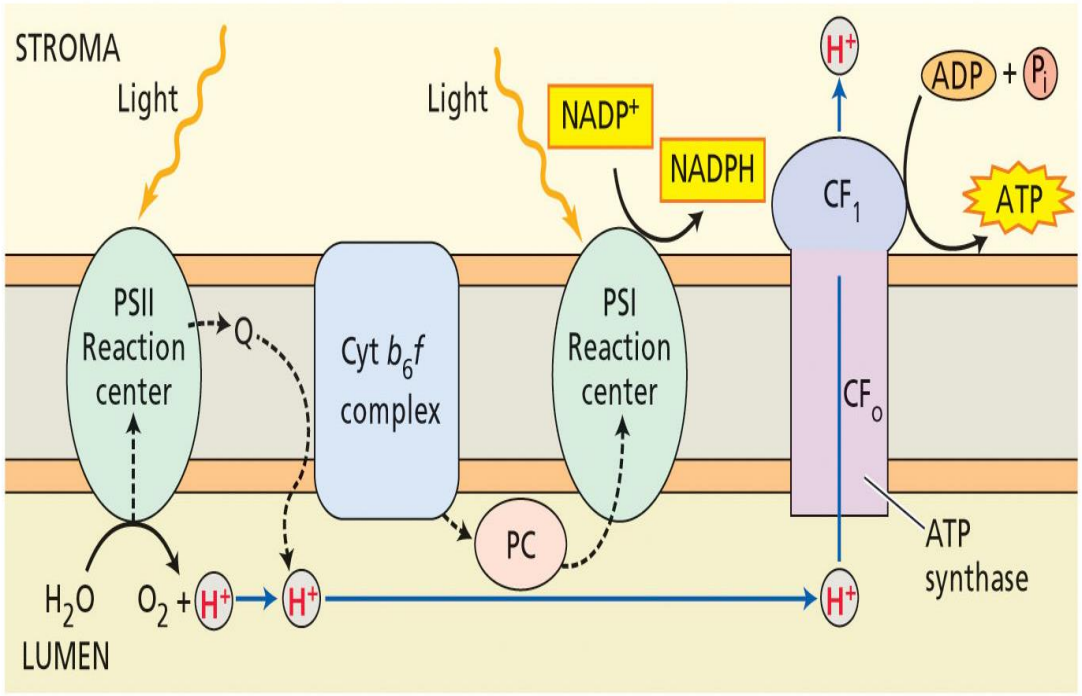
أهمية التدرج في درجة الحموضة على جانبي الغشاء في توليد الطاقة الحرة اللازمة لتصنيع المركب الغني بالطاقة ATP. (Jagendrof et al., 1967).

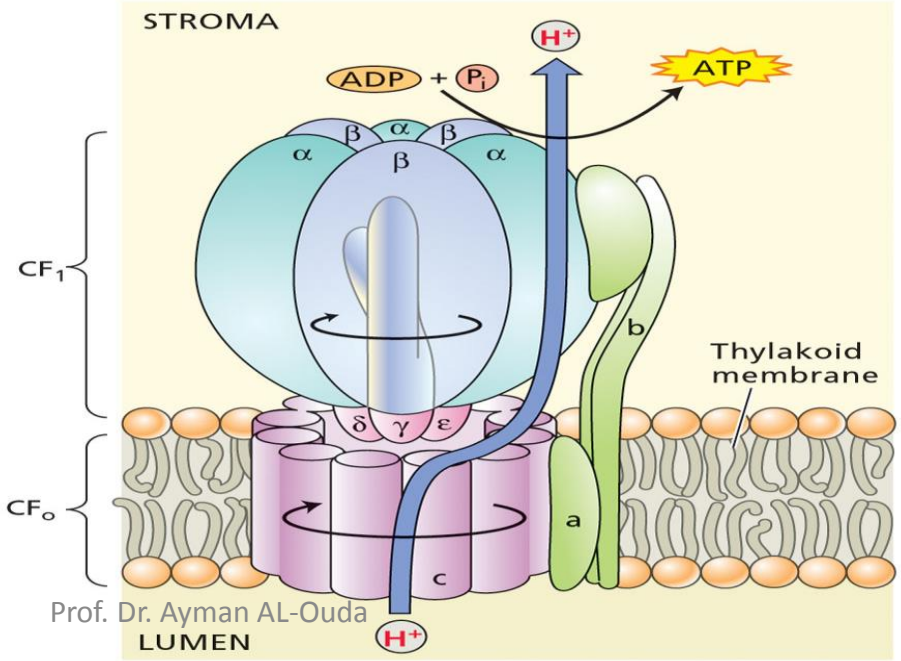
إنّ اختلاف تركيز شوارد الهيدروجين على جانبي الغشاء، يدفع H^+ المتراكمة في الجزء الداخلي من الغشاء إلى الانتقال عبر CF_0 إلى الجزء الخارجي، ويحدد فرق التركيز سرعة تدفق شوارد الهيدروجين، وبالتالي كمية الطاقة الحرة المتولدة واللازمة لتفعيل وتنشيط الأنزيم ATP synthase الذي يقوم بدمج ADP مع Pi وفق التفاعل الآتي:

$$ADP^{-3} + Pi^{-2} + H+ \longrightarrow ATP^{-4} + H_2O$$

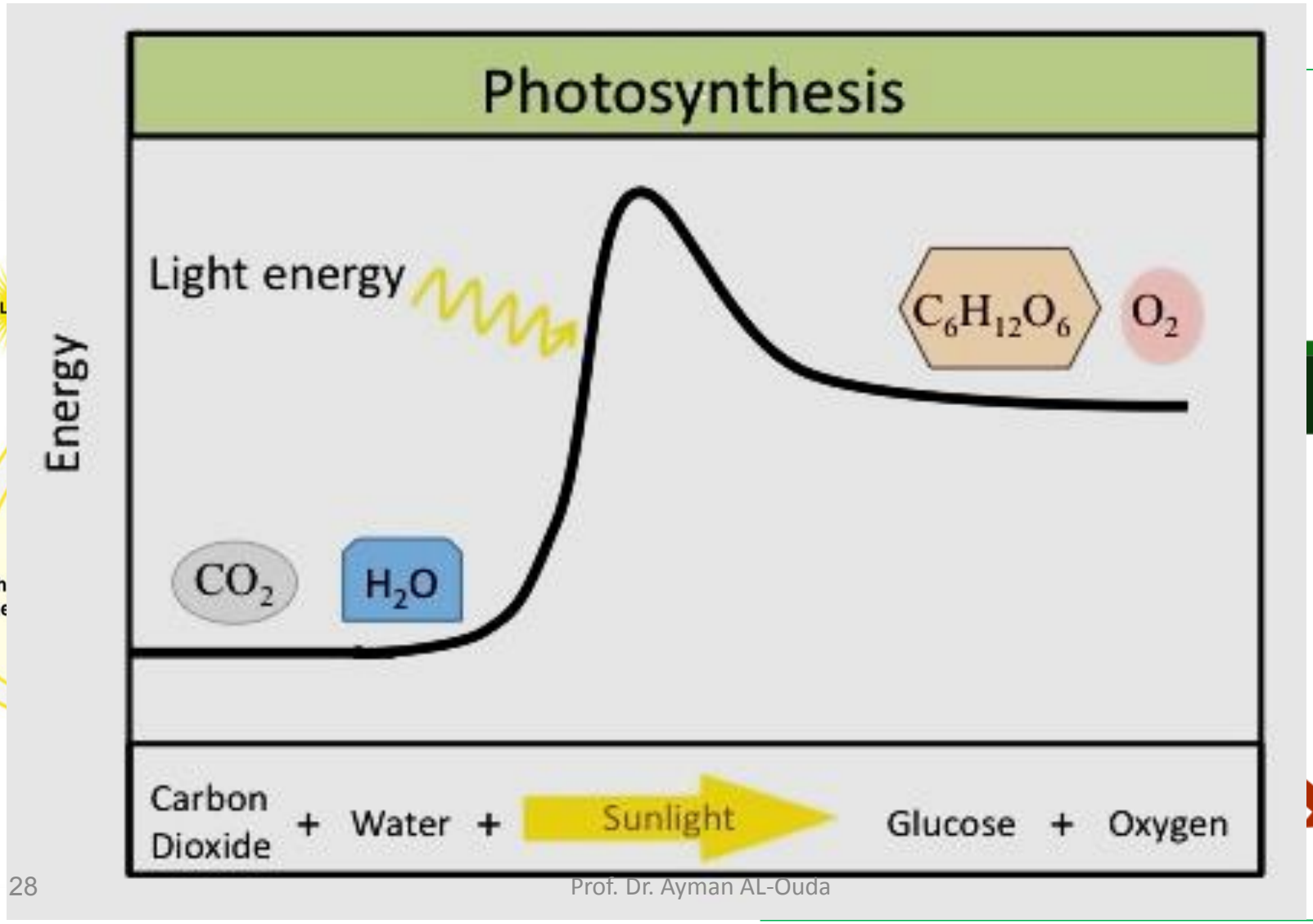
ويتم تشكيل المركبات الغنية بالطاقة على السطح الخارجي للغشاء Stroma. عموماً، لابد من مرور على الأقل ثلاث شوارد H^+ لتشكيل جزيء واحد من ATP، ويتضح مما سبق، انّه تتشكل جزيئتا ATP عند تحرير جزيء واحد من الأوكسجين.

عموماً، تستعمل المركبات الغنية بالطاقة المصنّعة خلال تفاعلات الضوء في تثبيت الكربون خلال تفاعلات الظلام.

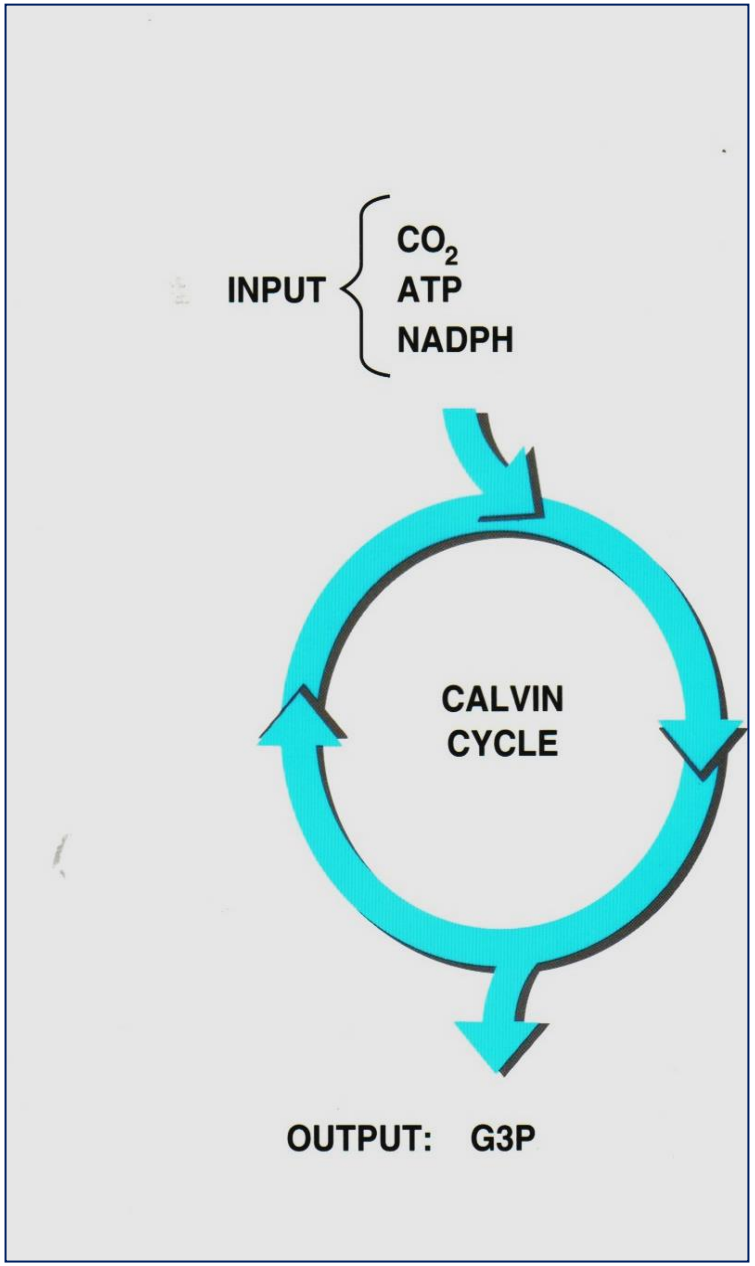

STROMA
Light
Light
NADP+
NADPH
H+
ADP + Pi
ATP
CF1
PSII Reaction center
Q
Cyt b6f complex
PSI Reaction center
CFo
PC
ATP synthase
H2O
O2 + H+
H+
H+
H+
LUMEN


STROMA
H+
ADP + Pi
ATP
α
β
β
α
β
α
CF1
b
Thylakoid membrane
δ
γ
ε
CFo
a
c
H+
LUMEN

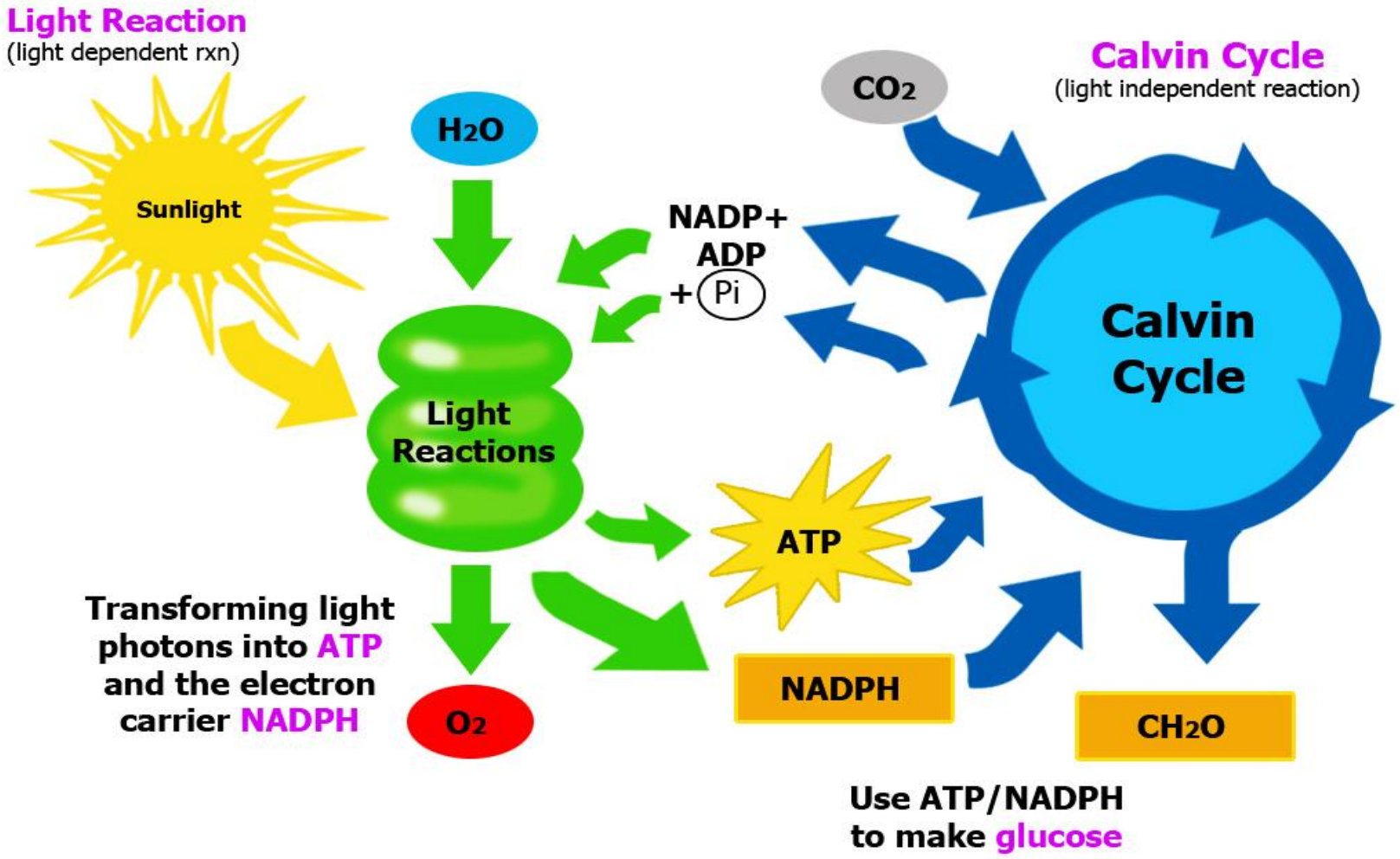
Dark Reactions (Light independent reactions)



The photosynthetic reactions are traditionally divided into two stages - the "light reactions," which consist of electron and proton transfer reactions and the "dark reactions," which consist of the biosynthesis of carbohydrates from CO_2. The light reactions convert energy into several forms.



Two Stages of Photosynthesis



LIGHT-DEPENDENT REACTIONS

THYLAKOIDS: $2H_2O + 2NADP + 3ADP + 3P_i \xrightarrow[\text{chlorophyll}]{\text{light}} O_2 + 2NADPH_2 + 3ATP$

LIGHT-INDEPENDENT REACTIONS (Calvin Cycle)

STROMA: $CO_2 + 2NADPH_2 + 3ATP \longrightarrow SUGAR + 2NADP + 3ADP + 3P_i$

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow{\text{sunlight}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Process	Location	Reactants	Ending Products
Light Dependent Reactions photosystems	Thylakoid membranes	Sunlight H_2O	ATP NADPH O_2 →
Light Independent Reactions Calvin cycle	Stroma	ATP NADPH CO_2	glucose

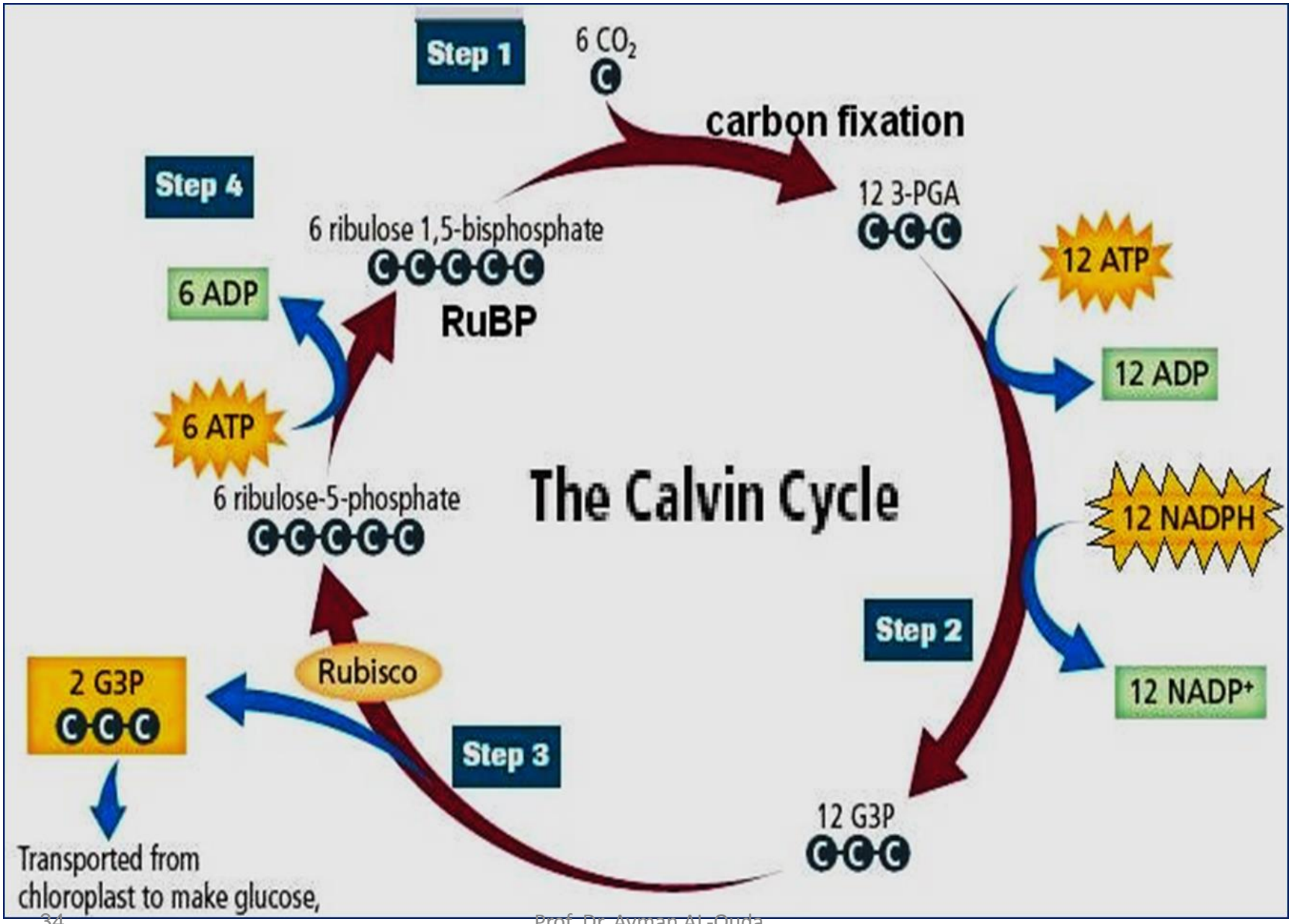
Calvin-Benson Cycle (PCR cycle) حلقة كالفن

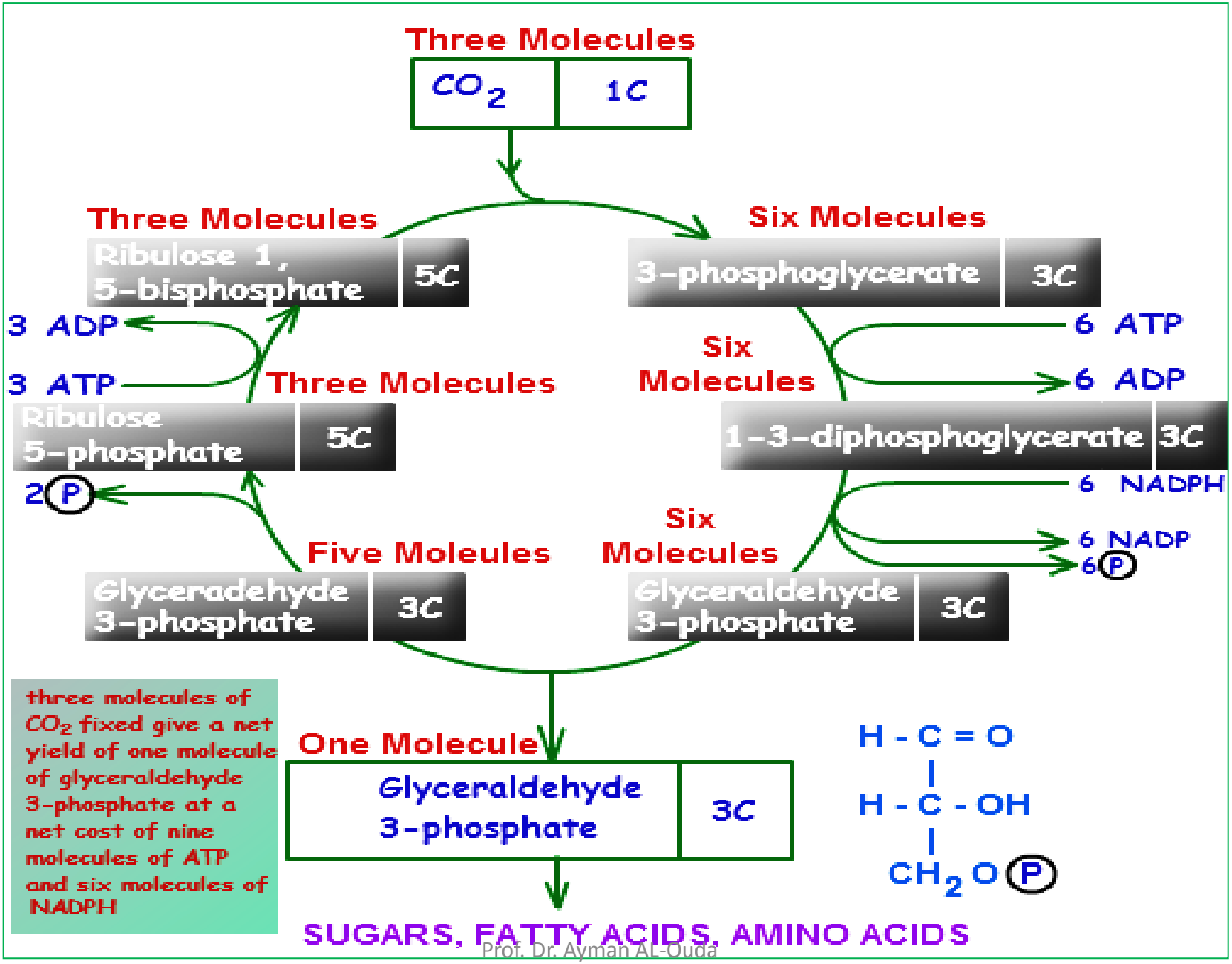
تتضمن حلقة إرجاع الكربون الثلاثية المراحل الثلاث الآتية:

1. إضافة غاز ثاني أكسيد الكربون (CO_2) إلى المستقبل الأولي المُسمّى اختصاراً Ribulose 1,5 biphosphate (RuBp)، لتشكيل جزيئتين من مركب ثلاثي الكربون، يُسمّى 3-phosphoglycerate، وهو أوّل مركب مستقر في الحلقة، لذلك سُميت النباتات المثبتة للكربون بهذه الآلية بالنباتات ثلاثية الكربون C3 plants. ويتوسط هذا التفاعل الأنزيم الموجود في الصّانعة الخضراء المُسمّى Ribulose-biphosphate carboxylase/oxygenase، ويُسمّى اختصاراً RuBisco. وإنّ هذا الأنزيم مسؤول عن تثبيت 200 بليون طناً من CO_2 سنوياً، ويُشكل هذا الأنزيم نحو 40% من مجموع بروتينات الأوراق الذوّابة الكلية. ويقدّر تركيز الأجزاء الفعّالة من هذا الأنزيم في الستروما Stroma ضمن الصّانعة الخضراء بنحو 4 mM، أو نحو 500 مرة أكبر من تركيز غاز الكربون في مراكز التثبيت.

2- تفاعلات الإرجاع Reduction reactions، وتتمثل بإرجاع المركب ثلاثي الكربون إلى كربوهيدرات، على شكل مركب Glyceraldehyde-3-phosphate، حيث يُفسفر أولاً المركب الثلاثي الكربون المتشكل إلى مركب 1,3 biphosphoglycerate باستخدام المركب الغني بالطاقة ATP، ثمّ يتم إرجاعه إلى مركب Glyceraldehyde-3-phosphate، الذي يُسمّى أيضاً (Triose-phosphate)، باستخدام المركب الغني بالطاقة NADPH. ويتوسط هذا التفاعل الأ نزيم المُسمّى: NADP:Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase.

3- إعادة توليد Regenerationالمستقبل الأولي لغاز الفحم (RuBp) اعتباراً من الجليسير ألدهيد ثلاثي الفوسفات، حيث يتطلب استمرار تثبيت غاز الفحم وجود المستقبل الأولي. ويتم في هذه الحلقة إعادة تصنيع ثلاث جزيئات من المستقبل الأولي المركب خماسي الكربون Ribulose 1,5 biphosphate، وذلك باستخدام خمس جزيئات من مركب Triose-p.


Step 1
6 CO_2
C
carbon fixation
12 3-PGA
C C C
Step 4
6 ribulose 1,5-bisphosphate
C C C C C
RuBP
6 ADP
12 ATP
12 ADP
6 ATP
6 ribulose-5-phosphate
C C C C C
The Calvin Cycle
12 NADPH
Step 2
12 NADP+
Rubisco
2 G3P
C C C
Step 3
12 G3P
C C C
Transported from
chloroplast to make glucose,


Three Molecules
CO_2
1C
Three Molecules
Ribulose 1, 5-bisphosphate
5C
Six Molecules
3-phosphoglycerate
3C
3 ADP
3 ATP
6 ATP
6 ADP
Six Molecules
Three Molecules
Ribulose 5-phosphate
5C
1-3-diphosphoglycerate
3C
2 P
6 NADPH
6 NADP
6 P
Six Molecules
Five Moleules
Glyceradehyde 3-phosphate
3C
Glyceraldehyde 3-phosphate
3C
three molecules of CO_2 fixed give a net yield of one molecule of glyceraldehyde 3-phosphate at a net cost of nine molecules of ATP and six molecules of NADPH
One Molecule
Glyceraldehyde 3-phosphate
3C
H - C = O
H - C - OH
CH_2 O P
SUGARS, FATTY ACIDS, AMINO ACIDS

يتضح مما سبق، أنّه لتصنيع واحد مول من السكر السداسي Hexose sugar، فلا بدّ من تثبيت ست جزيئات من غاز الفحم، واستهلاك 18 جزيئة ATP و 12 جزيئة NADPH من المركبات الغنية بالطاقة، و11 جزيء ماء (H_2O). بمعنى آخر، إنّ حلقة PCR تستهلك جزيئتين من NADPH وثلاثة جزيئات من ATP لتثبيت جزيء واحد من غاز الفحم CO_2. يمكن من خلال ذلك الاستدلال على كفاءة التمثيل الضوئي العظمى إذا تمكنا من معرفة ما يلي: محتوى الضوء من الطاقة، الاحتياج الضوئي الأدنى (عدد المولات من الفوتونات الضوئية الممتصة واللازمة لتثبيت مول واحد من CO_2)، الطاقة المخزونة في مول واحد من السكريات Sugars المُصنّعة (السكر السداسي).

يحتوي كل مول واحد من فوتونات الضوء الأحمر بطول موجة 680 نانومتر على 175 KJ (42 Kcal). وكما هو معروف، فإنّ الاحتياج الضوئي الأدنى Minimum quantum requirement كما هو محسوب يُعادل 8 فوتونات لكل مول واحد من CO_2 يتم تثبيته. وبالتالي فإنّ الحد الأدنى من الطاقة الضوئية اللازم لاختزال ستة مولات من غاز الفحم إلى مول واحد من السكر السداسي (Fructose-6-P) هو:

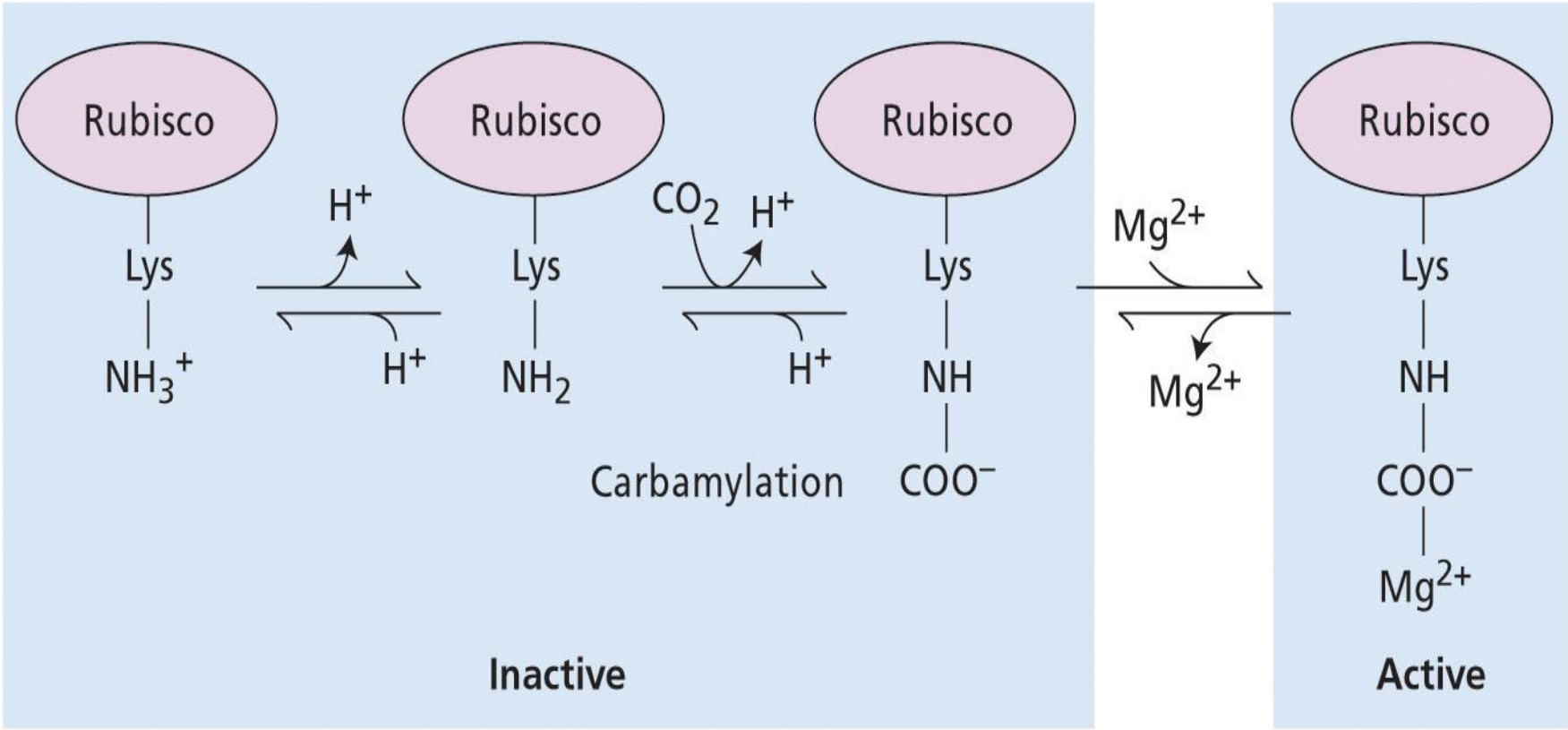
$$6 \times 8 \times 175\ KJ\ (42\ Kcal) = 8400\ KJ\ (2016\ Kcal)$$

وإنّ الطاقة المخزونة في مول واحد من السكر السداسي تعادل 2804 KJ(673 Kcal)، وذلك عندما يؤكسد بشكلٍ كامل. وبمقارنة كمية الطاقة اللازمة (8400) إلى كمية الطاقة الناتجة، يمكن القول: إنّ كفاءة عملية التمثيل الضوئي لا تتجاوز 33%، لماذا؟ لأنّ معظم الطاقة الضوئية الممتصة تُستهلك في تصنيع المركبات الغنية بالطاقة مثل ATPوNADPH خلال تفاعلات الضوء. ويمكن حساب كفاءة حلقة كالفن بشكلٍ مباشر من خلال معرفة التبدلات الحاصلة في الطاقة الحرة الناجمة عن تحلل مركبات ATPالداخلة وأكسدة مركبات NADPH التي تعادل 29 و 217 كيلو جول على التوالي (7, 52 Kcal) لكل مول من ATP وNADPH على التوالي. ويُلاحظ من التفاعل الصافي أنّه لتصنيع مول واحد من السكر السداسي، يحتاج النبات إلى 12 NADPH و 18 ATP، إذاً فإنّ حلقة إرجاع الكربون تستهلك طاقة مقدارها فقط:

$$(12 \times 217) + (18 \times 29) = 3126\ KJ\ (750\ Kcal)$$

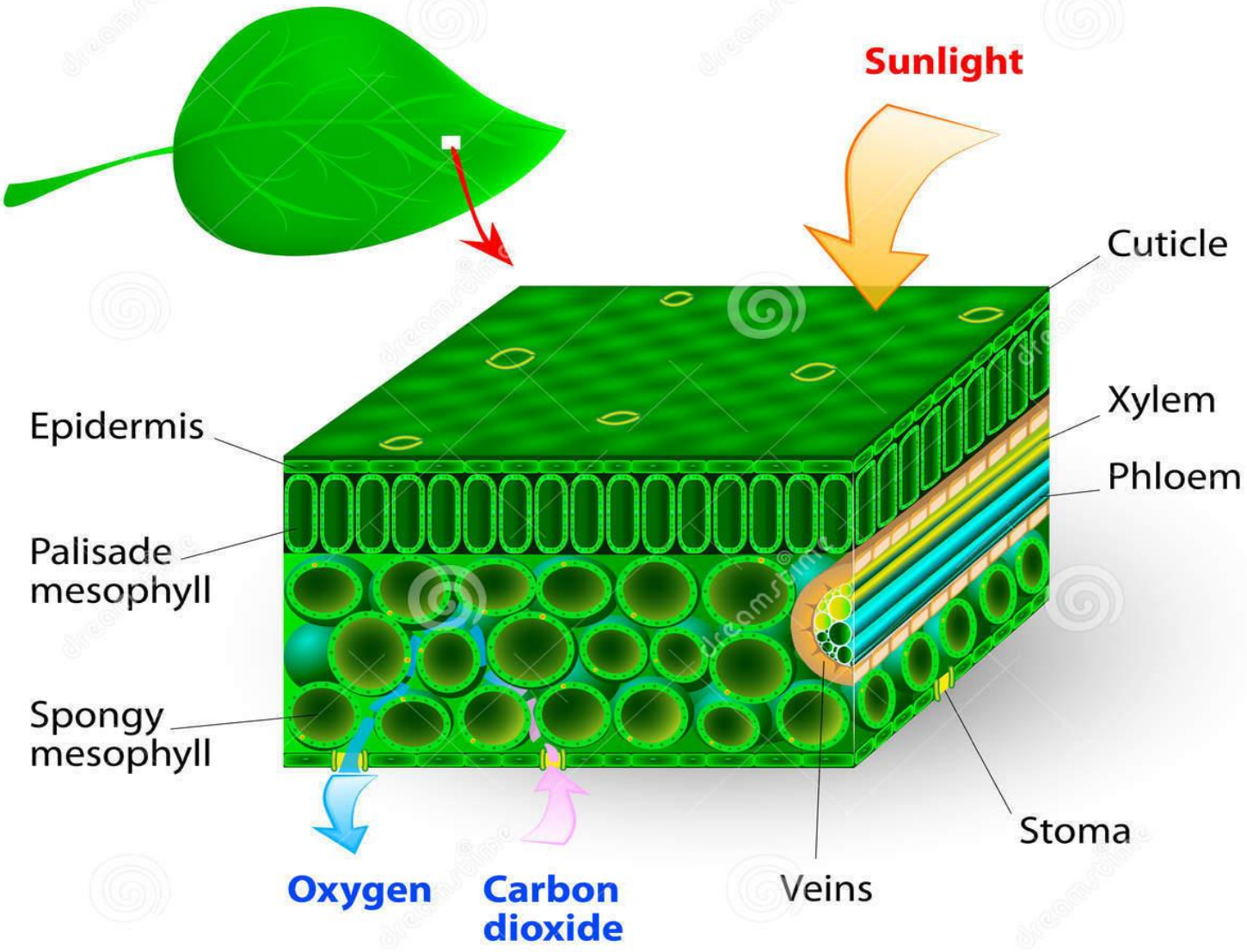
وبالتالي فإنّ كفاءة عملية التمثيل الضوئي تعادل 90% فقط، لأنّ جزءاً من المركبات الغنية بالطاقة (ATP) يُستعمل في إعادة توليد المستقبل الأولي، المركب RuBp.

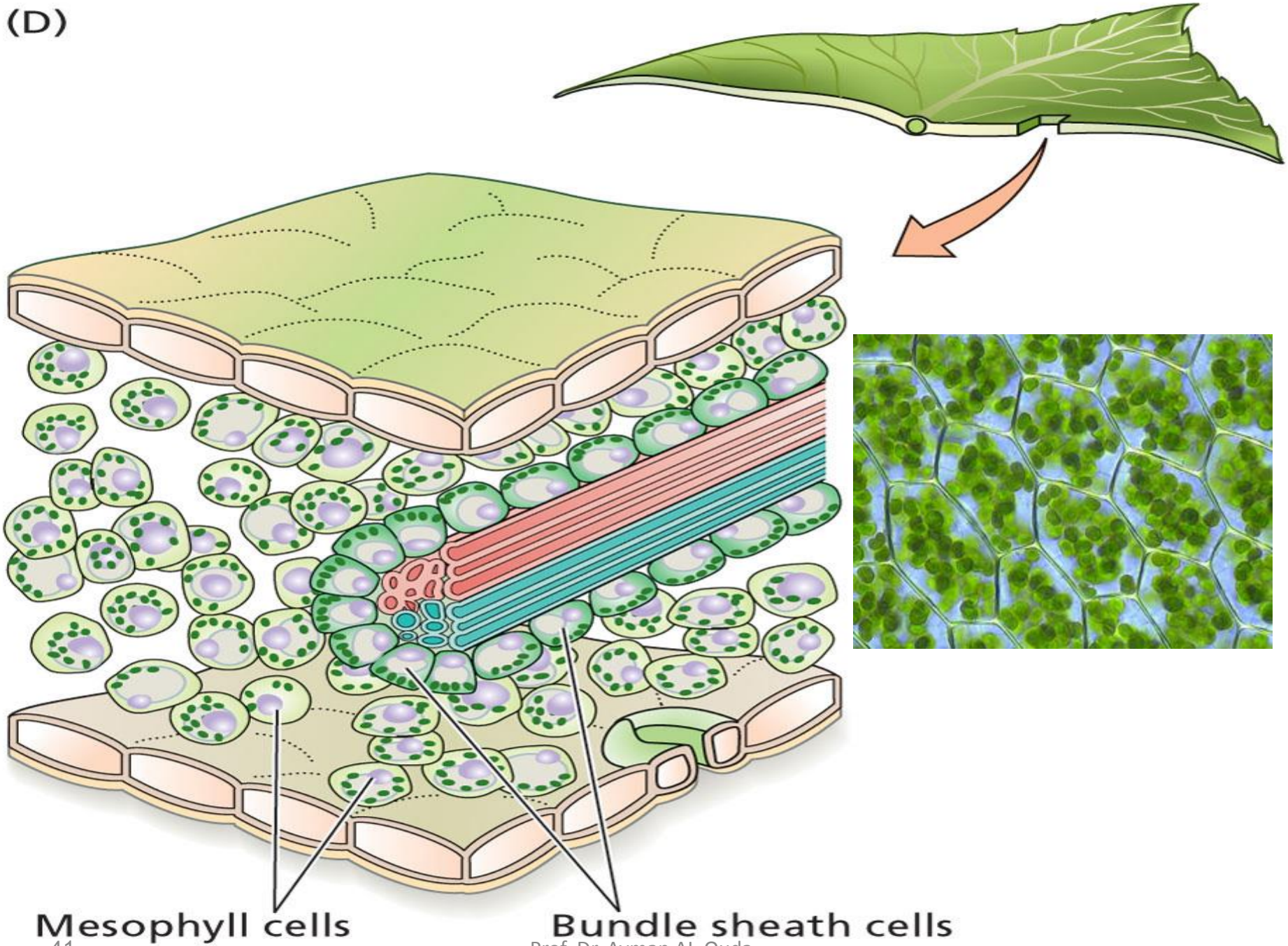
تُنظّم حركة الشوارد المعتمدة على الضوء العديد من أنزيمات حلقة إرجاع الكربون (PCR): تحت ظروف الإضاءة، سوف تُضخ البروتونات من الـ **Stroma** إلى **Lumen**، ويقابلها نزوح شوارد المغنزيوم (Mg^{2+}) بالاتجاه المعاكس لتحقيق التوازن الكهربائي، ما يؤدي إلى زيادة تركيز شوارد المغنزيوم في الجزء الخارجي للغشاء (Stroma)، وترتفع درجة الحموضة لتصل إلى (pH = 7 – 8) نتيجة استنزاف شوارد الهيدروجين (H^+)، ويحدث العكس خلال الظلام. وتُساعد حركة الشوارد الناجمة عن وجود الضوء بزيادة نشاط الأنزيم **RuBisco** من خلال تشكل الكاربامات **Carbamate formation**. تتشكل الأنواع الفعّالة من الأنزيم **RuBisco** عندما يتفاعل غاز الفحم المنشّط (غير جزيئات غاز الفحم CO_2 المثبتة والمستخدمة كمادة أولية أثناء عملية إرجاع الكربون إلى مركبات عضوية) مع مجموعة الأمين غير المشحونة في الحمض الأميني **Lysine 201** الموجودة ضمن المواقع الفعّالة من الأنزيم لتشكل الكاربامات المشحونة سلباً. ترتبط عندئذٍ الكاربامات مع المغنزيوم (Mg^{2+}) لتشكل المعقّد الأنزيمي الفعّال القادر فعلاً على توسط تفاعل إضافة CO_2 إلى المستقبل الأولي **RuBp**.



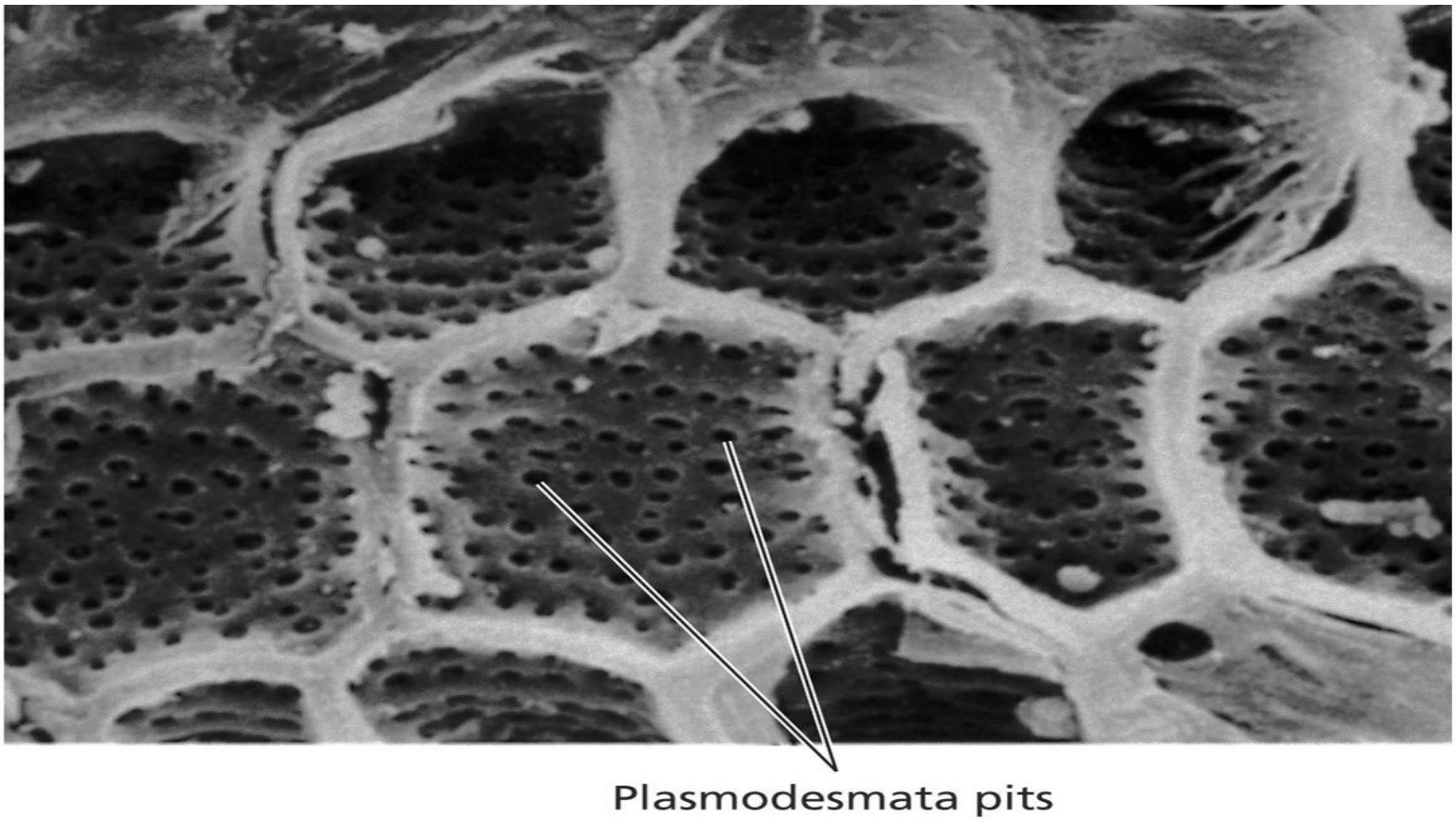
آلية تفعيل الأنزيم روبيسكو من خلال تشكل الكاربامات بوجود الضوء.

LEAF ANATOMY




(D)
Mesophyll cells
Bundle sheath cells

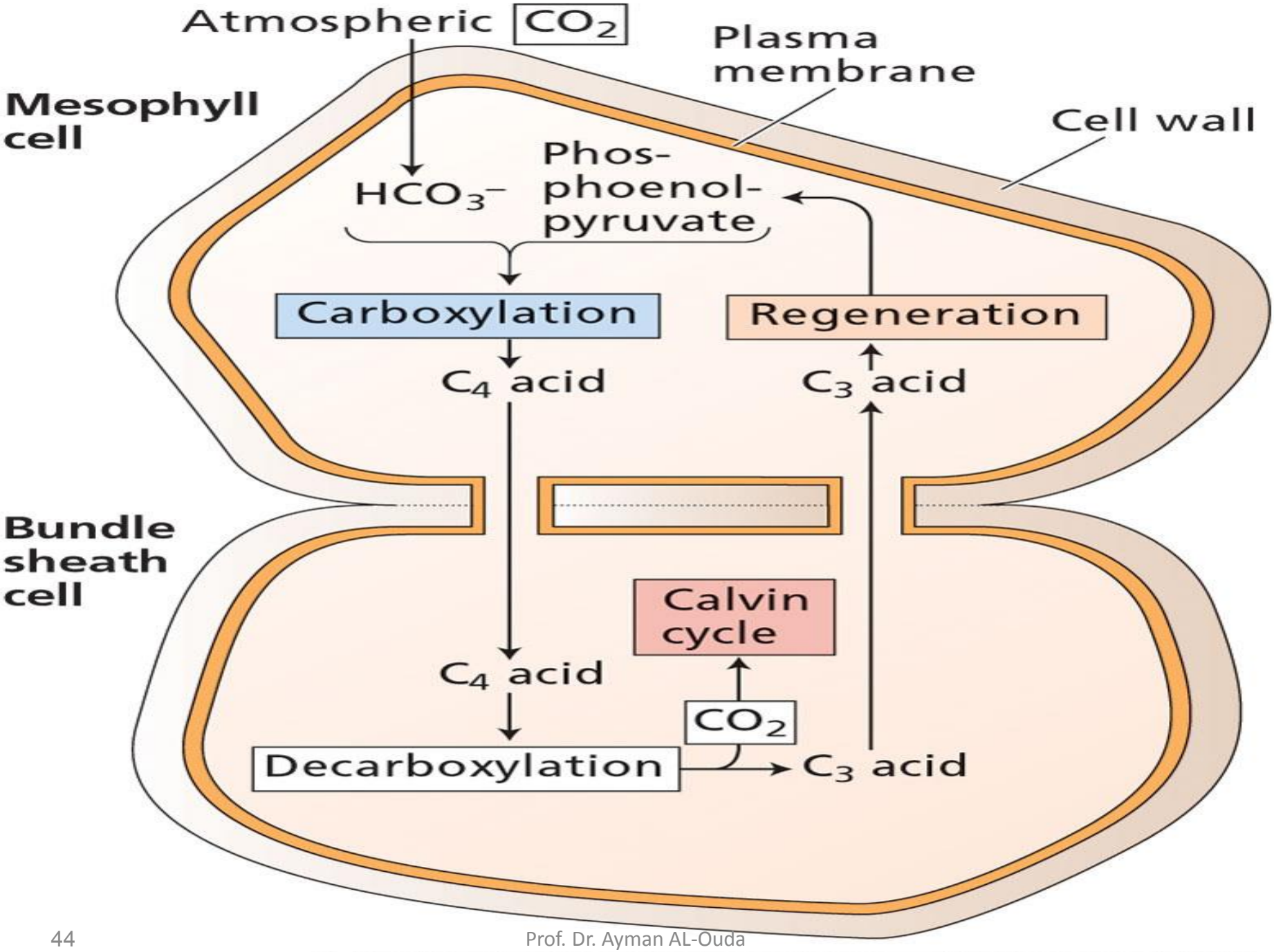
وترتبط خلايا النسيج المتوسط مع خلايا الحزم الوعائية في أوراق النباتات رباعية الكربون بواسطة شبكة كثيفة من الفتحات السيتوبلاسمية Plasmadesmata، لتأمين الطريق اللازم لانتقال نواتج الاستقلاب (الأحماض العضوية الرباعية: حمض الماليك أو حمض الأسبارتيك) من خلايا النسيج المتوسط إلى خلايا الحزم الوعائية.

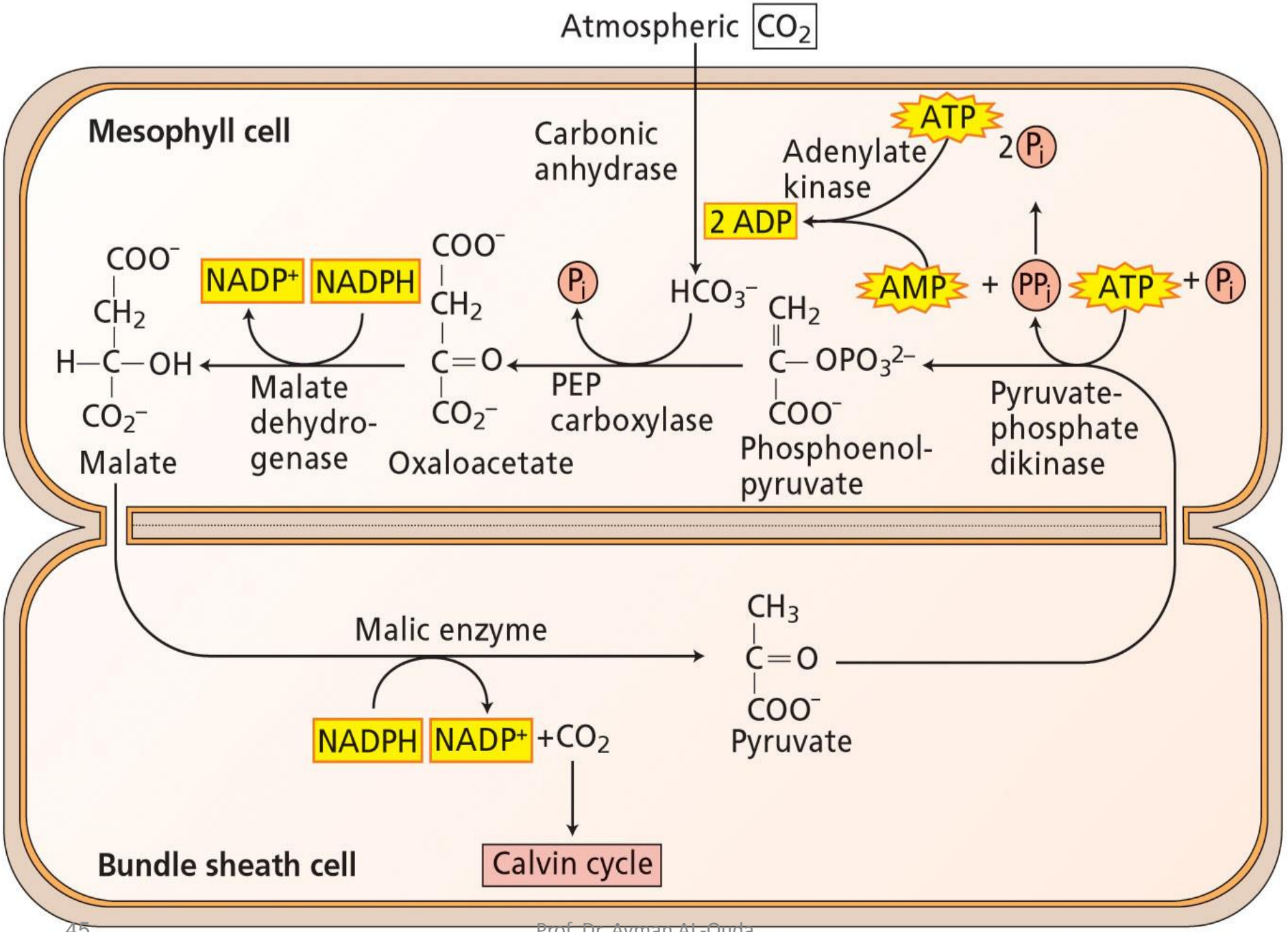


آلية تركيز غاز الفحم في النباتات الراقية رباعية الكربون: حلقة PCA: تتكون حلقة إرجاع الكربون في النباتات رباعية الكربون من أربع مراحل:

1. **تمثيل غاز الفحم Carboxylation، وتتضمن إضافة غاز ثاني أوكسيد الكربون على شكل بيكربونات (HCO_3) إلى المستقبل الأولي ثلاثي الكربون، المركب Phosphoenol pyruvate في خلايا النسيج المتوسط لتشكيل الأحماض العضوية رباعية الكربون (حمض الماليك أو حمض الأسبارتيك).**
2. **نقل Translocation الأحماض العضوية رباعية الكربون المتشكلة إلى خلايا الحزم الوعائية.**
3. **نزع غاز الفحم CO_2 Decarboxylation من الأحماض رباعية الكربون في خلايا الحزم الوعائية، وتوليد المادة الأولية (CO_2)، التي سترجع بدورها إلى مركبات عضوية (كربوهيدرات) ضمن حلقة إرجاع الكربون PCR.**
4. **نقل الحمض ثلاثي الكربون المتبقي بعد نزع غاز الفحم CO_2 (Pyruvate, Alanin) إلى خلايا النسيج المتوسط، لاستخدامه في إعادة تشكيل Regeneration المستقبل الأولي لغاز الفحم، المركب ثلاثي الكربون المُسمّى Phosphoenol pyruvate (PEP).**

يتضح مما تقدم، أنّ حلقة إرجاع الكربون في النباتات رباعية الكربون تعمل وبشكلٍ فعّال على نقل CO_2 من الوسط المحيط إلى خلايا الحزم الوعائية. وتسمح عملية النقل هذه بتأمين تركيز مرتفع من CO_2 في خلايا الحزم الوعائية، وهذا التركيز المرتفع من غاز الفحم في مراكز ضم CO_2 إلى المستقبل الأولي RuBp، يعمل على منع حدوث عملية التنفس الضوئي.


Atmospheric CO_2
Plasma membrane
Mesophyll cell
Cell wall
Phos-phoenol-pyruvate
HCO_3^-
Carboxylation
Regeneration
C_4 acid
C_3 acid
Bundle sheath cell
Calvin cycle
C_4 acid
CO_2
Decarboxylation
C_3 acid

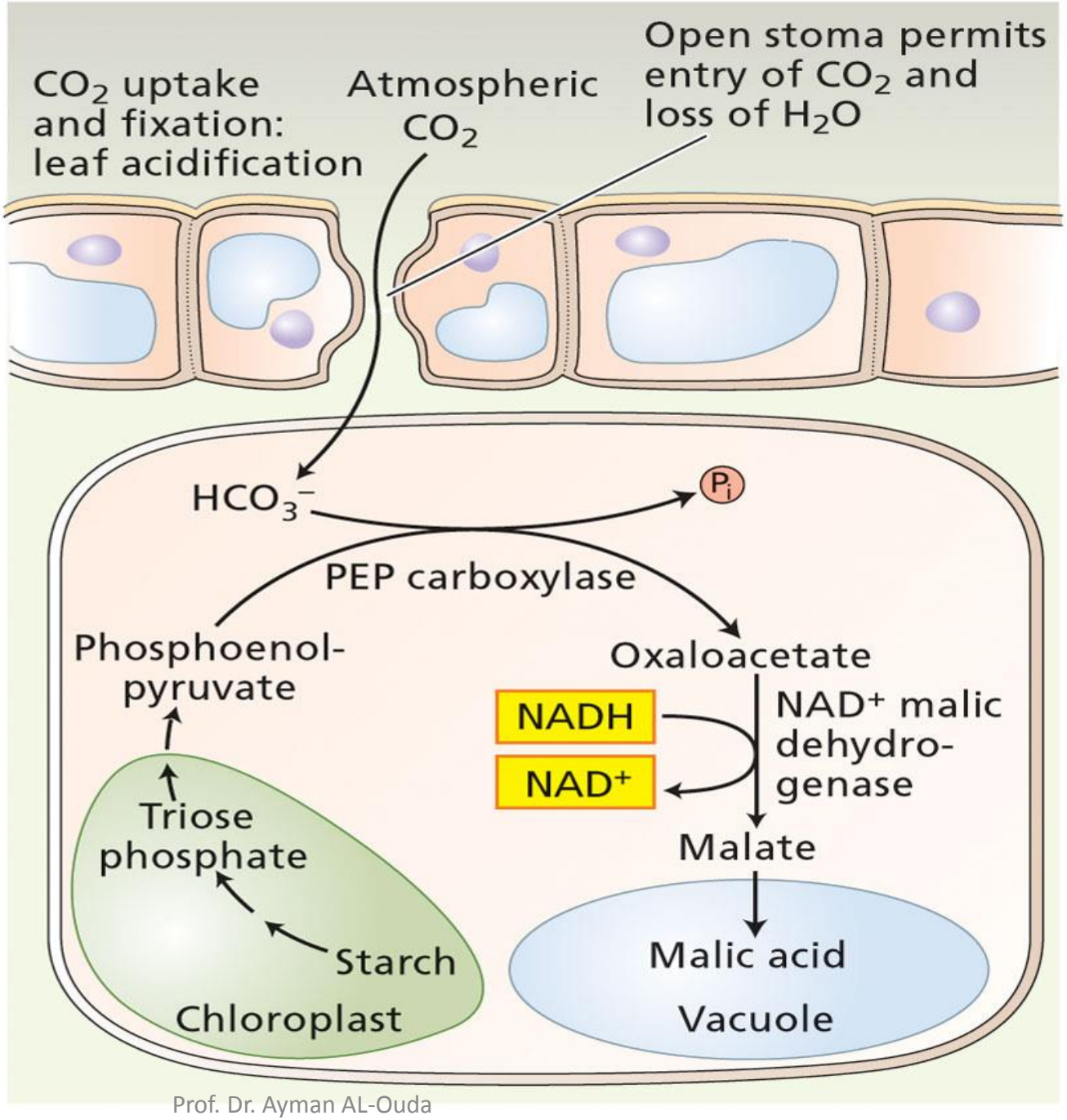

Atmospheric CO_2
Mesophyll cell
Carbonic anhydrase
ATP
Adenylate kinase
2 P_i
2 ADP
HCO_3^-
AMP
+
PP_i
ATP
+ P_i
P_i
NADP+
NADPH
Malate dehydro-genase
Malate
PEP carboxylase
Oxaloacetate
Phosphoenol-pyruvate
Pyruvate-phosphate dikinase
Malic enzyme
NADPH
NADP+
+CO_2
Pyruvate
Bundle sheath cell
Calvin cycle

عموماً، قدرت كمية CO_2 المتاحة في مراكز التثبيت في النباتات رباعية الكربون بنحو 60 mM. وتعادل هذه القيمة 8-10 أضعاف تركيز CO_2 الموجود في مراكز التثبيت في النباتات ثلاثية الكربون، ما يُشير إلى أهمية حلقة PCA في زيادة تركيز CO_2 في مراكز التثبيت.

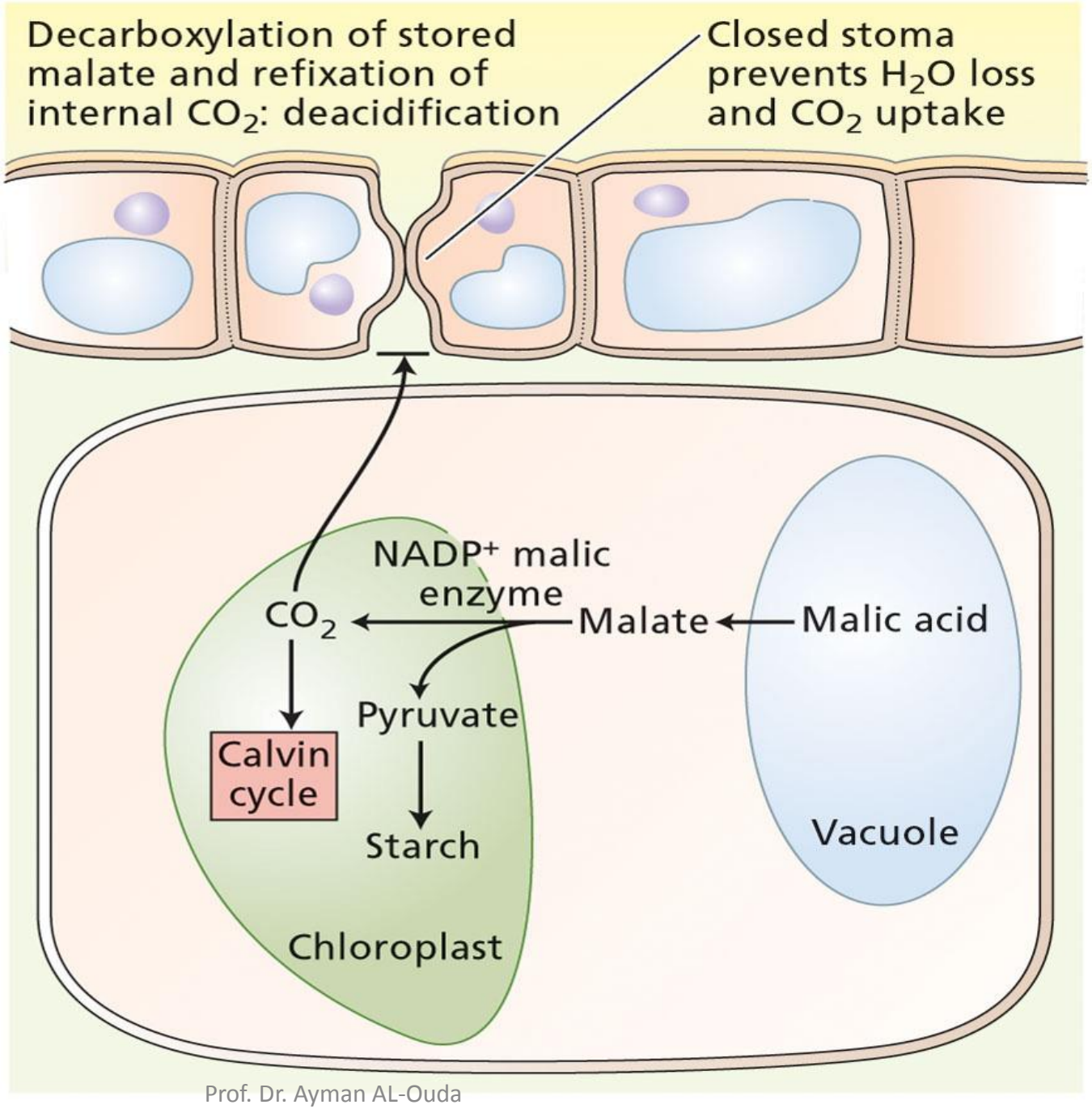
إذاً، كلفة تركيز CO_2 في خلايا الحزم الوعائية هي 2 ATP لكل جزيء من غاز الفحم CO_2. ومن ثمّ فإنّ إجمالي الاحتياج اللازم من الطاقة لتثبيت CO_2 في C_4PCA و C_3PCR هو: خمسة جزيئات ATP + جزيئتين NADPH لكل جزيء CO_2 يمكن تثبيته. وبسبب هذه المتطلبات العالية من الطاقة، فإنّ أوراق النباتات رباعية الكربون التي بفضل امتلاكها آلية تركيز CO_2، تحتاج إلى عدد أكبر من الفوتونات الضوئية لكل CO_2 يمكن تثبيته مقارنةً مع أوراق النباتات ثلاثية الكربون، وهذا ما يُفسر تكيف الأنواع النباتية رباعية الكربون مع البيئات ذات السطوع الشمسي العالي، لإنتاج كمية أكبر من المركبتن الغنية بالطاقة.

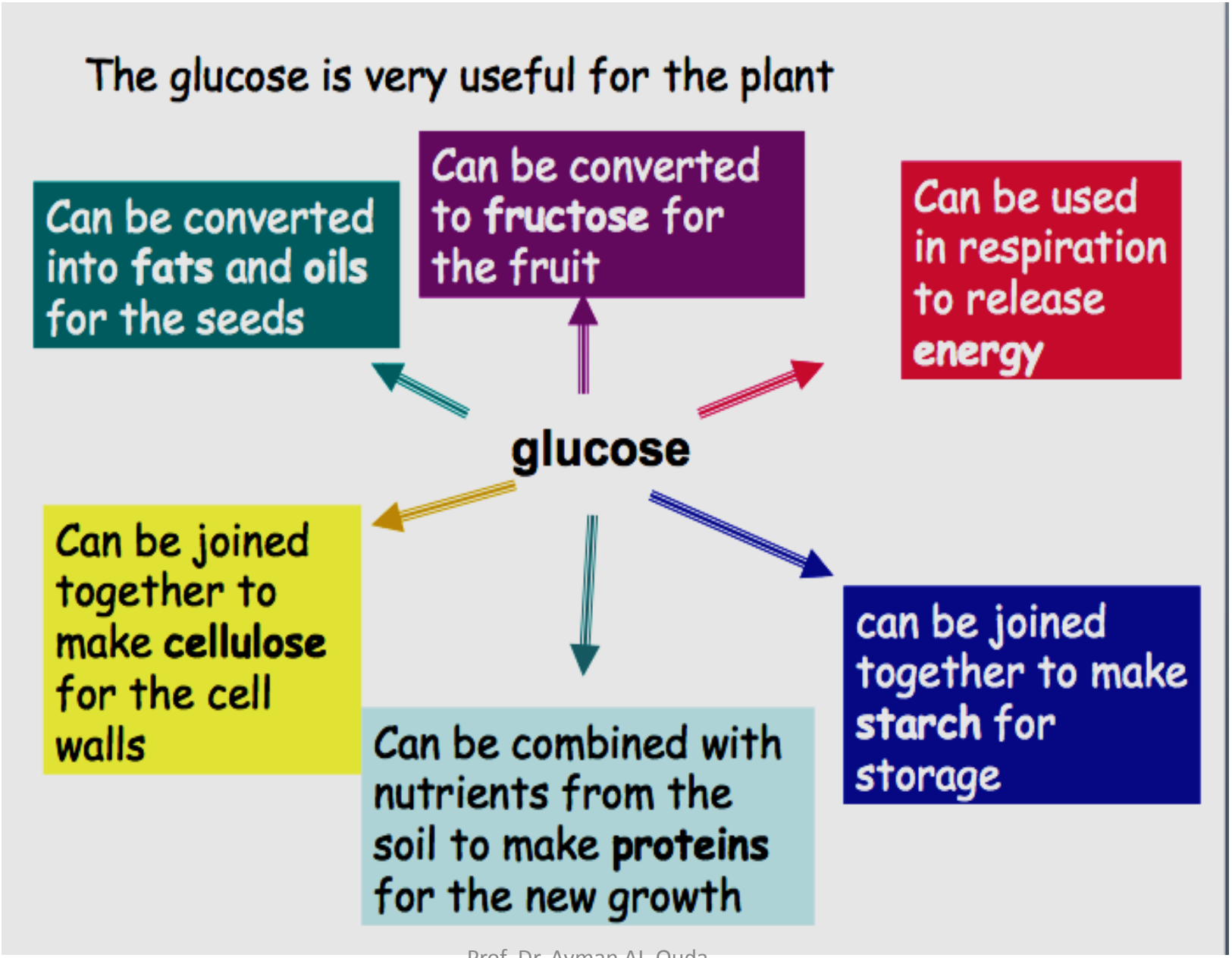
آليات تركيز غاز الفحم CO_2 في النباتات (CAM) العصارية: تتكيف النباتات ذات المسار الكربوني من النوع CAM (Crassulacean Acid Metabolism) بشكلٍ خاص مع البيئات الجافة، وتُعد الصباريات Cacti خيرُ مثالٍ على هذه الأنواع النباتية. تمتلك نباتات CAM قيماً عالية من كفاءة استخدام الماء، لأنّها تفتح مساماتها فقط خلال الليل الصحراوي البارد، وتغلق المسامات بشكلٍ تام خلال النهار الحار الجاف، مقللةً بذلك من معدل فقد الماء بالنتح. ولكن بما أنّ H_2O وCO_2 يتشاركان الطريق نفسه (المسامات)، فلا بدّ من أن يمثل غاز الفحم CO_2 خلال الليل. وتتمثل العملية بإضافة الكربون CO_2 إلى المستقبل الأولي Phosphoenol pyruvate لتشكيل Oxaloacetate، الذي يُختزل إلى حمض الماليك Malic acid، الذي يتجمع في الفجوات الكبيرة، وتُسمّى هذه المرحلة بمرحلة تحميض الأوراق الليلي Dark acidification of leaf. ومع بداية النهار تبدأ المسامات بالانغلاق للحد من فقد الماء، وتبدأ عملية نزع غاز الكربون من حمض الماليك بواسطة الأنزيم NADP-ME، أو من Oxaloacetate مباشرةً من قبل الأنزيم PEP-CK، وبسبب كون المسامات مغلقة تماماً فإنّ CO_2 المنزوع والمحرر لا يمكن أن يهرب خارج الأوراق بل يثبت مباشرةً إلى مركبات عضوية (كربوهيدرات) بواسطة حلقة إرجاع الكربون الثلاثية. وإنّ وجود تراكيز مرتفعة من CO_2 يمنع وبكفاءة عالية حدوث التنفس الضوئي.

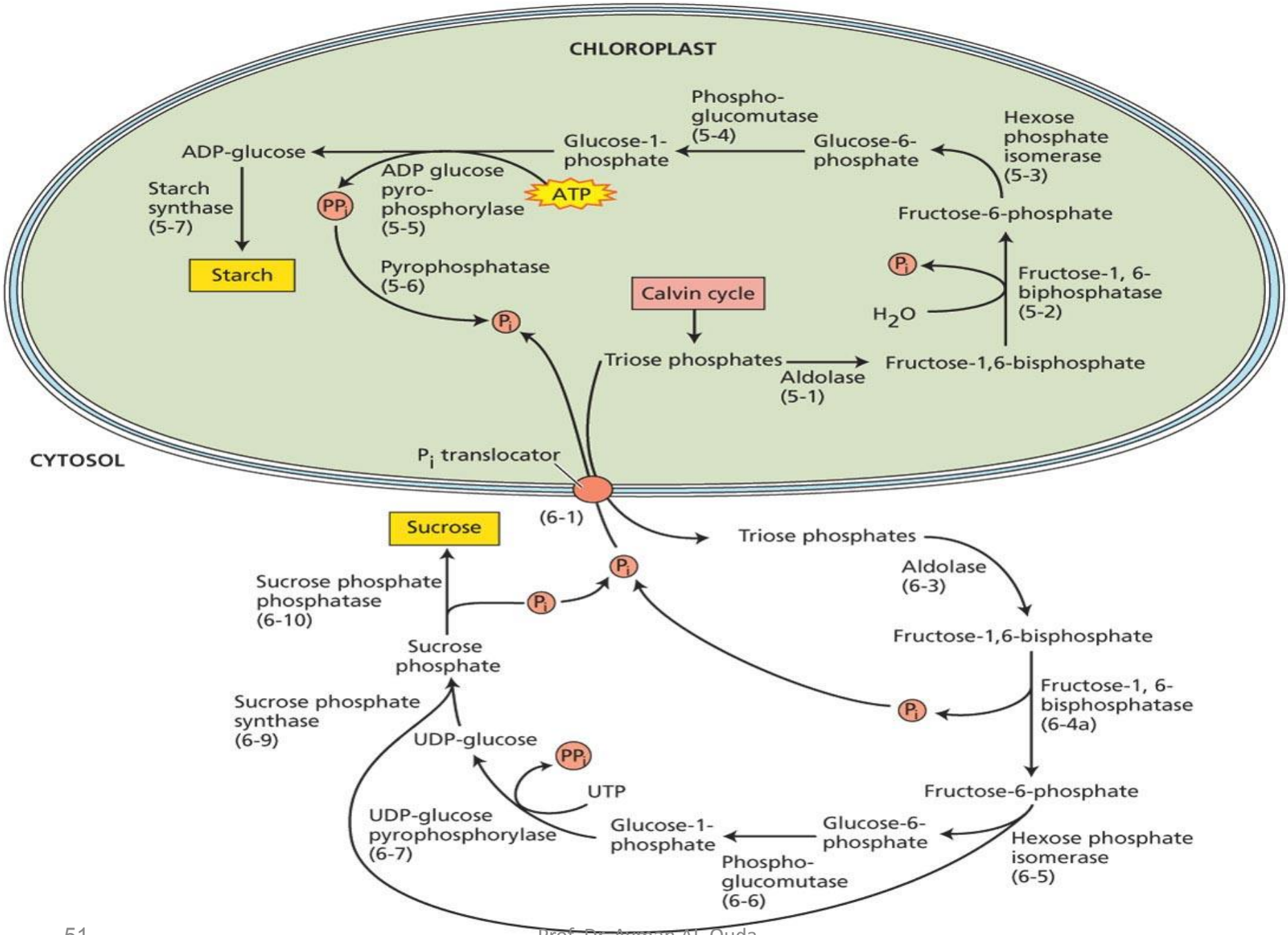
Dark: Stomata opened

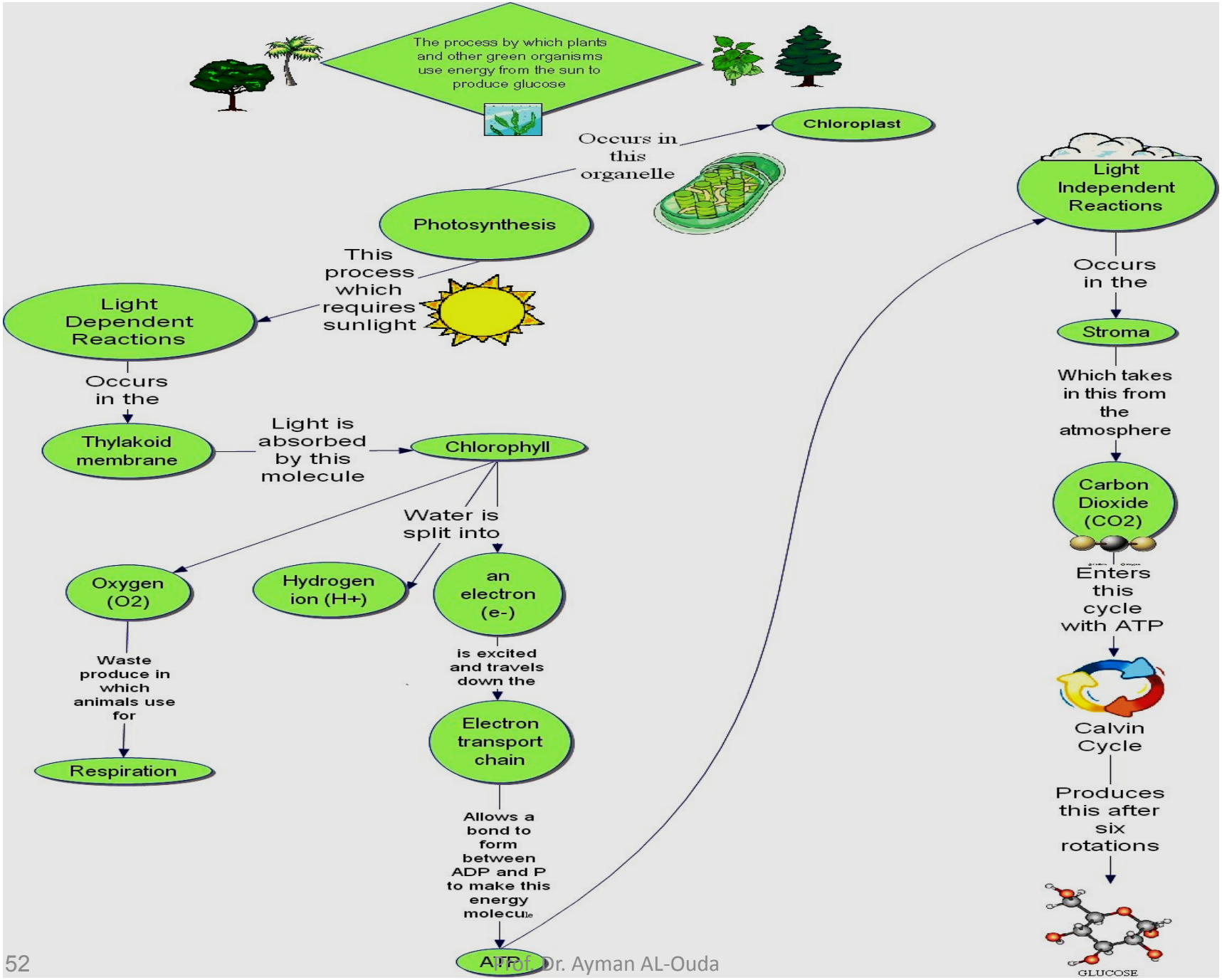


Light: Stomata closed



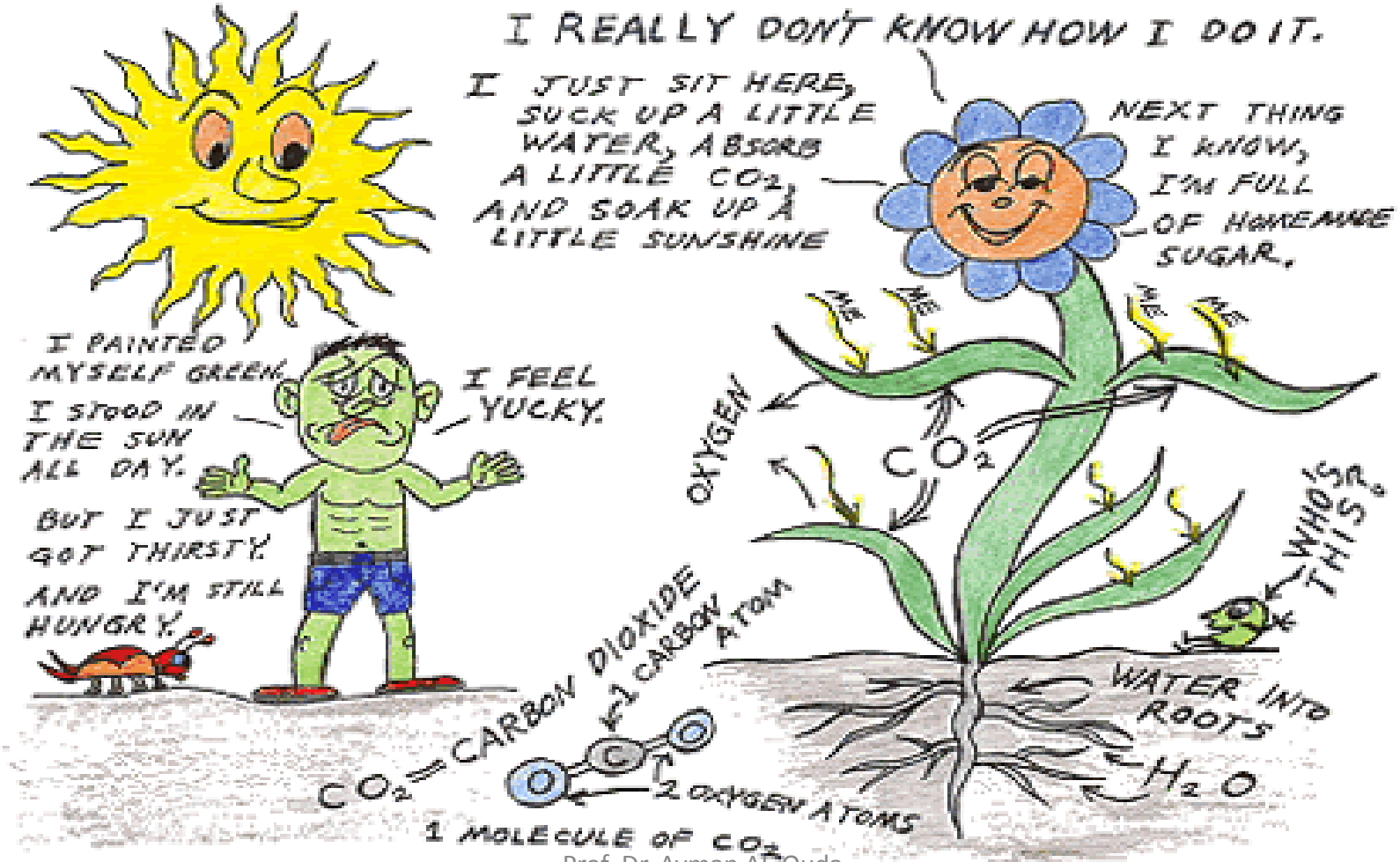

The glucose is very useful for the plant
Can be converted into fats and oils for the seeds
Can be converted to fructose for the fruit
Can be used in respiration to release energy
glucose
Can be joined together to make cellulose for the cell walls
Can be combined with nutrients from the soil to make proteins for the new growth
can be joined together to make starch for storage

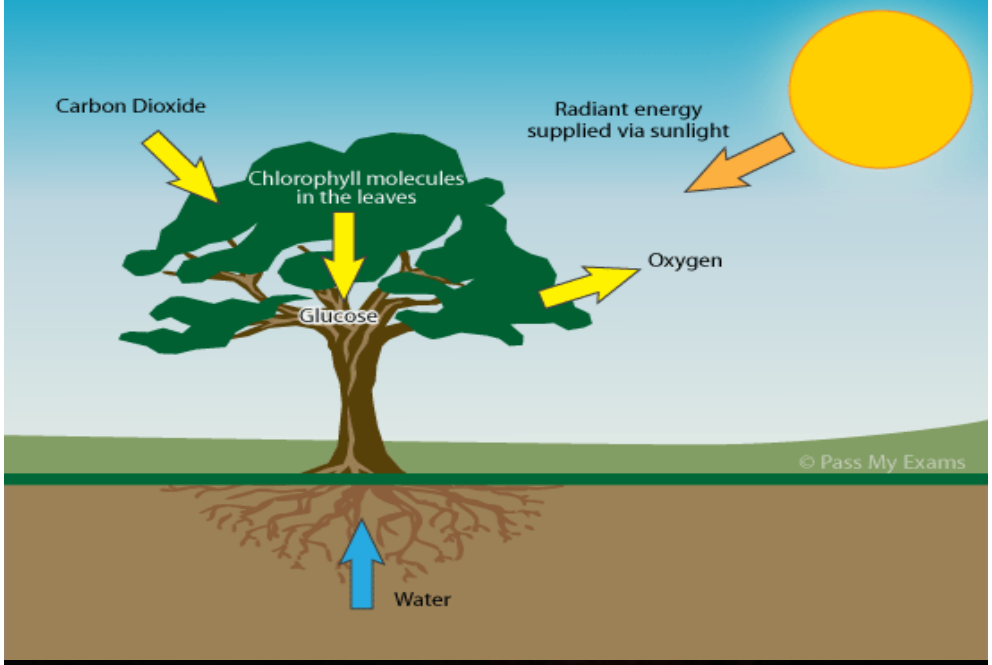

CHLOROPLAST
Phospho-
glucomutase
(5-4)
Glucose-1-
phosphate
Glucose-6-
phosphate
Hexose
phosphate
isomerase
(5-3)
ADP-glucose
Starch
synthase
(5-7)
Starch
ADP glucose
pyro-
phosphorylase
(5-5)
ATP
PPi
Fructose-6-phosphate
Pyrophosphatase
(5-6)
Pi
Calvin cycle
Pi
Fructose-1, 6-
biphosphatase
(5-2)
H2O
Triose phosphates
Aldolase
(5-1)
Fructose-1,6-bisphosphate
CYTOSOL
Pi translocator
(6-1)
Sucrose
Triose phosphates
Pi
Aldolase
(6-3)
Sucrose phosphate
phosphatase
(6-10)
Pi
Fructose-1,6-bisphosphate
Sucrose
phosphate
Fructose-1, 6-
bisphosphatase
(6-4a)
Sucrose phosphate
synthase
(6-9)
Pi
UDP-glucose
PPi
UTP
Fructose-6-phosphate
UDP-glucose
pyrophosphorylase
(6-7)
Glucose-1-
phosphate
Glucose-6-
phosphate
Hexose phosphate
isomerase
(6-5)
Phospho-
glucomutase
(6-6)


The process by which plants and other green organisms use energy from the sun to produce glucose
Occurs in this organelle
Chloroplast
Photosynthesis
This process which requires sunlight
Light Dependent Reactions
Occurs in the
Thylakoid membrane
Light is absorbed by this molecule
Chlorophyll
Water is split into
Oxygen (O2)
Hydrogen ion (H+)
an electron (e-)
Waste produce in which animals use for
Respiration
is excited and travels down the
Electron transport chain
Allows a bond to form between ADP and P to make this energy molecule
ATP
Light Independent Reactions
Occurs in the
Stroma
Which takes in this from the atmosphere
Carbon Dioxide (CO2)
Enters this cycle with ATP
Calvin Cycle
Produces this after six rotations
GLUCOSE

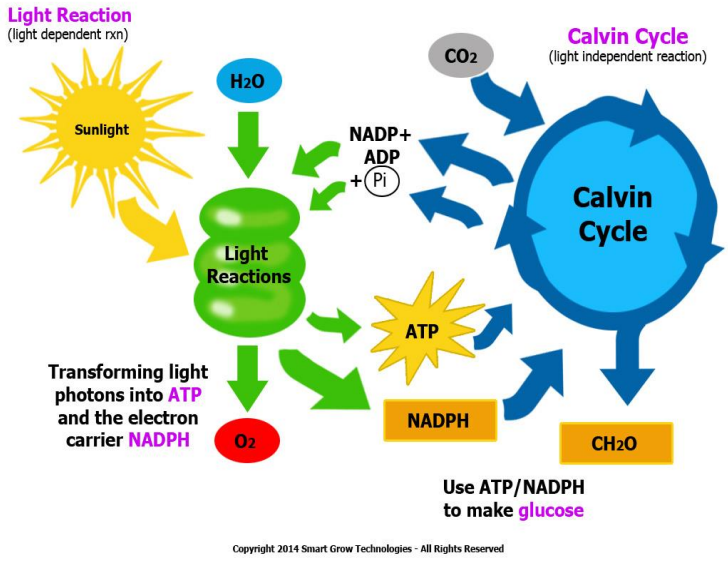
Thank you

Prof. Dr. Ayman AL-Ouda
aymanalouda@ymail.com





Two Stages of Photosynthesis



Photosynthesis

"molecules"