ثانيا- تفاعل الظلام (تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون)

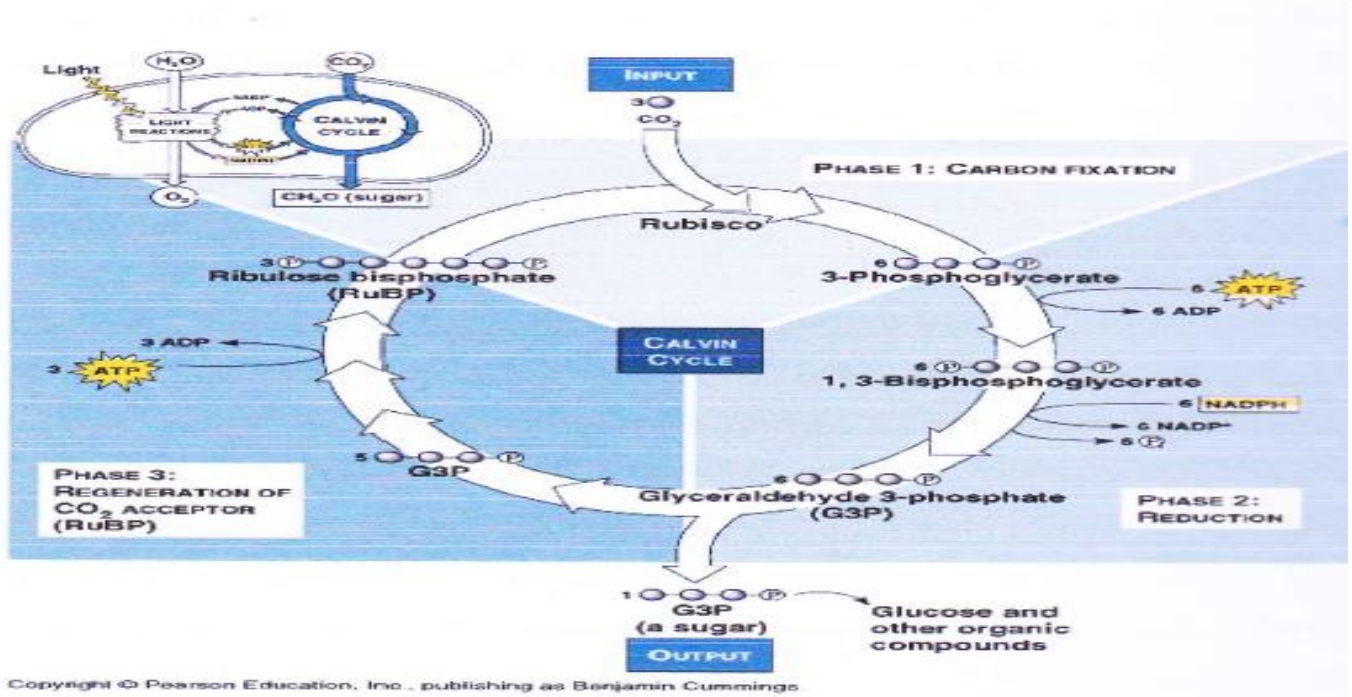
بعد إنتاج ATP والمرافق الإنزيمي المختزل $NADPH_2$ من التفاعل الكيموضوئي، يتم تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون واختزاله إلى مواد كربوهيدراتية. ويسلك غاز ثاني أكسيد الكربون أثناء إختزاله في تفاعلات الظلام مسارات مختلفة، متوقفا على نوع النبات، وهذه المسارات هي:

١- مسار كالفن، ٢- مسار هاتش وسلاك، ٣- مسار أيض حامض كراسيلاسيا.

١- مسار (مسلك) الكربون في دورة كالفن Calvin Pathway

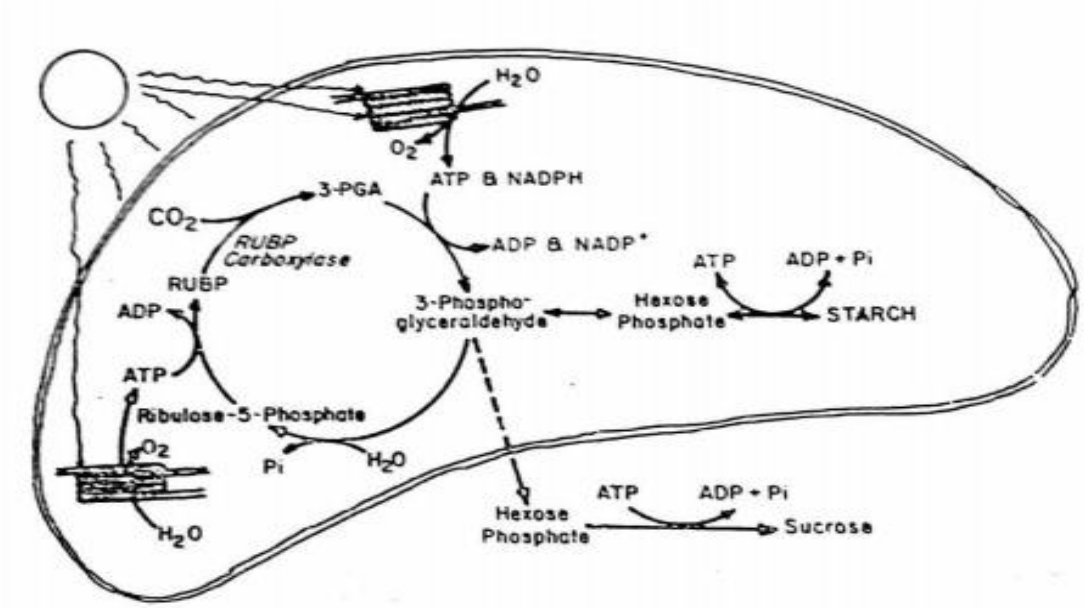
إن مسار أو مسلك غاز CO_2 في عملية التمثيل الضوئي والذي يعتبر أساس معرفتنا لعملية التمثيل الضوئي قد أكتشف بواسطة كالفن ومساعدوه عام ١٩٥٧، ويوضح شكل (٢-٤) دورة كالفن. في هذه الدورة يستخدم جزئ ATP الذي قد تكون في الفسفرة الضوئية في تفاعلات الضوء في تحويل السكر الخماسي (ريبولوز-٥-فوسفات Ribulose-5-phosphate) إلى ريبولوز ثنائي الفوسفات Ribulose 1,5 phosphate (RUBP). ويتحد ريبولوز ثنائي الفوسفات مع CO_2 في وجود إنزيم Ribulose biphosphate carboxylase. ويتكون حامض الفوسفوجلسريك الثلاثي الكربون (PGA). ويعتبر سكر (RUBP) هو المستقبل الأول لغاز CO_2 بعد تثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون، يستخدم ATP و NADPH2 الناتجة من تفاعل الضوء في تحويل حمض ٣-فوسفوجلسريك (3-PGA) إلى ٣-فوسفوجلسرالهيد (3-PGald) 3-phosphoglyceraldhyde.

يطلق على النباتات التي يأخذ فيها غاز CO2 هذا المسار عند تثبيته واختزاله بـ"**النباتات ثلاثية الكربون C3-plants**" لأن أول مركب ثابت يمكن الحصول عليه هو حمض الفوسفوجلسريك الثلاثي الكربون (3-PGA).



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

دورة كالفن.



شكل (٢-٤). دورة كالفن، تثبيت CO_2 في النباتات ثلاثية الكربون.

٢- مسار (مسلك) الكربون في دورة هاتش وسلاك

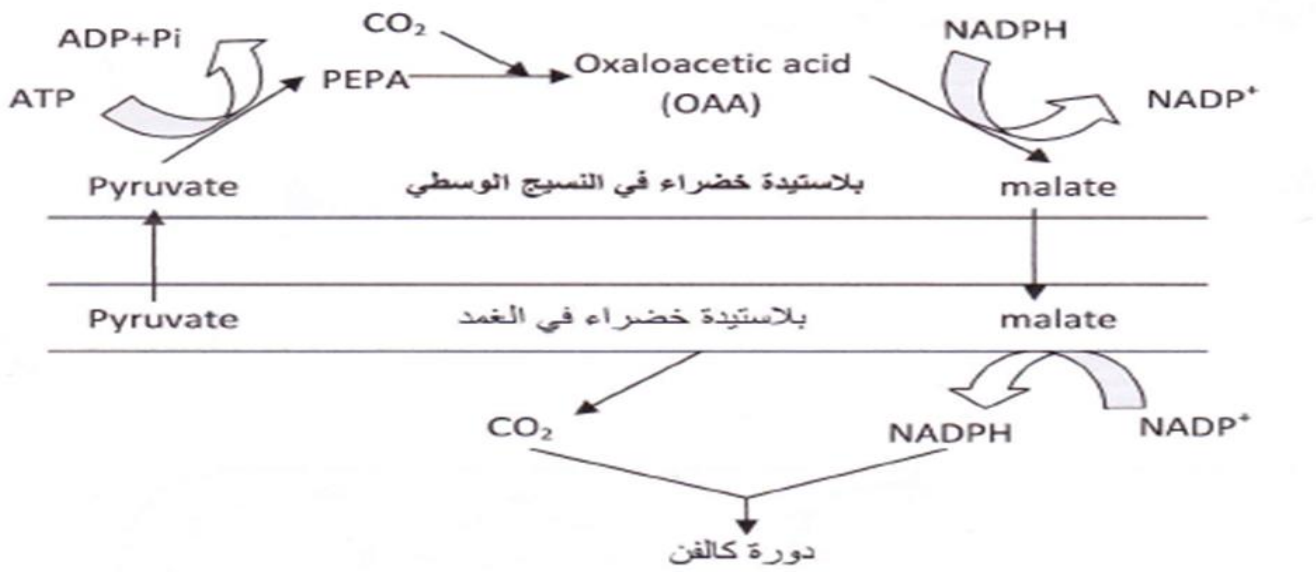
لقد اعتبرت دورة كالفن هي المسلك أو المسار الوحيد لتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون في النباتات الراقية في الفترة من ١٩٥٤-١٩٦٦، ثم جاء العالمان هاتش Hatch وسلاك Slack عام ١٩٦٦ في أستراليا، وأثبتا بالدليل القاطع أنه يوجد مسار آخر لتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون في بعض الأنواع النباتية التي نشأت في المناطق الإستوائية وشبه الإستوائية، ويعرف هذا المسار بمسار هاتش وسلاك Hatch and Slack pathway. وفي هذا المسار وجد أنه بدلا من التثبيت المباشر في دورة كالفن، فإن غاز ثاني أكسيد الكربون يحول إلى حمض عضوي رباعي الكربون في خلايا النسيج المتوسط للورقه والذي لديه القدرة على إعادة إنتاج غاز ثاني أكسيد الكربون في كلوروبلاستيدات خلايا غمد الحزمة، وبعد ذلك تستطيع خلايا غمد الحزمة إستخدام غاز ثاني أكسيد الكربون في تكوين الكربوهيدرات عن طريق مسار كالفن. ويمكن تلخيص خطوات هذه الدورة فيما يلي:

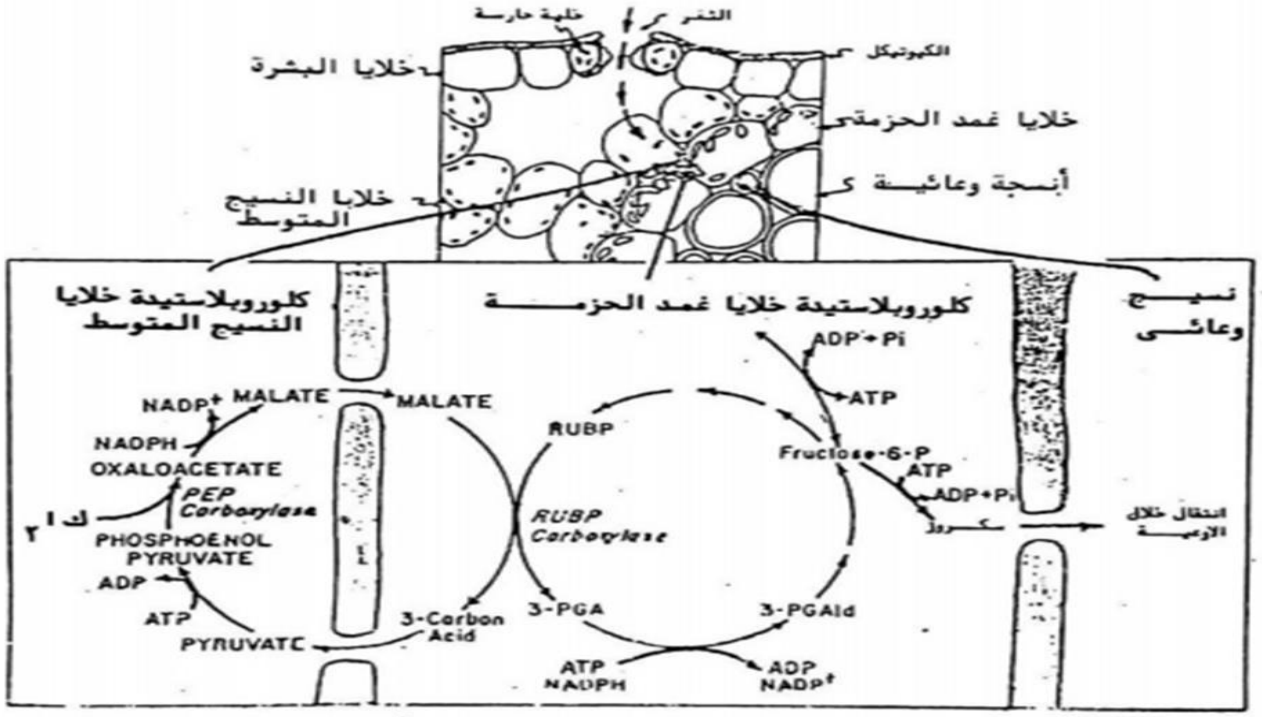
يتحول حمض البيروفيك Pyruvic acid إلى فوسفوإينول حمض البروفيك Phosphenol pyruvic acid بواسطة ATP الناتج من عملية الفسفرة الضوئية في تفاعل الضوء.

تحدث عملية كربكسلة لـPEP الثلاثي الكربون فيتحول إلى أحماض رباعية الكربون هي: الماليك Malic acid، وحمض الاسبارتك Aspartic acid، وحمض الأكسالوخليك Oxaloacetic acid، وذلك في وجود إنزيم Phosphoenol pyruvate carboxylase.

ثم تنتقل هذه الأحماض الرباعية إلى خلايا غلاف الحزمة Bundle sheath cells، حيث تحدث عملية نزع مجموعة كربوكسيل decarboxylation، وينتج CO_2 الناتج في خلايا غمد الحزمة مع الريبولوز ثنائي الفوسفات، ويمثل من جديد، متخذا في ذلك مسار دورة كالفن، مكونا سكر ونشا. إن حمض البيروفيك (حمض ثلاثي الكربون) المتكون من حمض الماليك ينتقل إلى البلاستيدات الخضراء في خلايا النسيج المتوسط للورقة، ويحول إلى حمض PEP ، وهو المستقبل لغاز CO_2 .

ومن الجدير بالذكر، انه لوجود إنزيمات دورة كالفن في خلايا غمد الحزمة، يتكون نشا في هذه الخلايا، وهذا يعمل على فعالية تحولات المواد الكربوهيدراتية وسرعة إنتقالها إلى اللحاء، وأن الأنواع النباتية التي تسلك هذا المسار في تثبيت غاز CO_2 في عملية التمثيل الضوئي، تسمى "النباتات رباعية الكربون" لأن أول مركب ثابت ينتج في عملية التمثيل الضوئي في خلايا النسيج المتوسط للورقة هو مركب رباعي الكربون (شكل ٢-٥).





شكل (٢-٥). مسار الكربون في دورة هاتش وسلاك.

مقارنة بين تفاعلات الضوء والظلام

تفاعلات الضوء	تفاعلات الظلام
1- تتم في وجود الضوء	لاتحتاج الى الضوء وتتم بدونه
2- تتم في أغشية الجرانا للبلاستيدات	تتم في أغشية الحشوة فقط
3- تحتاج الكلوروفيل وصبغات التمثيل الضوئي	لاتحتاج الى الكلوروفيل وصبغات التمثيل الضوئي
4- ينتج عنها طاقة كيميائية في صورة مركبات NADPH و ATP	تحتاج الى طاقة كيميائية
5- ينتج عنها تحلل او أكسدة الماء وخروج أو تصاعد غاز الاوكسجين	يتم فيها اختزال CO_2 وتكوين سكريات بمساعدة الانزيمات .

جدول مقارنة بين نباتات رباعية الكاربون C_4 ونباتات ثلاثية الكاربون C_3

نباتات C_4	نباتات C_3
الإنزيم الذي يثبت CO_2 هو Phosphoenol pyruvate carboxylase .	الإنزيم الذي يثبت CO_2 هو Ribulose diphosphate carboxylase
تمتلك نوعين من الكلوروبلاست هما كلوروبلاست النسيج المتوسط Mesophyll chloroplast و كلوروبلاست غمد الحزم الوعائية Bundle sheath chloroplast	تمتلك نوع واحد من الكلوروبلاست
ناتج التفاعل الأول هو Oxaloacetate	ناتج التفاعل الأول هو phosphoglyceric acid
تستطيع القيام بالبناء الضوئي بفعالية عالية في التراكيز المنخفضة من CO_2	لا تستطيع القيام بالبناء الضوئي بفعالية عالية في التراكيز المنخفضة من CO_2
تستطيع القيام بالبناء الضوئي بفعالية عالية في الشدة العالية للضوء	لا تستطيع القيام بالبناء الضوئي بفعالية عالية في الشدة العالية للضوء
تستطيع القيام بالبناء الضوئي بفعالية عالية في درجات الحرارة العالية	لا تستطيع القيام بالبناء الضوئي بفعالية عالية في درجات الحرارة العالية
تستطيع العيش في ظروف قلةالماء (ذات كفاءة عالية)	لا تستطيع العيش في ظروف قلةالماء (ذات كفاءة منخفضة)
عملية البناء الضوئي لاتتأثر بوجود الوكسجين	عملية البناء الضوئي تتثبط بوجود الأوكسجين
أغلب نباتاتها تعيش في المناطق شبه افستوائية كقصب السكر والذرة والأناناس	اغلب نباتاتها تنمو في المناطق المعتدلة كالحنطة والبطاطا والسبانغ وتشكل حوالي 95 % من الأنواع النباتية
عملية التنفس الضوئي Photorespiration فيها واطئة	عملية التنفس الضوئي Photorespiration فيها عالية

٣- مسار (مسلك) أيض حامض كراسيلاسيا (الأيض الحمضي للنباتات العصارية المتشحمة أو الأيض الحمضي التشحمي)

إن بعض النباتات العصرية Succulent مثل الصبار (الأجاف) Agave من النباتات رباعية الكربون والتي تثبت غاز CO_2 في حمض الماليك، ولكن هذه النباتات ليس لها التركيب التشريحي الخاص بنباتات ك٤، إذ لا يوجد بأوراقها غلاف الحزمة. ونظرا إلى أن النباتات العصارية تحفظ ثغورها مغلقة أثناء النهار وتفتح أثناء الليل (وذلك لتقليل النتح وفقد الماء) فإنها تثبت غاز CO_2 أثناء الليل في صورة أحماض عضوية، ثم تتحول هذه الأحماض العضوية إلى مواد كربوهيدراتية أثناء النهار داخل النسيج المتوسط للورقة، وهذه النباتات العصيرية ذات قدرة عالية على النمو في المناطق الصحراوية الجافة.

تمتاز هذه النباتات بعدة صفات منها :

1- نباتات جفافية (تعيش في بيئة جافة).

2- تمتلك النباتات أوراقاً غضة وتكون نسبة مساحة سطح النبات الى حجمه صغيرة .

3- تمتاز بمعدل واطيء من النتح .

4- تغلق ثغورها نهاراً للمحافظة على الماء القليل وتفتح ثغورها ليلاً لتثبيت CO_2 وتحويله الى أحماض عضوية وخصوصاً حامض الماليت malate .

5- يحدث فيها نظاما كالفن و هاتش وسلاك (C_3 و C_4) في نفس الخلايا .

6- يحدث تثبيت CO_2 ليلاً على شكل malate الذي يتجمع في الفجوة (يفعل نظام C_4) أما في النهار فيعاني الـ malate من عملية decarboxylation (فصل CO_2) ويعاد تثبيته بدورة كالفن كما موضح في المخطط :

ليلاً :

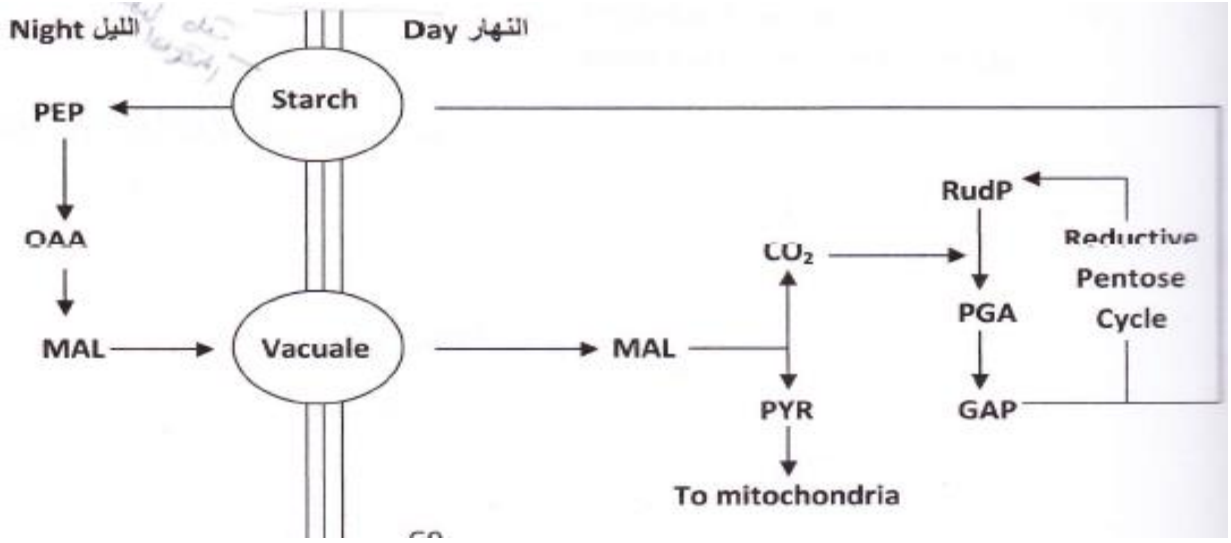
$$(OAA) \longrightarrow \text{malate} \longrightarrow CO_2 + (PEP)$$

Oxaloactic acid — Posphoenol pyruvate

نهاراً:

$$\text{Malate} \longrightarrow (OAA) \longrightarrow CO_2 + (PEP)$$

حيث يتم تثبيت CO_2 بدورة كالفن .



الورقة كعضو تمثيل ضوئي

تمثل الورقة عضو التمثيل الضوئي الهام في النباتات الراقية، وأوراق معظم نباتات محاصيل الحقل ذات تركيب ذو كفاءة عالية في اعتراض وامتصاص الطاقة الضوئية وغاز CO_2 في عملية التمثيل الضوئي. وتتميز أوراق معظم نباتات محاصيل الحقل بالصفات الآتية:

١- السطح الخارجي للورقة منبسط وعريض ورقيق، وهذا يسمح باعتراض أكبر قدر من الضوء لكل وحدة حجم من الورقة، ودقة نصل الورقة يعمل على تقليل المسافة التي يجب أن يخترقها غاز CO_2 من سطح الورقة إلى الكلوروبلاستيدات.

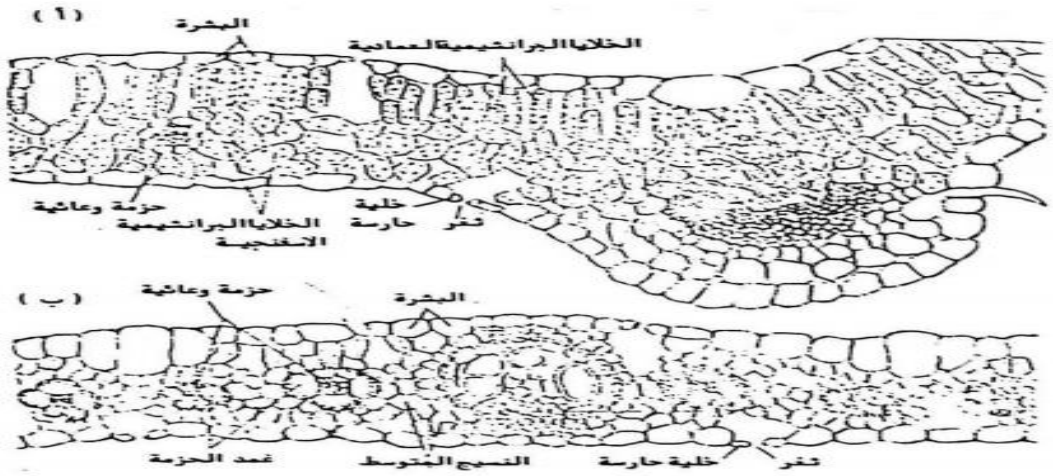
٢- يغطي السطح العلوي والسفلي للورقة بواسطة البشرة التي تحمي الأنسجة الداخلية من الأضرار الميكانيكية ومن الجفاف، كما تغطي البشرة العليا والسفلى للورقة بواسطة أديم واقي Cuticle مكون من مادة شمعية هي الكيوتين. وأن كلا من الأديم والبشرة منفذ للضوء، فيسمحان بنفاذ الضوء داخل الورقة، بينما لا تسمح طبقة الأديم بتبادل الغازات بين الورقة والجو المحيط كما تمنع مرور الماء أو بخار الماء، وهذا يعتبر هاما في منع فقد الماء من الورقة.

٣- تحتوي الأوراق على العديد من الثغور في وحدة المساحة من السطح الورقي (١٢ – ٢٨١ ثغر/ مم^2) والتي تسمح بانتشار أقصى كمية من غاز CO_2 داخل الورقة عندما تكون الثغور مفتوحة. وتحيط الخلايا الحارثة بفتحة الثغر والتي تتحكم في فتح وقفل الثغور.

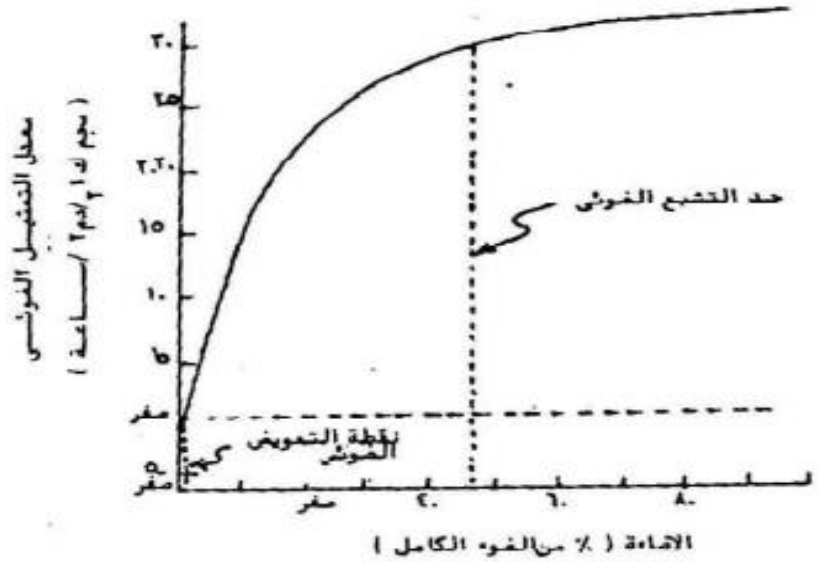
٤- تحتوي الورقة على العديد من خلايا النسيج المتوسط والفراغات البينية (شكل ٢-٦) وهذا يؤدي إلى زيادة السطح الداخلي للورقة، كما تعمل الفراغات البينية في النسيج المتوسط على سرعة انتشار غاز CO_2 من الثغر إلى أسطح الخلية.

٥- تحتوي خلايا النسيج المتوسط على العديد من الكلوروبلاستيدات (٢٠-١٠٠ كلوروبلاستيدة بكل خلية) والتي يتم فيها تفاعل الضوء. وعندما يسقط الضوء على الورقة فإن البلاستيدات الخضراء تتجمع على امتداد جدار الخلية في وضع يسمح لها باعتراض أكبر كمية من الضوء الساقط على الورقة تحت ظروف الإضاءة الضعيفة، وعلى العكس من ذلك تحت شدة الإضاءة العالية، إذ تأخذ وضعا يسمح لها باعتراض أقل كمية من الضوء الساقط، كما أن قرب الكلوروبلاستيدات (البلاستيدات الخضراء) من جدار الخلية يسهل الانتشار السريع لغاز CO_2 من جدار الخلية إلى الكلوروبلاستيدات.

٦- وجود الأنسجة الوعائية بالورقة قريبا من خلايا النسيج المتوسط (شكل ٢-٦)، وهذا يسمح بسرعة حركة الماء والعناصر المعدنية إلى خلايا التمثيل الضوئي، ونقل ناتجات التمثيل الضوئي من هذه الخلايا ومن الورقة إلى الأجزاء الأخرى من النبات، إذ أن البطء في حركة الماء والعناصر المعدنية إلى الكلوروبلاستيدات أو نقل ناتجات التمثيل الضوئي من الكلوروبلاستيدات إلى خارج الورقة يمكن أن يقلل من معدل التمثيل الضوئي.



شكل (٢-٦). أ- قطاع عرضي في ورقة نبات البرسيم الحجازي (نبات ثلاثي الكربون — ذو فلقتين)، ب- قطاع عرضي في ورقة نبات الذرة الشامية (نبات رباعي الكربون — ذو فلقة واحدة).



شكل (٢-٧). استجابة عملية التمثيل الضوئي لشدة الإضاءة في نبات البرسيم (نبات ثلاثي الكربون).