محاضرة 6

العوامل المؤثرة على عملية التمثيل الضوئي

تؤثر العديد من العوامل على عملية التمثيل الضوئي وانتاج المادة الجافة لنباتات المحاصيل، وتنقسم هذه العوام إلى مجموعتين هما: العوامل البيئية والعوامل الخاصة بالنبات.

أولا- تأثير العوامل البيئية على عملية التمثيل الضوئي

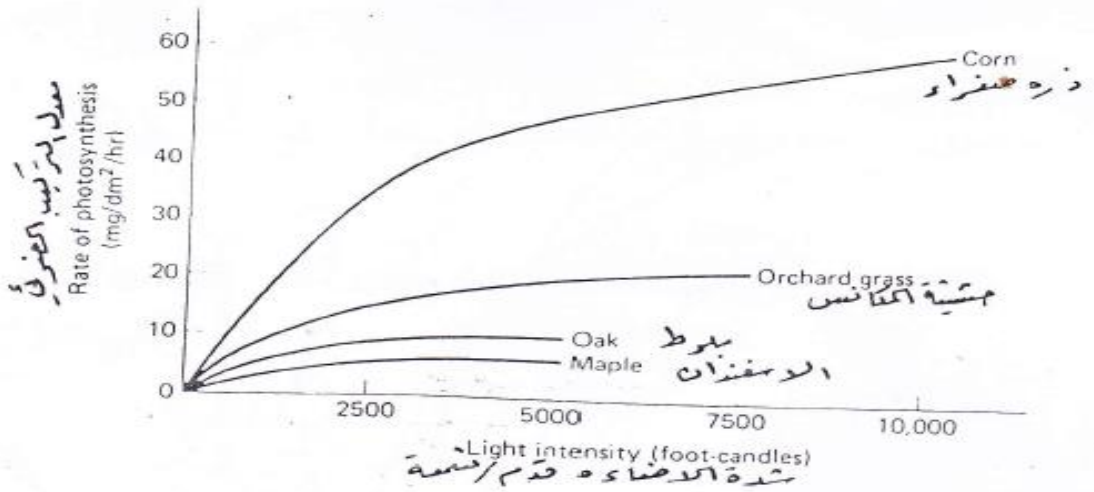
إن أهم العوامل البيئية التي تؤثر على معدل التمثيل الضوئي هي شدة الإضاءة، ودرجة الحرارة، وتركيز غاز ثاني أكسيد الكربون، والماء، والعناصر المغذية.

أولا- تأثير الضوء

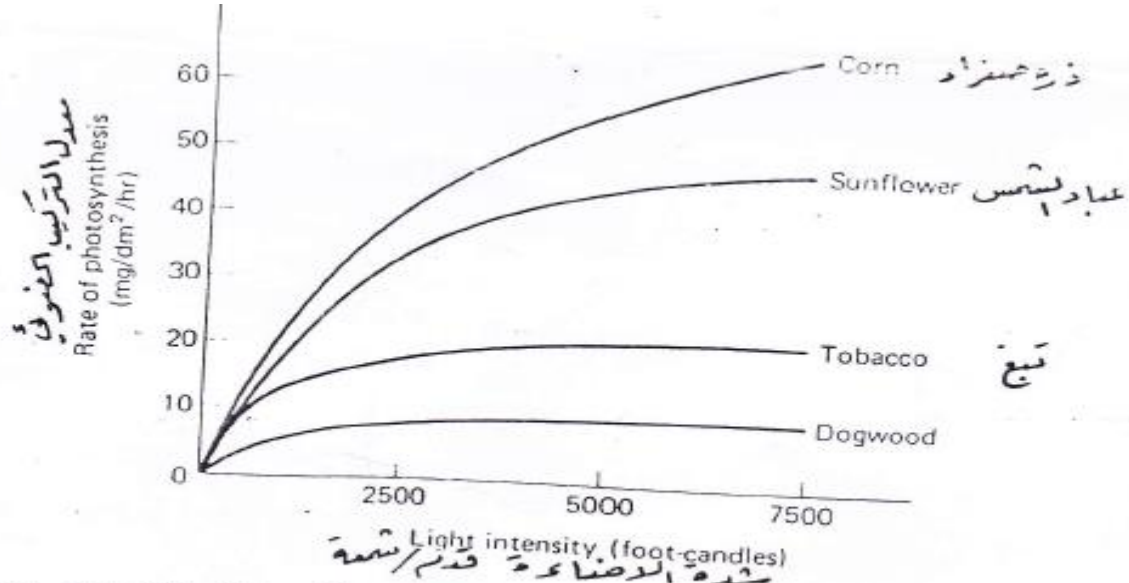
الضوء يعتبر العامل المحدد لإنتاجية النباتات في الزراعة ولا تحدث عملية التمثيل الضوئي في نباتات محاصيل الحقل في غياب الضوء غالبا، وإذا كانت النباتات معرضة لشدة إضاءة ضعيفة فإن معدل عملية التمثيل الضوئي

لمثل هذه النباتات يزداد تدريجيا بزيادة شدة الإضاءة حتى تصل شدة الإضاءة إلى نقطة التعويض الضوئي Light compensation point والتي تعرف بأنها عبارة عن شدة الإضاءة التي عندها تكون كمية امتصاص CO_2 في عملية التمثيل الضوئي مساوية لكميته المنطلقة من التنفس (صافي معدل التمثيل الضوئي = صفر)، ونقطة التعويض الضوئي هذه تختلف من نوع نباتي إلى آخر، ويجب أن يتجاوز النبات هذه النقطة لكي ينمو ويتطور، وإذا استمرت شدة الإضاءة في الزيادة عن نقطة التعويض الضوئي فإن معدل عملية التمثيل الضوئي يزداد حتى تصل شدة الإضاءة إلى نقطة التشبع الضوئي Light saturation point (شكل ٢-٧) وتعرف بأنها عبارة عن شدة الإضاءة التي عندها لا تؤدي أي زيادة في شدة الإضاءة عن هذه النقطة إلى زيادة معنوية في معدل التمثيل الضوئي. وتحت الظروف الطبيعية في الحقل، حيث توجد النباتات متكاثفة مع بعضها وتظلل بعضها البعض كما تظلل الأوراق العليا مثيلتها السفلى على النبات، فإن النباتات تحتاج إلى شدة إضاءة أعلى مما تحتاجه النباتات المنزرعة منفردة، وذلك للوصول إلى أقصى معدل تمثيل ضوئي تحت ظروف الحقل.

وتختلف الأنواع النباتية المختلفة في درجة استجابتها لشدة الإضاءة. ففي معظم النباتات رباعية الكربون يزداد معدل التمثيل الضوئي بزيادة شدة الإضاءة تدريجيا حتى تصل شدة الإضاءة إلى ضوء الشمس الكامل، بينما تصبح معظم النباتات ثلاثية الكربون مشبعة ضوئيا قبل أن تصل شدة الإضاءة إلى ضوء الشمس الكامل.



شكل 1-2 معدلات التمثيل الضوئي تحت كثافات ضوئية مختلفة .



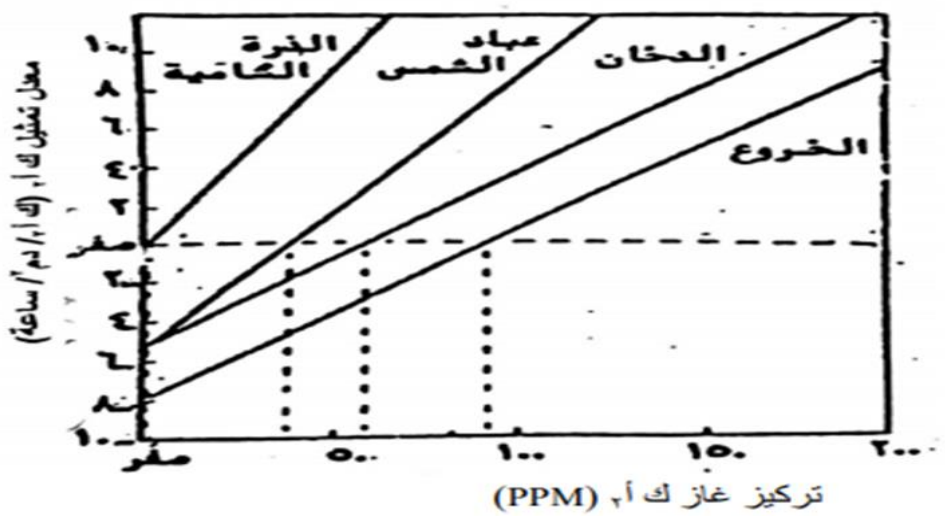
شكل 1-3 استجابات التمثيل الضوئي لأربعة أنواع من المحاصيل لزيادة الضوء

ثانيا- تأثير غاز ثاني أكسيد الكربون

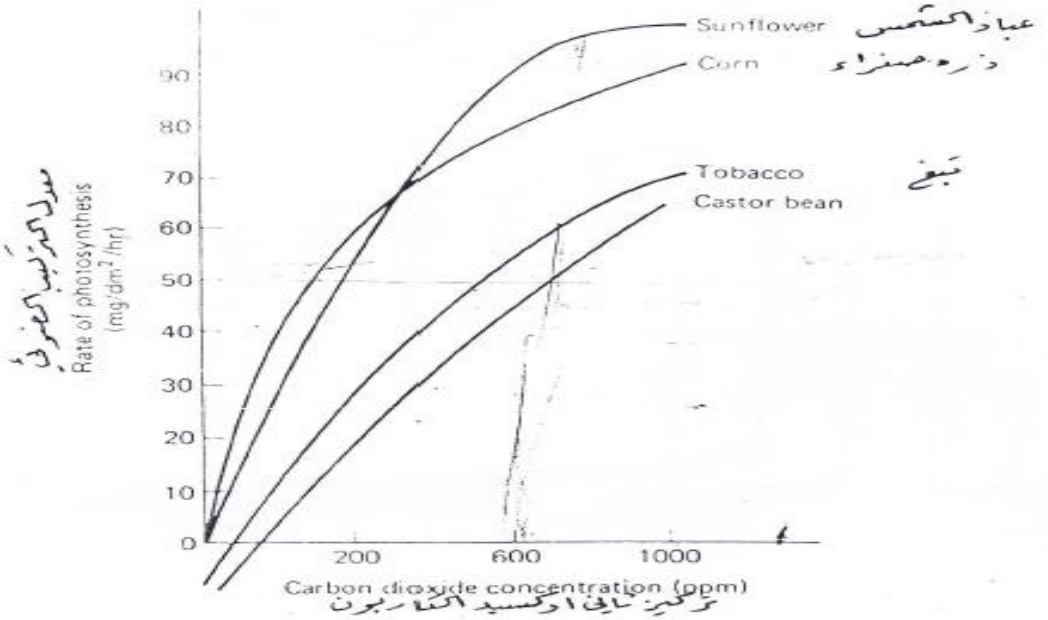
يبلغ تركيز غاز CO_2 في الهواء الجوي ٠.٠٣% (٣٠٠ جزء في المليون)، ويكون هذا التركيز ثابت تقريبا عند سطح البحر، ويرجع ثبات نسبة CO_2في الهواء الجوي إلى وجود مصادر أخرى لهذا الغاز خلاف تنفس النباتات والحيوانات، مثل احتراق مواد الوقود، وتحلل المخلفات العضوية بواسطة البكتريا، والنشاط البركاني وغيرها. وتحت الظروف العادية والتي تتمتع فيها نباتات المحاصيل تحت ظروف الحقل بوفرة ضوء الشمس والماء ودرجة الحرارة المناسبة اللازمة لعملية التمثيل الضوئي، فإن هذه النسبة من غاز CO_2 (٠.٠٣%) لا تكفي لتشبيع النباتات باحتياجاتها منه. وعلى الرغم من أن تركيز غاز CO_2 في الغلاف الجوي يعتبر ثابتا (٠.٠٣% تقريبا)، إلا أن هذه النسبة تتأثر في أماكن التمثيل الضوئي النشط والمكثف مثل أعلى

أسطح الغابات مباشرة أو فوق حقول الذرة الشامية، إذ وجد أن تركيز غاز CO_2 يقل بدرجة ملحوظة أثناء ساعات النهار، ولقد وجد أن تركيز غاز CO_2 على بعد ١٠٠ متر من سطح حقل ذرة شامية يقل من ٠.٠٦٨% أثناء الليل إلى تركيز قدره ٠.٠٤٥% في الصباح، ويرجع هذا الإنخفاض أثناء النهار إلى عملية التمثيل الضوئي. ولذلك فقد وجد أن زيادة تركيز غاز CO_2 يؤدي إلى زيادة واضحة في عملية التمثيل الضوئي لنباتات محاصيل الحقل (الدخان، الذرة الشامية، وعباد الشمس كما هو مبين بشكل (٢-٨).

ويمكن زيادة كمية محصول نباتات محاصيل الحقل زيادة معنوية بزيادة تركيز غاز CO_2 في الجو المحيط حتى ١٥٠٠ جزء في المليون (٠.١٥ %). ولقد دلت التجارب على ازدياد انتاج بعض محاصيل الحقل بزيادة نسبة غاز CO_2 في الجو المحيط بها، ولقد أمكن التوصل إلى كمية كبيرة من محصول الذرة الشامي (حوالي ٤٠ أردب /فدان تقريبا) في بعض المناطق في الهند، نتيجة وضع مكعبات من CO_2 في صورة مجمدة وزنها رطل واحد، وتبعد عن بعضها بمسافة ٧.٥ متر في الحقل المنزرع بالذرة (Gupta, 1978). وبوجه عام، قد أدت زيادة تركيز CO_2 في الصوب الزجاجية فوائد كبيرة في زيادة كمية محصول النباتات المنزرعة بها.



شكل (٢-٨). استجابة معدل التمثيل الضوئي في أربعة أنواع نباتية مختلفة لتركيز CO_2 في ظروف ضوئية مثلى (ضوء الشمس الكامل).
(عن جاردنر وآخرون، ١٩٨٥)



شكل 1-4 معدلات التمثيل الضوئي تحت عدة مستويات لثاني اوكسيد الكربون لأربعة محاصيل تحت شدة ضوئية مقدارها 10,000 قدم.شمعة .

المقاومات التي تواجه CO_2 أثناء انتشاره إلى الكلوروبلاستديات

يلزم انتقال غاز CO_2 من الهواء الجوي إلى الكلوروبلاستيدات حتى تقوم النباتات بعملية التمثيل الضوئي، ومن المعروف أن الغازات تنتشر أو تنتقل من الوسط الأكثر تركيزا إلى الوسط الأقل تركيزا، أو بمعنى آخر ينتشر الغاز من المنطقة التي يزيد فيها الضغط الانتشاري إلى المنطقة التي يقل فيها، وتزداد سرعة الانتشار بازدياد مقدار الفرق في الضغط الانتشاري. ولما كانت النباتات تستنفذ غاز CO_2 من الهواء بالمنطقة المجاورة له مباشرة، فإنه ينشأ عنه ميل أو تدرج في تركيز CO_2 على طول المسار من المنطقة المحيطة بالأوراق إلى الكلوروبلاستيدات، مما ينشأ عنه انتقال غاز CO_2 إلى الكلوروبلاستيدات من الجو.

وعموما- يواجه انتشار غاز CO_2 من الجو إلى الكلوروبلاستيدات بخلايا النبات مقاومات، هي مقاومة الطبقة المحيطة بالورقة، ومقاومة الثغر، ومقاومة النسيج المتوسط شكل (٢-٩)، ولقد أمكن التعبير عن هذه المقاومات بالمعادلات الآتية:

$$r = r_a + r_s + r_m$$

حيث أن:

r = معدل انتشار CO_2

r_a = مقاومة الطبقة المحيطة

r_s = مقاومة الثغر

r_m = مقاومة النسيج المتوسط

١ - مقاومة الطبقة المحيطة

توجد طبقة رقيقة جدا من الهواء غير مضطربة تلاصق سطح الورقة ويقل معدل انتشار غاز CO_2 بازدياد سمك هذه الطبقة، كما وجد أنه كلما قل تركيز غاز CO_2 بالجو المحيط بالورقة، كلما زادت مقاومة هذه الطبقة، ولذلك فإن العوامل التي تؤدي إلى نقص تركيز CO_2 بالجو المحيط بالورقة تعمل على زيادة مقاومة هذه الطبقة المحيطة، وتحت ظروف الحقل إذا حدث اضطراب لهذه الطبقة عن طريق الرياح فإن مقاومة هذه الطبقة لغاز CO_2 تقل.

٢ - مقاومة الثغر

يواجه انتشار غاز CO_2 مقاومة الثغر وذلك بعد مقاومة الطبقة المحيطة، وهي عبارة عن المقاومة التي يواجهها CO_2 أثناء انتشاره من خارج الورقة

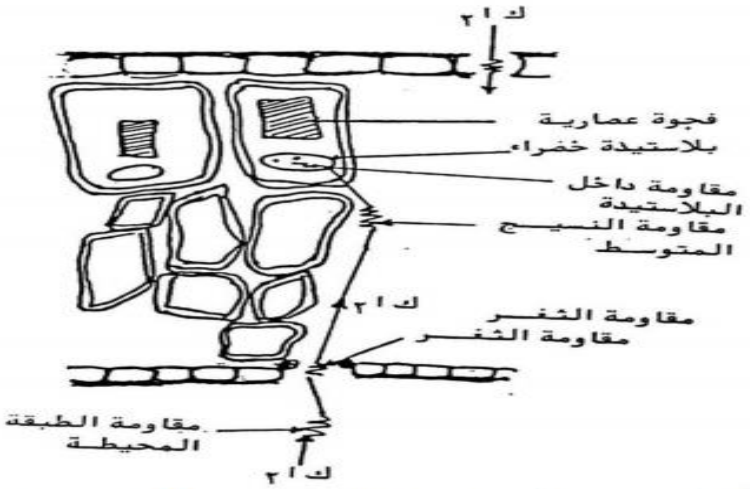
خلال فتحة الثغر. وأن العامل الرئيسي الذي يؤثر على مقاومة الثغر هو انفتاحة. وتؤثر الإضاءة ودرجة الحرارة والرطوبة الأرضية على انفتاح الثغر.

٣ـ مقاومة النسيج المتوسط للورقة (الميزوفيل)

إن مقاومة النسيج المتوسط لانتشار غاز CO_2 عبارة عن كل المقاومات التي تواجه غاز CO_2 إلى الكلوروبلاستيدات ماعدا مقاومة الطبقة المحيطة/ ومقاومة الثغر، ويتضح ذلك من العادلة الآتية:

$$r_m = r_{CO2} - r_a - r_s$$

حيث أن: r_a، r_s، r_m عبارة عن مقاومة الميزوفيل، ومقاومة الطبقة المحيطة، ومقاومة الثغر على الترتيب، r_{CO2} عبارة عن معدل انتشار غاز CO_2 داخل الورقة.

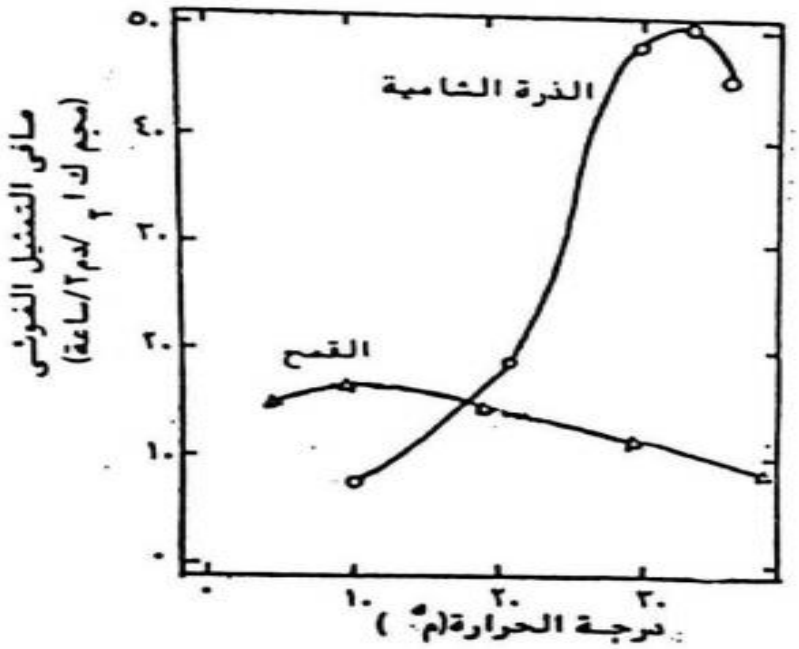


شكل (٢-٩). المقاومات التي يواجهها انتشار غاز CO_2 من خارج النبات إلى الكلوروبلاستيدة (Leopold and Kriedeman, 1981).

وعموما- يمكن القول أن أي عامل يؤثر على تثبيت CO_2 سوف يؤثر على تركيزه في الكلوروبلاستيدات، والذي بدوره يؤثر على المعدل الكلي لانتشاره.

ثالثا- تأثير درجة الحرارة

ان تفاعل الضوء في عملية التمثيل الضوئي لا يعتمد على درجة الحرارة وذلك في المجال الحراري الذي تنمو فيه النباتات، وعل العكس من ذلك فإن تفاعل الظلام (الكيموحراري) والذي تقوم به الإنزيمات يعتمد على درجة الحرارة، ويزداد بزيادة درجة الحرارة، حتى تصل درجة الحرارة الذي يحدث عنده هدم البروتين، ولقد وجد أن تأثير درجة الحرارة على عملية التمثيل الضوئي يماثل تأثيرها على النشاط الإنزيمي، وهذا يدل على أن تثبيط الإنزيمات هو أحد أسباب تثبيط التمثيل الضوئي في درجات الحرارة المرتفعة.



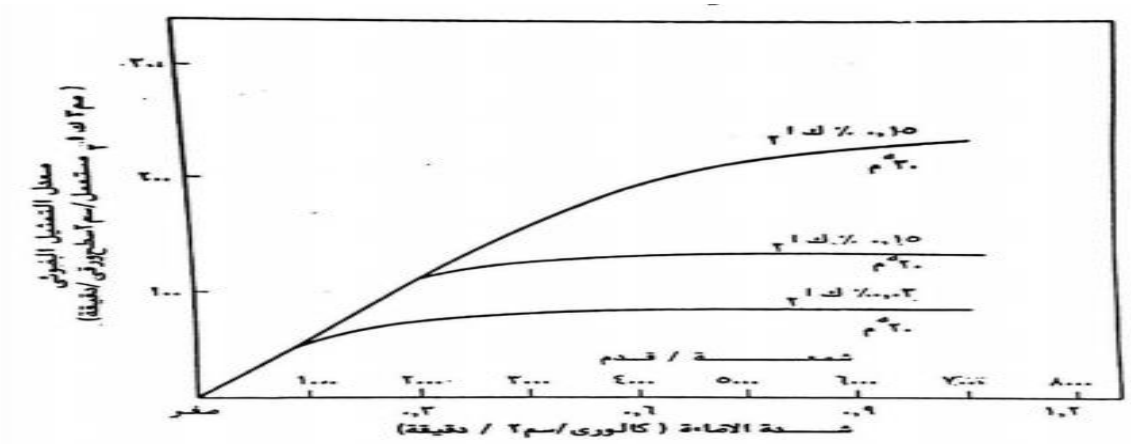
شكل (٢-١٠). تأثير درجات الحرارة على صافي التمثيل الضوئي بالأوراق الفردية لنباتات الذرة الشامية والقمح. (From: Moss, 1963 and Murata and Iyama, 1963).

وعموما- يزداد معدل التمثيل الضوئي لنباتات محاصيل الحقل بزيادة درجة الحرارة، عندما تكون العوامل الأخرى غير محددة، ثم يقل المعدل بزيادة درجة الحرارة حتى يصل إلى معدل الحرارة المثلى، والتي بعدها يقل معدل التمثيل الضوئي (شكل ٢-١٠). وتعتمد درجة الحرارة المثلى على نوع النبات، وكذلك على طول الفترة التي تتعرض لها النباتات لدرجة الحرارة، وعلى سبيل المثال، في النباتات ثلاثية الكربون، يثبط تمثيل غاز CO_2 عادة على درجة حرارة تتراوح بين ٢٥-٣٥م، أما في بعض النباتات رباعية الكربون فيثبط تمثيل غاز CO_2 على درجة حرارة أعلى من ٣٥م.

تأثير التفاعل بين الضوء ودرجة الحرارة و CO_2

إن صافي التمثيل الضوئي لورقة مفردة محتوية على نسبة عالية من الماء يزداد بزيادة شدة الإضاءة إلى أن يصبح عاملا آخر محددا للتمثيل الضوئي مثل تركيز غاز CO_2 أو درجة الحرارة، ويبين شكل (٢-١١) تأثير درجة الحرارة، والضوء، وتركيز CO_2 على معدل التمثيل الضوئي. يتضح من شكل (٢-١١) أنه عند كثافة ضوئية أقل من ٠.٣ كالوري/ سم^2/ دقيقة يزداد معدل التمثيل الضوئي بزيادة شدة الإضاءة، ولا يكون لدرجة الحرارة تأثيرا يذكر.

ويلاحظ من شكل (٢-١١) أنه عندما يزداد تركيز CO_2 في الهواء المحيط إلى ٠,١٥% فإن معدل التمثيل الضوئي يزداد بزيادة شدة الإضاءة حتى تصل إلى ٠,٦ كالوري/ سم^2/ دقيقة، ثم تتوقف هذه الزيادة بعد ذلك، وأن زيادة شدة الإضاءة عن ذلك لا يكون لها تأثير على معدل التمثيل الضوئي، وتصل الورقة إلى درجة التشبع الضوئي، ولكن في هذه الحالة يمكن زيادة معدل التمثيل الضوئي بزيادة درجة الحرارة من ٢٠ - ٣٠م، إذ أن معدل عملية التمثيل الضوئي عند شدة إضاءة مقدارها ٠,٩ كالوري/ سم^2/ دقيقة وفي التركيزات العالية من CO_2 (٠.١٥%) فإن معدل التمثيل الضوئي عند درجة حرارة ٣٠م يكون غالبا ضعف مثيله عند ٢٠م، أي أن استجابة عملية التمثيل الضوئي لدرجة الحرارة تتوقف على شدة الإضاءة وتركيز CO_2 المرتفع (أعلى من ٠.٠٣%).



شكل (٢-١١). تأثير شدة الإضاءة، وثاني أكسيد الكربون، ودرجة الحرارة على معدل التمثيل الضوئي (عن Noggle و Fritz عام ١٩٨٢).

رابعا- تأثير الماء

يعتبر الماء ضروريا لعملية التمثيل الضوئي، إذ يعتبر جزءا هاما في التفاعلات الكيموضوئية، ولكن حوالي ٠.١% فقط من الكمية الكلية للماء الممتص بواسطة النبات تستعمل في عملية التمثيل الضوئي، ويعتبر النتح هو المسئول عن ٩٩% من كمية الماء المستعمله بواسطة النباتات، وحوالي ١% تستعمل لتميؤ النبات، ولذلك فإن التأثير الأساسي لنقص الماء على التمثيل الضوئي هو زيادة مقاومة الثغور ونقص امتصاص CO_2 ، وإذا نقص الماء بدرجة كبيرة فإن مقاومة النسيج المتوسط تزداد بسبب الضرر الدائم لجهاز التمثيل الضوئي بالتفصيل في الباب التاسع بمشيئة الله.

خامسا- تأثير العناصر الغذائية

تؤدي إضافة بعض العناصر الغذائية للنبات إلى زيادة معدل التمثيل الضوئي. وعلى سبيل المثال، يؤثر البوتاسيوم على درجة تدفق غاز CO_2 إلى داخل الورقة، وكذلك على حركة الثغور. ويعمل النيتروجين على زيادة معدل التمثيل الضوئي للنباتات عن طريق نقص مقاومة الورقة لغاز CO_2 أثناء انتشاره داخل الورقة، كما أنه يعمل على زيادة مساحة السطح الورقي للنبات، وهذا بدوره يؤدي إلى زيادة سطح التمثيل الضوئي.

إن نقص محتوى النباتات من بعض العناصر الغذائية يؤثر على التمثيل الضوئي أساسا عن طريق التأثير على جهاز التمثيل الضوئي، وعلى سبيل المثال، يحتوي الكلوروفيل على كل من النيتروجين والمغنسيوم، فإذا كانت إضافة هذه العناصر للنباتات محدودة، وحدث نقصا شديدا في النباتات، فقد لا يتكون الكلورفيل، فإذا لم يكن عنصر الحديد موجودا بالنبات فلا يتكون الكلورفيل.

ثانيا- تأثير العوامل الخاصة بالنبات على عملية التمثيل الضوئي

يختلف معدل التمثيل الضوئي اختلافا كبيرا في محاصيل الحقل المختلفة حتى ولو نمت نباتات هذه المحاصيل تحت ظروف بيئية متشابهة. لإن هذه الإختلافات في معدل التمثيل الضوئي لنباتات محاصيل الحقل المختلفة في صفاتها التركيبية، والتشريحية، والفسيولوجية، والمورفولوجية. وسوف نذكر فيما يلي تأثير بعض هذه الصفات على عملية التمثيل الضوئي لنباتات محاصيل الحقل:

١- عمر الورقة ومحتواها من العناصر الغذائية

يتأثر معدل التمثيل الضوئي بعمر الورقة، إذ يصل إلى أقصاه عندما يتم نموها، ويصل انبساطها إلى حده الأقصى، ثم يقل معدل التمثيل بها بمرور الوقت. ولقد وجد أن الأوراق المسنة السفلى على نبات الذرة الشامية ذات معدل تمثيل ضوئي أقل من الأوراق العليا حديثة العمر، ولقد وجد أن الأوراق السفلى على النبات ذات محتوى أقل من البوتاسيوم، والنيتروجين والمغنسيوم بالمقارنة بالأوراق العليا حديثة العمر.

٢ـ تركيب الورقة

يؤثر تركيب الورقة في النباتات المختلفة على مقدار مقاومة الأدمة والثغور والنسيج المتوسط إلى غاز CO_2 أثناء انتشاره إلى البلاستيدات الخضراء، وهذا يؤثر بدوره على معدل عملية التمثيل الضوئي، وعلى سبيل المثال، يؤدي نقص محصلة المقاومات الداخلية للورقة في النباتات رباعية الكربون إلى زيادة معدل التمثيل الضوئي عنه في النباتات ثلاثية الكربون.

٣ـ تركيز ناتجات التمثيل الضوئي ومعدل انتقالها

إن زيادة تركيز ناتجات التمثيل الضوئي (السكريات) بالأوراق نتيجة لتراكمها بالورقة، يؤدي إلى نقص معدل التمثيل الضوئي بهذه الأوراق. ويحدث هذا التراكم نتيجة نقص المصب (الجزء من النبات الذي تنتقل إليه ناتجات التمثيل)، مثل إزالة كيزان الذرة الشامية أو نورات القمح أو درنات البطاطس.

٤ـ شكل الكلوروبلاستيدات وتركيبها وتوزيعها بالخلايا

من المعروف أنه لا يتم التمثيل الضوئي لنباتات محاصيل الحقل إلا في وجود الكلوروبلاستيدات، ويؤثر شكل الكلوروبلاستيدات وتركيبها وتوزيعها بالخلايا على معدل التمثيل الضوئي للنباتات المختلفة.

٥ـ زاوية الورقة

تؤثر زاوية الورقة على معدل التمثيل الضوئي لنباتات محاصيل الحقل المنزرعة تحت الظروف الطبيعية لنموها في الحقل، وسوف نوضح ذلك في الباب الثالث إن شاء الله.

الاستفادة من المواد الغذائية الممثلة بواسطة النبات

إن عملية التمثيل الضوئي تنتهي بتكوين السكر السداسي (الهكسوز)، إلا أنه بعد ذلك تحدث تغيرات عديدة على السكر السداسي، إذ يتحول سكر الجلوكوز إلى الفركتوز، أو يتحدا معا لتكوين سكروز ينتقل إلى الخلايا الأخرى، أو يحدث تكثف لهذه السكريات، ويتكون النشا، والذي يخزن تخزينا مؤقتا في البلاستيدات الخضراء، وقد يستخدم السكروز في تكوين جدر الخلايا، إذ قد يتحول إلى مكونات تركيبية (بنائية) Structural Components مثل السليولوز، الذي يدخل في تركيب جدر الخلايا. وقد ينتقل السكروز أيضا إلى مناطق أخرى من النبات، حيث مناطق النمو النشطة مثل قمم الجذور

والسيقان أو الأوراق النامية في المراحل الأولى من تكوينها، أو يتحول إلى سكريات عديدة، أو يتحول إلى مكونات تركيبية.