الباب السادس عشر
الإنزيمـــات Enzymes

تحدث فى الخلايا النباتية الحية تفاعلات كيماوية كثيرة مثل تحلل أو بناء المواد الكربوإيدراتية، والدهنية، والبروتينية والأحماض النووية . ويمكن إجراء بعض هذه التحولات خارج الخلية، ولكنها تحتاج إلى درجات حرارة مرتفعة، لا تتحملها الخلايا، وإلى مواد كيماوية مختلفة لا توجد فيها. ويرجع السر فى سهولة حدوث هذه التحولات الكيماوية داخل الخلايا إلى وجود مواد عضوية خاصة، يفرزها البروتوبلازم، وتعرف بالإنزيمات. وكان كون Kuhne أول من استعمل لفظة إنزيم عام ١٨٧٨ . وأصلها يونانى، ومعناه اللفظى فى الخميرة en xyme، ثم عمم هذا اللفظ بحيث شمل كل الإنزيمات على اختلاف مصادرها، وصفاتها.

ويعرف الإنزيم بأنه مادة كيماوية عضوية معقدة التركيب، تتأثر بالحرارة وتتكون فى الكائنات الحية، وتؤدى إلى زيادة سرعة التفاعل الكيماوى دون أن تستهلك فى هذه العملية، ودون أن تصبح جزءا من نواتجها. أى أن الإنزيمات عوامل مساعدة حيوية من نوع خاص.

يعتبر أول دليل عملى ملموس واقعى على وجود الإنزيمات هو إكتشاف بوخنر Buchnerعام ١٨٩٧ ونتيجة لكثير من التجارب التى أجراها حيث وجد أن مستخلصات خلايا الخميرة المطحونة غير الحية قادرة على إحداث التخمر للمحاليل السكرية. ويعتبر هذا أول دليل ملموس على أن البروتوبلازم ليس ضرورياً لأكسدة السكر إلى الكحول وثانى أكسيد الكربون. ومن الواضح أن مثل هذا التخمر لم يحدث إلا فى وجود مركبات خاصة معينة تكونت فى خلايا الخميرة، وأن وجود هذه الجزيئات النشيطة بكميات قليلة كان كافياً لأكسدة السكريات. وأطلق تعريف الإنزيم ليشير إلى هذه المواد الفعالة (فى الخميرة in yeast) ومنذ اكتشف بوخنر هذا الاكتشاف الفريد اكتشفت وعزلت إنزيمات أخرى عديدة من الخلايا الحية.

ولقد أصبح من المسلم به الآن أن كل تفاعل من التفاعلات الكيميائية الكبيرة فى الخلايا الحية إنما يتم بوساطة الإنزيمات وتوجد الإنزيمات منتشرة فى البروتوبلازم، وفى العصير الخلوى، وتساعد على إتمام عمليات البناء والهدم، وينتج عن الهدم عادة انطلاق طاقة، تستخدم فى النمو وكافة الظواهر الأخرى، التى تمتاز بها الكائنات الحية. وتساعد الإنزيمات على زيادة سرعة تفاعلات كيماوية كثيرة طاردة للطاقة exergonic reactions، تتحول فيها مركبات معقدة

التركيب إلى مركبات أبسط منها، وفى أثناء ذلك ينطلق جزء من الطاقة يفقد النبات جزء منها ويحتفظ بجزء آخر من الطاقة فى صورة روابط غنية بالطاقة فى جزيئات ATP ويدخل جزء آخر من الطاقة فى تفاعلات ماصة للطاقة endergonic reactions، وفى بعض العمليات الحيوية الأخرى التى تحتاج إلى طاقة مثل اختراق الجذور للتربة ورفع السويقة الجنينية لما يعلوها من تربة أثناء الإنبات، وحمل السيقان لأفرعها، وأوراقها، وامتصاص الأملاح وتراكمها، والانسياب السيتوبلازمى ... وغيرها.

توجد بعض الإنزيمات ذائبة فى العصير الخلوى، أو متصلة اتصالا غير وثيق بمكونات البروتوبلازم، كما يوجد بعضها الآخر متصلا اتصالا وثيقا ببعض مكونات البروتوبلازم، مثل إنزيمات التنفس فى الميتوكوندريا. وتعمل معظم الإنزيمات فى النبات الراقية داخل الخلايا، حيث يتم بناؤها، وتسمى بالإنزيمات الداخلية intercellular enzymes ويعمل بعض الإنزيمات خارج الخلايا التى تقوم بإفرازها وتسمى الإنزيمات الخارجية extracellular enzymes ومن أمثلتها الإنزيمات التى تفرزها أنواع كثيرة من البكتريا والفطريات فى الوسط الذى تعيش فيه، وإنزيم بروتينيز الذى تفرزه النباتات آكلة الحشرات فى مصائدها، أو على أسطح أوراقها، حيث تعمل على هضم بروتينات الحشرات، وإنزيما سليوليز، وأميليز اللذان تفرزهما خلايا طبقة الأليرون فى حبوب العائلة النجيلية إلى الإندوسبرم حيث يعمل الأول على إذابة جدر الخلايا ويعمل الثانى على هضم حبيبات النشا.

ونظرا لأن معظم الإنزيمات خاصة فى النباتات الزهرية تتكون داخل الخلايا، ولا تنفذ خلال الأغشية البلازمية، فإن استخلاصها يحتاج إلى معاملات خاصة، تهدف أولا إلى تحطيم الأغشية البلازمية، ثم إلى استخلاص الإنزيم منها بمذيب مناسب، مثل الماء، أو الجلسرين، وغيرها من المذيبات.

الإنزيمات والعوامل المساعدة Enzymes and Catalysts :

العوامل المساعدة مركبات تؤثر فى سرعة التفاعلات الكيميائية دون أن تستهلك أو تتغير فى العملية. وتمتاز العوامل المساعدة بإسراعها للتفاعلات الكيماوية . والعوامل المساعدة تكون فعالة إذا استعملت بكميات قليلة، ويتناسب تأثيرها على سرعة التفاعلات تناسباً طردياً مع الكمية الموجودة منها، وهى غالباً متخصصة بمعنى أنها تؤثر فى معدل نوع واحد من التفاعلات، وأخيراً، فإن العامل المساعد يبقى بعد التفاعل بنفس الكمية وبنفس الحالة التى كان عليها قبل التفاعل.

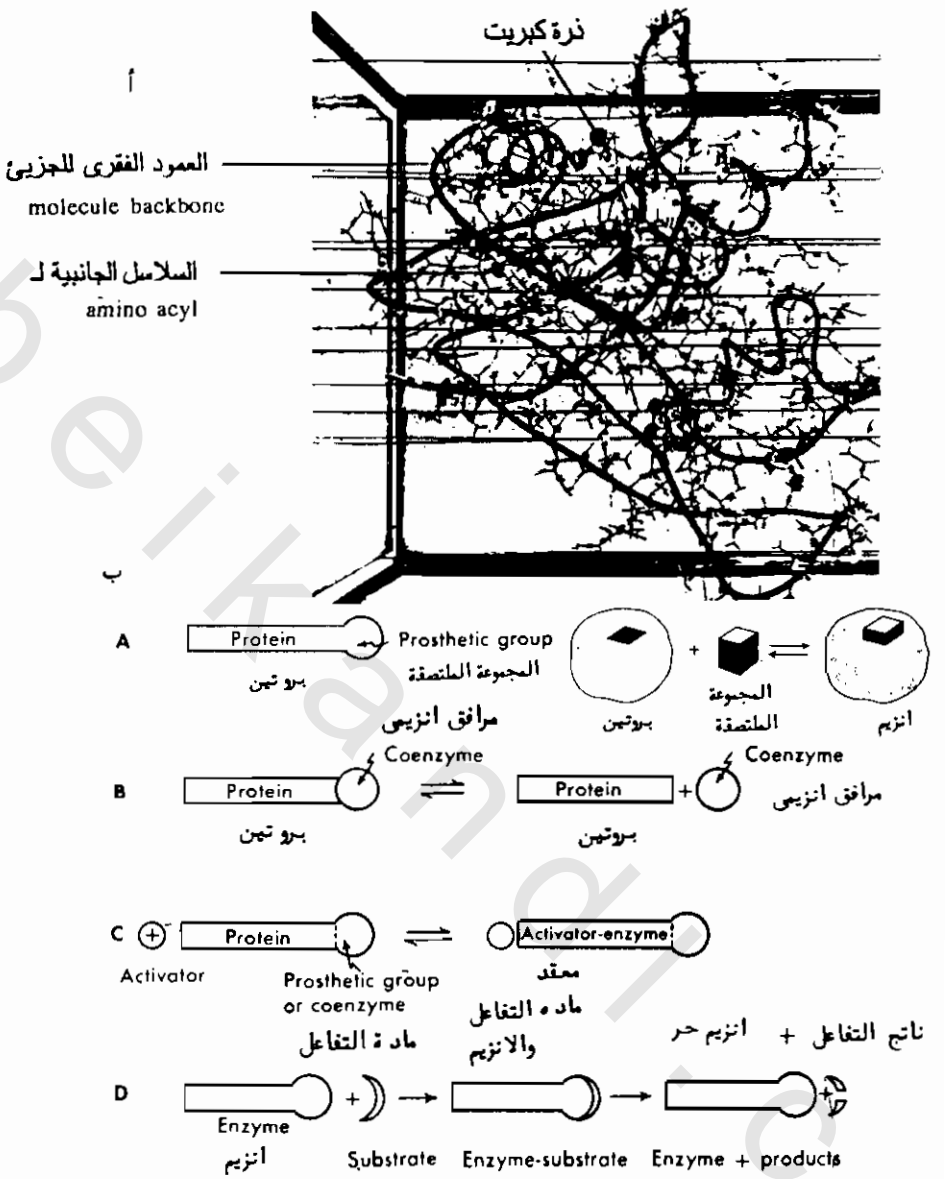
ويبدو أن للإنزيمات معظم خواص العوامل المساعدة وليس كلها، وكثيراً ما تعرف بأنها عوامل مساعدة عضوية تصنعها الخلايا الحية. وهى تسرع فى معدل التفاعلات الكيميائية بدرجة هائلة، وتكون فعالة إذا استعملت بكميات ضئيلة جداً، وهى أيضاً متخصصة لأن كل إنزيم يقوم بتفاعل كيميائى واحد أو بنوع واحد من التفاعل الكيميائى، أما الفروق الأساسية بين الإنزيمات والعوامل المساعدة فهى، أولا، أن بعض جزيئات الإنزيم يضيع نشاطها أو تتلف أثناء سير التفاعل الذى تنشطه، وثانياً، أن الإنزيمات تعمل فى مدى معين من درجات الحرارة حيث أنه فى درجات حرارة أعلى من ٦٠ مئوية تتأثر ويقل أو يقف نشاطها وفى درجات الحرارة المرتفعة يتوقف عمل الأنزيم تماما أما فى العوامل المساعدة فإنها تعمل أيضا فى درجات حرارة مرتفعة قد تصل لدرجة الغليان للماء أو تزيد يمكن أن يكون تفاعل الإنزيمات عكسى ولا يمكن ذلك فى العوامل المساعدة.

التركيب الكيماوى للإنزيمات :

يعتبر سمنر Sumner فى سنة ١٩٢٦ أول من قام بإستخلاص إنزيم، وتنقيته، وتخضيره على هيئة بلورات، وهو إنزيم اليوريز urease وقد تبين أنه يتكون من البروتين، ومنذ هذا التاريخ تتابع استخلاص عدد كبير من الإنزيمات، وتنقيتها، فتبين أنها جميعها تتكون من البروتينات، وأن وزنها الجزيئى يزيد على ٣٦٠٠٠.

وبدراسة التركيب الكيماوى للإنزيمات بعد استخلاصها، وتنقيتها تبين أن بعضها مكون من بروتينات بسيطة simple proteins مثل إنزيم أميليز amylase الذى يحلل النشا، وبعضها الآخر يتكون من بروتينات مرتبطة conjugated proteins تتركب من جزء بروتينى وآخر غير بروتينى (شكل ١٢١) ويسمى الجزء البروتينى بالإنزيم المجرد apoenzyme، ويسمى الجزء غير البروتينى بالعامل المرافق cofactor ويوجد منه ثلاثة أنواع وهى : ١- المجموعة الملتصقةprosthetic group وهى عبارة عن مركب متصل اتصالا وثيقا بالجزء البروتينى. ٢- المرافق الإنزيمى، أو مساعد الإنزيم Co-enzyme إذا كان اتصاله به غير وثيق، بحيث يمكن فصله عنه بسهولة بواسطة الفرز الغشائى مثلا. ٣- المنشط activator وفى هذه الحالة يكون أيون معدنى لازم لنشاط الأنزيم.

المرافق الإنزيمى هو مركب لازم لنشاط الإنزيم، ولا يعمل بدونه، وهو لا يتأثر بالحرارة على نقيض الجزء البروتينى من الإنزيم. وقد اكتشف Harden and Young سنة ١٩٠٤ أول مرافق إنزيمى من إنزيم الزيميز بواسطة الفصل الغشائى، ولذلك سمى مرافق الزيميز Co-zymase، أو المرافق الإنزيمى رقم ١ Co-enzyme 1. وقد وجد فيما بعد أنه عبارة عن نيكوتين أميد أدينين



(شكل ١٢١) : الإنزيم المجرد والمجموعة الملتصقة ومرافق الإنزيم

أ – منظر مجسم لإنزيم ribonuclease .

ب – تركيب الإنزيمات المختلفة.

ثنائى النيوكليوتيد nicotinamide adenine dinucleotide ويرمز له NAD وقد تبين بعد ذلك فى سنة ١٩٣٥ أنه يعمل مرافقا لمجموعة من الدهيد روجينيزات، ولذلك عدل اسم هذا المرافق الإنزيمى فأصبح مساعد ديهيدروجينيز رقم ١ Co-dehydrogenase 1.

ثم أكتشف بعد ذلك عديد من مرافق الأنزيم لإنزيمات كثيرة ومنها Coenzyme II و Coenzyme A. هذه المرافقات يدخل فى تركيبها الفيتامينات.

المجموعة الملاصقة هى الجزء غير البروتينى المكون للإنزيم، ويكون متصلا اتصالا وثيقا بالجزء البروتينى، ولا يمكن فصله منه بسهولة، بل يلزم لذلك استعمال الكيماويات. وهذا الجزء من الإنزيم مهما كان بسيط التركيب، فإن وجوده أساسى لعمل الإنزيم. ومثال ذلك مركب(TPP) thiamine pyrophosphate وهو يوجد فى إنزيم lyase ومركب pyridoxine (PP) phosphate وهو يوجد فى إنزيم aminotransferase وهذه يدخل فى تركيبها الفيتامينات أيضا.

المنشطات عبارة عن أيونات معدنية metal ions لازمة لنشاط الأنزيم وفى غيابها لا يعمل الإنزيم. ومن أمثلة ذلك أن المنشط فى إنزيم تيروسينيز tyrosinase هو عبارة عن ذرة نحاس ذات شحنتين موجبتين Cu^{++} وفى حالة إنزيمات التحليل المائى hydrolase تكون الذرة كاتيون كالسيوم Ca^{++} أو كاتيون زنك Z^{++} أو كاتيون حديد F^{++} أو كاتيون بوتاسيوم K^{+}. وفى إنزيمات أخرى يمكن أن يكون المنشط كاتيون مغنسيوم Mg^{++} مثل إنزيم ligase . وفى إنزيمات أخرى يمكن أن يكون كاتيون كوبالت Co^{++} أو كاتيون مولبيدنم Mo^{++} مثل بعض إنزيمات الأكسدة والإختزال oxidoreductases. تعتبر تسمية المنشط قديمة نسبيا ويطلق على المنشط الآن المرافق الغير عضوى inorganic cofactor.

ومن هذا نتبين أهمية وجود الأملاح المعدنية بكميات ضئيلة جدا ضمن العناصر الغذائية اللازمة لنمو النبات، إذ أنها تدخل فى تركيب الإنزيمات، يمكن فى بعض الإنزيمات أن يوجد المرافق الأنزيمى أو المجموعة الملاصقة وبالإضافة إلى ذلك تحتاج إلى المنشطات أى أن الإنزيم يعمل فى وجود المرافق الإنزيمى والمنشط أو يعمل فى وجود المجموعة الملاصقة والمنشط كما فى بعض إنزيمات الأكسدة والإختزال وأنزيمات aminotransferase. وفيما يلى مثال لذلك إنزيم حامض الماليك حيث أن المرافق الإنزيمى NADP والمنشط كاتيون المنجنيز Mn^{++} وحيث يعمل الإنزيم على حامض الماليك وينتج عن ذلك حامض البيروفيك وثانى أوكسيد الكربون.

حامض ماليك + إنزيم ماليك + مرافق إنزيمى NADP + Mn^{++}

ثانى أوكسيد الكربون + حامض بيروفيك + إنزيم ماليك + Mn^{++} ←

الأنواع المختلفة للمجموعة الملتصقة والمرافق الإنزيمى :

تعتبر مكونات فيتامين ب المركب وهى مجموعة مركبات هامة تدخل كثير منها فى تركيب مرافقات الأنزيم أو المجموعة الملتصقة (شكل ١٢٢).

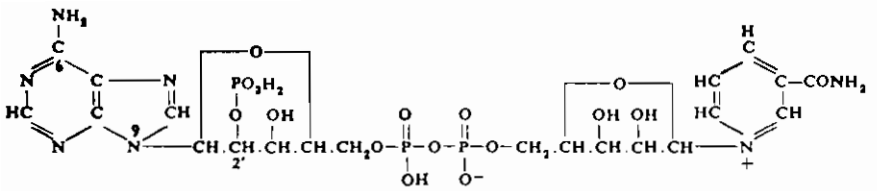
مركب حامض النيكوتنيك nicotinic acid يعتبر أحد مركبات فيتامين B . وهو يدخل فى صورة مركب nicotinamide adenine dinucleotide (NAD) ويسمى هذا المركب بإسم المرافق الإنزيمى١ أى coenzyme 1 أى co1 وهو يعتبر مرافق إنزيمى هام لكثير من إنزيمات الأكسدة والإختزال مثل إنزيم glyceric dehydrogenase ويدخل أيضا حامض النيكوتنيك فى مركب nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP) ويسمى هذا المركب بإسم المرافق الأنزيمى II أى coenzyme II أى co II وهو يعتبر مرافق إنزيمى هام لكثير من إنزيمات الأكسدة والإختزال مثل إنزيم malic dehydrogenase .

مركب حامض البانتوثنيك pantothenic acid وهو أحد مركبات فيتامين B يدخل فى تركيب جزء هام من المرافق الأنزيمى A أى coenzyme أى co A . وهذا المرافق الأنزيمى يوجد فى إنزيمات كثيرة خاصة بعملية نقل مجموعة الخالات مثل إنزيمات transferase .

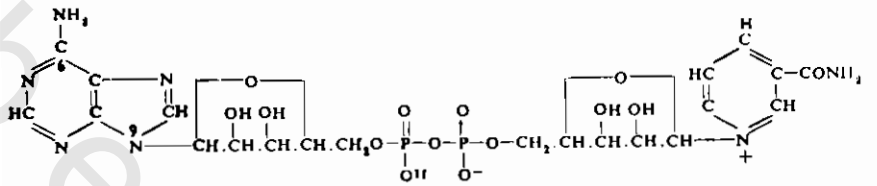
مركب الريبوفلافين riboflavin هو أحد مكونات فيتامين B وهو يدخل فى صورة مركب flavin adenine mononucleotide (FMN) ويسمى هذا المركب FMN وهو مجموعة ملتصقة لبعض أنزيمات الأكسدة والإختزال أو مرافق إنزيمى.

وأيضا يدخل فى صورة مركب flavin- adenine dinucleotide ويسمى FAD وهو مرافق إنزيمى فى بعض أنزيمات الأكسدة والإختزال مثل إنزيم succinic dehydrogenase.

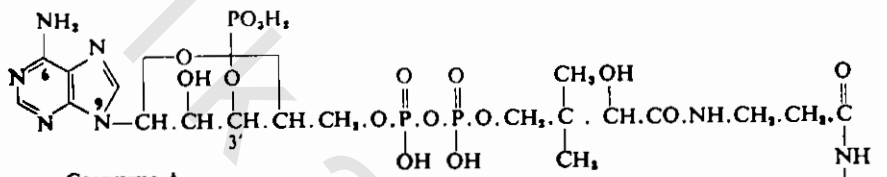
مركب الثيامين thiamine وهو أحد مركبات فيتامين B يدخل فى تركيب جزء هام من المرافق الأنزيمى thiamine pyrophosphate وهو مجموعة ملتصقة لبعض إنزيمات lyase مثل إنزيم pyruvic carboxylase.



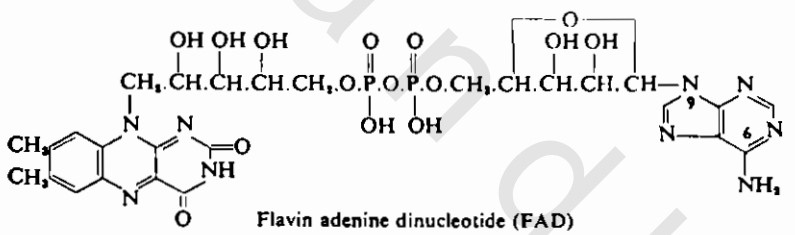
(NAD) nicotinamide adenine dinucleotide



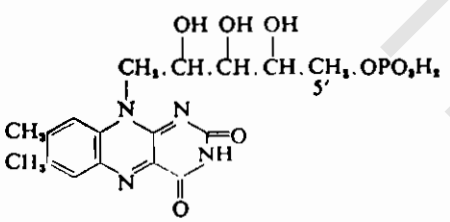
nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP)



Coenzyme A



Flavin adenine dinucleotide (FAD)



Flavin mononucleotide (FMN)

(شكل ١٢٢) : التركيب الجزيئى لمرافقات الإنزيم والمجاميع الملتصقة

مركب البيريدوكسين pyridoxine وهو أحد مركبات فيتامين B يدخل فى تركيب المجموعة الملتصقة pyridoxine phosphate والخاصة بإنزيمات aminotransferase والتى تقوم بنقل مجموعة الأمين.

تصنيف الإنزيمات :

تعرف المادة التى يحللها الإنزيم بمادة التفاعل substrate . وتسمى الإنزيمات بإضافة مقطع « إيز ase » إلى اسم مادة التفاعل. وعلى ذلك فيسمى الإنزيم الذى يحلل السيليلوز بالسليوليز وتعرف الإنزيمات التى تحلل الدهون أى الليبيدات lipids بإسم ليبيز lipase. والبروتين بروتينيز proteinase وهكذا . وتعطى الإنزيمات أحياناً أسماء تصف نوع التفاعل الذى تشترك فيه وليس نوع المواد التى تحللها . فالإنزيمات التى تساعد على نقل ذرات الهيدروجين من مركب إلى آخر مثلا تعرف بألديهيدروجينيزات والمفرد ديهيدروجينيز dehydrogenase. وأحياناً تشترك جزيئات مادة التفاعل ونوع التفاعل فى تسمية الإنزيم مثل ديهيدروجينيز حمض السكسنيك وأكسيديز السيتوكروم. وتسمى المركبات التى تنتج من تحليل الإنزيم لمادة التفاعل بالنواتج النهائية للتفاعل end products. وعلى ذلك فعندما يؤثر السكريز على سكر القصب (السكروز) تنتج جزيئات متساوية من الجلوكوز والفركتوز.

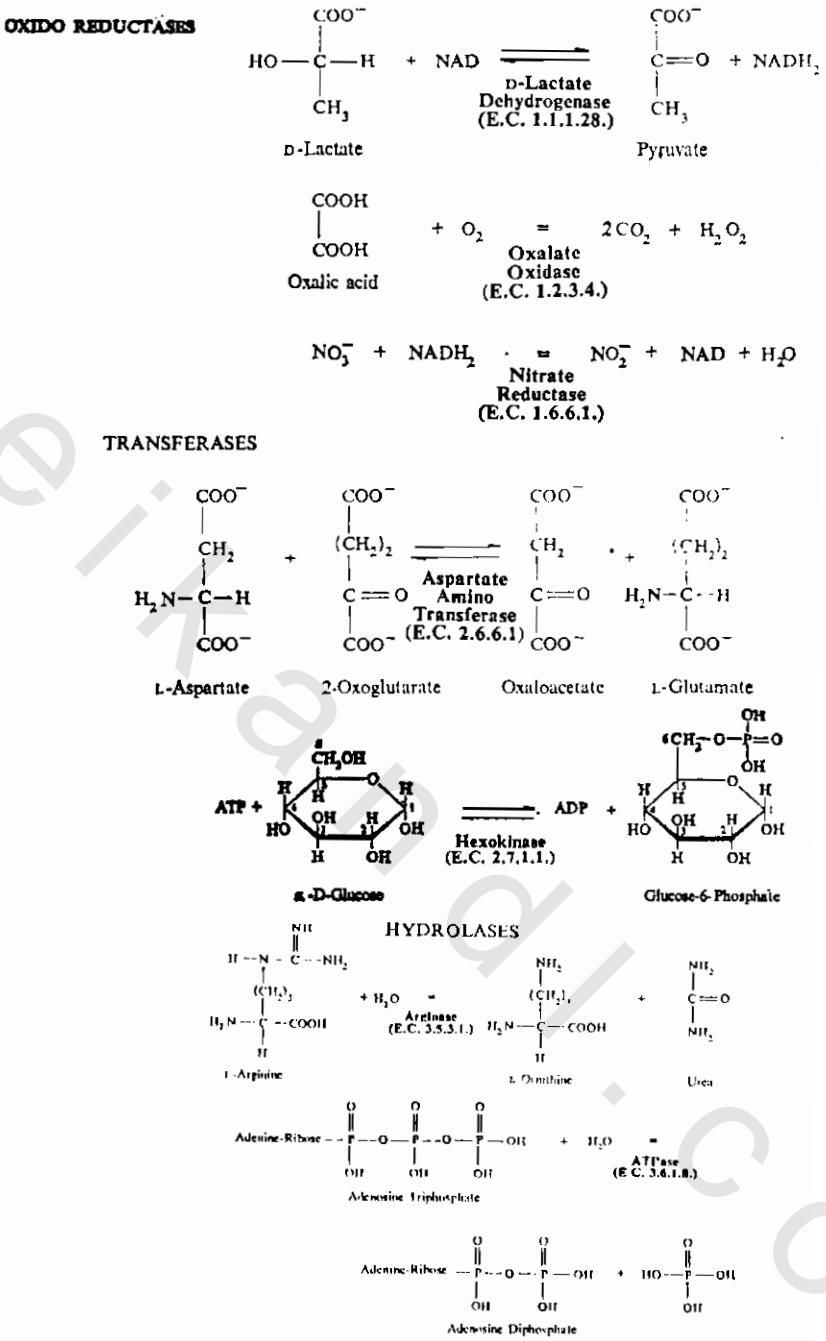
$$\underset{\text{سكروز}}{ك_{١٢}\ يد_{٢٢}\ أ_{١١}} + يد_{٢}\ أ \longrightarrow \underset{\text{جلوكوز}}{ك_{٦}\ يد_{١٢}\ أ_{٦}} + \underset{\text{فركتوز}}{ك_{٦}\ يد_{١٢}\ أ_{٦}}$$

وعلى ذلك يكون الجلوكوز والفركتوز هما النواتج النهائية لهذا التفاعل أى نواتج التفاعل.

تم تصنيف الإنزيمات بنظام عالمى متفق عليه تبعا لهيئة الإنزيمات التابعة للأتحاد العالمى للكيمياء الحيوية عام ١٩٦١ ويتم وضع الإنزيمات فى ستة مجاميع كما يأتى (وفى كل مجموعة من الستة مجاميع تعطى أرقام عديدة لكل أنزيم تدل على مجموعة ثم تخصص وقسم الإنزيم فى كل مجموعة) (شكل ١٢٣) وفيما يلى هذه المجاميع مرتبة تبعاً لأول رقم فى الإنزيم.

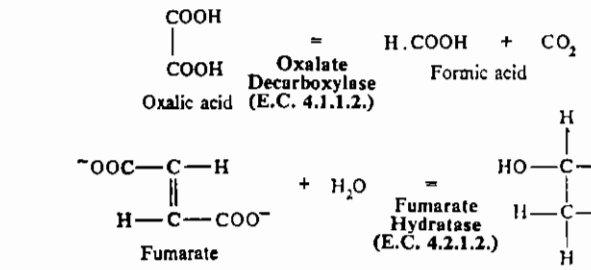
١ – إنزيمات الأكسدة والأختزال Oxidoreductases :

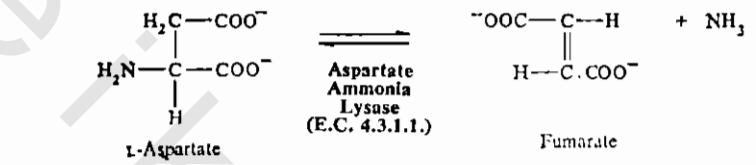
وهى إنزيمات كثيرة توجد فى التنفس والبناء الضوئى والتخمر وهى تتميز بالأكسدة للمركبات مثل ديهيدروجينيز حامض اللاكتيك lactate dehydrogenase وأوكسيديز حامض الأوكساليك oxalate oxidase (شكل ١٢٣) والسيتوكروم أكسيديز cytochrome oxidase



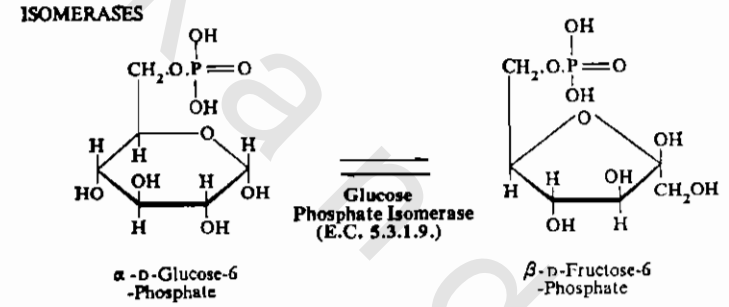
(شكل ١٢٣) : النشاط لأنزيمى لأنزيمات عديدة.

LYSASES

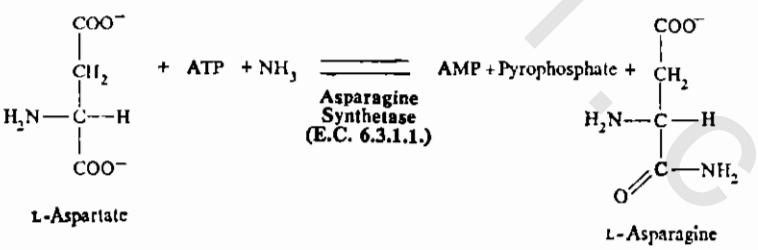




ISOMERASES



LIGASES (SYNTHETASES)



تابع (شكل ١٢٣) : النشاط لأنزيمى لأنزيمات عديدة.

٢- إنزيمات ناقلة للمجاميع Transferases :

وهى إنزيمات تنقل مجاميع معينة متخصصة مثل إنزيمات هكسوكينيز hexokinase والترانسفيريز transferase والأخيرة تقوم بنقل مجموعة الأمين من حامض أمينى إلى حامض كيتونى مثل إنزيم aspartate amino transferase (شكل١٢٣).

٣ - إنزيمات التحليل المائى Hydrolases

تشترك جميع هذه التفاعلات فى أن الماء يدخل فى التفاعل ومن أمثلة ذلك أنزيم السيليوليز cellulase والأميليز amylase والأرجينيز arginase والأخير يحلل الأرجينين إلى يوريا وأورنثين (شكل ١٢٣) وأيضاً إنزيم ATPase .

٤- إنزيمات التحليل الإنشقاقى Lyases :

وهى إنزيمات تقوم بعملية التحليل بواسطة كسر مباشر للروابط فى غياب الماء فينتج عن ذلك شق للمركب إلى جزيئين ومثال ذلك أن إنزيم أكساليك دى كاربوكسليز oxalate decarboxylase والذى يحلل حامض الأكساليك إلى حامض فورميك وثانى أكسيد الكربون (شكل ١٢٣).

٥- إنزيمات المشابهات Isomerases :

وهى إنزيمات تحول المركب إلى المشابهة له isomer حيث أن بعض المركبات يكون لها مشابهات isomers ومثال ذلك إنزيم lactate racemase حيث يحول إلى L - lactate إلى المشابه D- Lactate وأيضاً إنزيم جلوكوز فوسفات أيزوميريز glucose phosphate isomerase والذى يحول جلوكوز -٦- فوسفات إلى فركتوز -٦- فوسفات (شكل ١٢٣).

٦- إنزيمات الإلتحام (الربط) Ligases :

وهى إنزيمات تقوم بربط مركبات معينة وذلك بتخليق روابط معينة وهى C - O و C - S و C - N و C - C مثال ذلك يتم ربط حامض الخليك فى المرافق الأنزيمى A وينتج عن ذلك acetyl Co A . ويتم عمل هذا التفاعل بواسطة acetyl - Co A synthetase ومثال آخر إنزيم asparagine synthetase والذى يقوم بربط الأمونيا فى حامض الأسباريتك فى وجود جزيئ ATP (شكل ١٢٣).

ثابت ميخائيليس Michaelis Constant

أحد العوامل الهامة التى تتحكم فى سرعة التفاعلات الأنزيمية هى تركيز مادة التفاعل. حيث تم الإفتراض أن أى تفاعل إنزيمى يحدث فيه إرتباط بين الإنزيم ومادة التفاعل وذلك فى بداية التفاعل فقط ليتكون مركب معقد وهذا المركب المعقد يتحلل مرة أخرى إلى إنزيم وناتج تفاعل كما فى المعادلة الآتية (شكل ١٢٤).

$$E + S \rightleftharpoons ES$$

إنزيم enzyme مادة التفاعل substrate مركب معقد

$$ES \longrightarrow E + \text{نواتج التفاعل}$$

مركب معقد إنزيم

وجد من التجارب أن سرعة التفاعل تزداد بزيادة مادة التفاعل حتى تصل أقصى حد V وبذلك يصبح الإنزيم مشبع بمادة التفاعل. يعتقد أن كل جزيئ له مركز نشط لإتمام أى عمل تفاعل الإنزيم أى نشاط الإنزيم وله تركيب كيماوى معين معروف والذى به يرتبط مادة التفاعل. ولذلك فإن ثابت ميخائيليس لأى إنزيم Km يكون عبارة عن تركيز مادة التفاعل عندها تكون السرعة تساوى $\frac{1}{2}$ V أى أن سرعة التفاعل ν تساوى $\frac{1}{2}$ V

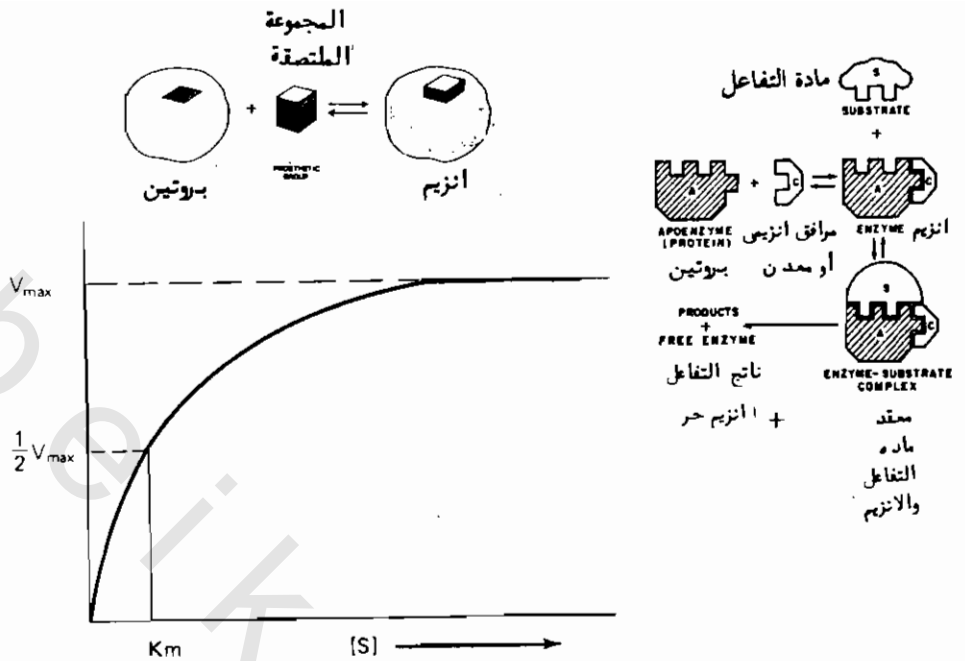
أى $\nu = \frac{1}{2} V$

أى أن $Km = \frac{1}{2} V$

العوامل المؤثرة على نشاط الإنزيمات :

تختلف الإنزيمات فى درجة نشاطها وعامة فإن إنزيم السكريز يحلل على الأقل مليون ضعف وزنه من السكروز دون أن يظهر قلة ملحوظة فى نشاطه. إنزيم الكاتاليز من أكثر الإنزيمات نشاطا إذ يستطيع جزيئ واحد من هذا الإنزيم أن يحلل ٥ مليون جزيئ فوق أكسيد الإيدروجين يد٢ أ٢ فى الدقيقة عندما تكون الظروف ملائمة. وهذه الظروف الملائمة هى عبارة عن عوامل كثيرة أهمها درجة الحرارة وpH وتركيز مادة التفاعل وغيرها وفيما يلى شرح مبسط لهذه العوامل (شكل١٢٥):

١- **درجة الحرارة** : تزداد سرعة التفاعلات الإنزيمية بإرتفاع درجة الحرارة من الصفر إلى

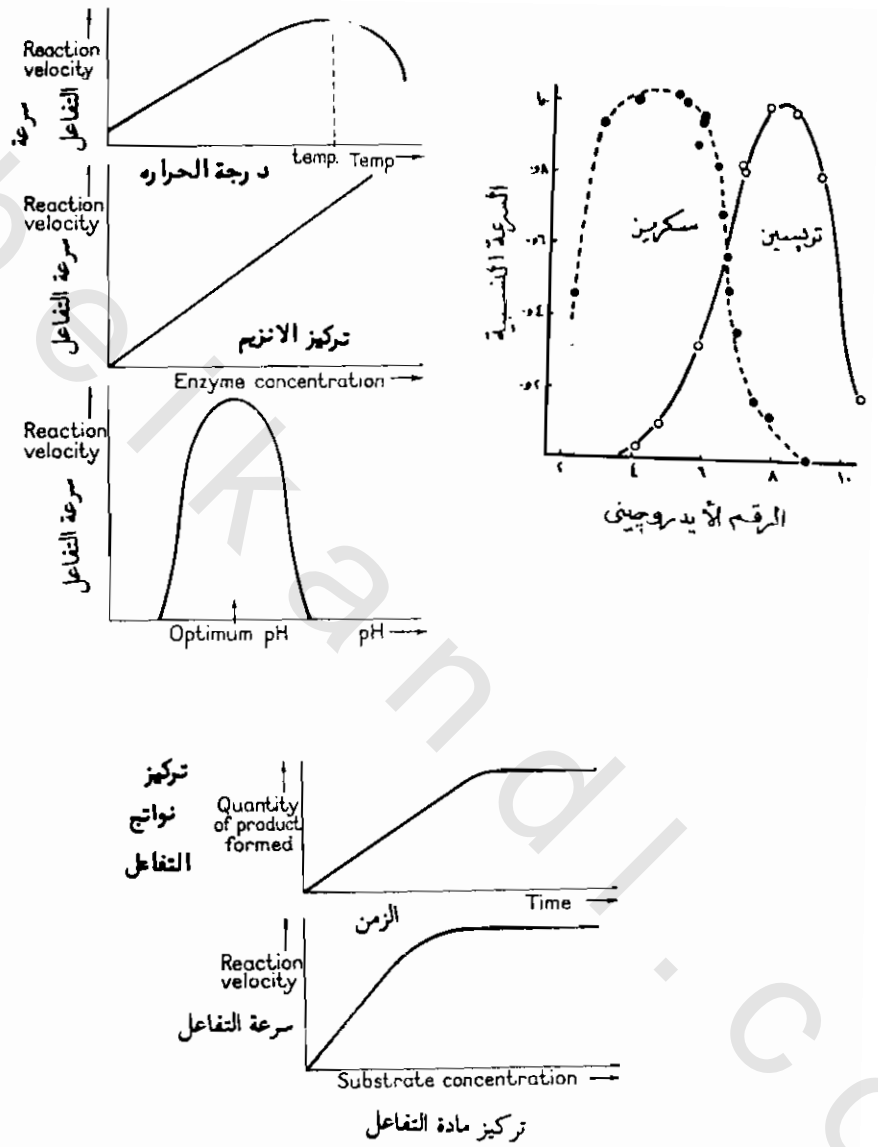


(شكل ١٢٤) : ثابت ميخائيليس Km

Vmax سرعة التفاعل العظمى أ و v

الدرجة المثلى للإنزيم وهذه تتفاوت بين ٣٧ إلى ٥٠ درجة مئوية ثم تقل سرعة التفاعلات بعد ذلك بإرتفاع درجة الحرارة . تتلف معظم الإنزيمات تماما عند تعريضها لدرجة حرارة بين ٦٠ – ٧٠ مئوية فى وسط سائل. بينما تستطيع قليل من الإنزيمات تحمل درجة من الحرارة تصل إلى ١٠٠ مئوية ولو لفترات قصيرة . ويعزى فساد الإنزيم لتخثر أى دنترة أى تجلط بروتين الإنزيم. قد يوجد لبعض الإنزيمات نشاط محسوس على درجات حرارة منخفضة جدا أقل من الصفر المئوى.

٢– تركيز أيون الإيدروجين : يزداد نشاط التفاعل بزيادة رقم pH حتى حد معين يكون نشاط التفاعل أكبر ما يمكن ويسمى ذلك pH الأمثل وبعد ذلك تقل سرعة التفاعل تدريجيا. وعامة يكون نشاط الإنزيمات فى مدى pH يتراوح بين ١,٥ لإنزيم الببسين pepsin و١٠ لإنزيم التربسين trypsin. ولكن معظم الإنزيمات تبلغ مدى درجات نشاطها فى مدى أضيق من ذلك يتراوح بين ٤,٥ – ٧,٥. وهكذا يتضح أن بعض الإنزيمات pH الأمثل لها حامضى مثل السكريز وهو ٤ والبعض الآخر pH الأمثل قلوى مثل التربسين وهو ٨ (شكل١٢٥).



(شكل ١٢٥) : العوامل المؤثرة على نشاط الإنزيمات

٣- **تركيز الإنزيم** : كلما زاد تركيز الإنزيم كلما زادت سرعة التفاعل حتى التركيز الأمثل وفيها تكون سرعة التفاعل أعلى ما يمكن وعندما يزداد تركيز الإنزيم بالنسبة لتركيز مادة التفاعل ويصبح تركيز مادة التفاعل عامل محدد حتى بزيادة تركيز الإنزيم (شكل ١٢٥).

٤- **تركيز مادة التفاعل** : زيادة تركيز مادة التفاعل يسبب زيادة فى سرعة التفاعل حتى حد معين يصبح تركيز مادة التفاعل مع تركيز الإنزيم مسببا النشاط الأمثل ويعتبر تركيز مادة التفاعل فى هذه الحالة هو التركيز الأمثل وبعد زيادة تركيز مادة التفاعل عن ذلك يصبح تركيز الإنزيم العامل المحدد على سرعة التفاعل (شكل ١٢٥).

٥- **المنشطات** activators: وهى مواد تنشط عمل الإنزيم أو لازمة لنشاطه ومثال ذلك أن كاتيون البوتاسيوم لازم لإنزيمات hydrolase و transferase وكاتيون الماغنسيوم لازم للإنزيمات السابقة وأيضا lyase و ligase وكاتيون الكالسيوم لازم لإنزيمات hydrolase وكاتيون الزنك لازم لإنزيمات hydrolase وكاتيون النحاس لازم لإنزيمات الأكسدة والأختزال وأيضا كاتيون الكوبالت وكاتيون المولبدنم وكاتيون الحديد لازم لإنزيمات الأكسدة والإختزال hydrolase و كاتيون المنجنيز لازم لإنزيمات الأكسدة والإختزال و transferase وhydrolase و lyase .

٦- **المثبطات** inbihitors : يوجد فى كل إنزيم مجاميع نشطة توجد فى وضع خاص فى التركيب الفراغى للإنزيم وتحدد تخصصه فى العمل. حيث أن الإنزيمات متخصصة فى عملها على مركبات معينة. فأى مادة تتحد بالمجموعة النشطة للإنزيم أو المراكز الفعالة الحرة اللازمة لإتحاد الإنزيم بمادة التفاعل تقلل من نشاط الإنزيم ومثال ذلك أن السيانيد يتفاعل مع المجموعة الملتصقة فى إنزيمات الكاتاليز والسيتوكروم أوكسيديز فيقلل أو يوقف نشاطها نهائيا .

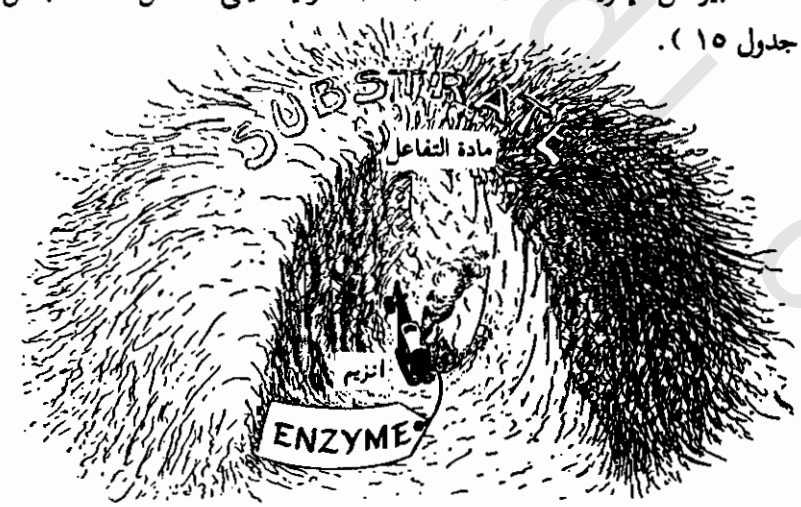
يمكن أن يتحد الإنزيم عن طريق المراكز النشطة active center بمواد تشابه مادة التفاعل ولكن هذه المواد أى المركبات الشبيهة لا تصلح لأن تكون مادة تفاعل. ولا يعمل عليها لإنزيم ولذلك يقل نشاط الإنزيم أو يتوقف تماما وذلك تبعا لتركيز هذه المركبات الشبيهة فى وسط التفاعل. ولذلك يكون عمل هذه المركبات المثبطة لنشاط الإنزيم ناتجا عن التنافس بينها وبين مواد التفاعل. كلما زاد تركيز هذه المركبات بالنسبة لتركيز مواد التفاعل فى وسط التفاعل يقل نشاط الإنزيم والعكس صحيح. تسمى هذه المركبات بالمثبطات التنافسية competitive inhibitors. عمل هذه المثبطات عكسى أى يمكن إستعاده نشاط الإنزيم بإزالة هذه المركبات من المراكز النشطة

للإنزيم بزيادة تركيز مواد التفاعل بكمية كافية فى وسط التفاعل وبذلك تنافس الأخيرة هذه المركبات المثبطة. ومثال ذلك مركب حامض المالونيك حيث يثبط نشاط إنزيم سكسينك ديهيدروجينيز succinic dehydrogenase والذى يؤكسد حامض السكسنيك ويحوله إلى فيومارك.

يوجد نوع آخر من المركبات المثبطة وهى لا تتحد بالمراكز النشطة أو بالمجاميع النشطة للإنزيم بل تتحد بمجموعة من المجموعات المنشطة لها والمحيطة بها ولذلك فإنها لا تتأثر بتركيز مواد التفاعل ولذلك فإن فعلها غير عكسى. أى أن زيادة تركيز مادة التفاعل لا تمنع المثبط من الإتحاد بالإنزيم. تتميز هذه المثبطات أيضا بأنها مشابهة فى تركيبها لحد ما لمواد التفاعل ولكنها أقل تشابها لها من المثبطات التنافسية. أى أن المثبطات التنافسية أكثر تشابهاً مع مواد التفاعل من المثبطات الغير تنافسية. تسمى هذه المركبات المثبطة فى هذه الحالة بالمثبطات اللاتنافسيةnon competitive inhibitors. ومثال ذلك أن الأحماض أحادية الأمين تثبط نشاط إنزيمarginase على مادة التفاعل تثبيطا لا تنافسيا. فى حين أن الأحماض ثنائية الأمين مثل الليسين تثبط عمل إنزيم الأرجينيز تثبيطا تنافسيا.

ملخص لنشاط بعض الإنزيمات الهامة :

يوجد حاليا عدد كبير من الإنزيمات ذات الأنشطة المختلفة وفيما يلى ملخص لنشاط بعض الإنزيمات الهامة (جدول ١٥).



(جدول ١٥) : نشاط بعض الإنزيمات الهامة

الإنـــــزيم	مادة التفاعل	النواتج النهائية
سكريز (انفرتيز)	سكروز + ماء	جلوكوز + فركتوز
مالتيز	مولتوز + ماء	جلوكوز
إملسين	جليكوسيدات + ماء	جلوكوز + مادة لاسكرية
سللوبابيز	سلوبايوز + ماء	جلوكوز
ملبابيز	رافينوز + ماء	سكروز + جلكتوز
لاكتيز	لاكتوز + ماء	جلوكوز + جلكتوز
أميليز	نشا + ماء	جلوكوز
ألفا أميليز	نشا + ماء	دكسترينات
بيتا أميليز	دكسترينات + ماء	مالتوز + دكسترينات
سليوليز	سليولوز + ماء	سلوبايوز
هيميسليوليز	شبه سليولوز + ماء	سكريات سداسية وخماسية
ليكينيز	ليكينين + ماء	سلوبايوز
إنيوليز	إنيولين	فركتوز
بولى جالاكتيورونيـز	حمض البكتيك + ماء	جلكتوز ـ حمض اليورونيك
لايبيز	الدهون	جلسرين + أحماض دهنية
كلوروفيليز	كلوروفيل (أ)	فيتول + كلوروفيليد (أ)
بكتين مثيل إستيريز	بكتين	حمض البكتيك+كحول الميثيل
تانيز	تانين	جلوكوز+حمض الداى جاليك
فوسفاتيزات	فوسفاتات أو مركبات تحتوى مجموعة فوسفاتية	فوسفات + مركبات غير فوسفاتية

(جدول ١٥): نشاط بعض الإنزيمات الهامة

الإنـــزيم	مادة التفاعل	النواتج النهائية
الفا جلوكوزان فوسفوريليز	جليكوجين أو نشا +يد٣ فو٤أ	جلوكوز -١- فوسفات
سكروز فوسفوريليز	سكروز + يد٣ فو أ٤	فركتوز+جلوكوز-١- فوسفات
ببسين	بروتينـــات	ببتونات
تربسين	بروتينـــات	عديدات البيتيد+أحماض أمينية
بابيين	بروتينـــات	عديدات البيتيد+أحماض أمينية
بروملين	بروتينـــات	عديدات البيتيد+أحماض أمينية
بيتيديزات	عديدات البيتيد	أحماض أمينية
يوريز	يوريا	نوشادر +ثانى أكسيد الكربون
أسباراجينيز	أسبارجين	حمض الاسبرتيك + نشادر
ارجينيز	أرجينين	يوريا + أورنيثين
كاتاليز	فوق أكسيد الهيدروجين	ماء + أكسجين
بيراكسيديز	فوق أكسيد الهيدروجين + مركبات مختزلة	مركبات مؤكسدة + ماء
كربونيك آنهيدريز	حمض الكربونيك	ثانى أكسيد الكربون + ماء
أكسيديز السيتوكروم	سيتوكروم جـ مختزل	سيتوكروم جـ مؤكسد
تيروسينيز	فينولات	كينونات
أكسيديز حمض الاسكوربيك	حمض الاسكوربيك	حمض ديهيدرو أسكوربيك
ديهيدروجينيز السكسنيك	حمض السكسنيك	حمض الفيوماريك
ديهيدروجينيز الكحول	كحول الايثيل	اسيتالدهيد
ديهيدروجينيز الماليك	حمض الماليك	حمض الاوكسال خليك
ديهيدروجينيز اللاكتيك	حمض اللاكتيك	حمض البيروفيك

(جدول ١٥): نشاط بعض الإنزيمات الهامة

الإنـــزيم	مادة التفاعل	النواتج النهائية
ديهيدروجنيز الفا جليسيرو فوسفات	فوسفـات ديهيـــدروكسى الأستون	ألفا جليسير وفوسفات
ديهيدروجينيز دايفوسفوجليسر الدهيد	٣،١ دايفوسفوجلسير الدهيد	٣،١ حمض دايفوسفوجلسريك
دايهيدروجينيز جلوتاميك الهكسوكاينيز	حمض الجلوتاميك	حمض ألفا كيتوجلوتاريك+ ن يد٣
	جلوكوز أو فركتوز + أدنوسين ثلاثى الفوسفات	أدينوسين ثنائى الفوسفات + جلوكوز أو فركتوز -٦- فوسفات
فوسفوجلوكوميوتيز	جلوكوز -١- فوسفات	جلوكوز -٦- فوسفات
فوسفوهكسوايزوميريز	جلوكوز -٦- فوسفات	فركتوز -٦- فوسفات
فوسفوهكسوكاينيز	فركتوز -٦- فوسفات + أدينوسين ثلاثى الفوسفات	فركتوز-١، ٦- ثنائى الفوسفات + أدينوسين ثنائى الفوسفات
فوسفو جلسيريك ترانس فوسفوريليز	حمض ٣،١ داى فوسفوجلسريك + أدينوسين ثنائى الفوسفات	٣- حمض فوسفوجلسريك+ أدينوسين ثلاثى الفوسفات
فوسفوجليسروميوتيز	٣- حمض فوسفوجلسريك	٢- حمض فوسفوجلسريك
فوسفو بيروفات ترانسفو سفوريليز	٢- حمض فوسفوبيروفيك أدينوسين ثنائى الفوسفات	حمض البيروفيك + أدينوسين ثلاثى الفوسفات
فوسفوترايوزايسوميريز الدوليز	٣- الدهيدفوسفوجلسريك فركتوز - ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات	دايهيدروكسى اسيتون فوسفات دايهيدروكسى اسيتون فوسفات+ ٣- فوسفورجليسير الدهيد
إينوليز	٢- حمض فوسفوجلسريك	٢- حمض فوسفبيروفيك +يد٢أ
أكونيتيز	حمض الأكونيتيك +يد٢أ	حمض ايسوستريك
فيوماريز	حمض الفومارك + يد٢أ	حمض الماليك
كربوكسيليز حمض البيروفيك	حمض البيروفيك	اسيتالدهيد + ثانى أكسيد الكربون
كاربوكسيليز أوكسال خليك	حمض الأوكسال خليك	حمض البيروفيك+ثانى أكسيد الكربون
كربوكسليز الأحماض الأمينية	الأحماض الأمينية	أمينات+ثانى أكسيد الكربون
أنزيمات ناقلة لمجموعة الأمين (ترانسأمينيزات أى ترانسفيريزات)	أحماض أمينية + حمض عضوى كيتونى	أحماض أمينية ناقصة مجموعة الأمين + أحماض عضوية بها مجموعة الأمين.

obeikandl.com

الباب السابع عشر
التغذية المعدنية
Mineral Nutrition

يوجد ١٦ عنصر ضرورية لنمو وإثمار النبات وهى الكربون والأوكسجين والإيدروجين والنيتروجين والبوتاسيوم والكالسيوم والمغنسيوم والفسفور والكبريت والكلور والحديد والمنجنز والبورون والزنك والنحاس والمولبيدنم توجد بعض عناصر أخرى قد تكون ضرورية لبعض أو جميع النباتات أى أنها مثار للجدل حول ضروريتها وهى الكوبالت والصوديوم والسيليكون.

أسس الحكم على ضرورية العنصر :

يمكن بإستخدام المزارع المائية water cultures إثبات أسس الحكم على ضرورية العنصر وهى ثلاثة كما يأتى:

١- نقص العنصر يسبب عدم إكتمال دورة حياة النبات .

٢- لا يمكن أن يقوم عنصر آخر محل العنصر تحت الدراسة فى أداء وظيفته. ومثال ذلك أن الصوديوم له خواص مشابهة للبوتاسيوم ولكنه لا يمكن أن يحل محل البوتاسيوم تماما.

٣- لابد أن يدخل العنصر مباشرة فى عمليات التحول الغذائى للنبات والخاصة بالنبات ولا يدخل فى تفاعلات جانبية.

ومثال ذلك أن الكوبالت يدخل فى تركيب فيتامين ب ١٢ وهذا الفيتامين لا يتكون فى النبات ولكنه ضرورى لبكتريا لعقد الجذرية *Rhizobium* المثبتة للنيتروجين فى عقد نباتات العائلة البقولية ولذلك فإن الكوبالت لازم لهذه البكتريا وليست لازم للنبات.

وجود العنصر بتركيز عال داخل النبات لا يدل على أهميته للنبات ومثال ذلك أن بعض النباتات مثل *Astragalus* و *Stanleya* تعتبر كشافات للسيلنيوم selenium indicators . هذه النباتات تحتوى على تركيزات كبيرة للسيلنيوم لا تحتاجها إطلاقا ولكن يمكن أن تتحملها tolerate it . ومثال آخر النباتات المتحملة للصوديوم مثل أنواع من العائلة الرمرامية ونباتات مقابر الإنسان mangroves وغيرها تحتوى على تركيز عال جدا من الصوديوم وهى لا

تحتاجه ولكنها تتحمله . وعامة فإنه وجد حديثا أن نباتات ك ٤ تحتاج الصوديوم.

وفيما يلى جدول يوضح متوسط عام أو تركيزات معتادة للعناصر الضرورية فى النباتات الزهرية (جدول ١٦).

(جدول ١٦): تركيزات شائعة للعناصر الضرورية فى النباتات الزهرية

العنصـــــر	الـــــوزن الجـــــاف ٪
الكربون	٤٥
الأوكسجين	٤٥
الإيدروجين	٦
النيتروجين	١,٥
البوتاسيوم	١
الكالسيوم	٠,٥
مغنسيوم	٠,٢
فوسفور	٠,٢
كبريت	٠,١
كلور	٠,٠١
حديد	٠,٠١
منجنيز	٠,٠٠٥
بورون	٠,٠٠٢
زنك	٠,٠٠٢
نحاس	٠,٠٠٠١
مولبيدنم	٠,٠٠٠١

يلاحظ أن الكربون والأوكسجين تكون ٩٠٪ من الوزن الجاف للنبات وأن الإيدروجين يكون ٦٪ . أى أن حوالى ٩٥ – ٩٦٪ من الوزن الجاف للنبات تكون هذه العناصر وهذا ليس بغريب حيث أن أساس المركبات العضوية هى هذه الثلاثة عناصر. يلاحظ أن الكربون والأوكسجين

والإيدروجين والنيتروجين والبوتاسيوم والكالسيوم والفسفور والمغنسيوم والكبريت توجد بتركيزات كبيرة نسبيا بالمقارنة بالعناصر الأخرى الموجودة بالجدول ولذلك تسمى بالعناصر الضرورية الكبرى macronutrients أى macroelements وتسمى الأخرى والتى يحتاجها النبات بتركيزات صغيرة بالعناصر الضرورية الصغرى micronutrients . وهكذا فإن العناصر الكبرى ٩ والصغرى ٧ . أحيانا يعتبر الحديد من العناصر المغذية الكبرى.

دور أى آلية العناصر فى التحول الغذائى للنبات :

سيتم مناقشة دور كل عنصر على حدة وتأثيره على النبات وقد تم أجراء هذه التجارب بكفاءة لأكتشاف آلية العناصر على النباتات وذلك بواسطة هوجلاند Hoagland وأرنون Arnon وستاوت Stout ومساعدوهم وذلك بإستخدام محلول معين (جدول ١٧) يسمى محلول هوجلاند وهو يحتوى على جميع العناصر الضرورية للنبات وبتركيزات مثالية لنمو النبات. نقص العناصر له صفات عامة على النباتات المختلفة ولكن قد يختلف من نبات إلى آخر ويتأثر بالبيئة.

(جدول ١٧): تركيب محلول هوجلاند

المركـــــــب	التركيز (ملليمول)
نترات كالسيوم	٥
نترات بوتاسيوم	٥
كبريتات مغنسيوم	٢
فوسفات أحادى البوتاسيوم	٢
حديد	١
مغذيات صغرى:	التركيز (جزء فى المليون)
H_3BO_3 حامض بوريك	٠,٠٢٩
$MnCl_2 . 4 H_2O$	٠,٠١٨
$ZnSO_4 . 7 H_2O$	٠,٠٠٢٢
$CuSO_4 . 5 H_2O$	٠,٠٠٨
$H_2Mo O_4 . H_2$	٠,٠٠٢

الكـــــربـون:

هو العمود الفقرى للمركبات العضوية، فى علوم الحياة نعتبر المركبات الكربونية البسيطة التركيب بأنها غير عضوية مثل ثانى أكسيد لكربون ويد ك ن . يوجد ميل بإعتبار أن المركبات الكربونية المختزلة فقط reduced carbon compounds بأنها عضوية. جميع الجزيئات المعقدة فى الكائنات الحية عضوية عدا القليل منها مثل المركبات عديدة الفوسفات فإنها غير عضوية ولكنها هامة. ولذلك فإن الكربون أساس للمركبات الكربوإيدراتية والبروتينية والدهنية والأحماض النووية. طبعا نقص الكربون على النبات ضار جدا فى كثير من التفاعلات. تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الجو العادى حوالى ٠,٠٣ ٪ بزيادة التركيز عن ذلك إلى ٠,٣ ٪ تزداد سرعة عملية البناء الضوئى.

الأوكسجين:

هام جدا حيث أنه لازم للتنفس ويدخل تقريبا فى جميع المركبات العضوية فى الكائنات الحية جميعها فهو يدخل فى المركبات الكربوإيدراتية والبروتينات والدهون والأحماض النووية والمركبات الفوسفورية المختلفة الغير عضوية. لا يوجد الأكسجين فى بعض النواتج الثانوية للنبات الغير هامة مثل المطاط وبعض مركبات الهالوجينات التربينويدية terpenoids .

أهمية الأوكسجين فى التنفس الهوائى أنه مستقبل للإلكترون فى نهاية عملية التنفس كما فى المعادلة الآتية:

$$O_2 + 4e^- + 4H^+ \longrightarrow 2H_2O$$

تركيز الأوكسجين ٢١ ٪ فى الجو العادى والتركيز اللازم للتنفس العادى أقل من ذلك بكثير حوالى ١ – ٥ ٪.

يعمل الأوكسجين كمادة تفاعل فى بعض تفاعلات الأكسدة لأنزيمات الأكسدة الطرفية terminal oxidases مثل أوكسيديز حامض الأسكوربيك والفينول أوكسيديز وأيضا ريبولوز ثنائى الفوسفات أوكسجينيز والأخير لازم لعملية التنفس الضوئى.

لا يمكن أن تستغنى النباتات الزهرية عن الأكسجين لأنها تتنفس هوائيا بعكس بعض الكائنات الحية الدقيقة الأخرى التى تتنفس لاهوائيا. ولكن قلة تركيز الأوكسجين فى الجو تزيد من سرعة عملية البناء الضوئى فى بعض النباتات وهى النباتات التى تتنفس ضوئيا.

الإيدروجين:

هام لأنه فى جميع المركبات. كما أن ذرة الإيدروجين المؤكسدة على هيئة بروتون تلعب دور هام فى التفاعلات الكيموحيوية ومنها التنفس والبناء الضوئى. درجة pH تتوقف على تركيز أيون الإيدروجين. كثير من عمليات الأكسدة والإختزال تحدث بواسطة أخذ أو عطاء ذرة إيدروجين كما فى كثير من مرافقات الأنزيمات الخاصة بذلك مثل NADH و NADPH . لا يمكن أن يحدث نقص للإيدروجين خاصة أنه موجود فى الماء.

النيتروجين:

يدخل فى كثير من المركبات العضوية الهامة من بروتينات إلى أحماض نووية.

أعراض نقصه شائعة على النبات وتظهر أولا على الأوراق السفلية المسنة. وحيث أن العنصر متحرك mobile فإنه ينتقل من الأجزاء السفلى إلى الأجزاء العلوية ولذلك تظهر أعراض النقص من أسفل إلى أعلى. وللدور الهام للأزوت على البروتين والكلوروفيل فإن أعراض النقص تظهر كأخضر باهت chlorosis أو أصفرار على النبات.

الفوسفور:

يوجد فى كثير من المركبات العضوية فى النبات وعلاوة على ذلك فهو أساس فى جزيئات ATP ، ADP المانحة للطاقة وأيضا أساس المركبات المفسفرة جميعها مثل السكريات المفسفرة والدهون الفوسفورية والأحماض الأمينية المفسفرة مثل الحامض الأمينى فوسفوسيرين. يلاحظ أن المركبات المفسفرة عادة تكون أسهل فى تفاعلها من المركبات الغير مفسفرة مثل السكريات وأيضا النيوكليوتيدات المفسفرة. توجد عمليات هامة جدا فى النبات لصيقة بالفسفور مثل عملية الفسفرة الضوئية فى عملية البناء الضوئى والأكسدة الفوسفورية فى التنفس.

أعراض النقص ضعف النمو وفى حالة النقص البسيط يلاحظ ظهور تلون غامق قرمزى نتيجة لتكون صبغة الأنثوسيانين. قد يحدث تقزم للنبات ونضج بطئ للثمار .

الكبريت :

يدخل الكبريت فى بعض المركبات الهامة مثل بعض الأحماض الأمينية وأيضا يدخل فى تركيب مرافق أنزيمى A أى Co A . للكبريت دور فى تنشيط تفاعلات الطاقة كما فى الفوسفور. يحدث فى بعض المركبات أن يوجد كبريت نشط activated sulfate كما هو الحال فى ATP مثـــــل adenosine phosphosulphate APS وأيضـــــا phosphoadenosine phosphosulphate PAPS. قد يكون الكبريت مراكز نشطة فى بعض المركبات كما فى عديد من الأنزيمات التى تعمل على البروتين وأيضا هام فى تركيب البروتين لأنه يكون الرابطة ثنائية الكبريت disulphide اللازمة للبناء التركيبى لجزيء البروتين.

نقص الكبريت عادة غير شائع حيث أن التربة عادة تحتوى على الكبريت ولا تظهر نقص الكبريت. وأعراض نقصه تكون إخضرار باهت على النبات لأنه يدخل فى تركيب البروتين وفى بعض الأحيان تظهر الأوراق بيضاء. أحيانا يظهر أصفرار للعروق قبل ظهور الإخضرار الباهت. حركة الكبريت العضوى ضعيفة جدا على النبات أو غير موجودة حيث أن الكبريت ينتقل فى النبات على هيئة كبريتات SO_4^{--} ولذلك فإن الأعراض تظهر أولا على الأوراق الصغيرة.

الكالسيوم:

له دور هام فى النبات حيث أنه يدخل فى عمليات التحول الغذائى. كما أنه يدخل فى عملية إنقسام الخلايا لأنه يدخل فى تركيب الصفيحة الوسطى مثل بكتات الكالسيوم والمغنسيوم. بالأضافة إلى ذلك يوجد الكالسيوم فى الفجوات العصارية لمعادلة الشحنات السالبة الموجودة على البروتين.

أعراض النقص تظهر على الأوراق الحديثة لأنه غير متحرك وأيضا لن تنقسم إلا فى وجوده لأهميته للصفيحة الوسطى ولذلك فإن القمم النامية تموت. يؤثر نقص الكالسيوم على حالة النفاذية الإنتخابية للغشاء البلازمى فى الخلية وقد يسبب إختلالها قليلا أو كثيرا. ظهور إخضرار باهت على نصل الورقة دون العروق حيث تظل الأخيرة خضراء. تصبح الأوراق مكرمشة crinkly. بطء فى تكوين الجذور وقد تكون جيلاتينية القوام. توقف الأثمار . يرى المؤلف أن أهمية الكالسيوم فى النبات والإنسان والحيوان متشابهة إلى حد ما حيث أن الكالسيوم لازم وضرورى للعظام فى الإنسان والحيوان وضرورى لجدر الخلايا فى النبات أى أنه يعتبر لازم لصلابة عظام الحيوان والإنسان وصلابة خلايا النبات.

المغنسيوم:

هام للنبات بدرجة كبيرة عن الإنسان والحيوان لأنه يدخل فى تركيب الكلوروفيل ويدخل على هيئة عامل مساعد cofactor على هيئة كاتيون ثنائىdivalent cation لكثير من التفاعلات الأنزيمية. عديد من الأنزيمات وخاصة kinasesوaminotransferase تحتاج المغنسيوم. يدخل فى تركيب الصفيحة الوسطى.

يوجد المغنسيوم على هيئة كاتيون حر فى سيتوسول الخلية وقد يكون مرتبط مع المركبات المشحونة السالبة الشحنة مثل البروتينات والنيوكليوتيدات خلال رابطة إيدروجينية.

أعراض النقص ظهور إخضرار باهت بين العروق على وجه الخصوص . هذا العرض يسبب ظهور الأوراق كأنها مخططة وخاصة فى نباتات ذوات الفلقة. ظهور بقع بنية وموت للقمم النامية أعراض شائعة. الأوراق براقة لامعة وأسهل وأسرع فى سقوطها. النقص الشديد يسبب موت الأنسجة فى الأوراق leaf necrosis . حيث أنه متحرك لدرجة ما فإن الأعراض تظهر على الأوراق المسنة أولا عادة.

نقص المغنسيوم فى التربة غير شائع وفى حالة وجوده يضاف كبريتات مغنسيوم.

البوتاسيوم:

على العكس من العناصر السابقة فهو لا يوجد فى النباتات على هيئة مركبات عضوية أو حتى فى صورة عضوية معقدة. وبالرغم من وجوده بكثرة فإن يعتقد أن دوره هو تنظيم الأسموزية والتوازن الأيونى. يوجد بكثرة فى الفجوات العصارية أو مرتبط مع البروتين أو مركبات سالبة الشحنة أخرى وذلك بواسطة روابط أيونية. له دور فى فتح الثغور. له دور كعامل مساعد أو منشط لعديد من الإنزيمات التى لها دور فى التحول الغذائى للبروتين أو الكربوايدرات وأحد هذه الإنزيمات الهامة هو pyruvic kinase. التركيز الفعال للبوتاسيوم للنشاطالفعال له هو ١٠ مل مول أو أكثر.

حيث أنه متحرك فإن أعراض النقص تظهر على الأوراق المسنة أولا على هيئة أصفرار خفيف. يظهر على حواف الأوراق إحتراق يصاحبه موت للأنسجة ولون بنى وفى grasses تصبح المساحات بين العروق فى الورقة بنية.

البوتاسيوم هام فى الإنسان للتوازن الأيونى مثل النبات وله دور فعال فى تنظيم ضغط الإنسان وأمراض الضغط.

الحديد :

يدخل الحديد فى تفاعلات الأكسدة والإختزال للكائنات الحية. له دور أساسى فى نقل الإلكترونات حيث يتحول من حديدوز F^{++} إلى حديديك F^{+++} والعكس صحيح. يوجد أساس فى تكوين جزيئ الهيم heme المكونة لبورفيرينات الحديد iron porphyrins. تعتبر بورفيرينات الحديد جزء أساسى فى مركبات السيتوكروم كما أنها جزء أساسى فى إنزيمات الكاتاليز والبيروكسيديز. يوجد الحديد فى غير صورة الهيم فى مركبات أخرى مثل فيرودوكسين ferrodoxin وهذا المركب سالب الشحنة فى النبات وهو من المركبات الهامة السالبة الشحنة الكهربائية electronegative component وله دور هام فى عملية نقل إلكترونات فى عملية البناء الضوئى حيث يختزل NADP إلى NADPH وأيضا يختزل الأزوت أثناء تثبيت الأزوت الجوى.

حيث أنه غير متحرك فإن أعراض النقص تظهر أولا على الأوراق الصغيرة. يظهر على الأوراق الصغيرة إخضرار باهت وأحيانا لون أبيض. يعتبر نقص الحديد من أعراض النقص الشائعة مع الأزوت. يحدث نقص الحديد لأن ذوبان الحديد متوقف تماما على درجة pH . يمكن إضافة الحديد على هيئة أملاح حديدوز أو حديديك للهاليدات أو الكبريتات ولكن عادة يتم إضافته على هيئة مخلبية لضمان سهولة استعماله بواسطة النبات حيث أن نقص الحديد راجع إلى عدم ذوبانه بالرغم من أن إضافة كبريتات الحديدوز يمكن أن تصلح من pH الغير ملائم وتسمح بذوبان الحديد.

المنجنيـــز:

يعتبر المنجنيز أحد العناصر الصغرى الضرورية لتفاعل هيل Hill reaction فى البناء الضوئى وحيث يتحلل الماء منتجا إلكترونات وأوكسجين كما فى المعادلة

$$2\,H_2O \xrightarrow{Mn^{+2}} 4\,H^+ + 4\,e^- + O_2$$

يعمل أيضا كعامل مساعد لكثير من الأنزيمات. وأهميته كعامل مساعد غير واضحة تماما لأنه يمكن أن يحل محله كاتيونات أخرى ثنائية مثل المغنسيوم والكوبالت والنيكل والزنك. ومثال لذلك أن أنزيم P - enolepyruvic carboxylase يمكن أن يستعمل أى من العناصر السابقة كعامل مساعد.

يعمل المنجنيز كأيون counter - ion فى مجاميع الأنيونات ويعمل توازن أيونى عام.

يسبب نقص المنجنيز البقعة الرمادية gray speck فى الزمير و marsh spot فى البسلة والإصفرار البقعى speckled yellows فى بنجر السكر. عادة يسبب المنجنيز نقص على هيئة بقع spots أو flecks وعادة يوجد مناطق إخضرار باهت بين العروق. يمكن أن يكون ذلك على هيئة تخطيط فى grasses حيث يكون مواز للعروق . تظهر الأعراض عادة أولا على الأوراق الصغيرة السن ثم المسنة .

الزنـــــك:

له دور فى عمليات الأكسدة والأختزال . لا يوجد فى حالة عضوية أى فى مركبات عضوية. عامل مساعد لأنزيم carbonic anhydrase والذى يسبب تفاعل ثانى أوكسيد الكربون مع الماء لتكوين حامض الكربونيك.

$$CO_2 + H_2O \overset{Zn^{+2}}{\rightleftharpoons} H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

يلعب إنزيم carbonic anhydrase دور هام فى نقل مجموعة ثانى أوكسيد الكربون وتكوين HCO_3^- اللازمة لعملية إدخال CO_2 carboxylation reaction .

يحدث النقص التبرقش كثيرا وأيضا موت الأنسجة فى الورقة. نقص الزنك مرتبط مع أمراض الورقة الصغيرة فى النبات.

النحاس:

على العكس من المنجنيز والزنك عادة يوجد على هيئة مركبه مع المركبات العضوية. يعتبر مركب البلاستوسيانين عبارة عن إنزيم محتوى نحاس وله دور فى عمل الفسفرة الضوئية. بالإضافة فإن النحاس له دور فى الأكسدة الطرفية مثل إنزيم الفينول أوكسيديز والذى يؤكسد الفينولات إلى كينونات أثناء تكوين اللجنين والتانينات. توجد أنزيمات أخرى تحتاج إلى النحاس مثل أوكسيديز حامض الأسكوربيك والسيتوكروم أوكسيديز.

نقص النحاس نادر إلا أنه مرتبط بأمراض موت القمة مثل موت القمة فى الموالح يسبب النقص أخضرار باهت وإختزال الكاروتينويدات.

المولبيدنم:

غير معروف دوره بالضبط ولكنه مرتبط بالتحول الغذائى للأزوت . معروف أن له دور فى تثبيت الأزوت الجوى ويعمل كعامل مساعد لأنزيم nitrate reductase.

$$NO_3^- \xrightarrow{Mo^{+2}} NO_2^-$$

نقص المولبيدنم نادر ولكنه أحيانا يكون خاص بأمراض معينة مثل whiptail عرض الذيل السوطى فى القنبيط والبقعة الصفراء فى الموالح . يوجد إخضرار باهت وتقزم فى النمو فى حالة النقص.

الكلور:

لازم لعملية البناء الضوئى وهو يتم إحتياجه لعملية تفاعل Hill reaction

$$2\,H_2O \xrightarrow{Cl^-} 4\,H^+ + 4\,e^- + O_2$$

يمكن أن يحل اليود محل الكلور.

نقصه يسبب إخضرار باهت وموت أنسجة ولون برونزى.

البـــــورون:

يدخل البورون فى التحول الغذائى للكربوإيدرات والأحماض النووية. حيث أن السكريات تكون مركبات بورات معقدة ولذلك يعتقد أن أحد صور إنتقال السكريات فى النبات هو مركبات بورات معقدة. يوجد دور للبورون فى التحول الغذائى لجدار الخلية مثل الكالسيوم . نسبة ثابتة بين الكالسيوم والبورون يبدو أنها مثالية للنمو.

نقص البورون مرتبط بعديد من الأمراض مثل عفن القلب فى البنجر وتشقق الساق فى الكرفس وبقع الجفاف فى التفاح. يحدث موت للقمم ويشابه بذلك الكالسيوم وذلك فى حالات النقص الشديدة. قصر الجذور والسيقان ويحدث إختزال فى نشوء وتكوين الأزهار والبذور. سقوط الأوراق الطرفية وقد يحدث عرض التورد.

عناصر أخرى :

يعتبر السيلكون مكون تركيبى structural component لسيقان الـ grass وبعض ذوات الفلقة الأخرى. النقص يسبب نمو غير طبيعى ولكن دورة الحياة تتم فى غيابه، ولذلك لا يعتبر السليكون عنصر ضرورى.

المزارع الصناعية Hydroponics :

هى مزارع تستبدل بها التربة بالماء وتسمى مزارع مائية water cultures أو قد تستبدل التربة بالحصى وتسمى مزارع الحصى gravel cultures أو قد تستبدل بالرمل وتسمى مزارع رملية sand cultures وهكذا فإن جميع هذه المزارع يمكن التأكد من مكوناتها ومعرفة تركيبها تماما. أحد مميزات هذه المزارع هى التحكم فى بيئة الجذور تماما وتفيد كثيرا فى التجارب والبحوث، خاصة أنه يمكن عملها فى نطاق ضيق فى المعامل أو فى الصوب أو فى مساحات محدودة. وقد بدى فى الخمسينات والستينات أنه سيكون لها دور فعال فى الإنتاج الزراعى ولكن أتضح أنها محدودة من ناحية الإنتاج الإقتصادى الزراعى وهى فعالة فقط فى نطاق البحوث حيث أنها تتميز بدقة أجرائها ودقة نتائجها. أستخدمت هذه الطرق لتربية بعض المحاصيل فى المناطق القاحلة المنعزلة البعيدة فى المحيطات حيث أنشئت عدة مزارع مائية على نطاق واسع فى مثل هذه الأماكن أثناء الحرب العالمية الثانية للأغراض الحربية فقط. نشأت هذه المزارع فى البداية على شكل هواية لزراعة الخضر ونباتات الزينة ثم أستخدمت على نطاق أكبر فى التجارب والبحوث. ومن النباتات الإقتصادية التى تزرع بهذه الطريقة الطماطم والبطاطس والجزر والخس والورد. فى هذه التجارب تغطى عادة الأحواض بواسطة شبكة أو سطح معدنى مثقب wire netting وهكذا تصبح دعامة للنبات ليتم بها تثبيت النبات وضبط غمر الجذور فى المحلول. عادة يتم تغيير المحلول بإستمرار أو يضخ فيه أكسجين لضمان تمام التهوية. وفى هذه الطريقة تبنى أحواض مختلفة الأحجام أو العمق من الخرسانة أو الألواح المعدنية أو الخشبية وتوضع فيها المحاليل المغذية المناسبة.

المزارع المائية water cultures وفيها تزرع البادرات فى محاليل معروفة التركيز والتركيب مثل محلول هوجلاند ومحلول Knop solution ومحلول ستاوت Stout solution . وهى محاليل تحتوى العناصر المغذية الكبرى والصغرى تتناسب فيها العناصر المختلفة مع بعضها. وبالرغم من أن المحاليل المغذية تمد النباتات المختلفة بإحتياجاتها الغذائية إلاأنه قد لوحظ أنه لا يوجد محلول مغذى واحد مناسب لجميع النباتات حيث أن النباتات تنمو على محلول مغذى معين بدرجة أكبر

منها على محلول آخر. يراعى أيضا عند تحضير المحاليل المغذية ألا يترسب الحديد بتفاعله مع الفوسفات ويكون ذلك بإستخدام الحديد المخلوب.

المزارع الرملية sand cultures وفيها تزرع البادرات فى رمل نظيف نقى. يتم غسل الرمل جيدا بما يزيل الشوائب المعدنية والعضوية منه فيغسل عدة مرات بحامض يد كل مخفف ثم يغسل بالماء النقى حتى تزول آثار الحمض تماما ثم يتم إضافة المحلول المغذى. ومن مميزات المزارع الرملية سهولة الزراعة وتهوية سليمة للجذور وتجنب كثير من مشاكل الطفيليات الفطرية أو البكتيرية أو مشاكل الطحالب التى توجد فى المزارع المائية. ومن عيوب هذه الطريقة عدم المقدرة على تتبع نمو الجذر وكذلك إحتمال فقد جزء من الجذر عند إخراجه من الرمل عند نهاية التجربة.

مزارع الحصى gravel cultures ويستخدم فيها الحصى أنواع وأحجام مختلفة تبعا لنوع التجربة. ويتم غسيل الحصى قبل أستعماله أيضا بحامض يد كل مخفف جيدا ثم يتم غسيله بالماء جيدا. المزايا والعيوب كما فى المزارع المائية.

الباب الثامن عشر
الفصل الأول
البنـــــاء الضـوئى
Photosynthesis

عملية البناء الضوئى هى عملية بناء يتم فيها أخذ النبات الأخضر أى المحتوى على الكلوروفيل لثانى أوكسيد الكربون من الجو وفى وجود الماء والضوء يتم تكوين جزئى سكر سداسى مثل الجلوكوز ويمكن تلخيص ذلك كما فى المعادلة الآتية :

$$٦\ ك\ أ_{٢} + ٦\ يد_{٢}\ أ \xrightarrow[\text{كلوروفيل}]{\text{ضـــوء}} ك_{٦}\ يد_{١٢}\ أ_{٦} + ٦\ أ_{٢}$$

تاريخ عملية البناء الضوئى :

يبدو من تاريخ العلوم أن أهمية هذه العملية للحياة لم تكن معروفة بوضوح قبل عام ١٨٠٤ حيث سبق تلك الفترة كثير من العلماء بعضهم وضح أهمية الضوء للنبات وبعضهم وضح أهمية الهواء للنبات وبعضهم وضح أنه يمكن تنقية الجو بواسطة النبات دون أن يعلم أن السبب فى ذلك الأوكسجين. حتى عام ١٨٠٤ حيث يعتبر de Saussure أول من أوضح بتجربة علمية صحيحة أن النبات يأخذ ثانى أوكسيد الكربون فى وجود الضوء وينتج عن ذلك الأوكسجين وعكس ذلك يحدث فى الظلام. وفى عام ١٨٤٢ وضح روبرت ماير Mayer أن الشمس هى مصدر الطاقة للنباتات والحيوان وأن طاقة الشمس تتحول إلى طاقة كمياوية بواسطة النبات وكان ذلك من خلال تطويره لقانون المحافظة على الطاقة law of conservation of energy.

عند نهاية القرن التاسع عشر كانت المعلومات على عملية البناء الضوئى ضعيفة حيث أنه كان من المعروف أن النبات يأخذ ثانى أوكسيد الكربون ويحوله إلى مادة عضوية وأن الضوء هو مصدر الطاقة وأن ناتج هذه العملية الأوكسجين وإن العكس صحيح فى الظلام حيث أن النبات يأخذ الأوكسجين ويخرج ثانى أوكسيد الكربون.

فى بداية القرن العشرين وضح عالم فسيولوجى النبات الشهير بلاكمان Blackman أن عملية البناء الضوئى تتكون من عمليتين وهى الأولى عملية سريعة معتمدة على الضوء والعملية

الثانية أبطأ من الأولى وتحدث فى الظلام ومن دراسته وضح أنه عندما تكون الإضاءة شديدة وكافية جداً وتركيز ثانى أوكسيد الكربون منخفض جدا فإن عملية البناء الضوئى تكون معتمدة على درجة الحرارة أى أنها عملية إستهلاك للكربون حرارية عادية والعكس صحيح عندما يكون ثانى أوكسيد الكربون عامل غير محدد وقلة الإضاءة هى العامل المحدد فإن عملية البناء الضوئى تكون غير معتمدة على درجة الحرارة موضحا أن تفاعلات الضوء تفاعلات ضوئية كيماوية. وهذه الملاحظات قادت دراسات البناء الضوئى إلى تفاعلات كيموضوئية (وهى تفاعلات سريعة) وعملية التحول الغذائى للكربون وهى تفاعلات بطيئة ويمكن أن تحدث فى الظلام أيضا.

وفى عام ١٩٣٧ تمكن روبين هيل Hill من عزل بلاستيدات خضراء من النبات وأنه أثبت فى وجود الضوء والماء ومستقبل صناعى للألكترونات مثل فرى سيانيد البوتاسيوم فأن البلاستيدة الخضراء تنتج منها أوكسجين. وحتى الآن هذا الأستنتاج صحيح مائة فى المائة وملخصه خروج الأوكسجين من البلاستيدات الخضراء فى وجود الضوء والماء وتكريما له سمى بإسم تفاعل هيل Hill reaction ويمكن تلخيص هذه العملية فى المعادلة التالية.

$$2\,H_2O \longrightarrow O_2 + 4\,H^+ + 4\,e^-$$

وفى الخمسينات وضح Allen أن البلاستيدات الخضراء تثبت ثانى أوكسيد الكربون فى وجود الضوء كما وضح Arnon أن أغشية البلاستيدات الخضراء تختزل NADP إلى NADPH فى وجود الضوء ثم أثبت كالفن Calvin خطوات إنسياب الكربون من ثانى أوكسيد الكربون إلى المركبات الكربوإيدراتية فى عملية البناء الضوئى ثم وضع لمر تكوينات المركبات المختلفة فى هذه العملية وهذه البحوث التى أثبتت هذه الدورة والتى سميت بأسمه دورة كالفن Calvin cycle فقد منح كالفن جائزة نوبل عام ١٩٦١ فى الكيمياء. وهذه الدراسات الخاصة بألين وأرنون وكالفن ومساعدوه من أمثال Benson وبشام Bassham وويلسون Wilson وماسينى Massini. قد قادتنا إلى التفسير الحديث لعملية البناء الضوئى.

الموجز عن ضوء الشمس :

بعد الحرب العالمية الثانية أصبح الشغل الشاغل للإنسان هو كيفية الحصول والتعامل مع الطاقة الهائلة والتى تتحرر عن طريق تفتيت الذرة أو تفاعلات مكوناتها ومن الجدير بالذكر أن عصر الطاقة الذرية بدأ بواسطة تفتيت الذرة fission - type reactions والذى فيه ذرات كبيرة

الحجم من اليورانيوم يتم تحليلها إلى ذرات أصغر وأيضا إلى مكونات الذرة أى وحداتها وبعد ذلك أتجهت البحوث الذرية إلى أنواع التفاعلات التى يحدث فيها إمتزاج أى إلتحام بين وحدات أى مكونات الذرة fusion type reactions وحيث أن وحدات مثل البروتونات تتحد لتكون جزيئات كبيرة مثل جزيئات ألفا وهذا التفاعل هو أساس تصنيع القنبلة الإيدروجينية. تستعمل هذه التفاعلات أيضا الآن فى الأغراض السليمة فى صورة مفاعلات نووية لتوليد الكهرباء أو إدارة الغواصات ألخ .

فى الجقيقة الشمس عبارة عن نوع من القنبلة الإيدروجينية وبعبارة أخرى مفاعل هائل لتكوين هذه القنابل وحيث يتحد فيها ٤ ذرات إيدروجين وكتلة كل ذرة تقريبا ١ ولذلك يكون الناتج تكوين ذرة هيليوم لها كتلة ٤ . ويحدث ذلك خلال سلسلة من التفاعلات المعقدة ينتج عنها طاقة كما فى المعادلة

$$4\,H \longrightarrow He + \text{طـــــــاقة} \quad energy$$

ولكن فى الحقيقة فإن ذرة الإيدروجين كتلتها بالضبط هى ١,٠٠٨ بينما ذرة الهيليوم الناتجة كتلتها ٤,٠٠٣ . وحيث أن ناتج تفاعل إمتزاج ٤ ذرات إيدروجين هو ٤× ١,٠٠٨ = ٤,٠٣٢ ولذلك فإن الكتلة الأخيرة أكبر من كتلة ذرة الهيليوم بمقدار ٠,٠٢٩ وهذه الكمية الأخيرة من الكتلة تتحول إلى طاقة تبع لمعادلة أينشتين:

$$E = Mc^2$$

حيث أن

E= الطاقة الناتجة بالأرج

M= كتلة المادة المتحولة بالجرام

c = سرعة الضوء (٣ ×١٠^{١٠} سم / ثانية)

$$E = Mc^2$$

$$= 0.029 \times (3 \times 10^{10}\ \ 3 \times 10^{10})$$

$$= 0.029 \times 9 \times 10^{20}$$

$$= 0.261 \times 10^{20}$$

$$= 261 \times 10^{17}\ Erg$$

$$\text{The no. of cal.} = \frac{261 \times 10^{17}}{42 \times 10^{6}} = \frac{261 \times 10^{11}}{42} = 6.2 \times 10^{11} = 6.2 \times 10^{8}$$

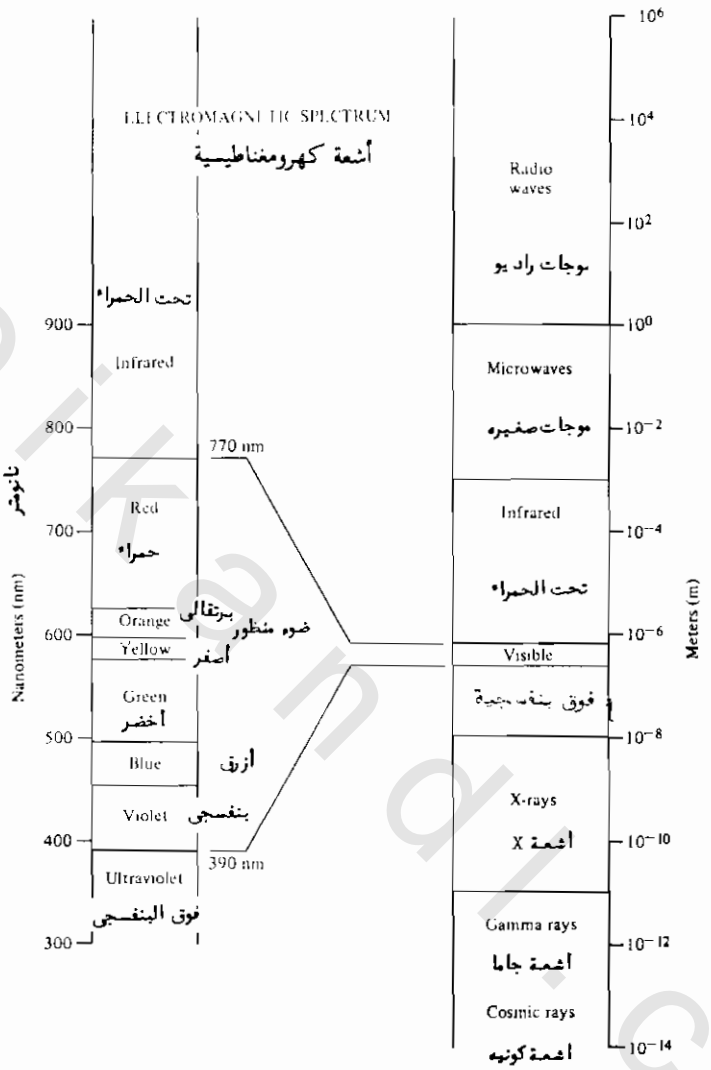
عدد السعرات — سعر — كيلو سعر

من المعادلة السابقة يتضح إنطلاق كمية كبيرة من الطاقة لكل ذرة هيليوم.

بالرغم من أن الأرج وحدة صغيرة جداً فأنه يلزم ٤٢ مليون أرج لتكوين كالورى أى سعر واحد فقط (كالورى هى وحدة طاقة السعرات لجسم الإنسان أو الحيوان أو النبات) الكالوريcalorie أى السعر هو عبارة عن كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة الحرارة لجرام واحدة من الماء درجة واحدة مئوية هى من ١٥ إلى ١٦ درجة مئوية. معنى هذه المعادلة أن كميات كبيرة من الطاقة تتحرر بتحويل كميات صغيرة جداً من الكتلة إلى طاقة. ومما هو جدير بالذكر أن ١٢٠ مليون طن من هذه المادة تتحلل وتنتهيvanish كل دقيقة فى الشمس ويتم تحويلها إلى طاقة هائلة مهيبة أى كمية طاقة فلكية يتم إشعاعها فى الفضاء على هيئة أشعة مختلفة ذات أطوال موجهة مختلفة (شكل ١٢٦).

شرح هذه الحالة السابقة راجع إلى القانون الأول من الديناميكا الحراريةthermodynamics وهو أن الطاقة لا تفنى ولا تستحدث بل تتحول من صورة إلى أخرى. ولذلك فإن طاقة الذرة فى الإيدروجين يتم تحويلها من طاقة ذرية إلى أشعة (أى طاقة فى صورة أشعة) .

فى حالة طاقة الشمس أى أشعة الشمس فإن الأرض تستقبل سنويا تقريبا ٥,٥ × ١٠^٢٣ كالورى أى حوالى ١٠٠,٠٠٠ كالورى / سم٢ / سنة. يتم إستخدام ثلث الكمية فى تبخير الماء تاركه ٦٧,٠٠٠ كالورى / سم٢ / سنة لعملية البناء الضوئى وأغراض أخرى. يتم تحويل ٢٠٠ بليون طن من الكربون الموجود فى ثانى أوكسيد الكربون الجوى إلى سكر. تعتبر هذه الكمية ضعف مائة مرة من إنتاج الإنسان من البضائع على سطح الكرة الأرضية فى السنة الواحدة. وبالرغم أن عملية البناء أهم عملية كيماوية على سطح الأرض من حيث الإتساع والإنتشار ويمكن أن يقال أيضا من حيث الأهمية ولكن فإن النبات غير فعال بدرجة ما فى إستخدام طاقة الضوء على الوجه الأمثل حيث يستعمل جزء ضئيل فقط. كمية البناء الضوئى السنوية على سطح الأرض متوسطها حوالى ٣٣ كالورى لكل سنتيمتر مربع معنى ذلك أن البناء الضوئى يحول فقط حوالى $\frac{١}{٢٠٠٠}$ من الطاقة المتاحة. ولكن هذا الإستنتاج مجحف لعملية البناء الضوئى حيث أن جزء كبير جداً من الكرة مثل الصحارى والبحار والمحيطات غير مغطى بنباتات وعند أخذ ذلك فى الإعتبار فإن عملية البناء الضوئى تزداد إلى نسبة مئوية ذات درجات كبيرة وليست نصف فى الألف.



(شكل ١٢٦) : الأشعاع الشمسى ذو الأنواع الضوئية وغيرها المختلفة.

يبدأ من الأشعة الكونية cosmic rays ذات طول موجه أقل من $١٠^{-١٤}$ متر إلى موجات الراديو الطويلة جدا والتى يزيد طولها عن $١٠^{٦}$ متر.

آلية حدوث عملية البناء الضوئى

Mechanism of photosynthesis

وضعت نظريات عديدة لشرح آلية حدوث عملية البناء الضوئى على مر السنين منذ القرن الماضى وحتى الآن ومن هذه النظريات نظرية حامض الكربونيك ونظرية الفورمالدهيد وكلا النظريتين خاطئتين تماما ولذلك سيتم شرح الطريقة الحديثة المتداولة الآن وهى يمكن تلخيصها فى عدة نقاط:

١- كيفية إمتصاص الضوء بواسطة النبات ودور الصبغات فى ذلك.

٢- عملية الفسفرة الضوئية وهى توضح دور الماء والكلوروفيل والضوء المستخدم فى هذه العملية وتوضح كيفية خروج الأوكسجين فى هذه العملية.

٣- كيفية إختزال ثانى أوكسيد الكربون وتحويله إلى جزيئ سكر سداسى.

أولاً : كيفية أمتصاص الضوء

سبق شرح أن الضوء هو عبارة عن طاقة من الشمس وتم شرح مصدر الضوء. ضوء الشمس لا يصل إلى الأرض كما هو ولكن يحدث أن جزء منة ينعكس بواسطة السحب وجزء يمتص بها والجزء المار يصل إلى الارض ثم يمتص بواسطة الارض أو النبات أو الماء وجزء ينعكس من هذه الأجزاء إلى أعلى وجزء يمتص وفى حالة الماء يسبب تبخير الماء وفى حالة الأرض يسبب تدفئة الأرض وفى النبات يستخدم فى عملية البناء الضوئى أو عمل النتح أو يتحول إلى حرارة تسبب رفع حرارة النبات ويحدث النتح.

عندما تسقط حزمه من الضوء على سطح ورقة نبات ينعكس جزء منها من سطح الورقة وينفذ جزء آخر خلالها وتمتص الورقة الجزء الباقى . تقدر نسبة ما تمتصه الورقة بنحو ٨٠٪ من الضوء الذى يقع عليها. لو أخذنا فى الإعتبار أيضا الضوء تحت الأحمر غير المرئى فى أشعة الشمس لإنخفضت هذه النسبة إلى نحو ٧٠٪ لأن إمتصاص الورقة لهذة الأمواج أقل من إمتصاصها لأمواج الضوء المرئى.

حيث أن الضوء عبارة عن طيف ضوئى مركب من مجموعة من الألوان البنفسجى والأزرق والأخضر والأصفر والبرتقالى والأحمر. وهذه الأشعة المختلفة اللون تختلف فى طول الموجة حيث

أن مدى الطيف الضوئى المرئى يتراوح بين ٤٠٠ إلى ٧٤٠ نانومتر تقريبا سمى بالضوء المرئى لأن عين الإنسان لا يمكن أن ترى أو تميز إلا أطوال الموجات من ٤٠٠ إلى ٧٤٠ نانومتر. أطول هذه الموجات هى الضوء الأحمر وأقصر هذه الموجات هى البنفسجى (شكل١٢٦). ولذلك فإن تبعا للمعادلة المعروفة أن الطاقة عبارة عن وحدات تسمى كل وحدة منها كوانتم quantum والجمع quanta وطاقة كل وحدة أى كل كوانتم يمكن حسابها من المعادلة المشهورة الآتية:

$$\epsilon = h\nu$$

حيث أن

ϵ = هى طاقة الكوانتم وفى حالة الضوء يسمى الكوانتم فوتون photon.

h = ثابت بلانك Planck's constant بالجول ثانية وهو عبارة 6.6254×10^{-34} وهو ٦,٦ × ١٠$^{-٢٧}$ أرج ثانية .

ν = ذبذبة frequency الضوء أى تردد الضوء أى عدد الموجات المنبعثة فى الثانية.

توجد علاقة بين الذبذبة فى الكوانتم أو الفوتون وطول الموجة أى لامدا λ من المعادلة الآتية:

c هى سرعة الضوء لذلك $c = \lambda\nu$ or $\nu = \frac{c}{\lambda}$

يمكن كتابة هذه المعادلة فى صورة أخرى.

$$\nu = \frac{C}{\lambda}$$

ولذلك يمكن حساب الطاقة للضوء الأزرق عند طول موجة ٤٥٠ نانومتر من المعادلة السابقة كالآتى :

$$\epsilon = h \frac{C}{\lambda}$$

$$\epsilon = \frac{6.6 \times 10^{-27} \times 3 \times 10^{17}}{450}$$ الوحدة إرج

$$= 4.4 \times 10^{-12} \text{ erg}$$

ويمكن تحويلها إلى سعر أو كيلو سعر.

يمكن حساب طاقة الفوتون لأنوع الضوء المختلفة ففى حالة الضوء الأصفر يستعمل طول الموجة ٥٥٠ نانومتر وفى حالة الضوء الأحمر يمكن أن يستعمل أى طول موجه مناسب مثلا ٧٠٠ نانومتر وهكذا.

حيث أن الجول = $١٠^{٧}$ إرج

سعر – كالورى = ٤,٢ جول

سعر – الكالورى = ٤٢ مليون إرج.

كيلو كالورى أو كيلو جول يساوى ألف مرة السعر أو الجول .

سرعة الضوء هى ٢,٩٩٨ أى تقريباً ٣ ×$١٠^{١٠}$ سم / ثانية = ٣ ×$١٠^{١٧}$ نانومتر / ثانية

وهكذا فإن الطاقة تتناسب موجبا مع الذبذبة وتتناسب عكسيا مع طول الموجه. يوضح الجدول (جدول ١٨) لون الضوء وطول الموجه ومتوسط طاقة طول الموجة لكل لون.

(جدول ١٨): خواص ألوان الطيف الضوئى وطاقاتها

اللـــــون	طول الموجه (نانومتر)	الطـــــاقة كيلو جول لكل إينشتين einstein
فوق البنفسجى	أقل من ٤٠٠	٢٩٧
البنفسجى	٤٠٠ – ٤٢٥	٢٨٩
الأزرق	٤٢٥ – ٤٩٠	٢٥٩
الأخضر	٤٩٠ – ٥٦٠	٢٢٢
الأصفر	٥٦٠ – ٥٨٠	٢٠٩
البرتقالى	٥٨٠ – ٦٤٠	١٩٧
الأحمر	٦٤٠ – ٧٤٠	١٧٢
تحت الحمراء	أكبر ٧٤٠	١٦٣

ولكن الحسابات السابقة كانت بالنسبة للجزيئ الواحد molecule ولكن دائماً تكون الحسابات بالنسبة للوزن الجزيئى أى جرام جزيئى من المادة. أى أن الحسابات هى كمية الطاقة التى تمتص الوزن الجزيئى للمادة وليس الجزيئ الواحد ولذلك لابد من إدخال العامل N_A فى المعادلة السابقة وهو عبارة عن عدد أى رقم أفوجادرو Avogadro number وهو يساوى ٦,٠٢٤×١٠^{٢٣} ولذلك يجب تعديل المعادلة إلى

$$E = N_A h\nu = N_A \epsilon$$

الذبذبة × ثابت بلانك × عدد الجزيئات = الطاقة

وحيث أن التردد $= \frac{\text{سرعة الضوء}}{\text{طول الموجه}} = \frac{C}{\lambda}$

أى تصبح المعادلة

$$E = N_A h \frac{C}{\lambda}$$

ولذلك عند ضوء طول موجته ٦٨٠ نانومتر أى الضوء الأحمر يمكن حساب المحتوى الطاقى للضوء أى طاقة الكم أى طاقة الفوتون كالآتى:

$$E = \frac{(6.6 \times 10^{-27}) \times (3 \times 10^{17}) \times (6 \times 10^{23})}{680} \text{ erg / mole}$$

$$= \frac{6.6 \times 10^{-27} \times (3 \times 10^{17}) \times (6 \times 10^{23})}{680 \times 4.2 \times 10^{7} \times 10^{3}} = 42 \text{ كيلو سعر}$$

وهكذا يمكن التعويض فى طول الموجة تبعاً لنوع الضوء فمثلاً فى اللون البنفسجى يكون طول الموجة مثلاً ٤٠٠ وفى الأخضر يكون طول الموجة ٥٢٠ نانومتر وفى الأصفر يكون ٥٨٠ نانومتر وهكذا.

يمكن بعد ذلك التحويل من إرج إلى كالورى ويصح التمييز كالورى / مول.

الأرج = ٠,٢٣٩ × ١٠$^{-٧}$ من الكالورى أى السعر وفيما يلى مستويات الطاقة للضوء المرئى (جدول ١٩).

(جدول ١٩): درجات الطاقة للضوء المرئى

طول الموجة	اللون	جول / مول	كيلو كالورى / مول	الكترون فولت / مول
٧٠٠ نانوميتر	أحمر	١٧,١ × ١٠^{٤}	٤٠,٨٦	١,٧٧
٦٥٠ نانوميتر	أحمر – برتقالى	١٨,٣٧ × ١٠^{٤}	٤٣,٩١	١,٩١
٦٠٠ نانوميتر	أصفر	١٩,٩٤ × ١٠^{٤}	٤٧,٦٧	٢,٠٧
٥٠٠ نانوميتر	أزرق	٢٣,٩٣ × ١٠^{٤}	٥٧,٢٠	٢,٤٨
٤٠٠ نانوميتر	بنفسجى	٢٩,٩٢ × ١٠^{٤}	٧١,٥٠	٣,١٠

لايعنى ما سبق أن الورقة تستعمل كل ما تمتصه من الطاقة الضوئية فى عملية البناء الضوئى أذ أن الجزء الذى يستعمل فى ذلك يقدر بنحو ١ ٪ فقط من مجموع ما تمتصه من طاقة أما الباقى فيستعمل فى تبخير الماء من الورقة على هيئة نتح ويقدر بحوالى ٤٩ ٪ والباقى وهو ٥٠ ٪ طاقة تتحول إلى حرارة داخل الورقة وتفقد منها بالإشعاع.

لكى يصبح للضوء تأثير كيماوى على النبات لابد أن يمتص أولا ويتم ذلك بواسطة مواد ملونة تسمى صبغات pigments. يتوقف إمتصاص فوتون الضوء على نوع الصبغة والتى لها نظام توزيع معين للإلكترونات فى الجزيء. بينما يتوقف طول الموجة الممتصة من الضوء على عدد الأربطة المزدوجة وموقعها فى جزيء الصبغة ووجود حلقات عطرية بها وغيرها ولذلك فإن الصبغات تختلف فى أمتصاصها لأنواع الضوء فمثلا صبغة الكلوروفيل a أو b تمتص الضوء الأحمر والأزرق بشدة وإمتصاصها نادر أو ضعيف جدا للضوء الأخضر ولذلك ينعكس الضوء الأخضر من النبات ولذلك تظهر جميع النباتات خضراء خاصة وأن الكلوروفيلات موجودة فى جميع النباتات الخضراء وبتركيزات هائلة نسبيا. أما صبغة البيتاكاروتين فتمتص الضوء الأزرق فقط دون الأحمر.

الصبغـــــات Pigments :

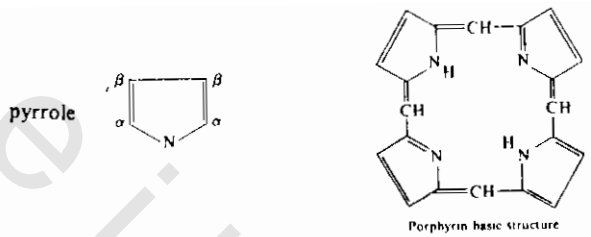
توجد فى البلاستيدات الخضراء صبغات مختلفة يمكن تقسيمها إلى مجموعتين وذلك فى النباتات الراقية أى النباتات الزهرية وهى :

١ – الكلوروفيللات Chlorophylls :

يوجد من الكلوروفيللات عدة أنواع من الكلوروفيل وهى كلوروفيل a وكلوروفيل b ويوجدان معا فى جميع النباتات الراقية. يوجد الكلوروفيل c أو الكلوروفيل d فى الطحالب الملونة.

تتراوح نسبة الكلوروفيل فى الأوراق الخضراء بين ٠,٠٥ إلى ٠,٢ من الوزن للرطب ومن ٤ – ١٠ ٪ من الوزن الجاف للبلاستيدات الخضراء. وتكون نسبة كلوروفيل a إلى كلوروفيل b نسبة ١:٣ تقريب. تزيد النسبة عن ذلك فى نباتات الظل أو الشاحبة ضوئيا.

الوحدة الأساسية فى جزيء الكلوروفيل هو مركب البورفيرين porphyrin (شكل ١٢٧) الذى يتكون من أربع مجموعات بيرول pyrrol متصلة ببعضها بأربطة ذرات الكربون (شكل١٢٧) ويحتل مراكز جزيء البوروفيرين ذرة مغنسيوم. ترتبط بمجموعات البيرول سلاسل جانبية مميزة لكلوروفيل عن غيره من صبغات مماثلة. يعتبر كلوروفيل b هو مماثل لكلوروفيل a ولكن مع إستبدال

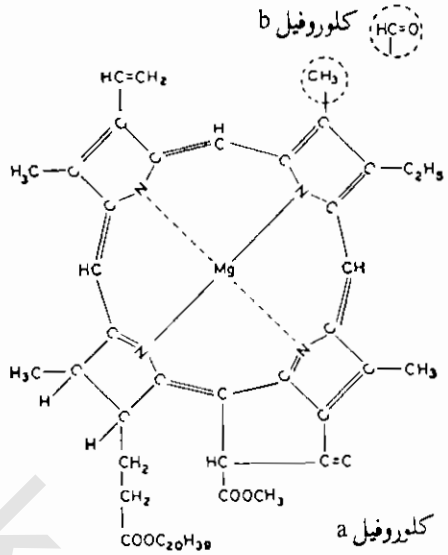


(شكل ١٢٧) : تركيب جزيء البيرول والبورفيرين

مجموعة CH_3 من كلوروفيلa مع مجموعة HC= O فى الكلوروفيلb (شكل ١٢٨).

أما عن طريقة تخليق الكلوروفيل فإنه يبدأ من تفاعلsuccinyl CoA مع الجليسين لتكوينamino levulinic acid ويتجمع جزيئين من المركب الأخير لتكوين مركب porphobilinogen ويتجمع ٤ جزيئات من المركب الأخير لتكوين uroporphyrinogen ومن الأخير فى خطوات عديدة يتم تكوين الكلوروفيل وذلك بدخول ذرة مغنسيوم إلى الجزيء وفى وجود الضوء (شكل ١٢٩).

إحدى هذه السلاسل المميزة لجزيء الكلوروفيل عن غيره من الصبغات هى لكحول الفيتول ك. ٢يد٣٩ أ. هناك نوعان من الكلوروفيل يختلفان عن بعضهما فى إحدى المجموعات الجانبية للبورفيرين، هما كلوروفيل أ (ك٥٥ يد٧٢ أ٥ ن٤ مغ) وتكون المجموعة الجانبية فيه ك يد٣، وكلوروفيل ب (ك٥٥ يد٧٠ أ٦ ن٤ مغ) وفيه تكون المجموعة الجانبية ألدهيد يد. ك = أ (شكل١٢٨) يعتبر كلوروفيلb نوع مؤكسد من كلوروفيلa .

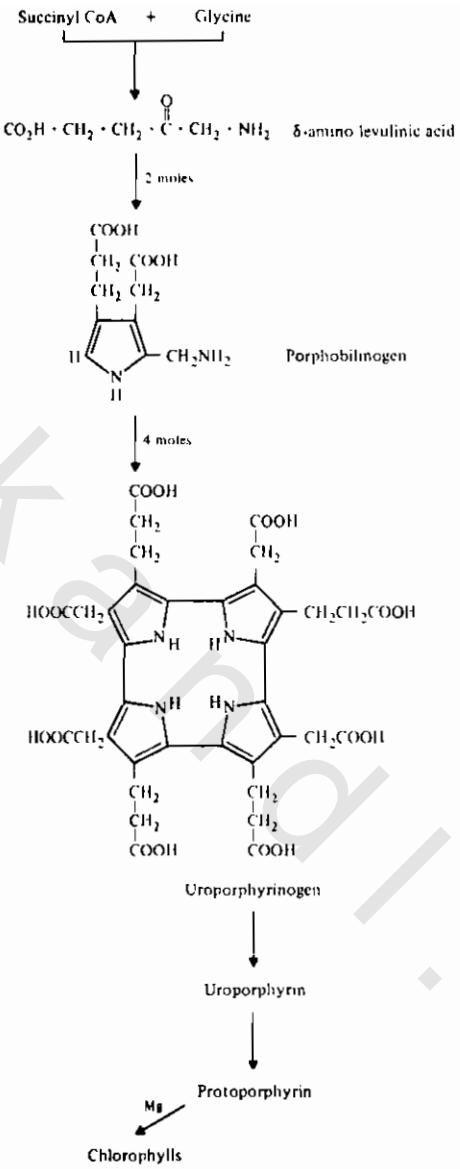


(شكل ١٢٨) : تركيب جزيء كلوروفيل a وكلوروفيل b

ليس الكلوروفيل هو البورفيرين الوحيد الموجود فى الكائنات الحية، أو حتى فى الأوراق نفسها، فهو أيضا الوحدة الأساسية فى الهيمات. الهيمات هى الصبغة الحمراء فى هيموجلوبين الدم فى الحيوانات الفقارية، وفى العقد الجذرية فى النباتات القرنية Leguminosae. وفى السيتوكرومات التى تلعب دوراً هاما جدا كمساعدات إنزيمات Co - enzymes فى عمليات نقل الإلكترونات فى الخلايا أيضا إنزيم الكاتاليز وإنزيمات البيروكسيديز . تختلف هذه البورفيرينات عن بورفيرين الكلوروفيل فى إحتوائها على ذرة حديد فى مركزها بدلا من ذرة المغنسيوم فى الكلوروفيل، كما يمتاز الكلوروفيل كذلك بسلسلة كحول الفيتول.

٢ – الكاروتينويدات Carotenoids :

عندما تفصل الكلوروفيلات من الأوراق الخضراء تنفصل معها بعض الصبغات الكاروتينويدية، وتنقسم الكاروتينويدات إلى كاروتينات وزانثوفيلات. الكاروتينات هى أيدروكربونات، الكثير منها ذو تركيب جزيئى ك.٤ يد٥٦، وأكثرها شيوعاً فى النباتات هو بيتا – كاروتين، وهو المادة التى



(شكل ١٢٩) : خطوات تكوين uroporphyrinogen

تكسب الجزر اللون الأصفر. كذلك يوجد ألفا كاروتين فى الأوراق الخضراء والصفراء بنسب أقل من بيتا – كاروتين . يتحول بيتا – كاروتين وبعض الكاروتينات الأخرى، إلى فيتامين أ vitamin A فى جسم الحيوان والإنسان، لهذا كان الجزر، وغيره من أوراق الخضروات، غذاءاً هاماً كمصدر لفيتامين أ.

بعض الكاروتينويدات تنقل طاقتها الضوئية الممتصة إلى الكلوروفيل. كما أن بعض هذه المركبات يمكن أيضا أن تحمى جزيئ الكلوروفيل من الإضاءة الشديدة جدا والتى تؤثر على حيويته.

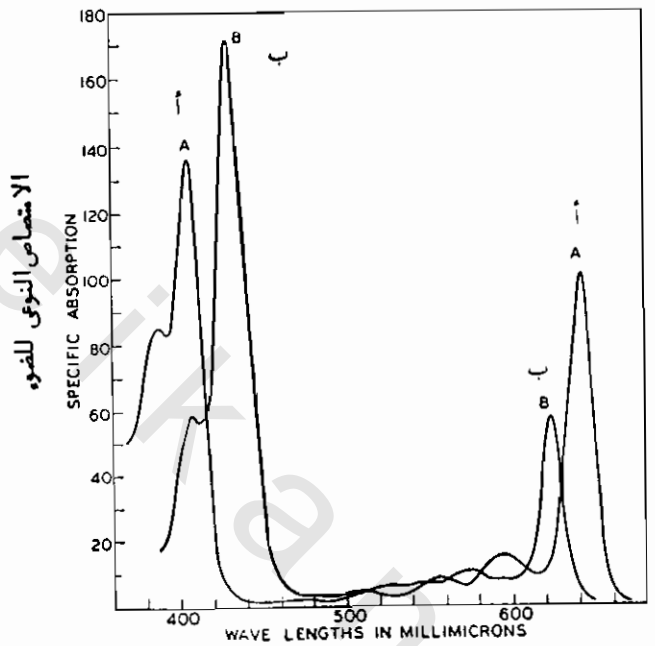
أما الزانثوفيلات، أو الكاروتينويلات carotenoils (معناها أصفر الأوراق حيث كان أول استخلاصها من الأوراق) فهى تختلف عن الكاروتينات فى أنها تحتوى على أكسجين فى جزيئها. أكثر شيوعا فى الأوراق هما لوتيول luteol ، ومشابهة زيازانثول zeaxanthol ك٤٠ يد٥٦ أ٢، وهما يوجدان كذلك فى كروموبلاستات كثير من الأزهار الصفراء كأزهار عباد الشمس، وداندليون Dandelion، وفى صفار البيض. أما فيوكوزانثين fucoxanthin ك٤٠ يد٦٠ أ٦، فهو أحد الزانثوفيلات الهامة فى الطحالب البنية.

طيف الامتصاص وطيف البناء الضوئى :

Absorption spectrum , Action spectrum

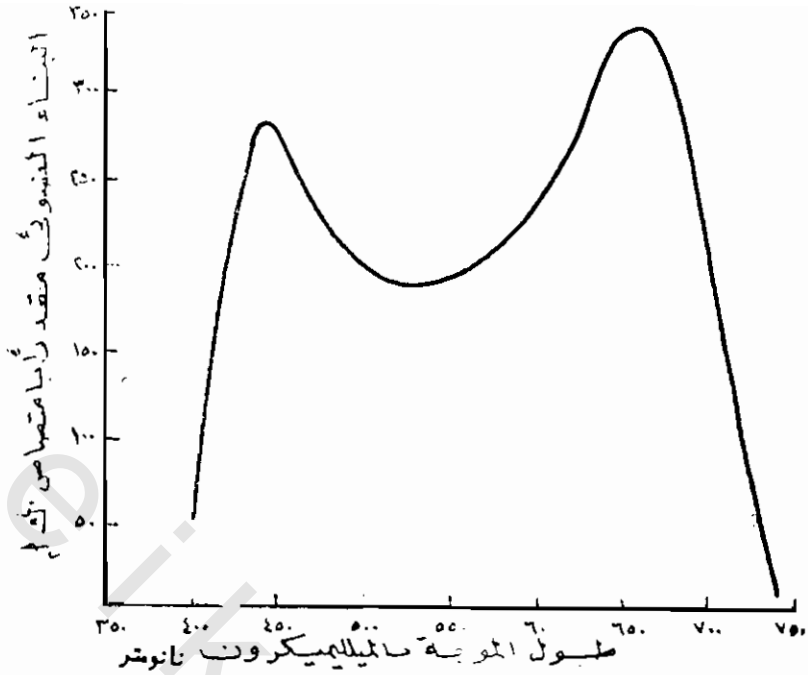
بما أن الكلوروبلاست يحمل عدداً من الصبغات المختلفة لذلك يجب استخلاصها بإذابتها فى مذيبات، مثل الإثير أو الأسيتون أو غيرهما من المذيبات المناسبة، ثم فصلها وتنقيتها حتى يمكن دراسة خواصها وقدرتها على امتصاص الضوء. فإذا سقط ضوء مرئى على محلول كلوروفيل فإن المحلول يمتص الجزء الأحمر والجزء الأزرق من الطيف، ويسمح للجزء الأخضر أن يمر دون امتصاص يذكر فيه، لذلك يظهر الكلوروفيل أخضر اللون. يعبر عن امتصاص صبغة للأمواج المختلفة من الضوء بخط بيانى يسمى طيف امتصاص absorption spectrum يبين النسبة الممتصة من كل الموجات الضوئية ذات الأطوال المختلفة (عادة لوغاريتميا) يمثل الشكل (شكل ١٣٠) طيف امتصاص لمحلول كلوروفيل أ ، ب فى إثير، ومنه يتبين أن أقصى امتصاص يحدث فى الضوء الأحمر فى موجة طولها نحو ٦٧٠ نانومتر، والضوء الأزرق فى موجة طولها نحو ٤٢٠ نانومتر، بينما لا يكاد يوجد امتصاص فى الأضواء المرئية الأخرى (الأصفر والأخضر).

إذا أسقطنا مقادير متساوية من الطاقة الضوئية لأمواج ضوئية ذات أطوال مختلفة على ورقة



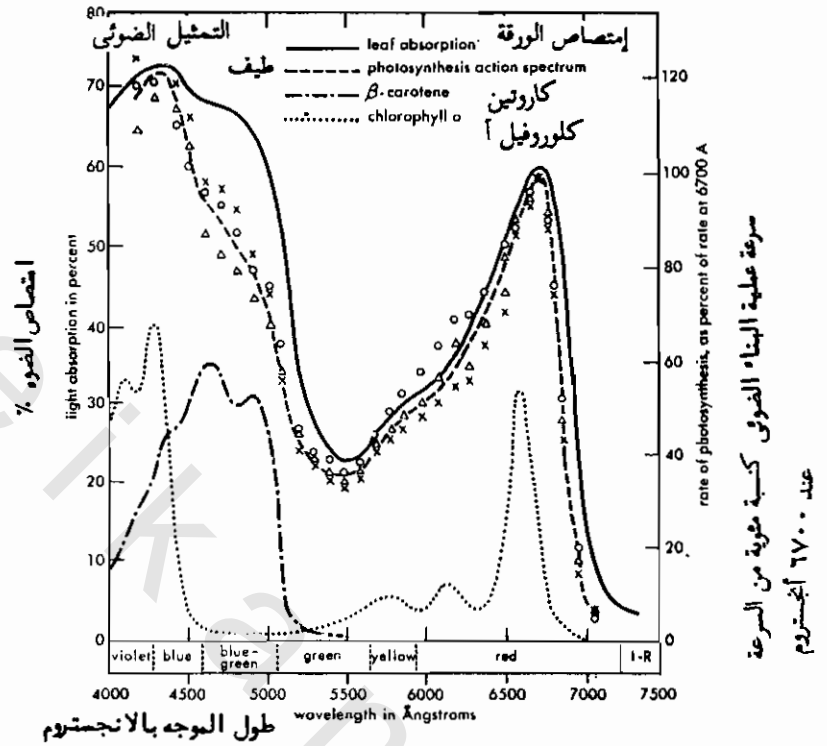
(شكل ١٣٠) : طيف الإمتصاص لمحلول كلوروفيل أ ، ب فى الأثير

خضراء، وقدرنا مقدار البناء الضوئى الذى يتم فى كل منها (بواسطة قياس ك أ٢ المستعمل مثلا) لنتج خط بيانى آخر يعرف «بطيف البناء الضوئى» action spectrum يمثل الشكل (شكل ١٣١) طيف البناء الضوئى فى ورقة نبات القمح، وهو يدل على أن أقصى نشاط للبناء الضوئى يقع فى الأطوال التى يكون فيها أقصى امتصاص للكلوروفيل (مقارنة مع الخطين البيانين فى الشكل (شكل١٣٠). يشير هذا التوافق إلى أن الكلوروفيل هو أهم صبغة لامتصاص الطاقة فى البناء الضوئى يدل فحص طيف البناء الضوئى على أنه يحدث امتصاص أيضا بكمية قليلة فى المنطقة بين ٥٠٠ و ٦٠٠ ملليميكرون.



(شكل ١٣١) : طيف البناء الضوئى لورقة نبات القمح

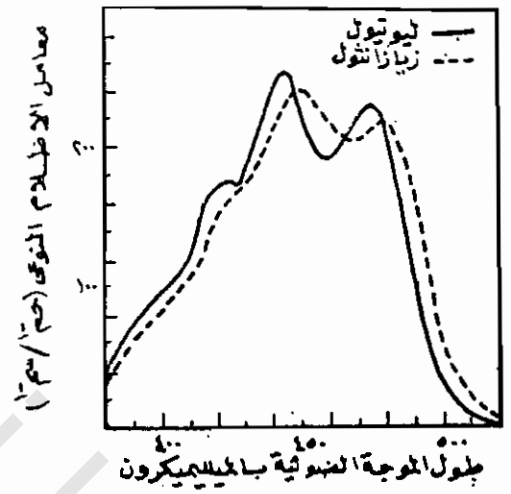
يمثل الشكل (شكل١٣٢) أربعة خطوط بيانية لامتصاص الضوء، إثنان منها لورقة إلوديا *Elodea*، وإثنان لكلوروفيل أ، وكاروتينويد مستخلصين من الورقة نفسها، يتبين من هذا الشكل أن طيف البناء يتوافق إلى حد كبير جداً مع طيف إمتصاص الورقة وهو الأمر المتوقع تماما حيث أن الضوء الممتص هو مصدر الطاقة للبناء الضوئى. كذلك يتبين أن هناك ذروتين فى الأحمر والأزرق، وأنه يحدث بعض امتصاص وبناء قليلان فى المنطقة التى تبلغ أطوال الموجات فيها نحو ٥٥٠ – ٦٠٠ نانومتر. ويشير طيف امتصاص صبغة الكاروتينويد – بيتا كاروتين – إلى أنها تشترك كذلك فى امتصاص طاقة من أمواج قصيرة نسبيا ، ٤٠٠ – ٥٠٠ نانومتر، يؤيد الشكل (شكل ١٣٣) هذه النتيجة، لأن أطياف الامتصاص للصبغتين لوتيول وزيازانثول – وهما كاروتينويدات – تقع فى المنطقة ذات الأطوال ٤٠٠ – ٥٠٠ نانومتر. بما أن الكاروتينويدات لا تقوم بأى بناء ضوئى فى غياب الكلوروفيل – أى أنها لا تستطيع تحويل طاقة الضوء التى تمتصها إلى طاقة كيماوية فإنه يستنتج بوجه عام، أن الكاروتينويدات المنشطة بفعل الضوء تنقل الطاقة التى تقتنصها إلى الكلوروفيل دون أن يكون لها هى نصيب فى عملية البناء الضوئى. يمثل (شكل١٣٠) إمتصاص كل من توعى الكلوروفيل أ و ب، حيث يتبين أن له ذروتى امتصاص



(شكل ١٣٢) : طيف الإمتصاص والبناء الضوئى لورقة نبات إلودىا وطيف الإمتصاص لكلوروفيل a وكاروتينويد مستخلص من الورقة نفسها

إحداهما فى الأحمر والأخرى فى الأزرق كما هو معروف لكن الكلوروفيل أ أوسع امتصاصا من كلوروفيل ب، حيث يمتص فى الأحمر والأزرق، موجات أطول وأقصر على التوالى، من تلك التى يمتصها كلوروفيل ب.

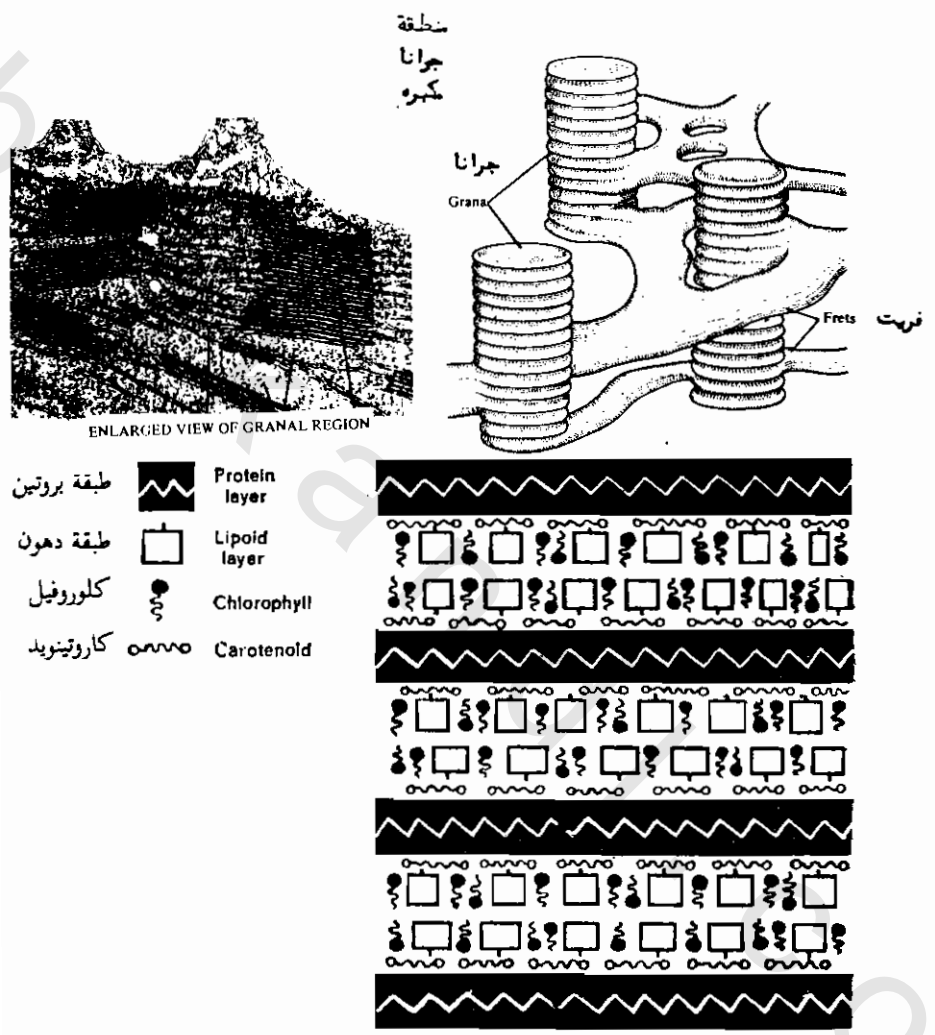
سبق القول أن البذيرات أى الجرانا grana تتكون من أقراص متراصة فوق بعضها فيما يشبه قطع العملة وتتركب هذه الأقراص من أغشية تسمى ثيلاكويد thylakoid وتتركب الأغشية من بروتينات ودهون وصبغات الكلوروفيل والكاروتينات أما عن كيفية ترتيب هذه الأجزاء بالنسبة لبعضها فى الثيلاكويد فهو غير معروف بالدقة وبالتفصيل لجميع النباتات وهل هو ثابت للجميع



(شكل ١٣٣) : طيف الإمتصاص للصبغتين لوتيول وزيازانثول (كاروتينويدات)

متغير ولكل يمكن عمل شكل توضيحي لكيفية ترتيب هذه الأجزاء بالنسبة لبعضها (شكل ١٣٤). حيث توجد طبقات بروتين متوازية بينها جزيئات الكلوروفيل والدهون وبين الأخيرتين والكلوروفيل الكاروتينويدات.

ليس من اليسير معرفة مقدار أثر ما تمتصه كل صبغة فى البناء الضوئى بالنسبة لغيرها من الصبغات الموجودة معها، حتى مع معرفة اطياف الامتصاص التى لا تدل إلا على الامتصاص النسبى لكل صبغة، ولا تعنى دائما أن الصبغة ذات مقدرة على البناء الضوئى. لذلك فإن كفاءة الكلوروفيل وحده فى البناء الضوئى مستقلة عن أطول الموجات، أو مقدرة الفوتونات التى تمتصها الورقة، فى حين أن كفاءة الورقة تظهر مرتبطة بهذا الامتصاص، هذا الرأى صحيح بالنسبة للجزء المرئى من الطيف، لكن فى الجزء تحت الأحمر، الذى يزيد طول موجته عن ٧٠٠ نانومتر، فإن كفاءة الكلوروفيل فى البناء الضوئى تهبط بسرعة حتى فى الجزء من منطقة الطيف الأحمر الذى لا يزال امتصاص الكلوروفيل للطاقة فيه ملحوظاً. رغم أن الأوراق تمتص كثيراً من الأشعة تحت الحمراء (الطويلة)، ولكن الجزء الأكبر من الطاقة الموجودة فيها يستنفذ فى تبخير الماء من



(شكل ١٣٤) : شكل توضيحي لأغشية الجرانا يبين طبقات الكلوروفيل وبينها طبقتى البروتين متعامدة معها ومتبادلة مع جزيئات الدهن وموازية لها. جزيئات الكاروتينويدات موازية للبروتين

أنسجة الورقة الداخلية، والتبخير ذو أهمية بالغة فى امتصاص العصارة من التربة، وهو بلا ريب شغل يحتاج إلى طاقة كبيرة.

يوجد ما يسمى بمحصول الكوانتم quantum yield فى عملية البناء الضوئى ويمكن أن تسمى بالطبع محصول الفوتون حيث أنه من المعروف فى التفاعلات الضوئية الكيماوية photochemical reactions أن كوانتم أو فوتون واحد يتفاعل مع جزيء صبغة واحد مسببا إثارة إلكترون واحد فى الجزيء. يعرف محصول الكوانتم هو عدد الكوانتا أى الفوتونات الممتصة لكل تفاعل من هذه التفاعلات.

بما أن كلوروفيل أ هو وحده الذى يوجد فى جميع الكائنات ذات القدرة على البناء الضوئى فقد يكون هو الصبغة الوحيدة التى تحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيماوية فى التفاعلات الخاصة بالبناء الضوئى، وأما الصبغات الأخرى فإنها تنقل ما تمتصه من طاقة ضوئية إلى كلوروفيل أ. لذلك يصح أن يقال أن الطاقة الضوئية تتحول بواسطة كلوروفيل أ وحده من طاقة فيزيقية إلى طاقة كيماوية، رغم أننا لا نزال نجهل كيف يتم هذا التحويل على وجه التحقيق.

ثانيا : الفسفرة الضوئية Photophosphorylation

هى عملية إمتصاص الطاقة الضوئية بواسطة الصبغات وعلى وجه الخصوص الكلوروفيل وتحويلها إلى طاقة كيماوية فى صورة روابط غنية بالطاقة فى جزيئات ATP . يوجد من هذه الفسفرة نوعين أحدهما عبارة عن نقل غير دائرى للإلكترونات والأخرى نقل دائرى للإلكترونات.

وقبل شرح هذه العملية يجب شرح ما هو مصدر الأوكسجين الناتج من عملية البناء الضوئى وهل هو الماء أو ثانى أكسيد الكربون؟. فقد أمكن إثبات أن الماء هو المصدر الوحيد للأكسجين المتصاعد أثناء عملية البناء الضوئى وليس غاز ك أ٢، درس روبين Ruben فى عام ١٩٤١، عملية البناء الضوئى فى الطحلب الأخضر كلوريللا مستعينا بالنظير O^{18} فى اكتشاف مصدر الأكسجين فيها، فوجد أن تعريض معلق من الطحلب للضوء فى ماء يحتوى على نسبة معينة من O^{18} ، وعلى بيكربونات الصوديوم كمصدر لثانى أكسيد الكربون، قد تبعه ظهور هذا النظير فى الأكسجين المتصاعد بنفس النسبة التى يوجد بها فى الماء، فى حين أنه إذا وضع الطحلب فى ماء خال من O^{18} وزود بثانى أكسيد كربون يحتوى على نسبة معينة من O^{18} ، لا يظهر O^{18} فى الأكسجين المتصاعد مطلقا. تدل هذه التجربة، بما لا يترك مجالا للشك، على أن مصدر

الأكسجين المتصاعد فى عملية البناء الضوئى هو الماء وليس ك أ٢.

أصبح الآن جليا أن تحليل جزئ الماء بواسطة الضوء هو مفتاح عملية البناء الضوئى، حيث أنه يمثل المرحلة من التفاعل التى تحدث فيها طاقة الضوء شغلا كيماويا.

أما عن آلية تأثير الضوء على صبغات الكلوروفيل وبعض الكاروتينويدات فهو تأثير فيزيائى كيماوى physical chemistry أى فيزيوكيماوى كالآتى.

امتصاص طاقة الضوء فى جزئ كلوروفيل وتحويلها إلى طاقة كيماوية. يوجد فى كل جزئ أو ذرة، فى حالة استقرار، عدد من الإلكترونات حول النواة، أو النويات الموجبة، يعادل العدد الذرى لمكوناتها. تحتل هذه الإلكترونات مدارات فى الفراغ حول النويات، بعضها قريب منها مشدود إليها بقوى كهروستاتيكية كبيرة، وبعضها بعيد عنها ويكون أقل إنجذابا إليها، بما أن تحريك إلكترون بعيداً عن النواة الموجبة يعنى شغلا يحتاج إلى طاقة فإن إلكترون يبقى فى موقعه من النواة إذا لم تزحزحه قوة من مكانه يتوقف النشاط الكيماوى، والخواص الكيماوية للذرة، أو الجزئ، على مدارات الإلكترونات الخارجية أو مدارات التكافؤ valence orbits التى تحتلها الإلكترونات الخارجية، إذا أمتص إلكترون فى أحد المدارات الخارجية كوانتم quantum ضوء يحدث له أحد أمرين: إما أن يرفع إلى مدار أعلى (أى أكثر بعداً عن النواة) من المدار الذى كان يحتله، فيقال عن الجزئ إذ ذلك أنه فى حالة «مثاره» أو «نشطة» لأن أحد إلكتروناته أصبح يحمل طاقة أكثر مما كان يحملها من قبل، أو أن يقذف به إلى خارج الجزئ فيصبح الجزئ متأيناً موجب الشحنة ويكون الإلكترون المتحرر سالب الشحنة عالى الطاقة.

بديهى أن الطاقة اللازمة لرفع إلكترون من مدار إلى آخر أعلى منه تتوقف على فرق الطاقة بين المدارين. فإذا امتصت ذرة أو جزئ كوانتم من الضوء إرتفع مستوى الطاقة فى أحد الإلكترونات فيه، وإذا عاد الإلكترون إلى مداره الأصلى مباشرة يشع منه كوانتم من الضوء، أو قدر من الحرارة يعادل ما فقده من طاقة فى هبوطه من المدار المنشط إلى المدار الأصلى. فإذا أشع ضوءاً أحدث الظاهرة التى يطلق عليها «بريق» أو موهج ضوئى photoluminscence، يوجد منه نوعان الفلورة fluorescence والفسفرة phosphorescence، ينبعث فى الحالة الأولى ضوء من المادة أثناء تعرضها للضوء أو لمدة قصيرة بعد ذلك، أما فى الحالة الثانية فيستمر انبعاث الضوء منها لمدة طويلة بعد إبعادها عن الضوء.

وبناء على ما تقدم تكون الخطوة الأولى فى اقتناص النبات للطاقة هى عبارة عن امتصاص جزيئات الكلوروفيل للضوء، وجزئ الكلوروفيل مركب بحيث إذا امتص كوانتم ضوء واحد يفقد

إلكترون واحد بوحدة الطاقة التى يحملها. إذا رفعت الطاقة الإلكترون إلى خارج الجزئ. هذا الإلكترون إذن، يحمل طاقة تعادل الطاقة الضوئية التى اقتنصها (يحتوى كل كوانتم على كمية معينة من الطاقة تتناسب مع عكس طول الموجة الضوئية). بذلك يستطيع أن يكون جزئ الكلوروفيل «واهب» إلكترون إذ امتص ضوءاً من الموجات الضوئية التى يمتصها.

ولكى ينتفع الكلوروبلاست بالطاقة التى يحملها الإلكترون (الإلكترونات) يجب أن تتم عدة خطوات لا تزال نجهل الكثير منها وإن كنا نعرف نتيجتها. فيجب أولا أن ينتقل الإلكترون إلى حيث ينتفع بما يحمله من طاقة، أى إلى مستودع طاقة energy sink، ثم تتحول الطاقة التى يحملها إلى طاقة كيماوية. لكى يستطيع إلكترون منشط أن يترك جزئ كلوروفيل فى كلوروبلاست وأن يحول ما يحمله من طاقة ضوئية إلى طاقة كيماوية يجب أن يكون جزئ الكلوروفيل فى موضع فى الكلوروبلاست ثابت بالنسبة لغيره من جزيئات الكلوروفيل الموجودة منه، وجزيئات المركبات والإنزيمات الأخرى التى ينتقل بينها الإلكترون، لتحويل ما يحمله من طاقة.

لاشك فى أن ترتيب جزيئات الكلوروفيل فى غشاء الصفيحة فى الكلوروبلاست له أهمية كبيرة لكى يحدث الضوء الممتص أثره فى تحلل الماء ضوئيا، لأنه إذا تهدم البناء الداخلى للصفائح، وتهدم معه ترتيب جزيئات الكلوروفيل فيها، لا تتحلل جزيئات الماء رغم امتصاص جزيئات الكلوروفيل للضوء.

أشرنا إلى أن كلوروفيل أ هو الصبغة الوحيدة فى النباتات الخضراء اللازمة لتحلل الماء بالضوء. وأن الصبغات الأخرى تشترك فى هذه العملية بطريق غير مباشر، من حيث أنها تنقل ما تمتصه من طاقة ضوئية إلى كلوروفيل أ أو إلى كلوروفيل ب الذى ينقلها بدوره إلى كلوروفيل أ. أى أن كلوروفيل أ هو المفتاح الوحيد لعملية تحليل الماء ضوئيا.

ترجع أهمية كلوروفيل أ فى هذه العملية إلى عمله كواهب إلكترونات عالية الطاقة. إذ عندما يمتص جزئ كلوروفيل أ كوانتم واحد من الضوء الأحمر أو الأزرق ينفصل عنه إلكترون واحد تتناقله مستقبلات إلكترونات مختلفة موجودة فى بذيرات الكلوروبلاست.هذه المستقبلات عبارة عن مساعدات إنزيمات أو مركبات متخصصة فى الخلية تعمل فى تتابع بحيث تنتقل الإلكترونات المثارة إلى مستقبل بعد آخر، وفى كل مرة ينتقل فيها إلكترون عالى الطاقة يفقد بعض طاقته وتصبح بعض هذه الطاقة المتحررة فى متناول الكلوروبلاست حيث تسهم فى مد العمليات الأيضية، وبعض تفاعلات المرحلة التالية من عمليات البناء الضوئى بالطاقة اللازمة لها.

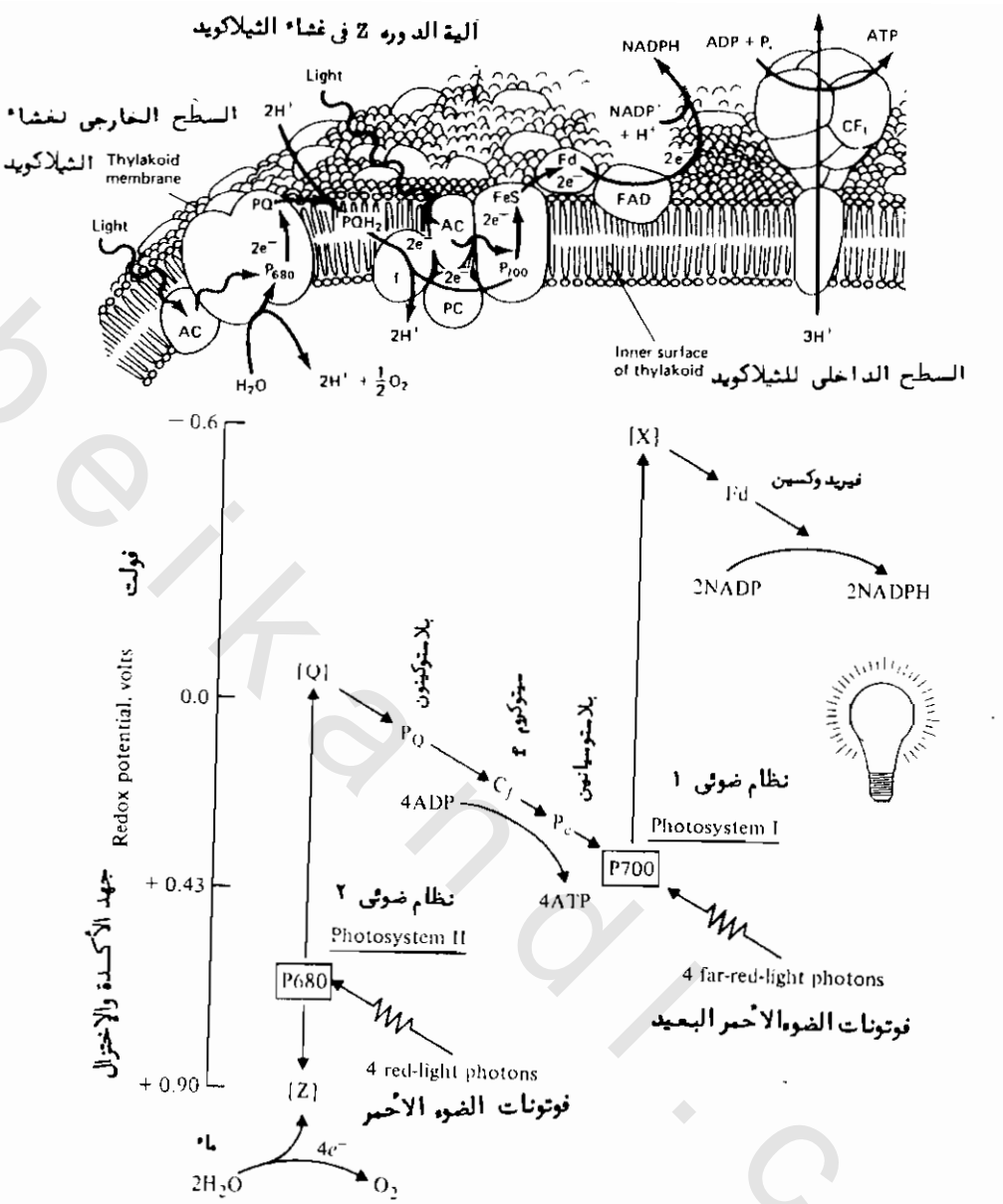
وبناء على ذلك يكون دور الضوء فى العملية هو مد الكلوروفيل بطاقة فيزيقية تتحول تدريجيا إلى طاقة كيماوية نافعة عن طريق نقل إلكترونات منه.

تسلك الإلكترونات المثارة من الكلوروفيل عدة طرق يطلق على أحدها النقل الدائرى وينتج عنه طاقة كيماوية فقط ممثلة فى أربطة أدين ٣- فو عالية الطاقة. وهناك طريق آخر يطلق عليه النقل غير الدائرى، ينتج عنه طقة كيماوية مختزنة فى أربطة أدين -٣ فو، وإيدروجين يدخل فى عملية تثبيت ثانى أكسيد الكربون. يمكن تلخيص كل من الطريقيتين كما يأتى :

١-شكل Z فى التفاعلات الضوئية (النقل الغير دائرى للإلكترونات) :

يوضح الشكل للبناء الضوئى (شكل ١٣٥) مراكز ضوئية photocenters وظيفتها تجميع الضوء gathering وهى مراكز مكملة لبعضها ويرمز لها بالنظام الضوئى١ والنظام الضوئى ٢ photosystem I and phototosystem II. النظام الضوئى ٢ له مراكز تجميع الضوء والتى تعمل فى تفاعل هيل. حيث أن الماء يؤكسد أى ينشق ويخرج منه إلكترونات من الإيدروجين ويتكون أوكسجين جزيئى يخرج فى عملية البناء الضوئى. هذا النظام مؤكسد قوى جدا وحساس للضوء الأحمر. أما النظام الضوئى ١ فهو تفاعلات حساسة جدا للضوء الأحمر البعيد والتى تختزل NADP إلى NADPH وهكذا ينتج عنها مركب قوى الإختزال. كلا النظامين يتم إذ دواجهما أى ربطهما مع بعض بسلسلة من مركبات ناقلة للإلكترونات مشابة للمركبات الناقلة للإلكترونات والخاصة بالتنفس فى الميتوكوندريا. التتابع الإزدواجى لهذه المركبات الناقلة للإلكترونات ينتج عنه ATP. بينما الضوء الأحمر له طاقة كافية لعمل النظامين الضوئيين ١ و ٢ فإن الضوء الأحمر البعيد طاقته أقل من الضوء الأحمر ولذلك فهو قادر على عمل وتنشيط نظام ضوئى ١ فقط.

فى حالة نظام نقل الإلكترونات فى الميتوكوندريا أثناء التنفس توجد مركبات فلافوبروتينات وكينون وسيتوكرومات a و b و c. أيضا أغشية البلاستيدات الخضراء والتى لها دور فى عملية نقل الإلكترونات فإنها تحتوى مركبات لنقل الإلكترونات مشابهة للمركبات السابقة حيث يوجد فلافوبروتين وكينونات وسيتوكرومات b و c . نوع السيتوكروم c الداخل فى نظام نقل الإلكترونات فى البلاستيدات الخضراء يسمى سيتوكروم f. وسمى كذلك بالنسبة للـ frond أى الورقة ولذلك سمى بأول حرف من frond وسمى سيتوكروم f . بالإضافة إلى ذلك فإنه توجد بروتينات تحتوى نحاس وبلاستوسيانين وبروتينات حديد غير هيمية non heme مثل ferredoxin . يعتقد أن فيريدوكسين أو مركب آخر بروتين - كبريت - حديد يعتقد أنه المركب المستقبل للإلكترونات الإبتدائى فى النظام الضوئى ١ .



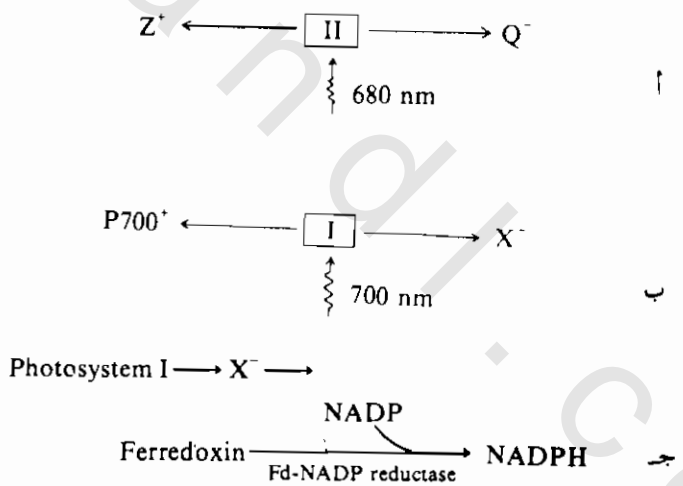
(شكل ١٣٥) : شكل Z فى الكيمياء الضوئية photochemistry فى عملية البناء الضوئى.

عملية النقل الغير دائرى للإلكترونات وعملية الفسفرة الضوئية

THE Z SCHEME FOR ELECTRON TRANSPORT IN PHOTOSYNTHESIS

النظام الضوئى ٢ Photosystem II (محرر الأوكسجين) :

يعتبر النظام الضوئى ٢ هو مركز لتجميع الضوء والذى يتكون من نوع معين من كلوروفيل يمتص الضوء القصير الموجه وهو نوع معين من كلوروفيل a بالذات وهو يسمى P680 ويكون أفضل حساسية له للضوء عند طول موجه ٦٨٤ نانومتر. يحتوى هذا المركز على كلوروفيل b أيضا ويعتبر كلوروفيل a هو الأساس الذى يمتص الضوء ويعتبر كلوروفيل b إضافى. وبالإضافة إلى الطراز الممتص للضوء light - trapping form وهو P860 فإنه يوجد ٢٠٠ جزيئ كلوروفيل إضافيه مرتبطة مع المركز المجمع للضوء . المركز به ٥٠ جزيئ كاروتينويد carotenoid وأربعة جزيئات بلاستوكينون plastoquinones وجزيئين سيتوكروم b وستة منجنيز. بالإضافة إلى المكونات المعروفة فإن المركز يحتوى على مركب أو مركبات مانحة electron donor تسمى Z وهى مركبات مؤكسدة قوية ومركب مستقبل للإلكترونات يسمى Q مركب مختزل ضعيف. يمكن أن يكون Q عبارة عن بلاستوكينون. النظام الضوئى ٢ له إحتياجات للكلوريد بالإضافة إلى المنجنيز ويتم تثبيطه بواسطة dichlorophenyl dimethyl urea (DCMU) والأخير يستعمل كمبيد حشائش. يمكن توضيح هذا التفاعل لهذا النظام (شكل ١٣٦).



(شكل ١٣٦) : أ – تحول المركب Z^+ إلى Q^-

ب – تحول المركب $P700^+$ إلى X^- جـ – تكوين NADPH

حيث أن مؤكسد قوى Z^+ ينتج عند المركز وله جهد أكسدة وأختزال redox potential هو E^{01} حوالى 0.81+ أى + ٠,٨١ فولت ومختزل ضعيف Q^- يتم إنتاجه أى تكوينه وله جهد أكسدة وإختزال قريب من الصفر. المؤكسد القوى قادر بدرجة كافية عى أكسدة الماء وينتج عن ذلك خروج أكسجين جزيئى كما فى المعادلة

$$2H_2O \longrightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$$

المركز المؤكسد يمكن أن يكون نوع خاص من الكلوروفيل a وله موجه إمتصاص عظمى هى ٦٨٤ نانومتر. تمت دراسة هذا الكلوروفيل ويرمز له بالرمز P680 ومعنى P أول حرف من كلمة pigment أى صبغة وبالرغم من عدم دراسة هذه الصبغة بالتفصيل لعدم التمكن من عزلها فإنها مشابهة أو مرادفة لمركز تم دراسته بالتفصيل فى النظام الضوئى١ ,٠ يرمز له P700 . غير معروف بالضبط تركيب المركبQ وهو عامة مركب مستقبل للإلكترونات إبتدائى أو أولى فى النظام الضوئى ٢ وهو مركب يزيل عملية الفلورة أى يمنع حدوثها. يعتبر مركب البلاستوكينون أقل المركبات فى جهد ريدوكس (جهد الأكسدة والأختزال) وهو حوالى صفر فولت 0.0 volts .بالرغم من أن النظام الضوئى ٢ لا يعمل عند إزالة البلاستوكينون توجد أدلة على أن Q^- والبلاستوكينون مركبين مختلفين. يمكن أن يكون سيتوكروم b_6 وله جهد ريدوكس -٠٦, يمكن أن يكون Q^- .

عند إستقرار الإلكترونات مع مركب مختزل ضعيف Q فإنها تمر خلال سلسلة من نقل الإلكترونات إلى مركز آخر لتجميع أى إمتصاص الضوء وهو النظام الضوئى ١ . ينتج عن ذلك أن مركز النظام الضوئى٢ يصبح فارغ لخروج الإلكترونات فيتم ملؤه مرة أخرى بواسطة إلكترونات من الماء كما سبق شرحه وهكذا تستمر العملية. وهكذا فإن الماء تكون مصدر طبيعى واهب للإلكترونات فى عملية البناء الضوئى.

جهد ريدوكس للمركبات المختلفة التى لها دور فى النظامين الضوئيين ١ و ٢ مختلفة (جدول ٢٠).

(جدول ٢٠) : جهدريدوكس (E^{01}) لبعض المركبات الهامة فى عملية البناء الضوئى

المركـــــــــب	جهد الأكسدة والإختزال بالفولت
صبغة viologen	٠,٥٥-
ferricyanide	٠,٤٤-
ferredoxin	٠,٤٣-
hydrogen	٠,٤٢-
NADPH (NADH)	٠,٣٢-
سيتو كروم b_6	٠,٠٦-
بلاستوكينون	صفر
(PMS) phenazine methosulfate	٠,٠٨+
(DCPIP) 2.6 - dichloro indophenol	٠,٢٢+
سيتوكروم f	٠,٣٧+
بلاستوسيانين	٠,٣٧+
P 700	٠,٤٣+
أوكسجين	٠,٨٢+

النظام الضوئى ١ Photosystem 1 **(إختزال** NADP) :

مركز جمع أى إمتصاص الضوء فى النظام الضوئى ١ يتكون من كلوروفيل a وله درجة عظمى للإمتصاص عند ضوء طول موجته ٧٠٠ نانومتر. وهذا النوع الخاص من كلوروفيل a يسمى P 700 . يتكون المركز من حوالى ٢٠٠ جزيئ كلوروفيل ومنها جزيئ واحد وربما أن يكونا جزيئين من الطراز P 700. جزيئات كلوروفيلa خلاف P 700 تجمع الضوء وتنقل الطاقة إلى جزيئ P 700. إنتقال الطاقة يمكن أن يكون إفتراضيا عن طريق إصطدام الجزيئات molecular collision. يحتوى المركز على خمسون جزيئ كاروتينويد وجزئى سيتوكروم f وجزيئ بلاستوسيانين وجزيئين سيتوكروم b وفيريدوكسينات محاطة بغشاء.

البلاستوسيانين عبارة عن بروتين نحاس منخفض الوزن الجزيئى حوالى ٢١ ألف له جهد ريدوكس + ٠,٣٧ فولت. تأثير وتفاعل الضوء عند مركز النظام الضوئى ١ يسبب أكسدة ضعيفة

أى يصبح المركب$^{+}$ P 700 مؤكسد ضعيف يتكون عن جهد ريدوكس + ٠,٤٣ فولت والمركب X^{-} مختزل قوى. يمكن شرح التفاعل كما فى الشكل (شكل ١٣٥).

طبيعة المركب X^{-} غير معروفة وهو مستقبل أولى أى إبتدائى للإلكترونات. يوجد إعتقاد بأنه يمكن أن يكون فيريدوكسين محاطة بغشاء له جهد ريدوكس -٠,٤٣ فولت. عامة المركب المختزل المتكون فى النظام الضوئى ١ بقوة كافية لإختزال NADP إلى NADPH . والنقص تبعا لذلك فى الإلكترونات الناشئ فى مركز النظام الضوئى ١ يتم تعويضه بالإلكترونات وملئة بالإلكترونات المنتقلة من النظام الضوئى٢ وذلك عن طريق إزدواجية بين نظام نقل الإلكترونات. الناتج النهائى لذلك كله هو أن مرور الطاقة فى صورة إلكترونات منتقلة أى نقل إلكترونات يكون من الماء من النظام الضوئى ٢ وعبر نظام نقل الإلكترونات إلى النظام الضوئى١ ثم إلى NADP لتكوين NADPH.

ومن أهم صفات هذه الدورة هو القبض على طاقة قابلة للإستعمال فى صورة جزيئات NADPH. وحيث يتم إختزال الفيريدوكسين بواسطة المركب X^{-}. يعتبر الفيريدوكسين عبارة عن بروتين حديدى غير هيمى nonheme وهو من أهم المركبات وأكثرها سالبية كهربائية معروفة والتى توجد طبيعيا فى المركبات الحيوية، أى أكبر المركبات الحيوية الطبيعية فى السالبية الكهربائية الموجودة فى الأنسجة الحيوية. وهو عبارة عن بروتين ذو وزن جزيئى صغير حوالى ١٢ ألف وبه جزيئين كبريت وجزيئين حديد. وهو سهل الإنفصال عن أغشية البلاستيدات الخضراء حيث أن إرتباطه بهذه الأغشية غير قوى. ولذلك يمكن أن يفقد من أغشية البلاستيدات عند تحضيرها للدراسة. الجهد الريدوكسى للفيريدوكسين حوالى -٠,٤٣ فولت .

عملية الإختزال NADP إلى NADPH تحدث عن طريق فيريدوكسين ويتم عملها عن طريق إنزيم فلافوبروتين يسمى ferredoxin - NADP reductase (شكل ١٣٥). ويعتبر هذا الإنزيم جزء مكمل لغشاء البلاستيدة الخضراء.

توجد مركبات صناعية أى غير موجودة طبيعيا تعمل كمستقبلات للإلكترونات مثل indophenol أو ferricyanide و phenazine methosulfate ومركبات كينون أخرى والتى يمكن إختزالها بالنظام الضوئى ١ .

إزدواجية النظام الضوئى ١ و ٢ The coupling of photosystem Iand II :

النظام المتخصص فى نقل الإلكترونات بين النظام الضوئى ١ و٢ غير مدروس بالضبط أو

بالأحرى غير مفهوم بالتفصيل وهو كما فى الشكل (شكل ١٣٧). يوجد خفض فى جهد الريدوكس من النظام الضوئى ٢ إلى النظام الضوئى ١ حوالى ٠,٤٣ فولت كافية لإنتاج جزئى ATP . وفى الحقيقة أن هذا النقص فى الجهد هو عند إنسياب الإلكترونات من نظام ضوئى ٢ إلى نظام ضوئى ١ والذى يسبب حدوث الفسفرة الضوئية photophosphorylation. حيث أن تحول ATP إلى ADP ينتج عنه ٣٠ كيلو جول لكل جزيئ وأن جهد ٠,٤٣ فولت تساوى ٤١ كيلو جول (حيث أنه من المعروف أن ٩٦ كيلو جول لكل فولت إلكترون electron volt وحيث أن الفولت هو ٠,٤٣ فإنه بالحساب بنسبة وتناسب ينتج من ٠,٤٣ فولت أى تساوى ٤١ كيلو جول. وهكذا توجد طاقة كافية لتكوين جزئى ATP واحد على الأقل حيث أنه يحتاج ٣٠ كيلو جول لكل جزيئ).

مما سبق يتضح أن الإنخفاض فى جهد الإلكترونات والذى يحدث الفسفرة الضوئية كاف لتكوين جزيئ واحد على الأقل ATP.

أ $2H_2O \longrightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$

ب
$$H_2O \longrightarrow \boxed{P680} \longrightarrow \text{Plastoquinone} \longrightarrow \begin{matrix}\text{Cytochrome } f \\ \text{and/or} \\ \text{Plastocyanin}\end{matrix} \longrightarrow \boxed{P700} \longrightarrow NADP$$

(شكل ١٣٧) : تكوين NADP من الماء

٢ – النقل الدائرى للإلكترونات Cyclic electron flow :

يمكن أن يوجد النقل الدائرى للإلكترونات كجزء من النقل الغير دائرى للإلكترونات ولكن أثبت أرنون Arnon أنه لديه أدلة تثبت أن عملية النقل الدائرى للإلكترونات يمكن أن تحدث مستقلة وخاصة بذاتها وأن لها نظام ضوئى آخر (شكل ١٣٨).

وفى هذه الدورة يتم إمتصاص الضوء أى أمتصاص الطاقة بواسطة الكلوروفيل وأن المركز الفعال لتحويل الطاقة الضوئية إلى عمل وخروج الإلكترون من صبغة الكلوروفيل هو الصبغة P 700 حيث أن الطاقة الضوئية الممتصة تسبب زيادة فى طاقة إلكترون معين ويصبح زائد الطاقة وهذه الطاقة تؤهله للخروج من مداره المعتاد وينتقل إلى المركب X ومنه ينتقل إلى مركب الفيريدوكسين ثم يعود مرة أخرى إلى نظام نقل الإلكترونات وهوسيتوكروم f ثم بلاستوسيانين ثم الصبغة P 700. وهكذا فإن هذه الدورة عملية نقل دائرى للإلكترونات حيث يخرج الإلكترون من جزيئ كلوروفيل ويرجع إلى نفس الجزيئ ولذلك سميت بالنقل الدائرى. وهى أيضا فى هذه الحالة تعتبر كجزء من النقل الغير دائرى للإلكترونات. ولكن وجد أنه فى الأنسجة الحية أنه يتخلل عملية الإنتقال هذه مركب سيتوكروم خاص هو مركب سيتوكروم b_6 وهذا المركب ينتقل منه الإلكترونات إلى المركب سيتوكروم f وهكذا.

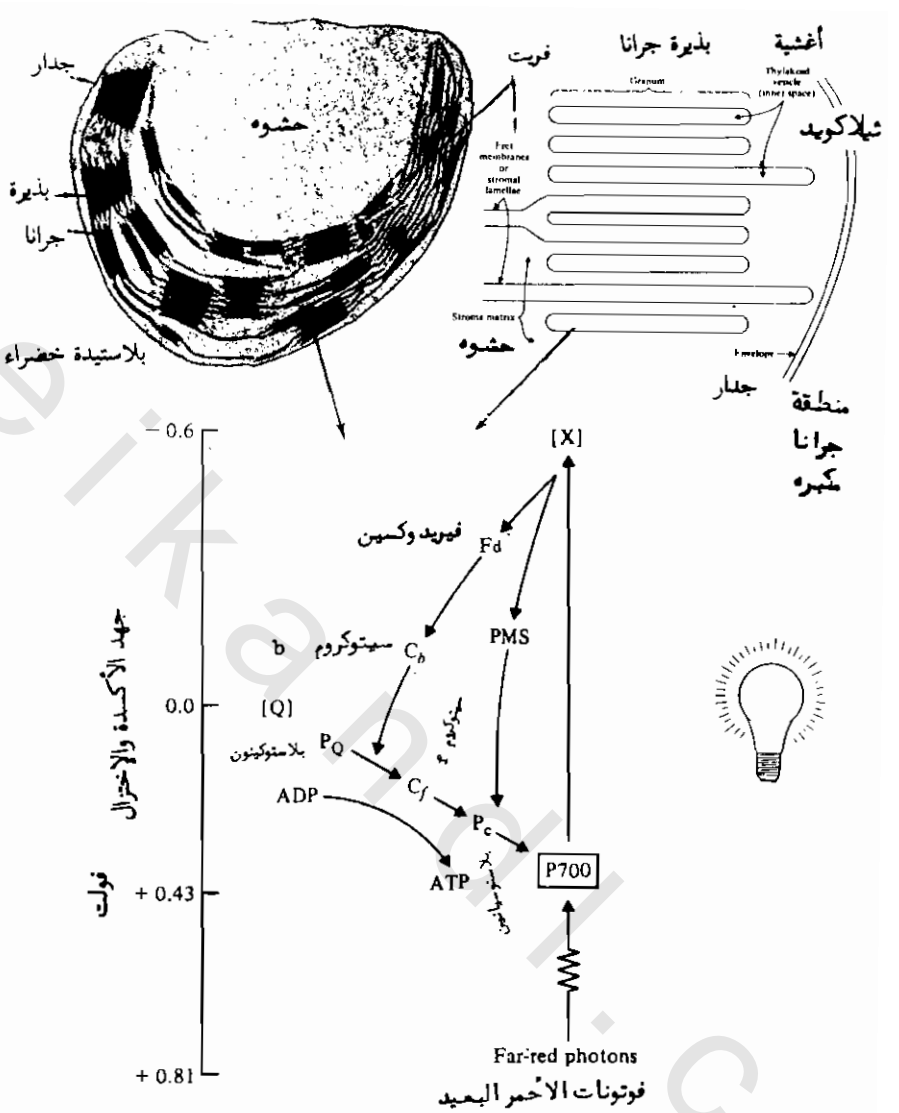
وينتج عن هذه الدورة جزيئ ATP (شكل ١٣٩) وغير معروف مكان تكوينه بالضبط ولكنه يتكون أثناء إنتقال الإلكترون من سيتوكروم b_6 إلى سيتوكروم f إلى البلاستوسيانين ثم إلى الصبغة P700 أى يتكون فى هذه الأثناء. يلاحظ فى هذه الدورة أنه لا يوجد تحلل للماء بعكس الدورة السابقة.

تحتاج هذه الدورة إلى الضوء ويعتقد أنه الضوء المستعمل هو الأحمر البعيد far red.

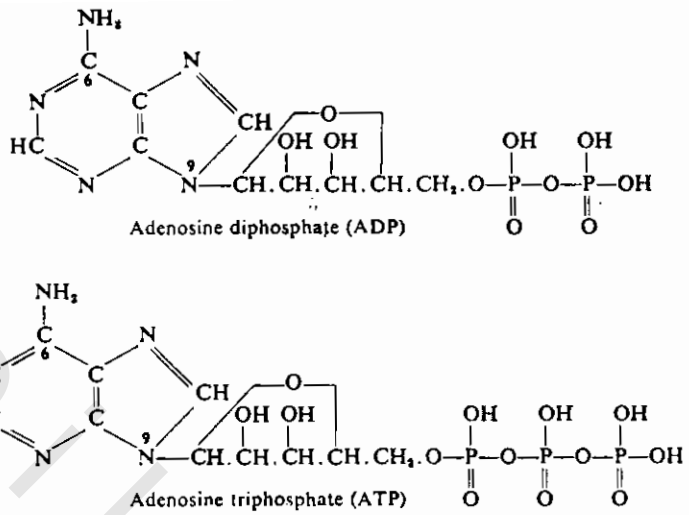
وجد أنه فى حالة إستعمال مركبات لها جهد ريدوكسى مثل PMS Phenazine methosulfate وإضافته للصبغة P700 مباشرة فإنه يحدث إنتقال للإلكترونات من المركب X إلى هذا المركب PMS ثم إلى الصبغة P 700 مباشرة وينتج أيضا جزيئ ATP (شكل ١٣٨).

بالرغم من أن هذه الدورة تحدث بوضوح فى التجارب فى البلاستيدات الخضراء المعزولة أى الحرة *in vitro* أى معزولة منفردة خارج النبات. ولكن يوجد أدلة ضئيلة على حدوث هذه الدورة فى النبات السليم *in vivo* أى أن حدوثها ضئيل أو مشكوك فيه.

يتضح مما سبق أن ناتج عملية الفسفرة الضوئية هو الحصول على جزيئات ATP



(شكل ١٣٨) : النظام الدائرى للإلكترونات



(شكل ١٣٩) : تركيب جزيء ATP و ADP

وجزيئات NADPH وهما يستعملان فى الخطوة التالية أى ثالثا أى إختزال ثانى أوكسيد الكربون وتكوين جزيء سكر سداسى.

ثالثا : تكوين السكر من ثانى أوكسيد الكربون

وبعبارة أخرى آلية تثبيت ثانى أكسيد الكربون الجوى:

كان من ضمن الأبحاث التى أجريت لاكتشاف ميكانية تثبيت ك أ٢ فى عملية البناء الضوئى أبحاث تعتمد على التعرف على المركبات الوسطية التى تتكون أثناء العملية، ولكنها لم تؤد فى أول الأمر إلى أى نتيجة مقبولة. ثم تبدل الموقف ولاحت بوادر الأمل باستعمال الكربون المشع ك١١ «ذى العمر القصير» لاكتشاف المركبات الوسطية فى عملية البناء الضوئى، غير أن هذه البحوث توقفت أثناء الحرب العالمية الثانية لتبدأ ثانياً بعد نهايتها بواسطة البحوث الفذة التى قام بإجرائها كالفن سنة ١٩٤٨ Calvin باستعمال ك ١٤ – ذى العمر الطويل الذى تمتد نصف حياته إلى أكثر من ٥٠٠٠ سنة – الذى توفر بعد إنتهاء الحرب العالمية الثانية. فكان لمثل هذه

الأبحاث الفضل فى كشف غوامض التفاعلات والنواتج الوسطية للعملية، وإرساء ميكانيتها على أسس سليمة.

لما توفر الكربون المشع ك ١٤ أمكن متابعة مسار ذرة الكربون من ك أ٢ فى البداية، وفى المركبات الوسطية التى تظهر فيها ذرة الكربون المشع، حتى يتم تحويلها إلى كربوإيدراتية فى النهاية استعمل فى هذه التجارب طحالب خضراء وهى الطحلب كوريللا *Chlorella* والطحلب *Scenedesmus* فى مزارع خاصة تحت ظروف محددة بحيث يمكن أخذ عينة منه فى أى وقت وتكون هذه العينة متجانسة مع عينات أخرى مشابهة. ولإجراء هذه التجارب يعرض معلق من الطحلب لغاز ثانى أكسيد كربون مشع لفترة معينة من الوقت، ثم يقتل بسرعة بنقله إلى كحول فى درجة الغليان، ثم يكشف عن المركبات المشعة المتكونة فيها بواسطة الفصل الكروماتوجرافى على ورق الترشيح paperchromatography، ثم توضع ورقة الترشيح بما تحمله من مواد فوق فيلم فوتوجرافى فتتكون عليه بقعة سوداء مقابل المواد المشعة المحمولة على ورقة الترشيح. وبهذه الطريقة يمكن أخذ فكرة مبدئية عن نوع المركب المشع من موضعه على ورقة الترشيح، ثم فصل كل منها من الورقة وتحليلها كيماويا للتعرف على المركب بصورة قاطعة وتسمى هذه الطريقة لتصوير المركبات المشعة autoradiography.

نتج عن تعريض الطحلب لثانى أكسيد الكربون المشع لمدة ٣٠ ثانية ظهور الإشعاع فى حوالى ١٢ مركباً، منها سكروز وسكاكر أحادية الفوسفات وأخرى ثنائية الفوسفات وفوسفات تريوز، وحامض فوسفوجلسريك، والأحماض الأمينية: جليسين، والألانين، وأسبارتيك، وجلوتاميك، والأحماض ماليك، وأيزوستريك، وغيرها.

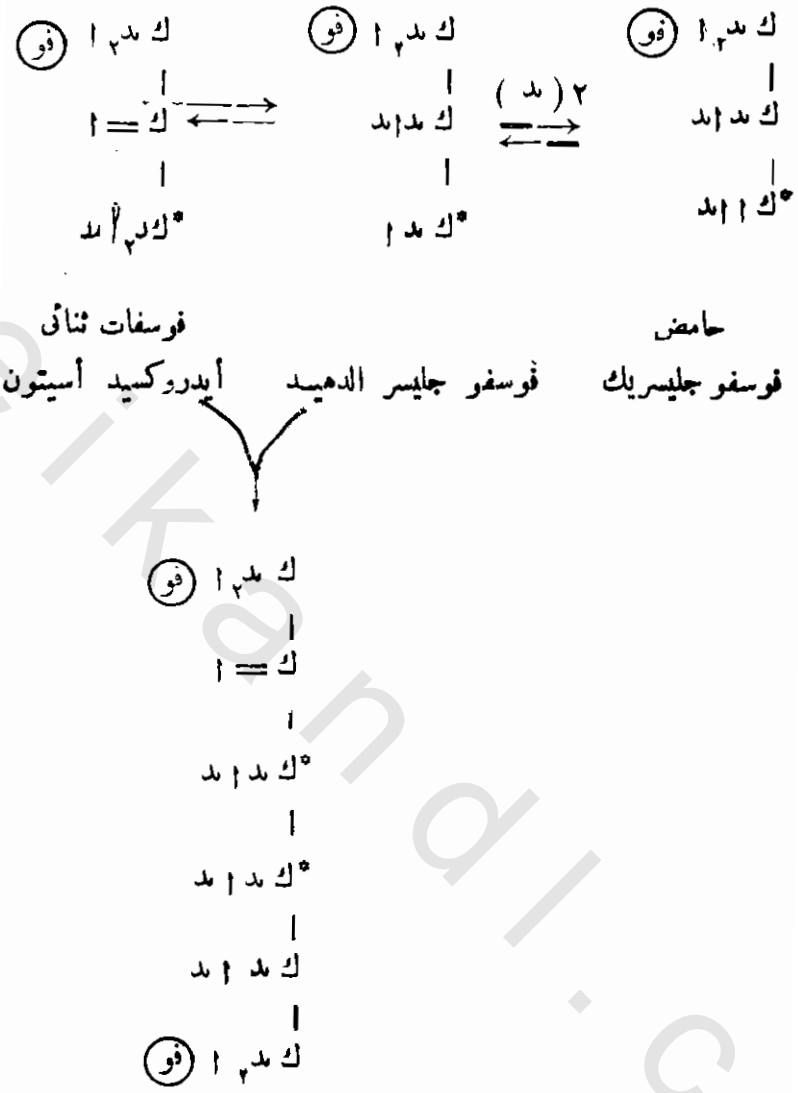
وباختصار فترة التجربة إلى ٥ ثوان تبين الإشعاع فى عدد أقل كثيرا من المركبات عما كان فى ٣٠ ثانية، وظهر الإشعاع بكثرة طاغية فى حامض فوسفوجليسريك، كما ظهر بعض الإشعاع بدرجة قليلة فى سكر ثنائى الفوسفات، وأحادى الفوسفات، وفوسفات تريوز وحامض ماليك، وألالأنين. وباختصار فترة التجربة إلى ثانيتين ظهر حوالى ٩٥ فى المائة من الإشعاع فى حامض فوسفوجليسريك مما يدل على أن هذا المركب هو أول مركب ثابت من المركبات الوسطية فى عملية البناء الضوئى.

حامض فوسفوجليسريك يحتوى على ثلاث ذرات كربون، فمن الواجب إذن معرفة أى هذه الذرات ذات الإشعاع. بتفتيت هذا الحامض على خطوات ظهر أن ذرة الكربون الداخلة فى تركيب مجموعة الكربوكسيل الطرفية هى ذرة الكربون المشعة، كذلك أمكن فصل فروكتوز ثنائى

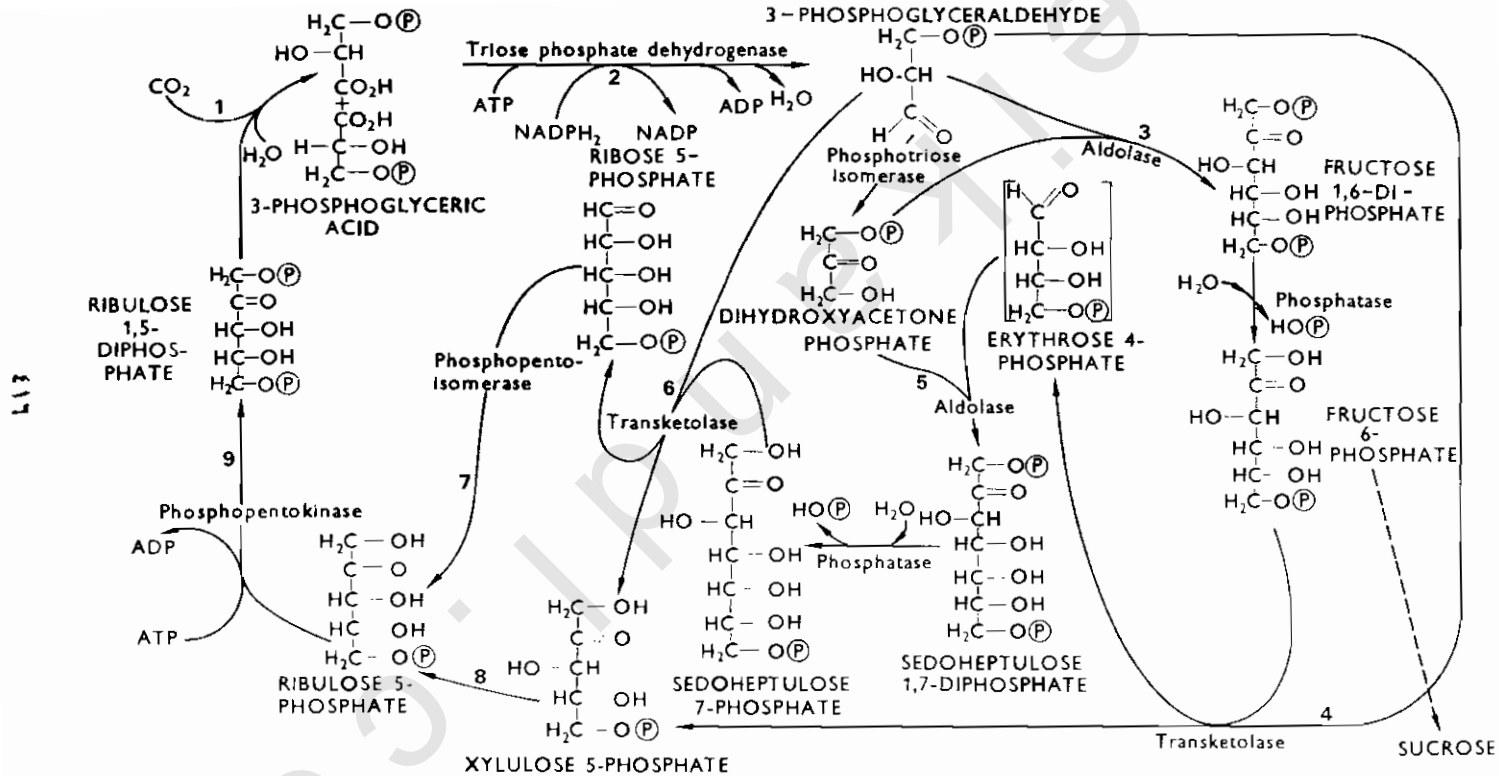
الفوسفات من مستخلص النباتات التى تعرضت مدة ٥ ثوان للكربون المشع، وبتحليله تبين أن ذرات الكربون المشعة فيه هى الزوج الوسطى رقم ٣ ، ٤ . من المعروف أن سكر الفروكتوز يتكون بالتفاعل العكسى لعملية أنشطار هذا السكر فى عملية الانشطار glycolysis فى عملية التنفس، أى من جزيئين من فوسفات تريوز. وقد أعطت هذه النتيجة فكرة واضحة عن كيفية دخول ذرات الكربون المشعة فى الموضعين ٣ ، ٤ من جزئ الفركتوز ، حيث يتكون هذا السكر من مركبين كل مركب يتكون من ثلاثة ذرات كربون ويوجد الأشعاع فى ذرة كربون طرفية لكل منها وهكذا يتحد هذين الجزيئين رأسا لرأس لتكوين سكر الفركتوز ثنائى الفوسفات. المركبين ذو الثلاث ذرات كربون هما فوسفوجليسرألدهيد وداى هيدروكسى أسيتون فوسفات (شكل ١٤٠) وبنفس هذه الطريقة وتتبع مسار الإشعاع أى مسار أى وجود ذرة الكربون المشعة فى المركبات المختلفة الوسطية أمكن بالتفصيل معرفة تتابع هذه المركبات الوسطية مركب تلو الآخر حتى تم إستنتاج الدورة.

أتضح من تجارب كالفن ومساعدوه أن أول مركب مستقبل لثانى أوكسيد الكربون الجوى هو مركب الربيلوز ثنائى الفوسفات ribulose 1-5 diphosphate ويتكون مركب وسطى ذو ستة ذرات كربون غير ثابت سريع التحلل ينشق ليكون جزيئين من حامض فوسفوجلسريك ولذلك يظهر كأول مركب مشع فى هذه الدورة. يستخدم فى التفاعل السابق إنزيم ribulose diphosphate carboxylase. وبعد ذلك يتحول حامض فوسفوجلسريك إلى فوسفوجلسرألدهيد وذلك فى وجود إنزيم فوسفوجلسرألدهيد ديهيدروجينز phosphoglyceraldhyde dehydrogenase وله مرافق إنزيم NADP . ومن هذا المركب يتكون مركبات أخرى مثل داى هيدروكسى أسيتون فوسفات وفراكتوز ثنائى الفوسفات ثم إريثروز ٤ فوسفات مع داى هيدروكسى أسيتون فوسفات يتكون السكر السباعى سيدوهبتيولوز ثنائى الفوسفات ومن الأخير يمكن أن يتكون سكر خماسى مثل xylulose 5 phosphote ثم ربيولوز ٥ فوسفات وهكذا فإن هذه الدورة تشمل تكوين مركبات ذات ٣ ذرات كربون و٤ و٥ و٦ و ٧ وأيضا مركبات ذات ذرتين كربون مثل glycol aldhyde. وفى النهاية يتكون من سكر الفراكتوز أحادى الفوسفات السكروز والذى ينتقل من الأوراق إلى جميع أجزاء النبات عن طريق اللحاء لتغذية جميع خلايا النبات.

يحدث ذلك فى وجود أنزيمات عديدة مثل aldolase و isomerases و transketolase و phosphatases و kinases و epimerase و dehydrogenase (شكل ١٤١).



(شكل ١٤٠) : تكوين سكر الفركتوز من مركبين كل منهما يحتوى ٣ ذرات كربون (النجمة توضح ذرة الكربون المشعة).



(شكل ١٤١) : دورة كالفن للبناء الضوئى

نباتات ك ٤ وك ٣ C_4 and C_3 Plants

تم اكتشاف نباتات الـ C_3 بواسطة Calvin & Benson وأمكن اثبات ذلك فى تجاربهم على طحلب أخضر وحيد الخلية يسمى الـ *Chlorella* ، وكان ذلك بإستخدام العناصر المشعة، حيث يتم تنمية طحلب الـ *Chlorella* فى الماء وفى جو به Co_2 مشع فى ذرة الكربون ويسمى $C^{14}O_2$ حيث يتم استقبال CO_2 بواسطة خلية الطحلب وبعد زمن بسيط يتم قتل الطحلب والتعرف على المركبات المشعة الموجودة فيه، وبعد دقائق فقط وجد أنها مركبات مختلفة ومنها سكريات خماسية أو سداسية ومنها السكروز.

ولكن باختصار زمن التجربة إلى ثوانى معدودة أى ثانية أو بضع ثوانى قليلة، فقد وجد أن أول مركب يتكون هو الـ phosphoglyceric acid، ومن هنا يتم استنتاج أن أول مركب ثابت يتكون هو حامض الـ phosphoglyceric acid، وبعد ١ – ٢ دقيقة يوجد أشعاع فى سكر الـ Ribulosediphosphate والسكروز.

وقد كان ذلك دليل على أن هذا هو المسار السليم لعملية البناء الضوئى، حيث أن ناتج عملية البناء الضوئى فى النباتات عامة هو السكروز، وحيث أن ظهور الاشعاع فى السكروز دليل على أن هذا هو المسار السليم لـ CO_2 فى داخل النبات فى عملية البناء الضوئى وتكوين السكروز وغيرها من السكريات الخماسية والسداسية المشعة والتى امكنهم اثبات الدورة من هذه السكريات المشعة.

تم عزل هذه المركبات المشعة باستعمال طريقة الـ paperchromatography حيث توجد المركبات المشعة منفردة أو مستقبلة كل مركب على حدة على ورقة الكروماتوجرافى.

ويتم معرفة ذلك بالـ autoradiography، حيث أنه فى هذه الطريقة يمكن التعرف على المركبات المشعة الموجودة على ورقة الكروماتوجرافى، حيث تظهر المركبات المشعة على هيئة بقع غامقة اللون، أى أن المركبات المشعة تظهر فى الصورة على هيئة بقع غامقة.

ويتم فصل هذه المركبات من ورقة الكروماتوجرافى واختبارها للتعرف عليها وتسميتها.

ومن هذا الاختبار تم التعرف على أن أول مركب يتكون فى الثوانى الأولى وعلى ورقة الكروماتوجرافى هو حمض phosphoglyceric acid وبعد عديد من الثوانى تزيد عدد المركبات المشعة، وبعد أكثر من دقيقة يزيد أيضا عدد المركبات المشعة، وبذلك تم التعرف على هذه المركبات

كل مركب على حدة بواسطة الـ paperchromatography والـautoradiography ، وبهذه الطريقة اكتشف كل من Calvin & Benson عملية البناء الضوئى وكان ذلك فى أوائل الخمسينات تقريبا من عام ١٩٤٨ – ١٩٥٢.

أما فى حالة نباتات الـ C_4 فقد اتبع كل من Hatch and Slack عام ١٩٦٦ نفس الطريقة ونفس التكنيك، حيث قاما بعمل تجاربها على نبات قصب السكر بدلا من طحلب الـ *Chlorella*، وتم تغذية النبات بـCO_2 مشع، كما سبق تماما، ثم يتم عزل المواد المتكونة فى الثانية الأولى والثانية والثالثة ... وحتى دقيقة ودقيقتين، والكشف عن المركبات المشعة وعزلها والتعرف عليها باستعمال الـ paperchromatography والـ autoradiographly ، ولكن وجد أن أول مركب ثابت يتكون بعد ١ ثانية هو حامض الـ oxaloacetic acid أو مركبات أخرى بها ٤ ذرات كربون هى عبارة عن الـ aspartic acid , malic acid ، وهذه تظهر فى الثوانى الأولى وبنفس الطريقة يمكن التعرف على دوره Hatch & Slack والخاصة بنباتات الـ C_4 .

وقد اتضح من تجارب Hatch & Slack أن نباتات الـ C_4 يحدث فيها دورتين، وهاتين الدورتين خاصيتين بالـ C_4 Plants وهما دوره حامض الماليك ودوره حامض الاسبارتك ومما هو جدير بالذكر أن نباتات الـ C_4 تقوم أيضا بدوره Calvin & Benson ومعنى ذلك، أن جميع النباتات التى تقوم بعملية البناء الضوئى تقوم بدوره Calvin & Benson . ولكن توجد دورة إضافية هى دورة Hatch & Slack تقوم بها بعض النباتات، وهى نباتات الـ C_4 ، وإذا لم تقوم النباتات بعمل هذه الدورة الإضافية فتعتبر نباتات C_3

دورة Calvin & Benson	Calvin & Benson
+ دورة Hatch & Slack	فقط
نباتات C_4	نباتات C_3

فى حالة نباتات الـ C_3 تحدث الدورة فى جميع خلايا النباتات الخضراء أى أن كل خلية خضراء فى النبات تقوم بدور فى Calvin & Benson ، أما فى نباتات الـ C_4 فالعكس من ذلك تماما، حيث أنه يوجد تخصيص فى الخلايا الخضراء فى الورقة، حيث أن بعض الخلايا الخضراء فى الورقة تقوم بدوره Hatch & Slack، وبعض الخلايا الأخرى لا تقوم بهذه الدورة وتقوم بدوره Calvin & Benson أى أنه يوجد تقسيم للعمل فى خلايا الورقة الواحدة، فبعض الخلايا تقوم بدوره Hatch & Slack، والبعض الآخر يقوم بدوره Calvin & Benson وهذا التخصص واضح فى خلايا الورقة حيث أن خلايا الميزوفيل، أى خلايا النسيج العمادى والنسيج الأسفنجى

تقوم بدوره Hatch & Slack فقط، أما خلايا غلاف حزمة عروق الورقة Bundle sheath فإنها تقوم بدوره Calvin & Benson فقط. ولذلك تعتبر نباتات الـ C_4 من وجهة عملية البناء الضوئى أكثر تطورا من نباتات الـ C_3 من حيث أن تقسيم العمل بين الخلايا هو أساس زيادة كفاءة العملية. وذلك تماما كما فى المصنع الكفء حيث تقوم كل مجموعة من العمال بعمل معين فيزيد الإنتاج. الأساس فى تسمية ك٣ أن أول مركب ثابت بعد أخذ ثانى أوكسيد الكربون من الجو يكون به ثلاثة ذرات كربون مثل حامض الفوسفوجلسريك أما نبات ك٤ فإن أول مركب ثابت يكون به ٤ ذرات كربون وهو حامض أوكسالوأسيتك

دورة Hatch & Slack

يمكن تمييز دورتين فى دورة Hatch & Slack وهما دوره حامض الماليك ودوره حامض الاسبارتك (شكل ١٤٢).

أولا : دوره حامض الماليك :

يتم حدوث هذه الدورة فى نوعين من الخلايا وهى : -

١) خلايا النسيج الوسطى، أى خلايا الميزوفيل، وهى عبارة عن النسيج العمادى والنسيج الإسفنجى.

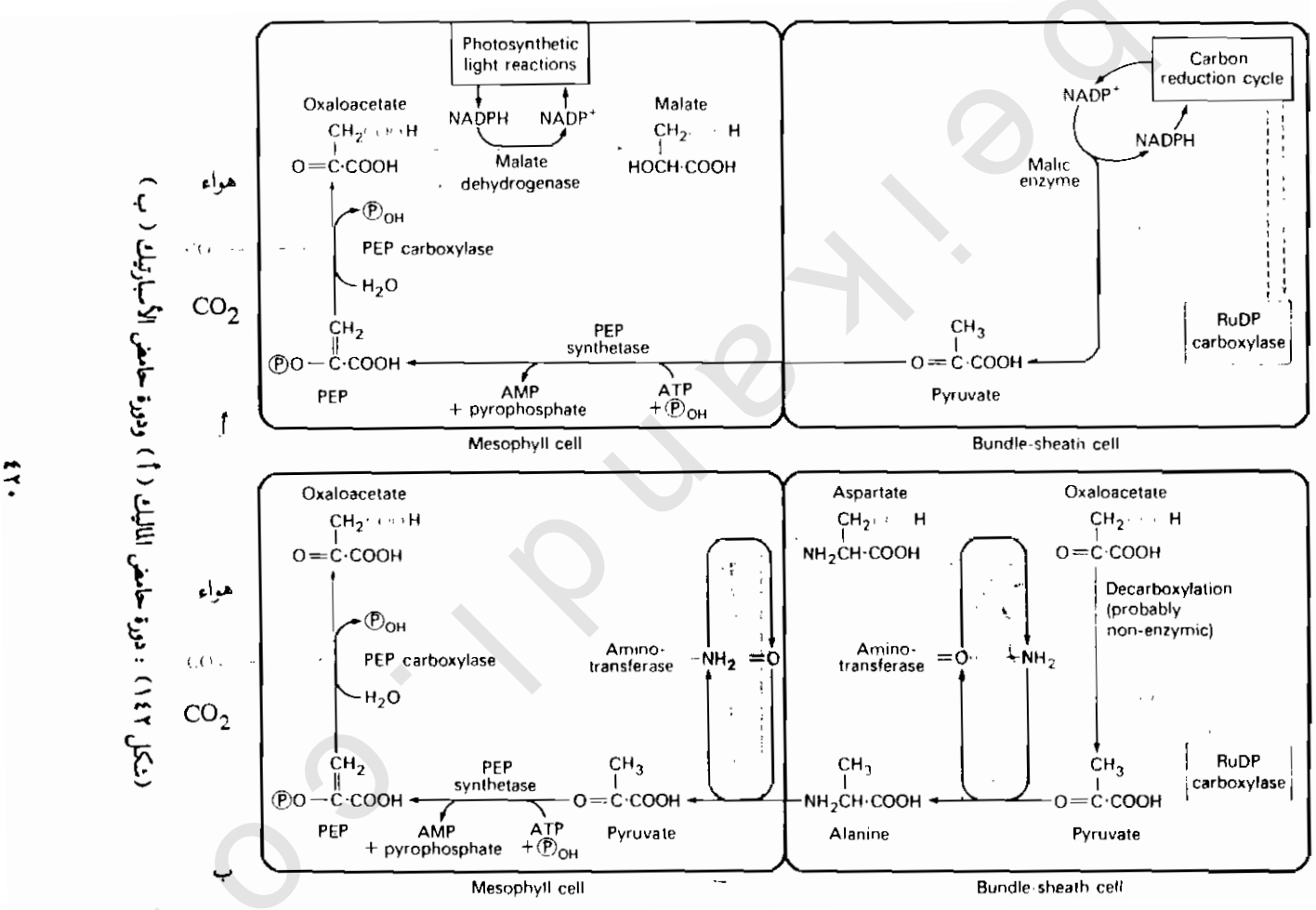
٢) خلايا غلاف الحزمة فى عروق الورقة.

يعتبر المركب المستقبل لـ CO_2 هو عبارة عن مركب الـ phosphoenolpyruvic acid

حيث يستقبل CO_2 ، وفى وجود الماء ينتج حامض الاوكسالوأسيتك ويتم خروج جزئ فوسفات يدم فو أم ومجموعة OH، وذلك فى وجود انزيم الـ (PEP carboxylase) phosphoenolpyruvic carboxy lase وتحدث هذه الخطوة فى خلايا الميزوفيل.

يتم تحول الاوكسالواسيتيك فى داخل خلايا الميزوفيل وفى وجود أنزيم الماليك دى هيدروجينيز إلى حامض الماليك. ويعتبر المرافق الانزيمى لهذا الانزيم هو الـ $NADPH_2$ وينتج عن ذلك الـ NADP حيث يتم ادخال ذرتى H_2 فى حامض الاوكسالواسيتك وبالتالى يتكون حامض الماليك.

ثم ينتقل حامض الماليك من خلايا الميزوفيل إلى خلايا غلاف الحزمة وفى داخل خلايا



(شكل ١٤٢) : دورة حامض الثالث (أ) ودورة حامض الأسبارتيك (ب)

غلاف الحزمة يتحول فى وجود انزيم الماليك malic enzyme ويعتبر المرافق الانزيمى لهذا الإنزيم هو الـ NADP ويتم أخذ الهيدروجين من حامض الماليك، كما يتم خروج CO_2 من حامض الماليك ليتكون حامض البيروفيك، وتحدث هذه الخطوة فى خلايا غلاف الحزمة.

ويتم تثبيت واستعمال CO_2 الخارج من هذه الدورة فى الدخول إلى دورة Calvin & Benson، كما أن الهيدروجين الموجود على هذا الانزيم يتم استعماله فى اختزال مركبات فى عملية البناء الضوئى، وتدخل هذه المركبات فى دوره Calvin & Benson.

أما حامض البيروفيك المتكون فانه ينتقل إلى خلايا ميزوفيل الورقة وفى داخل ميزوفيل الورقة يتم تحويل حامض البيروفيك إلى الفوسفوإينول بيروفك اسيد فى وجود انزيم الـ phosphoenol pyruvic acid synthetase.

ويدخل فى هذا التفاعل ATP ومجموعة P_{OH} ليتكون جزئ AMP+ بيروفوسفات.

ويتم فى هذا التفاعل تحول الـ ATP مع مجموعة الفوسفات إلى AMP + بيروفوسفات.

كما أن دوره Calvin & Benson فى هذه النباتات لا تحدث إلا فى خلايا غلاف الحزمة.

وتفسير ذلك هو أن الـ ATP وهو عبارة عن A- P P P (رابطة عالية الطاقة) يتحول إلى AMP وهو عبارة عن A- P ويخرج ١ جزئ بيروفوسفات (P + P) ويوجد P زائدة هى التى تدخل فى حامض البيروفيك ليتكون phosphoenolpyruvic acid وهذا التفاعل يحتاج إلى طاقة.

بعد ذلك الـ AMP (Adenosine monophosphate) مع جزئ من الـ (Adenosine tri phosphate ATP) يعطى ٢ جزئ 2 ADP (Adenosinediphosphate) ويقوم بهذا التفاعل أنميم adenylate kinase.

$$AMP + ATP \xrightarrow{\text{adenylate kinase}} 2\ ADP$$

كما يتحول الـ pyrophosphate إلى جزئى P - P.

$$P - p \xrightarrow{\text{pyrophosphatase}} P + P$$

P أى مجموعة فوسفات أى يد ٢ فو أم

ثانيا : دورة حامض الاسبارتك .

فى هذه الدورة يعتبر الفوسفوانيول بيروفيك اسيد هو المركب المستقبل لـ CO_2 كما فى الدورة السابقة تماما.

وحيث يتم تحول الفوسفوانيول بيروفيك أسيد إلى حامض الاوكسالواستيك فى وجود انزيم الـ PEP carboxylase كما فى الدورة السابقة تماما.

حيث يتم دخول جزئ CO_2 وجزئ ماء ويخرج مجموعة فوسفات P_{OH}، وتحدث هذه الخطوة فى خلايا ميزوفيل الورقة، وبعد ذلك يتم تحول الاوكسالواستيك فى وجود انزيم الـ aminotransferase إلى حامض الاسبارتك، ويتم انتقال حامض الاسبارتك من خلايا الميزوفيل إلى خلايا غلاف الحزمة وفى داخل هذه الخلايا، وفى وجود أنزيم الـaminotrans ferase يتحول حامض الاسبارتك إلى حامض الاوكسالواسيتيك مرة أخرى ويحدث ذلك أيضا فى خلايا غلاف الحزمة.

ثم يتم تحول حامض الاوكسالواسيتيك إلى حامض البيروفيك فى داخل خلايا غلاف الحزمة، وغير معروف حتى الآن الانزيم الذى يقوم بهذه الخطوة ومن المحتمل أن تكون nonenzymic وفى هذه الخطوة يتم خروج CO_2 ، وحيث يتم تثبيت CO_2 الخارج فى هذه الخطوة وذلك بتثبيته فى دوره Calvin & Benson أى دخوله فى دورة& Calvin Benson ويحدث ذلك فى خلايا غلاف حزمة الورقة.

وفى وجود انزيم الـ aminotransferase يتم تحول البيروفيك إلى الانين فى خلايا غلاف الحزمة، ثم ينتقل الانين إلى خلايا نسيج الميزوفيل، أى خلايا النسيج الوسطى، وفى وجود انزيم الـ aminotransferase يتم تحوله إلى حامض البيروفيك ثم إلى فوسفوانيول بيروفيك ثم أسيد فى وجود أنزيم الـ PEP synthetase . كما فى الدورة السابقة تماماً.

وتحدث هذه التفاعلات الأخيرة فى خلايا النسيج المتوسط للورقة.

ويلاحظ أن الخطوة الأخيرة الخاصة بتفاعل البيروفيك أسيد إلى الفوسفوانيول بيروفيك أسيد يستهلك فيها جزئ ATP ومجموعة فوسفات وينتج AMP ومجموعة بيروفوسفات وذلك كما فى الدورة السابقة تماما.

يتضح أن هذه الدورة تحدث بواسطة أنزيمات الـ aminotransferase ، ولا يوجد فيها أنزيمات أكسدة واختزال اطلاقا، وذلك على العكس من الدورة السابقة وهى دورة حامض الماليك،

حيث تحدث بواسطة أنزيمات الأكسدة والاختزال والتى يدخل فيها المرافق الانزيمى الخاص بأنزيمات الأكسدة والاختزال وهو NADP ، أى Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate

يلاحظ فى كلا الدورتين أن استقبال CO_2 من الهواء الجوى يحدث فى البلاستيدات الخضراء الخاصة بخلايا النسيج الوسطى أى خلايا الميزوفيل، ويتم استقبال CO_2 بكفاءة عالية فى هذه الخلايا، وبالتالى يتم انتقال CO_2 فى هاتين الدورتين من خلال النسيج المتوسط (الميزوفيل) إلى خلايا غلاف الحزمة، وحيث يتم خروج CO_2 فى خلايا غلاف الحزمة ويتم استقباله فى دوره Calvin & Benson فى البلاستيدات الخضراء لخلايا هذه الورقة. وحيث يتم استقبال CO_2 فى هذه الخلايا بواسطة مركب الـ ribulosediphosphate.

يتضح من ذلك أن هذه الدورات تعتبر عملية ضخ لـ CO_2 بتركيز عالى فى خلايا غلاف الحزمة، أى أن الورقة فى هذه الحالة تعمل CO_2 Pump أى مضخة لضخ CO_2، ولذلك يكون تركيز CO_2 فى خلايا غلاف الحزمة عالى نسبياً، ولذلك تزيد نسبة CO_2 إلى O_2 ، أى تقل نسبة O_2 إلى CO_2 ، أى تقل O_2 / CO_2 نتيجة لزيادة تركيز CO_2. ونتيجة لذلك ينشط أنزيم الـ carboxylase، ويتوقف أنزيم الـ oxygenase.

وهذا هو التعليل السليم الفسيولوجى لعدم حدوث عملية التنفس الضوئى فى نباتات الـC_4 حيث أن تركيز CO_2 يكون مرتفع فى خلايا غلاف الورقة طبيعيا، ولذلك لا يوجد أثر لعملية التنفس الضوئى. وذلك كما سيلى شرحه فى عملية التنفس الضوئى فى الباب التالى.

فى المعتاد فى نباتات الـ C_4 أن تحدث دورتى حامض الاسبارتك وحامض الماليك، ولكن فى المعتاد تزيد سرعة دورة عن سرعة الدورة الأخرى، وفى أحيان قليلة وفى ظروف بيئية معينة ممكن أن تتوقف أحد الدورتين أو يكون نشاطها ضعيف جدا، ويكون نشاط الدورة الأخرى عالى وزائد.

أى أنه فى الغالبية العظمى من النباتات وفى الظروف المختلفة تحدث الدورتين فى نفس النبات، ولكن أحدهما أسرع من الأخرى، ولكن فى ظروف بيئية معينة يمكن أن تتوقف تماما عن الدورتين أو يكون نشاطها منخفض جدا، وتنشط الدورة الأخرى.

تتميز أيضا هذه النباتات بصفات تشريحية معينة، حيث يكون لها تركيب تشريحى معين يسمى الـ Kranz anatomy وهو تركيب تشريحى مميز لأوراق نباتات الـ C_4 ولا يوجد فى

نباتات الـ C_3.

عادة تكون جميع أنواع الجنس الواحد من النبات أما C_3 أو C_4 وبالتالى فإن جميع الأنواع لهذا الجنس هى C_3 أو C_4، إلا أنه يوجد بعض من هذه النباتات تكون على العكس من ذلك فيوجد فى أنواع الجنس الواحد نباتات C_3، ونباتات C_4 كما فى حالة الجنس *Atriplex* حيث توجد بعض الأنواع C_3 وبعض الأنواع الأخرى C_4.

ومن النباتات الهامة والتى تتبع الـ C_3 هى القمح، الأرز ، الشعير، التبغ، عباد الشمس، البسلة، الفاصوليا، البطاطس، الطماطم، الفلفل.

أما النباتات الهامة التى تتبع الـ C_4 هى قصب السكر، الذرة الشامية، النجيل، الذرة الرفيعة، الجنس *Portaluca* (الذى يتبعه الرجلة ونباتات زينة).

التهجين بين نباتات الـ C_3 ونباتات الـ C_4

يتميز جنس الـ Atriplex بوجود بعض الأنواع C_3 وبعض الأنواع C_4 ، ومثال ذلك النوعين الآتيين :

Atriplex sabulosa وهو عبارة عن C_4

Atriplex glabruscula وهو عبارة عن C_3

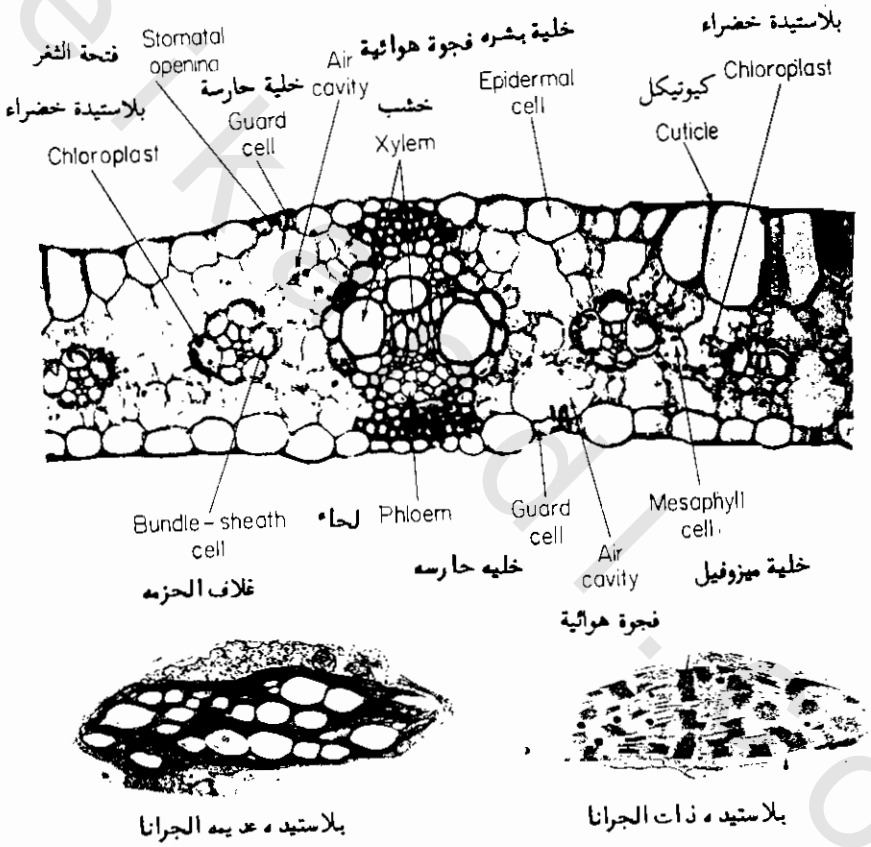
وقد وجد أن صفة الـ C_4 يتحكم فيها عوامل وراثية عديدة، وقد أمكن بنجاح عمل تهجينات بين الـ C_3 والـ C_4 فى جنس الـ *Atriplex* وقد وجد أن الهجين الناتج بين هذين النوعين أضعف بكثير فى كفاءة حدوث البناء الضوئى فيه وذلك مقارنة بالأبوين، أى أنها أقل بكثير من أى من الأبوين.

وبالرغم من أن بعض الصفات التشريحية لهذا الهجين تماثل لحد ما نباتات الـ C_4 ، الا أن حدوث دورة الـ C_4 من الناحية الفسيولوجية لم يمكن حدوثها بطريقة واضحة، فإنه لا يمكن نقل هذه الصفة بسهولة من نباتات الـ C_3 بالطرق العادية لتربية النباتات conventional breeding techniques.

تشريح الورقة الكرانزى Kranz leaf anatomy

تتميز نباتات الـ C_4 جميعها بأنها ذات تركيب تشريحى معين فى الأوراق يعرف بالـkranz leaf anatomy وتتميز الأوراق من هذا النوع بعديد من المميزات أو عديد من الخواص، ومنها وأهمها (شكل ١٤٣) ما يأتى :

أن خلايا غلاف الحزمة لعروق الورقة تكون عبارة عن خلايا كبيرة الحجم ومكونة من صف واحد، وهى تحيط بالعروق الجانبية تماما، كما تتميز هذه الخلايا بأن بها بلاستيدات خضراء كبيرة الحجم وعادة تكون عديمة الجرانا agranal ، وذلك على العكس تماما من خلايا الميزوفيل فى هذه الأوراق والتى تحتوى على بلاستيدات خضراء عادية، أى أنها ذات جرانا granal .



(شكل ١٤٣) : التركيب التشريحى kranz فى الورقة لنبات ك٤

وبالإضافة إلى ذلك فإن طبقات خلايا الميزوفيل تتكون من صف أو صفين وتوجد بين عروق الورقة، أى أنه يفصل بين عروق الورقة صف من خلايا الميزوفيل أو صفين على الأكثر، وقد توجد حول خلايا غلاف الحزمة.

كما تتميز الأوراق أيضا بأن المسافات البينية بين الخلايا صغيرة الحجم بدرجة كبيرة، كما أن غرفة تحت الثغر تكون صغيرة الحجم وذلك بالمقارنة بنباتات الـ C_3 ، حيث تكون المسافات البينية بين الخلايا كبيرة الحجم والغرفة تحت الثغرية كبيرة الحجم والبلاستيدات الخضراء ذات جرانا granal.

وقد وجد فى نباتات الـ C_4 أنه يتم حدوث دورة Hatch & Slack فى خلايا الميزوفيل ثم تنتقل الأحماض العضوية الناتجة من هذه الدورة إلى خلايا غلاف الحزمة عن طريق الـ plasmodesmata (عبارة عن خيوط سيتوبلازمية تربط بين الخلايا وبعضها) الموجودة بين خلايا غلاف الحزمة وخلايا الميزوفيل.

مقارنة بين نباتات الـ C_3 ونباتات لـ C_4 من حيث العمليات الحيوية المختلفة:

يتم المقارنة فى هذه الصدد بالنسبة للظروف البيئية الهامة التى تؤثر على عملية البناء الضوئى، وهى عوامل عديدة أهمها

* سهولة تجميع وتركيز CO_2 فى الخلايا.
* درجة سهولة دخول CO_2 إلى الخلايا.
* تأثير الضوء.
* تأثير الجفاف.
* تأثير درجة الحرارة.

وعلاقة ذلك بالإنتاجية لنباتات الـ C_3 ونباتات الـ C_4 .

وفيما يلى شرح هذه العوامل :

١) امتصاص وتجميع CO_2 فى الخلايا

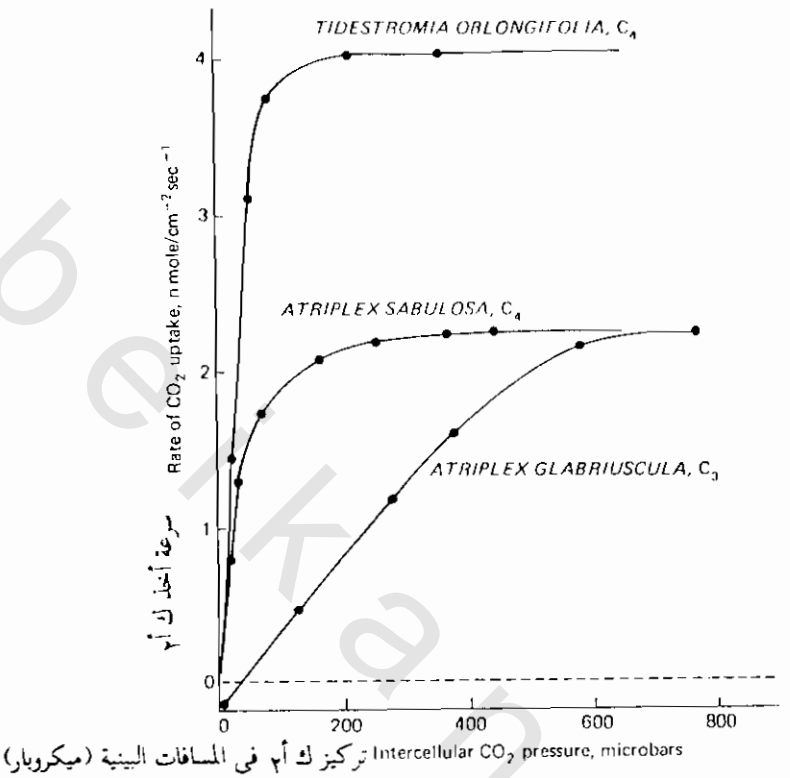
من المعروف أنه من السهولة بمكان دخول CO_2 الجوى من الجو عبر الثغور، وحيث توجد غرف ثغرية صغيرة الحجم فى نباتات الـ C_4 فأنه يسهل لدرجة كبيرة دخول CO_2 أسهل وأسرع إلى خلايا الميزوفيل المختلفة خاصة وأن المسافات البينية بين الخلايا صغيرة حيث أنه يكون من الأسهل ومن الأسرع زيادة تركيز CO_2 فى ميزوفيل خلايا الـ C_4 عنه فى خلايا الـ C_3.

وقد أمكن اثبات ذلك بالفعل، حيث وجد أن تركيز الـ CO_2 فى خلايا غلاف الحزمة فى نباتات الـ C_4 يتراوح من ٢٠٠ – ٥٠٠ جزء فى المليون، بينما فى نباتات الـ C_3 فإن تركيزه فى المسافات البينية للورقة وليس فى داخل الخلايا هو ٥٠ جزء فى المليون، وبالطبع فان تركيزه فى داخل وعلى البلاستيدات الخضراء يكون أقل.

ومن هنا يتضح بطريقة قاطعة زيادة تركيز CO_2 فى مناطق التخليق للبناء الضوئى فى نباتات الـ C_4 عنه فى نباتات الـ C_3.

ويعتبر للانزيمات دور كبير فى ذلك، فقد وجد أن أنزيم الـphosphoenol pyruvic carboxylase له affinity عالية جدا لـ CO_2 بالمقارنة بأنزيم الـribulose diphosphate carboxylase.

وحيث أن الإنزيم الأول هو المستقبل لـ CO_2 فى نباتات الـ C_4 ، وأن الأنزيم الثانى هو المستقبل لـ CO_2 فى نباتات الـ C_3 ، فأن القدرة على التفاعل بكفاءة عالية مع CO_2 تكون فى صالح نباتات الـ C_4 ، وبالإضافة إلى ذلك فإن أنزيم الـ PEP carboxylase يكون موجود فى سيتوبلازم خلايا الميزوفيل. وبالتالى يكون أقرب لجزئ CO_2 الممتص من الهواء الجوى حيث أن اختراق CO_2 للثغور والمسافات البينية وجدر الخلايا وسيتوبلازم الخلايا حتى يصل إلى البلاستيدات الخضراء يقلل من تركيزه جدا فى جميع هذه الخطوات، وهذه الخطوات مختزلة إلى حد كبير فى نباتات الـ C_4 ولذلك فإن نباتات الـ C_4 تتميز بسهولة دخول CO_2 إليها وبتركيزات عالية بالإضافة إلى توافر أنزيم الـ PEP carboxylase وبالإضافة إلى الجاذبية (affinity) العالية لـ CO_2. ومن هنا كان تركيز CO_2 فى نباتات الـ C_4 بالمقارنة بنباتات الـC_3 عالى جدا داخل خلايا غلاف الحزمة (شكل ١٤٤).



(شكل ١٤٤): تركيز ثانى أوكسيد الكربون وسرعة عملية البناء الضوئى فى نباتات ك٣ ونباتات ك٤

٢) المـــــاء :

وجد أن نباتات الـ C_4 تلائم أو تعمل بكفاءة عالية فى ظروف الجفاف الشديد والتى قد تسبب غلق للثغور لكى يحافظ النبات على الماء، وبالرغم من قفل الثغور الجزئى أو القريب من الكلى لتلاشى فقد الماء للنباتات فى الأراضى القاحلة أو الشديدة الجفاف، فقد وجد أن تركيزات أثرية CO_2 من الداخلة عبر الثغور المغلقة تماما أو جزئيا كافية لأن تقوم نباتات الـ C_4 بعملية البناء الضوئى، بينما تمنع هذه العوامل تماما حدوث عملية البناء الضوئى فى نباتات الـ C_3.

ومن هنا يتضح أهمية وبيئة النبات فى حدوث عملية البناء الضوئى، وتتميز نباتات الـC_4

بأنها يمكن أن تتأقلم مع الظروف البيئية شديدة الجفاف فى الأراضى القاحلة عنه فى نباتات الـ C_3 ، ويرجع ذلك أيضا إلى العوامل السابق ذكرها فى رقم (١).

٣) تأثير الإضاءة (الضوء) :

من المعروف أن نباتات الـ C_4 يمكن أن تقوم بعملية البناء الضوئى فى ظروف شدة الإضاءة العالية جد بالمقارنة بنباتات الـ C_3.

ففى المعتاد أن نباتات الـ C_3 تحتاج إلى إضاءة قوية وليست شديدة جدا، كما أنها تتميز عن نباتات الـC_4 بأنها تقوم بعملية البناء الضوئى بكفاءة عالية فى وجود شدة أضاءة منخفضة أى أن شدة الإضادة المنخفضة تلائمها نباتات الـ C_3 ، وشدة الإضاءة العالية تلائمها نباتات الـ C_4.

وبالإضافة إلى ذلك فإن بعض الإنزيمات الخاصة بدوره نباتات الـ C_4 يمكن تنشيطها فى وجود الضوء، ومثال ذلك أنزيمات الـ malic enzyme والـ malic dehydrogenase وقد نجد لكل قاعدة شواذ، ولكن عامة يمكن أن تكون الإضاءة الشديدة ملائمة لنباتات الـ C_4 ، والإضاءة المنخفضة ملائمة لنباتات الـ C_3 ، والإضاءة المعتدلة ملائمة لكليهما.

٤) التنفس الضوئى :

سيلى القول أن عملية التنفس الضوئى لا تحدث فى نباتات الـ C_4 ، ولكنها تحدث بكفاءة عالية فى نباتات الـ C_3 ، ولكن تشريحيا وجد أن بعض نباتات الـ C_4 أو حتى نسبة كبيرة منها يوجد فى داخل خلاياها peroxisomes وهى من مميزات حدوث دورة التنفس الضوئى، ولكنها توجد بنسبة أقل فى نباتات الـ C_4.

كما أن الإنزيمات اللازمة لحدوث عملية التنفس الضوئى فى هذه العضيات موجودة لكن تركيزها أقل فى نباتات الـ C_4. وقد وجد أن نباتات الـ C_4 بالفعل يمكن أن تكون جليسين مشع وسيرين مشع وذلك عند تغذيتها بـ CO_2 مشع وهى من دلائل التنفس الضوئى ولكن بتركيزات ضئيلة جداً، وخاصة عندما يمكن التلاعب فى نسبة CO_2 إلى O_2 لصالح عملية التنفس الضوئى، ولكن بالرغم من ذلك فأن حدوث عملية التنفس الضوئى فى نباتات الـ C_4 أثرية ويمكن أهمالها.

والعكس صحيح فى نباتات الـ C_3 ، حيث أنه بزيادة تركيز CO_2 فى نباتات الـ C_3 فقد أمكن إلى حد كبير تقليل سرعة التنفس الضوئى وزيادة سرعة عملية البناء الضوئى.

أى أنه يمكن القول أن حدوث عملية التنفس الضوئى فى نباتات الـ C_4 نادرة أو أثرية أو معدومة.

وجد أيضا أن زيادة درجة الحرارة فى نباتات الـ C_3 تسبب زيادة فى سرعة عملية التنفس الضوئى زيادة طردية وقد يكون تأثير زيادة درجة الحرارة عكسى فى هذه الحالة على سرعة عملية البناء الضوئى.

أى أنه فى درجات الحرارة العالية تزيد سرعة التنفس الضوئى فى نباتات الـ C_3، وتقل نسبيا سرعة عملية البناء الضوئى وبالتالى تنخفض الإنتاجية.

والعكس صحيح فى نباتات الـ C_4 حيث أنها أكثر تأقلم لظروف الجفاف والتربة القاحلة والتى تتميز عادة بدرجة حرارة عالية، فإن سرعة عملية البناء الضوئى فى نباتات الـ C_4 تزيد بزيادة درجة الحرارة إلى حد كبير.

أى أنه مما سبق يتضح أن درجات الحرارة الشديدة فى الصحارى والتربة القاحلة تلائم نباتات الـ C_4 ولا تلائم نباتات الـ C_3. ومما هو جدير بالذكر أن هذه قاعدة عامة ، ولكن قد يكون لها شواذ، ومثال ذلك أن نوعى الـ *Atriplex* السابق ذكرهما أحدهما C_3، والآخر C_4، ولكنهما يتأثران بدرجة الحرارة الشديدة بدرجة متماثلة تماما.

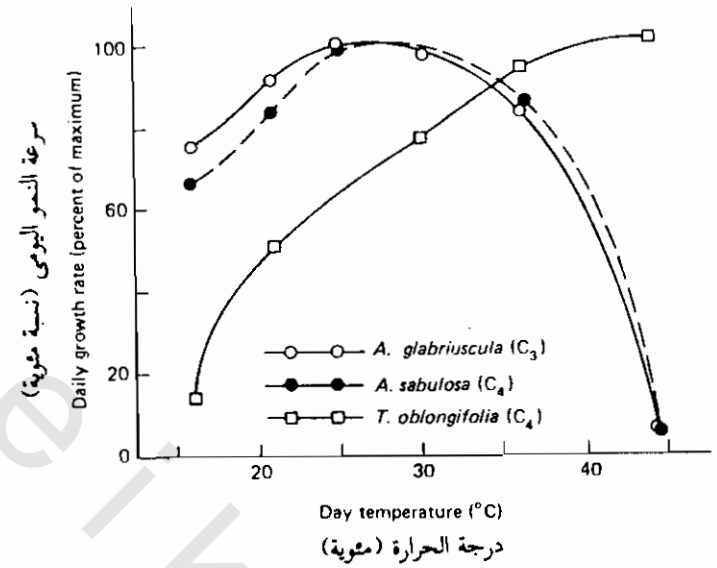
وكما سبق القول فإنه لا يوجد تعميم كلى لذلك ولكنه يوجد حالات عكسية عن القاعدة كما فى حالة نوعى الـ *Atriplex* ، كما فى المنحنيات التالية (شكل ١٤٥).

٥) درجة الحرارة :

من المعروف أن درجات الحرارة الشديدة جدا تلائمها نباتات الـ C_4 ، وتسبب تثبيط وخفض فى نباتات الـ C_3، وذلك يتضح من المنحنى (شكل ٢٠) ولكن يوجد إستثناءات لهذه القاعدة ولذلك يتضح أن نباتات الـ C_4 أكثر تأقلماً لدرجات الحرارة العالية من نباتات الـ C_3 ، ولكن لكل قاعدة شواذ.

٦) التأقلم البيئى :

مما سبق يتضح أن نباتات الـ C_4 تلائمها البيئة الجافة الشديدة الإضاءة وذات درجة حرارة



(شكل ١٤٥) : العلاقة بين درجة الحرارة ونمو نباتات ك٣ ، ك٤

مرتفعة وقليلة الماء، والعكس صحيح فى حالة نباتات الـ C_3.

أى أن كثير من نباتات الـ dry arid habitat ، أى أنها يمكن أن تتأقلم مع الظروف القاحلة السابق شرحها. ولكن العكس صحيح أيضا أى أن نباتات الـ C_4 يلائمها الظروف العادية ولكنها تتأقلم مع الظروف الجفافية.

والعكس صحيح فى حالة نباتات الـ C_3 من حيث الإضاءة حيث أنها يمكن أن تتأقلم تماما وبسرعة مع ظروف الإضاءة المنخفضة والتى لا توجد اطلاقا فى الأراضى القاحلة والأراضى الجافة حيث الشمس الساطعة الشديدة. والعكس صحيح فى نباتات الـ C_4 ، حيث أن تأقلمها ضعيف مع شدة الإضاءة المنخفضة.

٧) الإنتـــــاجية :

أهم عامل فى الزراعة وفى تقدم الأمم وفى اقتصاديات الأمم هو زراعة المحاصيل، أى زيادة الإنتاجية.

وكما سبق القول فإن الخطأ كبير إذا ما قورنت الإنتاجية فى نباتات الـ C_3 ونباتات الـ C_4 فكلاهما ذى إنتاج عالى وخاصة فى ظروف بيئية معتدلة.

ومثال ذلك كما فى الجدول (جدول ٢١).

(جدول ٢١) : نوع النبات ك٣ أو ك٤ والإنتاجية

النبـــــات	النـــــوع	الإنتاجية جم / م٢ فى اليوم
عباد الشمس	C_3	٦٨
حشيشة الفيل	C_4	٦٠
لقمـــــح	C_3	٥٧
الـــــذرة	C_4	٥٢
قصب السكر	C_4	٣٨
البـــطاطس	C_3	٣٧
البنـــــجر	C_3	٣١
فـول الصويا	C_3	١٧

من ذلك يتضح أن تفاوت الإنتاجية بين المحاصيل نتيجة لنوع المحصول وليست للـ C_3 أو plants C_4، حيث أن بعض نباتات الـ C_3 عالية الإنتاج مثال عباد الشمس، وبعض نباتات الـC_4 عالية الانتاج مثل حشيشة الفيل، وبعض نباتات الـ C_3 عالية إلى متوسطة الإنتاج مثل القمح، وبعض نباتات الـ C_4 عالية إلى متوسطة الإنتاج مثل الذرة الشامية وبعض النباتات متوسطة الإنتاج منها نباتات الـ C_4 كما فى القصب، ومنها نباتات الـ C_3 كما فى البطاطس.

ولكن العامل المحدد هو الظروف البيئية الأخرى فى غير الظروف البيئية العادية.

ويلاحظ أن عامل هام فى جميع هذه الحالات هو مكان الـ PEP carboxylase، وإلى

الجاذبية العالية لـ CO_2 ، وإلى الجاذبية المعتدلة للـ ribulosediphosphate .

والجاذبية للـ ribulosediphosphate ولـ CO_2 واحدة فى نباتات الـ C_3 ، ونباتات الـ C_4 ، أى أن نشاط هذا الإنزيم واحد فى نباتات الـ C_3 ، والـ C_4 .

ولذلك فإن من الأهمية بمكان الاهتمام بصفات نباتات الـ C_4 وخاصة فى دول الشرق الأوسط والأراضى القاحلة وغيرها من الدول، وهى الدول قليلة الأمطار، ولذلك فمن الأهمية بمكان أنه فى المستقبل يتم العمل بجدية فى نقل صفات نباتات الـ C_4 إلى نباتات الـ C_3 لتلائم ظروف الجفاف والبيئة القاحلة C_4.

وذلك بالإضافة إلى تحسين هذه الصفات وتجسيمها وتكبيرها بدرجة كبيرة فى نباتات الـC_4.

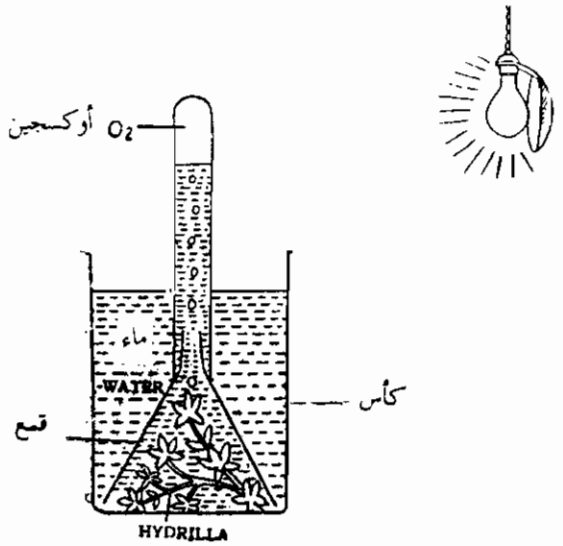
وقد لا يتأتى ذلك بطرق تربية النباتات العادية، وقد يكون الأمل كبير، وليس بالقطع فى هذا الصدد باستخدام البيولوجيا الجزيئية والهندسة الوراثية، وهذا من وجهة النبات، ولكن من الوجهة الأخرى للتغلب على قلة الماء وبالرغم من إنتاج نباتات لا تحتاج لماء كثير، فيجب أيضا تحلية مياة البحر لزيادة مصادر المياة.

إثبات حدوث عملية البناء الضوئى عمليا

توجد طرق عديدة لإثبات ذلك ومنها ما يأتى :

١ – **طريقة مشاهدة فقاعات الأوكسجين المتصاعدة :** حيث يوضع جزء من نبات إلوديا فى كأس به ماء مقطر مذاب به بيكربونات صوديوم لتزويد الماء بكمية كافية من ثانى أكسيد الكربون. تملأ أنبوبة إختبار بالماء المقطر وتنكس فوق ساق القمع. ثم تترك التجربة فى الضوء العادى. يلاحظ تصاعد غاز على هيئة فقاقيع من ساق نبات الألوديا خلال ساق القمع ويتجمع فى أعلى أنبوبة الإختبار وبالكشف عن هذا الغاز بشظية مشتعلة يتضح أنه غاز الأوكسجين حيث أن الشظية تزداد إشتعالا (شكل ١٤٦).

٢ – **طريقة الاختبار باليود :** كان العالم الألمانى ساكس Sachs عام ١٨٨٠ أول من أوضح أن النشا يتكون فى الأوراق الخضراء بعد تعريضها للضوء فى النباتات ذات الفلقتين، وذلك لأن السكر الناتج من عملية البناء الضوئى فيها يتحول إلى نشا فى البلاستيدات الخضراء وبما أن النشا يتلون باللون الأزرق عند إضافة محلول اليود إليه، فقد أستخدمت هذه الطريقة للكشف عن



(شكل ١٤٦) : خروج فقاعات الأوكسجين أثناء عملية البناء الضوئى فى نبات *Hydrilla*

تكوين النشا فى الأوراق، وفى دراسة تأثير العوامل المختلفة على سرعة العملية.

وفى جميع هذه التجارب يتم إستخلاص الكلوروفيل بالكحول المغلى وحتى تصبح الورقة خالية من أى كلوروفيل ثم تغمر فى محلول اليود فإن الأجزاء التى تقوم بعملية البناء الضوئى تصبح زرقاء.

طرق تقدير سرعة عملية البناء الضوئى :

طرق تقدير سرعة عملية البناء الضوئى بدقة، فتعتمد على قياس سرعة تبادل الغازات بين الأنسجة، والجو المحيط بها، أى على قياس سرعة امتصاص ك أ٢ ، أو تصاعد أ٢ . والطريقة الأولى أكثر دقة من الثانية؛ ذلك لأن نسبة ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى ضئيلة جدا (٠,٠٣ ٪) فإذا امتص النبات أى كمية منها، تغيرت هذه النسبة تغيرا كبيرا. ونظرا لسهولة التقدير الكمى لغاز ثانى أكسيد الكربون، يمكن حساب ما يمتصه النبات منه بدقة. أما الأكسجين فنسبته عالية فى

الجاذبية العالية لـ CO_2، وإلى الجاذبية المعتدلة للـ ribulosediphosphate .

والجاذبية للـ ribulosediphosphate ولـ CO_2 واحدة فى نباتات الـ C_3 ، ونباتات الـ C_4 ، أى أن نشاط هذا الإنزيم واحد فى نباتات الـ C_3 ، والـ C_4 .

ولذلك فإن من الأهمية بمكان الاهتمام بصفات نباتات الـ C_4 وخاصة فى دول الشرق الأوسط والأراضى القاحلة وغيرها من الدول، وهى الدول قليلة الأمطار، ولذلك فمن الأهمية بمكان أنه فى المستقبل يتم العمل بجدية فى نقل صفات نباتات الـ C_4 إلى نباتات الـ C_3 لتلائم ظروف الجفاف والبيئة القاحلة C_4.

وذلك بالإضافة إلى تحسين هذه الصفات وتجسيمها وتكبيرها بدرجة كبيرة فى نباتات الـC_4.

وقد لا يتأتى ذلك بطرق تربية النباتات العادية، وقد يكون الأمل كبير، وليس بالقطع فى هذا الصدد باستخدام البيولوجيا الجزيئية والهندسة الوراثية، وهذا من وجهة النبات، ولكن من الوجهة الأخرى للتغلب على قلة الماء وبالرغم من إنتاج نباتات لا تحتاج لماء كثير، فيجب أيضا تحلية مياة البحر لزيادة مصادر المياة.

إثبات حدوث عملية البناء الضوئى عمليا

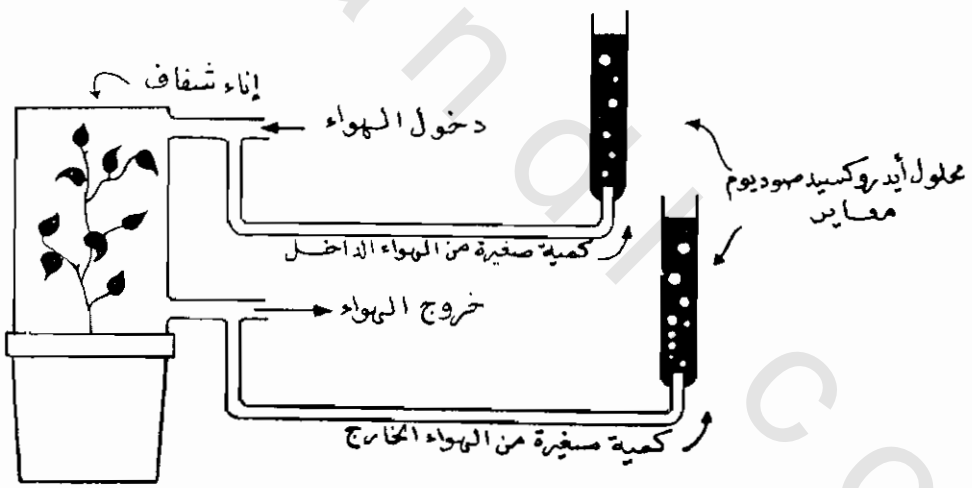
توجد طرق عديدة لإثبات ذلك ومنها ما يأتى :

١ – **طريقة مشاهدة فقاعات الأوكسجين المتصاعدة :** حيث يوضع جزء من نبات إلوديا فى كأس به ماء مقطر مذاب به بيكربونات صوديوم لتزويد الماء بكمية كافية من ثانى أكسيد الكربون. تملأ أنبوبة إختبار بالماء المقطر وتنكس فوق ساق القمع. ثم تترك التجربة فى الضوء العادى. يلاحظ تصاعد غاز على هيئة فقاقيع من ساق نبات الألوديا خلال ساق القمع ويتجمع فى أعلى أنبوبة الإختبار وبالكشف عن هذا الغاز بشظية مشتعلة يتضح أنه غاز الأوكسجين حيث أن الشظية تزداد إشتعالا (شكل ١٤٦).

٢ – **طريقة الاختبار باليود :** كان العالم الألمانى ساكس Sachs عام ١٨٨٠ أول من أوضح أن النشا يتكون فى الأوراق الخضراء بعد تعريضها للضوء فى النباتات ذات الفلقتين، وذلك لأن السكر الناتج من عملية البناء الضوئى فيها يتحول إلى نشا فى البلاستيدات الخضراء وبما أن النشا يتلون باللون الأزرق عند إضافة محلول اليود إليه، فقد أستخدمت هذه الطريقة للكشف عن

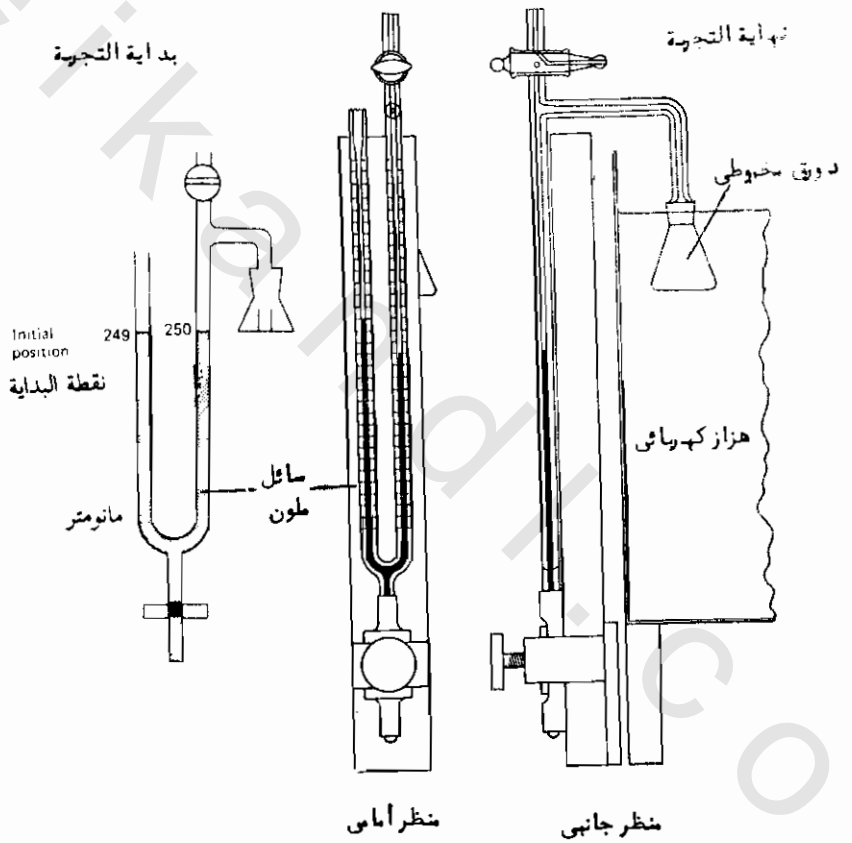
وبالرغم من ذلك تعتبر هذه الطريقة مناسبة لتقدير سرعة البناء الضوئى فى التجارب قصيرة الأمد . تعتبر هذه الطريقة عامة غير دقيقة لهذا الغرض.

٢ – طريقة تيار الهواء المستمر : تعتمد هذه الطريقة على تعيين التغير فى نسبة غاز ك أ٢ فى تيار الهواء، يكرر على نبات كامل، أو على جزء منه، محفوظ فى إناء شفاف محكم، يسمح بتعرض النبات للضوء (شكل ١٤٨) . ولتقدير سرعة امتصاص ك أ٢ بهذه الطريقة يمرر حجم معين من الهواء فى أنابيب امتصاص، تحتوى على كمية معلومة من محلول الصودا الكاوية المعايرة، فيعادل ك أ٢ جزءا من الصودا الكاوية، وبمعايرة الباقى منها فى المحلول بواسطة حامض يد كل معاير، يمكن تقدير نسبة غاز ك أ٢ فى الهواء قبل بدء التجربة. وبمثل هذه الطريقة يمكن تقدير نسبة ك أ٢ فى تيار الهواء بعد إمراره على النبات فترة معينة. وبذلك يكون التغير فى نسبة غاز ك أ٢ فى الهواء عبارة عن الفرق بين تركيزه فيه قبل التجربة وبعدها. وبمعرفة سرعة تيار الهواء، ومدة التجربة يمكن تقدير سرعة امتصاص النبات لثانى أكسيد الكربون. ويمكن تقدير التغير فى تركيز ك أ ٢ فى الهواء بطرق أخرى عديدة.



(شكل ١٤٨) : رسم تخطيطى لجهاز قياس سرعة البناء الضوئى بطريقة تيار الهواء المستمر

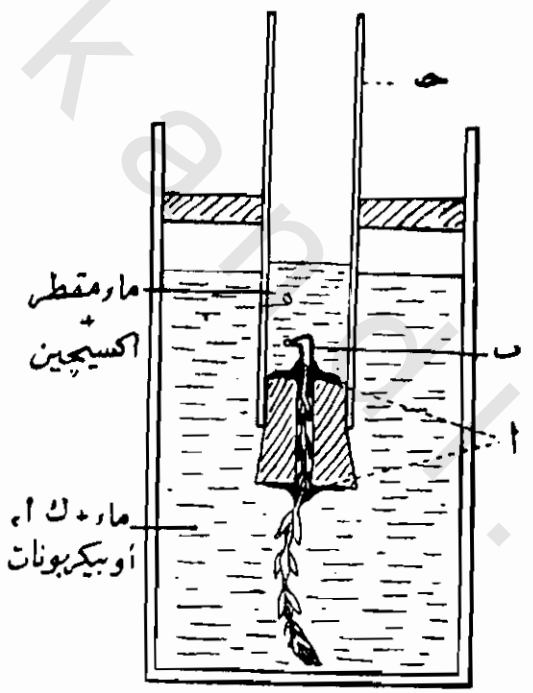
٣ – **الطريقة المانومترية** : استعملت الطحالب الخضراء وحيدة الخلية، وخصوصا طحلب كلوريلا بكثرة فى دراسة عملية البناء الضوئى. ويرجع ذلك إلى إمكان إنمائها تحت ظروف محددة، وإلى سهولة تقسيم مزرعتها إلى عينات عديدة متجانسة. ولتقدير سرعة تبادل الغازات فى هذه الحالة، توضع العينة النباتية فى محلول غذائى فى قنينة صغيرة محكمة الإقفال، بها حجم محدود من الهواء، وتتصل بمانومتر مناسب، ويزود ماء المحلول الغذائى عادة بكمية ضئيلة من بيكربونات الصوديوم كمصدر لثانى أكسيد الكربون للنبات. فعندما يحدث بناء ضوئى يتصاعد بعض غاز الأكسجين، فيرفع من قيمة ضغط هواء القنينة، ويسجل المانومتر هذه الزيادة ويمكن بعد ذلك حساب حجم الأكسجين المتصاعد باستعمال معادلات رياضية خاصة . ويبين (شكل١٤٩)



(شكل ١٤٩) : وحدة من جهاز فاربورج المستعمل فى قياس سرعة البناء الضوئى وسرعة التنفس

وحدة من الجهاز الذى يستعمل لهذا الغرض ويسمى جهاز فاربورج Warburg . وسنعود لشرح هذا الجهاز فى الباب التالى.

٤ – **طريقة عدد فقاعات الأكسجين المتصاعدة** : وتستعمل لتقدير سرعة عملية البناء الضوئى فى النباتات المائية، مثل إلوديا، ونخشوش الحوت. وقد ابتكر Wilmott هذه الطريقة عام ١٨٦٤ . وهى تعتمد على عد فقاعات الغاز التى تتصاعد فى وحدة الزمن من السطح المقطوع لساق نبات مائى مغمور بالماء، وتحت ظروف مناسبة من الضوء والحرارة، وغير ذلك . ونظرا لأن حجم فقاعات الغاز المتصاعد يتوقف على اتساع المسافات البينية فى أنسجة النباتات المختلفة، وعلى التوتر السطحى للمحلول المحيط بالنبات، فقد استعمل عام ١٩٢١ جهازا بسيطا (شكل ١٥٠)

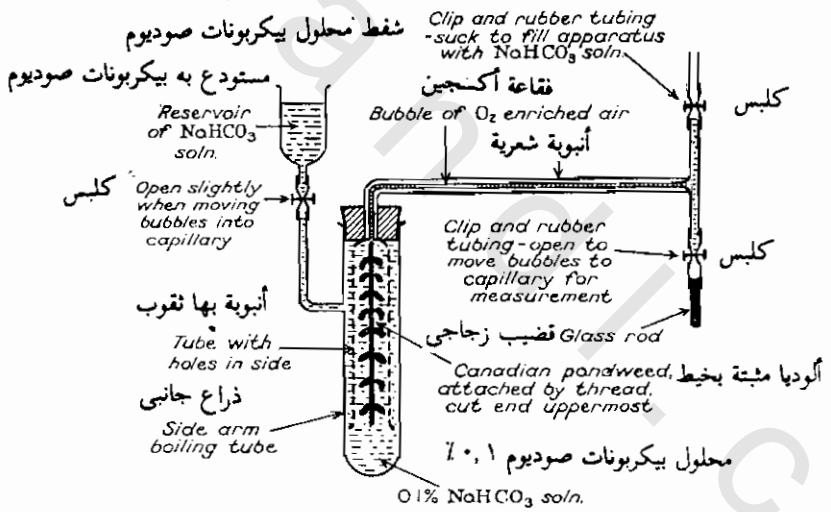


(شكل ١٥٠) : جهاز ويلموت لقياس سرعة البناء الضوئى

أمكن بواسطته التغلب على هذه الصعوبات. فقد ثبت الطرف المقطوع من ساق النبات فى أنبوبة زجاجية مناسبة مثبتة فى سدادة «أ» تنتهى بأنبوبة شعرية قصيرة «ب» وبذلك أصبح حجم فقاعات الغاز المتصاعدة من فتحتها متساويا. ثم أحاط الأنبوبة الشعرية بأنبوبة واسعة «جـ» بها ماء مقطر ، مشبع بالأكسجين لتثبيت التوتر السطحى للوسط الذى تتصاعد فيه الفقاعات. يوضع هذا التركيب جميعه فى كأس بحيث يكون النبات مغمورا فى ماء، يحتوى على ثانى أكسيد الكربون، أو بيكربونات الصوديوم، فعندما يعرض الجهاز للضوء والحرارة المناسبة، تتصاعد فقاعات صغيرة متساوية من نهاية الأنبوبة الشعرية «ب» وتكون سرعة تصاعد هذه الفقاعات متناسبة مع سرعة البناء الضوئى.

٥- طريقة قياس حجم فقاعة الأوكسجين :

وهذه الطريقة إخترعها Audus وقام بعمل تصميم لجهاز زجاجى معين (شكل ١٥١).



(شكل ١٥١) : جهاز لقياس سرعة البناء الضوئى بحجم الفقاعة.

حيث يوضع نبات مائى مثل الألوديا داخل أنبوبة زجاجية مثقبة وهذه توضع فى أنبوبة إختبار كبيرة نسبيا وهذه متصلة بمستودع به محلول صودا كاوية مخفف جدا ويوجد كلبس للتحكم فى كمية محلول الصودا الكاوية الموجودة فى الأنبوبة. تتصل الأنبوبة المثقوبة بواسطة أنبوبة شعرية تخرج من غطاء الأنبوبة وتتصل بأنبوبة رأسية تشبه السحاحة لها مشبك علوى وسفلى وبها أيضا محلول صودا كاوية. يتم تثبيت نبات الألوديا بخيط بفم أو فتحة الأنبوبة المثقوبة عند إتصالها مباشرة بالأنبوبة الشعرية. يتم ملأ الأنبوبة المحيطة بنبات الألوديا بمحلول صودا كاوية عن طريق المستودع بفتح المشبك وهكذا يتم ملأ الجهاز بمحلول مخفف من صودا كاوية وسحب المحلول من أنبوبة السحاحة بالشفط ليتم ملأ الجهاز بالمحلول. ثم ترك الجهاز فى الضوء فتتصاعد فقاعات الأوكسجين خلال الأنبوبة الشعرية وتتكون فقاعة أكسجين كبيرة فى الأنبوبة الشعرية كلما زاد حجم الفقاعة كلما زادت سرعة عملية البناء الضوئى أى كلما زاد طول الفقاعة كلما زادت سرعة عملية البناء الضوئى.

وجدير بالملاحظة أن جميع طرق تعيين سرعة البناء الضوئى المذكورة لا تعطى قيمة حقيقية لسرعة العملية، بل تعطى قيمة ظاهرية لها؛ ذلك لأن جزءا من الأكسجين المتصاعد يستعمل فى نفس الوقت فى التنفس، كما أن جزءا من ك أ ٢ المتصاعد من عملية التنفس يستعمل فى نفس الوقت فى البناء الضوئى، ونظرا لأن سرعة التنفس فى الظلام تساوى سرعة تنفس نفس الخلايا فى الضوء، وتحت نفس الظروف فإن السرعة الحقيقية لعملية البناء الضوئى تكون مساوية للسرعة الظاهرية لها مضافا إليها سرعة التنفس. ولذلك يلزم عند تقدير سرعة البناء الضوئى أن تقدر سرعة التنفس فى الظلام، ثم تعرض الخلايا بعد ذلك للضوء لتقدير سرعة البناء الظاهرية، وتكون سرعة البناء الضوئى الحقيقية مساوية لمجموع القيمتين.

تأثير العوامل البيئية على البناء الضوئى :

تعتبر عملية البناء الضوئى عملية طبيعية جزئيا وعملية كيماوية جزئيا أيضا وهى عامة عملية فيزيوحيوية كيموحيوية تتأثر بعديد من العوامل البيئية وأهمها ما يأتى : -

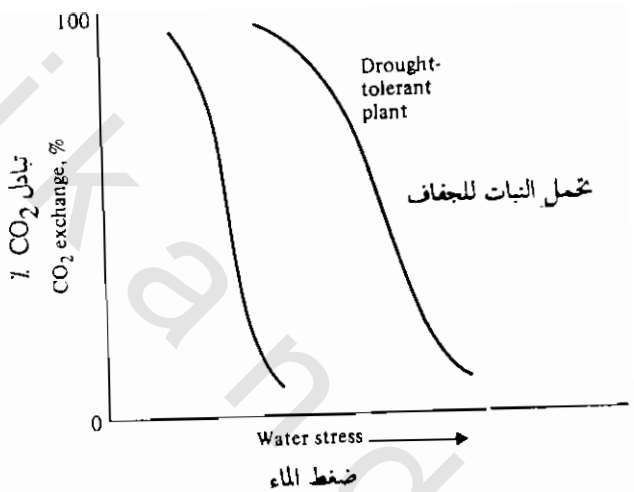
١ - الضوء : تزداد سرعة عملية البناء الضوئى بزيادة شدة الإضاءة وذلك حتى حد معين يسمى درجة التشبع أو حد التشبع بالضوء light saturation بين ٢٠ - ٣٠٪ من الدرجة القصوى لشدة الإضاءة. ولكن بعض النباتات مثل أنواع النباتات ك٤ فإنه فى وجود تركيز كاف من ثانى أوكسيد الكربون فإنها تستجيب لزيادة السرعة فى وجود شدة إضاءة أعلى من الدرجة

القصوى لشدة الإضاءة full sunlight .

٢ – **درجة الحرارة** : لها تأثيرات كثيرة على عمليات عديدة فى النبات مثال ذلك أن فتح وغلق الثغور حساس لدرجة الحرارة وأنه فى درجات الحرارة المرتفعة والمنخفضة يمكن أن تقفل الثغور. قفل الثغور فى درجة الحرارة المنخفضة يكون نتيجة للتأثير المباشر على الأنزيمات ونقل العناصر والماء والغذاء وقد يكون ذلك إحتمال. أما قفل الثغور فى درجة الحرارة المرتفعة يكون نتيجة لنقص الماء حيث أن الخلايا الحارسة تصبح مرتخية وتقفل الثغور. وهكذا فإن درجة الحرارة يمكن أن تشارك فى التأثير على عمليات أخرى تتداخل مع البناء الضوئى مثل التنفس والتنفس الضوئى. عامة فإن درجة الحرارة تؤثر على عملية البناء الضوئى وتزداد بزيادة درجة الحرارة لحد معين وهو الحد الأمثل لدرجة الحرارة ثم تقل سرعة العملية بزيادة درجة الحرارة عن ذلك وعامة فإن درجة الحرارة المثلى لعملية البناء الضوئى فى غالبية النباتات هى بين ٢٥ – ٣٠ درجة مئوية. وعامة فالنباتات فى المناطق القاحلة لها درجات حرارة مثل أعلى بكثير أو قليل من ذلك.

٣ – **المـــاء** : تقل سرعة عملية البناء الضوئى عندما تكون النباتات معرضة لضغوط مائية. وأيضا الماء يؤثر على عمليات كثيرة جدا فى النبات يمكن أن تتداخل فى تأثيرها مع عمليات البناء الضوئى . ومثال ذلك أن قلة الماء تسبب قفل الثغور وبذلك يقل إنسياب ثانى أوكسيد الكربون إلى داخل الورقة عبر الثغور فيقل سرعة عملية البناء الضوئى . النباتات المتحملة للجفاف والنباتات العادية تتأثران تماما وبنفس المنحنى ولكن الأولى تتحمل الجفاف بدرجة أكبر (شكل ١٥٢).

٤ – **ثانى أوكسيد الكربون** : أساسى فى عملية البناء الضوئى وهو يوجد فى الجو بتركيز حوالى ٠,٠٣ ٪ ولكن بزيادة هذا التركيز يمكن أن تزداد سرعة عملية البناء الضوئى حتى حد معين يختلف بإختلاف النباتات وهو عادة ٠,٣ ٪ أو أقل وفى هذا المجال تستجيب النباتات ك ٤ بدرجة أكبر أى بسرعة أكبر عنه فى نباتات ك ٣.



(شكل ١٥٢) : العلاقة بين تحمل النباتات للجفاف وسرعة عملية البناء الضوئى

الفصل الثانى

-التحول الغذائى الحامضى فى نباتات العائلة الكراسيوليه

Crassulacean acid metabolism (CAM)

التحول الغذائى الحامضى الكراسيولى

أساسيات وخصائص الـ CAM :

تتميز نباتات الـ CAM بثلاثة مميزات رئيسية فى التحول الغذائى وما يتعلق به من تراكيب معينة فى النبات ويمكن تلخيصها فى ٣ مميزات، وهى كما يأتى :

١) يتميز الجهاز التمثيلى والخلايا التمثيلية، أى الخلايا التى تحتوى على بلاستيدات خضراء وتقوم بعملية البناء الضوئى، بأنها تقوم بتجميع الـ malic acid ليلا، أى أنه يزداد تركيز هذا الحامض أثناء الليل تدريجيا، والعكس صحيح أثناء النهار حيث يقل تركيزه تدريجيا، ولذلك يكون تركيز هذا الحامض أكبر ما يمكن قبل الفجر، ويكون تركيزه معدوم تقريبا أو نادر عند غروب الشمس، وهكذا تتكرر هذه الحالة يوميا بانتظام على مدار الليل والنهار، وهكذا تتكرر يوميا بنفس النمط.

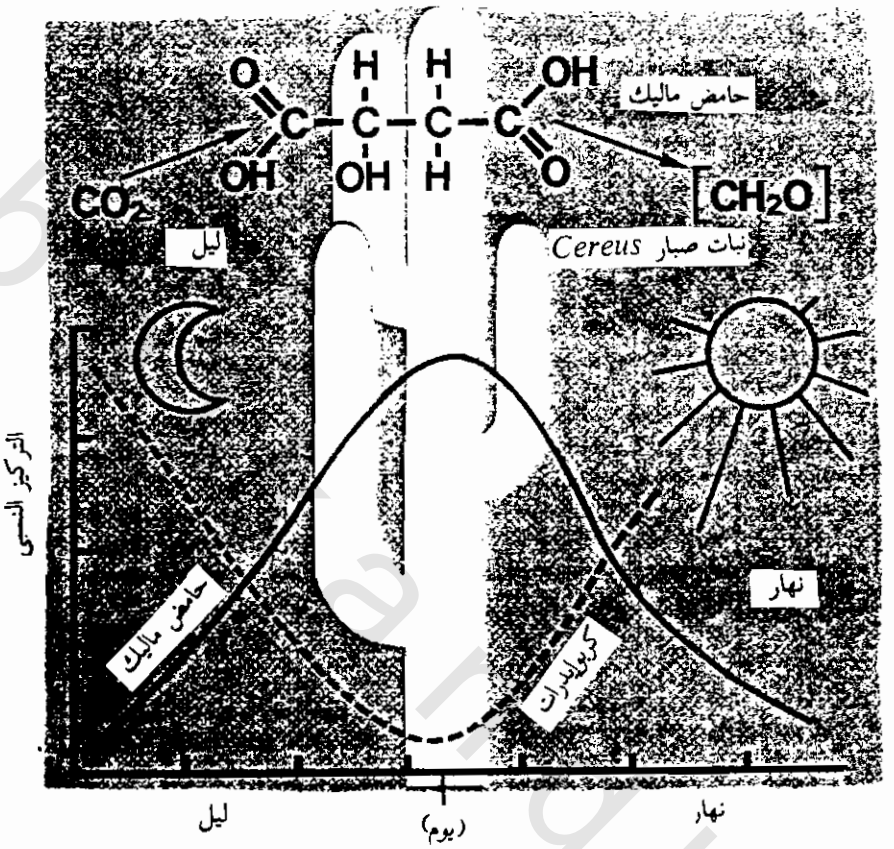
٢) وجد أن الحالة عكسية بالنسبة للمواد الكربوهيدراتية، ومنها النشا حيث أن تركيز هذه المركبات يقل فى أثناء الليل ويقل تدريجيا أيضا فى أثناء الليل، والعكس صحيح يزداد تركيز هذه المواد تدريجيا أثناء النهار.

ومعنى ذلك أنه يوجد حالة عكسية بين تركيز حامض الماليك وتركيز المواد الكربوهيدراتية، حيث أن أحدهما يزيد والآخر يقل فى الليل، والعكس فى النهار.

ومما هو جدير بالذكر أن هذا التكرار يحدث فى المواد الكربوهيدراتية من حيث انخفاض التركيز ليلا وزيادة التركيز نهارا يتم على مدار اليوم، وتتكرر هذه الحالة يوميا بنظام ثابت (شكل ١٥٣).

٣) تتميز هذه النباتات بميزة فريدة وهى على العكس من النباتات العادية تماما، حيث أن الثغور تفتح ليلا وتغلق نهارا، وهو على العكس تماما من النباتات الأخرى.

وتبعا لذلك فان هذه النباتات تأخذ CO_2 بكميات كبيرة فى أثناء الليل نتيجة لفتح الثغور،



(شكل ١٥٣) : التحول فى تركيز الكربوهيدرات وحامض الماليك على مدار النهار والليل فى أيام متعاقبة فى نباتات CAM

ولا تأخذ CO_2 فى أثناء النهارحيث أن الثغور مغلقة.

وبالرغم من ذلك فإن هذه النباتات تقوم بعملية البناء الضوئى حيث أنه من المعروف لحدوث عملية البناء الضوئى هو توفر CO_2 أثناء النهار فى وجود البلاستيدات الخضراء والضوء. وهى الحالة العادية والمعروفة كقاعدة عامة لعملية البناء الضوئى، حيث أنه لابد من توفر النبات الأخضر والإضاءة وCO_2.

وحيث أن هذه العملية تتكرر بانتظام على مدار اليوم ويوميا فإنها تعرف باسم Diurnal Rhythm وذلك فى المراجع الألمانية.

أما فى المراجع الإنجليزية فأنها تذكر على أنها الـ CAM واشتق الأسم الإنجليزى حيث أن هذه الدورة لوحظت فى البداية فى نباتات العائلة Crassulaceae وشوهد فيها تراكم الأحماض.

مقدمة تاريخية عن CAM :

كان أول ذكر لهذه العملية هو إكتشاف De Saussure سنة١٨٠٤ حيث وجد أن الأجزاء المفصلية stem joints فى التين الشوكى *Opuntia* لها القدرة على إزالة ك أ ٢ من الجو أثناء الليل. أثبت Heyne سنة ١٨١٥ أن الأحماض العضوية تتجمع فى أوراق *Bryophyllum calycinum* أثناء الليل. لاحظ Link سنة ١٨٨٤ أن يوجد تذبذب فى تركيز الأحماض فى *Bryophyllum* . أثبت Liebig سنة ١٨٦٥ أنه يوجد تذبذب عكسى فى تركيز المركبات الكربوإيدراتية والأحماض فى أثناء الليل والنهار فى النباتات العصارية. كما أثبت Mayer سنة ١٨٨٧ أن الأحماض العضوية المنتجة ليلا تتحول إلى مركبات كربوإيدراتية فى فترة الضوء التالية.

قام كل من Richards سنة ١٩١٥ ، Bennet - Clark سنة ١٩٣٣ ، Wolf سنة ١٩٣٧ وآخرون مثل Beevers and Ranson و Thomas و Vickery و Pucher بإثبات العلاقة بين تثبيت ك أ ٢ فى أثناء الليل وتكوين الأحماض العضوية وتخليقها فى النباتات العصارية. وعامة فإنه فى الفترة حتى سنة ١٩٥٠ كان من الواضح أن الأحماض العضوية والتى تتكون وتتجمع فى أثناء الليل ويسمى ذلك بـ acidification بعد هذه الأثناء تتحول إلى المركبات الكربوإيدراتية مثل النشا فى فترة الضوء التالية وتسمى deacidification period فترة إنعكاس الحموضة.

العائلات والفصائل النباتية التى تحدث فيها هذه الدورة :

توجد هذه الدورة على الأقل فى ١٨ عائلة من النباتات الزهرية وموزعة فى ١٠٩ جنس، ٣٠٠ نوع من النباتات الزهرية. وأهم هذه العائلات التى توجد فيها هذه الدورة هى.

Cactaceae , Crassulaceae , Euphorbiaceae , Aizoazeae , Liliaceae, Agavaceae . لا يوجد أى علاقة تربط هذه العائلات.

وبعض النباتات العوالق epiphytes فى العائلتين Orchidaceae , Bromeliaceae لايوجد أى علاقة تربط هذه العائلات.

ويوجد عائلات فيها عدد قليل من النباتات مثل, Asteraceae , Geraniaceae Vitaçeae, Portulacaceae , Labiatae , Cucurbitaceae , Dideraceae , Oxalidaceae , Asclepiadaceae , Piperaceae.

ومرة أخرى لا توجد صفة مميزة تجمع هذه العائلات. ولكن وجد أن هذه النباتات ولو كان منشأها من عائلات من المنطقة الأستوائية أو تحت الإستوائية tropical or subtropical فإن كثير منها قد غزى المناطق القاحلة الصحراوية arid regions أو المناطق الجافة locally dry niches وأن بعض هذه النباتات يتحمل الحالة الصحراوية والجفاف بدرجة شديدة حتى أنه ينمو فى الشقوق الموجودة بين الصخور مثل نبات *Dudleya*.

توجد هذه الدورة فى بعض النباتات غير الزهرية فتوجد فى معراة البذور فى الرتبة Gnetales فى نبات *Welwitschia mirabilis* وهو النبات الوحيد فى معراة البذور الذى توجد فيه هذه الصفة.

يوجد أيضا بعض النباتات السرخسية مثل *Pyrrosia longifolia , Drymoglossum piloselboides* .

مورفولوجيا وتشريح نباتات "CAM"

من المعروف أن نباتات CAM تتميز بالعصارية succulence ولكن هذا لا يعنى أن جميع النباتات العصارية تعتبر succulence. CAM فيها ليس لها علاقة بتقسيم النبات أى أنها ليست محددة فى عائلات معينة بل أنها موزعة على عائلات مختلفة.

مميزات الحالة العصارية Succulence :

من الناحية المورفولوجية :

(١) تحتوى على نسيج للماء حجمه كبير نسبيا لتخزين كمية كبيرة من الماء ولذلك فأنه عادة يكون شكل الورقة بيضاوى أو شبه بيضاوى أو مستدير أو يقارب ذلك وعادة لا يكون مسطح كما فى الأوراق العادية ومن المعروف أن هذه الحالة هى عبارة عن حالة تأقلم بيئى حيث أن الماء

قليل فى البيئة أو أن الماء قد تجده متيسر للنبات ولكن النبات لا يمكنه امتصاصه ومثال ذلك نباتات العوالق وهنا نجد أن النبات يختزن الماء لكى يستعمله فى أوقات يتعذر فيها الحصول على الماء.

(٢) فى حالة succulence يمكن أن تكون الأوراق عصارية أو الساق عصارية ولكن نادرا ما تكون الجذور عصارية، ونباتات CAM أما أن تكون عصارية ورقية أو عصارية ساقية ولا يوجد أى مثال لحالة عصارية جذرية، والأنسجة التى لها القدرة على تخزين الماء تسمى water tissues وتبعاً لتقسيم Haberlandt 1918 تقسم الأنسجة المائية إلى : -

١ - الأنسجة المائية الخارجية External water tissues.

٢ - الأنسجة المائية الداخلية Internal water tissues .

من الناحية التشريحية : -

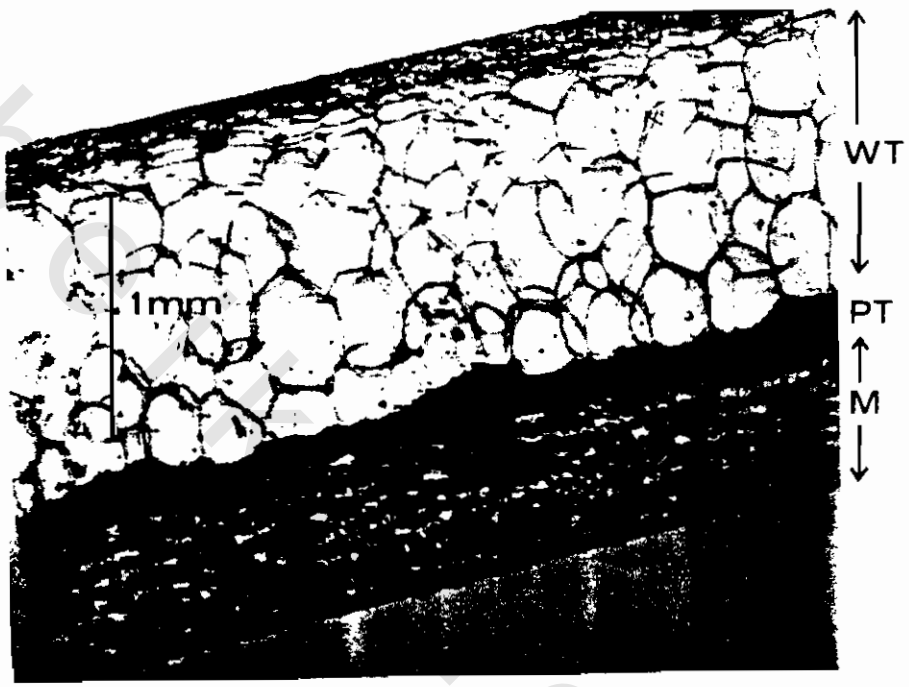
(١) الأنسجة المائية الخارجية : (External water tissues)

وفيها تحدث تحورات فى خلايا البشرة أو تحت البشرة حيث نجد عادة أكثر من صف من الخلايا تصبح خلاياها كبيرة الحجم متضخمة لتخزين الماء وعادة هذه الخلايا خالية من البلاستيدات الخضراء أو بها قليلا من البلاستيدات الخضراء ومن ذلك أمثلة كثيرة ومنها أنواع جنس *Pepromia*. ومثال ذلك النوع *Peperomia obtusifolia*.

ومن هذا القطاع العرضى لجزء من ورقة نبات *Pepromia* (شكل ١٥٤) يتضح أنه توجد تحورات فى البشرة وتحت البشرة لتتكون خلايا كبيرة وظيفتها تخزين الماء أما الخلايا فى الميزوفيل فأنها تكون صغيرة الحجم وبها بلاستيدات خضراء جزء منها لا يكون النشا ولكن الجزء الأكبر به بلاستيدات تكون النشا. يوجد نسيج تخزين الماء ويوجد أسفله خلايا نسيج عادى به بلاستيدات خضراء ولا تكون هذه البلاستيدات النشا، ويوجد أسفل ذلك نسيج ميزوفيل به بلاستيدات خضراء ويتكون بها حبيبات النشا.

(٢) الأنسجة المائية الداخلية : (Internal water tissues)

وفى هذه الحالة توجد خلايا بارانشيمية توجد فى داخل الورقة أو الساق وعادة توجد فى القشرة أو النخاع وفى حالة الأوراق العصارية نجد أن الخلايا المخزنة للماء هى خلايا ميزوفيل الورقة أما فى حالة الساق العصارية فان القشرة والنخاع أو كلاهما يعتبر نسيج مخزن للماء وفى حالة الأنسجة المخزنة للماء الداخلية جدا فأنه يعتقد أنها تكون عديمة البلاستيدات الخضراء وذلك فى كل من الساق والورقة ومثال ذلك نبات *Zygophyllum simplex* (شكل ١٥٥). حيث



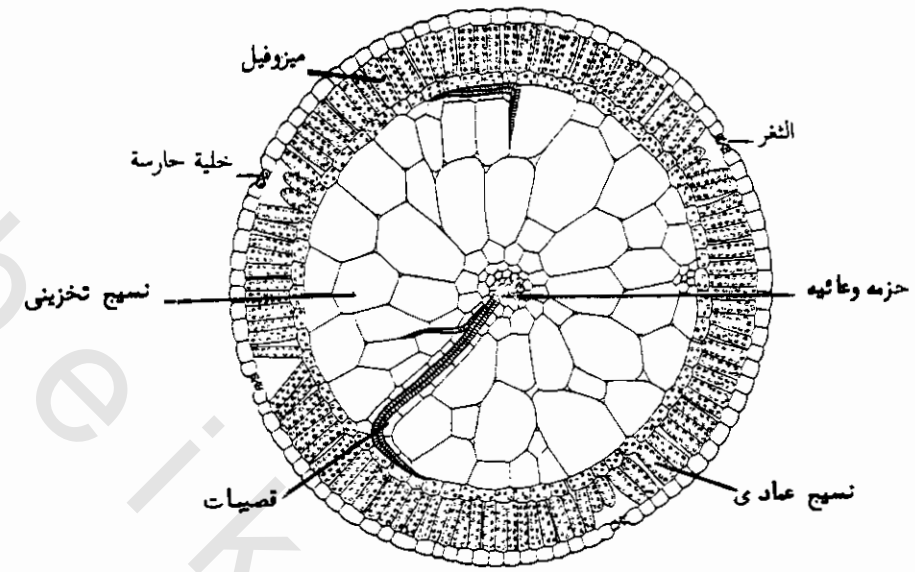
(شكل ١٥٤) : أنسجة تخزين الماء الخارجية فى ورقة نبات *Peperomia* .

WT = أنسجة تخزين

PT = نسيج عمادى ، بلاستيدات دون نشا.

M = ميزوفيل به بلاستيدات بها نشا.

يختزن الماء فى الورقة. وبعمل قطاع عرضى فى ورقة هذا النبات فأنه توجد خلايا البشرة ثم يوجد أسفلها خلايا النسيج العمادى ويوجد فى مركز الورقة خلايا كبيرة خالية من البلاستيدات لتخزين الماء، ويتضح من ذلك أن النسيج التمثيلى هنا يختلف عن السابق والذى يخزن الماء حيث



(شكل ١٥٥) : قطاع عرضى فى ورقة نبات الرطريط *Zygophyllum* .

يوجد بالداخل ويحيط به نسيج تمثيلى. ويوجد فى حالة هذه الورقة قصيبات تصل الحزمة المركزية بخلايا النسيج العمادى. حيث يوجد فى مركز القطاع حزمة وعائية صغيرة.

تقدير درجة العصارية : (Succulence)

تعكس العصارية فى النبات إختزال السطح بدرجة كبيرة بالمقارنة بحجم العضو النباتى لتقليل فقد الماء.

يتم ذلك بمعادلات معينة أهمها ما يأتى :

(١) مساحة السطح

$$\text{Surface expansion} = \frac{\text{surface } (cm^2)}{\text{weight (mg)}}$$

(٢) درجة العصارية degree of succulence ويرمز لها بالرمز S حيث :

$$S = \frac{\text{saturating water content (g)}}{\text{surface } (dm^2)}$$

وبتطبيق هذه المعادلات يتضح أن "S" فى النهايات العصارية تتراوح ما بين ٥,١ – ١٤,٩ جرام / (dm^2) .ديسمتر مربع أقل من ذلك يكون غير عصارى ، أما الغير عصارية ٠,١ – ١,٢ جرام/ ديسمتر مربع ($0.1 - 1.2\ g\ dm^2$) عادة.

أى أن S تزيد فى النباتات العصارية عنه فى النباتات غير العصارية.

حدوث الـ CAM والعصارية فى النباتات

غير معروف حتى الآن هل كل النباتات العصارية تقوم بهذه العملية أم لا ولكن من المعروف أن بعض منها يقوم بهذه العملية ومما يضاعف من صعوبة تحديد ذلك أنه فى بعض الحالات يتوقف حدوث العملية على الظروف البيئية ففى بعض الظروف البيئية تقوم نباتات معينة بهذه العملية وفى ظروف بيئية أخرى لا تقوم هذه النباتات بعملية CAM وهذا لا يكون بجزم تام لأنه ربما أن بعض النباتات العصارية لم توجد بها حالة CAM فى ظروف معينة عند فحصها ولكن فى ظروف بيئية أخرى تظهر حالة CAM .

وعامة يجب أن تتوافر فى النباتات التى تقوم بعملية CAM شروط هى :

(١) تتراكم كميات من حامض الماليك فى الليل ويجب أن يوجد فى الخلايا تراكيب معينة أو طريقة معينة تحتوى على هذا التركيز المرتفع من حمض الماليك ودون أن يفسد هذا الحامض أو يقتل الخلية وهذا التركيب يتمثل فى وجود فجوة عصارية كبيرة فى الخلايا تختزن حامض الماليك فى صورة محلول مائى.

(٢) البناء الضوئى هو الطريق الأساسى لتحويل واستهلاك حامض الماليك لتحويله لمركبات كربوهيدراتية أثناء هذه الدورة ولذلك لابد من توافر وجود البلاستيدات الخضراء فى الخلية.

(٣) فى داخل الخلية يكون حامض الماليك تكوينه واستهلاكه وتخزينه لابد أن يتم فى أماكن متقاربة بداخل الخلية الواحدة.

"malic acid synthesis; malic acid storage; and malic acid conversion should be localized in close vicinty"

وهذه الحالة تحدث عندما توجد فجوة عصارية كبيرة بالخلية وأيضا بلاستيدات خضراء فى نفس الخلية.

وقد وجد أنه يوجد فعلا ارتباط بين العصارية وحدوث CAM فى النباتات الاتية :

مثال (١) فى حالة معاملة النبات أنه short day فى *Kalanchoe blossfildiana* فتتكون أوراق عصارية وفيهاCAM . وعند معاملة النبات أنه long day فإنه لايظهر حالة CAM.

مثال (٢) وجد فى نبات عصارى وتظهر فيه CAM وذلك *Hoya Carenosa* أما نبات *Hoya bella* فهو غير عصارى ولا يظهر حالة CAM ولذلك فإنه فى داخل الجنس الواحد أنواع CAM وأنواع خلاف ذلك.

مثال (٣) فى نبات *Frera indeca* .

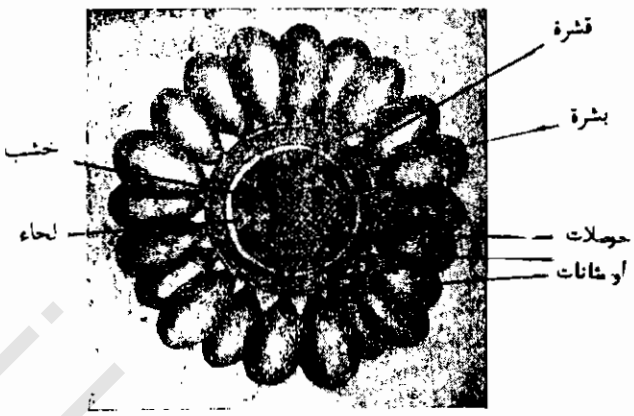
تحدث CAM فى السيقان لأنها عصارية ولكنها لا تحدث فى الأوراق بنفس النبات لأنها غير عصارية ولذلك يختلف حدوث CAM فى النبات الواحد بإختلاف العضو النباتى.

مثال (٤) فى نبات *K. tubiflorae*.

تحدث CAM فى السيقان الورقية المسنة السفلية ولكنها لا تحدث فى نفس النبات فى السيقان الحديثة المتورقة القمية ولكن هذه الأخيرة عندما يكتمل نضجها وتكوينها فأنه يحدث فيها CAM ولا يحدث فى القمة وهكذا. يتضح فى هذه الحالة أن حدوث CAM مرتبط بعمر وسن العضو النباتى .

ومن المعروف لكى تحدث حالة العصارية وعمل هذه الدورة لابد من وجود خلايا ذات فجوات عصارية كبيرة ويوجد بنفس الخلية بلاستيدات خضراء ليحدث فيها هذه الدورة ولذلك فإن النباتات العصارية التى تخزن مائها فى أنسجة بها فجوات عصارية كبيرة ولكن لا تحتوى على بلاستيدات خضراء فأنه لا يمكنها القيام بالـ CAM ومثال ذلك نبات *Pepromia sp* السابق رسم قطاع عرضى فيه.

وأيضا نبات *Zygophyllum* السابق رسم قطاع عرضى فيه حيث أن الخلايا المتخصصة لتخزين الماء ذات الفجوات العصارية الكبيرة خالية من البلاستيدات الخضراء. ومن ذلك فأن هذه النباتات لا تقوم بعملية CAM. ومن أحسن الأمثلة على ذلك نبات حى علم الثلجى *Mesembryanthmum crystallinum* (شكل ١٥٦ ٦). حيث نجد أن خلايا البشرة يخرج منها نتوءات كبيرة فى الحجم حوصلية الشكل ذات فجوة عصارية كبيرة وخالية من من البلاستيدات الخضراء ولكن لا يحدث فيها تجميع حامض الماليك وبالرغم من أن خلايا ميزوفيل هذه الورقة يظهر ذلك تماما – وذلك دليل قاطع على صعوبة انتقال المركبات الخاصة بهذه العملية من خلية لأخرى حيث أن المسافة كبيرة نسبيا فأن حدوث هذه الدورة لابد أن كل خلية



(شكل ١٥٦) : قطاع عرضى فى جزء من ساق نبات حى علم ثلجى

مستقلة بذاتها وفيها الشروط الثلاثة السابقة. وقد يمكن ذلك أيضا فى حالة بعد المسافة خلية أو قليل من الخلايا. حيث أن إنتقال حامض الماليك فى نباتات من خلية إلى أخرى بطيء وغير فعال to slow and ineffective. إذا فى نفس النبات قد يحدث فى أماكن معينة CAM حيث تتوفر الثلاث شروط السابقة بينما تغيب فى أجزاء أخرى ليس بها تلك الشروط.

مثال آخر : فى نبات *Aloe arborescense*

نجد أنه فى الأجزاء الخضراء الخارجية تحدث CAM ويتكون حامض الماليك أما فى الأنسجة الداخلية لنفس الورقة لا يحدث فيها CAM لأنها خالية من الكلوروفيل وكما سبق القول فإن عملية الإنتقال للمركبات التى تحدث عملية CAM وانزيماتها من الصعب انتقالها لمسافات كبيرة من خلية لأخرى ولكن من السهل جدا انتقالها وحدوثها فى داخل الخلية الواحدة ولذلك فأنه يحدث تخليق لحامض الماليك ويحدث له انتقال وتجميع فى الفجوات العصارية الكبيرة ثم يحدث له تحول فى البلاستيدات الخضراء وذلك فى داخل الخلية الواحدة فى الأجزاء الخضراء الخارجية ولا يحدث فى الأنسجة الداخلية.

ومن المعروف أن النباتات التى يتكون فيها حامض الماليك ويتجمع فيها الحامض فى خلايا لا تحتوى على بلاستيدات خضراء فأنها لا تقوم بعملية البناء الضوئى وأيضا لا يظهر فيها حالة CAM . وهذه الحالة موافقة لرأى Haberlandt (1918) فى النشوء والتطور.

"The evolution or anatomical structures in plants as a tendency to provide the shortest transport pathways).

النباتات غير العصارية وحدوث Non Succulent CAM Plants CAM

بعض الأنواع من نبات *Tillandesia sp* تقوم بـ CAM ولا يمكن إعتبارها عصارية مثل *T. usneoides* . حيث أن S فيه منخفضة، حيث فيه تتراوح بين ١ : ٢,٥ جرام وزن غض / ديسمتر مربع (dm^2 1.0 - 2.5 gr f. wt.)، ولهذا لا يعتبر عصارى ولذلك يمكن أعتبار أن قليل من النباتات الغير عصارية تقوم بعملية CAM . ولكن عند النظر فى القطاع العرضى لخلايا الميزوفيل نجد أن عدد خلاياه قليلة ولكنها تظهر نفس المواصفات حيث أن الخلايا الواحدة بها فجوة عصارية كبيرة وبها أيضا عدد فى البلاستيدات الخضراء ولذلك فأنه يكون له نفس المواصفات ولذلك فأنه أقترح معادلة أخرى لكى يصبح هذا النبات عصارى. حيث أن فى حالة العصارية هى تساوى dm^2 5.1 - 14.9 gr. f. wt. جرام وزن غض لكل ديسمتر مربع وتعبر هذه المعادلة على النسبة بين درجة المحتوى المائى : كمية الكلوروفيل فى النسيج النباتى.

"water content : chlorophyll content"

حيث نجد أن الأنسجة التمثيلية فى CAM لها فجوة عصارية كبيرة وحيث نجد أن الأنسجة التمثيلية Non. CAM لها فجوة عصارية صغيرة ولذلك فأن كمية الماء لكل بلاستيدات خضراء فى النباتات الأخيرة قليلة نسبيا ولذلك أفترض المعادلة التى تسمى Sm عصارية الميزوفيل.

$$\text{Mesophyll succulence (Sm)} = \frac{\text{Water content (gm)}}{\text{Chlorophyll content (mg)}}$$

وبعمل هذه النسبة واتباعها على أساس الخلية الواحدة أمكن اثبات أن نبات *T. usneoides* يقع فى مجموعة النباتات العصارية.

فى حالة S يتوقف حساب حالة العصارية على أساس النبات أو العضو النباتى ولكن فى حالة Sm تحسب العصارية على أساس المحتوى المائى للخلايا وعدد البلاستيدات الخضراء أى كمية الكلوروفيل. وتبعا لهذه المعادلة يمكن إعتبار هذا النبات عصارى. حيث أنه فى هذا النبات تكون عدد الخلايا قليل ولكن ينطبق عليها حالة العصارية عند إستعمال معادلة Sm. CAM تكون قيمتها ١,٣ فما فوق تبعا لهذه المعادلة.

وفيما يلى الجدول الآتى (جدول ٢٢) لتوضيح قيمة Sm وحدوث CAM.

(جدول ٢٢) : قيمـــة Sm لنباتات مختلفة

No.	plant species النبـــات	CAM or No CAM	Sm
1-	الذرة	noCAM	0.328
2-	الفلفل	noCAM	0.383
3-	البلارجونيوم	noCAM	1.25
4-	الفول	noCAM	0.56
5-	K. tubiflorae	CAM	8.40
6-	القرع	no CAM	0.346
7-	K. blossfeldiana	CAM	2.45
8-	T. usneoides	CAM	1.52

obeikandl.com

وجود البلاستيدات الخضراء والفجوات العصارية وأهميتها فى عملية CAM :

من المعروف أن البلاستيدات الخضراء أساسية فى تواجدها بالخلية لتحدث عملية CAM ولذلك فأن الأجزاء الغير خضراء أو البذور أو النباتات عديمة الكلوروفيل حتى الان غير معروف حدوث CAM فيها، ولكن هذا لا يعنى أن هذه الأجزاء أو الجذور لا تكون حامض الماليك بل بعض منها فيه بعض الأنزيمات اللازمة لدورة CAM وعلاوة على ذلك أن بعض منها قد يكون حامض الماليك فقط ولكن ما يميز هذه الدورة هو ليس تكوين الحامض فقط بل تكوينه واستهلاكه وذلك تبعا لتركيب وتوزيع تكرارى معين يوميا وبانتظام وهذا يسمى diurnal rhythm.

حيث أن هذا الحامض يتجمع ليلا ويزداد تركيزه ثم يستهلك نهارا ويقل تركيزه وهكذا تتكرر العملية بانتظام يوميا وعلاوةعلى ذلك يوجد زيادة انخفاض فى تركيز المركبات الكربوهيدراتية و ذلك عكس لما يحدث فى تركيز حامض الماليك. ولذلك فأن ساق التين الشوكى فأن الأجزاء الخارجية من الساق المتورقة أى عبارة عن نسيج القشرة تقوم بعملية CAM بينما الأجزاء الداخلية الخالية من الكلوروفيل وهو عبارة عن نسيج النبات لا تقوم بهذه العملية ومن ذلك يتضح أن أى نسيج خالى من البلاستيدات الخضراء لا يقوم بهذه العملية – أيضا وجد أن الممر الخاص والتفاعلات الخاصة بتكوين حامض الماليك وأيضا وجود البلاستيدات الخضراء وذلك كما فى نباتات C4 ليس من الضرورى أن يكون مصحوب بحدوث CAM حيث أنه فى بعض هذه النباتات بالرغم من تكون وحدوث حامض الماليك من عملية أضافة ك أ٢ لحامض فوسفوأنيول بيروفيك "phosphoenolpyruvic acid".

وفى وجود البلاستيدات الخضراء لا يحدث CAM وذلك لعدم وجود فجوات عصارية كبيرة وما يثبت ذلك تجربة Mclarend and Thomas 1967، حينما درسا درجة حدوث عملية CAM فى نسيج أخضر وآخر غير أخضر مأخوذ من نبات *K. crenata*. وذلك فى الأنسجة المزروعة فى مزارع أنسجة (tissue culture) فوجد أنه فى كلا الحالتين لم يحدث لهذه الخلايا حدوث CAM ولكن هذه الأنسجة تكون حامض الماليك ولكن لم تشاهد دورة CAM وذلك كما يحدث تماما فى جذور هذا النبات وتعلل هذه الظاهرة بأن الخلايا المرستيمية لمزارع الأنسجة خلايا صغيرة والفجوات العصارية صغيرة ولذلك لا يحدث CAM فى هذه الخلايا فى مزارع الأنسجة لصغر حجم الفجوات العصارية.

يلاحظ تشابه بين CAM ودورة نباتات C4 حيث أن فى كلا منهما يتكون حامض الماليك

ولكن فى نباتات C_4 يدخل الحامض مباشرة فى تفاعلات لكى تحدث دوره كالفن وبنزن أما فى حالة نباتات CAM فإن الحامض يختزن أثناء الليل ولا يدخل فى تفاعلات إلا فى الصباح والنهار التالى.

آليـة دورة الـ CAM فى خلية النبات

مما سبق يتضح أن دورة الـ CAM تحدث فى الخلية الواحدة ولا تنتقل إلى الخلايا الأخرى ولذلك فأن كل خلية مستقلة بذاتها. وفيما يلى شرح حدوث عملية الـ CAM فى داخل الخلية الواحدة أثناء الليل والنهار (شكل ١٥٧):

(١) أثناء الليل :

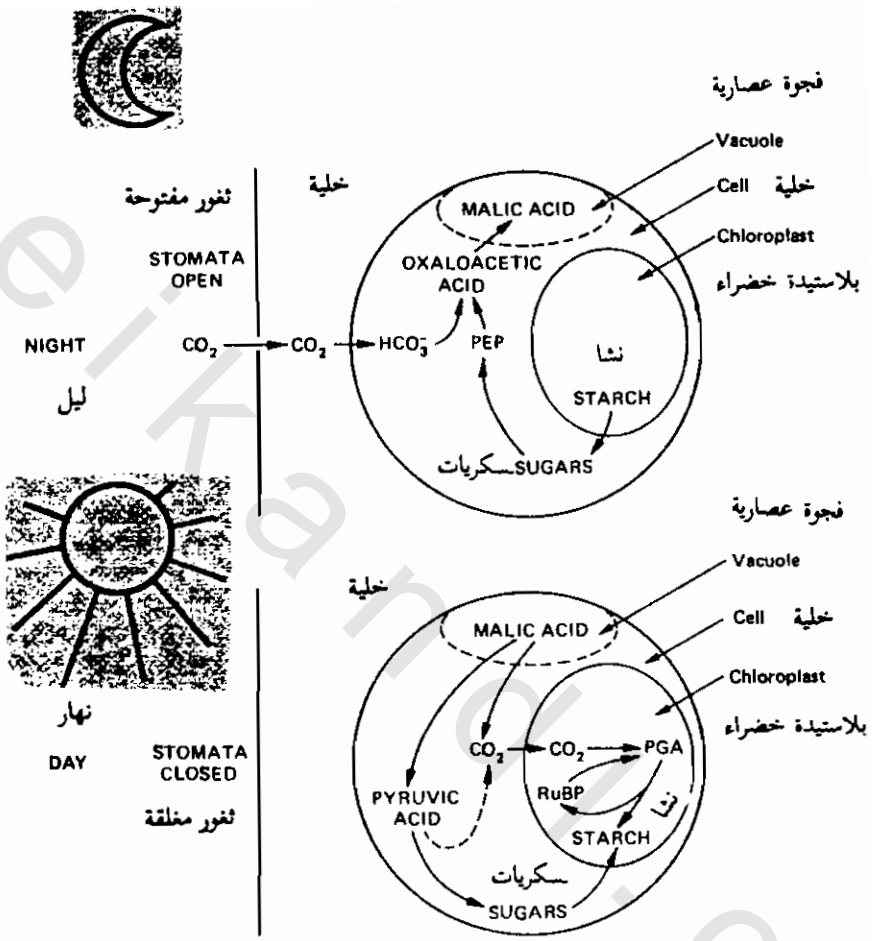
يتحول النشا إلى سكر فى البلاستيدة الخضراء وينتقل منها ويصبح السكر موجود فى سيتوبلازم الخلية ويتكون منه حامض الفوسفواينول بيروفيك (PEP) ، وهذا الحامض فى وجود أنزيم الـ PEP carboxylase وفى وجود CO_2 الداخل إلى الخلية يتحول إلى حامض الـ oxaloacetic ، حيث أنه فى الليل تكون الثغور مفتوحة ويتم دخول CO_2 من الجو عبر الثغور المفتوحة، ثم يتم تحول الـ oxalacetic فى داخل خلية النبات وفى وجود أنزيم الـ malic dehydrogenase إلى حامض الماليك.

وحيث أن المرافق الأنزيمى لهذه الحالة هو الـ $NADPH_2$ ويتحول فى هذه العملية إلى الـ NADP حيث يتم اختزال حامض الأوكسالواسيتك إلى حامض الماليك.

ويحدث تخزين لحامض الماليك فى الفجوة العصارية أثناء الليل، وهكذا يزداد تركيز حامض الماليك تدريجيا فى الفجوة العصارية أثناء الليل وحتى بزوغ الفجر.

(٢) أثناء النهار :

يتم غلق الثغور ولا يستطيع النبات أخذ CO_2 من الجو، لكن لابد للنبات أن يقوم بعملية البناء الضوئى، حيث يتوفر الماء الموجود فى النبات، وتتوفر البلاستيدات الخضراء الموجودة فى النبات، ويتوفر الضوء الموجود فى البيئة أثناء النهار، ولكن لا يتوفر إلا جزء بسيط من CO_2 الناتج من تنفس النبات، ولا يمكن للنبات زيادة هذا التركيز من CO_2 حيث أن الثغور مغلقة، وأن كمية CO_2 الناتجة من التنفس ذات تركيز منخفض بدرجة كبيرة جدا، ولذلك يتم تحول حامض



(شكل ١٥٧) : دورة CAM فى داخل خلية النبات فى النهار والليل

الماليك الموجود فى الفجوة العصارية إلى حامض البيروفيك ويخرج CO_2 ليساعد على زيادة تركيز CO_2 فى الخلايا والنبات. يتحول حامض الماليك فى سيتوبلازم الخلية إلى حامض البيروفيك وCO_2 وذلك بواسطة أنزيم الـ malic enzyme .

والمرافق الأنزيمى لهذا الأنزيم هو NADP والذى يقوم بعملية أكسدة لحامض الماليك وذلك لأخذ ذرتى H_2 ويصبح المرافق الأنزيمى $NADPH_2$.

بعد ذلك ينتقل CO_2 إلى البلاستيدة الخضراء حيث يتم استقباله داخل البلاستيدة الخضراء على مركب الـ ribulosediphosphate (RDP) وفى وجود الماء وفى وجود أنزيم الـ RDP carboxylase يتم تحوله إلى مركب ذو ٦ ذرات كربون وهذا المركب غير ثابت سريع التحلل ينشق ليكون ٢ جزئ حامض phosphoglyceric (PGA) .

وهكذا يدخل حامض الـ PGA فى دورة Calvin & Benson ويتكون منه الـ RDP مرة أخرى.

وهكذا تستمر هذه الدورة باستقبال CO_2 الناتج من حامض الماليك.

يمكن أيضا أن يتكون فى داخل البلاستيدة الخضراء النشا حيث يدخل الـ PGA فى دورة Calvin & Benson ويتكون منه مركبات عديدة منها السكريات، وهذه السكريات تتجمع لتكون النشا فى البلاستيدة الخضراء.

أيضا يمكن لحامض البيروفيك الموجود فى السيتوبلازم أن تحدث له تفاعلات عديدة، ويمكن أن يتكون منه أيضا سكر، والسكر يتجمع ليكون نشا فى البلاستيدة الخضراء.

وعامة غير معروف بالضبط مصير حامض البيروفيك فى سيتوبلازم الخلية فقد يدخل فى تفاعلات لتكوين سكر، أو قد يدخل فى تفاعلات أو يدخل فى دوره كربس الخاصة بالتنفس، أى أن له تفاعلات عديدة .

مما سبق يتضح أن ميزة هذه الدورة أنها تساعد النبات على عمل عملية البناء الضوئى والثغور مغلقة، وذلك لتقليل النتح أو منعه تماماً فى أثناء النهار، حيث أن النباتات موجودة فى بيئة شديدة الجفاف ويحتاج النبات إلى المحافظة على الماء الموجود به لدرجة كبيرة لندرة الماء فى البيئة أو عدم وجوده اطلاقا، ولذلك فإن النبات يغلق الثغور نهارا ولا يفقد ماء بالنتح، ولكن يؤثر ذلك كثيرا على النبات حيث أنه لابد أن يقوم بعملية البناء الضوئى فى النهار، حيث أنها العملية الهامة والتى يبنى بها النبات مركباته المختلفة وتكوين المركبات العضوية من CO_2 والماء، ولذلك فأنه

يستمد CO_2 من حامض الماليك المختزن فى الفجوة العصارية.

معنى هذا أن فائدة الماليك هى تجميع CO_2 ليلا واعطاءه لخلية النبات نهارا، وبذلك فإن النبات يقوم بعملية البناء الضوئى بطريقة عادية، وفى نفس الوقت اكتسب ميزة هامة وهى عدم النتح لغلق الثغور تماما.

هذه النباتات تقوم بعد ذلك بعمل دورة Calvin & Benson، وهذه القاعدة تنطبق تماما كما سبق ذكره، حيث أن جميع النباتات الخضراء تقوم بعمل دورة Calvin & Benson ومنها نباتات الـ C_3 والـ C_4 والـ CAM ولكن يوجد لنباتات الـ C_4 دورة إضافية لحامض الماليك أو حامض الأسبارتك أو كلاهما، وفى حالة الـ CAM يوجد نظام معين لتخزين CO_2 فى حامض الماليك فى الفجوة العصارية، ويتم نتيجة لذلك مد الخلية بـ CO_2 أثناء النهار.

وتحدث دورة Calvin & Benson فى هذه النباتات داخل البلاستيدة الخضراء، وهى الدورة التى يتحول فيها PGA إلى RDP ، ثم يتم تحول الـ RDP إلى PGA، وهكذا.

وجد أن نباتات الـ CAM يحدث فيها عملية التنفس الضوئى photorespiration وذلك كما فى نباتات الـ C_3 .

الإنتاجية والنمو فى نباتات CAM : (Productivity and growth of CAM plant)

هذه النباتات يلائمها الجو الجاف حيث نجد أنها تغلق الثغور فى النهار حيث درجة الحرارة مرتفعة ولذلك يقل النتح وفقد الماء من النبات بقدر الإمكان ولكن فى الليل تفتح الثغور وعادة يكون الجو أكثر رطوبة وأقل فى درجة الحرارة لعدم وجود الشمس فيقل فقد الماء ويأخذ النبات ك أ ٢ عن طريق الثغور ولذلك فإن هذه النباتات تركيبها المورفولوجى والتشريحى xerophytic أى نباتات البيئة الجافة. وعلاوة على ذلك فأن التحول الغذائى metabolism هنا يكون فيه مواءمة وملائمة أو تأقلم ويسمى biochemical metabolism adaptation . تلائم هذه النباتات الظروف الجفافية وهذه النباتات عامة نموها ضعيف ومحدود ولكن أهميتها أنها يمكن أن تتحمل ظروف جفافية كبيرة.

ولو أن عملية CAM لا تقارن بكفاءة C_3 , C_4 حيث أن العمليتين الأخيرتين أكثر كفاءة فى تخليق المركبات عن طريق البناء الضوئى عنه فى CAM ولذلك يعتبر CAM عبارة عن survival mechanism (نظام يحفظ النبات من الموت لوجود النبات فى ظروف بيئية جافة

ضارة بالنبات) وتبعا لذلك يكون نموه ضعيف وانتاجيته ضعيفة، فقد وجد بالفعل أن بعض نباتات CAM فى جو رطب فى النهار والليل فأنها تنتج أكثر من الجو الجاف لأنه يمكنها أن تثبت كمية أكبر من ك أ٢ وربما يكون ذلك نتيجة للنتح النسبى للثغور أثناء النهار وبذلك تزداد مفاءة عملية البناء الضوئى حيث يأخذ النبات ك أ ٢ من الجو ويأخذ بذلك ك أ٢ من CAM وبذلك يمكن زيادة انتاجية بعض النباتات ونتيجة لذلك يمكن تقسيم CAM إلى :

* الإجبارية - Obligate CAM
* الاختيارية - Facultative CAM

والحالة الأخيرة كما يحدث فى نباتات C_3 , CAM . وقد تحدث فى بعض النباتات مثل نبات حى علم الثلجى عند بداية حياتها تكون C_3 وعند وجود ظروف الجفاف فأنها تتحول إلى CAM . وفى حالات الجفاف الشديدة جدا ليلا ونهارا فأنه يحدث قفل للثغور تماما ليلا ونهاراً ولا يحدث أخذ لـ ك أ٢ من الجو أو فقد ماء عن طريق النتح حيث أن النبات محتاج تماما إلى الماء الموجود بداخله ويكون ك أ ٢ الداخل فى عملية CAM هو الناتج من التنفس فقط ومن ذلك يتضح أن سرعة عملية البناء الضوئى فى هذه الحالات تكون ضعيفة جدا وذلك زيادة عن ضعف CAM العادية حيث من المعروف أن سرعة عملية البناء الضوئى من ١٠ – ٢٠ ضعف سرعة التنفس، ولذلك فأنه فى الحالة الأخيرة تقل سرعة العملية فى المتوسط بمقدار ١٠ – ١٥ وحيث أنه يوجد اتجاه لزراعة الأراضى الجفافية فى وجود الماء القليل"marginal dry land agriculture". ونتيجة لذلك فبواسطة الوراثة الهندسية قد يحاول أدخال صفة CAM لنباتات عادية اقتصادية والاستفادة من هذه العملية بأن يمكن القيام بعملية البناء الضوئى فى وجود ثغور مغلقة تماما وهذا مجرد إقتراح يمكن تطبيقه أولا.

وعامة فان كثير من هذه النباتات تكون ذات قيمة غير اقتصادية حيث أن معظمها نباتات زينة أو برية حتى الان إلا أنه يوجد بعض النباتات ذات قيمة اقتصادية كبيرة مثل نباتات الأناناس وهو مهم فى هاواى واستراليا وماليزيا. وأيضا بعض أنواع نباتات الأجاف *Agave* و *Yucca* ومنها *Agave sislana* والذى تصنع منه ألياف السيسل كما يصنع أيضا من بعض أنواع *Yucca* الحبال. ويستخدم أيضا بعض أنواع من *Yucca* و *Agave* بكفاءة عالية فى صناعة الكحول.

وتوجد نباتات *Opuntia ficus - indica* وهذا يستعمل كمحصول علف رئيسى فى البرازيل.

استخدمت أنواع مختلفة من *Opuntia* spp. فى بداية القرن العشرين ولكن نتيجة لسهولة زراعة نباتات أخرى وقلة البروتين فى *Opuntia* فقد قلت استعمالها . وأكثر أنواع *Opuntia* المستعملة هى ذات الساق المنبسطة flat stemmed ومنها *Opuntia ficus indica* وذلك فى جنوب أفريقيا وأمريكا الجنوبية والمكسيك ويستعمل جنس آخر هو *Nopalea* sp. . تسمى هذه النباتات السابقة *palmas* فى البرازيل. تسمى الثمار القابلة للأكل tunas . أما مناطق الأتصال للساق الخالية تقريبا من الأشواك تسمى nopales. كل من الثمار وهذه الأجزاء الساقية تستعمل وتكون ملائمة لتغذية الحيوان وبها نسبة من البروتين. تستخدم الأجزاء المقطوعة من الساق chopped nopales فى تغذية الأبقار يمكن أيضا أن تستخدم nopales مع بذرة القطن لتغذية أبقار اللبن. يمكن أن يستخدم الإنسان tunas مباشرة فى الأكل أو يستخدم فى عمل الجيلى والمربى. يمكن أن يستخدم nopales فى عمل السلاطة والمخلل ويمكن استعماله مطبوخ بطرق عديدة. ومن المعروف أن Cacti ومنها *Opuntia* غنية بالكربوايدرات ومنخفضة فى البروتين. ومن تحليل *Opuntia ficus indica* اتضح أن تركيبها كما يأتى:

٦١,٨٪ ماء، ٢,٢٪ دهون ، ٤٣٪ كربوايدرات، ٥,٣٪ بروتين، ١٤,٣٪ ألياف، ٢٨,٤٪ رماد. يستخدم هذا النبات قديما فى انتاج صبغة حمراء (carmine lake) cochineal.

يستخدم ذلك حتى الآن فى عمل الصبغة الحمراء لانتاج أجود أنواع أحمر الشفاه. ينتج الصبغة نتيجة لوجود حشرة على نبات *Opuntia ficus - indica* وهى حشرة *Dactylopius coccus* . تجمع الحشرات وتجفف وتطحن وتستخلص الصبغة فى كحول من بودرة الحشرة. لإنتاج هذه الصبغة الحمراء صدرت هذه النباتات من المكسيك إلى جزر الكنارى أثناء القرن التاسع عشر لإنتاج هذه الصبغة. ومنذ تلك الفترة أصبح نبات *Opuntia* أحد النباتات العصارية السائدة فى جزر الكنارى.

يستخدم نبات *Agave tequilana* فى إنتاج المشروب الكحولى tequila. يستخدم الاوركيد *Vanilla* ونباتات CAM من العائلة الزنبقية فى انتاج الأدوية والعقاقير والألياف. يستخدم *Euphorbia antisphilitica* فى انتاج الشمع . تستخدم نباتات عائلة الحى علم (الغسولية) Aizoaceae فى الزينة لتغطية الأرض.

فى جميع العائلات التى تحتوى على نباتات CAM فإن بعضها يستخدم فى التنسيق والزينة وأهم هذه العائلات Crassulaceae ، Cactaceae ، Orchidaceae . يمكن زراعة الأناناس بدون رى وذلك على الأمطار وأن يكون معدل سقوط الأمطار ١٠٠سم و pan evaporation

عبارة عن ١٨٥ سم فأن محصول الهكتار فى الشهر ٤,٤ طن أناناس.

أتضح أن فطر *Candida* ينمو على عصير *Opuntia* tunas. كل ١٠٠ كجم ثمار طازجة ينتج منه ٣ كيلو جرام *Candida* (خميرة) والتى تحتوى على ٤٠ – ٥٠ ٪ من وزنها الجاف بروتين. ولذلك فأن الفاقد فى هذه الثمار يمكن أن يستعمل فى إنتاج البروتين.

أثبتت التجارب المعملية أن نباتات CAM منخفضة فى سرعة البناء الضوئى وذلك بمقارنتها بنباتات C_3، C_4 وهذا يدعم القول أن نباتات CAM ذات سرعة نمو منخفضة نسبيا وهذا يدعم القول أيضا أن CAM عبارة عن نظام البقاء على الحياة فى ظروف يصعب فيها معيشة النبات ولذلك فأنه a survival mechanism.

ولأنه يوجد اهتمام فى زيادة الأستزراع فى الأراضى الجافة ولذلك فأنه يوجد اهتمام حول انتاجية هذه النباتات والتى يمكن أن تنمو فى هذه الأراضى بنجاح.

اتضح أن *Opuntia* البرية بدون زراعة فى الأجزاء الجنوبية الغربية من الولايات المتحدة تنتج ٧ – ٧٠ طن لكل هكتار لكل سنة وزن الحقل field weight . ولكن بالاهتمام بزراعة هذا النوع فأنه أنتج *Opuntia ficus indica* من ١٠٠ – ٢٦٥ طن لكل هكتار لكل سنة وزن الحقل. فى شمال أفريقيا أنتج ٣٥ طن لكل هكتار لكل سنة ولكن فى شمال البرازيل أنتج ١٢١ طن لكل هكتار / سنة.

اتضح أن انتاج ثمار *Opuntia* هى ٩ طن / هكتار / سنة وذلك عند زراعة ٢٠٠٠ نبات فى الهكتار.

قدرت سرعة النمو فى saguaro *(Carnegia gigantea)* فقد وجد أن متوسط سرعة النمو فى أريزونا من سنة ١٩٥١ – ١٩٦٠ هى ٦,٥ سم / سنة.

أما عن الأناناس *Ananas comosus* (pineapple). تختلف سرعة نمو الأناناس فقد قدرها Wee سنة ١٩٦٩ بمقدار ١,٦ طن / هكتار / سنة ولكن وجد آخرون Bartholomew و Kadzimin سنة ١٩٧٧ فان المعدل يختلف من ٨١, إلى ٨,٩٤ طن / هكتار / شهر وذلك بمتوسط ٤٤ طن / هكتار / سنة. ولذلك فإن انتاجية الأناناس تعتبر قريبة من أقل إنتاجية فى نباتات C_3 . ولكن تعتبر إنتاجية الأناناس عالية جدا فى نباتات CAM. حيث وجد أن *Opuntia* المنزرعة والبرية وحتى فى وجود الرى فإن لها سرعة نمو ١٢٥ ٪ سرعة نمو نبات الأناناس. وجد أن *Farocactus* والأجاف تحت ظروف المطر الصحراوية فإن لها سرعة نمو ١٨ ٪ فقط مقارنة

بسرعة نمو الأناناس.

تعتبر الدراسات على إنتاجية نباتات CAM فى بيئتها نادرة فقد وجد تعارض كبير فى النتائج فقد قدرت إنتاجية نوع من *Opuntia* ٢ – ٧ كجم / هكتار / سنة فى جنوب كاليفورنيا فأنها قدرت ١٥٠ – ٢٠٠ كجم / هكتار / سنة فى المكسيك.

قدر Nobel سنة ١٩٧٧ إنتاجية *Ferocactus acanthodes* فى بيئته الطبيعية. وقد وجد أن سرعة أخذ CO_2 كانت ١,١٦ ميلليمول m mol / سم٢ من سطح النبات كما وجد أنه يتكون ٣٤,٨ ملجرام كربوايدرات / سم٣ أو ١٥١ جم كربوايدرات لكل نبات. وهذه النتائج تتوافق بقياس الزيادة فى الحجم وهى ٩٪ – ٣٪ وذلك بقياس الزيادة فى الطول والقطر. ومن النتائج السابقة تتمكن Nobel من تقدير عمر نبات cactus له شكل برميلى كبير طوله ٩٠ سم وقطره ٣٥ سم وعمره ٥٤ سنة.

يمكن أن تكون سرعة الإنتشار والنمو كبيرة لـ cactus فى الظروف البيئية الملائمة للنمو وذلك كما هو الحال فى استراليا بين سنة ١٨٩٠ إلى سنة ١٩٢٠ حيث أن بعض البحارة أدخلوا بعض أنواع إلى استراليا وانتشرت بدرجة خيالية ومنها *Opuntia monocantha*. وأصبح النوع *inermis* أهم الحشائش والآفات ولكن أمكن مقاومته بحشرة *Cactoblastus* .

(جدول ٢٣): جدول للمقارنة بين النباتات المختلفة فى العمليات الحيوية المختلفة.

		CAM	C_4	C_3
سرعة النتـــح	dark	18-100		
Transpiration rate				
(جرام ماء / جرام وزن جاف)	light	15-600	250-350	450-950
سرعة عملية البناء الضوئى العظمى				
Maximum rate of				
net photosynthesis		1-4	40-80	15-40
(ملجم ك أ٢ / دىسمتر٢ / ساعة)				
سرعة النمو العظمى				
Maximum growth rate (g dry		0.015-	4-5	0.5-2
weight dm2)		0.018		
جرام وزن جاف / دىسمتر٢				

تعليق عام : يتضح مما سبق أن نباتات ك٣ ، ك٤ ، CAM تختلف بوضوح فى كثير من العمليات الحيوية للنبات وهى سرعة النتح والبناء الضوئى وسرعة النمو (جدول ٢٣).

مما سبق يتضح أن عملية البناء الضوئى عند دراستها أنها ليست عملية ثابتة محدودة فى جميع النباتات بل أنها عمليات مختلفة وكثيرة فمنها حالة C_3 ، ومنها حالة نباتات C_4 ومنها أيضا CAM. وقد تكون هذه الحالات أثنين أو بعض منها وأنه ما تزال توجد بعض الطرق الخاصة بعملية البناء الضوئى قد تكتشف فيما بعد وكما سبق القول فأنه لكل نبات معين ظروف بيئية وعملية بناء ضوئى معين فكما أن C_4 يناسبها الجو الجفاف النسبى وأن C_3 يناسبها الرطوبة والماء المتوفر وأن كل منهما يتفوق على الأخرى فى بيئة معينة وتعتبر الـ CAM عملية أيضا يلجأ إليها النبات لكى يحافظ على نفسه من الفناء ومن الثابت أنها أقل العمليات كفاءة فى تثبيت ك أ ٢ إلا أنها تمتاز بأنها توفر للنبات استهلاكه أو فقده للمياه فى الظروف البيئية الجافة.

وكما درس الكثير قبل ذلك أن النبات يتأقلم ويتحور وفيه تحورات مورفولوجية وتشريحية تدرس فى علم التشريح فإن النبات أيضا فيه تحورات فسيولوجية وخاصة بالذات عملية البناء الضوئى التى هى مجال الحديث فى هذا الجزء فإن النباتات يحدث فيها أيضا تحورات فى فسيولوجيا عملية البناء الضوئى لتلائم البيئة.

ويلاحظ فى ذلك أنه يوجد تحورات بحدوث طرق مختلفة فى عملية البناء الضوئى لكى يتوافق النبات مع البيئة الموجودة فيها متمشيا فى ذلك مع تحوراته المورفولوجية والتشريحية.

التمييز بين أنواع ك أ٢ فى النباتات المختلفة والظروف البيئية المختلفة

نسبة C^{13} فى الجو ١,١ ٪ من ك أ٢ الجوى. من المعروف أن النباتات لا تمثل المشابهات المشعة isotopes للكربون بالتساوى. حيث أنها تميز بين أنواع المشابهات المشعة الثقيلة وتميز المشابهات الثقيلة عن الخفيفة كما تفضل ك ١٢ ثم ك ١٣ ثم ك ١٤ . ولذلك فإن ك أ٢ المشع والحالات المختلفة له تتأثر بتمثيلها فى النبات ك١٢ عادى أو خلاف ذلك مشع.

يقدر تركيز المركبات المشعة فى النبات كالآتى وتقدر وتعرف بالمعادلة الآتية: –

$$\delta\ C^{13}(‰) = \left[\frac{C^{13}/C^{12}\ \text{sample}}{C^{13}/C^{12}\ \text{standard}} - 1\right] \times 10^3$$

يأخذ standard من نسبة الكربون من نبات حفرى fossil وهو ***Belemnitella*** موجود فى تكوين جيولوجى Peedee formation فى South Carolina (ولاية فى أمريكا). نسبة $\delta\ C^{13}$ فى الهواء فوق المحيطات حيث لا يوجد أى كمية ك أ٢ ناتجة عن تنفس الحيوان والإنسان أو النبات أو معدومة تقريبا أو يمكن اهمالها.

وتبعا standard ويسمى PDB تكون $\delta^{13}C$ فى نباتات ك ٣ = 0‰27- أو حولها وفى حالة نباتات C_4 تكون 0‰11 – ولذلك فإن البناء الضوئى فى C_4 تحدث بدرجة أقل فى التميز بين ك ١٢ ، ك ١٣ عن نباتات C_3 . يحدث أيضا نفس الشئ بالنسبة لـ ك١٤ . حيث أن التميز يحدث بدرجة أقل بين ك ١٢ ، ك١٣ ، ك١٤ فى نباتات C_4 عن نباتات C_3.

يمكن أيضا تقدير تركيب المركبات المشعة فى حالة ك١٤ وتركيزها ونسبتها فى النبات بالمعادلة.

$$\delta\ C^{14}(‰) = \left[\frac{C^{14}/C^{12}\ \text{sample}}{C^{14}/C^{12}\ \text{standard}} - 1\right] \times 10^3$$

وقد اتضح أن نباتات C_3 تميز بين المتشابهات بمتوسط أكبر بمقدار ١,٦ ٪ عنه فى نباتات C_4. وقد أتضح أن أنزيمات carboxylating enzymes وهى phosphoenal pyruvic carboxylase. و ribulose diphosphate carboxylase. مسئولة عن ذلك. وجد أن أنزيم PEP carboxylase المستخرج من sorghum الذرة الرفيعة درجة تمييزه CO_2 المشع

ضعيفة. يميز بدرجة أقل بالنسبة لـ ك١٣ عنه فى الأنزيمات الأخرى وذلك فى تجارب Whelan *et al.* (١٩٧٣). وأجريت تجارب مشابهة بواسطة Deleens *et al.* (١٩٧٥) على أنزيمى ribulose diphosphate carboxylase , P`EP carbo xylase من نباتات السبانخ والذرة ووجد أن النتائج تماثل ما سبق حيث أن PEP Carboxylase كان تميزه أقل بالنسبة لـ ك١٣ عنه فى حالة Ribulose diphosphate carboxylase أى أن أنزيم Rdpcarboxylase يختار CO_2 العادى غير المشع ويتفاعل معه ولا يتفاعل مع CO_2 المشع على الاطلاق، أما أنزيم PEP carboxylase لا يميز بينهما.

ويمكن استخدام هذه الظاهرة بالنسبة لطلاب كلية الزراعة لأنها ذات أهمية قصوى حيث أنه من المعروف أن نبات بنجر السكر من نباتات الـ C_3 ، وأن نبات قصب السكر من نباتات الـ C_4، وكلاهما يستخدم فى إنتاج السكر العالمى، ولا يوجد غيرهما . ومن المعروف أن سكر القصب ذو كفاءة فى التحلية وخلافه أفضل من سكر البنجر، أى أنهما من ناحية تكنولوجيا الأغذية كلاهما جيد فى استعماله كسكر، لكن السكر الخاص بقصب السكر كفاءته أعلى وأفضل، ولكن توجد ملحوظة أخرى، حيث أن نبات قصب السكر من نباتات الـ C_4 أى أن الذى يقوم باستقبال CO_2 فى هذه الحالة هو أنزيم الـ PEP carboxylase وهو لا يميز بين CO_2 العادى و CO_2 المشع ، وبالتالى فإن السكر الناتج من قصب السكر به نسبة من الاشعاع، والعكس صحيح فى حالة بنجر السكر حيث أنه من نباتات الـ C_3 والأنزيم الذى يقوم باستقبال CO_2 الجوى به هو الـ RDP carboxylase وهو ذو حساسية فائقة لـ CO_2 المشع سواء C13 أو C14 ولا يتفاعل معه بينما يتفاعل فقط مع C12 ، ولذلك فأن السكر الناتج يتكون من C12 فقط وخالى تقريبا من العناصر المشعة، وفى هذه الحالة يفوق سكر بنجر السكر سكر قصب السكر حيث أنه لا يحتوى على نسبة من الإشعاع.

واضح أن النباتات تميز بين مشابهات الكربون المختلفة. اتضح أن نباتات CAM تختلف كثيرا فى درجة $\delta\ C^{13}$ عنه فى نباتات C_3 , C_4 حيث أن هذه القيمة تتراوح بين – ١٤و – ٣١ ولكن أحيانا تزيد وتصل إلى – ١,٥ ، تمكن Osmond *et al* 1973 من تغيير قيمة $\delta\ C^{13}$ من نباتات شبيهة C_4 إلى قيم شبيهة بنباتات C_3 وذلك فى نبات *Kalanchoe* وذلك بزيادة الذبذبة فى درجة الحرارة اليومية، أى زيادة مدى الاختلاف فى درجة الحرارة اليومية وذلك فى النوع *K. daigremontiana* . امكنهم أيضا تغير قيمة $\delta\ C^{13}$ ، وذلك بتغيير فترة الإضاءة من long إلى short photoperiod فى النوع *K. blossfeldiana* امكنهم تغيير قيمة $\delta\ C^{13}$

فى النوع *K. daigremontiana*. وذلك فى وجود water stress ومن ذلك يتضح أن قيمة C^{13} فى نباتات CAM متغيرة كثيرا وتعتمد أساسا على الظروف البيئية. وجد Osmond 1975 أن C^{13} لنبات *Opuntia inermis* تختلف كثيرا من بيئة لأخرى وتتأثر بالعوامل البيئية فى شرق استراليا.

وجد أيضا أن نباتات C_3 النامية فى المناطق الساحلية الصحراوية القاحلة وأيضا فى مناطق السافانا الجافة يمكن أن تتحول قيمة C^{13} إلى قيمة تقارب قيمة نباتات CAM ، أى أن الظروف القاحلة يمكن أن تغير هذه القيمة، ولكن العكس صحيح فى نباتات أخرى، ومثال ذلك نبات *Agave lecheguilla* ، حيث وجد أنه فى الظروف البيئية المختلفة من درجة حرارة وامطار أن C^{13} ثابتة وهى 2.6‰- . وأيضا ثابتة فى حالة *Opuntia engelmannii* وهى 1.5‰ – ولذلك يعتبر هذين النباتين إجبارية CAM وأن البناء الضوئى فيها ثابت ولا يتغير من طريقة لأخرى باختلاف الظروف البيئية.

وجد أيضا أن هذه القيمة ثابتة لنبات *Yucca baccate* على مدار السنة وفى الفصول المختلفة بالرغم من الاختلافات الموجودة على مدار السنة من حيث درجة الحرارة وكمية الماء فى التربة والذائبات الموجودة فى التربة ولذلك يعتبر هذا النبات CAM إجبارى.

درست أنواع مختلفة من النباتات عددها ٧٥ نوع فى ساحل وصحراء سيناء وفلسطين فاتضح أن ٤ أنواع فقط منها يحدث فيها CAM وهى حى علم الثلجى *M. crystallinum* ، *Mesembryanthmum forskalii* ، *M. nodiflorum* ، *Caralluna negevensis* . وجد أن قيمة C^{13} فى نبات *C. negevensis* هى 13.4% – وهو نبات يثبت CO_2 أثناء الليل وجد أيضا فى فلسطين أن قيمة C^{13} فى *M. nodiflorum* متغيرة تبعا للموقع فهى 22‰- فى منطقة avdad ، 17.2‰ – فى منطقة البحر الميت. ومن ذلك يتضح أن هذا النوع من النبات يمكن أن يتحول من C_3 إلى CAM تبعا لكمية الماء فى البيئة ، أى أنه اختيارى CAM.

التغيرات الفصلية لدوره CAM على مدار السنة فى النبات

وجد Wolf وولف (١٩٦٠) أن حالة الـ CAM تكون فى قمتها (على أشدها) فى فصل الصيف وأقل نوعا فى باقى فصول السنة وقد أمكن اثبات ذلك على نبات *Sedum praealtum* حيث أن كمية حامض الماليك فى الفجوات العصارية يكون تركيزها كبير فى الصيف بالمقارنة

بتركيز الحامض أثناء فصول السنة الأخرى.

يمكن أيضا تطبيق هذه القاعدة على نباتات الـ CAM الأخرى، وأيضا يقل تركيز الحامض بدرجة كبيرة جدا أثناء النهار فى الصيف عنه فى بقية فصول السنة.

أى أن الـ CAM تتأثر بالفصول، وذلك راجع لتأثير درجة الحرارة ومدتها thermoperiod، وشدة الإضاءة ومدتها photoperiod وكمية الماء ومدتها hydroperiod حيث أنها تتغير أثناء الفصول. وجد أن هذه العوامل يمكن أن تؤثر على تحويل دوره الـ CAM فى النبات إلى دوره الـ C_3 ، والعكس صحيح أيضا.

(١) Photoperiod فترة الإضاءة:

وجد فى حالة الـ *Kalanchoe blossfeldiana* أن الأوراق الحديثة لا تقوم بعمل الـ CAM فى النهار الطويل ، ولكنها تقوم بهذه الدورة فى النهار القصير، وكان ذلك على أحد أصناف هذا النبات وهو الـ Tom Thumb ، حيث وجد أنه لا يحدث تثبيت لـ CO_2 ليلا مع وجود تركيز بسيط جدا من حامض الماليك وذلك فى النهار الطويل.

كما وجد أن نشاط أنزيم الـ PEP carboxylase وأنزيم الـ malate منخفض جدا.

عند معاملة الأوراق بمركب الـ polyethylene glycol فأنه يسبب ازالة التانينات وأشباه التانينات tannins، فأن نشاط هذه الأنزيمات يزيد بدرجة كبيرة، ولذلك يستنتج أن هذه الانزيمات موجودة ولكنها غير نشطة.

يستنتج من ذلك أنه يوجد مثبط لأنزيم الـ PEP carboxylase وعند نقل هذه النباتات إلى نهار قصير فأنه بعد سبعة أيام تبدأ حدوث دورة الـ CAM وتثبيت CO_2 ليلا.

وقد وجد بالفعل أنه بعد ٧ أيام يزداد نشاط انزيم الـ PEP carboxylase تدريجيا حتى يصل إلى الذروة بعد ٦٠ يوما من النهار القصير.

يحدث نفس الشئ لأنزيم الـ malate enzyme حيث يزيد نشاطه تدريجيا حتى يصل الذورة بعد ٢٠ يوم ولكن يكون نشاطه أقل من نشاط الأنزيم السابق.

يحدث زيادة تدريجية أيضا فى نشاط أنزيم الـ aspartate aminotransferase ويزيد نشاطه عن أنزيم الـ PEP carboxylase ولكن يقل نشاطه عن أنزيم الـ malate dehydrogenase.

(٢) Thermoperiod فترة الحرارة:

يلائم الـ CAM ليل ذو درجة حرارة منخفضة ونهار ذو درجة حرارة عالية.

ولقد وجد فى حالة النبات السابق وفى وجود النهار القصير فإنه يكون تركيز عال من حامض الماليك عندما تكون درجة حرارة النهار ٢٧°م ويقل التركيز عندما يكون النهار ١٧°م أو ١٢°م.

أن درجة الحرارة المثلى لدورة الـ CAM فى هذا النبات هى ٢٧°م نهاراً، و١٧°م ليلا.

وجد فى حالة نبات الأناناس عندما تكون درجة الحرارة نهارا ٢٧,٥°م وتزداد درجة حرارة الليل من ١٥ إلى ٣٥°م فأن كفاءة تثبيت CO_2 فى الليل تقل، حيث يقل زمن أى مده تثبيت CO_2.

(٣) Hydroperiod فترة الماء:

وجد أن نقص الماء water stress فى بعض النباتات تتحول من نباتات C_3 أو شبيهة نباتات C_3 إلى نباتات CAM وجد أن نباتات الكاكتس Cacti لها water potential قدره -١٢ إلى -١٥ بار bar تقوم بعمل الـ CAM بكفاءة عالية عندما تنمو فى بيئة شديدة الجفاف.

تأثير الظروف البيئية على دورة الـCAM

تؤثر الظروف البيئية على دورة الـ CAM ، ومن هذه العوامل ما يلى :

(١) درجة الحرارة :

وجد أن زيادة درجة الحرارة أثناء النهار يسبب زيادة سرعة فى استهلاك حامض الماليك أى عملية deacidification وغير معروف سبب ذلك، ويعتقد أن درجة الحرارة العالية تؤثر على غشاء التونوبلاست tonoplast الاختيارى النفاذية والمحيط بالفجوة العصارية وتجعله أكثر قابلية لنفاذية حامض الماليك المختزن فى الفجوة العصارية.

(٢) الضوء :

وجد أن شدة الإضاءة القوية أثناء النهار تسبب زيادة كبيرة وسرعة كبيرة فى تثبيت CO_2 أثناء الليل، وقد يكون ذلك راجع لزيادة تركيز المركبات الناتجة عن عملية البناء الضوئى وبالتالى زيادة فى تركيز الـ PEP وبالتالى زيادة فى تركيز حامض الماليك يوجد تفسيرات لذلك.

أ - أن الضوء يؤثر على نفاذية غشاء التونوبلاست ويصبح أكثر سهولة فى نفاذية حامض الماليك من الفجوة العصارية إلى سيتوبلازم الخلية cytosol .

ب - يعتقد أيضا أنه يسبب تنشيط لأنزيم PEP carboxylase ولذلك تحدث عملية

نزع CO_2 ، أى decarboxylation .

ج – يعتقد أيضا أن الضوء يسبب تنشيط أنزيم الماليك malate enzyme كما هو الحال تماما وكما هو معروف فى أنزيمى NADP - malic dehydrogenase ، وأيضا أنزيم الـ pyruvate Pidikinase .

د – يعتقد أيضا أنه قد يكون للفيتوكروم دور جزئى فى ذلك.

(٣) الأيونات :

وجد أن ملح كلوريد الصوديوم يزيد من تثبيت CO_2 فى الظلام فى نبات حى علم الثلجى، ونتيجة لذلك يزداد تركيز الأحماض العضوية.

وجد أيضا أن تركيزات قليلة من الملح تسبب نشاط لأنزيمى الـ PEP carboxylase والـ malic dehydrogenase ، والعكس صحيح فأن تركيزات مرتفعة من الملح تسبب تثبيط نشاط هذين الأنزيمين.

وجد أن أنزيم الـ Malate enzyme فى الـ *Opuntia* يتم تثبيطه بواسطة الملح، وجد أيضا فى نبات *Portulacaria afra* وهو نبات يعتبر نبات CAM ضعيف a weak CAM plant فأنه فى وجود زيادة فى تركيز الملح فى البيئة Nacl stress فأنه يتحول من تثبيت CO_2 نهارا إلى تثبيت CO_2 ليلا، أى إلى الـ CAM .

(٤) المـــــاء :

وجد أن ندرة الماء فى الطبيعة . أو فى تجارب الجفاف drought تسبب خفض كفاءة تثبيت CO_2 نهارا فى نباتات C_3 , C_4، وليلا فى نباتات الـ CAM، ومثال للحالة الأخيرة نباتات *Kalanchoe daigremontiana* ونبات *Echeveria* . ويمكن تقسيم النباتات تبعا لذلك إلى :

أ – نباتات إجبارية CAM (obligate or constitutive CAM plants) وهى نباتات تقوم بعمل دورة الـ CAM تحت جميع الظروف البيئية المختلفة ومنها نبات *Tillandsia usneoides*.

ب) نباتات اختيارية CAM (induction of CAM = facultative CAM plants) : وجد أن بعض النباتات تتحول من C_3 إلى CAM ، ومثال ذلك نبات حى علم الثلجى حيث

يتحول من C_3 إلى CAM فى وجود ندرة الماء waterstress، وفى وجود زيادة فى الملح Nacl stress.

يعتقد أيضا أن قلة الماء تسبب زيادة فى نشاط أنزيم PEP carboxylase ، وأن قلة الماء تسبب أيضا زيادة تركيز حامض الأبسيسك، وقد يكون لذلك الهورمون تأثير فى هذه العملية ولكن لم يمكن اثبات ذلك فى نبات حى علم الثلجى.

obeikandl.com

obeikandl.com

الباب التاسع عشر
الفصل الأول
التنفـــــس
Respiration

يعرف التنفس بأنه عملية أكسدة كيموحيوية لتحليل المركبات العضوية ينطلق منها طاقة قابلة للأستعمال usable energy بواسطة النبات. فى حالة التنفس الهوائى تتم هذه العملية بأخذ الأوكسجين من الجو وإخراج ثانى أكسيد الكربون. وفى حالة التنفس اللاهوائى تتم هذه العملية فى عدم وجود الأوكسجين ويخرج ثانى أكسيد الكربون. فى حالة التنفس الهوائى تقدر الطاقة الناتجة عن كل جزيئ جلوكوز يستعمل فى التنفس أى يتحلل إلى ٦ جزيئات ماء وستة جزيئات ثانى أوكسيد الكربون هى ٦٧٨ كيلو كالورى أى ٢٩٠٠ كيلو جول ولذلك تعتبر عملية التنفس عملية هدم ينطلق منها طاقة كما فى المعادلة

$$ك_٦ يد_{١٢} أ_٦ + ٦ أ_٢ \longrightarrow ٦ ك أ_٢ + ٦ يد_٢ أ + ٦٧٣ \text{ كيلو كالورى}$$

أو ٦٧٨ كيلو كالورى

عملية التنفس هى عملية هدم للمركبات تتم فى وجود إنزيمات معينة وأول من لاحظ ذلك هو بوخنر Buchner عام ١٨٩٧ حيث أنه إكتشف بالصدفة أن مستخلص من خلايا الخميرة قادر على تخمر السكر فى عدم وجود خلايا حية وقد وضح أن هذا المستخلص له خواص الأنزيم وسمى بإسم إنزيم الزيميز zymase ولكن بعد ذلك بكثير إتضح أن إنزيم الزيمير ليست إنزيم واحد بل مجموعة من الإنزيمات منها hexokinase و aldolase وtriose phosphate dehydrogenase و pyruvic carboxylase وغيرها . وبعد ذلك وفى سنة ١٩٠٣ أمكن أستخلاص الزيميز من أنسجة نباتية مسحوقة crushed وكان يعتقد حتى تلك الفترة أن إنزيم الزيميز إنزيم مفرد وهذا خطأ بالطبع. وهكذا كانت هذه التجارب هى الأساس فى إكتشاف آلية عملية التنفس فى النبات.

آلية حدوث التنفس الهوائى

يحدث التنفس الهوائى فى النبات فى أربعة خطوات هامة متعاقبة وهى :

١- عملية تحلل الجلوكوز لتكوين حامض البيروفيك glycolysis وأول من عرف هذه العملية هوLepine عام ١٩٠٩ وهذه العملية لا تحتاج إلى الأوكسجين إطلاقا فى جميع خطواتها.

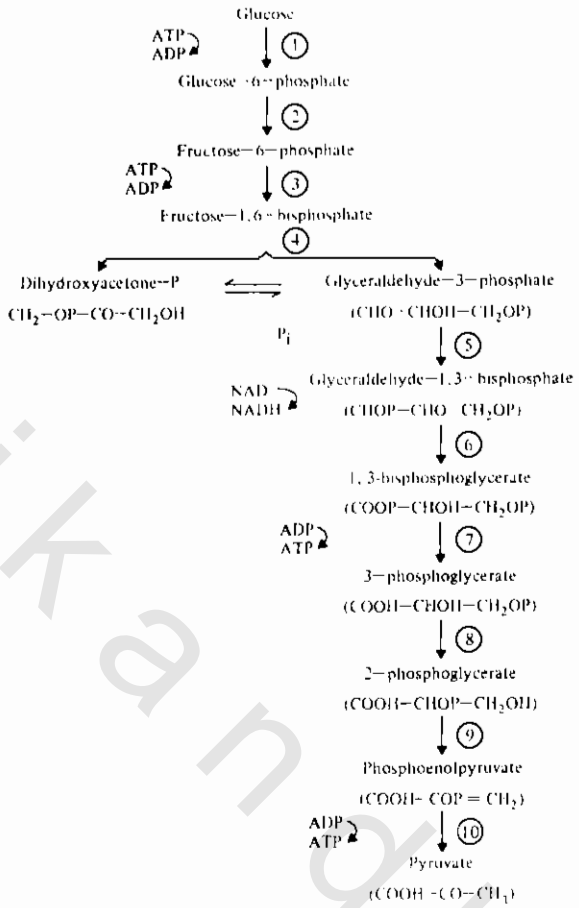
٢- تنشيط حامض البيروفيك بتكوين خلات نشطة فى صورة استيل مرافق إنزيمى A.

٣- دورة حامض الستريك أى دورة كربس Krebs cycle وقد سميت كذلك تبعا لإسم مكتشفها وهى تحتاج إلى الأكسجين بعكس الحال فى رقم ١. تم إكتشاف كربس لهذه الدورة عام ١٩٣٧.

٤- عملية الأكسدة الفوسفورية oxidative phosphorylation يمكن أن تسمى الفسفرة التأكسدية وهذه العملية تتم فى خطوات عديدة متتابعة ويعتبر السيتوكروم أحد المركبات الهامة فى هذه العملية.

١ - عملية تحلل الجلوكوز Glycolosis

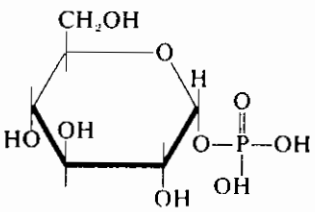
يتم تحلل الجلوكوز فى خطوات عديدة متتابعة حتى تكوين حامض البيروفيك وتتم هذه الخطوات فى وجود إنزيمات عديدة (شكل ١٥٨ ، ١٥٩). حيث يتحول الجلوكوز فى وجود جزيئ ATP وإنزيم hexokinase إلى جلوكوز ٦ فوسفات والأخير فى وجود أنزيم phosphoglucoisomerase يتحول إلى فركتوز فوسفات والأخير فى وجود جزيئ ATP وأنزيم phosphohexokinase يتحول إلى فركتوز ١- ٦ ثنائى الفوسفات والأخير فى وجود إنزيم aldolase ينشق إلى جزيئين أحدهما داى هيدروكسى أسيتون فوسفات والآخر جليسيرألدهيد ٣ فوسفات يمكن أن يتحول كلا المركبين الأخيرين كل منهما إلى الآخر وذلك بواسطة إنزيم triose phosphate isomerase . يتحول المركب الأخير فى وجود حامض الفوسفوريك وبواسطة إنزيم phospho triose isomerase إلى جليسيرألدهيد ١ - ٣ ثنائى الفوسفات والمركب الأخير فى وجود أنزيم جليسيرألدهيد ٣ فوسفات ديهيدروجينيز يتحول إلى حامض جلسريك ١ - ٣ ثنائى الفوسفات والمركب الأخير فى وجود إنزيم phosphogly ceryl kinase يتحول إلى حامض جلسريك ٣ فوسفات ويتكون جزيئ ATP . يتحول المركب الأخير فى وجود إنزيم phosphoglyceryl mutase إلى حامض جلسريك ٢ فوسفات. يتحول المركب



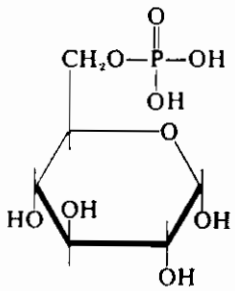
Glycolysis, the anaerobic oxidation of glucose to form pyruvate. 1 = hexokinase. 2 = phosphoglucoisomerase. 3 = phosphohexokinase. 4 = aldolase. 5 = phosphotriose isomerase. 6 = glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase. 7 = phosphoglyceryl kinase. 8 = phosphoglyceryl mutase. 9 = enolase. 10 = pyruvate kinase.

(شكل ١٥٨) : دورة تحلل الجلوكوز

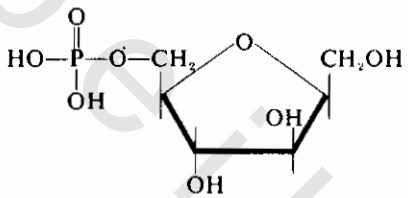
obeikandl.com



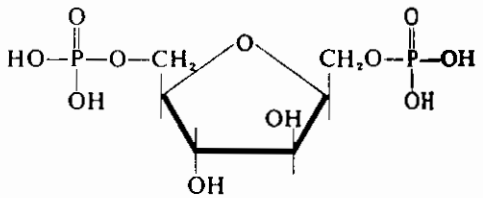
Glucose-1-PO4



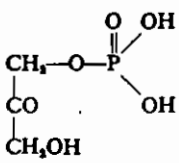
Glucose-6-PO4



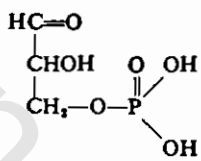
Fructose-6-PO4



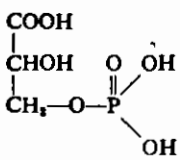
Fructose-1,6-diphosphate



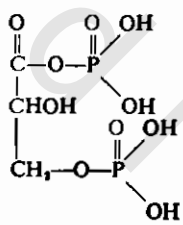
Phosphodihydroxyacetone



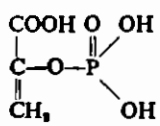
3-Phosphoglyceraldehyde



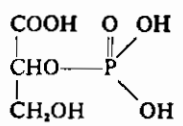
3-Phosphoglyceric acid



1,3-Diphosphoglyceric acid



Phospho-enol pyruvic acid



2-Phosphoglyceric acid

(شكل ١٥٩) : مركبات دورة تحلل الجلوكوز

الأخير فى وجود إنزيم enolase إلى حامض فوسفوإينول بيروفيك والمركب الأخير فى وجود إنزيم pyruvic kinase يتحول إلى حامض بيروفيك وتكوين جزيء ATP.

٢ - تكوين أستيل مرافق إنزيمى A (Acetyl Co A)

يتم تنشيط حامض البيروفيك وذلك بتحويل حامض البيروفيك إلى خلات نشطة تكون فى صورة أستيل مرافق إنزيمى A (acetyl Co A) وذلك بواسطة إنزيم مركب هو pyruvate dehydrogenase complex والذى يتكون من ثلاثة إنزيمات مختلفة وهى pyruvic decarboxylase و lipoate acetyl transferase و lipoate dehydrogenase . تحتاج هذه الإنزيمات الثلاثة خمسة عوامل مساعدة هى كاتيون المغنسيوم ومرافق أنزيمى A و NAD و (TPP) thiamine pyrophosphate و lipoate ولذلك يكون التفاعل للأنزيم المركب pyruvate dehydrogenase كما فى المعادلة الآتية

$$\text{Pyruvic} + \text{Co A} + \text{NAD} \longrightarrow \text{acetyl Co A} + \text{NADH} + CO_2$$

يمكن شرح حدوث الخطوات المختلفة للتفاعل السابق كما يلى (شكل ١٦٠):

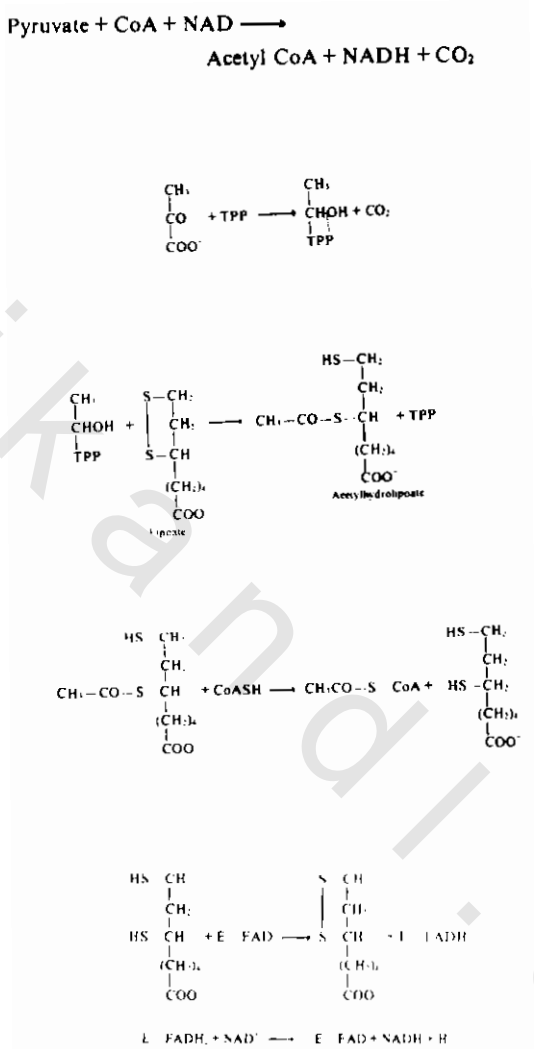
أول خطوة: يتم عملها بواسطة إنزيم pyruvic decarboxylase وهذه تحتاج إلى ثيامين بيروفوسفات (TPP) thiamine pyroposphate وكاتيون المغنسيوم ويتكون من حامض البيروفيك ثانى أوكسيد الكربون ومشتق الخلات ثيامين بيروفوسفات TPP derivatative of acetate .

ثان خطوة : يتم عملها بواسطة إنزيم lipoate acetyl transferase حيث أن مركب lipoate يطرد مركب TPP ويحل محله ولذلك يصبح TPP حر ويتكون مركب acetylhydrolipoate.

ثالث خطوة : يتم طرد الخلات من acetylhydrolipoate وتكوين lipoate وتتفاعل الخلات مع Co A لتكون مركب acetyl Co A .

رابع خطوة : يتم أكسدة جزيء lipoate بنزع ذرتى أيدروجين ويقوم بهذا التفاعل إنزيم dihydrolipoate dehydrogenase وهذا الأنزيم له مرافق إنزيمى أو مجموعة ملتصقة FAD (flavin adenine dinucleotide) حيث تتحول FAD إلى $FADH_2$ ثم بعد ذلك يتم إختزال المرافق الإنزيمى NAD إلى $NADH + H^+$.

وهكذا فإن عملية تحويل حامض البيروفيك إلى Acetyl Co A ينطلق منها طاقة مختزنة



(شكل ١٦٠) : خطوات تكوين acetyl Co A

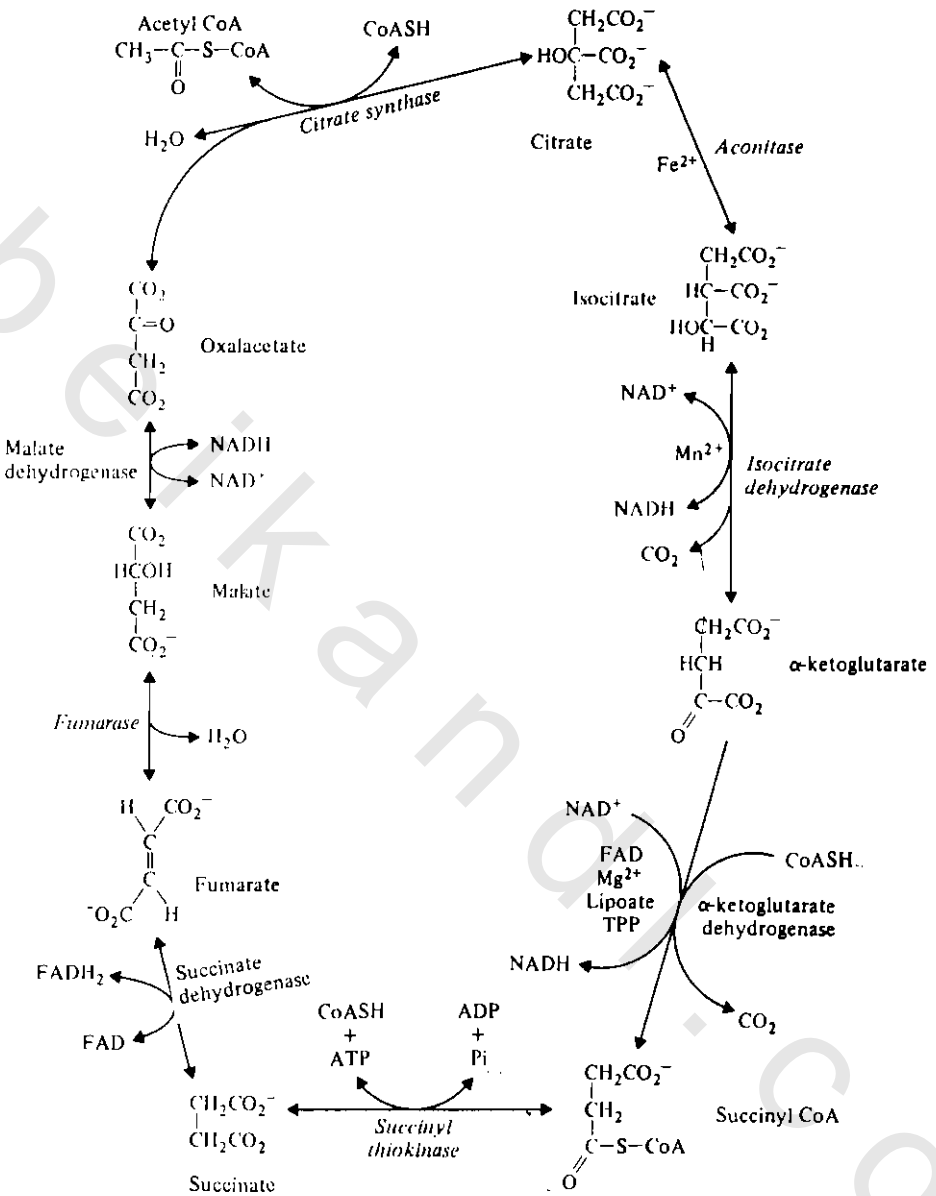
فى NADH .

٣ – دورة كربس Krebs Cycle

تحدث هذه الدورة جميعها فى الميتوكوندريا حيث أنها تحتوى على جميع الإنزيمات اللازمة لهذه الدورة (شكل ١٦١).

تبدأ الدورة بتفاعل acetyl CoA مع حامض الأوكسالأسيتك وتكوين حامض الستريك وذلك بواسطة إنزيم citrate synthetase . يتم تحول حامض الستريك إلى الأيزوستريك بواسطة إنزيم aconitase. ثم يتحول حامض الأيزوستريك إلى حامض ألفاكيتوجلوتاريك بواسطة إنزيم complex هو isocitrate dehydrogenase complex و المرافق الأنزيمى فى هذه الحالة هو NAD مع وجود كاتيون منجنيز ويتم خروج ثانى أكسيد الكربون. ثم يتحول الحامض الأخير إلى succinyl CoA وذلك بواسطة إنزيم مركب complex وهو إنزيم Ketoglutoric - dehydrogenase ألفا complex ومما هو جدير بالذكر أن الإنزيم المركب يحتاج CoA و TPP و NAD و lipoate . ينتج من هذه الخطوة جزيئ NADH وأيضا من الخطوة السابقة جزيئ NADH وهكذا يتم حفظ الطاقة فى هذين التفاعلين فى صورة جزيئات NADH . يتحول المركب الأخير إلى succinate بواسطة إنزيم succinyl CoA synthetase وينتج جزيئ ATP من ADP . يمكن لهذا الإنزيم أن يستعمل مركبات أخرى خلاف ADP وهى GDP و IDP ولكن المعتاد يستعمل ADP. فى الأنسجة الحيوانية يستعمل GDP فى هذه الخطوة. هذا التفاعل عكسى على عكس التفاعل السابق غير عكسى. ثم يتحول المركب الأخير إلى fumarate بواسطة إنزيم مرتبط بالأغشية فى الميتوكوندريا membrane - boundenzyme وهوsuccinate dehydrogenase وهو عبارة عن إنزيم بروتين فلافينى flavoprotein والذى يستخدم FAD وينتج $FADH_2$ وهو يحتاج كاتيون حديد وهو من البروتينات الهيم . يتم تثبيط هذا الإنزيم بواسطة تثبيط تنافسى وذلك بواسطة مركب مشابه لحامض المالونيك analogue malonate . يتم تحول حامض المالونيك بواسطة إنزيم fumarase إلى حامض ماليك ويخرج الماء . ثم يتحول الحامض الأخير فى وجود إنزيم malate dehydrogenase إلى oxalacetate حامض والمرافق الأنزيمى لهذا الإنزيم هو NAD.

يلاحظ فى الدورة السابقة أن جميع التفاعلات عكسية عدا التفاعل الذى فيه يتحول ألفا كيتوجلوتاريك إلى succinyl CoA فهو غير عكسى لخروج ثانى أكسيد الكربون. يتم فى هذه الدورة إنتاج ثلاثة جزيئات من NADH وجزيئ FADH وجزيئ ATP. يتم أيضا خروج جزيئين



(شكل ١٦١) : دورة كربس

من ثانى أكسيد الكربون كما يتم تكوين جزيئين من الماء عندما يتم إختزال الأكسجين. وبالرغم من أن أغلب تفاعلات الدورة عكسية فإن هذه الدورة لا تعتبر عكسية إطلاقا وذلك لعدم عكسية التفاعلات التى ينتج منها ثانى أكسيد الكربون والتى تحدث فى مستويات عالية جدا من الطاقة الحرة السالبة high negative standard free energies . مثال ذلك أن عملية خروج ثانى أكسيد الكربون decarboxylation من حامض ألفا كيتوجلوتاريك لها طاقة حرة قياسية هى – ٣٣ كيلو جول جزيء $^{-1}$ 33 k J mol - وأن الناتج النهائى للتغير فى الطاقة الحرة لهذا التتابع G سالب.

٤ – عملية الأكسدة الفوسفورية Oxidative Phosphorylation

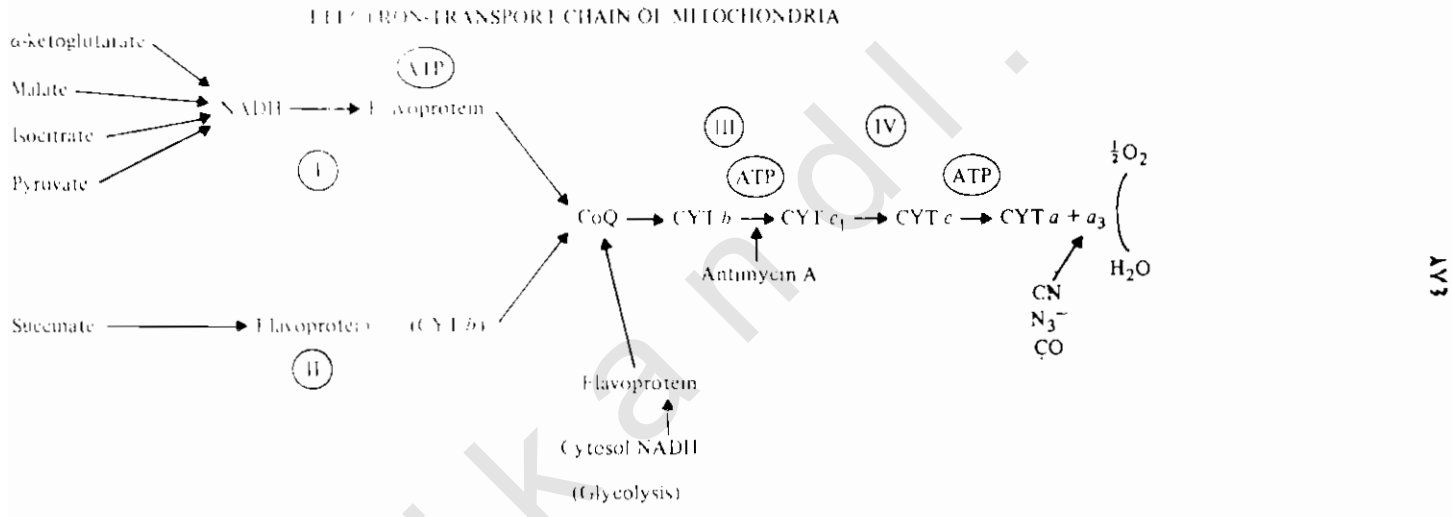
ينتج عن عمليات الأكسدة فى خطوات تحلل الجلوكوز ودورة كربس بعض جزيئات ATP ولكن أغلب الطاقة مختزنة فى صورة مركبات مختزلة وهى $FADH_2$ و NADH. أثناء عملية الفسفرة التأكسدية والتى ينتج عنها ATP فإن زوج الإلكترونات المسبب إختزال NAD و FAD يتم نقله إلى الأوكسجين الجزيئى عن طريق سلسلة من حوامل الإلكترونات والتى تكون مرتبطة بشدة بغشاء الميتوكوندريا الداخلى أو أنها مكونات هذا الغشاء. هذه البروتينات الناقلة للإلكترونات ذات جهد الأكسدة والإختزال redox electron transporting protein تسمى بالنظام الناقل للإلكترونات electron transport system (ETS).

أكسدة NADH إلى NAD يكون فيها $\Delta G^{o\prime}$ حوالى – ٢١٨ كيلو جول جزيء k J mol^{-1}

$$NADH + H^+ + \frac{1}{2} O_2 \longrightarrow NAD^+ + H_2O$$

أثناء إنتقال الإلكترون من NADH إلى O_2 يحدث إنخفاض فى الطاقة كاف لإنتاج جزيئات عديدة من ATP .

تم توضيح دور ETS وذلك بشكل توضيحى (شكل ١٦٢) . أكسدة حامض البيروفيك بواسطة pyruvic dehydrogenase وأيضا أكسدة الأيزوستريك وألفا كيتو جلوتاريك والماليك أثناء دورة كربس ينتج عنها ٤ جزيئات من NADH يتكون جزيء NADH لكل خطوة أكسدة. يتم أكسدة NADH مرة أخرى بواسطة معقد مركبات الفلافو بروتينات والتى تحتوى الفلافين أحادى النيوكيلوتيد flavin mononucleotide (FMN) وحيث يتم إختزال الأخير بواسطة إنتقال الإلكترونات من NADH إلى FMN ويصبح الوضع NAD و FMNH . وجد أن



(شكل ١٦٢) : خطوات الأكسدة الفوسفورية
سلسلة مركبات نقل الإلكترون

obeikandl.com

NAD و FMN وأيضا مركب ثالث وهو FAD أى flavin adenine dinucleotide توجد فى آن واحد كأصول حرة free radicals وهكذا يمكن أن تقبل أى تستقبل الإلكترونات المنتقلة ولذلك يمكن أيضا أن يصبح FAD عبارة عن $FADH_2$. عملية الأكسدة والإختزال لمركب NADH عملية إنتقال لإلكترونين أى أثنين من الإلكترونات. معقد مركبات الفلافوبروتينات flavoproteins complex والذى يختزل مباشرة بواسطة NADH تم عزله من الميتوكوندريا وقد سمى بإسم معقد ١ أى Complex 1. المعقد رقم ١ أى المعقد ١ المحتوى والمعتمد على FMN يتم إختزاله بواسطة إنتقال إلكترونين من NADH ثم يتأكسد مرة أخرى بإنتقال الإلكترونين منه إلى مركب كينون معين فى سلسلة نقل الإلكترونات. تعتبر الكينونات quinones كالمركبات السابقة حيث أنها توجد فى صورة أصول حرة free dadicals ولذلك فإن تفاعلات جهد الأكسدة والأختزال يكون راجع إلى إنتقال إلكترون أو أكثر. هذا الكينون الخاص أى المتخصص فى عمليات إنتقال الإلكترونات والذى يلى فى الترتيب معقد ١ يسمى مرافق إنزيمى Q (coenzyme Q) أو ubiquinone . بعد ذلك أى جميع المركبات التالية والتى لها دور فى سلسلة نقل الإلكترونات تكون عبارة عن بورفيرينات حديد iron porphyrins بروتينية وتسمى بمركبات السيتوكروم cytochrom . تسمى بورفيرينات الحديد بإسم آخر وهى الهيم heme يمكن أن تعتبر مركبات السيتوكروم أنها هيم بروتينى أى بروتينات هيم. يتم إختزال مركبات السيتوكروم حيث يتحول fe^{+++} أى $ح^{+++}$ إلى fe^{++} أى $ح^{++}$ وذلك فى سلسلة نقل الإلكترونات (شكل ١٦٣).

أهمية المركبات الشبيهة بالكينونات semiquinones والتى هى عبارة عن عوامل مساعدة للفلافين والكينونات flavin cofactors and the quinones تم توضيحها هى أى المركبات الشبيهة بالكينونات تختزل بسهولة بواسطة إنتقال الإلكترونات أى بواسطة زوج من الإلكترونات من NADH وتنقلها بسهولة إلى السيتوكرومات فى عملية نقل واحدة للإلكترونات- one electron transfer. أى أن المركبات الشبيهة بالكينونات تقوم بعملية واحدة فيها يتم نقل زوج من الإلكترونات من NADH إلى السيتوكرومات وذلك يتم من خلالها.

يوجد ثلاثة أنواع رئيسية من السيتوكرومات فى الميتوكوندريا وتم التعرف عليها بواسطة طيف الإمتصاص absorption spectrum الخاص بكل نوع منها وهى عبارة عن الأنواع a و b و c. تتابع السيتوكرومات فى سلسلة ETS يرجع جزئيا إلى قيمها الخاصة بالأكسدة والأختزال(E^o). ويرجع جزئيا أيضا إلى دورها فى التتابع فى عملية الأكسدة والإختزال على أساس أنها مواد تفاعل

حامض سكسينيك
مجمد رجيعيز سكسينيك
أمطاين دوقة كرتر مساعدا المتكميلات
مجمد رجيعيزات
فسفرة تأكسدية
أدين ٣ فو
أدين ٣ فو
أدين ٣ فو
مساعد الترجم

مانحة للإلكترونات وذلك عند إضافتها إلى تحضيرات الميتوكوندريا. يتم معرفة عملية الأكسدة والإختزال للسيتوكرومات المختلفة بواسطة أجهزة تحليل ضوئى معينة spectrophotometers مصممة خصيصا لذلك وذلك لقياس أطياف الإمتصاص فى مخاليط السيتوكرومات المختلفة. حيث وجد أن سيتوكروم b يصبح مختزل قبل سيتوكروم c_1 عند إضافة NADH إلى تحضيرات الميتوكوندريا والقادرة على إستهلاك الأوكسجين عند إضافة NADH.

يمكن أيضا معرفة ترتيب السيتوكرومات المختلفة فى عملية سلسلة نقل الإلكترونات وذلك بإستخدام مثبطات متخصصة لنقل الإلكترونات. حيث أن عند إضافة المضاد الحيوى antimycin A يحدث تثبيط لعملية إنسياب أى إنتقال الإلكترونات بين السيتوكروم bوبين السيتوكروم c_1 . حيث أنه فى وجود NADH والأوكسجين فإن المضاد الحيوى أنتيميسين A يسبب إختزال سيتوكروم b وأكسدة سيتوكروم c_1، يعنى ذلك أى شرح ذلك أنه يحدث إنتقال الإلكترونات من NADH ليختزل سيتوكروم b ولكن لا تنتقل هذه الإلكترونات من سيتوكروم b إلى سيتوكروم c ولذلك يصبح سيتوكروم c مؤكسد عند نقله الإلكترونات إلى المركب التالى فى السلسلة.

وجد أيضا فى حالة المثبطات أى المركبات المثبطة أن السيانيد يرتبط بشدة مع مجموعة الهيم للسيتوكروم a وبذلك يمنع إنتقال الإلكترونات إلى الأوكسجين. ووجد نفس الشئ مع مركب الأزيد azide وأول أوكسيد الكربون.

وهكذا فأنه أمكن التعرف على تتابع المركبات الناقلة للإلكترونات بواسطة ثلاثة طرق وهى تقدير جهد الأكسدة والإختزال لكل مركب ثم معرفة دور كل مركب سيتوكروم فى عملية التتابع بإستخدام مواد تفاعل معينة ومعرفة نوع السيتوكروم بواسطة أجهزة تحليل الطيف الضوئى معينة وثالثا بإستخدام المثبطات. والمثبطات كثيرة ومنها ما هو متخصص فى منع عملية نقل الإلكترونات على السيتوكرومات نفسها مثل السيانيد CN والأزيد N_3^- وأول أكسيد الكربون ومنها ما هو متخصص فى منع عملية الأزدواج coupling أى عمليتين تتمان فى آن واحد وهما نقل الإلكترونات وعملية الفسفرة لتحويل جزيئ ADP إلى جزيئ ATP وبذلك بإستخدام هذه المركبات تحدث عملية نقل الإلكترونات ولا تحدث عملية الفسفرة أى هى بذلك مركبات تمنع عملية الأزدواج uncoupler ومنها مركب داى نيتروفينول وبعض المضادات الحيوية مثل جرامسيدين وفالينوميسين.

يوجد إنخفاض كاف فى الطاقة حيث أن الإلكترونات تنساب من NADH الذى له E^{o1} تساوى -٠,٣٢ فولت إلى الأوكسجين وله E^{o1} تساوى +٠,٨ فولت لتكون على الأقل ثلاثة جزيئات ATP. والدراسة بإستخدام المعقدات ١ و ٢ و ٣ والمثبطات وضحت أن ATP منتجة من نقل الإلكترونات من NADH إلى الفلافوبروتين معقد ١ وأيضا بين سيتوكروم b و c_1 وبين سيتوكروم c وسيتوكروم $a + a_3$ يعتبر المعقد الأخير وهو سيتوكروم $a + a_3$ هو الأوكسيديز الطرفى والذى يسمى للبساطة بإسم سيتوكروم أوكسيديز حيث أنه ينقل الإلكترونات مباشرة إلى الأوكسجين الجوى ليكون الماء كما فى المعادلة:

$$2H^+ + 2e^- + \frac{1}{2} O_2 \longrightarrow H_2O$$

عندما يكون حامض السكسنيك هو المانح للإلكترونات بواسطة سكسنيك ديهيدروجينيز ينتج FAD مختزل. والأخير مرتبط ببروتين سكسنيك ديهيدروجينيز بواسطة روابط تعاونية. ولذلك فإن هذا المعقد فلافوبروتين أى معقد II والذى يشمل سيتوكروم b يختزل ubiquinone بطريقة مماثلة لطريقة إختزال المعقد ١ بواسطة NADH. ثم يقوم اليوبيكونيون ينقل الإلكترونات خلال سلسلة السيتوكروم كما سبق شرحه. لا يتكون ATP فى خطوة المعقد II ولذلك فإن السكسنيك خلال $FADH_2$ تنتج جزيئين ATP فقط وليست ثلاثة كما هو الحال فى NADH .

عملية فسفرة ADP وتحويلها إلى ATP بواسطة فوسفور غير عضوى تكون مرتبطة تماما بعملية نقل الإلكترونات إلى الأوكسجين يمكن منع عمل الفسفرة بإستخدام مركب- 2.4 dinitro phenol (DNP) (شكل١٦٢). وفى حالة وجود هذا المركب تستمر عملية نقل الإلكترونات من NADH إلى الأوكسجين ولكن لا تتكون جزيئات ATP من ADP وعلى العكس من ذلك فإن عملية نقل الإلكترونات من NADH إلى الأوكسجين تحدث بسرعة أكبر من المعتاد حيث أن سرعة أخذ الأوكسجين من الجو تزداد. توجد مركبات أخرى تماثل DNP حيث أنها أيضا تمنع الإزدواجية uncouplers (الإزدواجية أى حدوث نقل الإلكترونات وحدوث عملية تحويل ADP إلى ATP فى آن واحد) مثل المضادات الحيوية gramicidin و valinomycinولكن oligomycin يثبط إنتقال الإلكترونات وعملية فسفرة ADP أى أنه يمنع العمليتين وليست عملية واحدة.

أغلب المعلومات المعروفة عن التنفس معروفة من دراسة الحيوانات والبكتريا. جميع إنزيمات

تحلل الجلوكوز ودوره البنتوزفوسفات pentose phosphate ودورة كربس عزلت من أنسجة النباتات وتم دراستها بالتفصيل وبعض منها أمكن بلورته ودراسته بالتفصيل. ولكن يلاحظ أنه بالرغم أن هذه الإنزيمات واحدة فى النبات والبكتريا والحيوان إلا أن هذه الإنزيمات تختلف فى بعض خواصها الأنزيمية فى النبات عنه فى الحيوان والبكتريا.

يوضح الجدول (جدول ٢٤) الطاقة الكلية الناتجة من جزيئ جلوكوز عند أكسدته أكسدة كاملة. حيث يتم إنتاج عشرة جزيئات NADH وجزيئين $FADH_2$ وأربعة جزيئات ATP. وعند الأخذ فى الإعتبار أنه ينتج ٣ جزيئات ATP لكل جزيئ NADH وجزيئين ATP لكل جزيئ $FADH_2$ وذلك فى نظام نقل الإلكترونات الموجود فى أغشية الميتوكوندريا ولذلك يوجد ناتج صاف هو ٣٨ جزيئ ATP من الأكسدة الكاملة لجزيئ الجلوكوز. ينتج عن دوره تحلل الجلوكوز تكوين NADP وهذه تكون ٢ جزيئ ATP وليست ثلاثة ولذلك فإن صافى الناتج الكلى لأكسدة جزيئ جلوكوز واحد هو ٣٦ جزيئ ATP فقط.

(جدول٢٤) : الناتج النهائى لأكسدة جزيئ جلوكوز واحد من NADH و $FADH_2$ و ATP.

الخطـــــــوة	NADH أو NADPH	$FADH_2$	ATP	صافـى ATP
دورة تحلل الجلوكوز	٢	صفر	٢	٨
تحول البيروفيك إلى خلات	٢	صفر	صفر	٦
دورة كربس	٦	٢	٢	٢٤
المجمـــــوع	١٠	٢	٤	٣٨

التنفس اللاهوائى

يحدث التنفس اللاهوائى anaerobic respiration فى غياب الأوكسجين وفى هذه الحالة تنطلق كمة من الطاقة أقل بكثير جدا من الطاقة المنطلقة لكل جزيء جلوكوز فى عملية التنفس الهوائى. يماثل التنفس اللاهوائى فى النبات عملية التخمر الكحولى فى الخميرة بل أنهما عملية واحدة وقد تم إكتشاف عملية التخمر أولا فى الخميرة بواسطة باستير (بدأت الأبحاث عام ١٨٥٧) ثم أكتشفت عملية التنفس اللاهوائى فى النبات بعد ذلك. وملخص هذه العملية هو تحليل كيموحيوى لجزيء سكر الجلوكوز ويتكون كحول إيثيل وثانى أكسيد الكربون وتنطلق طاقة تقدر ٢١ كيلو سعر كما فى المعادلة الآتية :

$$\text{ك}_٦\text{يد}_{١٢}\text{أ}_٦ \longrightarrow ٢\ \text{ك}_٢\text{يد}_٥\text{أ} + ٢\ \text{ك}_٢\text{أ} + ٢١\ \text{كيلو سعر}$$

وغالبا ما يتراكم كحول الايثيل فى الخلايا، على أن تراكم الكحول لا يعتبر قاعدة عامة، فالكحول لا يتكون فى أنسجة بعض النباتات الراقية نتيجة تنفسها لاهوائيا. وكثيراً ما يلاحظ وجود الأحماض العضوية المختلفة كحمض الأوكساليك وحمض الطرطريك وحمض الماليك وحمض الستريك وحمض اللكتيك كنواتج نهائية شائعة للتنفس اللاهوائى فى أنسجة النباتات الراقية.

وقليل من أنسجة النباتات الراقية له جهاز تنفس لاهوائى قوى لدرجة تسود به على التنفس الهوائى حتى فى وجود الأكسجين بتركيزات ملحوظة. ففى حبوب الأرز النابتة، مثلا، يكون معدل التنفس اللاهوائى مساوياً لمعدل التنفس الهوائى عندما يكون تركيز الأكسجين ٨٪ وحتى فى حبوب القمح النابتة، وهو نسيج هوائى مميز. يحدث التنفس اللاهوائى بكمية ملحوظة فى هذا التركيز من الأكسجين ويحدث التنفس اللاهوائى أيضاً فى وجود الأكسجين فى بعض أنواع الأنسجة، على الأقل، التى يضطرب فيها نظام التنفس الهوائى نتيجة استعمال السيانيد أو بعض المثبطات الإنزيمية الخاصة الأخرى.

وفى معظم أنسجة النباتات الراقية يحدث التنفس اللاهوائى عندما يقل إمدادها بالأكسجين الجوى بدرجة كبيرة أو يمتنع كلية – ويمكن إحداث هذه العملية فى معظم أنسجة النباتات الراقية بتعريضها إلى جو خال من الأكسجين أو إلى جو يقل فيه تركيز الأكسجين عن قيمة حرجة منخفضة نسبياً.

وتختلف أنسجة النباتات الراقية اختلافاً كبيراً فى تحملها لنقص الأكسجين وللتنفس

اللاهوائى الناتج فى الخلايا. وتستطيع بعض النباتات أو الأعضاء النباتية أن تعيش تحت هذه الظروف فترات طويلة بينما تموت الأخرى بعد يوم أو يومين. فبادرات الذرة مثلا تستطيع أن تبقى حية لأكثر من يوم فى جو خال من الأكسجين. أما ثمار التفاح والكمثرى فتستطيع أن تعيش مخزونة فى جو من الهيدروجين النقى أو النتروجين النقى لمدة شهور دون أن تضار وتستمر هذه الثمار فى إنتاج ثانى أكسيد الكربون تحت هذه الظروف وبذلك تشير إلى حدوث نوع من التنفس لا يكون فيه الأكسجين الجوى ضرورياً.

وكثير من الأمثلة المعروفة للتنفس اللاهوائى فى أنسجة النباتات الراقية يكون نتيجة وجود تراكيب فى الأعضاء النباتية من شأنها منع وصول الأكسجين إلى الأنسجة الداخلية. فمثلا نجد أن أغلفة البذور لكثير من الأنواع النباتية تكون منفذة للأكسجين بدرجة قليلة. ففى أطوار الإنبات الأولى لمثل هذه البذور. وقبل تمزق الأغلفة، ترجح كفة التنفس اللاهوائى على التنفس الهوائى. وأوضح مثل لهذه الظاهرة ما يشاهد فى بذور البازلاء، ففى الأطوار المبكرة من الإنبات ينتج من ثانى أكسيد الكربون ما يوازى ثلاثة أوأربعة أمثال حجم الأكسجين الممتص. وكذلك يحدث التنفس اللاهوائى أيضاً فى حبوب الذرة وحبوب الشوفان، خصوصاً إذا تركت القنابع سليمة، وثمار عباد الشمس فى الأطوار المبكرة من الأنبات.

ويحدث التنفس اللاهوائى أيضا بحالة طبيعية فى الثمار الشحمية. جلد بعض الثمار ومنها العنب وهو من أشهر الأمثلة لذلك غير منفذ نسبيا للأكسجين، وعلى ذلك فمما لاشك فيه حدوث هذه العملية فى مثل هذه الأعضاء.

وكان المعتقد بصفة عامة أن الأنسجة الداخلية لمعظم الثمار المتشحمة كالموز وثمار الموالح والقرعيات الخ، تعانى من نقص الأكسجين، وأن التنفس اللاهوائى شائع الحدوث فى مثل هذه الأنسجة. وقد وضح أن ثمار الطماطم تتنفس لاهوائيا عند وضعها فى جو من النتروجين أو الهيدروجين، ويعتقد أنه من الممكن حدوث بعض التنفس اللاهوائى فيها عند تعريضها لظروف جوية عادية. ومن جهة أخرى فقد أثبت تحليل الهواء الداخلى لبعض ثمار القرعيات احتواءه على نسبة من الأكسجين تساوى الموجودة منه فى الهواء الجوى. وحيث إنه من غير الممكن القطع برأى حاسم فيما يختص بسيادة التنفس اللاهوائى فى الثمار اللحمية، فإنه يبدو من المحتمل حدوث هذه العملية على الأقل فى بعض الثمار من هذا النوع.

وتتنفس نباتات الكاكتس لاهوائيا عند وضعها فى جو من النيتروجين النقى، ويبدو أن الأنسجة الداخلية فى الأنواع العصارية قد تزاول عملية التنفس اللاهوائى تحت الظروف العادية.

وعندما تكون الحبوب والدريس وقرون الفول حديثة الحصاد هى وغيرها من المواد النبتية سريعة التنفس. أو تعبأ فى أوعية محكمة فإن ذلك يؤدى إلى منع وصول الأكسجين بحالة حرة إلى هذه الكتلة النباتية. ففى مثل هذه الظروف قد يحل التنفس اللاهوائى محل التنفس الهوائى فى كثير من الخلايا. ويحدث نتيجة لتراكم نواتج التنفس اللاهوائى تلف هذه المواد قبل وصولها إلى المستهلك، وتحدث هذه الحالة بصفة خاصة عند حفظ المواد النباتية فى درجة حرارة عالية نسبياً.

والتأثير السيئ لغمر التربة بالماء على كثير من الأنواع النباتية ينتج من إحلال التنفس اللاهوائى محل التنفس الهوائى، حيث إن مثل هذه الأراضى المغمورة تكون خالية من الأكسجين. وغمر الحقل المنزرع بأى محصول – وهى حالة شائعة الحدوث فى بعض المناطق – تتسبب عنه أضرار جسيمة وسريعة للنباتات، حتى ولو كانت الجذور فقط هى المغمورة. وإذا استمرت ظروف غمر التربة مدة طويلة، فإن ذلك غالباً ما يؤدى إلى موت النباتات. وغالباً ما تظهر على النباتات أعراض الجفاف مما يوحى بأن الوظائف الفسيولوجية للجذور قد تغيرت بطريقة أدت إلى أن عملية امتصاص الماء لم تعد تحدث بمعدل كاف.

وهناك احتمال وجود سببين على الأقل يفسران التأثيرات الضارة لاستبدال التنفس الهوائى باللاهوائى فى الأنسجة التى تتنفس بطبيعتها تنفساً هوائياً. وأحد هذين السببين هو أن الطاقة الناتجة فى العملية الأولى تكون قليلة جداً إذا ما قورنت بالطاقة التى تنتج فى العملية الثانية. فالتنفس اللاهوائى ينتج جزءاً قليلا من الطاقة التى تنتج من أكسدة جزئ من الهكسوز فى عملية التنفس الهوائى. ويحتمل فى الأنسجة نشيطة الأيض، بصفة خاصة، أن يقل معدل إنتاج الطاقة بحيث لا يكون كافياً للمحافظة على سير العمليات فى الخلية وسرعان ما تتولد تأثيرات هادمة داخل الخلايا. والاحتمال الآخر الذى يسبب تلف الخلايا نتيجة حدوث التخمر هو تراكم مواد ذات تأثيرات سامة للبروتوبلازم. ففى أثناء عملية التنفس اللاهوائى يتراكم كحول الايثيل ومركبات أخرى أكثر أو أقل سمية فى الخلايا التى تحدث فيها هذه العملية، وقد تنقل هذه المواد إلى أجزاء أخرى من النبات ما زالت تحت ظروف هوائية. وتستطيع الأنسجة التى غالباً ما تحدث بها عملية التنفس اللاهوائى أن تتحمل تركيزات واضحة من هذه المركبات دون أن تضار. أما فى الأنسجة التى تتنفس هوائيا بطبيعتها، فإن احتمالها لهذه المواد يكون أقل كثيراً، ويؤدى تراكم هذه المواد داخل الخلايا إلى تأثيرات ضارة.

وعلى نقيض معظم النباتات الأرضية، تكون الريزومات والجذور وكذلك الأعضاء الأخرى فى بعض الحالات مغمورة بصفة دائمة فى أنواع كثيرة من النباتات المائية. وفى بعض مثل هذه

الأنواع تنتشر كميات واضحة من الأكسجين إلى الأعضاء المغمورة من الأعضاء الهوائية من خلال النسيج البرنشيمى الهوائى وبذلك يعوضها نقص الأكسجين.

وأحياناً ما تكون هذه الحركة الداخلية لغاز الأكسجين كافية لمزاولة التنفس الهوائى، ولكن فى كثير من الأحيان، على الأقل فى بعض الأنواع، لا تكون كافية، ويحدث بعض التنفس اللاهوائى. وقد ثبت وجود هذه الحالة الأخيرة بصورة منتظمة أو كثيرة الحدوث فى جذور وريزومات البشنين وكثير من الأنواع المائية الأخرى وفى مثل هذه الأعضاء يميل التنفس إلى أن يكون هوائيا فى بعض الأحيان، وفى أحيان أخرى يميل إلى التخمر، ولو أنه يندر أحياناً عدم حدوث بعض التنفس اللاهوائى على الأقل فى هذه الأنسجة البعيدة عن مصدر الأكسجين.

وعند نقل كثير من الأنسجة من ظروف لاهوائية إلى ظروف هوائية إن التخمر يتعطل بدرجة كبيرة أو يتوقف تماما ويقل معدل استهلاك مادة التنفس. وتسمى هذه الظاهرة «بتأثير باستير». وبالرغم من قلة معدل استهلاك مادة التنفس نتيجة التحول إلى ظروف هوائية، فإنه غالباً ما تزيد الطاقة الميسورة للخلايا نظراً لقدرة التنفس الهوائى على إنتاج الطاقة إذا ما قورن بالتنفس اللاهوائى.

وقد عرف تأثير باستير منذ زمن طويل فى الخميرة وفى الخلايا الحيوانية. وقد أمكن إثبات وجود مثل هذه الآلية بعد ذلك بكثير فى أنسجة مختلفة فى النباتات الراقية مثل جذور الجزر وأوراق الشعير وثمار التفاح وجذور الجزر والجزر الأبيض ودرنات البطاطس ولاشك فى وجوده فى نبات كثيرة أخرى .

آلية حدوث التنفس اللاهوائى :

تحدث هذه العملية فى خطوتين الأولى هى عملية تحلل الجلوكوز كما فى التنفس الهوائى تماما وينتج عن ذلك حامض البيروفيك وتتم هذه العملية فى غياب الأوكسجين.

والخطوة الثانية وتحدث أيضا فى غياب الهواء وينتج عنها فى المعتاد كحول الإيثيل وحيث يتحول حامض البيروفيك إلى أستيالدهيد فى وجود إنزيم pyruvic decarboxylase ويتم خروج ثانى أوكسيد الكربون ثم يتم تحول الأسيتالدهيد إلى إيثانول فى وجود إنزيم alcohol dehydrogenase ذو المرافق الأنزيمى NAD (شكل ١٦٤).

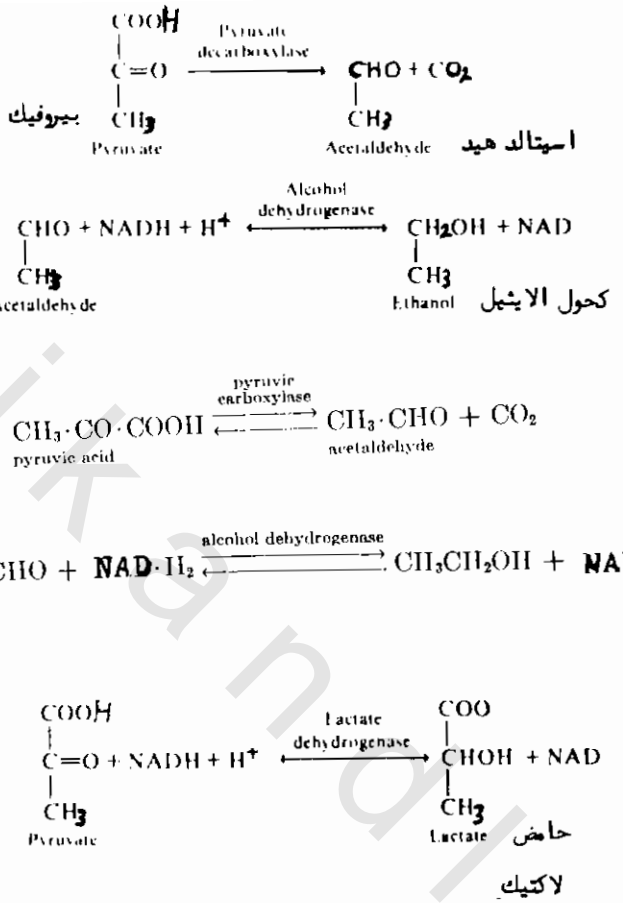
يمكن أن تحدث الخطوة الثانية بطريقة أخرى حيث يتحول حامض البيروفيك إلى حامض لاكتيك بواسطة الإنزيم lactic dehydrogenase وذلك فى وجود المرافق الإنزيمى NAD (شكل ١٦٤).

تم دراسة الجين الخاص بإنتاج إنزيم alcohol dehydrogenase فى نبات الذرة الشامية (*Adhl*). وجد أن هذا الإنزيم فى الذرة يتكون فى بعض الأعضاء وبعض الخلايا دون الأخرى. وفى بعض الأعضاء ينتج هذا الإنزيم فى الظروف العادية وفى أعضاء أخرى فى نفس النبات لابد وأن ينتج تحت ظروف لا هوائية. حيث أن هذا الجين تحت تأثير أو متأثر بمجموعة أخرى من الجينات والتى تتأثر بالعوامل الداخلية للنبات والظروف البيئية الخارجية.

The Adhl gene is woven into a complicated net of gene circuits that respond both to internal, developmental cues and to external, enivronmental stimuli.

تحتاج البذور والبادرات أثناء الإنبات فى الذرة الشامية هذا الإنزيم عندما تكون مغطاة بالماء أثناء الإنبات وعندما تزيد فترة الغمر بالماء لعدة ساعات. عندما تتعرض البادرة لبيئة غير هوائية فإن تخليق البروتين يتوقف. بعد ساعات قليلة فإنه يتم تخليق بروتين هذا الإنزيم وتسعة بروتينات أخرى رئيسية وعشرة بروتينات صغرى. وهذا يعطى الإنطباع أن هذه البروتينات أو حتى بعض منها له دور هام فى تحمل الغمر flood tolerance ويحتاج ذلك إلى إختبارات على مستوى البيولوجيا الجزيئية.

ولعمل هذه الإختبارات لابد من الحصول على طفرات أو أصناف متحملة للغمرmutants or cultivars that are flood - tolerant ثم نفحص وندرس أى الجينات فى هذه الطفرات أو الأصناف هى المسئولة عن التحمل. وقد أمكن بالفعل من مزارع الأنسجة عزل طفرات فى جين *Adhl*. بعض هذه الطفرات غيرت من تعبير هذا الجين أى ثبات تعبير هذا الجين stability of enzyme expression والطفرات الأخرى غيرت من كمية التعبر أى كمية الإنزيم. بعض الطفرات وضحت تغييرات فى التعبير الكمى لكثير من الأنسجة وأظهرت تغيرات معقدة فى تركيب النبات. بعض هذه الطفرات ناتج عن المعاملة بالإشعاع والبعض الآخر ناتج عن إدخال جزء من دنا فى داخل تراكيب الجين العادى وكان ذلك بواسطة الهندسة الوراثية. أمكن دراسة تركيب هذه الجينات فى الطفرات بالتفصيل ومعرفة تتابع القواعد فيها بالهندسة الوراثية. حالتين من الطفرات الناتجة عن إدخال دنا insertion فى الجين سبقت إختلال فى الإنزيم السابق وذلك بمنع تخليق بروتين الإنزيم وإنتاج حالة من شكل شاذ grotesque وهو عبارة عن نمو زائد من الأنسجة الوعائية يتميز بوجود أليل سائد يسمى المتعقد knotted ويوجد هذا الأليل على مسافة أقل من ٠,١ وحدة خريطة map unit من الجين *Adhl*.



(شكل ١٦٤) : خطوات التنفس اللاهوائى

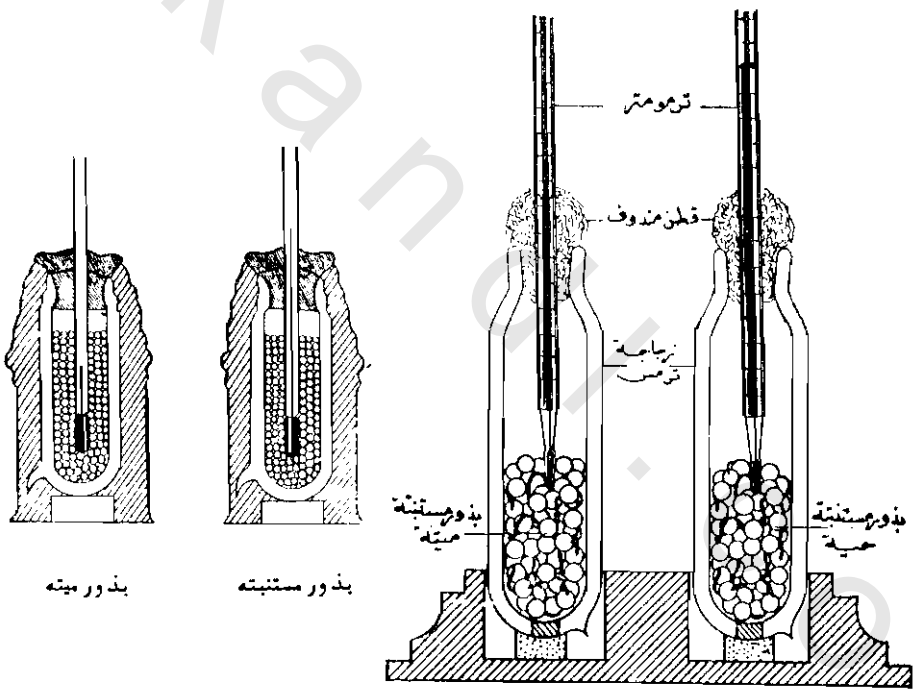
درجة الحرارة أثناء التنفس

إتضح مما سبق أن التنفس عملية هدم وفيها يهدم سكر الجلوكوز وينتج عنه طاقة حوالى ٦٧٣ كيلو سعر وهذه الطاقة جزء كبير منها يفقد على هيئة حرارة حيث يسبب رفع درجة حرارة النبات وجزء آخر يستعمله النبات على هيئة جزيئات ATP وهو المفيد والهام للنبات حيث أنه يمكن أن يقوم بجميع عملياته الحيوية عن طريق جزيئات ATP . وإذا حسبنا ذلك أنه ينتج عن جزيئ السكر ٣٦جزيئ ATP وعند تحول ATP إلى ADP فإن طاقة الرابطة الغنية بالطاقة هى حوالى ١٢ كيلو سعر ولكن الرأى الحديث يعتبرها ٧ إلى ١٠ كيلو سعر وبذلك يمكن حساب كمية الطاقة المنطلقة من جزيئ الجلوكوز فى صورة جزيئات ATP وهى كمية حوالى ٠,٣٧٢ من الطاقة الكلية لسكر الجلوكوز . أما الجزء الباقى فيفقد على هيئة حرارة وهى التى تحفظ للحيوانات ذات الدم الحار والإنسان درجة حرارتها لثابتة. وبطريقة أخرى فإن طاقة جزيئات ATP فى مجموعها هى ٢٥٢ كيلو سعر لجزيئ الجلوكوز الواحد فى حيث أن الطاقة الفعلية والمحسوبة له هى ٦٧٣ كيلو سعر فإن الفرق يفقد على هيئة حرارة وقد يكون لهذه الحرارة دور فى النتح أو تدفئة النبات ولكنها تعتبر فقد فى الطاقة. حيث أن الطاقة الفعلية هى كمية العمل الناتجة عن جزيئات ATP . حيث تستعمل طاقة هذه الجزيئات فى أوجه نشاط النبات المختلفة من عمليات تحول غذائى أو عمليات حيوية ميكانيكية حركية مثل إختراق الجذور للتربة ورفع السويقات الجنينية لما يعلوها من تربة وشقها وأمتصاص الأملاح وإنتقالها وتراكمها فى خلايا النبات. يمكن حساب ذلك بالكيلو جول لكل جزيئ فهى لسكر الجلوكوز تكون الطاقة ٢٩٠٠ كيلو جول لكل جزيئ وتكون ٣٠ كيلو جول لكل رابطة غنية بالطاقة فى جزيئ ATP ولذلك يكون كمية طاقة جزيئات ATP لجزيئ السكر الواحد هى ١٠٨٠ كيلو جول أى حوالى ٠,٣٧٤ الطاقة الكلية لسكر الجلوكوز. أى أنه يوجد فقد مقداره ١٨٢٠ كيلو جول لكل جزيئ جلوكوز تفقد عادة فى صورة حرارة. وهكذا يمكن إثبات أن درجة الحرارة ترتفع أثناء التنفس كما سيلى شرحه.

من الواضح أنه يلزم لأكسدة جزئ من سكر الجلوكوز أكسدة تامة ٦ جزيئات من الأكسجين، وينتج عنها ٦ جزيئات من ثانى أكسيد الكربون و٦ جزيئات من الماء، وطاقة قدرها ٦٧٣ كجم سعر لكل جرام جزيئ من سكر الجلوكوز. وتختلف قيمة الطاقة المنطلقة من أكسدة السكاكر السداسية الأخرى اختلافا يسيرا عن هذه القيمة. وتمثل هذه المعادلة عملية التنفس من حيث المتفاعلات ونواتج التفاعل فقط، ولكنها لا تمثل ما يحدث فعلا فى أكسدة السكاكر السداسية إلى نواتجها النهائية؛ إذ من المعروف أنها لا تتأكسد فى خطوة واحدة، وبهذه السهولة فى

تنفس النبات، لأنه لا يوجد فى خلايا النبات إنزيم واحد أو مجموعة من الإنزيمات يمكنها أكسدة السكاكر السداسية إلى ثانى أكسيد الكربون والماء فى خطوة واحدة، بل تحدث العملية خلال سلسلة من التفاعلات المتتابعة بمساعدة أجهزة إنزيمية متخصصة لكل تفاعل منها كما سبق شرحه. ونتيجة لذلك لا تنطلق الطاقة دفعة واحدة. فتفقد بالإشعاع ولا يستفيد منها النبات استفادة كاملة ولكن على الرغم من انطلاق الطاقة تدريجيا فى عملية التنفس فإن جزءاً كبير منها يفقد بالإشعاع ولا يدخل فى تكوين ATP ويكون على شكل حرارة قد تؤدى فى بعض الأحيان إلى رفع درجة حرارة النبات أو النسيج عن الوسط الذى يحيط به.

ويمكن إثبات ذلك بوضع كمية من البذور المستنبتة الحية فى قنينة ترموس، ووضع كمية أخرى مماثلة من البذور المقتولة قبل بدء التجربة مباشرة فى قنينة ترموس آخر، ثم تسد فوهة كل قنينة بسدادة من القطن ينفذ خلالها ترمومتر لتسجيل درجة الحرارة كما فى الشكل (شكل ١٦٥)، ويراعى تعقيم البذور وجميع الأدوات المستخدمة فى التجربة فى الحالتين لمنع نمو الكائنات



(شكل ١٦٥) : إثبات إرتفاع درجة الحرارة أثناء تنفس البذور

الدقيقة. وبعد فترة من الزمن يلاحظ أن الترمومتر الموضوع بين البذور الحية يسجل ارتفاعا فى درجة الحرارة، بينما تظل درجة حرارة البذور المقتولة ثابتة تقريبا، وقد لوحظ أن درجة حرارة الشمراخ الزهرى لبعض أنواع القلقاس ترتفع بين ١٥°م، ٣٦°م عن درجة حرارة الجو المحيط به، وأن جمع النباتات الخضراء كالبرسيم والخضروات، وخزن البذور كالقمح والذرة فى أكوام كبيرة وتركها فترة طويلة من الزمن، يؤدى إلى ارتفاع درجة الحرارة داخل الكومة، فيتسبب عن ذلك الإضرار بحالة النباتات، وبدرجة إنبات البذور.

ويجدر بالذكر أن هناك مركبات عضوية أخرى خلاف السكاكر السداسية مثل الدهون والأحماض العضوية والبروتينات تستغل فى عملية التنفس فى بعض الحالات. ففى النباتات الراقية تستعمل المواد الكربوماتية فى بادئ الأمر فى التنفس. فإذا ما استنفذت استعملت المواد الدهنية. كما يلاحظ أن البذور الدهنية المستنبتة فى محلول من المواد السكرية تستعمل هذه المواد السكرية فى التنفس قبل استعمال المواد الدهنية المختزنة بها. أما المواد البروتينية فإنها لا تستعمل فى التنفس إلا بعد استنفاذ الكربوماتيات والدهون وحينذاك قد يستعمل البروتوبلازم نفسه فى التنفس وقد تكون بداية هدم الخلية.

الكالورى أى السعر Calorie هو عبارة عن كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة الحرارة لجرام واحد من الماء درجة واحدة مئوية هى من ١٥ مئوية إلى ١٦ مئوية. ولكن يمكن إستعمال مقياس أكبر لذلك وهو كيلو كالورى أى كيلو سعر ويمكن أن يكتب أيضا كيلو جرام سعر .kg. cal وهو كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة كيلو جرام من الماء فى الظروف السابقة ذكرها.

تقدير سرعة التنفس

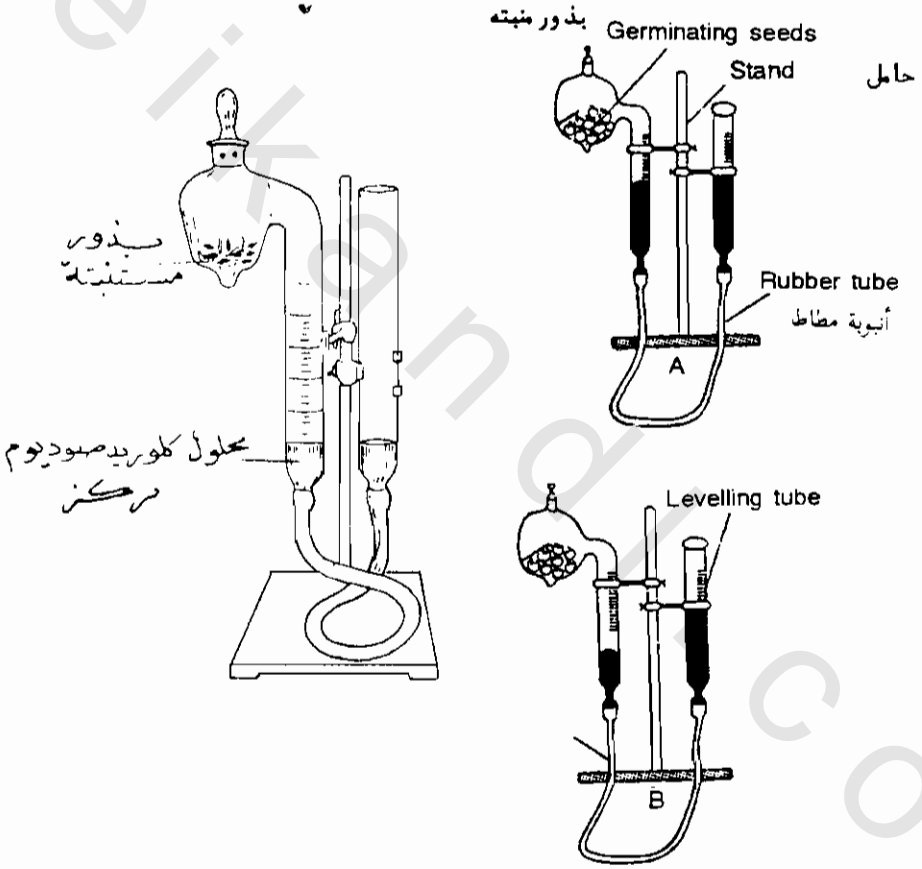
يمكن تقدير سرعة التنفس فى النبات بطرق عديدة وأهمها ما يأتى :

١ – **تحليل الغازات** : يوضع النبات أو النسيج أو العضو المراد قياس سرعة تنفسه فى حيز محكم الغلق معروف حجمه أى حجم الهواء به ثم يترك هذا الحيز فى الظلام التام مدة التجربة. ثم يؤخذ من الحيز عينة من الغاز وتحقن فى جهاز تحليل الغازات وبواسطة الجهاز يمكن معرفة كمية ثانى أوكسيد الكربون والأوكسجين فى هذا الحيز. وبمقارنة هذه الكمية بالكميات الموجودة فى الهواء العادى عند بداية التجربة فى الحيز المغلق أى الكمية فى الجو العادى يمكن تقدير سرعة التنفس وذلك بسرعة الأوكسجين المستعمل أو سرعة ثانى أكسيد الكربون الناتج. ويمكن تقدير معدل التنفس وذلك بحساب ذلك على أساس وحدة زمنية.

٢ – جهاز جانونج Ganong's apparatus :

يوضع حجم معين من البذور المسنبتة (٢سم٣) فى مستودع الجهاز يوضع فى مانومتر الجهاز محلول صودا كاوية ١٠٪، ثم يثبت فى حامل بحيث يكون سطح المحلول عند العلامة العليا فى أنبوبة المانومتر فى مستوى الرقم ١٠٠ الموجود على ساق الجهاز ثم ضع غطاء المستودع فى مكانه بحيث يتقابل ثقب الغطاء مع الثقب الموجود فى عنق المستودع حتى يتساوى الضغط داخل الجهاز مع الضغط الجوى خارجه وتكون البذور محاطه بمقدار من الهواء قدره ١٠٠ سم٣ حيث أن حجم المستودع ١٠٢ سم٣. ثم يدار الغطاء حتى ينقطع اتصال الهواء داخل الجهاز بالجو الخارجى ثم يترك مدة كافية (حوالى ساعة).

يمكن أن تستبدل البذور أو الحبوب بالأنسجة النباتية (شكل ١٦٦).



(شكل ١٦٦) : جهاز جانونج

تصبح الأنسجة النباتية أو البذور المستنبتة محاطة بـ ١٠٠ سم٣ من الهواء تحت الضغط الجوى المعتاد. يترك الجهاز بعد ذلك تحت الملاحظة فى الظلام إذا كانت عينة النبات خضراء، فيلاحظ ارتفاع سطح محلول الصودا الكاوية ببطء فى الأنبوبة المدرجة نتيجة لامتصاص النبات للأكسجين المحيط به وامتصاص الصودا الكاوية لثانى أكسيد الكربون المتصاعد. وبذلك يمكن تعيين حجم الأكسجين الممتص برفع الأنبوبة المانومترية، حتى يتساوى سطح المحلول فيها مع سطح المحلول فى الأنبوبة المدرجة، ثم تحسب سرعة امتصاص الأكسجين على فترات معينة من بدء التجربة.

٣ - جهاز فاربورج Warburg's apparatus :

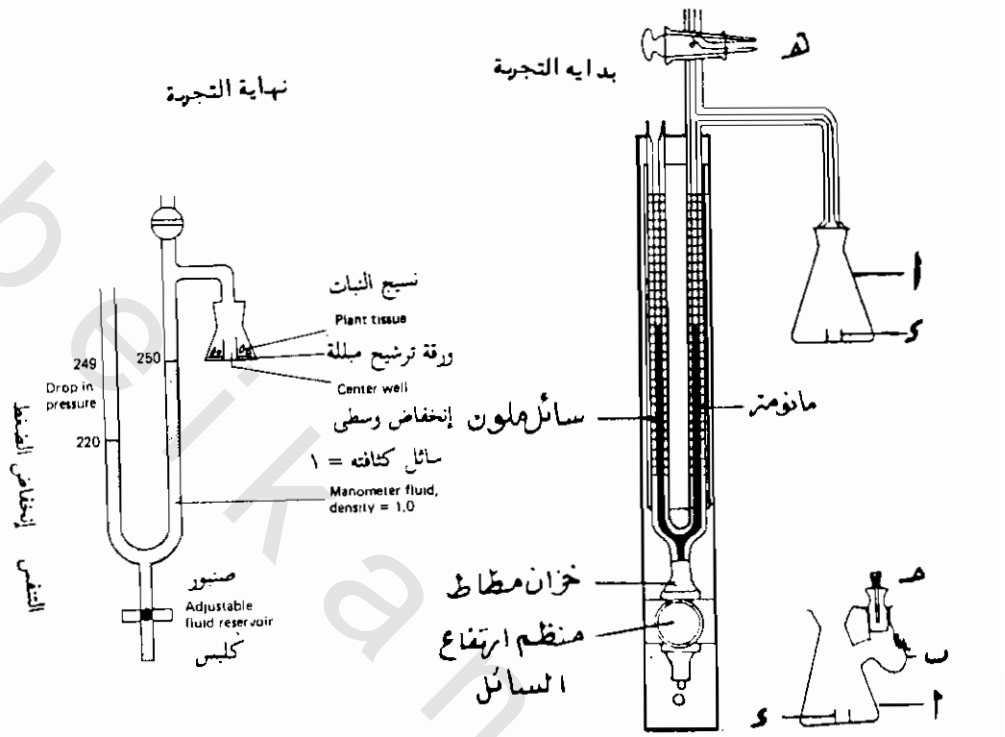
يستعمل هذا الجهاز لقياس سرعة امتصاص الأكسجين، وتصاعد غاز ثانى أكسيد الكربون فى النباتات الدقيقة الحجم كبعض الطحالب، أو فى البذور، أو فى قطع وشرائح صغيرة من أعضاء النبات. ويعتمد هذا الجهاز على تسجيل ضغط الغاز المحصور بداخله، وما يطرأ عليه من تغير نتيجة لتغير حجم الهواء وهو تحت ضغط خارجى ثابت ودرجة حرارة ثابتة.

ويتكون جهاز فاربورج لقياس التنفس من عدد من الوحدات المتماثلة، تتكون كل منها من جزئين أساسيين كما فى الشكل (شكل ١٦٧) وهما :

١ - دورق مخروطى صغير «أ» سعته ٢٥ سم٣ تقريباً له نتوء جانبى، «ب» مجهز برقبة وسدادة زجاجية محكمة «جـ» والسدادة مفرغة وبها ثقب يقابله ثقب آخر فى رقبة النتوء. فإذا أديرت السدادة، وتقابل الثقبان، اتصل الهواء داخل الجهاز بالهواء الجوى؛ وإذا تباعد الثقبان قطع الاتصال الهوائى. كما يوجد حوض زجاجى صغير «ء» مثبت بوسط قاع الدورق من الداخل.

٢ - مانومتر يثبت بإحكام فى فتحة الدورق «أ» ولأحد فرعية صنبور «هـ» فإذا فتح تم توصيل الدورق والمانومتر معاً بالجو الخارجى، وإذا أقفل تم توصيل الدورق بالمانومتر فقط وانقطع اتصالهما بالخارج. والمانومتر متصل من أسفل بخزان من المطاط مملوء بسائل ملون له تركيب خاص يساعد على تعيين أى تغيير بسيط يحدث فى الضغط داخل الجهاز. ومركب فوق خزان المطاط ضاغط بمسمار محورى للتحكم فى ارتفاع السائل فى المانومتر.

ولقياس سرعة امتصاص الأكسجين توضع فى الدورق «أ» بعض شرائح الأنسجة أو البذور المستنبتة وتوضع فى الحوض «ء» قطعة من ورق الترشيح مبللة بالصودا الكاوية لامتصاص ك أ٢ المتصاعد. ثم يثبت الدورق بالمانومتر كما هو موضح بالرسم، مع مراعاة أن يكون الصنبور«هـ»



(شكل ١٦٧) : جهاز فاربورج

مفتوحاً، ثم تدار السدادة «جـ» لقطع اتصال الجو الداخلى فى الدورق بالجو الخارجى. بعد ذلك يثبت المانومتر على هزاز كهربائى خاص بحيث يكون الدورق مغموراً فى حمام مائى ثابت الحرارة. وتترك وحدات الجهاز تهتز بسرعة ثابتة لمدة ١٥ دقيقة، حتى تتوازن درجة حراراتها مع درجة حرارة الحمام المائى، وبعد ذلك يرفع السائل الملون فى المانومتر إلى المستوى المناسب، ثم يقفل الصنبور «هـ»، ويبدأ قياس التغير فى الضغط داخل الجهاز على فترات معلومة. وبالاستعانة بمعادلات رياضية خاصة يمكن حساب التغير فى حجم الهواء داخل الجهاز، نتيجة ما امتصه

النبات من الأكسجين. وتجرى تجربة أخرى مماثلة ولكن مع عدم وضع إيدروكسيد صوديوم فى «ء»، ويكون التغير فى حجم الهواء داخل الجهاز فى هذه الحالة ممثلا للفرق بين حجم أ٢ الممتص، ك أ٢ المتصاعد.

٤- باستعمال طريقة تيار الهواء المستمر : تسمح هذه الطريقة باستعمال الأعضاء النباتية الكبيرة أو الحبوب أو كميات كبيرة من الأنسجة، ويمكن بواسطتها قياس سرعة تصاعد غاز ثانى أكسيد الكربون فى التنفس من الأعضاء والأنسجة النباتية لفترة طويلة من الزمن؛ إذ تمتاز هذه الطريقة بتجدد الهواء المستمر حول الأنسجة طوال مدة التجربة، وعدم تراكم غاز ثانى أكسيد الكربون حولها (شكل ١٦٨). ففى هذه الطريقة يوضع النبات فى وعاء محكم يمرر فيه تيار من الهواء بعد إمراره أولا فى برج زجاجى يحتوى على الصودا الكاوية لامتصاص كل ما يحتويه من غاز ثانى أكسيد الكربون. ثم يمرر الهواء بعد ذلك فى إناء يحتوى على محلول مخفف من إيدروكسيد الباريوم للتأكد من خلو تيار الهواء من ثانى أكسيد الكربون. ثم يمرر تيار الهواء

(شكل ١٦٨) : تجربة بتينكوفر لقياس سرعة التنفس

الخالى من ثانى أكسيد الكربون فى الإناء المحتوى على الأعضاء أو الأنسجة النباتية المراد قياس سرعة تنفسها، فيخرج منها محملا بغاز ثانى أكسيد الكربون المتصاعد من تنفسها، ويمرر الهواء بعد ذلك فى أنبوبة تسمى بتينكوفر Pettenkofer tube أو فى زجاجة امتصاص تحتوى على حجم معلوم من إيدروكسيد باريوم معاير، ليمتص ثانى أكسيد الكربون المتصاعد. ويمكن تقدير كمية ك أ ٢ المتصاعدة فى فترة معينة، وذلك بمعادلة إيدروكسيد الباريوم المتبقى بحامض كلورودريك معاير، وبتطبيق المعادلات المناسبة.

٥- تقدير تركيز ثانى أوكسيد الكربون: يمكن أن تطبق هذه التجربة بسهولة فى المعمل حيث يوضع فى كل دورق مخروطى سدادة فلينية يخرج منها دبوس معلق به شاشة بها وزن وحجم معين من البذور أو الحبوب المستنبتة مثل القمح والشعير أو العضو النباتى مع وجود دوارق مقارنة خالية من الحبوب أو العضو النباتى. جميع هذه الدوارق متساوية الأحجام وبها أحجام

وتركيزات متساوية من أيدروكسيد باريوم. تترك لفترة التجربة من ربع إلى ساعة فيتم خروج ثانى أكسيد الكربون أثناء التنفس ويتفاعل مع إيدروكسيد باريوم ليكون كربونات باريوم ويمكن معايرة إيدروكسيد الباريوم المتبقى كما سبق شرحه بالطريقة السابقة. يمكن تقدير كمية ك أ٢ الناتجة فى زمن معين وتقدير سرعة التنفس.

النسبة التنفسية Respiratory Quotient

هى نسبة حجم ثانى أكسيد الكربون المتصاعد إلى حجم الأكسجين الممتص فى أثناء التنفس. وتختلف هذه النسبة بإختلاف المركبات الداخلة فى عملية التنفس (جدول ٢٥). قد

(جدول٢٥) : النسبة التنفسية للمركبات المختلفة

المركـــــــب	النسبة التنفسية
الكربوايدرات	١
سيقان نبات التين الشوكى معرضة للظلام	٠,٠٣
حامض الأكساليك	٤
البروتينات	حوالى ٠,٥ – ٨,
الدهـــون	حوالى ٠,٦ – ٧,
بذور غنية بالنشا منبتة (القمح)	١
بذور غنية بالدهون (الكتان)	,٦٤
بذور غنية بالبروتين (buchwheat)	,٥
فطر العفن الأسود نام على ١٠ ٪ جلوكوز	١,١٧ – ١,١٩

تتكون هذه المادة من مواد كربوايدراتية وأهمها النشا والذى يتحلل إلى سكر قبل دخوله عملية التنفس ولذلك تكون النسبة التنفسية لهذه المركبات ومن المعادلة الآتية:

$$ك_{٦} يد_{١٢} أ_{٦} + ٦ أ_{٢} \longleftarrow ٦ ك أ_{٢} + ٦ يد_{٢} أ$$

حيث يلزم ٦ جزيئات من الأكسجين لأكسدة جزيء واحد من سكر الجلوكوز وينتج عن ذلك ٦ جزيئات من ثانى أكسيد الكربون وتكون النسبة فى هذه الحالة هى

$$\frac{\text{٦ ك أ}_{٢}}{\text{٦ أ}_{٢}} = ١$$

وفى الحالات التى تستخدم فيها الدهون فى التنفس كما فى بذور الكتان والقطن والخروع والسمسم وعباد الشمس تكون النسبة التنفسية حوالى ٦, إلى ٧, فمثلا ثلاثى (التراى) بالمتين tripalmitin له نسبة تنفسية ٧, تبعا للمعادلة

$$\text{٢ ك}_{٥١}\text{ يد}_{٩٨}\text{ أ}_{٦} + \text{١٤٥ أ}_{٢} \longleftarrow \text{١٠٢ ك أ}_{٢} + \text{٩٨ يد}_{٢}\text{ أ}$$

$$\frac{\text{١٠٢ ك أ}_{٢}}{\text{١٤٥ أ}_{٢}} = ,٧$$

وحامض الأستياريك له نسبة تنفسية ٦٩ , تبعا للمعادلة

$$\text{ك}_{١٨}\text{ يد}_{٣٦}\text{ أ}_{٢} + \text{٢٦ أ} \longleftarrow \text{١٨ ك أ}_{٢} + \text{١٨ يد}_{٢}\text{ أ}$$

$$\frac{\text{١٨ ك أ}_{٢}}{\text{٢٦ أ}_{٢}} = ٠,٦٩$$

وفى حالات بعض الأحماض العضوية فتكون ١,١٤ لحامض السكسنيك وتكون ١,٣٣ لحامض الستريك كما فى المعادلتين:

$$\text{سكسنيك ٢ك}_{٤}\text{ يد}_{٦}\text{ أ}_{٤} + \text{٧ أ}_{٢} \longleftarrow \text{٨ ك أ}_{٢} + \text{٦ يد}_{٢}\text{ أ}$$

$$\text{ستريك ك}_{٦}\text{ يد}_{٨}\text{ أ}_{٦} + \text{٤.٥ أ}_{٢} \longleftarrow \text{٦ ك أ}_{٢} + \text{٤ يد}_{٢}\text{ أ}$$

أما المركبات الغنية بالأكسجين مثل بعض الأحماض العضوية الأكساليك تكون النسبة ٤ كما فى المعادلة

$$٢\ ك_{٢}\ يد_{٢}\ أ_{٤} + أ_{٢} \longrightarrow ٤\ ك\ أ_{٢} + ٢\ يد_{٢}\ أ$$

وقد أمكن التحقق عمليا من أن النسبة التنفسية فى النباتات تطابق نسبة $\frac{ك\ أ^{٢}}{أ^{٢}}$ التى تنتج من المعادلة التى تمثل أكسدة المادة المستعملة فى التنفس أكسدة تامة، وذلك باستخدام الفطريات أو أعضاء نباتية مختلفة مثل البذور المستنبتة والأوراق الخضراء. ففى الفطريات يمكن التحكم فى المادة التى تتغذى عليها، وتستعملها فى تنفسها حيث أنها تعتمد فى تغذيتها على مصادر خارجية من بيئات صناعية محددة التركيب مثل بيئة تشابك دوكس Czapek. وتحتوى بذور النباتات الراقية على مواد غذائية مختزنة قدتكون كربوهائية، أو دهنية، أو بروتينية، وهذه تستعمل كمواد أولية فى التنفس عند استنبات البذور. أما الأوراق الخضراء، فيمكن رفع محتواها الكربوهائى طبيعيا بتعريضها للضوء أو صناعيا بغمس أعناقها فى محلول من السكر، وبذلك يمكن التحقق من النسبة التنفسية للكربوهائيات فى أنسجة النبات.

وقد يكون للنسبة التنفسية أهمية فى التعرف على المادة المستعملة فى التنفس، أو فى معرفة نوع التفاعلات التى تحدث فى الأنسجة تحت ظروف مختلفة. ولكن وجد أن النسبة التنفسية تتأثر بالظروف الخارجية مثل درجة الحرارة ونسبة الأكسجين وثانى أكسيد الكربون فى الجو. لذلك يجب أن نكون على حذر فى استخلاص الاستنتاجات المترتبة على معرفة قيمة النسبة التنفسية؛ إذ أن الأكسجين الممتص وثانى أكسيد الكربون المتصاعد قد يدخلان فى تفاعلات جانبية غير عملية التنفس، مما يؤثر على قيمة النسبة التنفسية. فمثلا ترتفع النسبة التنفسية للبذور الزيتية فى أثناء نضجها إلى قيمة تزيد على الواحد الصحيح، ويرجع ذلك إلى أن بعض المواد الكربوهائية تتحول إلى دهون فى هذه الفترة، ويصحب ذلك تصاعد بعض الأكسجين الذى لا دخل له فى عملية التنفس، فترتفع قيمة النسبة التنفسية. ويحدث عكس ذلك أثناء إنبات البذور الزيتية، فتقل النسبة التنفسية كثيراً نظراً لأن تحول المواد الدهنية إلى مواد كربوهائية فى أثناء الإنبات يلزمه بعض الأكسجين، ولا يصحب ذلك تصاعد غاز ك أ ٢.

يستعمل جهاز جانونج (شكل ١٦٦) فى تقدير النسبة التنفسية . يتكون هذا الجهاز من مستودع منتفخ زجاجى له شفة عنوية ذات فتحة تقفل بغطاء زجاجى محكم به ثقب جانبى، يقابله ثقب مماثل فى عنق فتحة المستودع ويتصل المستودع جانبياً بأنبوبة زجاجية مدرجة تتصل بأنبوبة زجاجية مدرجة تتصل بأنبوبة زجاجية أخرى بواسطة أنبوبة من المطاط. ولاستعمال هذا الجهاز يوضع ٢ سم٣ من بذور مستنبتة فى المنتفخ أو أنسجة نباتية ثم تغلق الفتحة بالغطاء الزجاجى بحيث يكون ثقب الغطاء مقابلا للثقب الموجود فى عنق فتحة المنتفخ، فيصبح هواء

الجهاز متصلا بالهواء الجوى. ثم يوضع فى الأنبوبة المانومترية محلول ١٠٪ من الصودا الكاوية حتى يرتفع المحلول فى الساق المدرجة إلى العلامة ١٠٠ ، ثم يدار الغطاء ليقطع اتصال الجو داخل الجهاز بالجو خارجه. وبما أن حجم الجهاز حتى العلامة ١٠٠ هو فى الواقع ١٠٢ سم٣، يستعمل نفس الجهاز فى تعيين نسبة حجم ثانى أكسيد الكربون المتصاعد إلى حجم الأكسجين الممتص أثناء تنفس الأنسجة النباتية أو البذور المستنبتة المختلفة، وذلك بإجراء التجربة بالطريقة التى سبق شرحها، بعد استبدال محلول الصودا الكاوية بمحلول مركز من ملح الطعام؛ ذلك لأن كمية ثانى أكسيد الكربون التى تذوب فى محلول ملح الطعام قليلة جداً. فإذا ظل مستوى محلول ملح الطعام فى الأنبوبة المدرجة ثابتاً، دل ذلك على أن حجم ك أ٢ المتصاعد من النبات يساوى حجم أ٢ الممتص فى التنفس. ويحدث ذلك عادة فى البذور الكربوماثية كالشعير والقمح. ويمكن تعيين حجم ك أ٢ المتصاعد بوضع قطعة جافة من الصودا الكاوية فى محلول ملح الطعام فنرى أنها تذوب فيه، وتمتص ك أ٢ المتجمع فى الجهاز حول النبات.

أما إذا ارتفع مستوى محلول ملح الطعام فى الأنبوبة المدرجة، دل ذلك على أن حجم ك أ٢ المتصاعد أقل من حجم أ٢ الممتص فى التنفس. عادة فى البذور الزيتية كبذور الخروع والقطن والسمسم وعباد الشمس وتكون النسبة التنفسية بالتالى أقل من الواحد الصحيح.

أما إذا كان أ٢ الممتص أقل من ك أ ٢ الخارج فإن المحلول سينخفض فى الأنبوبة المدرجة وتكون النسبة التنفسية بالتالى أكبر الصحيح.

هذا ويتبع الآتى لتقدير كميات (أ٢) و (ك أ٢) بجهاز جانونج .

١ – يقاس حجم الفراغ فى الأنبوبة المدرجة بعد ٢ ساعة من بدء التجربة ومنه بحسب مقدار النقص فى حجم الهواء – وليكن (س) سم٣. ثم توضع قطعة جافة من صودا كاوية.

٢ – يمتص غاز (ك أ٢) الموجود بوضع قطع من الصودا الكاوية فى المحلول ويقاس النقص الجديد وليكن (ص) سم٣، ومن ذلك يحسب حجم (أ٢) وهو يساوى (س + ص) سم٣.

٣ – يمكن بالتالى حساب النسبة التنفسية للبذور حيث أنها : –

$$\frac{\text{ك أ٢ الخارج}}{\text{أ٢ الداخل}} = \frac{\text{ص}}{\text{(س + ص)}}$$

٤- هذا ويجب أجراء نفس العمليات بتجربة أخرى للمقارنة باستبدال البذور بورق ترشيح مبلل، حتى يتسنى حساب كمية (ك أ٢) - الموجودة طبيعيا فى الهواء العادى الموجود داخل جهاز جانونج ولتكن هذه الكمية (صَ) مثلا - وهذه تطرح من الناتج الأول.

٥- وعليه تكون النسبة التنفسية الصحيحة هى $\frac{(ص - صَ)}{س + (ص - صَ)}$

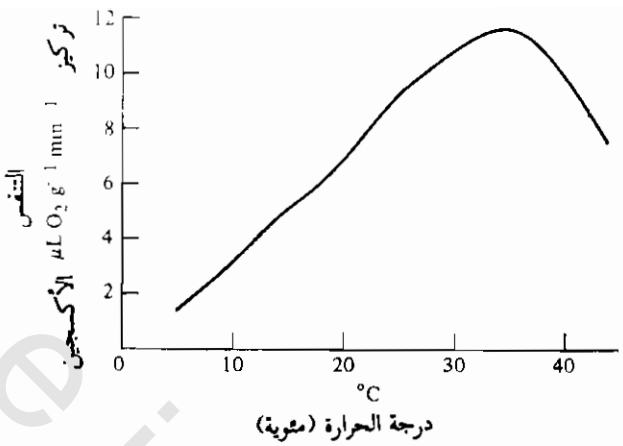
ولما كان أى تغير فى درجة الحرارة أو الضغط الجوى أثناء فترة التجربة يؤثر على حجم الغاز الموجود داخل الجهاز وبالتالى يؤثر على نتائج التجربة لذلك تجرى فى نفس الوقت وتحت نفس الظروف تجربة مماثلة تسمى تجربة المقارنة control يستبدل فيها النبات بورق ترشيح مبلل وتصحح النتائج التى يسجلها جهاز التجربة المحتوى على الحبوب أو البذور أو النبات وذلك بإضافة أو خصم قيمة تغير الحجم الذى يسجله الجهاز كما سبق ذكره.

العوامل المؤثرة على عملية التنفس

تتأثر سرعة التنفس بعوامل عديدة وأهمها ما يأتى :

١ - **درجة الحرارة** : تعتبر من أهم العوامل المؤثرة على سرعة التنفس، عادة رفع درجة الحرارة من صفر إلى ٣٥ مئوية تسبب زيادة فى سرعة التنفس. عادة تقع الدرجة المثلى لسرعة التنفس بين ٣٠ - ٤٠ مئوية . يمكن للبذور الكامنة أن تبقى حية حتى درجة - ٥٠ مئوية يعنى ذلك أن البذور تتنفس ولكن بدرجة غير محسوسة حيث أن التنفس ضرورة من ضروريات الحياة. يمكن أيضا لبعض النباتات الصحراوية أن تتنفس فى درجة حرارة أعلى من ٥٠ مئوية وأيضا الطحالب والبكتريا التى تعيش فى الينابيع الحارة يمكن أن تتنفس على درجة حرارة ٦٠ مئوية أو أعلى. وعلى العكس من ذلك فإن النباتات التى تعيش فى مناطق باردة يمكن أن تتنفس على درجة - ٢٥ مئوية أو أقل. يبين المنحنى سرعة التنفس فى جذور الذرة والدرجة المثلى للحرارة هى حوالى ٣٥ مئوية (شكل ١٦٩).

٢ - **عمر النسيج** : عادة الأنسجة المرستيمية الصغيرة السن تكون سرعة التنفس فيها أكبر من الأنسجة الأكبر سنا أو البالغة. فقد وجد فى القمم النامية لجذور نبات الذرة الشامية أن التنفس

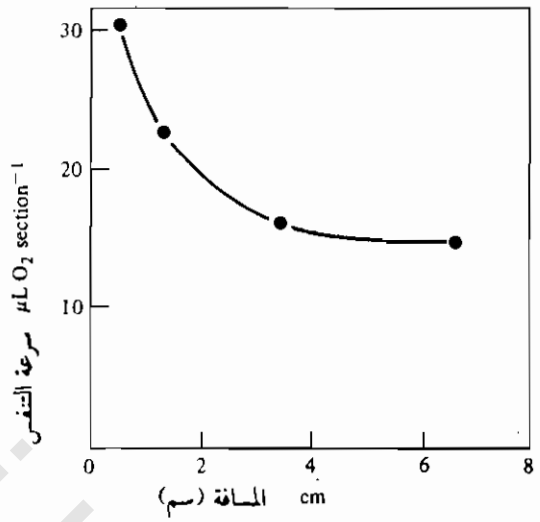


(شكل ١٦٩) : العلاقة بين سرعة التنفس ودرجة الحرارة فى جذور الذرة الشامية

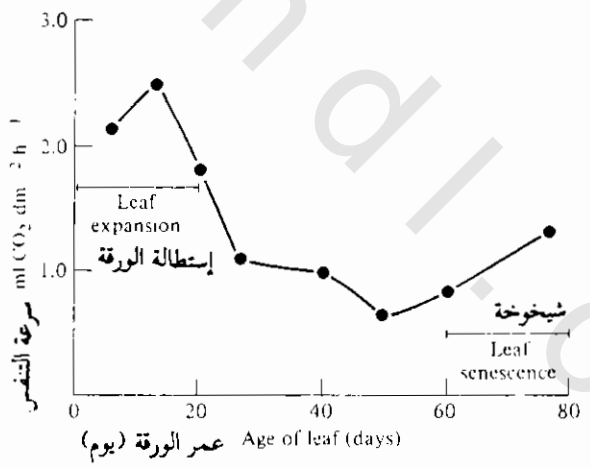
أسرع ما يمكن ثم تقل السرعة كلما إبتعدنا عن الجزء الطرفى من القمة النامية وهكذا تقل تدريجيا حتى أنه عند بعد ٦ سم تصبح سرعة التنفس نصف سرعة التنفس فى القمة (شكل ١٧٠). تصبح سرعة التنفس ثابتة تقريبا فى المسافة من ٦ سم إلى ٧ سم. وجد نفس الشئ بالنسبة لورقة الشليك حيث أثناء تكوين وأستطالة الورقة تكون سرعة التنفس كبيرة ثم تقل سرعة التنفس تدريجيا. حتى مرحلة الشيخوخة للورقة حيث ترتفع سرعة التنفس إلى حد ما أثناء مرحلة الشيخوخة (شكل ١٧١).

عامة وجدت قاعدة هامة الآن أنه كلما زاد نشاط نمو الأنسجة أو الأعضاء كلما زادت سرعة التنفس.

٣ – **تركيز الأوكسجين** : تركيز الأوكسجين فى الجو حوالى ٢١ ٪ وهذا التركيز يناسب تنفس النبات ويزيد جدا فقد وجد من التجارب أن سرعة التنفس فى النبات ثابتة حتى عند خفض تركيز الأوكسجين فى الجو إلى ١ ٪ أو أقل. تعليل ذلك أن أنزيم الأوكسيديز الطرفى له قابلية هائلة للتجاذب والأمتزاج مع الأوكسجين وبذلك يعوض أى نقص فى تركيز الأوكسجين. التركيزات العالية جدا من الأوكسجين تثبط التنفس . ومن أهم أنزيمات الأوكسيديز الطرفية فى



(شكل ١٧٠) : العلاقة بين سرعة التنفس والبعد عن القمة لنامية فى جذور الذرة الشامية
كلما زاد البعد عن القمة النامية كلما قلت سرعة التنفس



(شكل ١٧١) : سرعة التنفس أثناء المراحل المختلفة لتكوين الورقة

النبات إنزيم السيتوكروم أوكسيديز ومنها أيضا الفينول أوكسيديز والأسكوربيك أوكسيديز وغيرها.

٤- الضوء : غير واضح تأثيره تماما. ولكن ثابت أنه يوجد ميل إلى إنخفاض سرعة التنفس نوعا ما فى درجة الإضاءة الشديدة. ولكن الضوء لا يؤثر على تنفس النباتات أو الأنسجة عديمة الكلوروفيل تأثير مباشر.

٥- تركيز ثانى أوكسيد الكربون : زيادة تركيز ثانى أوكسيد الكربون عن حد معين يختلف بإختلاف النبات يقلل من سرعة التنفس.

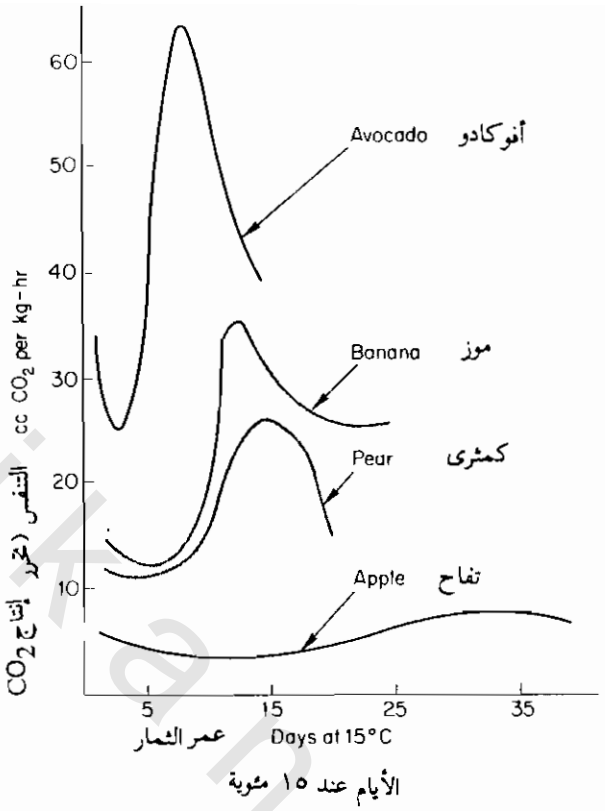
٦- الجروح والأمراض والمواد السامة : الجروح عادة تزيد من سرعة التنفس فى الجزء المجروح وكذلك أمراض النبات سواء الجروح ناتجة من ضرر ميكانيكى أو حشرات أو أمراض ويكون زيادة التنفس واضحة فى مناطق الجروح والمناطق المحيطة بها. أما المواد السامة فتقلل من سرعة التنفس مثل السيانيد وأول أوكسيد الكربون والأزيد والكلوروفورم والأثير. ولكن التركيزات المنخفضة جدا من الكلوروفورم والاثير يمكن أن تزيد من سرعة التنفس.

٧- درجة الرطوبة فى النسيج النباتى : تقل سرعة التنفس كلما أنخفض تركيز الماء فى العضو. ومن أفضل الأمثلة لذلك أن البذور الساكنة سرعة تنفسها منخفضة جدا وعندما تتشرب الماء أثناء الأنبات تزداد سرعة التنفس زيادة هائلة. ولكن إختلافات تركيز الماء فى أنسجة النبات العادى فى الأوراق أو السيقان أو الجذور لا تؤثر على سرعة التنفس كما هو الحال فى البذور.

سرعة التنفس ونضج الثمار

كثير من الثمار مثل التفاح بالرغم من وصولها إلى حجمها الطبيعى تكون غير قابلة للأكل لحموضتها وصلابتها والنضج فى التفاح يكون ضرورى وفيه يحدث اختفاء كمية كبيرة من حامض الماليك والذى يسبب عدم نضج الثمرة كما يسبب الطعم الحامضى.

وعامة فإن كثير من الثمار تنضج بسرعة بعد قطفها وذلك يوضح أن تأثير النضج يحدث من الثمرة نفسها. والنضج فى بعض الثمار يكون مرتبطا بالزيادة فى سرعة التنفس وعند دراسة التنفس أثناء نضج الثمار فإننا نلاحظ عند زمن معين زيادة كبيرة جدا فجائية فى تركيزك أ٢ الناتج من التنفس وذلك لمدة قصيرة ثم يلى ذلك نقص كبير فى التركيز فجأة أيضا وهذه الفترة التى يحدث فيها زيادة سرعة التنفس وزيادة انتاج ك أ٢ تسمى بالـ climacteric وبعد هذه الفترة مباشرة تتحول الثمرة بسرعة من ثمرة غير ناضجة إلى ثمرة ناضجة قابلة للأكل (شكل ١٧٢).



(شكل ١٧٢) : درجة climacteric فى الثمار الناضجة

وهذا climacteric يمكن منعه باستخدام مثبطات التنفس أو بتركيز عالى من ك أ٢ أو بتركيزات من غاز النيتروجين أو بدرجة الحرارة المنخفضة وعلى العكس من ذلك فإن غاز الايثيلين يساعد على حدوث climacteric والنضج فى الثمار البالغة.

قديما كان من الثابت أن الأثيلين ينتج بعد فترة climacteric ولكن باستخدام جهاز gas chromatography أوضح أن الأثيلين ينتج قبل أو عند بداية climacteric مباشرة.

وعامة فإن الأثيلين ينتج بكميات قليلة طول الوقت ولكن تتضاعف كمية إنتاجه مئات المرات فى الثمار أثناء فترة climacteric وقد وجد إنه عند منع نضج الثمار باستعمال درجة حرارة

منخفضة فإن إنتاج الأيثيلين يقل أيضا ولذلك فأن الأيثيلين يعتبر natural fruit ripen hormone هرمون طبيعى لنضج الثمار وأمكن إثبات ذلك أيضا باستبعاد الايثيلين المتكون بسرعة من الثمار وذلك بتعريض الثمار لضغط منخفض مع وجود تركيز عادى من الأوكسجين وتحت هذه الظروف فإن النضج يتأخر.

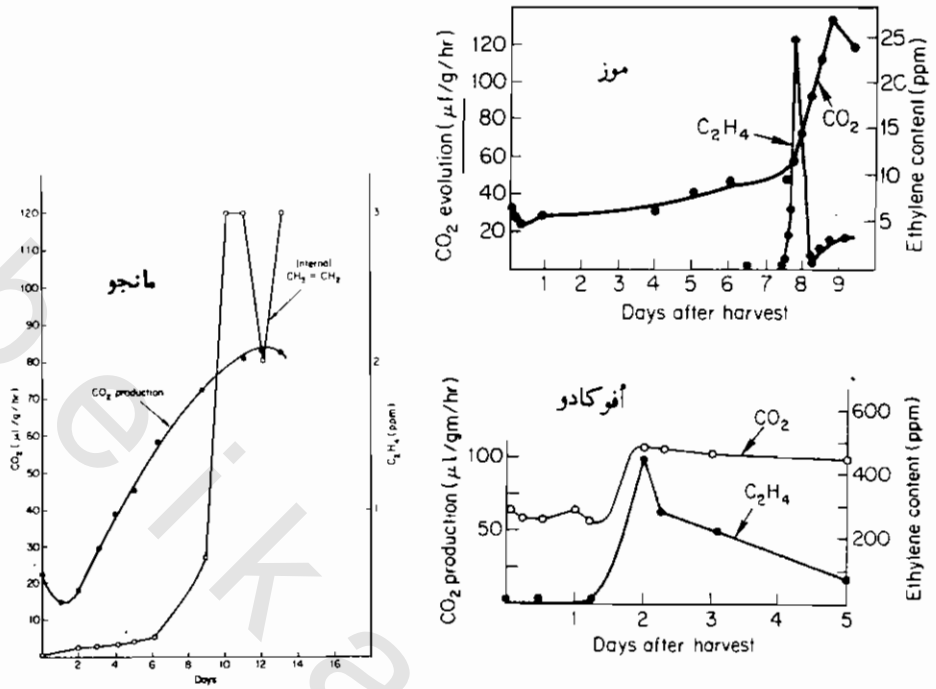
أما عن كيفية حدوث النضج بواسطة الايثيلين فإنه بالرغم من أنه فى بعض الثمار مثل الأفوكادو والمانجو أن أنتاج الايثيلين وزيادة سرعة التنفس مصاحبة لبعضهما فإنه فى بعض الثمار الأخرى مثل الموز فإن الايثيلين يقل قبل وصول السرعة المثلى للتنفس. وهذا يدل على أن الايثيلين ينشط بعض العمليات التى من شأنها تحدث نضج الثمار ولذلك فإن للايثيلين تأثيرين: (أ) عملية الانضاج تحتاج أنزيمات أى تخليق بروتين وأن الايثيلين يساعد على سرعة تخليق البروتين (ب) أن الايثيلين يؤثر على نفاذية الأغشية مثل غشاء tonoplast وبذلك يسمح بخروج مركبات من الفجوة العصارية إلى السيتوبلازم بعد أن كانت محصورة فى الفجوة العصارية أو العضيات المختلفة للخلية. وبذلك تعمل الأنزيمات الموجودة فى السيتوبلازم على هذه المركبات المحررة من أجزاء الخلية المختلفة.

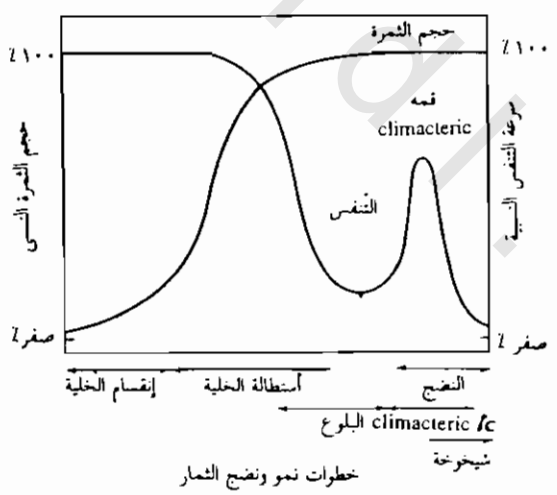
يمكن تصنيف الثمار إلى ثمار ذات القمة climacteric fruits وثمار عديمة القمة nonclimacteric fruits . ومن أمثلة المجموعة الأولى التفاح (شكل ١٧٣) والكمثرى والموز والأفوكادو. ومن أمثلة المجموعة الثانية العنب والتين والليمون والبرتقال. وفى حالة المجموعة الثانية فإن سرعة التنفس تقل تدريجيا مع عدم وجود إرتفاع أو إنخفاض مفاجئ حاد peak. تسبب المعاملة بالأثيلين نضج الثمار فى الحالة الأولى ولا تؤثر على نضج الثمار فى الحالة الثانية.

ومن وجهه النظر البستانية فإن الثمار عديمة القمة يمكن أن تنضج على النبات بينما الثمار ذات القمة فإن النضج يحدث بعد قطع أو جمع أو سقوط الثمار.

يتميز الأثيلين عن بقية الهرمونات بأن تركيز قليل منه فى البداية يسبب زيادة كبيرة جداً فى تركيزه بعد ذلك ويحدث ذلك فى الثمار ذات القمة ولكنه لا يحدث فى الثمار عديمة القمة. أى أن معاملة الثمار بتركيز منخفض تسبب تنشيط الثمار لتكوين كميات كبيرة نسبياً من الغاز.

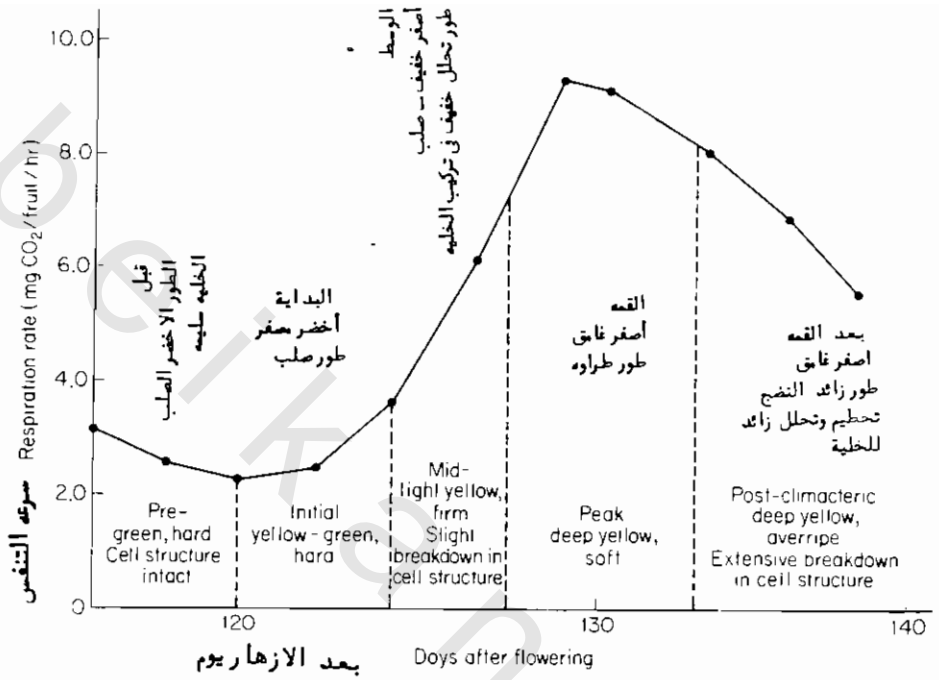
يتضح مما سبق أن الثمرة أثناء تكوينها ونموها يحدث فيها إنقسام للخلايا ثم كبر فى حجم الخلايا وفى المراحل الأخيرة من كبر حجم الخلايا تدخل الثمار فى مرحلة البلوغ maturation وفى نهاية مرحلة البلوغ تبدأ مرحلة النضج وفى أثناء المرحلة الأخيرة تحدث حالة القمة climacteric . وفى أثناء النضج تبدأ مرحلة الشيخوخة senescence. يزداد حجم الثمرة ثم





خطوات نمو ونضج الثمار

(شكل ١٧٣) : بلوغ ونضج وقمية الثمار



(شكل ١٧٤) : تغيرات سرعة التنفس فى ثمار الكمثرى أثناء التكوين والنضج

يتوقف فى نهاية مرحلة البلوغ. وفى مرحلة النضج لا يحدث تغيير فى حجم الثمار بل تحدث تغييرات فى عمليات التحول الغذائى فى الثمار ومن أمثلتها زيادة نشاط الأنزيمات المحللة للمركبات البكتينية والتى ينتج عنها طراوة فى الثمار (شكل ١٧٤). بعد بداية القمةclimacteric يحدث تحول سريع وكبير فى عمليات التحول الغذائى ينتج عنها نضج الثمار.

تقل سرعة عملية التنفس بزيادة عمر الثمرة وهكذا حتى تنخفض بدرجة كبيرة جداً وتتوقف وفى هذا الأثناء تصبح الثمار عرضة للتلف وأيضاً للإصابة بالفطريات والبكتريا الرمية.

الفصل الثانى

التنفس الضوئى Photorespiration

تعريف التنفس الضوئى :

عملية كيموحيوية تحدث فى النبات فى وجود البلاستيدات الخضراء والضوء ويحدث فيها أخذ الأوكسجين وخروج ثانى أكسيد الكربون وهى تشابه التنفس العادى فى أنها تأخذ O_2 وتخرج ك أ٢ ولكن توجد اختلافات كثيرة يتم شرحها بين التنفس الضوئى والعادى فى جدول.

دورة التنفس الضوئى :

أول من اكتشفها العالم Tolbert ومساعدوه من سنة ١٩٦٩ إلى ١٩٧١ وقد تم اكتشاف التنفس الضوئى نتيجة لتجاربهم على بعض النباتات المختلفة حيث أتضح أنه فى بعض النباتات مثل عباد الشمس – السبانخ – البسلة – التبغ – القمح أنه يوجد حول البلاستيدات الخضراء أجسام دقيقة أى عضيات organelles وهذه الأجسام توجد بكثرة وبتركيز عالى حول البلاستيدات الخضراء وذلك فى النباتات السابق ذكرها والعكس صحيح فى نباتات أخرى حيث وجد أن هذه الأجسام غير مركزة حول البلاستيدات الخضراء وذلك كما فى نباتات قصب السكر والذرة الشامية.

قد حاول Tolbert بعد ذلك عزل هذه الأجسام بالقوة الطاردة المركزية على سرعات مختلفة وتركيزات مختلفة من السكر وفى النهاية تم استعمال قوة طاردة مركزية من ٤٠٠٠ إلى ١١٠,٠٠٠ g لمدة ٣ ساعات فى النهاية وجد فى المعلق عضيات صغيرة بالكشف عنها وجد أنها صغيرة الحجم كروية ذات قطر يتراوح بين $\frac{١}{٢}$ – ١ ميكرومتر وذات جدار مفرد أى «غشاء مفرد وليس مزدوج» كما يوجد بداخلها حشوة كثيفة وقد أن هذه الأجسام تحتوى على أنزيمات معينة بتركيز عالى وبعض هذه الأنزيمات الموجودة فى هذه العضيةglycolic , aminotransferase acid oxidase, catalase.

وقد وجد أن هذه العضيات تشابه peroxisomes الموجودة فى خلايا الكبد أو الكلية للحيوانات وأيضا تشابه العضيات المسماه glyoxysomes الموجودة فى اندوسبرم الحبوب والبذور أثناء الأنبات. وقد أتفق على تسمية هذه العضيات بـ peroxisomes وسميت بذلك لأنها تحتوى على تركيز عالى من أنزيم الكتاليز وهذا الأنزيم يعمل على مادة تفاعل تسمى فوق أكسيد الهيدروجين (H_2O_2) أى هيدروجين بيروكسيد hydrogen peroxide، ولذلك، سميت

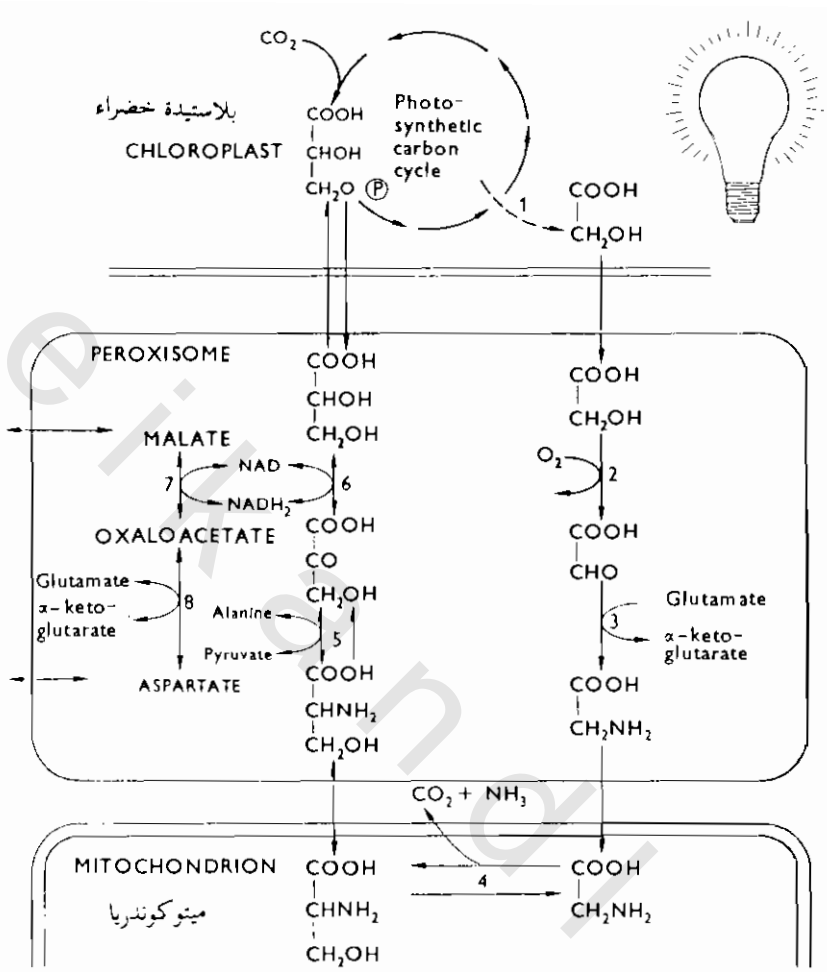


Fig. 3.6 Reactions and location of enzymes of the glycollate pathway.

1. P-glycollate phosphatase.
2. Glycollate oxidase which catalyses the oxidation of both glycollate and glyoxylate.
3. Glyoxylate-glutamate amino-transferase. A glyoxylate-serine amino-transferase.
4. A group of enzymatic reactions collectively referred to as serine synthetase or glycine decarboxylase.
5. Hydroxypyruvate-alanine transaminase.
6. Hydroxypyruvate reductase.
7. NAD malate dehydrogenase.
8. Aspartate-α-ketoglutarate amino-transferase.

(شكل ١٧٥) : دورة التنفس الضوئى

بالـ peroxisomes تبعاً لفوق أكسيد أى بيروكسيد والمقطع الثانى somes معناه أجسام ويتضح من ذلك أن هذه الأجسام لابد وأن تحتوى على تركيز عالى من فوق أكسيد الهيدروجين وكذلك تركيز عالى من أنزيم الكتاليز.

فى النهاية أمكن استنتاج دورة التنفس الضوئى تبعاً لهذه التجارب والملاحظات ويمكن تلخيصها فيما يأتى (شكل ١٧٥) :

مما سبق يتضح أنه يلزم لهذه الدورة ثلاث أنواع من العضيات وهى البلاستيدة الخضراء و peroxisomes و الميتوكوندريا.

ويبدأ حدوث هذه الدورة من البلاستيدات وفيما يلى شرح هذه الخطوات بالتفصيل (شكل).

١- يبدأ تكوين حامض الفوسفوجليكوليك phosphoglycolic acid وذلك نتيجة لتفاعلات تحدث داخل البلاستيدة الخضراء وفى وجود أنزيمphosphoglycolic acid phosphatase يتم تحويل حامض الفسفوجليكوليك إلى حامض الجليكوليك.

ثم ينتقل حامض الجليكوليك المتكون فى البلاستيدة الخضراء إلى البيرأوكسى سوم peroxisomes.

٢- يتحول حامض الجليكوليك فى peroxisomes إلى حامض glyoxylic .

وفى هذا التفاعل يتم أخذ O_2 وخروج فوق أكسيد الأيدروجين وذلك فى وجود أنزيم glycolic acid oxidase ونتيجة لذلك يزداد تركيز H_2O_2 بدرجة كبيرة داخل Peroxisomes ومن المعروف أن H_2O_2 مادة ضارة للخلايا وقد تسبب موت للخلايا عند وجودها بتركيزات كبيرة، ولذلك لكى تقى الخلية نفسها من ضرر H_2O_2 فانه يتكون فى هذه العضيات أنزيم الكتاليز بتركيز عالى.

والمعروف أن أنزيم الكتاليز يقوم بتحليل H_2O_2 إلى ماء وأكسجين جزيئى وبذلك تأمن الخلية من ضرر التركيزات العالية لفوق أكسيد الهيدروجين.

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{catalase}} 2H_2O + O_2$$ «اكسجين جزيئ»

٣- يتحول حامض الجليوكسيلك للحامض الأمينى جليسين فى وجود الحامض الأمينى جلوتاميك ونتيجة لنشاط أنزيم glyoxylate - glutamate amino - transferase . تم تحول gyoxylic acid إلى جليسين و glutamic إلىketo glutaric ألفا. بعد تكون الجليسين

بنسبة عالية فانه يتم انتقاله إلى الميتوكوندريا.

٤- بداخل الميتوكوندريا يتم تحول الجليسين للحامض الأمينى سيرين وذلك نتيجة لتكاثف ٢ جزئ من حمض الجليسين ينتج عنها ١ جزئ من السيرين ويتم خروج جزيئ أمونيا NH_3.

وجزئ CO_2 . ويحتاج هذا التفاعل إلى O_2 ويتم ذلك فى وجود أنزيم serine synthetase وتعتبر هذه الخطوة مثار للجدل حيث يعتقد البعض أنه فى هذه الخطوة يتم تحول جزئ ADP + P إلى جزئ ATP وهى حتى الآن مثار للجدل حيث يعتقد البعض عدم حدوث هذه الخطوة ولكن المتفق عليه الآن هو تكوين جزئ ATP.

ونتيجة لتكون السيرين بتركيز عالى داخل الميتوكوندريا فانه ينتقل إلى peroxisomes .

٥- يتم تحول الحامض الأمينى سيرين إلى حامض هيدروكسى بيروفيك وذلك فى وجود أحد أنزيمات الـ aminotransferase وهو hydroxypyruvate - alanine transaminase

وفى هذا التفاعل يتم تحول السيرين إلى هيدروكسى بيروفيك أسيد والبيروفيك إلى الأنين.

٦- يتم تحول hydroxy pyruvicacid إلى جليسريك والأنزيم هو hydroxypyruvic acid reductase والمرافق الأنزيمى لهذا الانزيم NAD حيث يتحول NADH إلى NAD أما الـ NADH الداخلة فى هذه الخطوة فهى نتيجة لتفاعل جانبى حيث يتم تحول حمض الماليك إلى حمض oxaloacetic فى وجود أنزيم malic dehydrogenase.

ويتم تحول NAD إلى NADH وهو مصدر NADH فى التفاعل السابق حيث أن المرافق الانزيمى لأنزيم malic dehydrogenase هو NAD والمرافق الأنزيمى للإنزيم فى الخطوة السابقة لهذه الخطوة هو NAD أيضا.

- فى التفاعل الجانبى أيضا يتم تحول الـ oxaloacetic إلى حامض الاسبارتيك فى وجود أنزيم ketoglutaric aminotransferase ألفا و aspartate.

حيث يتم تحول oxaloacetic إلى asparatic والـ glutamic إلى keto glutaric ألفا والنتيجة النهائية لهذه الخطوة هو تكوين حمض الجليسريك بتركيزات كبيرة فى داخل الـ peroxisomes وينتقل منه إلى البلاستيدات الخضراء.

٧- فى داخل البلاستيدة الخضراء يتم تحول الجليسريك إلى فوسفوجليسريك.

فى وجود أنزيم glyceric kinase ويتم استهلاك جزئ ATP ويتحول إلى ADP.

وهكذا يتم تحول الفوسفوجليسريك أسيد فى داخل البلاستيدة الخضراء لمركبات أخرى عديدة أثناء عملية البناء لضوئى وينتج عن ذلك مركبات عديدة احداها هو حمض phosphoglycolic acid وهكذا تبدأ الدورة من جديد.

(جدول ٢٦): مقارنة بين التنفس الضوئى والتنفس العادى

التنفس الضوئى	التنفس العادى
أولا : يحتاج لثلاثة من أنواع العضيات وهى البلاستيدة الخضراء و الميتوكوندريا و peroxisomes	يحدث فى الميتوكوندريا فقط فى الانسان والحيوان والنبات.
ثانيا : لا يحدث فى الظلام أطلاقا ولا يحدث فى الضوء فقط بل يلزم ضوء+ كلوروفيل أى بلاستيدات خضراء. وتفسير ذلك واضح من الدورة السابقة حيث أن مصدر حامض الفوسفوجليكوليك هو البلاستيدة أو نتيجة لحدوث البناء الضوئى ويعتبر هذا المركب هو أول مركب فى دوره التنفس الضوئى أى لابد من حدوث بناء ضوئى لكى يحدث تنفس ضوئى أى غياب عملية بناء ضوئى يعنى غياب تنفس ضوئى أى التنفس الضوئى معتمد على البلاستيدات الخضراء والضوء.	يحدث فى الليل والنهار والضوء والظلام على السواء.
ثالثا : لا يوجد أكسدة فوسفورية وبالتالى لا ينتج عنها طاقة تذكر بالمقارنة بالطاقة المتكونة فى التنفس العادى فى النبات والانسان والحيوان وهى مصدر الحيوية والنشاط لجميع الكائنات الحية ممثلة فى صورة جزيئات ATP .	عملية كيموحيوية نافعة وهى أساس الحياة فى النبات والانسان والحيوان (تم شرح دورة التنفس العادى فى الجزء السابق) ولكن ناتج التنفس العادى وفى آخر خطواته عملية الأكسدة.

التنفس الضوئى	التنفس العادى
	الفــوســـــفــوريــة oxidative phosphorylation وأهم خطوات هذه العملية هى تكون جزيئات ATP اللازمة لطاقة الحيوان – الانسان – النبات.
رابعا : نجد أن الاوكسجين يعمل كمستقبل للايدروجين الناتج من تحول وأكسدة حمض الجليكوليك لحامض الجليوكسيليك فى وجود أنزيم glycolic acidoxidase ويتكون نتيجة لذلك الاوكسجين مع الايدروجين ليكون H_2O_2 فوق أكسيد الهيدروجين. أى ناتج التنفس H_2O_2 فوق أكسيد .	يتم أخذ الاوكسجين من الهواء الجوى ويعمل كمستقبل للأيدروجين الناتج من عملية الفسفرة التأكسدية ويتكون جزئ ماء $\frac{1}{2} O_2 + H_2 \longrightarrow H_2O$ أى ناتج التنفس H_2O ماء.

خامسا :

دورة التنفس الضوئى تختلف تماماً عن دورة التنفس العادى ولا يوجد بينهما أى تشابه بل اختلاف تام. وسمى بالتنفس [الضوئى] فقط لأنها تأخذ الأوكسجين ويخرج منها CO_2 كما فى التنفس العادى تماما.

أى أنها من الوجهة الظاهرية هى أخذ O_2 وخروج CO_2 وبذلك تشبه عملية التنفس العادى فى ظاهرها أما فى الحقيقية فان العمليتين مختلفين تماماً

سادسا :

تزداد سرعة التنفس الضوئى باستمرار بزيادة تركيز الأوكسجين والعكس فى التنفس العادى حيث تثبت سرعة التنفس بعد تركيز معين ٤ ٪ أو أقل.

مصدر حامض الفوسفوجليكوليك فى دورة التنفس الضوئى :

لكى يحدث البناء الضوئى وذلك فى دورة Calvin و Benson فان المركب المستقبل للـ CO_2 فى النبات هو مركب ribulose 1.5 - diphos phate حيث أنه فى وجود الماء يتكون مركب وسطى من ٦ ذرات كربون غير ثابت سريع التحلل ينشق بسرعة ليكون ٢ جزئ من حمض الفوسفوجلسريك (شكل ١٧٦).

ولكن وجد فى بعض النباتات أنه نتيجة لتغير نسبة الأكسجين إلى ثانى أكسيد الكربون فانه يحدث تغيير فى ناتج المعادلة حيث يتم تحول ribulose 1.5 diphosphate فى وجود O_2 إلى جزئ حامض فوسفوجلسريك وجزئ فوسفوجليكوليك (شكل ١٧٦).

وهذا ما يحدث فى عملية التنفس الضوئى ولذلك فان مصدر حامض فوسفوجليكوليك المستخدم فى عملية التنفس الضوئى هو نتيجة لهذه المعادلة.

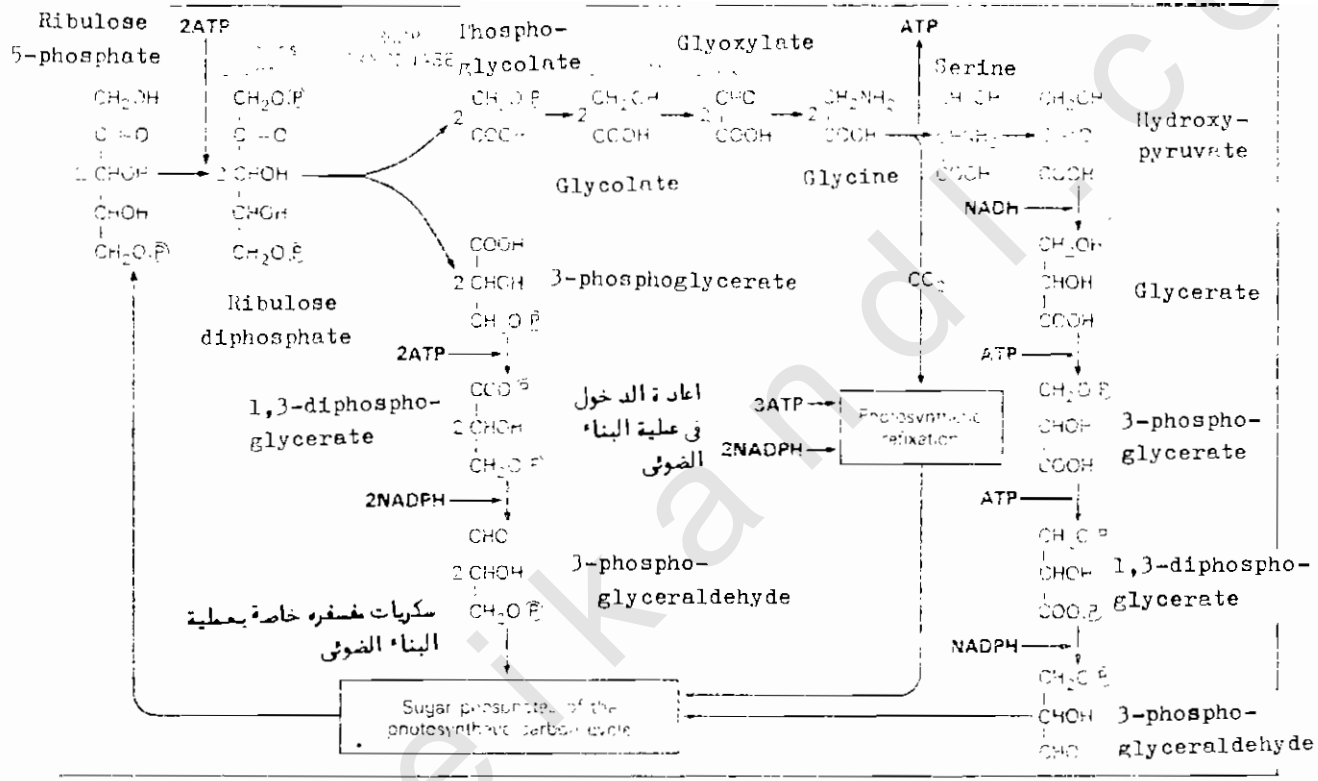
الأنزيم الذى يقوم بهاتين العمليتين فى المعادلة الأولى هوribulose diphosphate carboxylase وفى المعادلة الثانية ribulose diphosphate oxygenase.

ولذلك قام كثير من العلماء بمحاولة فصل هذين الأنزيمين المختلفين وهما carboxylase و oxygenase. ولقد وضح فيما بعد نتيجة لتجارب Ogren و Bowes فى أوائل السبعينات وباستخدام طرق التحليل الكيماوى الدقيق المختلفة وباستعمال طرق electrophorsis المختلفة فلم يمكن فصل هذين الأنزيمين عن بعضهما وأتضح أنهما بروتين لأنزيم واحد ولكن يختلف هذا الأنزيم تبعاً لنسبة تركيز الأوكسجين إلى ثانى أكسيد الكربون. كلما قلت هذه النسبة فان الأنزيم يعمل كـ carboxylase . وكلما زادت هذه النسبة أى فى وجود زيادة أوكسجين وقلة ثانى أكسيد كربون فانه يعمل كـ oxygenase.

من هنا يتضح أنه يوجد تشابه بين مدخل عملية البناء الضوئى وعملية التنفس الضوئى حيث أن : -

١- فى التنفس الضوئى يكون المركب المستقبل للأوكسجين هو ribulosediphosphate وينتج عنه جزئ حامض فوسفوجليسريك وجزئ حامض فوسفوجليكوليك.

٢- فى حالة البناء الضوئى المركب المستقبل لثانى أكسيد الكربون هوribulosediphosphate ولكن ينتج عنه ٢ جزئ حامض فوسفوجلسريك.



(شكل ١٧٦) : مصدر حامض الفسفوجليكوليك في التنفس الضوئي

obeikandl.com

ينتج ribulose 1.5 diphosphate من ribulose -5- phosphate بواسطة أنزيم ribulose phosphate kinase الذى يعمل فى وجود ATP حيث يتحول ATP إلى ADP.

ولذلك فى كلا العمليتين التنفس والبناء الضوئى تكون البداية ribulose 5 phosphate ثم يتحول إلى ribulose 1.5 diphosphate ومنه تحدث عملية البناء الضوئى أو التنفس الضوئى.

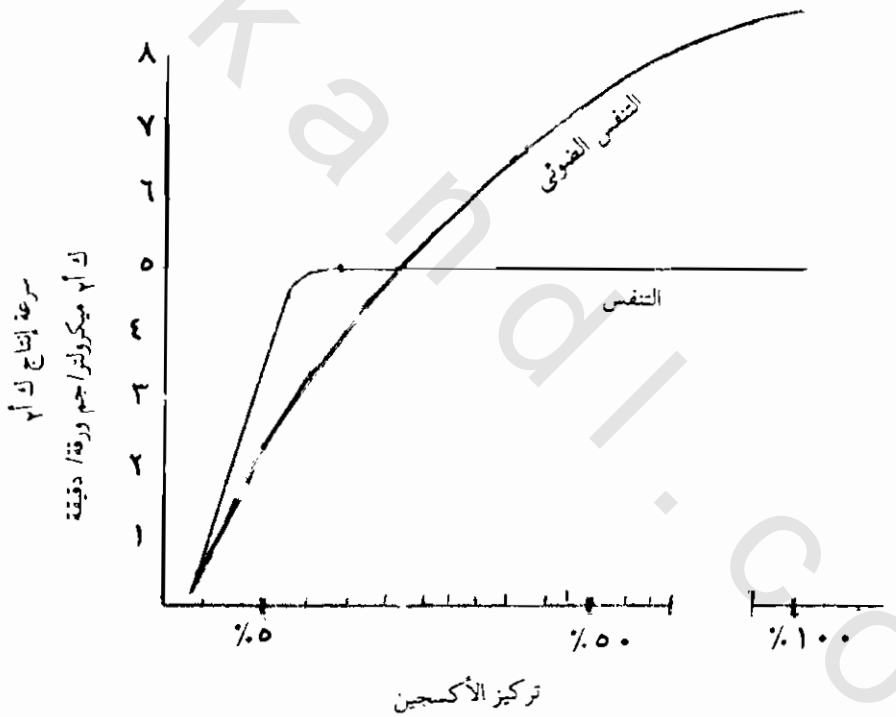
ولذلك فإن مصدر حامض phosphoglycolic acid فى عملية التنفس الضوئى وأيضا العلاقة بين التنفس الضوئى والبناء الضوئى يكون المصدر واحد هوribulose 1.5 diphosphate.

من الدورة السابقة تحدث عملية التنفس الضوئى فى خطوات عديدة وتنتهى بتكوين حامض الجلسريك وهذا الحامض فى وجود ATP وأنزيم الـ glycericacid kinase يتحول ATP إلى ADPويتكون جزئ phosphoglyceric acid ثم يتحول phosphoglyceric acid فى وجود أنزيم phosphoglyceric kinase وفى وجود ATP يتحول ATP إلى ADP وينتج عن ذلك 1.3 diphosphhoglyceric acid وفى وجود أنزيمphosphoglyceraldhyde dehydrogenase وحيث أن المرافق الأنزيمى لهذا الأنزيم هو NADPH وينتج عن ذلك مركب phosphoglyceraldhyde 3. فى حالة البناء الضوئى فانه تحدث أيضا نفس الخطوات حيث يتكون فى النهاية هذا المركب . ونتيجة لذلك يكون الناتج تكوين ٢ جزئ phospoglyceraldhyde ويدخل هذين الجزيئين مباشرة فى عملية البناء الضوئى الخاصة بـ Calvin وبعد تفاعلات عديدة ينتج ribulose 5 phosphate وهكذا تتكرر الدورة.

كما سبق القول فإنه أيضا فى حالة التنفس الضوئى ينتج من ribulose diphosphate جزئ phosphoglycolic acid يدخل فى عملية التنفس الضوئى وجزئphossphoglyceric acid يدخل مباشرة فى عملية البناء الضوئى. ولذلك فانه إذا تم منع عملية التنفس الضوئى فانه يمكن مضاعفة عملية البناء الضوئى أو زيادة سرعتها أو زيادة كميتها حيث أن الناتج من ribulose diphosphate هو ٢ جزئ حامض فوسفوجلسريك يدخل مباشرة فى عملية البناء الضوئى. نتيجة لحدوث التنفس الضوئى فان CO_2 الخارج من تحول glycine إلى serine يدخل فى عملية البناء الضوئى فى وجود جزيئات ATP و NADPH .

كيفية التمييز بين التنفس الضوئى والتنفس العادى :

وجد أن هناك فرق ظاهرى هام بين النباتات التى تتنفس ضوئياً وبين التنفس العادى وحيث أنه من الصعوبة بمكان تمييز هاتين العمليتين حيث أن فى كليهما يتم أخذ O_2 وخروج CO_2 فكيف يمكن التمييز بين هاتين العمليتين فى النبات الواحد فقد وجد ظاهرة هامة يمكن بها التمييز بين هاتين العمليتين: وجد أن بزيادة تركيز O_2 فى جو النبات تزداد سرعة عملية التنفس الضوئى زيادة مطردة بزيادة تركيز O_2 حتى تصل إلى حد ١٠٠٪ O_2 فى جو التجربة والعكس صحيح فى عملية التنفس العادى حيث أنه من المعروف أن تركيزه فى الجو حوالى ٢٠ – ٢١٪. وأن زيادة تركيز O_2 عن ذلك لا تؤثر على الاطلاق فى سرعة التنفس بل وجد أن كمية O_2 فى الهواء الجوى تكون كافية وزائدة عن الحاجة فى حالة التنفس العادى حيث وجد أن سرعة التنفس العادى تزيد بزيادة تركيز فى الجو من صفر إلى حوالى ٤٪ وبعد ذلك بزيادة تركيز O_2 يستمر معدل سرعة التنفس ثابت (شكل ١٧٧).



(شكل ١٧٧) : تأثير تركيز الأوكسجين على التنفس والتنفس الضوئى

كيفية التعرف على دورة التنفس الضوئى وكيفية اكتشافها :

من المعروف أنه لاكتشاف أى دورة مثل دورة كربس أو دورة الجليكولسيس [تحلل السكر] أو دورة التنفس الضوئى يتم أستخدام مركبات مشعة كما يتم استخدام الأنزيمات الموجودة والمعزولة من عضيات الخلية التى تحدث فيها العملية فهى دليل كبير على وجود مركبات معينة حيث أن الأنزيمات متخصصة وكل أنزيم يعمل على مركب معين معروف وينتج عنه أيضا مركب أخر معروف.

مثال لذلك ، فى دورة التنفس الضوئى أنه عند عزل peroxisomes فأتضح أنها غنية بأنزيم glycolic acid oxidase «أوكسيديز حامض الجليكوليك» وذلك بمعنى أنه لابد من أن حامض الجليكوليك له دور فى هذه الدورة وكذلك وجود أنزيم الكتاليز بتركيز عالى دليل على أنه له دور فى هذه الدورة أيضا وأيضاً وجود أنزيمات amino transferase.

وطبعاً باستعمال طرق الطرد المركزى المختلفة ومنها Zonal Centrifugation ومنها يمكن فصل عضيات الخلية المختلفة تبعاً لوزن وكثافة هذه العضيات وبواسطتها يمكن فصل بلاستيدات الخلية عن الميتوكوندريا عن peroxisomes حيث أنه بالطبع البلاستيدات الخضراء هى الأكثر وزناً ويليها فى ذلك الميتوكوندريا والأقل وزناً هى peroxisomes وبالتالى يمكن فصل هذه العضيات المختلفة بواسطة طرق الطرد المركزى المختلفة وبعد الحصول على peroxisomes يتم فحصها للتعرف على نوع الأنزيمات الموجودة بها وهذه الأنزيمات تعطى مؤشر على نوع التفاعلات الموجودة بها وبالتالى يمكن استنتاج الدورة من الأنزيمات ويستعمل بالإضافة لذلك مثبطات للانزيمات أو الدورات وفى هذه الحالة يمكن التعرف على أهمية الأنزيم والمركبات التى يعمل عليها فى التفاعل. فمن المعروف أنه يوجد مثبط متخصص لأنزيم glycolic oxidase والذى يوجد بتركيز عالى فى الـ peroxisomes وهذا المركب هو hydroxy pyridine methane sulphonic acid فهو مركب مثبط ومتخصص لتثبيط الأنزيم السابق وقد وجد بالفعل أنه عند معاملة الخلايا أو peroxisomes بهذا المثبط فان عملية التنفس الضوئى تتوقف تماماً وكان ذلك دليل على أن هذا الأنزيم فعال فى عملية التنفس الضوئى . وقد استعملت مثبطات أخرى مثل مثبط isonicotinylhydrazide وهو مركب متخصص فى تثبيط المركبات ذات ذرتين الكربون مثل glycolic acid وكذلك الـ glyoxylic acid وقد وجد أن معاملة النباتات أو العضيات بهذا المركب تتوقف عملية التنفس الضوئى تماماً وهذا دليل على أن عملية التنفس الضوئى تشمل مركب ذات ذرتين C على الأقل.

استعملت مركبات أخرى مثل dichlorophenyl methyl urea وهو مركب متخصص فى تثبيط عملية البناء الضوئى وقد وجد بالفعل أن عمليتى البناء الضوئى تتوقف وكذلك التنفس الضوئى تتوقف ومن ذلك يتضح وجود علاقة وثيقة بين التنفس الضوئى والبناء الضوئى.

وبذلك أستعملت جميع الحالات السابقة والخطوات السابقة لاكتشاف والتعرف على دورة التنفس الضوئى. كما إستخدمت المركبات المشعة لذلك أيضاً.

وجد فى نبات بنت القنصل ومنه أنواع ألبينو albino أى نباتات عديمة الكلوروفيل أى غير قادرة على عملية البناء الضوئى وكذلك غير قادرة على عملية التنفس الضوئى بالرغم من وجود التنفس العادى وذلك يثبت العلاقة الوثيقة بين عملية التنفس الضوئى والبناء الضوئى. وجد أن النبات العادى والأجزاء الخضراء تتنفس تنفس ضوئى ولكن وجد أن الأزهار والقنابات الحمراء على وجه الخصوص لا تحتوى على بلاستيدات خضراء ولا تقوم بعملية البناء الضوئى ولا التنفس الضوئى. معنى ذلك أن فى النبات الواحد الأجزاء الخضراء يحدث بها تنفس ضوئى والأجزاء الحمراء لا يحدث بها بناء ضوئى ولا تنفس ضوئى ومن ذلك يتضح الأرتباط الوثيق بين البناء والتنفس الضوئى كما سبق شرحه.

العلاقة بين أنتاجية النبات وعملية التنفس الضوئى :

من المعروف أنه توجد تفسيرات عديدة لأهمية عملية التنفس الضوئى ولكن تفتقر جميعها إلى التفسير العلمى والأسانيد القوية ويوجد رأى أو نظرية سائدة أن التنفس الضوئى لا ينتج عنه جزيئات ATP وذلك بالمقارنة بالتنفس العادى ولذلك يعتبر التنفس الضوئى هو عبارة عن أستهلاك أو فقد للطاقة وبناء على هذه النظرية فأنه بتقليل عملية سرعة التنفس الضوئى أو بمنع هذه العملية تماماً فانه يمكن زيادة انتاجية النبات.

وجد بالفعل علاقة بين عملية التنفس الضوئى وأنتاجية النبات وقد أمكن أثبات ذلك فى نباتات كثيرة ومن التجارب الجيدة التى أجريت فى هذا الشأن على نبات *Mimulus* وهو من نباتات الزينة وذو أزهار جميلة فقد وجد أنه بتقليل تركيز O_2 فى الجو وحتى درجة ٤ ٪ فأن سرعة عملية التنفس الضوئى تقل بدرجة ملحوظة كما وجد أيضاً أن الوزن الجاف للنبات يتضاعف. حيث أنه من الصعب تقليل تركيز O_2 فى الجو حيث أن تركيز O_2 الـ فى الجو يتراوح من ٢٠ – ٢١ ٪ فمن الصعب خفض التركيز إلى ٤ ٪ فقد أمكن عمل ذلك بطريقة عكسية وهى زيادة

تركيز CO_2 فمن المعروف أن زيادة تركيز CO_2 فى الجو إلى حد معين تؤثر على سرعة البناء الضوئى فقد وجد أن زيادة تركيزه فى الجو من ٠,٠٣ ٪ إلى ٠,١٥ ٪ يسبب خفض سرعة عملية التنفس الضوئى وزيادة إنتاجية النبات من ٣٠ - ١٠٠ ٪ وذلك فى نبات *Mimulus* ويمكن تفسير ذلك مما سبق شرحه على النسبة بين O_2 و CO_2 $[O_2 / CO_2]$ فيحدث ذلك بطريقتين:-

١- خفض تركيز الأوكسجين إلى ٤ ٪ أى 0.03 / 4 .

٢- زيادة تركيز CO_2 إلى ٠,١٥ أى 0.15 / 20 .

ومن ذلك يتضح أن التغيير فى نسبة O_2 / CO_2 هى عامل مؤثر ومحدد فى سرعة التنفس الضوئى وتفسير ذلك سبق شرحه .

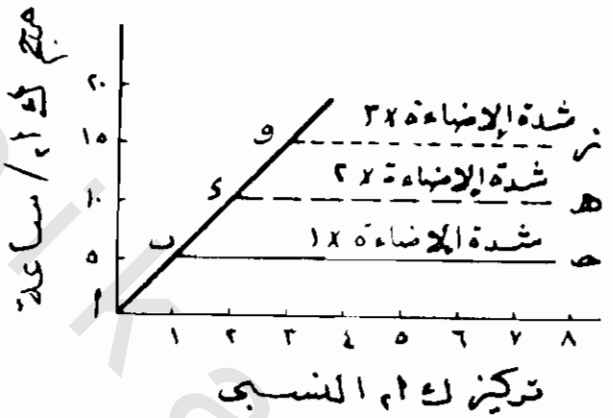
وقد استرعت هذه الظاهرة انتباه كثير من علماء فسيولوجى النبات منذ أزمنة قديمة فقد قام مزارعو الصوب بزيادة أنتاجية النبات فى الصوب وذلك بزيادة تركيز CO_2 فى جو الصوبة وبالتالى يزيد محصول نباتات الصوب ولكن كان علماء فسيولوجى النبات واثقون من أن هذا التأثير وكما يعتقد المزارعون أنه بزيادة سرعة عملية البناء الضوئى حيث أنه من المعروف أنه كلما زاد تركيز CO_2فى الجو إلى حد معين يزيد ذلك من إنتاجية النبات فقد كان ذلك هو تعليل مزارعو الصوب ولكن علماء فسيولوجى النبات يدركون خطأ هذا التفسير فقد كانوا غير قادرون على تفسيره قبل اكتشاف عملية التنفس الضوئى فقد كان من المعروف أنه فى الشتاء يكون الجو مظلم نسبياً أى شدة الأضاءة ضعيفة وبالتالى تكون شدة الأضاءة داخل الصوب ضعيفة وذلك فى الدول الأوروبية وشمال أمريكا وكندا وحيث تنتشر الصوب حيث يدرك علماء فسيولوجى النبات أن العامل المحدد فى انتاجية النبات فى هذه الحالة هو شدة الأضاءة وليست تركيز CO_2 وبالرغم من ذلك فان زيادة تركيز CO_2 تزيد المحصول. ولشرح ذلك يمكن شرح قانون العوامل المحددةlaw of limiting factors للعالم Blackman وفحوى هذا القانون: -

«أن العمليات الحيوية فى النبات والتى يتحكم فيها أكثر من عامل فان سرعة العملية تتحدد بوجود تركيز أو كمية أضعف عامل فيها أى أقل كمية أو تركيز».

مثال لذلك : السلسلة ذات الحلقات المتداخلة حيث أن قوة السلسلة تتوقف على قدرة أضعف حلقة فيها.

أما قانون العوامل المحددة يمكن شرحه كما فى المنحنى (شكل ١٧٨).

تزداد سرعة عملية البناء الضوئى بزيادة تركيز CO_2 حتى نصل إلى تركيز واحد وفى هذه



(شكل ١٧٨) : رسم بيانى يبين قانون العوامل المحددة لبلاكمان

الحالة تزداد سرعة العملية من أ ـــــ إلى ـــــ ب يصبح العامل المحدد بعد ذلك شدة الاضاءة 1 lux وبذلك بزيادة تركيز CO_2 لا تزداد سرعة العملية وبذلك تصبح سرعة العملية ثابتة حيث أن العامل المحدد هو شدة الأضاءة وبذلك تستمر سرعة العملية ثابتة من ب ـــــ إلى ـــــ ج وبزيادة شدة الاضاءة إلى 2 lux فإن سرعة العملية تزداد مرة أخرى من ب ـــــ إلى ـــــ ء وبزيادة تركيز CO_2 وبعد ذلك تصبح سرعة العملية ثابتة بزيادة تركيز CO_2 من ء ـــــ إلى ـــــ هـ وبالتالى فالعامل المحدد هو شدة الاضاءة وليس تركيز CO_2 وبزيادة شدة الأضاءة إلى 3 lux تزداد سرعة العملية من ء ـــــ إلى ـــــ وثم

تستمر العملية ثابتة من و إلى ز حيث أن العامل المحدد ليس تركيز CO_2 ولكن شدة الأضاءة وهذه الحالة هى التى تحدث فى الصوب حيث أن العامل المحدد هو قلة شدة الأضاءة ولذلك فان الأعتقاد القديم السائد بين مزارعى الصوب بان زيادة تركيز CO_2 يزيد من سرعة العملية هو تفسير خاطئ وان التفسير الصحيح إن زيادة تركيز CO_2 لا تزيد من سرعة عملية البناء الضوئى مباشرة بل أنها تسبب توقف أو قلة سرعة التنفس الضوئى وبالتالى تزداد عملية البناء الضوئى بالرغم من وجود الإضاءة المنخفضة كعامل محدد فى سرعة عملية البناء الضوئى.

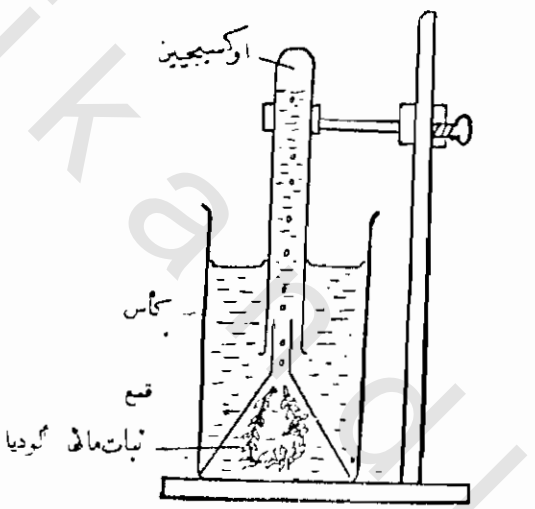
ومما سبق يتضح صحة شك علماء النبات فى تعليل ما يحدث فى الصوب قبل اكتشاف عملية التنفس الضوئى، من المعروف منذ وقت قديم أن سرعة عملية البناء الضوئى تزيد بزيادة تركيز CO_2 إلى حد معين ويمكن أثبات ذلك بتجارب كثيرة ومنها التجربة البسيطة التالية :-

$$٦كـ أ_٢ + ٦ يد_٢ أ \longrightarrow ٦ أ_٢ + كـ_٦ يد_{١٢} أ_٦$$

يتم وضع نبات الألوديا فى كأس به ماء ويوضع على النبات قمع ثم يوضع على القمع أنبوبة أختبار بها ماء ونتيجة لحدوث عملية البناء الضوئى فى وجود الضوء فى النهار فأنه يلاحظ تصاعد فقاعات O_2 من النبات وتتصاعد هذه الفقاعات إلى أعلى الأنبوبة بحيث تتجمع فى قمة الأنبوبة مسببة فى تكوين فراغ فى قمة الأنبوبة من غاز O_2 الذى يضغط على سطح الماء فى الأنبوبة ويسبب أنخفاض السطح وقد وجد أنه بزيادة تركيز CO_2 فى الماء وذلك بإضافة بيكربونات الصوديوم فى الماء والذى يكون مصدر للـ CO_2 فى ماء الكاس فتلاحظ سرعة تصاعد فقاعات O_2 بدرجة ملحوظة ويكون ذلك دليل مباشر على زيادة سرعة عملية البناء الضوئى فى النبات المائى «الألوديا» وذلك يرجع إلى زيادة تركيز CO_2 فى الماء وبذلك يتضح أن العامل المحدد فى هذه الحالة هو CO_2. وقد أمكن عمل هذه التجربة بطريقة أخرى حيث يمكن بدل أضافة بيكربونات صوديوم للماء يتم تعريض الكأس لمصدر ضوئى قوى بالقرب من الكأس فيلاحظ فى هذه الحالة زيادة سرعة تصاعد فقاعات O_2 وذلك دليل على أن العامل المحدد فى هذه الحالة هو شدة الأضاءة ومما سبق يجب عدم الخلط بالتأثير المباشر بزيادة تركيز CO_2 على سرعة عملية البناء الضوئى و بين التأثير الغير مباشر من زيادة تركيز CO_2 والذى يوقف أو يقلل من سرعة عملية التنفس الضوئى (شكل ١٧٩).

توجد كثير من المركبات الآن وتستعمل على النطاق التجارى فى تقليل سرعة النتح فى النبات وتسمى بمضادات النتح antitraspirantion antitraspirant حيث تعمل فى تقليل سرعة النتح وتستخدم على نطاق تجارى كما توجد مركبات متخصصة فى تقليل سرعة عملية

البناء الضوئى والتنفس ولكن لا تعتبر هذه المركبات ذات فائدة مطلقاً للنبات حيث تستخدم للتجارب العلمية فقط حيث أن تقليل أو وقف سرعة البناء الضوئى أو التنفس غير مرغوب اقتصادياً وأكاديمياً وعملياً حيث أنه يقلل من إنتاجية النبات ولكن العكس صحيح فى مضادات النتح فأنها تقلل من سرعة فقد النبات للماء أى تقلل من كمية فقد النبات للماء وهى من الحالات المرغوبة وخاصة فى النباتات التى تزرع فى بيئات جافة أو فيها ندرة فى مصادر المياه ولكن للأسف حتى الآن لا توجد مركبات توقف عملية التنفس الضوئى على نطاق تجارى وعلمى.



(شكل ١٧٩) تجربة تصاعد فقاعات الأكسجين أثناء عملية البناء الضوئى فى نبات الألوديا

العلاقة بين التنفس الضوئى والبناء الضوئى :

فيما سبق تم ذكر أن بعض النباتات تقوم بعملية التنفس الضوئى والبعض لا يقوم بهذه العملية ولذلك يتم تصنيف النباتات تبعاً للتنفس الضوئى إلى مجموعتين:-

أولا : نباتات تتنفس ضوئياً منها: نباتات كثيرة مثل عباد الشمس – السبانخ – التبغ – البسلة – القمح – البطاطس إلى آخره وتتميز هذه النباتات بأنه يحدث فيها عملية البناء الضوئى والمعروفة بـ C_3 أى أن هذه النباتات توصف بأنها نباتات C_3 أى كربون ٣ وهى نباتات تتميز بأن عملية البناء الضوئى فيها تحدث عن طريق دورة Benson, Calvin فقط.

ثانياً : نباتات لا تتنفس ضوئياً : وهى نباتات عديمة التنفس الضوئى ومثال لذلك قصب السكر – الذرة الشامية – الذرة الرفيعة – حشيشة الفيل – إلى آخرة وهى نباتات يطلق عليها C_4 plants أى نباتات ذات أربع ذرات كربون وتتميز هذه النباتات بأن عملية البناء الضوئى تحدث بدورتين هامتين للبناء الضوئى وهما :

١ – الدورة الرئيسية Benson, Calvin .

٢ – الدورة الإضافية Slack, Hatch .

obeikandl.com

obeikandl.com

الباب العشـــرون
فسيولوجيا الإزهار

Physiology of Flowering

تعتبر صفة الإزهار صفة وراثية وشأنها شأن أى صفة أخرى حيث يتحكم فيها العوامل الوراثية والعوامل البيئية. فتتحكم الوراثة فى عملية الإزهار كما أتضح أن فترة التواقت الضوئى ودرجة الحرارة من العوامل البيئية الهامة التى تؤثر على الإزهار وذلك بالطبع بالإضافة إلى العوامل الوراثية.

أنواع التواقت الضوئى المختلفة فى النباتات Photoperiodism

يمكن تقسيم النباتات تبعاً لفترة التواقت الضوئى إلى ٥ مجاميع :

(١) نباتات قصيرة النهار Short day plants

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى نهار قصير لكى تزهر وقد اتضح بعد ذلك أن العامل المؤثر فى الإزهار هو طول فترة الظلام وليست طول فترة الضوء حيث إتضح أن نباتات النهار القصير هى أساساً نباتات ليل أى ظلام طويل وأن العامل المحدد هو طول فترة الظلام وليست طول فترة الإضاءة ومثال ذلك نبات *Xanthium pennsylvanicum* ، فقد إتضح أن مدة الضوء لا تزيد عن $\frac{3}{4}$ ١٥ ساعة لكى يزهر ومدة الظلام يجب أن لا تقل عن $\frac{1}{4}$ ٨ ساعة لكى يزهر وإذا زادت فترة الإضاءة أو قلت فترة الظلام عن هذا الحد فإن النبات لا يزهر. والعكس صحيح فى حالة قلة فترة الإضاءة أو زيادة فترة الظلام عن هذ الحد فإن النبات يزهر أى فى حالة ظلام لمدة تصل عشرون ساعة فى اليوم الواحد فإن النبات يزهر. ومن ذلك يتضح أن العامل المحدد فى نباتات النهار القصير هو طول فترة الظلام ولذلك يجب تسمية هذه النباتات بالنباتات ذات الليل الطويل. ولذلك يوجد ما يسمى بفترة الظلام الحرجة critical dark period وهى عبارة عن أقل فترة ظلام يحتاج إليها النبات لكى يزهر وأن أقل من هذه الفترة لا يمكن للنبات أن يزهر ومن أمثلة النباتات قصيرة النهار وبالإضافة إلى نبات الـ *Xanthium* صنف التبغ المعروف بإسم Maryland Mammoth ونبات البن.

(٢) نباتات النهار الطويل Long day plants

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى فترة إضاءة طويلة لكى تزهر. وفى حالة الإضاءة القصيرة لا يمكن للنبات أن يزهر. ولكن إتضح أيضاً أن العامل المحدد والجوهرى فى عملية الإزهار هو طول

فترة الظلام وليست طول فترة الإضاءة وأن هذه النباتات تحتاج إلى فترة ظلام قصيرة عبارة عن بضع ساعات ولذلك يجب تسمية هذه النباتات بالنباتات ذات الليل القصير. ومن أمثلة لذلك نبات السكران *Hyoscyamus niger* والسبانخ والفجل والنعناع.

(٣) نباتات محايدة أى متعادلة الفترة الضوئية Neutral day plants

وهى عبارة عن نباتات لا تتأثر بطول فترة الظلام أى فترة الإضاءة ومثال ذلك نبات الطماطم

(٤) نباتات طويلة قصيرة النهار Long short day plants (LSDP)

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى نهار طويل لبضع أيام ثم يلى ذلك نهار قصير لبضعة أيام أخرى وذلك لكى يتم الإزهار ومثال ذلك نبات السسترم *Cestrum nocturnum* ونبات البرايوفيللم *Bryophyllum crenatum*.

(٥) نباتات قصيرة طويلة النهار Short long day plants (SLDP)

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى نهار قصير لبضعة أيام ثم يلى ذلك نهار طويل لبضعة أيام أخرى ومثال ذلك نبات كامبنيولا *Campanula medium*.

تقسيم النباتات تبعاً لإختيارية الفترة الضوئية

يمكن تقسيم النباتات إلى مجموعتين رئيسيتين تبعاً لذلك وهما :

(١) نباتات إجبارية الفترة الضوئية

Plants of absolute or qualitative photoperiodic response

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى فترة ضوئية معينة لكى تزهر وفى عدم وجود هذه الفترة فإنها لا تزهر إطلاقاً ومنها نباتات قصيرة النهار qualitative short day requirement. مثل *Xanthium pennsylvanicum* والتبغ صنف Maryland Mammoth وبنت القنصل والشليك وعرف الديك *Amaranthus caudatus* والبن وفول الصويا.

ومنها نباتات طويلة النهار qualitative long day requirement مثل الزمير والسكران والنعناع والفجل والسبانخ والقرنفل وبعض أنواع البرسيم.

(٢) نباتات إختيارية الفترة الضوئية

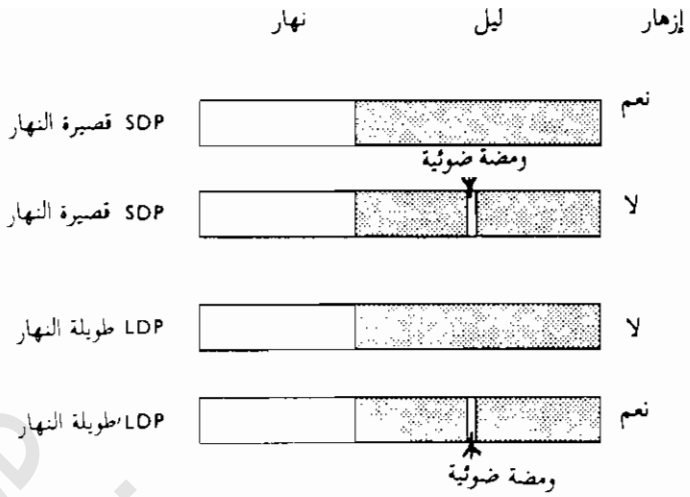
Plants of quantitative photoperiodic response

وهى عبارة عن نباتات تزهر بدرجة كبيرة فى أثناء فترة الأضاءة المناسبة والمحددة لها ولكن يمكنها أن تزهر بدرجة أقل فى الفترة الضوئية الغير مناسبة لها ومنها نباتات قصيرة النهار quantitative short day requirement مثل الأرز والماراجونا (الحشيش) والسلفيا *Salvia splendens* وقصب السكر والقطن *Gossypium hirsutum* . ومنها نباتات طويلة النهار مثل حنك السبع والبنجر والشعير الربيعى والخس والبيتونيا *Petunia hybrida* والبسلة والراى الربيعى والقمح الربيعى والأونوثرا *Oenothera*.

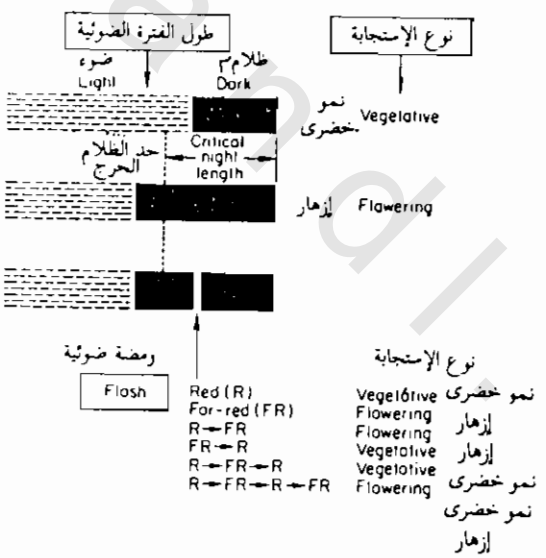
كيفية إكتشاف الفيتوكروم

بعد قيام كلا من Borthwick & Hendricks بعمل تجارب كثيرة بإستخدام الومضات الضوئية وبأستخدام الضوء الأحمر والأحمر البعيد فقد أتضح لهما أن التأثير يختلف بأختلاف نوع النبات ففى حالة نبات فول الصويا وهو من نباتات النهار القصير وعند تعريضه أثناء فترة الظلام لومضة ضوئية يفضل أن تكون فى منتصف فترة الظلام فإن النتيجة هى منع الأزهار ويصبح النمو الخضرى دون أزهار. ولكن فى حالة قطع فترة الظلام بومضة من الضوء الأحمر البعيد فإن النبات يزهر طبيعياً. وفى حالة إستعمال ومضة من الضوء الأحمر فإن النبات لا يزهر طبيعياً. وفى حالة إستعمال ومضة من الضوء الأحمر ثم ومضة من الضوء الأحمر البعيد أثناء فترة الظلام فإن الأزهار يستمر وفى حالة إستعمال ومضة من الضوء الأحمر ثم الأحمر البعيد ثم الأحمر فإن الإزهار يتوقف. وقد أستنتجا أن النبات يستجيب لآخر ومضة ضوئية.

ومن هذه التجارب إتضح أيضاً أن كلا النوعين من الضوء يلغى كل منهما تأثير الآخر ففى نبات مثل فول الصويا فإن تعريضه للضوء الأحمر لا يزهر وتعريضه للأحمر البعيد يزهر (شكلى١٨٠ و١٨١).



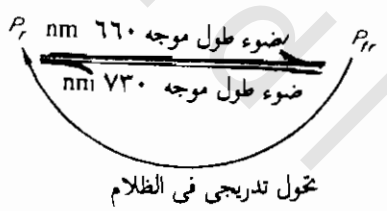
(شكل ١٨٠) : تأثير الومضة الضوئية على إزهار النبات وتأثيرها على التواقت الضوئى



(شكل ١٨١) : تأثير نوع الومضة الضوئية على إزهار النباتات قصيرة النهار

ومن ذلك تم إستنتاج أنه لابد من وجود صبغة معينة تتحكم فى هذا النوع من التفاعل الضوئى. ومن المعروف أنه لكى يحدث للضوء تأثير على النبات فإنه يمتص أولاً بواسطة صبغة متخصصة فى النبات. ومثال ذلك أن عملية البناء الضوئى للنبات هى عملية متخصصة تحتاج إلى الضوء ولكى يحدث هذا الضوء تأثيره فى داخل النبات فلابد أن يمتص أولاً بواسطة صبغات متخصصة وهى صبغة كلوروفيل A و B وكما هو معروف بالنسبة لعملية البناء الضوئى. ولكن من المعروف أن عملية البناء الضوئى تحدث بدرجة كبيرة وأن الضوء الفعال فى حدوثها هو الضوء الأحمر والضوء الأزرق ولكن فى هذه العملية فإن الضوء الأحمر فقط وأن الضوء الأزرق ليس له أى تأثير. ومن ذلك أستنتجا أن الصبغة المسئولة عن إمتصاص الضوء الأحمر فى هذه الحالة ليست بالقطع صبغة الكلوروفيل ولابد من وجود صبغة أخرى تمتص الضوء الأحمر بشدة دون الألوان الأخرى وقد قاما بإفتراض وجود هذه الصبغة.

وقد وضعا هذا الإفتراض والذى ثبت صحته منذ ذلك الوقت حتى الآن. وقد أفترضا أن هذه الصبغة توجد فى صورتين أحدهما يمتص الضوء الأحمر ذو طول الموجة ٦٦٠ نانومتر ويرمز لهذه الصورة من الصبغة بالرمز Pr وهى إختصار لكلمة صبغة أى Pigment والحرف إختصار للضوء الأحمر ونتيجة لإمتصاص الصبغة لهذا الضوء تتحول إلى الصبغة P_{fr} . تعتبر P_{fr} هى الصورة الثانية للصبغة حيث أنها تكون متخصصة فى إمتصاص الضوء الأحمر البعيد far red ذو طول الموجة ٧٣٠ نانومتر وتتحول نتيجة لذلك إلى الصبغة Pr . وهكذا يكون لهذه الصبغة صورتين تتحول كل منهما إلى الأخرى (شكل١٨٢) تبعاً لنوع الضوء الممتص.

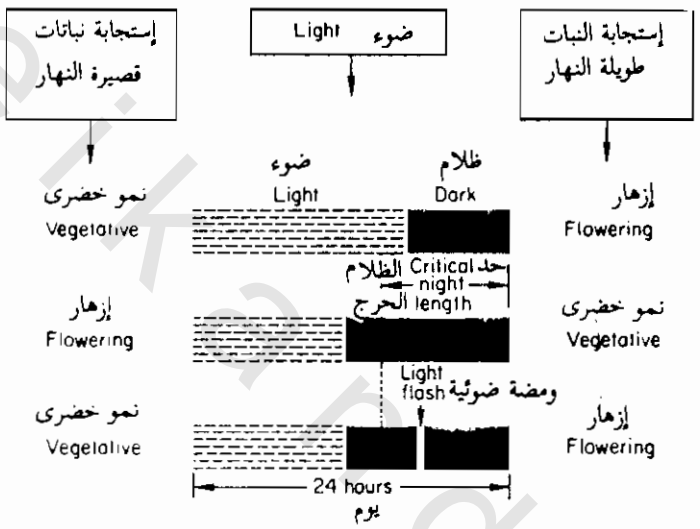


(شكل١٨٢): تحول صبغة P_{fr} إلى Pr والعكس

وقد وجد هذان العالمان أن النتيجة عكسية عند تعريض النباتات طويلة النهار لومضات ضوئية أثناء فترة الظلام. فإن تعريض فترة الظلام لومضة ضوئية للضوء الأحمر R فإن النبات يزهر وعند تعريضها لومضة ضوئية من الـ Fr فإن النبات لا يزهر وأيضاً يلغى كل نوع من الضوء تأثير الآخر

فعند تعريض الظلام لومضة R ثم Fr ثم R فإن النبات يزهر. وقد تم تعليل ذلك بأن صبغة الـ P_{fr} تتحول تدريجيا فى أثناء الليل أو الظلام تلقائيا إلى صبغة Pr أى يمكن لصبغة P_{fr} أن تتحول إلى صبغة Pr بإحدى حالتين وهو التعرض للضوء الأحمر البعيد بطول موجه ٧٣٠ نانومتر أو فترة ظلام طويلة حيث يتحول الـ P_{fr} تدريجياً بزيادة مدة الظلام إلى Pr. ففى فترات الظلام الطويلة يتحول الـ P_{fr} إلى الـ Pr بدرجة كبيرة.

وقد إتضح بعد ذلك أن النباتات طويلة النهار يلائمها وجود صبغة الـ P_{fr} والنباتات قصيرة النهار يلائمها Pr لكى تزهر كما فى المعادلة (شكل١٨٣).



(شكل١٨٣) : تأثير الومضة الضوئية على إزهار النباتات طويلة النهار والنباتات قصيرة النهار

وبناء على هذه القاعدة يمكن تفسير الومضات الضوئية السابق ذكرها ففى حالة النباتات ذات النهار الطويل تحتاج إلى ليل قصير لكى لا يتم تحويل الـ P_{fr} إلى الـ P_r أو جزء كبير منها ولذلك يحدث إزهار النباتات طويلة النهار والعكس صحيح فى النباتات قصيرة النهار حيث تحتاج إلى صبغة P_r ولذلك تحتاج إلى ليل طويل وهكذا يمكن تعليل كيفية إستجابة النبات للنهار الطويل أو النهار القصير. وقد أمكن عزل هذه الصبغة وتحديد تركيبها الجزيئى كما سيلى ذكره وقد سميت بصبغة الفيتوكروم phytochrome حيث أن المقطع phyto باللاتينى أى نبات والمقطع chrome أى صبغة.

ومن ذلك يتضح أن النباتات يمكن أن تقوم بقياس الزمن وتشعر بطول فترة الإضاءة وتستجيب لطول هذه الفترة بحساسية زائدة ومفرطة تصل إلى حوالى ٥ – ١٠ دقائق كما سبق ذكره. ولذلك تعتبر صبغة الفيتوكروم هى الميقاتى لعملية الإزهار فى النبات ولذلك يتضح أن للنبات ساعة يمكن أن تقيس الزمن بدقة بالغة وتسمى هذه الساعة بالساعة البيولوجية.

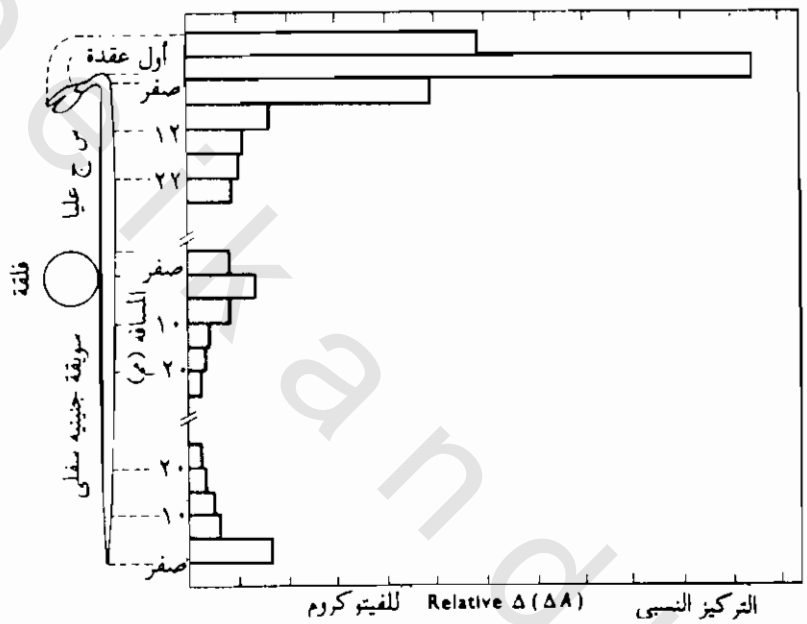
كيفية التعرف على تركيب الفيتوكروم

بعد عمل تجارب كثيرة أثبتت وجود الفيتوكروم فقد كان لزاماً عزل الفيتوكروم والتعرف على تركيبه. فقد تمكن زملاء Borthwick & Hendricks وأهمهم Butler, Siegilman و Norris من أستخلاص صبغة وتنقيتها جزئياً لها كثير من صفات الفيتوكروم. وجد أن الفيتوكروم يتكون من جزء بروتينى وجزء آخر ملتصق به يسمى prosthetic group يتكون من حلقة مفتوحة من تيترابيول open- chain tetrapyrrole type.

توجد أدلة على أن الفيتوكروم يختلف فى تركيبه الجزيئى وفى ثباته وفى حركيات تحوله من صورة إلى أخرى kinetics of conversion ولذلك فإنه يوجد فى حالات مختلفة داخل الخلية. وجد أن الفيتوكروم يشابه فى تركيبه جزيئ صبغة الفيكوسيانين phycocyanin الموجودة فى الطحالب الخضراء المزرقة. أتضح أيضاً أن حالة P_{fr} من الفيتوكروم تكون أقل ثباتاً من حالة P_r حيث يحدث لها عملية دنترة denaturation بسهولة بواسطة تركيزات عالية من اليوريا ويسهل أيضاً مهاجمة الجزيئ بواسطة بعض المركبات مثل P-chloromercuribenzoate والتى تتحد بمجموعة SH الموجودة فى البروتين. تعتبر حالة P_r أكثر فاعلية للتأثر بالألدهيدات مثل الفورمالدهيد والجلوتار ألدهيد glutaraldhyde. ويعمل تجارب بأستخدام الومضات ذات الطاقة العالية للتحليل الضوئى high-energy flash photolysis بأستخدام أجهزة متقدمة أمكن إثبات أن تحول P_r إلى P_{fr} أو العكس لا يحدث فى خطوة واحدة بل توجد حالات وأشكال من الفيتوكروم وسطية بين هاتين الحالتين transient intermediates.

تعتبر أفضل طريقة لإستخلاص الفيتوكروم هى أستخلاصه من بادرات شاحبة ضوئياً أى نامية فى الظلام لنباتات ذات فلقة واحدة مثل الزمير والراى كما يمكن إستخلاصه من بادرات ذوات الفلقتين مثل البسلة. يمكن إستخلاص الفيتوكروم من نباتات عادية غير شاحبة ضوئياً بصعوبة. يختلف تركيز الفيتوكروم فى أجزاء البادرة الشاحبة (شكل ١٨٤). يتم أستخلاص الفيتوكروم من غمد الريشة لبادرات شاحبة ضوئياً لنبات الزمير وذلك بسحقها فى محلول منظم له درجة pH أعلى من ٧,٣. وحيث أن تركيز الفيتوكروم قليل جداً فإنه يلزم إستعمال كميات

كبيرة من الأنسجة والمحلول المنظم المستعمل فى الأستخلاص . وحيث أن البروتين يدخل فى تركيب الجزيء ولذلك يلزم أن يكون الأستخلاص فى درجة حرارة منخفضة حوالى صفر درجة مئوية حيث أن البروتين فى درجات الحرارة العادية يمكن أن يتغير فى تركيبه أو صفاته بسهولة أثناء الأستخلاص علاوة على ذلك يضاف عامل مختزل مثل مركابتو إيثانول mercaptoethanol أثناء عملية الأستخلاص. تجرى عملية الأستخلاص فى ضوء أخضر معتم حيث يكون الفيتوكروم فى صورة P_r وثابت على هذه الصورة أو الحالة بدرجة كبيرة . تجرى خطوات الأستخلاص بإستخدام طريقة ion exchange chromatography.

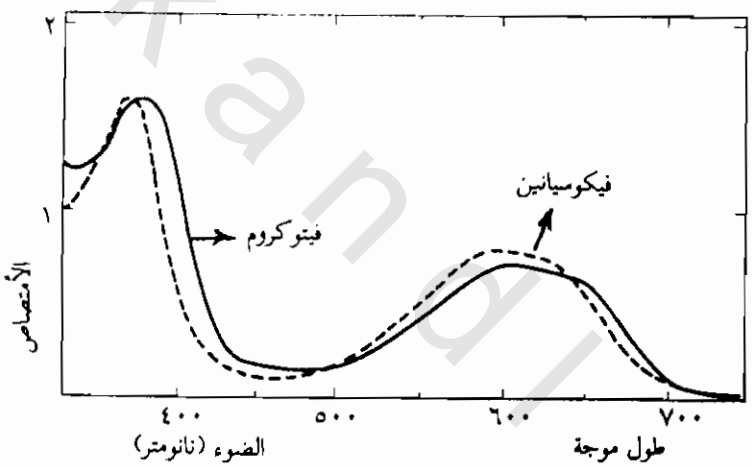


(شكل ١٨٤) : توزيع الفيتوكروم فى بادرة بسلة شاحبة ضوئياً

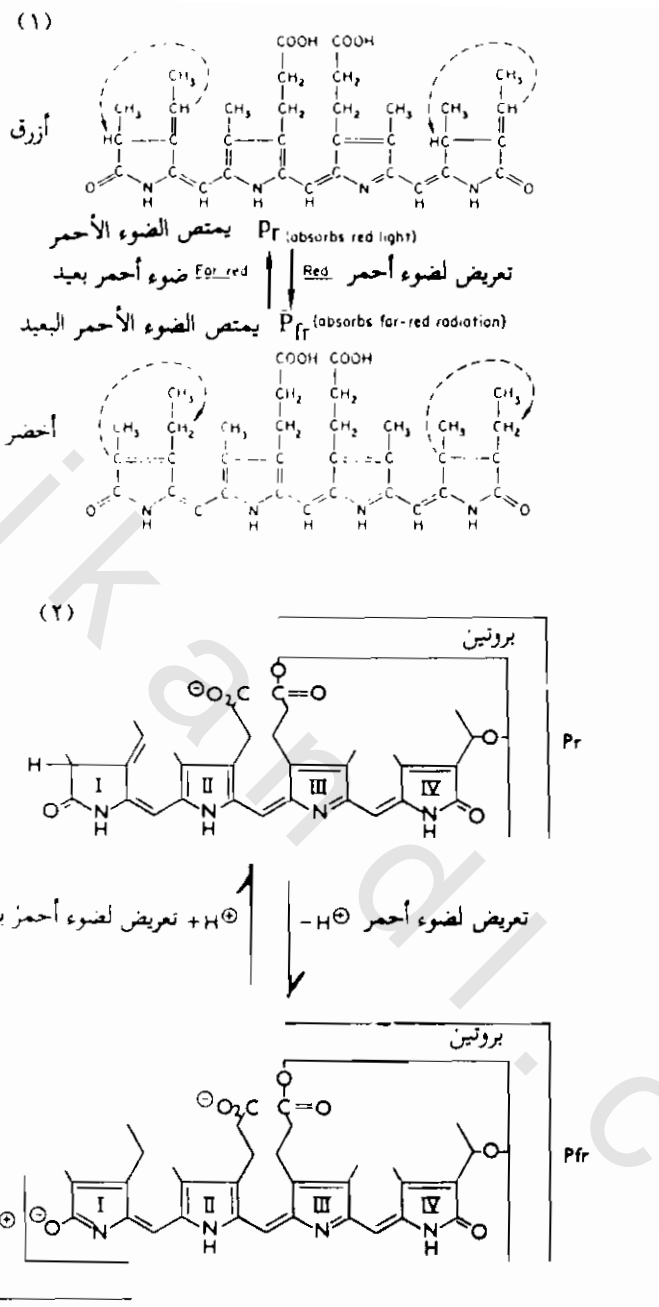
يمكن أيضاً عزل وتنقية الفيتوكروم بواسطة طريقة immuno - affinity chromatography وقد أمكن بإستعمال هذه الطريقة الحصول على كمية كبيرة من الفيتوكروم الزائدة النقاوة highly purified.

يتحول لون صبغة P_r وهو الأخضر المزرق بعد تعريضه للأشعة الحمراء إلى لون صبغة P_{fr} وهو الأخضر . يمتص P_{fr} الضوء الأحمر البعيد ويتحول مرة أخرى إلى P_r . يلاحظ إختلاف لون صبغة الفيتوكروم فى الحالتين وهما الأخضر المزرق والأخضر. وجد أن الضوء الأحمر يسمح بتحول عكسى لجزء من P_{fr} إلى P_r وذلك إلى حد ما وبتركيز قليل ولذلك فإن تعريض الفيتوكروم

للأشعة الحمراء المركزة ينتج عنه مخلوط من الحالتين بتركيزات مختلفة وهي ٨٠ ٪ P_{fr} و ٢٠٪ P_r . ولكن فى حالة تعريض الفيتوكروم للأشعة الأحمر البعيد المركزة ينتج ٣٪ P_{fr} و٩٧٪ P_r . ولذلك فإن طيف التأثير action spectra والمؤثر على الإستجابة للعمليات الفسيولوجية لحالتى صبغة الفيتوكروم قد دعى Hendricks ومساعدوه إلى الإعتقاد بوجود تشابه بين التترابيرول tetrapyrrole الموجود فى جزيء الفيتوكروم وبين صبغة الفيكوسيانين الموجودة فى الطحالب الخضراء المزرقة . وقد أمكن إثبات ذلك عند دراسة طيف الإمتصاص لمحلول نقى من الفيتوكروم. حيث وجد أنه مطابق لطيف الإمتصاص absorption spectrum لصبغة الفيكوسيانين (شكل ١٨٥). أما عن طبيعة جزيء التترابيرول فهو غير معروف بالضبط وذلك لصعوبة الحصول على كميات كبيرة منه تكفى لعمل التحاليل الكيماوية اللازمة، وقد أمكن إستنتاج ميكانيكية تحول جزيء التترابيرول من حالة P_r إلى P_{fr} والعكس ويكون نتيجة لزيادة أيون أو ذرة إيدروجين فى حالة P_r ونقص هذا الأيون أو هذه الذرة فى حالة P_{fr} (شكل ١٨٦). ويعتقد البعض أن التغيير هو نتيجة لإنتقال موضع ذرتين إيدروجين على هذا الجزيء (شكل١٨٦).



(شكل ١٨٥): مقارنة بين طيف الامتصاص للفيتوكروم وصبغة الفيكوسيانين



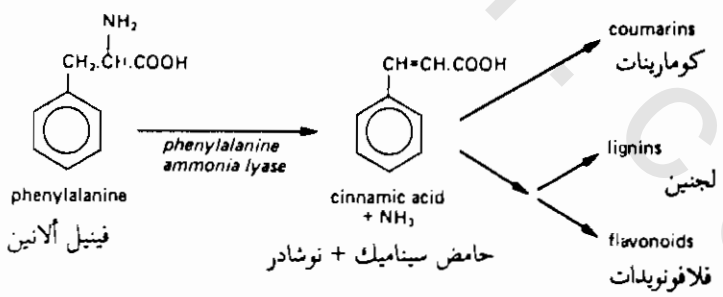
(شكل ١٨٦) : التركيب الجزيئى للفيتوكروم P_r وP_{fr} ١ ، ٢ إحمالات مختلفة

تأثير الفيتوكروم على نشاط الأنزيمات

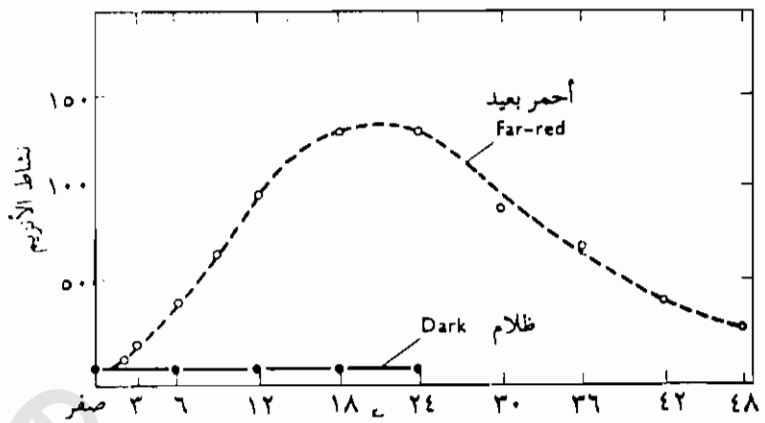
تؤثر حالة صبغة الفيتوكروم P_{fr} على وجود ونشاط بعض الأنزيمات. وجد أن تكوين البادرة فى وجود الضوء أى photomorphogensis متوقف على وجود بعض الأنزيمات اللازمة لحدوث عملية البناء الضوئى ومن أمثلة ذلك أنزيم جليسر ألدهيد ٣ فوسفات ديهيدروجينيز glyceraldhyde-3-phosphate dehydrogenase ويكون لهذا الأنزيم دور فى البلاستيدة الخضراء كما أن نشاطه يتأثر عكسياً نتيجة لتحول P_r إلى P_{fr} .

درس أيضاً أنزيم phenylalanine ammonia lyase والذى يظهر أيضاً حالة التغير العكسى للنشاط نتيجة لتحول P_r إلى P_{fr} . يقوم هذا الأنزيم بتحويل الحامض الأمينى فينيل ألانين إلى حامض سينامك cinnamic acid وبذلك تتحول عمليات التحول الغذائى من تخليق البروتين إلى تخليق الفينولات ومن أمثلة المركبات الأخيرة صبغة الأنثوسيانين والفلافينويدات flavinoids . ينتج عن هذا التحول أيضاً تكوين اللجنين والذى يكون الجدر الثانوية للخلايا والكومارين المسئول عن رائحة بعض أنواع القش (شكل ١٨٧).

يوجد هذا الأنزيم بتركيزات منخفضة فى بادرات الخردل mustard النامية فى الظلام ويزداد هذا التركيز نتيجة لتعريضها للضوء. يتضح زيادة نشاط الأنزيم عند تعريضه إلى الضوء بعد الظلام ونتيجة لوجود P_{fr} (شكل١٨٨). توجد فترة lag phase حوالى ساعة بعدها يزداد نشاط الأنزيم. يزداد نشاط الأنزيم تدريجياً حتى عشرون ساعة ثم يقل تدريجياً. وحتى الآن لم يثبت بالدليل القاطع ميكانيكية تأثير P_{fr} على نشاط الأنزيم حيث يعتقد البعض أن هذه الحالة من الصبغة لها تأثير P_{fr} على نشاط الأنزيم الذى سبق تخليقه . ولكن يوجد إتفاق على أن P_{fr} ينتج عنها تخليق بعض الأنزيمات مثل أنزيم ascorbic acid oxidase .



(شكل١٨٧) : نشاط أنزيم فينيل ألانين أمونيا ليز



(شكل١٨٨) : حركيات kinetics أنزيم فينيل آلانين أمونيا ليز وذلك فى فلقة بادرة الخردل بعد التعريض لضوء أحمر بعيد.

نشاط الأنزيم يعبر عنه على أساس : Pmoles من حامض سيناميك متكونة لكل دقيقة لكل زوج من الفلقات.

وجد أن بعض الأنزيمات الأخرى تتكون وتنشط فى الظلام ويتم تثبيطها تماماً فى وجود P_{fr} مثل أنزيم lipoxygenase . لا تتأثر بعض الأنزيمات الأخرى بالضوء مثل أنزيم الكتاليز وأنزيم isocitrate lyase .

تأثير الفيتوكروم على حركة الوريقات والرويشات

من المعروف أن بعض من النباتات ذات الأوراق الريشية أو الراحية أو المركبة الريشية المتضاعفة تحدث حركة فى وجود الليل والنهار. ففى وجود النهار تنبسط الوريقات وفى وجود الليل تضم الوريقات على بعضها وتشاهد هذه الحركة فى نبات الفول السودانى وفى أنواع من نبات السنط وأيضاً نبات اللبخ (دقن الباشا) *Albizzia* ونبات الست المستحية *Mimosa pudica* . وقد وجد أن هذه الحركة تتأثر باللون الأحمر واللون الأحمر البعيد فإنه عند تعريض الأوراق للضوء الأحمر البعيد لا يحدث إنطباق للأوراق بينما فى وجود اللون الأحمر تنطبق الوريقات على بعضها. وقد أن كلا النوعين من الضوء يلغى كل منهما تأثير الآخر. ومن المعروف أن هذه الحركة تحدث نتيجة لتغيرات فى الضغط الأسموزى موجودة فى أجزاء من قواعد الأوراق والوريقات تسمى الوسادة أو أعضاء الحركة pulvini وفى هذه الأعضاء يوجد نوعين من الخلايا وهى الخلايا البطنيةventral cells والخلايا الظهرية dorsal cells .

وقد وجد فى حالة وجود الخلايا البطنية فى حالة إنتفاخ تام أى لها ضغط أسموزى عالى نتيجة لوجود أيون البوتاسيوم بتركيزات عالية فإن الوريقات تكون منبسطة ومنفرجة. وعند انتقال أيونات البوتاسيوم وبعض الأيونات الأخرى بشدة إلى الخلايا الظهرية فإنه يحدث انكماش للخلايا البطنية وانتفاخ للخلايا الظهرية نتيجة لزيادة الضغط الأسموزى لها وينتج عن ذلك إنطباق الوريقات على بعضها. يعتبر الجزء العلوى من الوسادة خلايا بطنية والجزء السفلى خلايا ظهرية.

وقد وجد أنه يمكن عمل هذه الحالة فى النبات فى حالة وجود الضوء الأحمر حيث أنه عند تعريض هذه الوريقات للضوء الأحمر لفترة معينة ثم نقله لغرفة مظلمة فإن الوريقات تنضم على بعضها. ولكن عند تعريض هذه النباتات لضوء أحمر بعيد ونقلها إلى غرفة مظلمة فلا يحدث إنضمام للأوراق على بعضها. واتضح أن كلا النوعين من الضوء يلغى تأثير النوع الآخر.

ومن أحد هذه التجارب الفريدة فى هذا الموضوع أنه عند تعريض بعض الوريقات للضوء الأحمر دون البعض الآخر فى نفس الورقة المركبة ثم تنقل للظلام فإن الأوراق المعرضة للضوء الأحمر البعيد لا تقفل على بعضها ولا تظهر حركة النوم ومن هنا يتضح أن الضوء الأحمر البعيد يمنع إنطباق الوريقات وحركة النوم والعكس صحيح فى الضوء الأحمر فإنه لا يمنع ذلك (شكل١٨٩). ومن الجدير بالذكر أن نوعى الضوء يعكس ويلغى تأثير الضوء الآخر ولذلك فإن للفيتوكروم دور فى ذلك. وحيث أن فتح وإنطباق الوريقات يتأثر بإنتقال أيون البوتاسيوم وأيضاً الكلور من وإلى الخلايا الظهرية والبطنية فى عضو الحركة فبالتالى يمكن أن يكون للفيتوكروم دور فى التحكم فى نفاذية الخلايا .

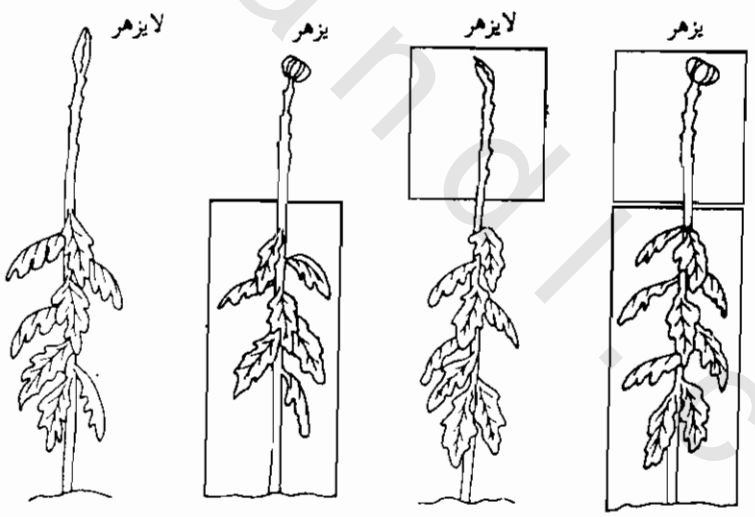
(شكل ١٨٩) : تأثير الضوء البعيد على حركة الوريقات

عرضت أعضاء الحركة pulvini عند قاعدة الوريقات الثانية والرابعة والسادسة إلى ضوء أحمر بعيد لمدة دقيقتين مباشرة قبل نقل الجزء بأكمله إلى الظلام. يلاحظ أن الضوء الأحمر البعيد منع حركة النوم للوريقات وظلت منفرجة وذلك فى نبات *Albizza*.

هرمون (هرمونات) الأزهار

Flowering Hormones

من أفضل التجارب التى أجريت فى هذا الموضوع هى للعالم الروسى Chailachjan حيث أجرى تجاربه على نبات الكريزانثيمم *Chrysanthemun* وهو نبات قصير النهار (شكل ١٩٠). قام بتعريض النبات لنهار طويل فلم يزهر النبات ثم قام بتعريض الأوراق لنهار قصير دون القمة والتى يتكون منها النورة أى الأزهار فقد حدث الأزهار . ثم قام بتعريض الجزء القمى لنهار قصير دون الأوراق فلم يحدث الإزهار. وبالطبع عندما قام بتعريض الأوراق والجزء القمى لنهار قصير فقد حدث إزهار. وقد إستنتج من هذه التجارب أن طول الفترة الضوئية يؤثر على إنتاج هورمون (هورمونات) الإزهار. وقد سمى هذه الهورمونات أو الهورمون بإسم فلورجين florigen وقد إستنتج أيضاً أن الجزء الحساس من النبات والذى يستجيب لطول الفترة الضوئية وله حساسية مفرطة لطول هذه الفترة هو الأوراق . وأن المركب أو المركبات التى يتكون منها هورمون الإزهار يتم تخليقها فى الأوراق وتنتقل منها إلى المناطق المرستيمية فى القمة النامية لتحدث الإزهار وذلك فى ظروف إضاءة مناسبة. ولازالت هذه الإستنتاجات صحيحة تماما حتى الآن.



(شكل ١٩٠) : إزهار نبات الكريزانثيمم نتيجة لتعريض الأوراق للضوء دون أى أهمية لتعريض القمة النامية. يوضح المستطيل تعريض الجزء النباتى لفترة ضوئية مناسبة.

قد أجرى هامنر Hamner عام ١٩٤٢ تجارب على نبات قصير النهار وهو نبات *Xanthium* زانثيم. قد إتضح من تجاربه أن إزالة جميع أوراق النبات تسبب عدم أزهار النبات بالرغم من تعريضه لفترة ضوئية قصيرة. ولكن وجد أن ١/٨ ثمن الورقة فقط كاف لإزهار النبات بعد تعريضه لفترة ضوئية قصيرة لمدة كافية. يمكن للنبات أن يزهر عند وجود ورقة واحدة على أحد الفرعين وفى هذه الحالة يستعمل نبات ذو فرعين حيث تزال جميع الأوراق عدا ورقة واحدة من أحد الفرعين ثم تعرض هذه الورقة لفترة ضوئية قصيرة مناسبة دون الفرع الآخر فيحدث إزهار للفرعين أى أن المنشط للأزهار أى الهورمون ينتقل من فرع إلى آخر. وجد أيضاً أن الهورمون ينتقل من نبات إلى آخر عند التطعيم حيث ينتقل من نبات إلى آخر عبر مكان التطعيم فعند تطعيم نباتين وتعريض أحدهما لنهار قصير فإن كلا النباتين يزهر (شكل ١٩١). ويتضح من ذلك أن تجارب هامنر قد عضدت تجارب Chailachjan .

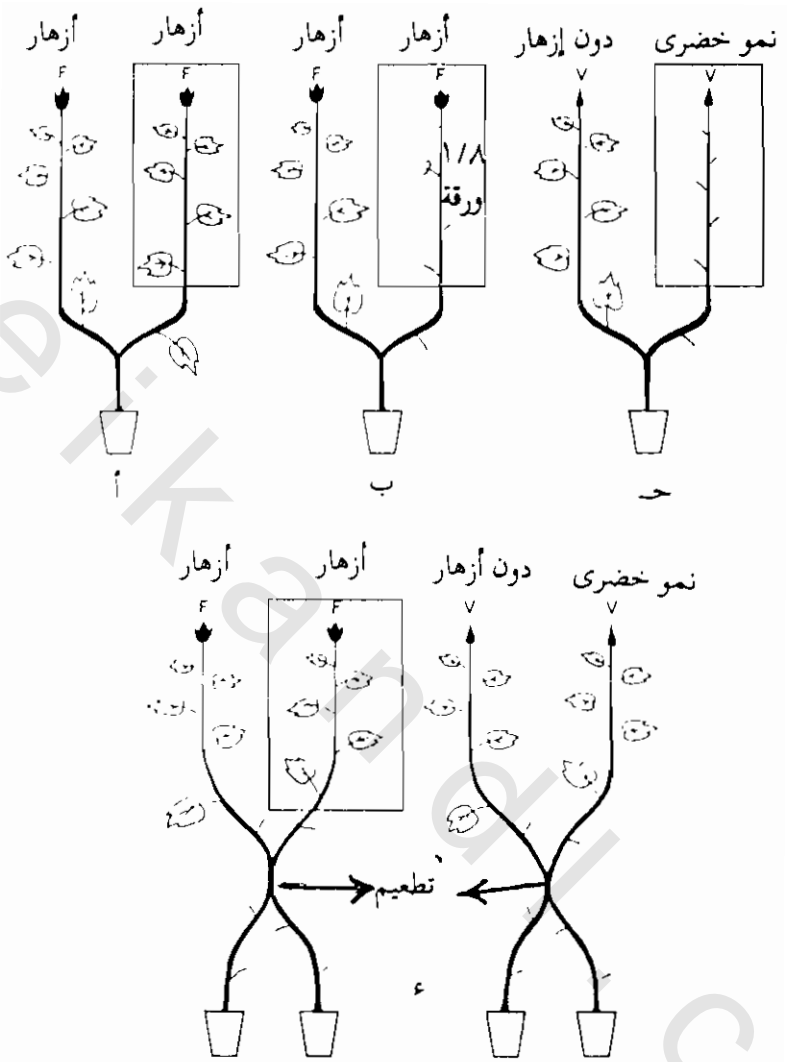
وفى تجارب أخرى تم تعريض نبات *Xanthium* لنهار قصير ثم تؤخذ قمة هذا النبات ويتم تطعيمها على نبات زانثيم معرض لنهار طويل فيتم الأزهار فى الوقت المناسب ما يثبت أن منشط أو هورمون الأزهار إنتقل من الطعم قصير النهار إلى الأصل طويل النهار عبر منطقة التطعيم وأحدث الأزهار بالرغم من أن الأصل لم يعرض إطلاقاً إلى نهار قصير.

وفى تجارب أخرى على نباتات من أجناس مختلفة ومنها نبات *Xanthium* ونبات *Perilla* وهما من نباتات النهار القصير فعند أخذ ورقة من أحد النباتين بعد تعريضه لنهار قصير وتطعيمها على النبات الآخر المعرض للنهار الطويل يحدث الأزهار للنبات الأخير فى الوقت المناسب.

تعتبر تجارب التطعيم على النباتات قصيرة النهار أكثر من تجارب التطعيم على النباتات طويلة النهار. ولكن فى حالة تطعيم نباتات النهار الطويل يحدث نفس التأثير كما هو الحال فى نباتات النهار القصير.

جميع التجارب السابقة تثبت صحة إستنتاج Chailachjan وهو أنه يوجد منشط stimulus عبارة عن مركب أو أكثر يتم تخليقه فى الأوراق فى وجود ظروف إضاءة مناسبة ثم ينتقل هذا المنشط من الأوراق إلى المناطق المرستيمية فى القمم النامية وينشط حدوث الأزهار. سمى هذا المنشط بالفلورجين florigen أى هورمون الأزهار.

توجد تجارب كثيرة تثبت وجود الفلورجين وعلى نباتات مختلفة منها نبات *Xanthium* ونبات *Pharbitis*. وقد أمكن تقدير سرعة إنتقال الفلورجين فى النبات الأخير وقد وجد أنه ينتقل فى الساق بسرعة تزيد قليلاً عن ٥١ سم لكل ساعة. وبالرغم من ذلك فإنه لم يتمكن أحد حتى الآن من عزل هذا الفلورجين من النبات وبالتالى فإن تركيبه غير معروف . خلاصة القول فى هذا



(شكل١٩١): نبات زائتيم ذو فرعين يوضح معاملات مختلفة للأزهار.
وجود المستطيل يعنى تعريض الفرع للإزهار لفترة مناسبة

أ – نبات عادى
ب – إزلة أوراق الفرع عدا ٨ / ١ ثمن الورقة
جـ – إزلة أوراق الفرع تماماً
د – تطعيم نباتين

الشأن أن الفلورجين حقيقة واقعة وثبت وجوده بالدليل القاطع ولكن لم يتمكن أحد من عزله حتى الآن.

ومما هو جدير بالذكر أن إنتقال الفلورجين فى النبات يكون فى نسيج اللحاء لأن هذه السرعة تماثل سرعة إنتقال المركبات المجهزة فى الأوراق إلى باقى أجزاء النبات عن طريق نسج اللحاء.

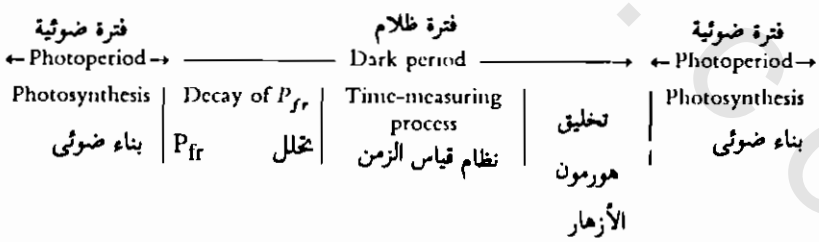
أمكن حديثاً التعرف على مكان الجينات المسئولة عن الأزهار على الصبغيات فى نبات الطماطم وعزلها بواسطة الهندسة الوراثية وقد تم عمل DNA تكميلى لهذه الجينات أى cDNA أى complementary DNA وقد أستعمل cDNA الآن فى عمل دراسات عن الأزهار وتأثير الجينات فى حدوث الأزهار. يمكن بذلك سهولة التعرف على الفلورجين.

توجد بعض الدلائل على أن الفلورجين يتكون من أيزوبر ينويد أو من مشابهات الأستيرويدات isoprenoid or steroidlike. إلا أن الأبحاث التى قادت إلى هذا الإعتقاد لم تستكمل بعد على أى حال.

إتضح من تجارب wardell حديثاً نسبياً أن DNA المستخلص من سيقان التبغ المزهرة تسبب أزهار سيقان التبغ وذلك بتأثيرها على البراعم الزهرية. وجد أن heat denatured DNA أكثر فاعلية فى ذلك ولكن الـ DNA المستخلص المعامل بالأنزيم DNAse غير فعال. غير معروف حتى الآن العامل الفعال فى ذلك.

العلاقة بين الفيتوكروم وهورمونات الأزهار

يمكن تلخيص العلاقة بين طول الفترة الضوئية والأزهار ودور الفيتوكروم فى ذلك وأيضاً عملية البناء الضوئى فى الشكل التالى(شكل١٩٢).



(شكل ١٩٢): علاقة التواقت الضوئى وهرمون الأزهار

يتضح من الرسم السابق أنه أثناء فترة الإضاءة يحدث التخليق الضوئى وأثناء فترة الظلام يحدث تحول تدريجى من P_{fr} إلى P_r كما يحدث تحلل جزئى لـ P_{fr} نتيجة لذلك يقل تركيز P_{fr} ويزداد نسبياً تركيز P_r. وفى هذه الأثناء لا يتكون هورمون لأزهار حيث وجد أن الزمن اللازم لتنشيط هورمون الأزهار أطول بكثير من الزمن اللازم لتحلل P_{fr} ولذلك يعتقد أنه يلى ذلك وجود نظام أو عمليات لقياس الزمن وهى الأساس فى تنشيط تكوين الفلورجين أى هورمون الأزهار. نتيجة لذلك يستجيب النبات للأزهار لطول هذه الفترة ثم يحدث بعد ذلك تنبيه لتخليق هورمون الأزهار والذى ينتقل فى لحاء النبات إلى البراعم الزهرية ليحدث الأزهار. أى أنه أثناء فترة الظلام تحدث تفاعلات عديدة منها تحلل P_{fr} وتفاعلات قياس الزمن وتنشيط تخليق هورمون الأزهار. يتم تخليق هورمونات الأزهار فى الأوراق وهى أماكن الإنتاج site of production ثم تنتقل إلى القمم النامية والبراعم الزهرية خلال نسيج اللحاء لتظهر تأثيرها أى أماكن التأثير site of action .

تأثير درجة الحرارة على الأزهار

تعتبر درجة الحرارة عامل مؤثر فى إزهار بعض النباتات فقد إتضح أن درجات الحرارة المنخفضة لها تأثير على الإزهار. تؤثر درجة الحرارة المنخفضة على إزهار النبات وذلك نتيجة لتأثيرها على الحبوب أو البذور. وذلك كما فى حالة القمح الشتوى والراى الشتوى أو قد يكون تأثير هذه الدرجة المنخفضة على أفرع وأوراق النبات ويلزم تعريض المجموع الخضرى لهذه الدرجات المنخفضة لكى يحدث الأزهار ومثال لذلك أصناف نبات التفاح. ولكن حديثاً فى بعض الدول أمكن إنتاج بعض أصناف من التفاح لا تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة بدرجة كبيرة فى أثناء الشتاء لكى يحدث الإزهار.

مما سبق يتضح أن تعريض البذور أى الحبوب لدرجة حرارة منخفضة يؤثر على الأزهار وأيضاً أن تعريض المجموع الخضرى لدرجة حرارة منخفضة يمكن أن يؤثر على الأزهار واتضح أن درجة الحرارة المنخفضة لها تأثير على إزهار بعض النباتات الحولية وذات الحولين والمعمرة. فإن بعض النباتات تزهر فى الربيع فقط دون أشهر السنة الأخرى مثل زهرة البنفسج والبانسيه وبعض أنواع البرميولا *Primula* .

ومن المعروف أن نباتات الطماطم لا تتأثر بالضوء ولكنها تتأثر بدرجة الحرارة لكى تزهر وتحتاج إلى ليل ذو درجة حرارة ١٥م ونهار ذو درجة حرارة ٢٥م لكى يحدث الإزهار وكلما إختلفت درجات الحرارة عن ذلك كلما قلت كمية الإزهار.

ومن المعروف أن طول النهار يختلف على مدار السنة وأيضاً درجة الحرارة تختلف على مدار السنة وأن كل منهما له تأثير على الإزهار فى بعض أنواع النباتات.

الإرتبـــــــاع Vernaliztion

أول من أثبت أهمية درجة الحرارة كمنظم للإزهار هو جاسنر Gassner عام ١٩١٨ نتيجة لتجاربه على إزهار بعض النباتات التابعة للعائلة النجيلية ومنها القمح والراى وقد أمكنه تقسيم القمح والراى إلى مجموعتين تبعاً لموعد زراعتهما فالأصناف التى تزرع فى الخريف تسمى أصناف شتوية والأصناف التى تزرع فى الربيع تسمى أصناف ربيعية. واتضح أن كلا المجموعتين تزهر فى الصيف التالى مباشرة.

وعند زراعة قمح شتوى فى الربيع فإنه يعطى نمو خضرى فقط ولا يزهر فى الصيف إطلاقاً ومن ذلك استنتج أن السبب فى ذلك ليست المدة حيث أن نمو الأصناف الشتوية ضعيف جداً فى الشتاء والخريف وأنه عند الزراعة فى الربيع فإن المدة تكون كافية لتكوين أوراق خضرية بكمية كافية ومع ذلك فإن النباتات لا تزهر .

ولذلك استنتج أنه لابد من وجود عامل محدد لتفسير هذه الظاهرة.

أجرى Gassner تجربة هامة على تأثير درجات حرارة مختلفة على إنبات الحبوب والأطوار الأولى من النمو وذلك للراى والقمح الشتوى والربيعى.

فقد زرع أصناف راى شتوية وربيعية فى مواعيد مختلفة بين ١٠ يناير إلى ٣ يوليو وقد تم عمل ٤ معاملات لدرجات الحرة أثناء الإنبات.

ففى المعاملة ١ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ١ – ٢°م .

وفى المعاملة ٢ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ٥ – ٦°م .

وفى المعاملة ٣ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ١٢°م .

وفى المعاملة ٣ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ٢٤°م .

وبعد الأنبات يتم نقل هذه الحبوب وقد وجد أن درجة الحرارة لا تؤثر على إنبات حبوب الراى الربيعى ولم تؤثر على إزهار هذه النباتات وأن جميع الحبوب التى زرعت فى نفس الموعد أزهرت فى نفس الميعاد دون التأثر بدرجات الحرارة المستعملة أثناء الإنبات أما فى الراى الشتوى فإن الحبوب المعرضة لدرجة حرارة ١ – ٢°م أثناء الإنبات هى التى إزهرت دون تأثر بموعد الزراعة وأن الحبوب التى عوملت بدرجات الحرارة الأخرى أى أعلى من ٢°م لم تزهر إلا إذا كان زراعتها لا يتعدى أوائل إبريل وحيث يكون الجو منخفض الحرارة طبيعياً.

ومن ذلك استنتج أن درجة الحرارة المنخفضة لا تؤثر على إزهار القمح الربيعى أو الراى

الربيعى ولكنها على العكس فإنها تؤثر على إزهار القمح الشتوى والراى الشتوى حيث أنه لابد أن تعرض الحبوب أثناء الإنبات وبعد ذلك لمدة معينة لجو ذو درجة حرارة منخفضة لكى يحدث الأزهار.

تلى ذلك أبحاث Lysenko فى روسيا وكانت أبحاثه متعلقة بالناحية الإقتصادية وقد وجد أن جو الشتاء قارص البرودة يسبب موت القمح الشتوى عند زراعته فى الخريف ولكن القمح الشتوى أفضل من القمح الربيعى لأن محصوله أعلى وقد تغلب على هذه المشكلة بإنبات حبوب القمح الشتوى فى الربيع فى ظروف درجة حرارة منخفضة وفى هذه الطريقة تنقع الحبوب فى الماء لتأخذ تشرب كافى يسمح بحدوث إنبات خفيف ونمو الجنين ولكنها غير كافية لإنبات تام وذلك بأن يدفن الحبوب فى الثلج لتعرض لدرجة حرارة منخفضة فإن هذه الحبوب عند زراعتها فى الربيع تزهر تماماً وفى نفس الوقت عند زراعتها فى الخريف. وهذه الطريقة تعرف بإسم الإرتباع vernalization وبداية استعمال هذا الإصطلاح ويطلق على تعريض الحبوب أثناء الإنبات لدرجة حرارة منخفضة ليساعد على إزهارها ثم تم تعميم هذا الإصطلاح ليشمل معاملات أطوار ما بعد الإنبات بدرجة حرارة منخفضة لتساعد على الإزهار.

وجد أن صفة الإرتباع هى صفة وراثية تؤثر عليها زوج من العوامل الوراثية فى القمح والراى حيث أن F1 القمح الربيعى سائد و F2 تكون النسبة بين القمح الشتوى إلى الربيعى ١ : ٣ .

قمح ربيعى X قمح شتوى

قمح ربيعى F1 الجيل الأول

شتوى ١ : ربيعى ٣ F2 الجيل الثانى

ومن ذلك يتضح أن صفة القمح الربيعى هى سائدة على صفة القمح الشتوى ويتحكم فيها زوج من العوامل الوراثية أى صفة الإرتباع متنحية والعكس صحيح فى نبات السكران حيث أن صفة الإرتباع سائدة. ولكن ليست هذا هو الحال فى جميع حالات الإرتباع فقد وجد فى النبات النجيلى *Lolium perenne* أن هذه الصفة تتأثر بعوامل وراثية عديدة.

أنواع النباتات التى تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة للأزهار :

تحتاج بعض النباتات إلى درجة حرارة منخفضة للأزهار وذلك كما فى الحالات الآتية :

١- نباتات حولية شتوية :

وهى نباتات تنبت فى الخريف أو الشتاء وتزهر فى الربيع المبكر ومنها نباتات تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة لحدوث الأزهار ومثال لذلك *Veronica agrestris*.

٢- نباتات ذات حولين :

وهى نباتات تعطى نمو خضرى فى السنة الأولى ونمو زهرى فى السنة الثانية وقد ثبت أن بعض هذه النباتات تحتاج إلى حرارة منخفضة أثناء الشتاء للإزهار مثل البنجر والكرفس والكرنب.

وتقسم هذه النباتات تبعا إلى الإرتباع إلى يأتى :

أ- نباتات أجبارية الارتباع (obligate Obligate cold requiring plants vernalization) حيث نجد أن النبات يحتاج إلى حرارة منخفضة فى الشتاء لكى يزهر وفى حالة عدم توفر درجة الحرارة المنخفضة فإن النبات لا يزهر اطلاقا. وأنه فى المناطق ذات الشتاء الدافئ فإنها لا تزهر ومثال لذلك *Digitalis purpurea* والكرنب .

ب - نباتات اختيارية الارتباع (facultative Facultative cold requiring plants vernalization) حيث نجد أن درجة الحرارة المنخفضة أثناء الشتاء تساعد على زيادة كمية الأزهار ولكن فى عدم وجود هذه الدرجة المنخفضة للحرارة فإن النباتات تزهر بكمية أقل مثل بعض أصناف الخس والسبانخ.

٣- نباتات معمرة .

وهى نباتات كثير منها لابد أن يعرض لشتاء بارد ليحدث الأزهار وعند وجود شتاء دافئ فإنها لا تزهر ويقل إزهارها مثل بعض أنواع الكريزانثمم مثل *Chrysanthemum morifolium* والبروميولا *Primula vulgaris* .

٤- نباتات معمرة تحتاج لدرجة حرارة منخفضة لتكوين الساق والأوراق :

بعض نباتات معمرة لا تحتاج درجة حرارة منخفضة لازهارها بل تحتاج هذه الحرارة لنمو الساق والأوراق مثل الابصال التى تزهر فى الربيع مثل النرجس والزعفران والياسنت والتوليب حيث نجد أن البرعم الزهرى يتكون أثناء الصيف السابق وحيث درجة الحرارة مرتفعة نسبيا ولكن النمو الخضرى على العكس من ذلك يحتاج إلى حرارة منخفضة. ومثال لذلك أن نبات التيوليب يحتاج

لازهاره لدرجة مثلى هى ٢٠°م ولكنه يحتاج لنمو الساق وتكوين الأوراق إلى درجة حرارة حوالى ٨°م ثم ١٣°م ثم ١٧°م ثم ٢٣°م على التوالى. يحدث أيضا نفس الشيئ فى النرجس والياسنت.

٥- بعض النباتات تحتاج إلى درجة حرارة مرتفعة بعد درجة الحرارة المنخفضة ليحدث الأزهار.

٦- بعض النباتات تحتاج إلى درجة الحرارة المنخفضة حتى تتكون مبادئ البراعم الزهرية فقط ومثال لذلك Brussels sprout.

٧- كثير من النباتات يحدث لها ارتباع للمجموع الخضرى فى وجود الأوراق وقليل من النباتات يحدث لها الارتباع وهى فى طور البذور أو الحبة مثل النجيليات الشتوية مثل القمح والراى وغيرها مثل الخردل والبنجر. وفى المجموعة الأولى من النباتات نجد أن الحرارة المنخفضة لا تؤثر على البذرة بل لابد للبذرة أن تنبت لتكون البادرة وتصل بعد ذلك إلى حجم معين juvenile phase وتصبح قابلة للتأثر بدرجة الحرارة المنخفضة لحدوث الارتباع كما فى الكرنب ونبات Brussels sprouts.

علاقة التواقت الضوئى بالارتباع :

ثم دراسة التداخل بين الارتباع والتواقت الضوئى وذلك فى بعض النباتات كما يلى:

١- نبات السكران *Hyoscyamus niger* :

يزهر فى الصيف وتوجد منه سلالات حولية وسلالات ذات حولين وهى بذلك تشابه حالة القمح الربيعى والقمح الشتوى فالسلالات الحولية تحتاج إلى نهار طويل فقط لكى تزهر ولا تحتاج إلى إرتباع. أما السلالات ذات الحولين فتحتاج إلى درجة حرارة منخفضة فى الشتاء ثم نهار طويل فى الصيف لكى تزهر أى أنها تحتاج إلى ارتباع.

٢- النبات المعمر النجيلى *Lolium perenne* :

يحتاج إلى حرارة منخفضة ليحدث بدء الأزهار وذلك فى فصل الشتاء ويحتاج إلى نهار طويل لخروج النورة. ولذلك لا تظهر النورة من غمد الورقة إلا بعد أن يتعدى طول النهار ١٢ ساعة وذلك فى شهر مارس. أما الخلفة tillers فإنها تتكون فى الربيع والصيف ولذلك لا يحدث ارتباع ويستمر نموها خضريا فقط ولاتزهر حتى الشتاء التالى. ولذلك فإن أزهار هذا النبات فصلى ولا يحدث إلا مرة واحدة فى السنة فى الربيع أو الصيف المبكر.

٣- وجود الارتباع أقل شيوعا فى نبات النهار القصير .

٤- وجد فى بعض الحالات القليلة من النباتات كما فى بعض أصناف الكريزانثمم أنها تحتاج إلى فترة درجة حرارة منخفضة فى الشتاء قبل النهار القصير لكى يحدث الأزهار. بعض أصناف الكريزانثيمم تحتاج إلى فترة حرارة منخفضة قبل وجود فترة الإضاءة القصيرة وبعد أزهار النبات الأب فى الخريف فإن عدد من الريزومات التى تنمو أفقياً تنشأ من قاعدة النبات وتنمو تحت سطح التربة مباشرة. تتعرض هذه النموات للشتاء البارد وفى الربيع ينتج منها نموات رأسية أى سيقان خضرية عادية وهذه تنمو عادية فى وجود الصيف ثم تتعرض للنهار القصير فى الخريف ويحدث الأزهار لهذه النموات والسيقان . وفى حالة نمو هذا النبات فى الصوبة وحيث توجد تدفئة صناعية أثناء الشتاء فلا تتعرض النموات للبرد القارص وتنمو عاديا فى الصيف ولكنها لا تزهر فى الخريف. أى درجة حرارة الشتاء عامل هام ومحدد فى الأزهار فى هذه الحالة. يسمى أيضا تعريض هذه السيقان لدرجة حرارة منخفضة أثناء الشتاء لتشجيع الأزهار بالارتباع vernalization . ولذلك فإن النموات الجديدة فى هذا النبات لابد أن تتعرض للشتاء القارص البرودة لكى تزهر فى الخريف التالى. يجب أن يتجدد التعريض سنويا لكى يحدث الأزهار سنويا.

عكس الارتباع Devernalization :

يمكن عكس حالة الارتباع فى الحبوب وذلك بتعريضها إلى درجة حرارة ٢٥ - ٤٠م لمدة أربعة أيام ونتيجة لهذه المعاملة فإن كمية الأزهار تقل وتسمى عكس الارتباع.

ولكن وجد أنه بزيادة الفترة التى تتعرض لها الحبوب لدرجة حرارة منخفضة فإنه يصعب عمل عكس الارتباع devernalization حتى درجة معينة وفترة معينة لا يمكن اطلاقا عمل عكس الارتباع، أى لا تستجيب النباتات والحبوب لذلك وتظهر حالة الارتباع. رفى حالة عكس الارتباع فإنه يمكن عمل ارتباع مرة أخرى بتعريض الحبوب لدرجة حرارة منخفضة مرة أخرى أى أنه يمكن عكل ارتباع وعكس ارتباع وهكذا وذلك بالتعريض لدرجة حرارة منخفضة أو عالية على التوالى.

تنشيط الأزهار فى حالة الارتباع :

يمكن تنشيط عملية الأزهار فى حالة النباتات المعرضة للارتباع وفيما يلى بعض الأمثلة على ذلك::

١- يمكن نقل تنشيط الارتباع بواسطة التطعيم فى نبات السكران فقد وجد أن نقل ورقة من نبات به ارتباع vernalized لصنف ذو حولين إلى أصل من نفس النبات ولكنه غير مرتبع unvernalized فوجد أن الأخير يزهر دون احتياج إلى درجة حرارة منخفضة.

٢- وجد أن نقل ورقة من النباتات الأتية وتطعيمها على نباتات ذات حولين من نبات السكران الغير معرض لدرجة الحرارة المنخفضة فإنه يزهر .

أ- ورق من نفس النبات ولكنه سلالة حولية - حيث أن السلالة الحولية لا تحتاج إلى إرتباع.

ب - ورقة من نبات البيتونيا *Petunia hybrida* وهو نبات حولى ذو نهار طويل.

جـ - ورقة دخان من الأصناف العادية أى المحايدة للفترة الضوئية.

د - نبات الدخان من صنف Maryland Mammoth معرضة لنهار طويل أو نهار قصير.

ومن ذلك استنتج أن منشط الأزهار ينتقل بين النباتات التى لا تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة إلى النباتات التى تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة ويحدث أيضاً ذلك حتى بين الأجناس المختلفة من النباتات.

أمكن الحصول على نفس النتائج السابقة فى نباتات الكرنب والبنجر والجزر ثنائية الحولين.

ونتيجة لذلك فقد اقترح كل من Melchers و Lang أن هذا المنشط للأزهار الذى ينتج نتيجة للارتباع فى النباتات ذات الحولين يسمى vernalin .

٣- وجد أنه عند تكرار نفس التجارب الموجودة فى رقم ٢ على نبات نهار قصير مثل الكريزانثيمم وذلك بنقل ورقة من نبات vernalized إلى نبات unvernalized يجعله لا يزهر ولذلك فإن المنشط الزهرى لا ينتقل فى هذه الحالة. وجد أن تعريض جزء من قمة النبات لدرجة حرارة منخفضة فإن هذا الفرع الناتج عن القمة يزهر فقط أما بقية براعم الفروع الأخرى الناتجة من الأجزاء الغير معرضة لدرجة حرارة منخفضة فإنها لا تزهر.

ووجد أن تطعيم قمة غير مرتبعة من نبات الفجل على قمة مرتبعة لم يتكون إزهار.

ومن هذه التجارب يعتقد أن حالة الارتباع فى هذه النباتات تنتقل عن طريق إنقسام الخلايا.

٤- بالرغم من التجارب السابقة والتى تثبت حدوث تكون هورمون vernalin فإنه حتى الآن مشكوك فى وجود هذا الهورمون ولا يوجد تجارب قاطعة تدل على وجوده.

مكان الارتباع :

التجارب التى أجريت على مختلف النباتات المحتاجة إلى البرودة والتى تضمنت السكران قد أوضحت بقوة أن مكان الارتباع هو مناطق النمو . وقد ظهر هذا بتجارب الحرارة المنخفضة على أماكن أجزاء النبات المختلفة فى الكرفس والبنجر والأراوله (الكريزانثيم) *Chrysanthemum*. أوضح ميلشرز Melchers نتيجة لتجاربه على تطعيم سلالات السكران الحولية وذات الحولين أن قمة الساق هى جزء النبات المستجيب بصفة أساسية للمعاملة بالبرودة. يبدو أن قمة الساق stemapex هى المكان المُدرك للارتباع، حيث ينتقل المحفز stimulus. إلى الأجزاء الأخرى من النبات. وجد شواب Schwabe فى الكريزانثيم أن حفظ القمة تحت ظروف الحرارة المرتفعة وباقى النبات إلى البرودة فإن النتيجة هى عدم التزهير ولابد أن نتذكر وندرك مدة المعاملة بالبرودة وعمر الورقة حيث أنهما هامين فى الاستجابة للتزهير

obeikandl.com