تثبيت و اختزال ثاني أكسيد الكربون

يتبع إنتاج ال ATP و NADPH من التفاعلات الكيموضوئية تثبيت CO_2 و اختزاله إلى الكربوهيدرات.

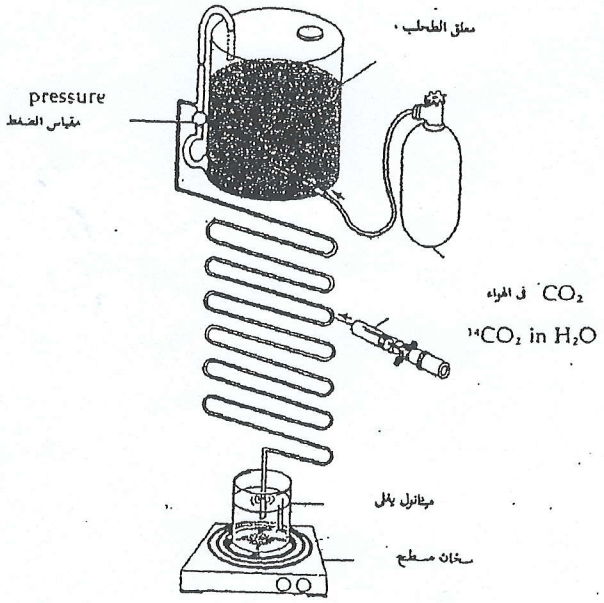
تسلسل تكوين المنتجات

لقد حل الباحثون أكثر من مشكلة فقد أوجدوا طريقة تسمح بتعريض الطحلب ل $^{14}CO_2$ المشع لفترة وجيزة جدا و ذلك للتحقق من المركبات الموسومة في أولى خطوات تمثيل $^{14}CO_2$ ، و لقد و جد الباحثون حلا بسيطا و ذكيا لهذه المشكلة فقد وضع معلق الطحلب (الكلوريلا مثلا) في وعاء شفاف و سمح لها أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي تحت ظروف ثابتة من الحرارة و الضوء، و دفع غاز CO_2 على هيئة فقاعات في هذا الوعاء تحت الظروف المثالية لكل من الحرارة و الضوء، و بذلك نصل إلى حالة من الثبات لتمثيل CO_2 . بعد ذلك تمرر خلايا الطحلب خلال أنبوبة شفافة ضيقة إلى كأس به مثانول يغلي و بذلك ينتهي كل النشاط الأيضي.

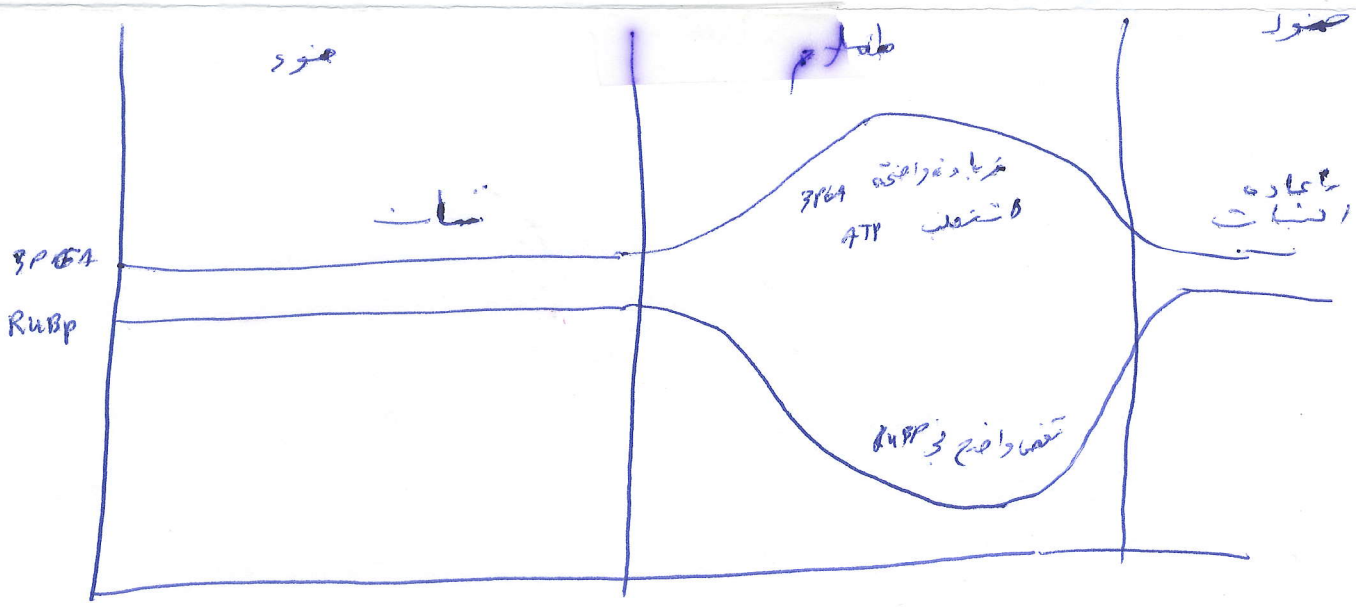
و حسبت قيمة الوقت اللازم لعبور معلق الطحلب في الأنبوبة لذا حقن $^{14}CO_2$ في الأنبوبة في أماكن معلومة. فان وقت تعريض الطحلب للكربون المشع يمكن حسابه، و يختلف وقت التعريض من دقيقة حتى 5 ثانية، و بعد قتل الطحلب في المستخلص الكحولي. يؤخذ لتحليله.

و لقد وجد أن اندماج الكربون المشع يكون ذا علاقة خطية مع مدة التعريض لغاز $^{14}CO_2$ مما يدل على حدوث حالة من الثبات أو الاستقرار لعملية التمثيل الضوئي و الشكل ( ) يوضح مخططا يمثل الجهاز الذي استعمله كالفن و مساعدوه.

و لقد اتضح أنه اذا تعرض الطحلب لمدة 05 ثواني لغاز $^{14}CO_2$ فان أغلب الكربون المشع وجد في حمض 3-فوسفوجليسريك 3PGA و هو مركب ثلاثي الكربون، زد على ذلك فقد تركز أغلب الكربن المشع في مجموعة الكربوكسيل لهذا الحمض. أما اذا طالت مدة التعريض من 30 الى 90 ثانية فان أغلب الكربون المشع وجد في فوسفات الهكسوز و كذلك في 3PGA، و حيث أن ذرتي الكربون الثالثة و الرابعة لفوسفات الهكسوز تحتوي على النشاط الاشعاعي، فمن المنطقي و المعقول أن نرجح أن هذا النشاط الاشعاعي نشأ من حمض 3- فوسفوجليسريك عن طريق 3-فوسفوجليسرالدهيد الذي يمكن أن يتكون منه فركتوز 1-6 ثنائي الفوسفات و جلوكوز 1-فوسفات و يتكون النشاء و السكروز من جلوكوز 1-فوسفاتبطريقة مباشرة . و المرافق المختزل NADPH هو العامل المختزل أي الذي يقوم باختزال من حمض 3- فوسفوجليسريك إلى 3-فوسفوجليسرالدهيد في عملية التمثيل الضوئي.



شكل ١٤ – ٢ : نظام تدفق الطحلب لتعريضه لوقت قصير لغاز ($^{14}CO_2$)


ظلام
نهار
3PGA
RuBp
زيادة 3PGA واستهلاك ATP
انخفاض في RuBP

المستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون

مـــا هـــو المركـــب الذي يعمل كمستقبل أولي لجزيء CO_2 ؟ و لقد تحصل كالفن و بنسون على دلائـــل تشـــير الـــى أن المســـتقبل الأولي ل CO_2 هو مركب خماسي الكربون و هو سكر ريبولوز-1-5-ثنائي الفوســـفات (Ru BP) و مـــن الثابت الآن علميا أن سكر (Ru BP) تحدث له عملية كربكسلة Carboxylation ثم ينشـــق انزيمـــيا ليعطـــي جزيئين من PGA ، و الأنزيم الذي يحفز هذا التفاعل هو انزيم ribulose biphosphate carboxylase و هو انزيم واسع الانتشار في الأنسجة النباتية التي تحدث بها عملية التمثيل الضوئي.

و جـــاء الدليل القوي على أن سكر (RuBP) هو المستقبل الأول ل CO_2 من دراسة توزيع الكربون المشع تحـــت ظـــروف الظلام و الضوء. فالتغير من الضوء الى الظلام يعطي تغيرات معنوية في تركيز كل من حمض 3PGA و ســـكر (RuBP) ، و تحدث زيادة واضحة في كمية 3PGA و نقص واضح في كمية سكر (RuBP) و الشـــكل ( ) يوضـــح هذه العلاقة ، ففي ظروف الاضاءة تحدث حالة الثبات أو الاستقرار أي أن كلا من حمض 3PGA و ســـكر (RuBP) يـــتكونان و يتحطمان باستمرار و عند قطع الضوء يترتب على ذلك زيادة واضحة في كمـــية حمض 3PGA و يدل ذلك على أن كربكسلة هذا الحمض لا تتطلب كلا من (NADPH, ATP) المتكونين فـــي الـــتفاعلات الضـــوء كيميائية، و لكن هذا التفاعل الذي يحول حمض 3PGA الى 3PGAld يعتمد اعتمادا كليا علـــى كـــل مـــن (NADPH, ATP) و حيث أن هذين المركبين يوجدان بتركيزات صغيرة جدا للغاية، فاننا نعتقد أنهما يستعملان بسرعة كبيرة عندما ينطفيء الضوء. لذلك يستمر تكوين 3PGA حتى يستعمل مستقبل ثاني أكسيد الكـــربون أي ســـكر (RuBP) ، و علـــى أي الحـــالات فان التفاعل الذي يستخدم 3PGA يتوقف حالا بمجرد قطع الضـــوء، و بـــزيادة كمية حمض 3PGA يحدث نقص سريع في سكر (RuBP) مما يدل على أن هذا السكر هو المستقبل الأول لجزيئات غاز CO_2 .

طريق أو مسلك كالفن و بنسون Calvin-Benson Pathway

أثناء تقدير التركيزات النسبية للنشاط الاشعاعي للكربون في الهكسوزات Hexoses ، البنتوزات Pentoses و الهبتولوزات Heptuloses و التي ينتجها الطحلب تحت الظروف المختلفة من الاضاءة استطاع كالفن و مساعدوه أن يخططوا المسلك الأيضي لتمثيل ثاني أكسيد الكربون، و الذي يعرف بدورة كالفن و بنسون (لاحظ الشكل) و كما هو واضح في الشكل فان جزيئا من سكر الريبولوز 5،1 ثنائي الفوسفات سيثبت جزيئا من واحدا من غاز CO_2 مع اضافة الماء و ينتج عن ذلك تكوين جزيئين من 3PGA ، و ينتج عن تحويل جزيئين من 3PGA الى جزيئين من 1,3PGA استهلاك جزيئين من ATP يأتيان من تفاعلات الضوء، و يحتاج كذلك تحويل سكر الريبولوز 5-فوسفات الى سكر ريبولوز 1،5-ثنائي الفوسفات الى جزيء آخر من ATP يأتي من التفاعلات الضوئية أيضا.

و يتحول جزيئي حمض 3،1- ثنائي فوسفو جليسريك الي جزيئين من 3-فوسفو جليسرالدهيد، و يحتاج هذا التفاعل الى جزيئين من NADPH تنتج من التفاعلات الكيموضوئية، وهكذا فان كل جزيء من CO_2 يثبت و يختزل في عملية التمثيل الضوئي يلزمه ثلاث جزيئات من ATP و جزيئين من NADPH يأتون من التفاعلات الكيموضوئية.

و يحتل مركب 3-PGald مركزا محوريا في الدورة، و قد ينتقل هذا المركب خارج البلاستيدات الخضراء و يتحول الى هكسوزات التي تتضمن و تعطي الجلوكوز، السكروز، و كربوهيدرات الجدار الخلوي، و ربما يتحول الى نشاء داخل البلاستيدات الخضراء عن طريق فوسفات الهكسوز أو ربما يتحول 3-PGald الى الحوض الأيضي (التجمعات الأيضية Metabolic pool).

و حسابيا فان كل ست جزيئات تنتج من 3-PGald تستهلك تسعة جزيئات من ATP و ست جزيئات من NADPH و يثبت ثلاث جزيئات من CO_2 و يدخل جزيء واحد من 3-PGald من الستة الى الحوض الأيضي كناتج صاف و كخام للنظم الأيضية المختلفة، أما الخمسة المتبقية فيحدث لها تحولات داخلية منتجة بذلك سكريات مفسفرة مختلفة تلزم لتخليق ثلاث جزيئات من سكر الريبولوز 5-فوسفات و هذا السكر يتفاعل مع ATP ليعطي سكر الريبولوز 5،1- ثنائي الفوسفات و هو الذي يستقبل جزيء CO_2 لتبدأ الدورة من جديد.

و ظل الاعتقاد لفترة من الزمن أن دورة كالفن و بنسون هي الدورة الأساسية الوحيدة التي تثبت بها النباتات غاز CO_2 . لذا تسمى النباتات التي تستخدم سكر RuBP كمستقبل أول ل CO_2 و تعطي مركبا ثلاثي الكربون (3PGA) بنباتات C_3 Plants C_3 ، ولكن كما سنوضح لاحقا، توجد العديد من النباتات تثبت الكربون بطريقة أخرى.

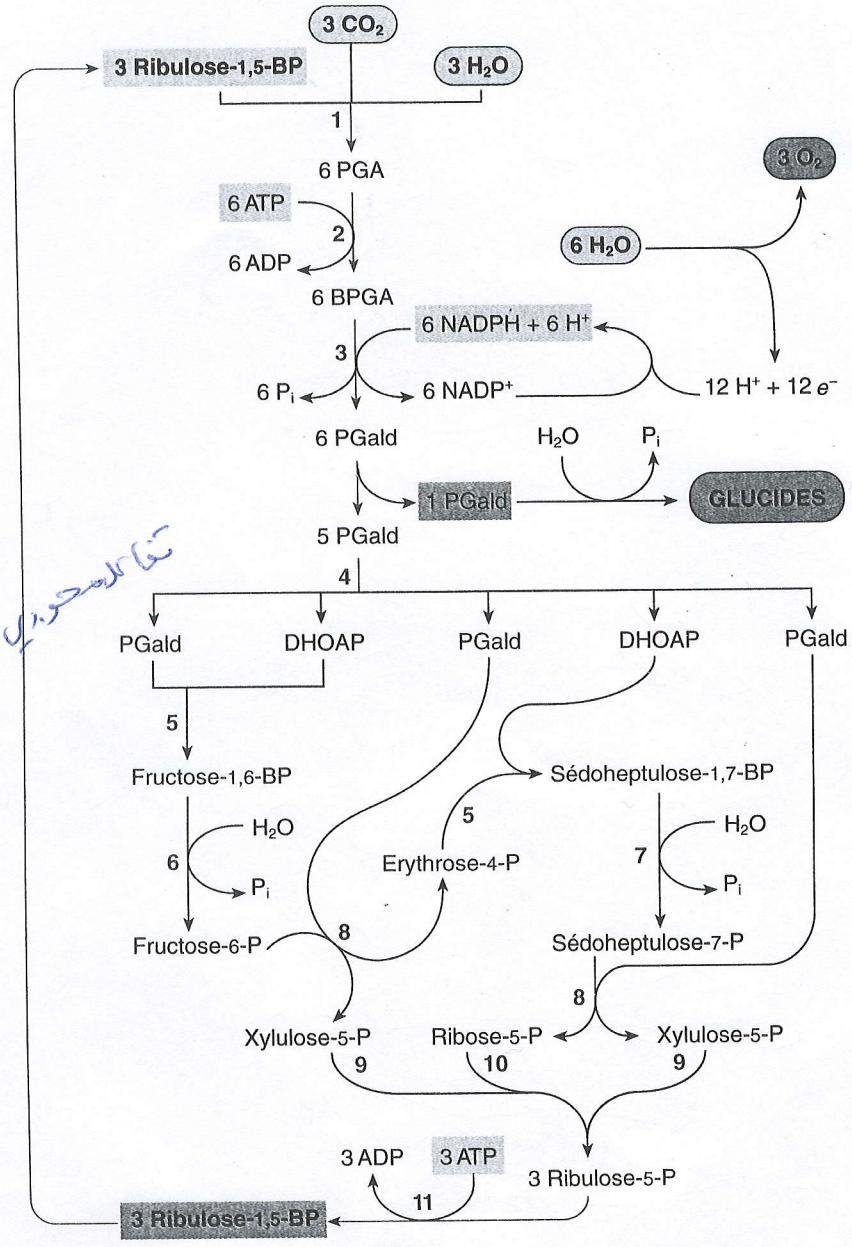


Figure 12-3. Fixation du CO_2 dans la photosynthèse et Cycle de Calvin.
Enzymes impliquées : *1,* ribulose bisphosphate carboxylase/oxygénase (rubisco) ; *2,* phosphoglycérate kinase ; *3,* glycéraldéhyde phosphate déshydrogénase ; *4,* triose-phosphate isomérase ; *5,* transaldolase ; *6,* fructose-1,6-bisphosphatase ; *7,* sédoheptulose-1,7-bisphosphatase ; *8,* transcétolase ; *9,* épimérase ; *10,* isomérase ; *11,* ribulose-5-phosphate kinase.

نباتات C_4 Plants C_4 و تثبيت ثاني أكسيد الكربون (طريق و مسلك هاتش و سلاك)

في بعض النباتات خصوصا الاستوائية، يتركز أغلب الكربون المشع، بعد التعريض لفترة وجيزة لغاز CO_2 ، في حمض الماليك و حمض الأسبرتيك. كذلك توجد كميات صغيرة من الكربون المشع في حمض 3PGA مما يدل على أن هذا الحمض لا يشكل المركب الأول المبدئ لتثبيت CO_2 . هذا بالاضافة الى انزيم Ribulose Biphosphate Carboxylase لا يكون موجودا في هذه النباتات و كما هو معروف هو المسئول عن كربكسلة سكر RuBP و نكرر أن هذا الانزيم لا نشاط له في أنسجة الميزوفيل لأوراق هذه النباتات لكن وجود الانزيم الذي يحفز تكوين فوسفواينول حمض البيروفيك Phospho Enolpyruvic acid (PEP) من حمض البيروفيك و جزيء ATP و هو انزيم Pyrovate Phosphate Kinase و لقد وجد هذا الانزيم بكميات وافرة في هذه النباتات. و ترجع أهمية هذا الانزيم الى أنه يسبب تراكم PEP و الذي تحدث كربكسلته ليعطي حمض الأوكسالو خليك Oxaloacetic acid .

و أولى خطوات هذه الدورة بدأها كل من كورتشاك و هارت، و بار و لقد أقامو الدليل على أن نباتات قصب السكر تثبت CO_2 في أحماض الأسبرتيك و الماليك. ثم أكمل الأبحاث كل من هاتش و سلاك ، و أهم ما توصلا اليه أنهما أوضحا عدم استقرار أو ثبات حمض الأكسالوخليك الموسوم و هو أول ناتج لعملية كربكسلة PEP، بعد ذلك اقترح هذان العالمان مسارا جديدا لتثبيت CO_2 عن طريق كربكسلة PEP ، و بما أن المنتجات عبارة عن مركبات رباعية الكربون و هي حمض الأكسالوخليك، حمض الأسبرتيك و حمض الماليك، لذا تسمى هذه النباتات التي تحدث بها هذه الطريقة من تثبت CO_2) بنباتات C_4 Plants C_4 لاحظ الشكل ( ).

الأيض الحمضي للنباتات العصارية المتشحمة (الأيض الحمضي التشحمي) Crassulacean Acid Metabolism CAM

بعض النباتات مثل الصبار و التي تنمو في البيئة الحمضية تكون سيقانها لحمية و يكون معدل النتح من الأوراق منخفضا. لذا تسمى بالنباتات العصارية Succulents، و كثير من هذه النباتات العصارية تكون نباتات C_4 و التي تثبت CO_2 في حمض الماليك.

و من الجدير بالذكر أن العلماء عرفوا قبل اكتشاف أيض C_4 في نبات قصب السكر ، أن النباتات العصارية من عائلة Rassulaceae أثناء تثبيتها لغاز CO_2 تتكون حموضة أو بعبارة أخرى يرافق التمثيل الضوئي تكوين حموضة أي تكوين أحماض رباعية الكربون، و من ثم سميت العملية (الأيض الحمضي للنباتات العصارية المتشحمة Crassulacean Acid Metabolism . و بخلاف نباتات C_4 الأخرى فان النباتات العصارية المتشحمة تثبت CO_2 أثناء الليل لأن ثغور هذه النباتات تكون مغلقة بالنهار و مفتوحة بالليل، و بسبب هذا العامل و ظروف الليل البيئية و ما تسببه من انخفاض في معدل النتح. فان هذه النباتات CAM لها المقدرة على العيش في الصحراء و المناطق القاحلة.