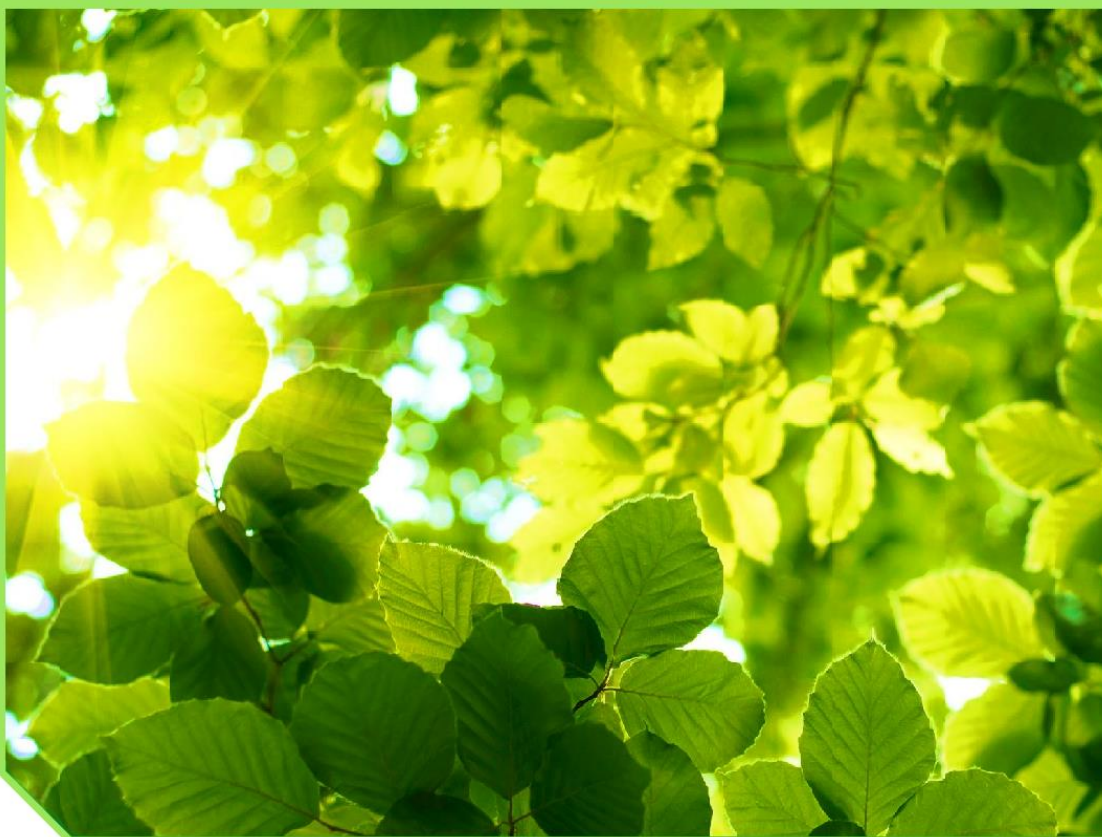




فصل ۶

از انرژی به ماده

در فرایند **فتوسنتز**، با استفاده از **انرژی نور**، مواد معدنی (آب و کربن دی‌اکسید) با هم ترکیب شده و **ماده آلی** (مانند قند) ساخته می‌شود. **دانستیم** انرژی مورد نیاز ما به صورت **ATP** برای انجام فعالیت‌های **حیاتی**، از مواد مغذی مانند **گلوکز** و در تنفس سلولی یا ترمیم تأمین می‌شود. اکنون پرسش این است که منشأ انرژی **ذخیره** شده در ترکیباتی مانند گلوکز چیست؟ معمولاً از نور نورشید چه فرایند یا فرایندهایی در دنیای حیات وجود دارد که با ساختن ماده آلی، انرژی را در آنها **ذخیره** می‌کند؟ **فتوسنتز** و **شیمیوسنتز** چه جاندارانی می‌توانند این فرایندها را انجام دهند و این جانداران چه **ویژگی‌هایی** دارند؟ گیاهان، جلبک‌ها، برخی از باکتری‌ها و ... با دارا بودن رنگیزه و انجام فتوسنتز می‌توانند از مواد معدنی مواد آلی بسازند.

می‌دانید گیاهان در فرایند فتوستنتز CO_2 و آب را با استفاده از انرژی نور خورشید به ماده آلی تبدیل و اکسیژن نیز تولید می‌کنند (واکنش ۱). بر این اساس می‌توان میزان یا شدت فتوستنتز را با تعیین میزان کربن دی‌اکسید مصرف شده و یا اکسیژن تولید شده، اندازه گرفت.



برای این که جاندار بتواند فتوستنتز انجام دهد، چه ویژگی‌هایی باید داشته باشد؟ یکی از این ویژگی‌ها داشتن مولکول‌های رنگیزه‌ای مانند کلروفیل‌ها است که بتوانند انرژی نور خورشید را جذب کنند. همچنین، باید سامانه‌ای مانند فتوسیستم‌ها برای تبدیل این انرژی نوری به انرژی شیمیایی وجود داشته باشد. انواعی از جانداران شامل بانداریان پروکاریوتی مانند برفی از باکتری‌ها و بانداریان یوکاریوتی شامل اغلب گیاهان و برفی از آغازیان از جمله جلبک‌های سبز، قرمز و قهوه‌ای و ... وجود دارند که فتوستنتز می‌کنند. در ادامه به بررسی این فرایند در گیاهان می‌پردازیم.

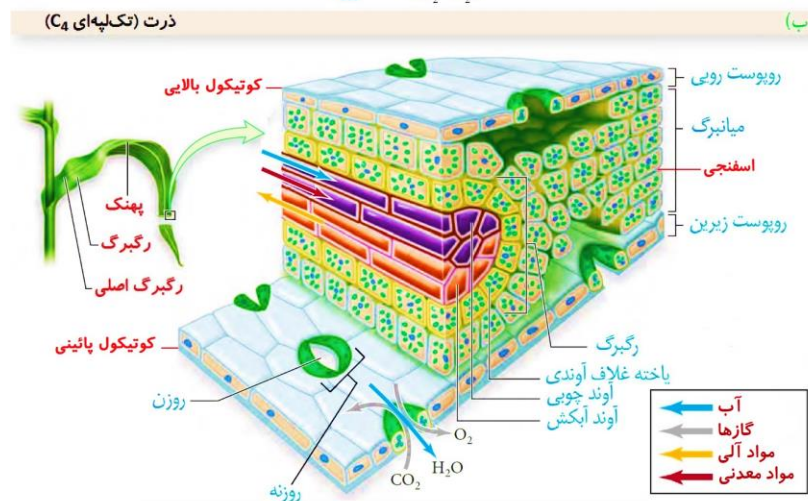
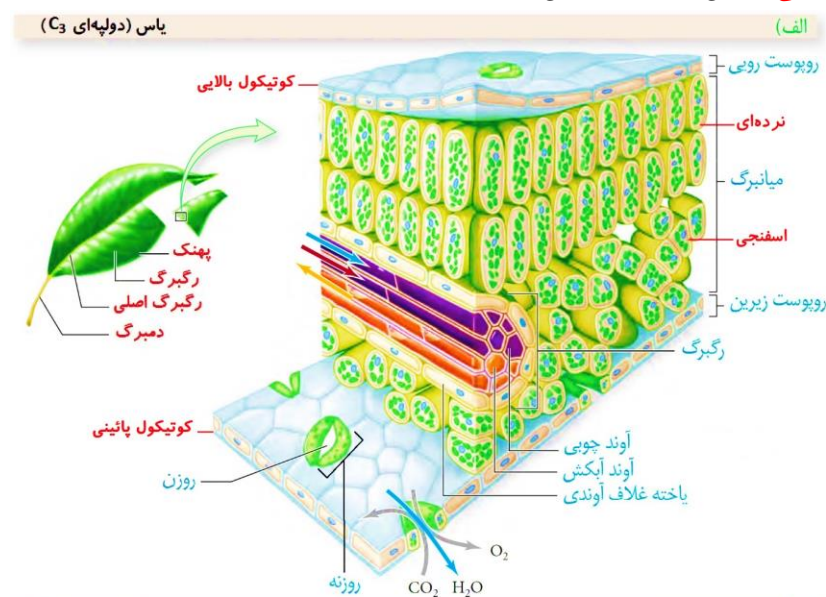
برگ ساختار تخصص یافته برای فتوستنتز

برگ که مناسب‌ترین ساختار برای فتوستنتز در اکثر گیاهان است تعداد فراوانی سبزیسه دارد.

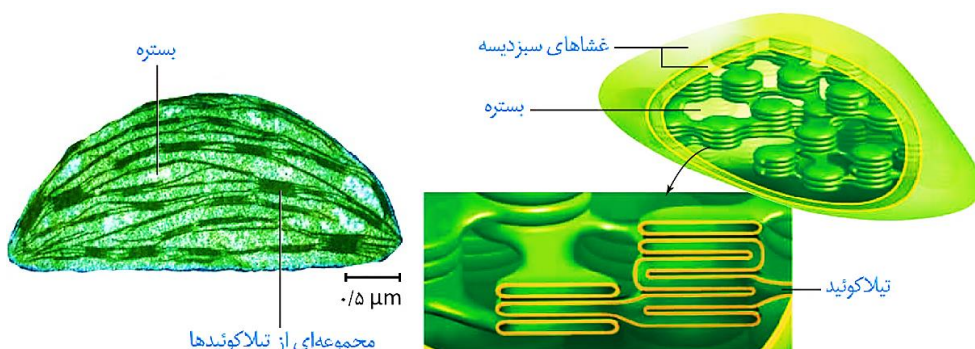
همان طور که می‌دانید، فتوستنتز در سبزیسه‌ها انجام می‌شود.

برگ گیاهان دولپه دارای پهنک و دم‌برگ است. پهنک شامل روپوست، میانبرگ و دسته‌های آوندی (رگبرگ) است. روپوست رویی و زیرین به ترتیب در سطح رویی و زیرین پهنک برگ قرار دارند.

میانبرگ شامل یاخته‌های پارانشیمی است. در شکل ۱- الف میانبرگ از یاخته‌های پارانشیمی نرده‌ای و اسفنجی تشکیل شده است. همان طور که در این شکل می‌بینید، یاخته‌های نرده‌ای بعد از روپوست رویی قرار دارند و به هم فشرده‌اند، در حالی که یاخته‌های اسفنجی به سمت روپوست زیرین قرار دارند و فاصله‌دار هستند. میانبرگ در بعضی گیاهان فقط از یاخته‌های اسفنجی تشکیل شده است (شکل ۱- ب).



- ۱) برای انجام عمل قوتوسنتز، وجود **کلروپلاست** ضروری نیست، در حالی‌که وجود **رنگیزه** (مثلاً کلروفیل) ضروری است.
- ۲) قوتوسنتز به وسیله **همه** بخش‌های سبز گیاه انجام می‌شود اما برگ **مناسب‌ترین** سافتار برای انجام این عمل است.
- ۳) علاوه بر برگ، بخش‌های سبز گیاه از جمله ساقه، کاسبرگ‌ها، میوه‌های نارس و ... هم قوتوسنتز انجام می‌دهند اما برگ **مناسب‌ترین** سافتار برای این عمل است.
- ۴) در برخی از گیاهان نظیر **کاکتوس** برگ‌ها تقلیل رفته و **فارمانند** شده‌اند، بنابراین **ساقه‌ها** در قوتوسنتز نقش دارند.
- ۵) هر سلول قوتوسنتز کننده در برگ دارای تعداد **زیادی** کلروپلاست است. در حالی‌که تعداد آنها در جلبک **اسپیروژیر** ممکن است **فقط** یک عدد در هر سلول باشد.
- ۶) علاوه بر سلول‌های پاراننشیم قوتوسنتز کننده، میانبرگ دارای سلول‌های **کلانشیم**، **غلاف آوندی**، **آوندها**، **فیبر** و ... است.
- ۷) پاراننشیم قوتوسنتز کننده از سلول‌های پاراننشیم **نرده‌ای** و **اسفنجی** تشکیل شده است.
- + سلول‌های نرده‌ای در **زیر** روپوست رویی قرار دارند و به هم **فشرده** هستند.
- + سلول‌های اسفنجی در **بالای** روپوست زیرین قرار دارند و **فاصله‌دار** هستند.
- ۸) در بعضی گیاهان مانند گیاهان تک‌لپه‌ای و C_4 ، میانبرگ **فاقد** سلول‌های نرده‌ای بوده و **فقط** از سلول‌های اسفنجی تشکیل شده است.
- ۹) در گیاهان C_3 سلول‌های غلاف آوندی به وسیله سلول‌های میانبرگ به طور **کامل** احاطه شده و **غفه** شده‌اند!
- + این امر برای جلوگیری از ارتباط مستقیم این سلول‌ها با **اکسیژن** جو صورت گرفته است.
- + همان‌طور که بعداً خواهیم دید این امر در نوع قوتوسنتز آنها و کاهش تنفس نوری در این گیاهان بسیار **مؤثر** و **کارآمد** است.
- ۱۰) همان‌طور که در شکل هم مشاهده می‌شود، سلول‌های نگهبان **روزنه تنها** سلول‌های اپیدرمی قوتوسنتز کننده و دارای کلروپلاست هستند.
- + مواد قندی ساخته شده در سلول‌های نگهبان **روزنه به باز و بسته** شدن **روزنه‌ها کمک** می‌کند:
- x به هنگام **بسته شدن** روزنه می‌بایست فشار اسمزی این سلول‌ها **کاهش** یابد و این امر با تبدیل شدن قندهای ساده به **نشاسته** صورت می‌گیرد.
- همان‌طور که می‌دانیم **نشاسته** در آب **مطلوب نیست** و فشار اسمزی این سلول‌ها **پائین** می‌آید.
- در این هنگام **فروچ** یون‌های K^+ و Cl^- از سلول‌های نگهبان **روزنه و ورود** آنها به دیگر سلول‌های اپیدرمی نیز انجام می‌شود.
- هنگام بسته شدن روزنه‌ها **هورمون آبسپیزیک‌اسید** نیز در این امر نقش دارد.
- x به هنگام **باز شدن** روزنه می‌بایست فشار اسمزی این سلول‌ها **افزایش** یابد و این امر با تبدیل شدن قندهای ساده به **ساکارز** صورت می‌گیرد.
- همان‌طور که می‌دانیم **ساکارز** در آب **مطلوب است** و فشار اسمزی این سلول‌ها **بالا** می‌رود.
- در این هنگام **فروچ** یون‌های K^+ و Cl^- از دیگر سلول‌های اپیدرمی و **ورود** آنها به سلول‌های نگهبان **روزنه** نیز انجام می‌شود.
- ۱۱) بر اساس شکل کتاب، **رگبرگ** شامل **آوندهای پوبی** (غیر زنده)، **آوندهای آبکشی** (زنده و بدون هسته) و سلول‌های **غلاف آوندی** (زنده و هسته‌دار) است.
- ۱۲) بر اساس متن کتاب، **رگبرگ** معادل دسته‌های آوندی در نظر گرفته شده است! دسته آوندی در ساقه شامل **آوندهای پوبی**، **آبکشی** معصور در فیبر است!
- سبزدیسه:** سبزدیسه همانند راکیزه دارای غشای بیرونی با منشأ **یوکاریوتی** و غشای درونی با منشأ **پروکاریوتی** است که از هم فاصله دارند.
- فضای درون سبزدیسه **سه** بخش دارد: **فضای بین دو غشاء**، **فضای تیلاکوئیدی** و **بستره**
- + فضای تیلاکوئیدی از فضای بین دو غشاء منشأ می‌گیرد نه از بستره!
- + فضای درون غشای درونی با سامانه‌ای غشایی دیگری به نام **تیلاکوئید** به **دو** بخش تقسیم شده است.
- x **فضای درون تیلاکوئید:** تیلاکوئیدها ساختارهای غشایی و **کیسه مانند** و به هم متصل هستند (شکل ۲).
- به عبارت دیگر می‌توان گفت فضای درون همه تیلاکوئیدها یک فضای **یک پارچه** را تشکیل می‌دهد!
- x **بستره:** بستره دارای **دناى طلقوی**، **رنا** و **رنا ن** پروکاریوتی یا ریبوزوم **کوچک** و ساده است.
- بنابراین، سبزدیسه **مانند** راکیزه می‌تواند **بعضی** پروتئین‌های مورد نیاز خود را بسازد نه همه آنها را!
- سبزدیسه **نیز** می‌تواند به طور **مستقل** یا **همراه** با سلول تقسیم شود.



شکل ۲- ساختار سبزدیسه

الف) شکل ترسیمی

ب) تصویر گرفته شده با میکروسکوپ الکترونی

(۱) کلروپلاست به عنوان یکی از اندامک‌های همزیست، دو غشاء دارد:

+ غشای بیرونی صاف با منشاء یوکاریوتی

+ غشای درونی هم طبق شکل کتاب، صاف! با منشاء پروکاریوتی

x غشاهای تیلاکوئیدی از غشای درونی با منشاء پروکاریوتی به وجود آمده و ساختارهای کیسه مانند‌ی به نام تیلاکوئید در درون بستره به وجود می‌آورند.

(۲) درون بستره کلروپلاست، ساختارهایی کیسه مانند به نام تیلاکوئید وجود دارد.

+ تیلاکوئیدها ساختارهای غشایی از جنس فسفولیپید و پروتئین و به صورت کیسه مانند و به هم متصل هستند.

x به عبارت دیگر فضای درون همه تیلاکوئیدها یک فضای یک پارچه را تشکیل می‌دهد!

(۳) به واسطه وجود تیلاکوئیدها، فضای دیگری هم در درون تیلاکوئیدها وجود دارد که در قنوسنتز باعث ایجاد شیب پروتون می‌شوند.

(۴) به واسطه وجود غشاها، فضای داخلی کلروپلاست به سه بخش تقسیم می‌شود:

+ بخش داخلی که استروما یا بستره نامیده می‌شود.

+ بخش خارجی که فضای بین دو غشاء نامیده می‌شود.

+ فضای تیلاکوئیدی که در درون تیلاکوئیدها قرار دارد. این فضا از فضای بین دو غشاء منشاء می‌گیرد نه از بستره!

(۵) کلروپلاست‌ها ویژگی‌هایی به صورت زیر دارند:

+ دارای DNA ملقوی و مستقل از هسته و ژن‌های مورد نیاز برای ساخته شدن تعدادی از پروتئین‌های مورد نیاز در قنوسنتز هستند.

+ ریبوزوم موجود در بستره آنها بر خلاف بقیه ریبوزوم‌های موجود در سیتوپلاسم از نوع پروکاریوتی یعنی ساده و کوچک هستند.

+ پس از رونویسی ژن‌های موجود در بستره به وسیله RNA پلی‌مراز پروکاریوتی، پروتئین‌سازی مستقل در آنها انجام می‌شود.

+ کلروپلاست‌ها همراه با سلول مثلاً در مرحله G_۲ چرخه سلولی و نیز مستقل از آن یعنی در مرحله G_۱ چرخه سلولی تقسیم می‌شوند.

x مستقل بودن تقسیم کلروپلاست از تقسیم سلول باعث می‌شود، هر سلول بتواند در صورت نیاز، تعداد زیادی کلروپلاست داشته باشد.

+ کلروپلاست‌ها برای انجام نقش خود در قنوسنتز به پروتئین‌هایی وابسته هستند که ژن‌های آنها در هسته ساخته می‌شوند.

+ ژن‌های مسئول تولید پروتئین‌های شرکت کننده در قنوسنتز بر روی دو نوع مولکول DNA واقع شده‌اند:

x روی مولکول‌های DNA قطبی (شامل دو نسخه!) که به وسیله ریبوزوم‌های آزاد در سیتوپلاسم (بزرگ و پیچیده) ساخته می‌شوند.

x روی مولکول‌های DNA ملقوی (شامل چندین نسخه!) که به وسیله ریبوزوم‌های موجود در بستره (کوچک و ساده) ساخته می‌شوند.

(۶) بدیهی است، این ژن‌ها به ترتیب به وسیله RNA پلی‌مراز نوع II و RNA پلی‌مراز نوع پروکاریوتی رونویسی می‌شوند.

فعالیت ۱ طراحی آزمایش

سبزینه همان‌طور که از نامش پیداست، به رنگ سبز دیده می‌شود. با توجه به آنچه در سال گذشته درباره بینایی آموختید، توضیح دهید این رنگیزه چرا به رنگ سبز دیده می‌شود؟ زیرا تمام نورها را جذب نموده و فقط نور سبز را منعکس می‌کند!

رنگیزه‌های فتوسنتزی در لایه‌ای فسفولیپیدی غشای تیلاکوئید قرار دارند. افزون بر سبزینه که بیشترین رنگیزه در سبزیس‌هاست، کاروتنوئیدهای مانند کاروتن نیز در غشای تیلاکوئید وجود دارند. وجود رنگیزه‌های متفاوت، کارایی گیاه را در استفاده از طول موج‌های متفاوت نور افزایش می‌دهد.

+ بیشترین جذب در گیاهان سبزینه‌های a و b وجود دارند. بیشترین جذب هر دو نوع سبزینه به صورت دو قله (بر روی محور عمودی) در محدوده‌های

۴۰۰ تا ۵۰۰ نانومتر (بنفش - آبی) و ۶۰۰ تا ۷۰۰ نانومتر (نارنجی - قرمز) است.

x در محدوده بنفش - آبی کلروفیل b و در محدوده نارنجی - قرمز کلروفیل a بیشترین جذب

نور را خواهند داشت!

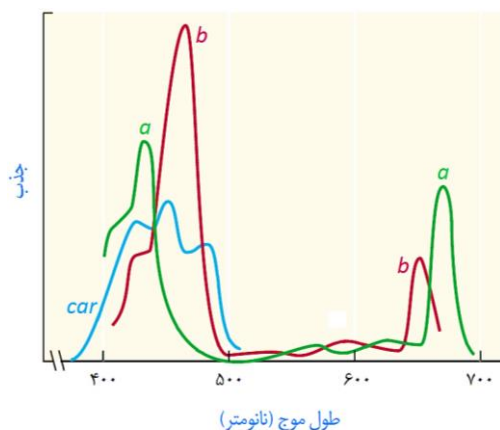
+ حداکثر جذب: گرچه حداکثر جذب آنها در هر یک از این محدوده‌های بنفش - آبی و نارنجی

- قرمز به صورت فقط یک نقطه! (بر روی محور افقی) با هم فرق می‌کند.

کاروتنوئیدها به رنگ‌های زرد (گزانتوفیل)، نارنجی (کاروتن) و قرمز (لیکوپن) دیده می‌شوند و

بیشترین جذب آنها به صورت نقاط (بر روی محور عمودی) در بخش آبی و سبز نور مرئی است

(شکل ۳).



شکل ۳- طیف جذبی رنگیزه‌های فتوسنتزی در PSII. سبزینه a (سبز)، سبزینه b (قرمز) و کاروتنوئیدها (آبی)

(۱) مولکول‌های کلروفیل در همه طیف مرئی دارای جذب هستند حتی در محدوده سبز - زرد!

(۲) کاروتنوئیدها در نورهای زرد، نارنجی و قرمز جذب ندارند! اما در بخش فرابنفش! دارای مقدار کمی جذب هستند.

(۱) کرچه در زبان انگلیسی **رنگدانه** و **رنگیزه** به یک صورت یعنی **Pigment** آورده شده است. هر چند در کتاب درسی **تفاوت‌هایی** بین این دو وجود دارد.
(۲) به طور کلی **ترکیبات رنگی** موجود در سلول‌ها را به سه گروه تقسیم می‌کنیم:

رنگیزه‌ها

- + این مواد **مقداری** از نور دریافت شده را **جذب** و **مقداری** از آن را **منعکس** می‌کنند به همین خاطر اغلب به رنگ‌های **متنلف** دیده می‌شوند.
- + رنگیزه‌ها مقداری از انرژی نور دریافت شده را صرف **ایجاد پیام عصبی** و یا بروز پدیده **برانگیختگی** می‌کنند.
- x رنگیزه‌های موجود در **مفروطها** و **استوانه‌ها** با برخورد نور، **تجزیه** شده و واکنش‌هایی را به راه می‌اندازد که به **ایجاد پیام عصبی** منجر می‌شود.
- x رنگیزه‌های موجود در **غشاهای تیلکوئیدی** (کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها) با جذب نور دچار **برانگیختگی** شده و **زنجیره انتقال الکترون** را به راه می‌اندازند.

رنگ‌دانه‌ها

- + این مواد تقریباً **همه** نور دریافت شده را **جذب** و مقدار **خیلی کمی** از آن را **منعکس** می‌کنند به همین خاطر اغلب به رنگ **سیاه** دیده می‌شوند.
- + به دلیل **تیره بودن** رنگ بسیاری از رنگدانه‌ها، این مواد **مانع** از عبور نور از سلول‌های ناوی خود می‌شوند.
- x **ملانین** موجود در درون یا لایه‌های سلول‌های پوست و مو و هم‌چنین عنبیه، شبکیه و مشیمیه چشم **مانع** از عبور کامل نور از این بخش‌ها می‌شود.
- x **میوگلوبین** موجود در سیتوپلاسم سلول‌های ماهیچه اسکلتی انسان و سایر جانوران می‌تواند مقداری اکسیژن را در خود **ذخیره** کند.

آنتوسیانین‌ها

- + این مواد **همانند** رنگیزه‌ها **مقداری** از نور دریافت شده را **جذب** و **مقداری** از آن را **منعکس** می‌کنند به همین خاطر اغلب به رنگ‌های **متنلف** دیده می‌شوند.
- + آنتوسیانین‌ها برخلاف رنگیزه‌ها پس از تأثیر نور دچار **برانگیختگی نمی‌شوند**. نقش اصلی آنها در **کلیبرگ‌ها** جلب **نشرات کرده‌افشان** است.
- + این مواد به دلیل **مطلوب بودن در آب** در واکوئول‌های کلیبرگ‌ها، ریشه پخندر قرمز، برگ‌های کلم بنفش و میوه‌هایی مانند پرتقال توسرغ وجود دارند.
- + نکته جالب توجه این است که رنگ یک نوع آنتوسیانین در pHهای متنلف **تغییر** کرده و به صورت **آبی، صورتی، قرمز** و ... مشاهده می‌شود.

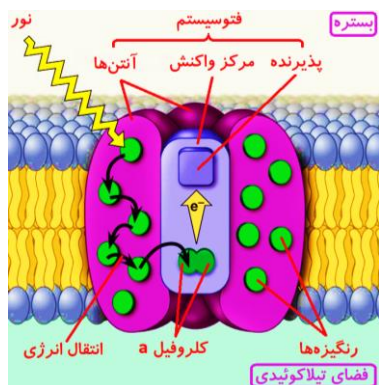
نکاتی در مورد رنگیزه‌های فتوسنتزی

- (۱) همه رنگیزه‌های فتوسنتزی به دلیل **آب‌گریز بودن** و **مطلوب بودن در چربی**، در **لايه‌های** مولکول‌های فسفولیپید و در غشای تیلکوئیدها قرار دارند.
- + در باکتری‌های فتوسنتزکننده، به علت **فقدان** کلروپلاست و غشای تیلکوئیدی، رنگیزه‌ها در لایه‌های مولکول‌های فسفولیپید و در **غشای سلولی** قرار دارند.
- + علاوه بر کلروفیل که بیشترین رنگیزه در کلروپلاست‌هاست، **کاروتنوئیدها** (شامل کاروتن و ...) نیز در لایه‌های فسفولیپیدهای **غشای تیلکوئید** وجود دارند.
- + وجود رنگیزه‌های متفاوت، **کار آبی** گیاه را در استفاده از طول موج‌های متنلف نور **افزایش** می‌دهد.
- (۲) در **چهار** گروه اصلی گیاهان یعنی **فرمها**، **سرئس‌ها**، **بازدانگان** و **نهاندانگان**، هر **دو** نوع کلروفیل‌های **a** و **b** وجود دارند.

فتوسیستم: سامانه تبدیل انرژی

- + **تعریف فتوسیستم** در **لايه‌های** مولکول‌های فسفولیپید واقع در غشاهای تیلکوئیدی، رنگیزه‌های فتوسنتزی **همراه** با **انواعی** از پروتئین‌ها در **سامانه‌هایی** به نام **فتوسیستم‌های ۱ و ۲** قرار دارند.
- + **ایزای فتوسیستم** هر فتوسیستم شامل (۱) **آنتن‌های گیرنده نور** و (۲) **یک مرکز واکنش** است.
- x هر آنتن که از **رنگیزه‌های متفاوت** (شامل کلروفیل‌های **a** و **b** و انواع کاروتنوئیدها) و **انواعی پروتئین** ساخته شده است، انرژی نور را می‌گیرد و این انرژی را از طریق پدیده **رزونانس**! به مرکز واکنش منتقل می‌کند.
- x مرکز واکنش، شامل مولکول‌های کلروفیل **a** (یک **بفت** مولکول) است که در **بستری پروتئینی** قرار دارند.
- **حداکثر جذب** سبزینه **a** در مرکز واکنش فتوسیستم **۱** به صورت یک نقطه (بر روی محور افقی!)، در طول موج **۷۰۰** نانومتر است.
- * بر همین اساس، به این مولکول سبزینه **a** در فتوسیستم **۱**، **P۷۰۰** یا رنگیزه **۷۰۰** یا **Pigment 700** می‌گویند.
- **حداکثر جذب** آن در فتوسیستم **۲** به صورت یک نقطه (بر روی محور افقی!)، در طول موج **۶۸۰** نانومتر است.
- * به این مولکول کلروفیل **a** واقع در فتوسیستم **۲**، **P۶۸۰** یا رنگیزه **۶۸۰** یا **Pigment 680** می‌گویند.
- نکته مهم: کلروفیل‌های **a** واقع در مرکز واکنش فتوسیستم‌ها **حداکثر جذب نوری متفاوت** از کلروفیل‌های استخراج شده در **نمودار ۳** دارند!
- + ارتباط فتوسیستم‌ها: فتوسیستم‌ها در لایه‌های مولکول‌های فسفولیپید واقع در غشای تیلکوئید قرار دارند و با **مولکول‌هایی** (نه پروتئین‌هایی!) به نام **ناقل الکترون** به هم مرتبط می‌شوند.

x **همانند** ناقلین الکترون موجود در تنفس سلولی، این مولکول‌ها می‌توانند الکترون بگیرند یا این که الکترون از دست بدهند (کاهش و اکسایش).
- در نهایت **انرژی** حاصل از این شیب سبب ساقته شدن مولکول‌های **ATP** از **ADP** و **P** طریق **آزیم ATP** ساز خواهد شد.



- (۱) هر فتوسیستم متشکل از تعداد زیادی رنگیزه فتوسنتزی به همراه انواعی از پروتئین‌ها است.
- (۲) فتوسیستم‌ها در لایه‌ای مولکول‌های فسفولیپید، در غشاهای تیلاکوئیدی واقع شده‌اند.
- (۳) دو نوع فتوسیستم به نام‌های فتوسیستم I و فتوسیستم II در غشای تیلاکوئیدها قرار دارند.
- + فتوسیستم I یک کاهنده قوی است و باعث کاهش نوعی حامل الکترون به نام $NADP^+$ می‌شود.
- + فتوسیستم II یک اکساینده قوی است که سبب اکسایش مولکول آب می‌شود.
- (۴) هر یک از فتوسیستم‌های I و II شامل چند بخش به صورت زیر است:

+ تعدادی آنتن گیرنده نور: شامل کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها به همراه پروتئین

x وظیفه آنتن‌ها گرفتن انرژی نور، برانگیختگی، بازگشت الکترون به مدار قبلی و انتقال انرژی از طریق رزونانس! به مرکز واکنش است.

+ یک مرکز واکنش: شامل کلروفیل a (در اصل به صورت یک جفت کلروفیل a) در بستره از پروتئین

x در مرکز واکنش فتوسیستم I کلروفیل‌های P700 و در مرکز واکنش فتوسیستم II کلروفیل‌های P680 قرار دارند.

x وظیفه مرکز واکنش دریافت انرژی نور از آنتن‌ها، برانگیختگی و انتقال الکترون به ناقلین الکترون و کاهش آنها است.

x در مرکز واکنش فتوسیستم‌ها رنگیزه‌های دیگری از قبیل کاروتنوئیدها، فتوفیتین، کینون و ... وجود دارند که در کتاب به آنها اشاره‌ای نشده است.

(۵) همه رنگیزه‌ها اعم از کلروفیل a و کلروفیل b و نیز کاروتنوئیدها چه در آنتن‌ها و چه در مرکز واکنش، پس از دریافت نور می‌توانند دچار برانگیختگی شوند.

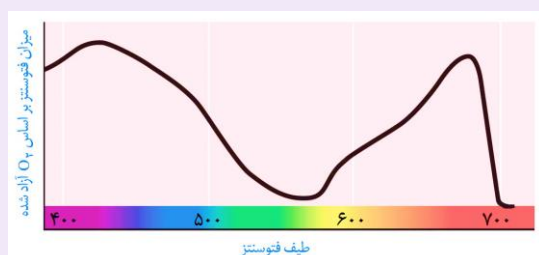
+ لازم به ذکر است پروتئین‌های موجود در فتوسیستم‌ها قادر به برانگیختگی نیستند!

+ ممکن است انرژی نوری جذب شده به وسیله رنگیزه‌ها به قدری نباشد که سبب برانگیختگی شود!

+ رنگیزه‌ها علاوه بر انرژی نور، می‌توانند به وسیله انرژی انتقال یافته از دیگر رنگیزه‌ها یا انرژی رزونانسی هم دچار برانگیختگی شوند!

x به عنوان مثال رنگیزه‌های موجود در مرکز واکنش معمولاً با استفاده از انرژی انتقالی رنگیزه‌های موجود در آنتن‌ها دچار برانگیختگی می‌شوند.

فعالیت ۲ ارائه دلیل



نمودار زیر میزان فتوسنتز یک گیاه را نشان می‌دهد. این نمودار را با نمودار شکل ۳ مقایسه کنید و نتایج را که از آن به دست می‌آورید، بنویسید.

این نمودار مشابه نمودار شکل ۳ نشان می‌دهد کلروفیل‌ها که به رنگ سبز دیده می‌شوند نقش اصلی را در فتوسنتز ایفا می‌کنند زیرا طول موج‌های بنفش - آبی در یک طرف و نارنجی - قرمز از طرف دیگر طیف مرئی بیشترین جذب را داشته‌اند و طول موج سبز پندار مؤثر نبوده است.

فعالیت ۳ گفت‌وگو کنید

آیا همه طول موج‌های نور مرئی به یک اندازه در فتوسنتز نقش دارند؟ تیر، طول موج‌های بنفش - آبی و نارنجی - قرمز نقش بیشتری دارند.

+ می‌توان با استفاده از اسپروژر (جلبک سبز رشته‌ای)، نوعی باکتری هوازی، چشمه نور و منشور، آزمایشی را برای پاسخ به این پرسش انجام داد.

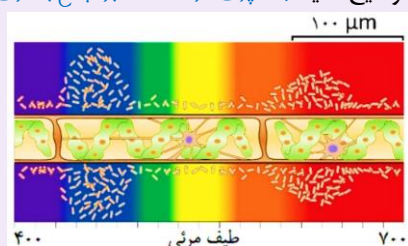
+ اسپروژر سبز دیسه‌های نواری و دراز در حدود $100 \mu m$ دارد (شکل الف). اگر همه طول موج‌های نور به یک اندازه در فتوسنتز مؤثر باشند، انتظار داریم که تراکم اکسیژن و باکتری‌های هوازی! در اطراف جلبک رشته‌ای یکسان باشد.

+ در آزمایشی که برای بررسی این فرض انجام شد، جلبک را روی سطحی ثابت کردند و درون لوله آزمایشی شامل آب و باکتری‌های هوازی قرار دادند. لوله آزمایش در برابر نوری قرار گرفت که از منشور عبور کرده و به طیف‌های متفاوت تجزیه شده بود. بعد از گذشت مدتی، مشاهده شد که باکتری‌ها در بعضی قسمت‌ها که اکسیژن بیشتری حضور دارد، تجمع یافته‌اند (شکل ب).

الف) چه توضیحی برای این مشاهده دارید؟ در بخش‌های بنفش - آبی و نارنجی - قرمز فتوسنتز بیشتری انجام و اکسیژن بیشتری نیز تولید شده است.

+ با چه آزمایشی می‌توانید درستی این توضیح را بررسی کنید؟ برای اثبات درستی آن می‌توان آزمایش را با طول موج‌های مختلف به طور جداگانه انجام داد.

ب) آیا از این آزمایش می‌توان نتیجه گرفت که سبزینه، رنگیزه اصلی در فتوسنتز است؟ پاسخ خود را توضیح دهید. بله، چون در منطقه سبز تجمع باکتری‌ها کم است.



ب) ترسیمی از نتیجه آزمایش



الف) اسپروژر

(۱) جلبک اسپیروژیر نوعی جلبک سبز رشته‌ای از گروه آغازیان است.

(۲) هر سلول یک هسته (در اینجا به رنگ آبی) که در میان چندین واکوئول واقع شده است.

(۳) در هر سلول چندین واکوئول (در اینجا به رنگ زرد) حجم زیادی از سیتوپلاسم (در اینجا به رنگ قهوه‌ای روشن با ظاهری شبیه به سلول عصبی!) را اشغال نموده‌اند.

(۴) در هر سلول یک کلروپلاست مارپیچی (به رنگ سبز) با طولی بزرگتر از سلول! یا بیش از $200\text{ }\mu\text{m}$ که روی آن دانه‌های نشاسته قرار گرفته است.

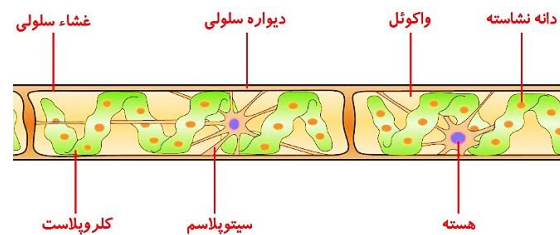
+ سلول‌های فتوسنتزکننده گیاهان یعنی میانبرگ نرمدای، اسفنجی، نگهبان روزنه و ... چندین کلروپلاست کوچک با طول تقریبی هر کدام حدود $4\text{ }\mu\text{m}$ دارند.

+ هر سلول اسپیروژیر فقط یک عدد کلروپلاست مارپیچی بسیار بزرگ (در این شکل!) طولی‌تر از خود سلول! و به طول تقریبی بیشتر از $250\text{ }\mu\text{m}$ دارند!

(۵) با توجه به مقیاس‌هایی که کنار باکتری استرپتوکوکوس نومونیا، میتوگندری، کلروپلاست و جلبک اسپیروژیر آمده است، از نظر اندازه می‌توان نتیجه زیر را گرفت:

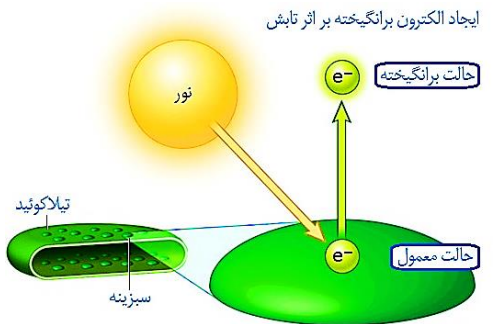
+ طول یا قطر هر کدام با واحد μm در داخل پرانتز آمده است.

باکتری استرپتوکوکوس نومونیا (۱) > میتوگندری (۲) > کلروپلاست گیاهان (۴) > اسپیروژیر (۲۰۰) > کلروپلاست اسپیروژیر (۲۵۰)



واکنش‌های فتوسنتزی را در **دو گروه** واکنش‌های وابسته به نور و مستقل از نور قرار می‌دهند. در ادامه به معرفی این دو نوع واکنش می‌پردازیم.

واکنش‌های وابسته به نور: واکنش‌های تیلاکوئیدی



ایجاد الکترون برانگیخته بر اثر تابش

وقتی نور به مولکول‌های رنگی می‌تابد، الکترون انرژی می‌گیرد و ممکن است از مدار خود خارج شود. به چنین الکترونی، الکترون برانگیخته می‌گویند، زیرا پر انرژی و از مدار خود خارج شده است. فقط در صورتی که انرژی کافی باشد، این الکترون‌ها دچار برانگیختگی می‌شوند.

الکترون برانگیخته دو سرنوشت خواهد داشت:

+ سرنوشت اول: انتقال انرژی

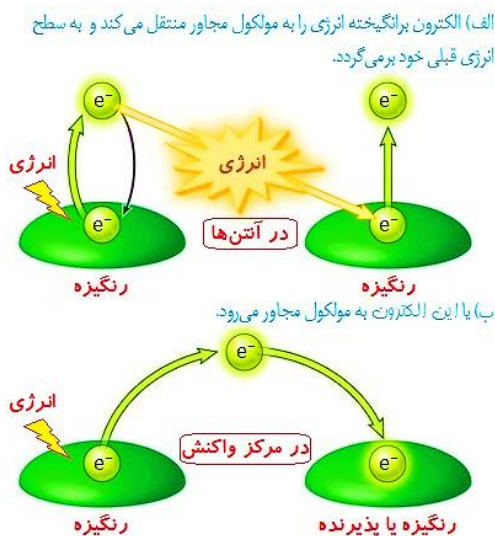
x ممکن است با انتقال انرژی به مولکول رنگی بعدی، به مدار خود برگردد.

- این اتفاق از یک آنتن به آنتن دیگر یا از یک آنتن به مرکز واکنش رخ می‌دهد!

+ سرنوشت دوم: انتقال الکترون

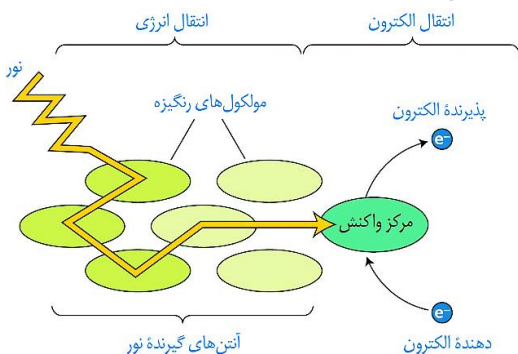
x ممکن است الکترون از رنگی خارج و به وسیله رنگی یا مولکولی دیگر گرفته شود.

- این اتفاق در مرکز واکنش از کلروفیل a به پذیرنده الکترون رخ می‌دهد! (شکل ۴).



شکل ۴- ایجاد الکترون برانگیخته و سرانجام آن

در فتوسنتز، انرژی الکترون‌های برانگیخته در رنگی‌های موجود در آنتن‌ها از رنگی‌های دیگر منتقل و در نهایت، این انرژی به مرکز واکنش می‌رود و در آنجا سبب ایجاد الکترون برانگیخته در سبزینه a واقع در مرکز واکنش و خروج الکترون از آن می‌شود (شکل ۵).



شکل ۵- انتقال انرژی به مرکز واکنش و خروج الکترون از آن

(۱) از آنتن‌ها همواره انرژی خارج می‌شود و هیچ‌گاه از آنها الکترون خارج نمی‌شود!

(۲) از مرکز واکنش همواره الکترون خارج می‌شود و هیچ‌گاه از آنها انرژی خارج نمی‌شود!

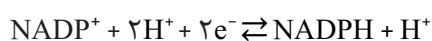
الکترون‌های برانگیخته و خارج شده از هر یک از فتوسیستم‌ها سرنوشت‌های متفاوتی دارند:

+ الکترون برانگیخته از فتوسیستم ۲ بعد از عبور از زنجیره انتقال الکترون اول به مرکز واکنش در فتوسیستم ۱ می‌رود.

+ همچنین، الکترون برانگیخته از فتوسیستم ۱ بعد از عبور از زنجیره انتقال الکترون دوم در نهایت به مولکول $NADP^+$ می‌رسد (شکل ۶). این مولکول

دچار کاهش شده و یک مولکول حامل الکترون به نام NADPH را به وجود می‌آورد.

+ $NADP^+$ با گرفتن دو الکترون، بار منفی پیدا می‌کند و با ایجاد پیوند با یک پروتون به مولکول NADPH تبدیل می‌شود (واکنش ۲).



واکنش ۲- تشکیل NADPH

یک الکترون برای فتی کردن $NADP^+$ به کار می‌رود و محصول به صورت $NADPH + H^+$ نوشته می‌شود.

همان‌طور که گفته شد، دو نوع زنجیره انتقال الکترون در غشای تیلاکوئیدها وجود دارد.

+ زنجیره انتقال الکترون اول: یک زنجیره انتقال الکترون بین فتوسیستم ۲ و فتوسیستم ۱ قرار دارد.

x این زنجیره از سه مولکول ناقل الکترون تشکیل شده و در تولید ATP نقش دارد

+ زنجیره انتقال الکترون دوم: زنجیره انتقال الکترون دیگری بین فتوسیستم ۱ و NADP^+ قرار دارد.

x این زنجیره از دو مولکول ناقل الکترون تشکیل شده و در تولید NADPH نقش دارد

با توجه به شکل ۶ درمی یابیم الکترونی که از سبزینه a در مرکز واکنش فتوسیستم ۲ می آید، کمبود الکترون سبزینه a در فتوسیستم ۱ را جبران می کند،

اما کمبود الکترون سبزینه a در فتوسیستم ۲ چگونه جبران می شود؟ به وسیله الکترون های حاصل از تجزیه نوری آب

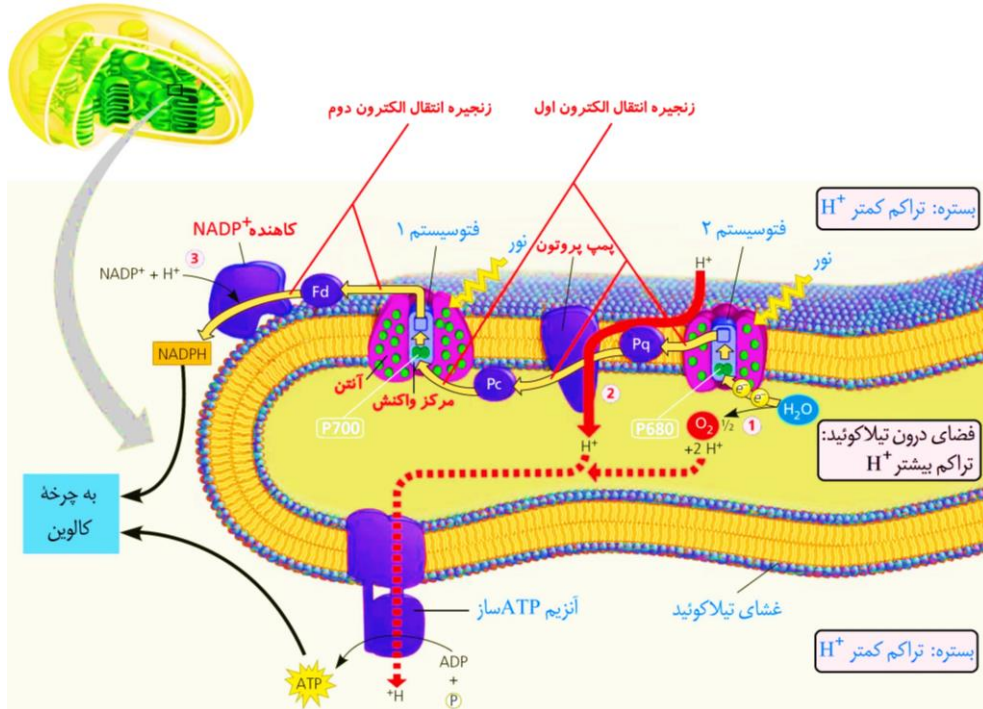
تجزیه نوری آب: به شکل ۶ نگاه کنید: در این شکل می بینید، مولکول های آب تجزیه می شوند و الکترون های حاصل از آن به فتوسیستم ۲ می روند.

تجزیه آب به علت فرایندهایی است که به اثر نور مربوط می شود. بنابراین به آن، تجزیه نوری آب می گویند.

تجزیه نوری آب در درون فتوسیستم ۲ و در سطح داخلی تیلاکوئید انجام می شود. حاصل تجزیه آب در فتوسیستم ۲، الکترون، پروتون و اکسیژن است

(واکنش ۳). الکترون ها، کمبود الکترونی سبزینه a در مرکز واکنش فتوسیستم ۲ را جبران می کنند و پروتون ها در فضای درون تیلاکوئیدها تجمع می یابند.

واکنش ۳- تجزیه آب $\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{H}^+ + 1/2\text{O}_2 + 2\text{e}^-$



شکل ۶- طرحی از فتوسیستم ها و انتقال الکترون در واکنش های نوری

در غشای تیلاکوئید دو نوع زنجیره انتقال الکترون وجود دارد:

+ زنجیره انتقال الکترون اول بین فتوسیستم های I و II قرار دارد و ATP تولید می کند!

+ زنجیره انتقال الکترون دوم بین فتوسیستم I و NADP^+ قرار دارد و NADPH تولید می کند!

ساخته شدن ATP در فتوستنز

یکی از اجزای زنجیره انتقال الکترون که بین فتوسیستم ۲ و I قرار دارد، پروتئینی است که یون های H^+ را از بستره به فضای درون تیلاکوئیدها پمپ می کند. بنابراین، با گذشت زمان تعدادی پروتون از بستره به فضای درون تیلاکوئید وارد می شود.

نکته اول: این مولکول را پمپ پروتون می گویند. نام اصلی آن Cytochrome *b₆f* است.

نکته دوم: این پمپ با مصرف انرژی زیستی حاصل از زنجیره انتقال الکترون ها کار می کند نه انرژی حاصل از تجزیه ATP!

همچنین دانستیم که تعدادی پروتون از تجزیه آب، درون فضای تیلاکوئید به وجود می آید. در نتیجه، به تدریج تراکم پروتون ها در فضای درون

تیلاکوئیدها نسبت به بستره افزایش می یابد و شیبی از غلظت پروتون از فضای درون تیلاکوئیدها به سمت بستره ایجاد می شود.

پروتون ها بر اساس شیب غلظت خود می خواهند از فضای درون تیلاکوئید به بستره بروند، اما به دلیل بار مثبت نمی توانند از طریق انتشار ساده از غشای

تیلاکوئید عبور کنند. پس، پروتون ها از چه راهی به بستره می روند؟ از طریق کانال مجموعه پروتئینی به نام آنزیم ساز ATP

در غشای تیلاکوئید مجموعه ای پروتئینی به نام آنزیم ساز ATP وجود دارد. این آنزیم مشابه آنزیم ساز در راکیزه است.

پروتون ها فقط از طریق این آنزیم می توانند با روش انتشار تسهیل شده به بستره منتشر شوند. همانند آنچه در راکیزه رخ می دهد، همراه با عبور پروتون ها

از این آنزیم، ATP ساخته می شود.

به ساخته شدن ATP در واکنش های نوری، ساخته شدن نوری ATP می گویند، زیرا حاصل فرایندی است که با نور به راه می افتد.

الکترون‌های برانگیخته و خارج شده از فتوسیستم‌های شماره I و II سرنوشت‌های متفاوتی دارند:

- + الکترون برانگیخته از فتوسیستم II بعد از عبور از زنجیره انتقال الکترون (اول به مرکز واکنش در فتوسیستم I می‌رود.
- + الکترون برانگیخته از فتوسیستم I بعد از عبور از زنجیره انتقال الکترون دوم در نهایت به مولکول $NADP^+$ می‌رسد.
- x مولکول $NADP^+$ دچار کاهش شده و یک مولکول حامل الکترون به نام $NADPH$ را به وجود می‌آورد.

نکاتی در مورد زنجیره‌های انتقال الکترون

(۱) در غشای تیلاکوئیدها، دو زنجیره انتقال الکترون وجود دارد:

+ زنجیره انتقال الکترون اول: بین فتوسیستم II و فتوسیستم I واقع شده است و با ایجاد شیب پروتون در فضای تیلاکوئیدی، در تولید ATP نقش دارد.

x این زنجیره دارای دو دسته مولکول ناقل شامل ناقلین اصلی و فرعی است.

- دسته اول: فقط شامل یک نوع ناقل اصلی و بزرگ یا همان پمپ پروتون است.

* این مولکول به قدری بزرگ است که دو لایه فسفولیپیدی غشای تیلاکوئیدی را در بر گرفته است.

* این مولکول دارای بخش‌های آب‌دوست و آب‌گریز هستند. نام اصلی آن $Cytochrome\ b_6f$ است.

- دسته دوم: شامل دو ناقل فرعی که به ترتیب با Pq و Pc نشان داده شده‌اند.

* این مولکول‌ها نسبتاً کوچک هستند. نام‌های آنها به ترتیب عبارتند از: $Plastoquinone$ و $Plastocyanin$.

* یکی از آنها که نوعی لیپید است، به طور کامل آب‌گریز بوده و در کنار ده‌های هیدروکربنی مولکول‌های فسفولیپید قرار گرفته است.

* دیگری به طور کامل آب‌دوست بوده و در مجاورت سرهای فسفولیپیدها و به سمت فضای تیلاکوئیدی قرار گرفته است.

+ زنجیره انتقال الکترون دوم: بین فتوسیستم I و حامل الکترون $NADP^+$ واقع شده است و با کاهش $NADP^+$ در بستره، در تولید $NADPH$ نقش دارد.

x این زنجیره دارای دو مولکول ناقل فرعی است.

- ناقل اول، کوچک و با Fd نشان داده شده است. این مولکول آب‌دوست، به سمت بستره قرار دارد. نام اصلی آن $Ferredoxin$ است.

- ناقل دوم، بزرگ به نام کاهنده $NADP^+$ که واکنش تولید $NADPH$ را انجام می‌دهد. این مولکول هم آب‌دوست بوده و به سمت بستره قرار دارد.

(۲) در غشای تیلاکوئیدی همانند غشای درونی میتوکندری (انواع روش‌های انتقال مواد رخ می‌دهد!)

+ انتشار ساده (اکسیژن و کربن دی‌اکسید) + اسمز (آب) + انتشار تسهیل‌شده (پروتون) + انتقال فعال (پروتون)

(۳) هر یک از فتوسیستم‌ها پس از تأثیر نور دچار برانگیختگی شده و هر دو فتوسیستم دچار کمبود الکترون می‌شوند. کمبود الکترونی آنها به صورت زیر جبران می‌شود:

+ الکترونی که از کلروفیل a در مرکز واکنش فتوسیستم II می‌آید، کمبود الکترون کلروفیل a در فتوسیستم I را جبران می‌کند.

+ الکترونی که از واکنش‌های تجزیه نوری آب می‌آید، کمبود الکترون کلروفیل a در فتوسیستم II را جبران می‌کند.

x تجزیه آب به علت فرایندهایی است که به اثر نور مربوط می‌شود، بنابراین آن را، تجزیه نوری آب می‌گویند.

x تجزیه نوری آب در درون فتوسیستم II و در سطح داخلی تیلاکوئید انجام می‌شود.

- حاصل تجزیه هر مولکول آب در فتوسیستم II، تولید دو الکترون، دو پروتون و گاز اکسیژن است. که هر کدام از این موارد سرنوشت خاصی دارد:

* الکترون‌ها، کمبود الکترونی کلروفیل a در مرکز واکنش فتوسیستم II را جبران می‌کنند.

* پروتون‌ها به همراه دیگر پروتون‌های پمپ شده از بستره، در فضای درون تیلاکوئیدها تجمع می‌یابند.

* گاز اکسیژن نیز از طریق انتشار از کلروپلاست خارج شده و به عنوان یک محصول فرعی! از فتوسنتز به بیرون وارد می‌شود.

(۴) تجمع پروتون یا یون‌های H^+ در فضای تیلاکوئیدی به دو دلیل انجام می‌شود:

+ دلیل اول، عمل پمپ پروتون

x یکی از اجزای زنجیره انتقال الکترون است که بین دو فتوسیستم II و I قرار دارد.

x پروتینی است که یون‌های H^+ را از بستره به فضای درون تیلاکوئیدها پمپ می‌کند.

x این پمپ با مصرف انرژی حاصل از زنجیره انتقال الکترون‌ها کار می‌کند نه انرژی حاصل از تجزیه ATP .

x بر اساس شکل کتاب، این مولکول به طور مستقیم پروتون‌ها را از بستره به فضای تیلاکوئیدی انتقال نمی‌دهد.

x بلکه با واسطه فتوسیستم II پروتون‌ها را از بستره به فضای تیلاکوئیدی انتقال می‌دهد!

+ دلیل دوم، تجزیه نوری آب

x تعدادی پروتون حاصل از تجزیه آب، در درون فضای تیلاکوئید آزاد می‌شوند.

(۵) شیب پروتون ایجاد شده از فضای تیلاکوئیدی به بستره به سه دلیل به وجود آمده که در شکل با شماره‌های ①، ② و ③ مشخص شده‌اند:

- + دلیل (اول) عمل پمپ پروتون که پروتون‌ها را از بستر به فضای تیلوکوئیدی پمپ می‌کند.
- + دلیل (دوم) واکنش تجزیه نوری آب و تولید پروتون‌های حاصل از این واکنش در فضای تیلوکوئیدی
- + دلیل (سوم) با مصرف پروتون‌ها در بستر به واسطه واکنش تولید NADPH

نکاتی در مورد مجموعه پروتئینی به نام آنزیم ATP ساز

- در غشای تیلوکوئیدها همانند غشای داخلی میتوکندری، مجموعه‌ای پروتئینی به نام آنزیم ATP ساز وجود دارد.
- پروتون‌ها فقط از طریق این آنزیم می‌توانند با روش انتشار تسهیل شده، از فضای تیلوکوئیدی به بستر منتشر شوند.
- همانند آنچه در میتوکندری رخ می‌دهد، همراه با عبور پروتون‌ها از این آنزیم، ATP ساخته می‌شود.
- این مجموعه پروتئینی هم دارای بخشی به نام کانال است که در ضامت غشای تیلوکوئیدی قرار دارد.
- + بخش کانالی با انتشار تسهیل شده پروتون‌ها را از فضای تیلوکوئیدی به بستر باجه‌ها می‌کند.
- + بخش دیگر که خاصیت ATP سازی دارد به سمت بستر کلروپلاست قرار دارد.
- این بخش با استفاده از انرژی شیب پروتون‌ها که به وسیله زنجیره انتقال الکترون به وجود آمده است، باعث تولید ATP می‌شود.
- * پروتون‌ها از کانالی که در این مجموعه قرار دارد، می‌گذرند و انرژی مورد نیاز برای تشکیل ATP از ADP و گروه فسفات فراهم می‌شود.
- به ساخته شدن ATP در واکنش‌های نوری، ساخته شدن نوری ATP می‌گویند، زیرا حاصل فرایندی است که با نور به راه می‌افتد.
- ژن‌های متعددی برای تولید این رشته‌های پلی‌پپتیدی شرکت می‌کنند که برخی از آنها روی DNA خطی و برخی روی DNA حلقوی قرار دارند.

نکاتی در مورد نیکوتین آمید آدنین دی‌نوکلئوتید فسفات یا NADPH

- یک حامل الکترون است که دو نوکلئوتید و دو قند ریبوز ولی برخلاف حاملین دیگر یک فسفات اضافه یعنی سه گروه فسفات دارد!
- این مولکول از $NADP^+$ به اضافه دو الکترون و یک پروتون تشکیل می‌شود.
- واکنش رفت یا پمپ به راست فقط در یک مکان انجام می‌شود:
- + در زنجیره انتقال الکترون یا در غشای تیلوکوئیدی به سمت بستر کلروپلاست
- واکنش برگشت یا راست به پمپ هم فقط در یک مکان انجام می‌شود:
- + در چرخه کالوین در بستر کلروپلاست برای کاهش دادن یک اسید آلی سه کربنه و تبدیل آن به یک آلدهید یا قند سه کربنه
- مولکول‌های $NADP^+$ و NADPH با گرفتن و از دست دادن دو الکترون و یک پروتون، به همدیگر تبدیل می‌شوند.
- مولکول $NADP^+$ با گرفتن الکترون کاهش و NADPH با از دست دادن الکترون اکسایش می‌یابد.
- یک الکترون برای فتزی کردن $NADP^+$ به کار رفته و $NADPH + H^+$ تولید می‌شود.

واکنش‌های مستقل از نور: واکنش‌های تثبیت کربن

می دانیم که در فتوسنتز، مولکول‌های CO_2 به قند تبدیل می‌شوند. ساخته شدن این مولکول همانند تجزیه آن (تنفس سلولی) به یکباره رخ نمی‌دهد. عدد اکسایش اتم کربن در مولکول قند نسبت به اتم کربن در مولکول CO_2 کاهش یافته است، بنابراین گیاه برای ساختن قند، به انرژی و منبعی برای تأمین الکترون نیاز دارد که به ترتیب از ATP و NADPH حاصل از واکنش‌های وابسته به نور تأمین می‌شوند. ساخته شدن قند در چرخه‌ای از واکنش‌ها، به نام چرخه کالوین رخ می‌دهد (شکل ۱). این واکنش‌ها در بستر سبز دیسه انجام می‌شوند. مراحل چرخه کالوین به صورت زیر است:

+ مرحله (اول) جذب کربن دی‌اکسید: در چرخه کالوین گاز CO_2 موجود در هوا پس از انتشار به درون سلول‌های فتوسنتز کننده، با قندی پنج کربنی به نام ریبولوز بیس فسفات ترکیب و مولکول شش کربنی ناپایدار تشکیل می‌شود.

x افزوده شدن CO_2 به مولکول پنج کربنی، با آنزیم روبیسکو (ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز - اکسیژناز یا RubisCO) و فعالیت کربوکسیلازی آن (تشکیل گروه کربوکسیل) انجام می‌شود.

x هر مولکول شش کربنی که ناپایدار است، بلافاصله بدون دفالت آنزیم تجزیه و دو مولکول اسید سه کربنی ایجاد می‌کند.

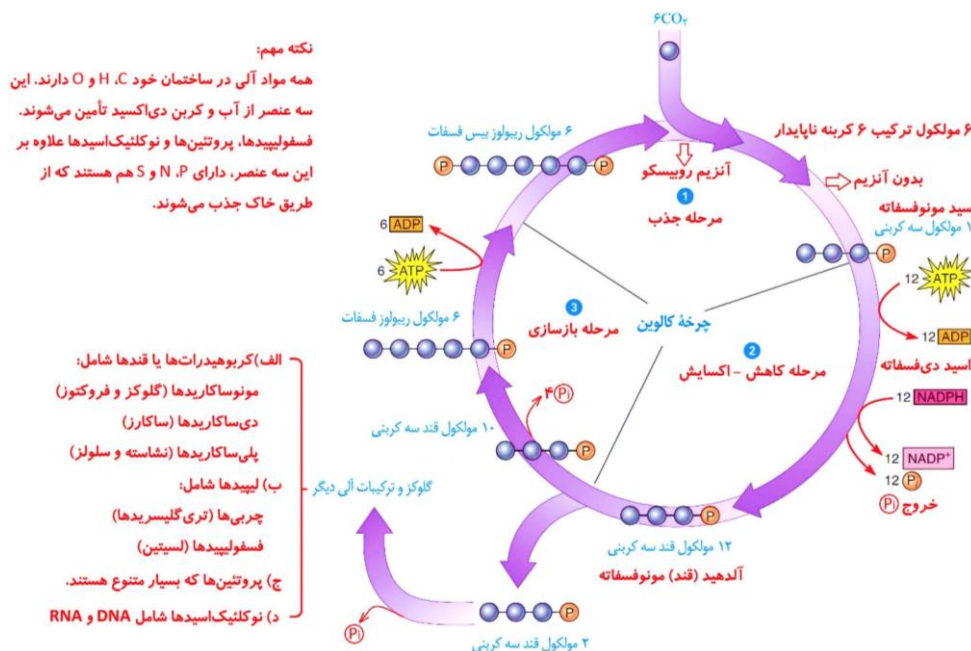
+ مرحله (دوم) کاهش - (اکسایش): این مولکول‌ها در نهایت با مصرف انرژی حاصل از تجزیه ATP و الکترون‌های حاصل از اکسایش NADPH به قندهای سه کربنی با خاصیت آلدیدی تبدیل می‌شوند یا کاهش می‌یابد.

+ مرحله (سوم) بازسازی قند پنج کربنه: همان طور که در شکل ۷ می‌بینید، تعدادی از این قندها برای ساخته شدن گلوکز و ترکیبات آلی دیگر و تعدادی نیز برای بازسازی ریبولوز بیس فسفات به مصرف می‌رسند.

گرچه واکنش‌های کالوین مستقل از نور انجام می‌شوند، اما انجام این واکنش‌ها وابسته به ATP و NADPH حاصل از واکنش‌های نوری است. به عبارت دیگر واکنش‌های مستقل از نور یا چرخه کالوین به طور غیر مستقیم به نور وابسته هستند!

در چرخه کالوین دیدیم که CO_2 برای ساخته شدن **ترکیب آلی** یعنی **قندهای سه کربنه** به کار می‌رود. به فرایند استفاده از CO_2 برای تشکیل ترکیب‌های آلی **تثبیت کربن** می‌گویند.

دیدیم **اولین** ماده آلی **پایدار** ساخته شده، ترکیبی سه کربنی با **فاصلیت** [سیدی است؛ به همین علت به گیاهانی که تثبیت کربن در آنها **فقط** با چرخه کالوین انجام می‌شود، **گیاهان C_3** می‌گویند. **اکثر** گیاهان C_3 هستند؛ گرچه انواع **دیگری** از تثبیت کربن مانند **آپه در گیاهان C_4** و **CAM** **رغ** می‌دهد. در **طول** حیات گیاهان روی زمین نیز شکل گرفته است که در گفتار بعد به آنها می‌پردازیم.



شکل ۷- چرخه کالوین دارای سه مرحله اصلی است:
+ مرحله جذب کربن دی‌اکسید + مرحله اکسایش - کاهش + مرحله بازسازی قند پنج کربنی
نکاتی در مورد پرنه کالوین

- ۱) در واکنش‌های مستقل از نور یا تثبیت کربن یا **پرنه کالوین**، واقع در بستره کلروپلاست مولکول‌های CO_2 و آب به قند تبدیل می‌شوند.
- ۲) عدد اکسایش اتم کربن در مولکول CO_2 برابر با ۴+ و این عدد در مولکول قند برای اتم‌های کربن متفاوت و همواره کمتر از ۴+ است.

+ بنابراین گیاه برای ساختن قند، به انرژی و الکترون نیاز دارد که هر دو مورد از واکنش‌های وابسته به نور تأمین می‌شوند:

x منبع انرژی: انرژی از ATP تأمین می‌شود.

x منبع الکترون: الکترون از NADPH تأمین می‌شود.

۳) مراحل پرنه کالوین: پرنه کالوین سه مرحله دارد:

مرحله اول: تثبیت کربن: گاز CO_2 پس از انتشار به درون سلول‌های متوسنتر کننده، با قندی پنج کربنی به نام **ریبولوز بیس فسفات** ترکیب می‌شود.

+ نتیجه این ترکیب شدن، تشکیل مولکول شش کربنی دی‌فسفات و ناپایدار است.

+ افزوده شدن CO_2 به مولکول پنج کربنی، توسط آنزیم **روبیسکو** و فعالیت **کربوکسیلازی** آن یعنی تشکیل گروه کربوکسیل انجام می‌شود.

x به عبارت دیگر اندامک کلروپلاست در تثبیت کربن (یا CO_2) نقش دارد.

+ آنزیم **روبیسکو** (ریبولوز بیس فسفات **کربوکسیلاز** - **اکسیژناز** یا **RubisCO**) می‌تواند به ریبولوز بیس فسفات هم CO_2 اضافه کند و هم O_2 !

x به عبارت دیگر اندامک کلروپلاست همانند میتوکندری اکسیژن هم مصرف می‌کند!

+ هر مولکول شش کربنی دی‌فسفات ناپایدار بلافاصله و بدون دخالت آنزیم **تجزیه** و دو مولکول اسید سه کربنی ایجاد می‌کند.

مرحله دوم: کاهش - اکسایش: اسیدهای سه کربنی، با مصرف انرژی ATP و الکترون‌های NADPH به **آلدهیدها** یا **قندهای سه کربنی** کاهش می‌یابند.

+ این مرحله خود دارای دو مرحله فرعی است:

x ابتدا برای **فعال سازی** مولکول‌های ATP مصرف شده و اسیدهای سه کربنه مونوفسفاته به دی‌فسفات تبدیل می‌کنند.

x سپس این اسیدهای دی‌فسفات با گرفتن الکترون‌های NADPH به **آلدهید** یا **قندهای سه کربنه** تبدیل می‌شوند یا **کاهش** می‌یابند.

- مولکول‌های NADPH با دادن الکترون و انجام واکنش به مولکول‌های **NADP+** **اکسایش** می‌یابند.

- در ضمن انجام این واکنش هر مولکول سه کربنه نیز یک گروه فسفات از دست می‌دهد (**فروچ P_i** در شکل بالا!)

مرحله سوم: بازسازی قند پنج کربنی: قندهای سه کربنه حاصل دو سرنوشت خواهند داشت.

+ سرنوشت اول: تعدادی از قندهای سه کربنه مونوفسفاته برای ساختن **کلوز** و ترکیبات آلی دیگر به مصرف می‌رسند.

x ترکیبات آلی چهار گروه هستند و در همه آنها سه عنصر کربن، هیدروژن و اکسیژن وجود دارد.

- گیاهان این عناصر را از طریق جذب آب و کربن دی اکسید کسب می کنند.

x علاوه بر این، در فسفولیپیدها اتم فسفر، در پروتئین ها اتم های نیتروژن و تا حدودی گوگرد و در نوکلئیک اسیدها نیز نیتروژن و فسفر وجود دارند.

- گیاهان این عناصر را به صورت یون های فسفات، نیترات و سولفات از خاک جذب می کنند.

+ سرنوشت دوم: تعدادی از قندهای سه کربنه مونوفسفات نیز برای بازسازی ریبولوز بیس فسفات به مصرف می رسند.

۱۴) گروه واکنش های کالوین مستقل از نور انجام می شوند، اما انجام این واکنش ها به ATP و NADPH حاصل از واکنش های نوری وابسته است.

+ به عبارت دیگر واکنش های مستقل از نور یا پرفه کالوین به طور غیر مستقیم به نور وابسته هستند!

۱۵) به فرایند استفاده از CO_2 برای تشکیل ترکیبات آلی یا همان قندهای سه کربنه، تثبیت کربن می گویند.

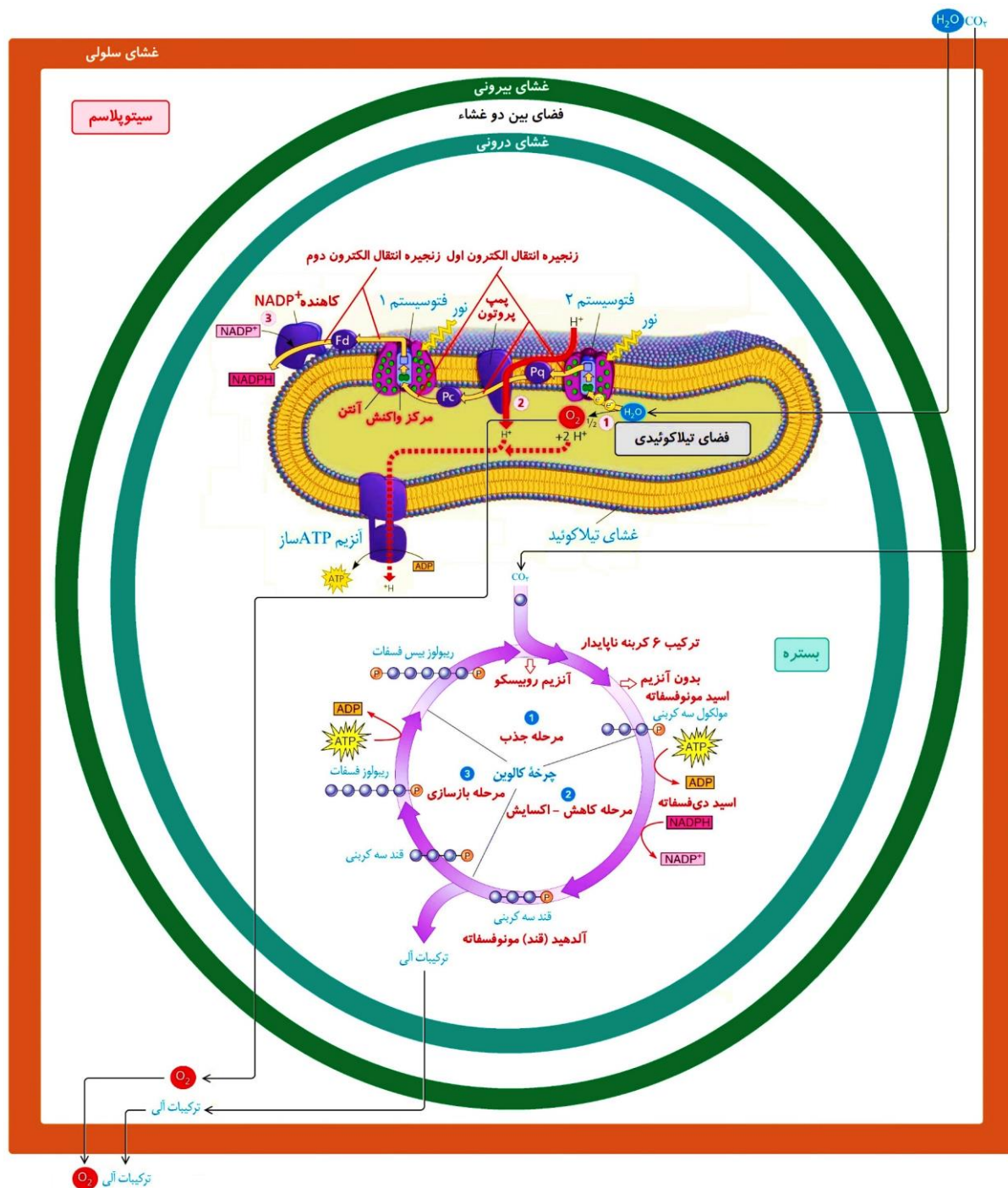
+ در پرفه کالوین که مهم ترین روش تثبیت کربن در گیاهان است، CO_2 برای ساخته شدن ترکیب آلی به کار می رود.

۱۶) اولین ماده آلی پایدار ساخته شده در پرفه کالوین، ترکیبی سه کربنی با خاصیت اسیدی است.

+ به گیاهانی که تثبیت کربن در آنها فقط با پرفه کالوین انجام می شود، گیاهان C_3 می گویند. اغلب گیاهان موجود در طبیعت از نوع C_3 هستند.

+ اولین ماده آلی پایدار ساخته شده در برخی از گیاهان نظیر گیاهان C_4 و CAM ترکیبی چهار کربنی با خاصیت اسیدی است.

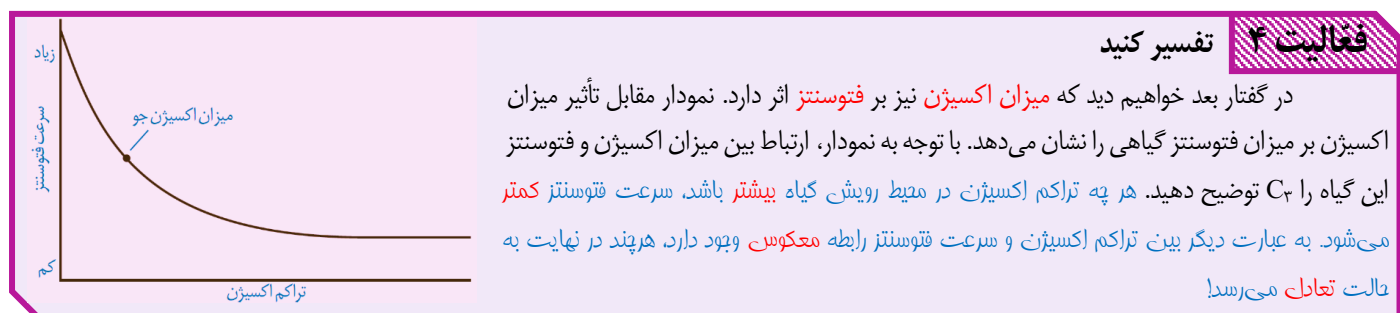
۱۷) در زیر خلاصه ای از واکنش های قنوسنتزی در گیاهان C_3 مشاهده می شود.



اثر محیط بر فتوسنتز

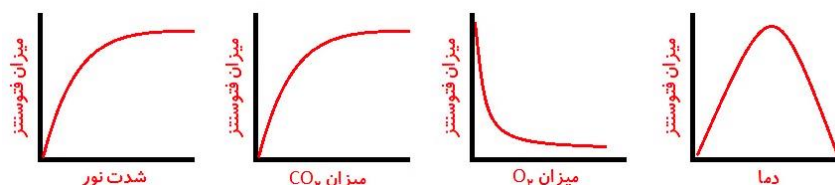
بدیهی است فرایندی مانند فتوسنتز تحت تأثیر محیط باشد.

به نظر شما چه عوامل محیطی بر فتوسنتز اثر می‌گذارند؟ (طول موج، شدت و مدت زمان تابش نور) میزان CO_2 (ب) میزان O_2 (ج) دما
با توجه به واکنش کلی فتوسنتز، انتظار داریم نور و CO_2 از عوامل مؤثر بر فتوسنتز باشند. مشاهدات نشان می‌دهد، میزان CO_2 ، طول موج، شدت و مدت زمان تابش نور بر فتوسنتز اثر می‌گذارند.
از طرفی فتوسنتز فرایندی آنزیمی است و می‌دانیم بیشترین فعالیت آنزیم‌ها در گستره دمایی خاص انجام می‌شود، بنابراین دما نیز بر فتوسنتز اثر می‌گذارد. همچنین خواهیم دید که میزان اکسیژن نیز بر فتوسنتز اثر دارد.



عوامل محیطی مؤثر بر سرعت فتوسنتز

- (۱) شدت نور: هر چه شدت نور بیشتر باشد، تا زمانی که رنگیزه‌های فتوسنتزی از نور اشباع نشده باشند! سرعت فتوسنتز بیشتر می‌شود (رابطه مستقیم).
+ در نهایت به دلیل اشباع شدن همه رنگیزه‌های فتوسنتزی، نمودار به حالت تعادل می‌رسد!
+ ویژگی‌های دیگر نور مانند طول موج و مدت زمان تابش نور نیز بر سرعت فتوسنتز مؤثر هستند.
- (۲) میزان CO_2 : هر چه تراکم CO_2 در محیط رویش گیاه بیشتر باشد، تا زمانی که آنزیم‌ها درگیر نشده باشند! سرعت فتوسنتز بیشتر می‌شود (رابطه مستقیم).
+ در نهایت به دلیل اشباع شدن همه آنزیم‌ها، نمودار به حالت تعادل می‌رسد!
- (۳) میزان O_2 : هر چه تراکم اکسیژن در محیط رویش گیاه بیشتر باشد، به دلیل فعالیت (اکسیژنازی) آنزیم روبیسکو! سرعت فتوسنتز کمتر می‌شود (رابطه معکوس).
+ در نهایت به دلیل اشباع شدن همه آنزیم‌های روبیسکو، نمودار به حالت تعادل می‌رسد!
- (۴) دمای محیط: در دماهای معمولی، هر چه دما در محیط رویش گیاه بیشتر شود، سرعت فتوسنتز بیشتر می‌شود (رابطه مستقیم).
+ در دمای بالا به علت تغییر ساختار سه بعدی آنزیم‌ها، سرعت فتوسنتز به شدت کاهش می‌یابد (رابطه معکوس).



شکل ۸ روزنه را در دو حالت باز و بسته نشان می‌دهد. چه عواملی سبب بسته شدن روزنه می‌شود؟ دمای بالا و نور شدید

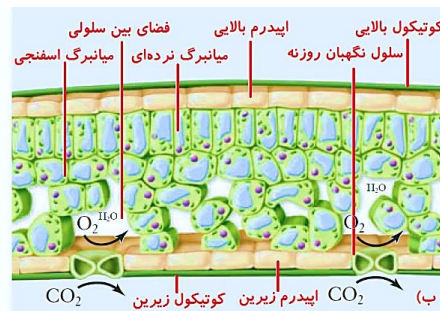
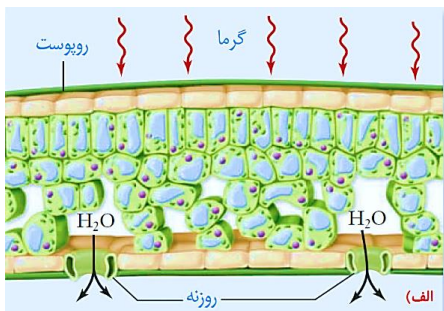


به یاد دارید که افزایش بیش از حد دما و نور برای جلوگیری از هدر رفتن آب درون گیاه، سبب بسته شدن روزنه‌ها می‌شود.

بسته شدن روزنه‌ها چه تأثیری می‌تواند بر فتوستنتز داشته باشد؟ میزان CO_2 در برگ کاهش یافته و میزان O_2 افزایش می‌یابد. این وضعیت باعث افزایش فعالیت اکسیژنازی آنزیم روویسکو نسبت به فعالیت کربوکسیلازی آن می‌شود.

شکل ۸ - روزنه‌ها برای حفظ آب گیاه بسته می‌شوند.

در چنین شرایطی وقتی روزنه‌ها به منظور کاهش تعرق بسته می‌شوند، تبادل گازهای اکسیژن و کربن دی‌اکسید از روزنه‌ها نیز توقف می‌یابد، اما فتوستنتز یعنی مصرف CO_2 و تولید O_2 همچنان ادامه دارد. بنابراین در حالی که CO_2 برگ کم می‌شود، اکسیژن در آن افزایش می‌یابد (شکل ۹).



شکل ۹ - افزایش میزان اکسیژن در اطراف یاخته‌ها به علت بسته شدن روزنه‌ها

(الف) وقتی روزنه‌ها باز هستند نسبت CO_2 به O_2 بیشتر از زمانی است که روزنه‌ها بسته‌اند.

(ب) روزنه‌ها برای حفظ آب گیاه بسته شده‌اند و درون برگ نسبت CO_2 به O_2 کمتر شده است.

در چنین حالتی، وضعیت برای نقش اکسیژنازی آنزیم روویسکو مساعد می‌شود؛ زیرا نقش کربوکسیلازی یا اکسیژنازی این آنزیم به نسبت CO_2 و اکسیژن در محیط عملکرد آن ارتباط دارد.

بنابراین با افزایش اکسیژن در برگ، اکسیژن با ریبولوز بیس فسفات ترکیب می‌شود. مولکول پنج کربنه حاصل، ناپایدار است و بدون دفالت آنزیم به دو مولکول سه کربنی و دو کربنی تجزیه می‌شود.

+ مولکول سه کربنی به مصرف بازسازی ریبولوز بیس فسفات می‌رسد.

نکته پالشی: در صورت اعمال خاصیت اکسیژنازی آنزیم روویسکو و انجام تنفس نوری، باز هم پرفه کالوین ادامه می‌یابد، هر چند قند ساخته نمی‌شود.

+ مولکول دو کربنی از کلروپلاست خارج شده و در واکنش‌هایی که بخشی از آنها در راکیزه و بخش دیگر آن در پراکسیزوم انجام می‌گیرد، از آن مولکول CO_2 آزاد می‌شود. چون این فرایند همانند تنفس سلولی با مصرف اکسیژن، آزاد شدن CO_2 و همراه با فتوستنتز است، تنفس نوری نامیده می‌شود. همان‌طور که می‌بینیم، در تنفس نوری گرچه ماده آلی تجزیه می‌شود، اما برخلاف تنفس یاخته‌ای، ATP از آن ایجاد نمی‌شود. بنابراین تنفس نوری باعث کاهش فراورده‌های فتوستنتز می‌شود.

x به هر حال انواعی از گیاهان وجود دارند که در محیط‌های با دمای بالا و تابش شدید نور خورشید زندگی می‌کنند.

- این گیاهان با چه سازوکاری توانسته‌اند تنفس نوری خود را کاهش دهند؟ در این گیاهان آنزیم دیگری به نام آنزیم پیسی (فسفوانول پیرووات کربوکسیلاز PEPC) به وجود آمده است که بر خلاف آنزیم روویسکو فاقد خاصیت اکسیژنازی بوده و فقط خاصیت کربوکسیلازی دارد. این آنزیم باعث افزایش غلظت CO_2 در اطراف آنزیم روویسکو شده تا این آنزیم فقط خاصیت کربوکسیلازی خود را اعمال کند!

نکاتی در مورد تنفس نوری

(۱) در نور و دمای شدید، گیاه روزنه‌ها را می‌بندد، در این شرایط نه تنها CO_2 وارد برگ نمی‌شود، بلکه O_2 هم در برگ به وجود می‌آید.

+ این شرایط باعث اعمال خاصیت اکسیژنازی آنزیم روویسکو یا تنفس نوری می‌شود.

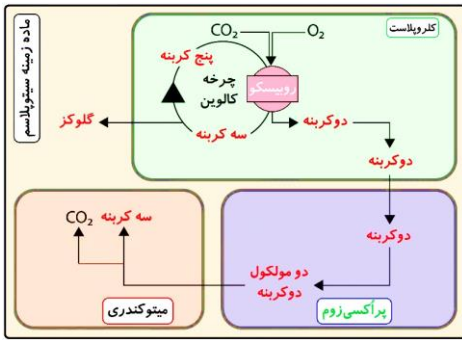
(۲) نقش کربوکسیلازی یا اکسیژنازی آنزیم روویسکو به میزان CO_2 و O_2 موجود در محیط عملکرد آن بستگی دارد.

(۳) فعالیت‌ها یا خاصیت‌های دوگانه آنزیم روویسکو

+ [افزایش CO_2 در برگ - اعمال خاصیت کربوکسیلازی آنزیم روویسکو - انجام پرفه کالوین - تولید ترکیبات آلی (قندهای سه کربنی)]

+ [افزایش O_2 در برگ - اعمال خاصیت اکسیژنازی آنزیم روویسکو - انجام تنفس نوری - تجزیه ترکیبات آلی - تولید ماده معدنی (CO_2)]

(۴) مراحل تنفس نوری با همکاری سه اندامک کلروپلاست، میتوکندری و پراکسیزوم در نتیجه افزایش اکسیژن در برگ



+ ترکیب شدن اکسیژن با ریبولوز بیس فسفات

+ ایجاد یک ترکیب پنج کربنی ناپایدار

+ تجزیه به دو مولکول سه کربنی و دو کربنی بدون دفالت آنزیم

+ بازسازی ریبولوز بیس فسفات به وسیله مولکول سه کربنی

+ خروج مولکول دو کربنی از کلروپلاست

+ شرکت در واکنش های میتوکندری و پراکسی زوم

+ آزاد شدن مولکول CO₂

۵) تنفس نوری همانند تنفس سلولی با مصرف CO₂، آزاد شدن CO₂ ولی همراه با فتوسنتز است، به همین خاطر تنفس نوری نامیده می شود.

+ تنفس نوری حاصل ناصیت اکسیژن نازی آنزیم روبیسکو است. می توان گفت فعالیت اکسیژن نازی نقطه ضعف بزرگ این آنزیم تنگ و عمق (⊙) است.

۶) در تنفس نوری اگر چه ماده آلی تجزیه می شود، اما بر خلاف تنفس سلولی، ATP از آن ایجاد نمی شود. بنابراین باعث کاهش فرآورده های فتوسنتز می شود.

۷) سرنوشت نهایی واکنش های انجام شده به وسیله آنزیم روبیسکو

+ کربوکسیلاسیون ریبولوز بیس فسفات

x تولید یک ترکیب شش کربنی ناپایدار که پس از تجزیه شدن دو ترکیب سه کربنی می سازد.

- هر دو ترکیب سه کربنی وارد پرفه کالوین شده تا ماده آلی ساخته شود.

+ اکسیژناسیون ریبولوز بیس فسفات

x تولید یک ترکیب پنج کربنی ناپایدار که پس از تجزیه شدن دو ترکیب سه کربنی و دو کربنی می سازد.

- ترکیب سه کربنی وارد پرفه کالوین شده و به مصرف بازسازی ریبولوز بیس فسفات می رسد.

- ترکیب دو کربنی از کلروپلاست خارج شده و در میتوکندری و پراکسی زوم ماده معدنی یعنی CO₂ می سازد.

فتوسنتز در گیاهان C₄

یکی از سازوکارها برای ممانعت از تنفس نوری، در گیاهانی وجود دارد که به گیاهان C₄ معروف اند.

یاخته های غلاف آوندی در این گیاهان سبزیسه دارند و محل انجام چرخه کالوین اند، در حالی که در گیاهان C₃، سبزیسه ندارند (شکل ۱۰).

تثبیت کربن در این گیاهان در دو مرحله، ابتدا با فعالیت آنزیم پیسی در یاخته های میانبرگ و سپس با فعالیت آنزیم روبیسکو در یاخته های غلاف آوندی

انجام می شود که در ادامه به آن می پردازیم.

مرحله اول تثبیت کربن: با فعالیت آنزیم پیسی در سلول های میانبرگ

+ در گیاهان C₄، مولکول های CO₂ در یاخته های میانبرگ با اسیدی سه کربنی ترکیب و در نتیجه اسیدی چهار کربنی ایجاد می شود. به همین

علت به این گیاهان، گیاهان C₄ می گویند؛ زیرا اولین ماده پایدار حاصل از تثبیت کربن، ترکیبی چهار کربنی است.

x آنزیمی به نام پیسی یا فسفوانول پیرووات کربوکسیلاز PEPC که در ترکیب CO₂ با اسید سه کربنی و تشکیل اسید چهار کربنی نقش دارد،

برخلاف روبیسکو به طور اختصاصی فقط با CO₂ عمل می کند و تمایلی به اکسیژن ندارد.

+ اسید چهار کربنی از یاخته های میانبرگ از طریق پلاسمودسم ها و انتشار ساده به یاخته های غلاف آوندی منتقل می شود. در این یاخته ها،

مولکول CO₂ از اسید چهار کربنی آزاد و وارد چرخه کالوین می شود.

x آنزیمی به نام پیسیک یا فسفوانول پیرووات کربوکسی کیناز PEPC (اسید چهار کربنی را تجزیه نموده و از

آن مولکول CO₂ آزاد می کنند.

+ اسید سه کربنی باقیمانده نیز مجدداً از طریق پلاسمودسم ها و انتشار ساده به یاخته های میانبرگ برمی گردد

تا دوباره با CO₂ ترکیب شود.

مرحله دوم تثبیت کربن: با فعالیت آنزیم روبیسکو در سلول های غلاف آوندی

+ آنزیم روبیسکو در سلول های میانبرگ پرفه کالوین را به انجام رسانده و نتیجه آن تولید قندهای سه کربنه است.

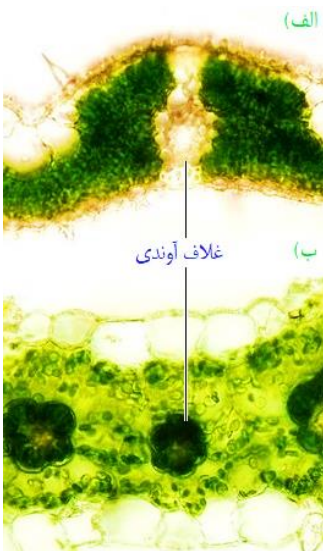
x در گیاهان C₄ با وجود عملکرد آنزیم های گوناگون (بیش از دو نوع آنزیم! شامل آنزیم های پیسی و

پیسیک) در تثبیت کربن و تقسیم مکانی آن در دو نوع یاخته میانبرگ و غلاف آوندی، میزان CO₂

در محل فعالیت آنزیم روبیسکو، به اندازه ای بالا نگه داشته می شود که بازدارنده تنفس نوری است.

- بنابراین، تنفس نوری به ندرت در این گیاهان روی می دهد.

شکل ۱۰- الف) برگ گیاه C₄ ب) برگ گیاه C₃



این گیاهان در **دماهای بالا**، **شدت‌های زیاد نور** و **کمبود آب**، در حالی که روزنه‌ها **بسته** شده‌اند تا از تبخیر آب جلوگیری شود ولی مقدار کمی CO_2 از طریق **کوئیکول** وارد برگ می‌شود. همچنان میزان CO_2 را در محل عملکرد آنزیم روئیسکو **بالا** نگه می‌دارند. به همین علت کارایی آنها در **چنین شرایطی** (نه همواره!) بیش از گیاهان C_3 است.

نکته پالشی: در شرایط **عادی** مقدار CO_2 در اطراف سلول‌های میانبرگ **زیاد** بوده و میزان فتوسنتز در گیاهان C_3 نسبت به گیاهان C_4 **بیشتر** است! (نمودار ۱ - فعالیت ۵)

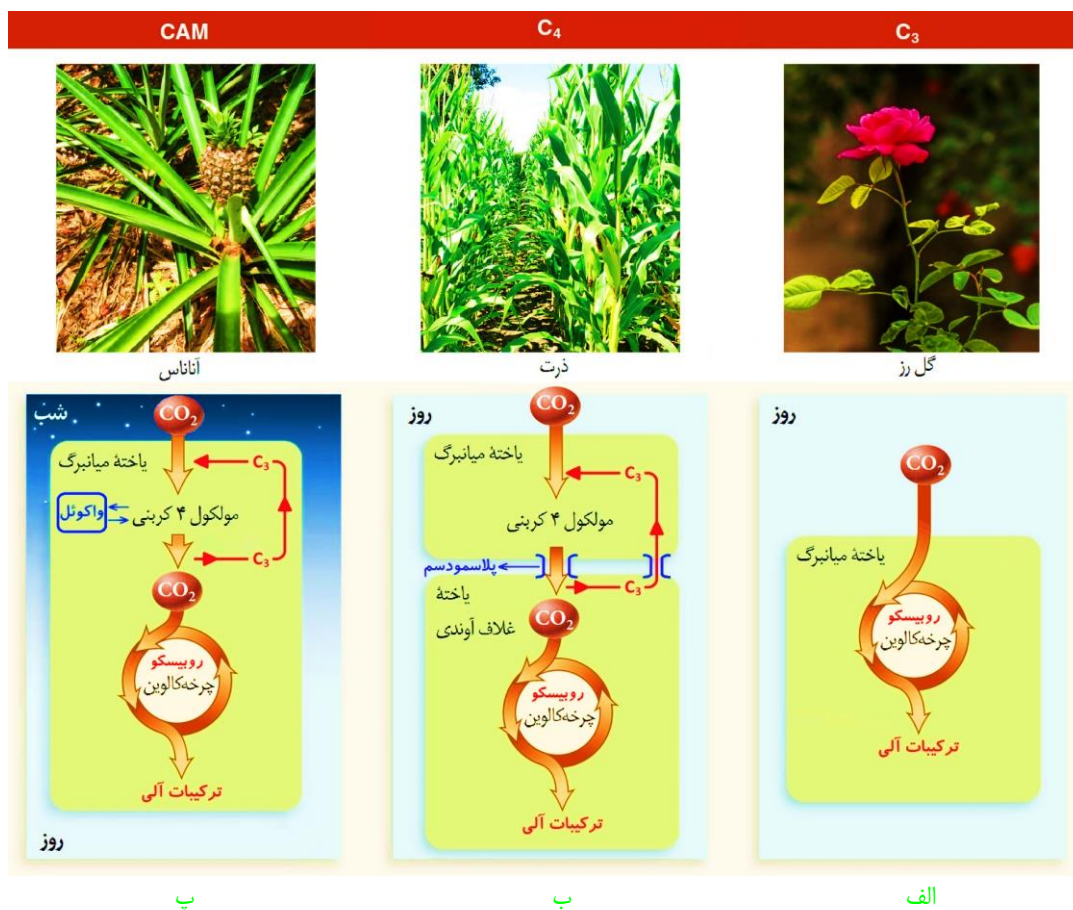
فتوسنتز در گیاهان CAM

- + **بعضی** از گیاهان در مناطقی زندگی می‌کنند که با مسئله **دمای شدید** و **نور شدید** در طول روز و **کمبود آب** مواجه‌اند.
- + در این گیاهان برای جلوگیری از هدر رفتن آب، روزنه‌ها در طول **روز بسته** و در **شب باز**ند.
- + **برگ**، **ساقه** یا هر دوی آنها در چنین گیاهانی **گوشتی** و **پر آب** است. این گیاهان در **واکوئول‌های درشت** خود **ترکیباتی** دارند که آب را نگه می‌دارند.
- + تثبیت کربن در این گیاهان، **مانند** گیاهان C_4 است، و با **فضور آنزیم‌های مختلف**، به صورت **دو مرحله‌ای** انجام می‌شود.
- x با این **تفاوت** که تثبیت کربن در آنها در یاخته‌های متفاوت انجام **نمی‌شود** و به عبارتی تقسیم بندی مکانی **نشده**، بلکه در **زمان‌های متفاوت** انجام می‌شود.

- مرحله اول: یا تثبیت **اولیه** کربن توسط آنزیم **پپسی** در **شب** انجام می‌شود که روزنه‌ها بازند.

- مرحله دوم: یا چرخه **کالوین** توسط آنزیم **روئیسکو** در **روز** انجام می‌شود که روزنه‌ها بسته‌اند.

☼ **آناناس** از گیاهان CAM (گم) است.



شکل ۱۱ - مقایسه فتوسنتز در گیاهان الف (C_3 ، ب) C_4 و پ) CAM

ویژگی‌های گیاهان C_3 نظیر گل رز

(۱) با **دما** و **نور معمولی** سازگاری پیدا کرده‌اند.

(۲) بر اساس کتاب، تنفس نوری در این گیاهان **به فراوانی** روی می‌دهد!

(۳) برگ‌های آنها دارای میانبرگ **سفتی** و **نرده‌ای** بوده و سلول‌های **غلاف آوندی** آنها **فاقد** کلروپلاست است.

(۴) تثبیت کربن در این گیاهان، فقط در **یک مرحله** انجام می‌گیرد.

+ در درون سلول‌های غلاف آوندی CO_2 وارد **پرفه کالوین** شده و آنزیم **روئیسکو** هم خاصیت **کربوکسیلازی** و هم **اکسیژنازی** خود را می‌تواند اعمال کند.

ویژگی‌های گیاهان C_4 نظیر ذرت

(۱) با **دمای شدید**، **نور شدید** و **کمبود آب** سازگاری پیدا کرده‌اند.

(۲) بر اساس کتاب، تنفس نوری در این گیاهان به ندرت روی می‌دهد!

(۳) برای جلوگیری از هدر رفتن آب، روزنه‌ها اغلب به صورت نیمه‌باز هستند.

(۴) برگ‌های آنها فقط دارای میانبرگ اسفنجی بوده و سلول‌های غلاف آوندی آنها نیز دارای کلروپلاست است.

(۵) تثبیت کربن در این گیاهان، در دو مرحله انجام می‌گیرد.

+ مرحله اول تثبیت کربن یا چرخه هاچ - اسلاک در درون سلول‌های میانبرگ، انجام می‌شود.

x آنزیم پیسی در سیتوپلاسم سلول‌های میانبرگ، ابتدا CO_2 را با یک اسید سه کربنی ترکیب و یک اسید چهار کربنی می‌سازد.

- اسید چهار کربنی با روش انتشار ساده و از طریق پلاسمودسم‌ها به درون سلول‌های غلاف آوندی وارد می‌شود.

+ مرحله دوم تثبیت کربن یا چرخه کالوین در درون سلول‌های غلاف آوندی انجام می‌شود.

x اسیدهای چهار کربنی توسط آنزیم پیسیک به صورت اسید سه کربنی و CO_2 تجزیه شده و از مولکول چهار کربنی آزاد می‌کند.

- در نهایت در درون سلول‌های غلاف آوندی CO_2 وارد چرخه کالوین می‌شود تا آنزیم روبیسکو فقط خاصیت کربوکسیلازی خود را اعمال کند.

* اسید سه کربنی حاصل هم دوباره با روش انتشار ساده و از طریق پلاسمودسم‌ها به درون سلول‌های میانبرگ برگشته تا مجدداً با CO_2 ترکیب شود.

ویژگی‌های گیاهان CAM نظیر آناناس

(۱) با دمای شدید و نور شدید در طول روز و کمبود آب سازگاری پیدا کرده‌اند.

(۲) بر اساس کتاب، تنفس نوری در این گیاهان روی نمی‌دهد! در واقع مقدار آن در این گیاهان بسیار کم شده است.

(۳) برای جلوگیری از هدر رفتن آب، روزنه‌ها در طول روز بسته و در شب باز هستند.

(۴) برگ، ساقه یا هر دوی آنها در این گیاهان گوشتی و پر آب است.

(۵) سلول‌های میانبرگ دارای واکوئل‌های درشت است.

(۶) این واکوئل‌ها دارای ترکیباتی هستند که آب را در خود نگه می‌دارند.

(۷) تثبیت کربن در این گیاهان، در دو مرحله انجام می‌گیرد.

+ مرحله اول تثبیت کربن یا چرخه هاچ - اسلاک در شب که روزنه‌ها باز هستند، انجام می‌شود.

x آنزیم پیسی در سیتوپلاسم سلول‌های میانبرگ، ابتدا CO_2 را با یک اسید سه کربنی ترکیب و یک اسید چهار کربنی می‌سازد.

- اسید چهار کربنی در طول شب در واکوئل‌های درشت این سلول‌ها انباشته شده و برگ آنها در اواخر شب یا اوایل روز ترش مزه بوده و به عبارت دیگر pH اسیدی دارند.

+ مرحله دوم تثبیت کربن یا چرخه کالوین در روز که روزنه‌ها بسته هستند، انجام می‌شود.

x اسیدهای چهار کربنی از واکوئل‌ها خارج شده، سپس آنزیم پیسیک در سیتوپلاسم سلول‌های میانبرگ، CO_2 را از اسید چهار کربنی آزاد می‌کند.

- در نهایت CO_2 وارد چرخه کالوین می‌شود تا آنزیم روبیسکو فقط خاصیت کربوکسیلازی خود را اعمال کند.

* اسید سه کربنی حاصل هم درون سیتوپلاسم باقی مانده تا به هنگام شب مجدداً با CO_2 ترکیب شود.

چرخه هاچ - اسلاک در گیاهان C_4 و CAM

(۱) بعد از جذب کربن دی‌اکسید، اولین ترکیب پایدار ساخته شده در گیاهان C_4 و CAM، نوعی اسید چهار کربنی است!

(۲) در این گیاهان چرخه هاچ - اسلاک (Hatch - Slack pathway) قبل از چرخه کالوین اتفاق می‌افتد که نامیده می‌شود.

(۳) در این چرخه آنزیم پیسی CO_2 و یک اسید سه کربنی به نام فسفوانول پیرووات (PEP) را با یکدیگر ترکیب نموده و یک ترکیب چهار کربنی می‌سازد.

(۴) این ترکیب در مجاورت روبیسکو، توسط آنزیم‌های دیگری مانند پیسیک یا فسفوانول پیرووات کربوکسی‌کیناز تجزیه شده و اسید سه کربنی و CO_2 آزاد می‌شود.

(۵) مولکول CO_2 به محل فعالیت آنزیم روبیسکو رفته تا در واکنش‌های چرخه کالوین شرکت نماید.

(۶) اسید سه کربنی حاصل، نیز به محل فعالیت آنزیم پیسی رفته تا دوباره ترکیب چهار کربنی ساخته شود.

(۷) این فرایند باعث می‌شود تا همواره در مجاورت روبیسکو غلظت CO_2 به اندازه‌ای باشد تا این آنزیم فرصتی برای اعمال خاصیت اکسیژنازی خود نداشته باشد.

مقایسه نهایی گیاهان C_4 و CAM

(۱) انواعی از گیاهان (شامل گیاهان C_4 و CAM) وجود دارند که در دمای بالا و نور شدید زندگی می‌کنند.

+ این گیاهان توانسته‌اند، علاوه بر آنزیم روبیسکو، آنزیم دیگری به نام آنزیم پیسی (فسفوانول پیرووات کربوکسیلاز PEPC) را به خدمت بگیرند.

x این آنزیم فاقد خاصیت اکسیژنازی بوده و باعث افزایش غلظت CO_2 در اطراف آنزیم روبیسکو شده تا فقط خاصیت کربوکسیلازی اعمال شود!

+ در گیاهان C_4 : این دو آنزیم «جدایی مکانی» دارند. به عبارت دیگر در دو سلول مختلف فعالیت دارند.

x آنزیم پیسی در سلول‌های میانبرگ واقع شده است.

x آنزیم روبیسکو در سلول‌های غلاف آوندی واقع شده است.

+ در گیاهان CAM: این دو آنزیم «جدایی زمانی» دارند. به عبارت دیگر هر دو در سلول‌های میانبرگ واقع شده، اما در دو زمان مختلف فعالیت دارند.

x آنزیم پیسی در شب فعالیت می‌کند.

x آنزیم روبیسکو در روز فعالیت می‌کند.

سه گیاه الف، ب و پ داریم. با فرض این که میزان فتوسنتز هیچ یک از این گیاهان یکسان نباشد، به پرسش های زیر پاسخ دهید.

۱- الف) عصاره برگ هر یک از این گیاهان در دو زمان، یکی در آغاز تاریکی (شب) و دیگری در آغاز روشنایی (صبح) استخراج و pH آنها اندازه گیری شد.

pH عصاره گیاه ب در آغاز روشنایی یعنی صبح نسبت به آغاز تاریکی اسیدی تر بود. گیاه «ب» چه نوع فتوسنتزی دارد؟ از نوع CAM

ب) برای تشخیص نوع فتوسنتز گیاه الف و پ چه راهی پیشنهاد می دهید؟ با استفاده از برش عرضی برگ آنها می توان به نوع فتوسنتز آنها پی برد.

آیا ساختار تشریحی برگ این گیاهان در تشخیص نوع فتوسنتز به شما کمک می کند؟ بله، در صورتی که در برش عرضی برگ آنها سلول های غلاف آوندی

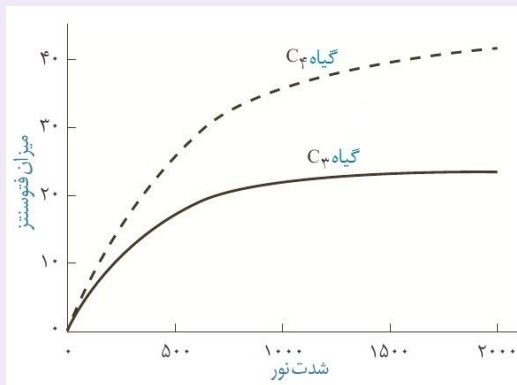
دارای کلروپلاست بودند، گیاه از نوع C_۳ و در غیر این صورت از نوع C_۴ است. به علاوه در گیاهان CAM برگ ها و ساقه ها گوشتی و آبدار هستند.

۲- نمودارهای ۱ و ۲ به ترتیب اثر کربن دی اکسید جو و شدت نور را بر فتوسنتز دو گیاه C_۳ و C_۴ نشان می دهند.

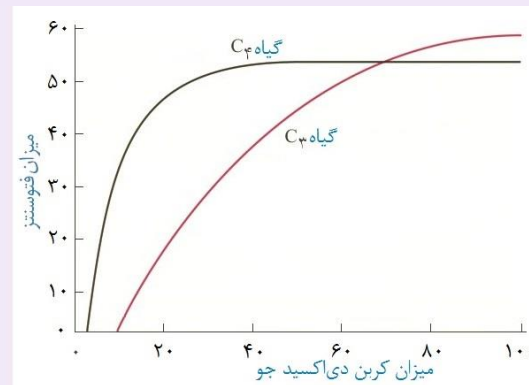
چه نتیجه ای از این نمودارها می گیرید؟

+ نمودار ۱: در غلظت کم کربن دی اکسید جو گیاهان C_۳ نسبت به گیاهان C_۴ میزان فتوسنتز بیشتری دارند. هر چند در غلظت بالا وضعیت برعکس می شود!

+ نمودار ۲: در شدت نورهای مختلف، میزان فتوسنتز در گیاهان C_۳ همواره نسبت به C_۴ بالاتر است.



نمودار ۲



نمودار ۱

جانداران فتوسنتز کننده دیگر

+ بخش عمده فتوسنتز را جاندارانی انجام می دهند که گیاه نیستند و در خشکی زندگی نمی کنند و در آب یافت می شوند.

+ انواعی از باکتری ها و آغازیان در محیط های متفاوت خشکی و آبی فتوسنتز می کنند که در ادامه به آنها می پردازیم.

نکته مهم: می توان گفت از پنج قلمرو یا پنج فرمانرو جانداران، در سه فرمانرو شامل گیاهان، آغازیان و باکتری ها فتوسنتز انجام می شود!

+ به عبارت دیگر فتوسنتزکنندگان شامل یوکاریوت ها (اغلب گیاهان و برخی از آغازیان) و پروکاریوت ها (برخی از باکتری ها) هستند.

باکتری ها: باکتری هایی که فتوسنتز می کنند، سبز دیسه ندارند، اما دارای رنگیزه های جذب کننده نورند.

+ باکتری های اکسیژن زا: بعضی از باکتری ها سبزینه دارند. مثلاً سیانوباکتری ها سبزینه a دارند و همانند گیاهان با استفاده از CO_۲ و نور ماده

آلی می سازند؛ و چون همانند گیاهان در فرایند فتوسنتز اکسیژن تولید می کنند، باکتری های فتوسنتزکننده اکسیژن زا نامیده می شوند.

x تقریباً همه واکنش ها و اتفاقات فتوسنتز که در گیاهان رخ می دهد در این گونه باکتری ها هم اتفاق می افتد.

- واکنش های نوری که در فتوسینتسم ها اتفاق می افتند یا همان زنجیره انتقال الکترون در غشای سیانوباکتری انجام می شوند.

- واکنش های مستقل از نور یا واکنش های چرخه کالوین نیز در سیتوپلاسم سیانوباکتری اتفاق می افتند.

+ باکتری های غیر اکسیژن زا: گروهی دیگر از باکتری ها، فتوسنتزکننده غیر اکسیژن زا هستند. باکتری های گوگردی ارغوانی و گوگردی سبز

از این گروه اند. رنگیزه فتوسنتزی این باکتری ها، باکتریوکلروفیل است.

x این باکتری ها کربن دی اکسید را جذب می کنند، اما اکسیژن تولید نمی کنند.

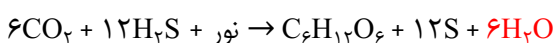
- زیرا منبع تأمین الکترون در آنها ترکیبی به غیر از آب است.

* مثلاً در باکتری های گوگردی منبع تأمین الکترون H_۲S است و به جای اکسیژن، گوگرد فاصل ایجاد می شود.

* نکته جالب این که در این باکتری ها نه تنها آب مصرف نمی شود، بلکه آب تولید هم می شود!

* از این باکتری ها در تصفیه فاضلاب ها برای حذف هیدروژن سولفید استفاده می کنند.

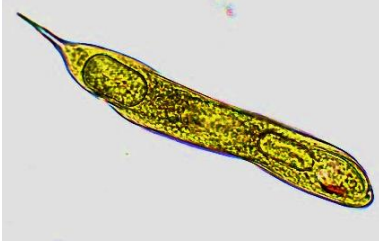
* هیدروژن سولفید گازی بی رنگ است و بویی شبیه تخم مرغ گندیده دارد.



واکنش ۴- فتوسنتز در باکتری های گوگردی

آغازیان: اعضای قنوسنتزکننده این فرمانرو به دلیل یوکاریوت بودن همانند گیاهان، دارای کلروپلاست و رنگیزه هستند.

- + آغازیان نقش مهمی در تولید ماده آلی از معدنی دارند. می دانید که جلبک های سبز، قرمز و قهوه ای از آغازیان هستند و فتوسنتز می کنند.
- + اوگلنایی که در شکل ۱۲ می بینید، جاندار تک یاخته ای، تازک دار و متحرک مثال دیگری از آغازیان فتوسنتزکننده است.
- + این جاندار در حضور نور فتوسنتز می کند یعنی رفتار فتوتوتروفی بروز می دهد!
- + در صورتی که نور موجود نباشد، سبز دیسه های خود را از دست می دهد و با تغذیه از مواد آلی، ترکیبات مورد نیاز خود را به دست می آورد.
- + به عبارت دیگر رفتار هتروتروفی از خود نشان می دهد. این موضوع نشان می دهد که اوگلنا رفتار دوگانه گیاهی - جانوری دارد!



شکل ۱۲- اوگلنا نوعی آغازی تک سلولی و قنوسنتز کننده

نکاتی در مورد قنوسنتز کننده ها

گروه اول قنوسنتز کننده ها که چشمگیرتر بوده ولی بخش کمتری از قنوسنتز را به خود اختصاص می دهند این گروه همان گیاهان هستند.

(۱) همه افراد این گروه یوکاریوت هستند و تمام ویژگی های یوکاریوت ها را دارند!

(۲) اغلب گیاهان در بخشی زندگی کرده و بیشتر در معرض دید انسان قرار دارند.

(۳) تعداد کمی از گیاهان مانند گیاهان آبی هم در آب یافت می شوند.

(۴) تعداد کمی از گیاهان انگل بوده و قنوسنتز انجام نمی دهند مانند گل جالیز و سس!

گروه دوم قنوسنتز کننده ها که کمتر چشمگیر بوده ولی بخش بیشتری از قنوسنتز را به خود اختصاص داده و در محیط های متفاوت بخشی و آبی یافت می شوند.

(۱) این گروه به دو دسته تقسیم می شوند. انواع پروکاریوتی و انواع یوکاریوتی

+ انواع پروکاریوتی

x در باکتری های قنوسنتز کننده منبع انرژی همواره نور غورشید است ولی منبع الکترون ممکن است آب یا ترکیبی دیگری مانند H_2S باشد.

x باکتری های قنوسنتز کننده از نظر نوع رنگیزه های قنوسنتزی دو نوع هستند.

- گروه اول دارای کلروفیل، مانند سیانوباکتری ها که کلروفیل a هم دارند.

* مانند گیاهان با استفاده از CO_2 و نور ماده آلی می سازند.

* در این باکتری ها نور غورشید به عنوان منبع انرژی و H_2O به عنوان منبع الکترون مورد استفاده قرار می گیرند.

* آب به عنوان منبع الکترون عمل ننموده و اکسیژن تولید می کنند، بنابراین آنها را باکتری های قنوسنتزکننده اکسیژنزا می نامند.

* تقریباً همه واکنش ها و اتفاقات قنوسنتز که در گیاهان رخ می دهد در این گونه باکتری ها هم اتفاق می افتد.

* واکنش های وابسته به نور که در قنوسیستم ها اتفاق می افتد یا همان زنجیره انتقال الکترون در غشای باکتری انجام می شوند.

* واکنش های مستقل از نور یا واکنش های پرنه کالوین نیز در سیتوپلاسم باکتری اتفاق می افتند.

* بعضی از آنها علاوه بر قنوسنتز، تثبیت کننده نیتروژن هم هستند و به صورت آزاد و یا همزیست با گیاهان زندگی می کنند.

- گروه دوم دارای باکتریوکلروفیل، مانند باکتری های گوگردی ارغوانی و باکتری های گوگردی سبز

* مانند گیاهان با استفاده از CO_2 و نور ماده آلی می سازند.

* در این باکتری ها نور غورشید به عنوان منبع انرژی و در برخی از آنها H_2S به عنوان منبع الکترون مورد استفاده قرار می گیرند.

* آب به عنوان منبع الکترون عمل ننموده و اکسیژن تولید نمی کنند، بنابراین آنها را باکتری های قنوسنتزکننده غیر اکسیژنزا می نامند.

* این باکتری ها کربن دی اکسید را جذب می کنند، اما اکسیژن تولید نمی کنند؛ زیرا منبع تأمین الکترون در آنها ترکیبی به جزء آب است.

* مثلاً در باکتری های گوگردی منبع تأمین الکترون هیدروژن سولفید H_2S است و به جای اکسیژن، گوگرد فاصلی ایجاد می شود.

* نکته جالب این که در این باکتری ها نه تنها آب مصرف نمی شود، بلکه آب تولید هم می شود!

* از این باکتری ها در تصفیه فاضلاب ها برای حذف هیدروژن سولفید استفاده می کنند.

+ انواع یوکاریوتی

x برخی از آغازیان مانند جلبک های سبز اسپیروژیر، جلبک های قرمز، جلبک های قهوه ای و نیز اوگلنا

x آغازیان قنوسنتز کننده نقش مهمی در تولید ماده آلی از ماده معدنی دارند.

- x به دلیل یوکاریوت بودن همانند گیاهان، دارای کلروپلاست و رنگیزه هستند.
- x همه واکنش‌های فرایند فتوسنتز که در گیاهان رخ می‌دهد در آنها هم اتفاق می‌افتد.
- x شامل گروه‌های متعددی از جانداران یوکاریوت هستند که به دو گروه تک‌سلولی و پرسلولی تقسیم می‌شوند.
- یوکاریوت‌های تک‌سلولی مانند اوکلنا تاژک‌دار و متحرک
- یوکاریوت‌های پرسلولی مانند برقی از جلبک‌های سبز پرسلولی‌ها مانند اسپروژیر، همه جلبک‌های قرمز، همه جلبک‌های قهوه‌ای

شیمیوسنتز

- + آیا ساختن ماده آلی از ماده معدنی فقط محدود به فتوسنتز و جاندارانی است که از انرژی نور استفاده می‌کنند؟ خیر، در شیمیوسنتز به نور نیازی نیست.
- + آیا تولیدکنندگان در اعماق تاریک وجود ندارند؟ در معادن، اعماق اقیانوس‌ها و اطراف دهانه آتشفشان‌های زیر آب شیمیوسنتزکنندگان وجود دارند.
- + امروزه می‌دانیم انواعی از باکتری‌ها در معادن، اعماق اقیانوس‌ها و اطراف دهانه آتشفشان‌های زیر آب وجود دارند که می‌توانند بدون نیاز به نور از کربن دی‌اکسید ماده آلی بسازند.
- + زیستن در چنین مناطقی برای بسیاری از جانداران غیرممکن است. دانشمندان بر اساس وضعیت زمین در آغاز شکل‌گیری حیات، بر این باورند که باکتری‌های شیمیوسنتزکننده از قدیمی‌ترین جانداران روی زمین اند نه قدیمی‌ترین جانداران!.
- + چنین باکتری‌هایی، انرژی مورد نیاز برای ساختن مواد آلی از مواد معدنی را از واکنش‌های شیمیایی، به ویژه اکسایش به دست می‌آورند. به این فرایند شیمیوسنتز می‌گویند.

انواع باکتری‌های شیمیوسنتزکننده



خلاصه‌ای از تقسیم‌بندی جانداران از لحاظ کسب انرژی

- گروه (اول) [آوتوتروف یا تولیدکنندگان]: که همه مواد آلی مورد نیاز خود را با استفاده از مواد معدنی می‌سازند. (ماده آلی $\Rightarrow$ ماده معدنی)
- + این جانداران مواد معدنی را با استفاده از یک منبع انرژی و یک منبع الکترون به مواد آلی تبدیل می‌کنند. این جانداران دو گروه هستند:
 - x پروکاریوت‌ها: که رنگیزه دارند ولی کلروپلاست ندارند، و بر اساس منبع انرژی به دو دسته فتوسنتزکننده و شیمیوسنتزکننده تقسیم می‌شوند.
 - فتوسنتزکنندگان: منبع انرژی آنها از نور خورشید است. بر اساس منبع الکترون به دو گروه تقسیم می‌شوند.
 - * فتوسنتزکنندگان اکسیژن‌زا: منبع الکترون آنها H_2O است که پس از تجزیه، گاز اکسیژن به وجود می‌آید. مانند سیانوباکتری‌ها
 - * فتوسنتزکنندگان غیر اکسیژن‌زا: منبع الکترون آنها H_2S است که پس از تجزیه، گوگرد به وجود می‌آید. مانند باکتری‌های گوگردی
 - شیمیوسنتزکنندگان: منبع انرژی و الکترون به وجود آمده آنها از واکنش‌های شیمیایی انرژی‌زا است. این گروه خود به دو گروه تقسیم می‌شوند.
 - * شیمیولیتوتروف: از واکنش‌هایی که در آنها پیش‌ماده‌ها مواد معدنی هستند، استفاده می‌کنند. مانند باکتری‌های نیترات‌ساز
 - * شیمیوارگانوتروف: از واکنش‌هایی که در آنها پیش‌ماده‌ها مواد آلی هستند، استفاده می‌کنند. مانند باکتری‌های آمونیاک‌ساز
- x یوکاریوت‌ها: که رنگیزه اصلی آنها کلروفیل a است و کلروپلاست دارند. مانند اغلب گیاهان، برقی از آغازیان، جلبک‌های سبز، قرمز، قهوه‌ای و اوکلناها
- گروه دوم) هتروتروف یا مصرف‌کنندگان و تجزیه‌کنندگان: که به مواد آلی حاصل از جانداران [آوتوتروف] نیازمندند. (ماده آلی $\Rightarrow$ ماده آلی)
- + این جانداران دو گروه هستند:

- x پروکاریوت‌ها: بسیاری از باکتری‌ها شامل باکتری‌های بیماری‌زا (انگل) و آزادزی (تجزیه‌کننده)
- x یوکاریوت‌ها: همه جانوران، همه قارچ‌ها، بسیاری از آغازیان، معدودی از گیاهان مانند گیاهان انگلی