با یاد خدا

درسنامه تفسیری فصل 6 زیست شناسی 3 : از انرژی به ماده

✳ گیاهان (بجز گیاهان انگلی مانند سس و گل جا لیز) ، جلبک ها و بعضی باکتری ها (سیانوباکتری ها و نیز انواع متعددی از باکتری های ابتدایی غیر هوازی) فتوسنتز کننده اند. (نور خورشید را جذب و از آن برای ساخت ترکیبات آلی استفاده می کنند.)

ساخت مولکول های ذخیره کننده ی انرژی:

✳متابولیسم ، مجموعه ای است از فرآیندهای شیمیایی که در بیشتر آن ها با صرف انرژی (تولید آب)، مولکول های جدید ساخته می شود (آنابولیسم = سنتز آب دهی) و در بعضی از آن ها مولکول ها شکسته می شوند (کاتابولیسم = هیدرولیز) و انرژی ذخیره شده در آن ها آزاد می شود (مصرف آب).

✳ 3 تعریف از فتوسنتز :

- فتوسنتز = تبدیل انرژی ازشار نورانی به شیمیایی
- فتوسنتز = تولید ترکیباتی که انری نورانی خورشید در آن ها به شکل انرژی شیمیایی ذخیره شده است.
- فتوسنتز = فرایندی که طی آن با استفاده از نور خورشید، مولکول های آلی ساخته می شود.

✳ درباره ی اتوتروف ها :

- جاندارانی که قادر به غذاسازی هستند ، اتوتروف نامیده می شوند. اتوتروف ها می توانند از انرژی نور خورشید یا انرژی موجود در مواد معدنی برای ساخت ترکیبات آ لی استفاده کنند.
- بیشتر اتوتروف ها فتوسنتز کننده اند (گیاهان).
- اگر منبع انرژی مورد استفاده جاندار اتوتروف نور خورشید باشد، فتواتوتروف یا فتوسنتز کننده و اگر منبع انرژی مواد معدنی باشد، در اصطلاح شیمیواتوتروف نامیده می شوند.
- از دسته شیمیواتوتروف ها می توان به باکتری هایی که در عمق اقیانوس ها و مجاور دهانه ی آتشفشان ها زندگی می کنند، اشاره نمود. این باکتری ها همیشه در تاریکی هستند و از این رو انرژی لازم برای ساخت مولکول های آلی را از مواد معدنی خارج شده از دهانه ی آتشفشان ها به دست می آورند.

فتوسنتز

فتوسنتز کنندگان از انرژی نور خورشید استفاده می کنند:

✳ فتوسنتز کنندگان سطح زمین حدود 1 ٪ از انرژی نور خورشید را که به زمین می رسد ، به دام می اندازند و آن را در فرایند فتوسنتز به انرژی شیمیایی تبدیل می کنند .

مقصود از این انرژی شیمیایی همان اولین فرآورده ی فتوسنتزی در گیاهان است. این اولین فرآورده در گیاهان C_3، یک ترکیب سه کربنه و در گیاهان C_4، یک ترکیب چهار کربنه است. در گیاهان C_3 با دو بار انجام این فرایند و تولید دو ترکیب سه کربنه، زمینه ایجاد یک قند 6 کربنه به نام گلوکز فراهم می شود اما در گیاهان C_4، با تولید تنها یک ترکیب چهار کربنه زمینه تولید گلوکز فراهم می شود و همین امر نشان دهنده با لاتر بودن بازده ی فتوسنتزی در گیاهان C_4 است.

گیاه C_3 : $C_3 + C_3 \rightarrow C_6$

گیاه C_4 : $C_4 + C_2 \rightarrow C_6$

درسنامه تفسیری فصل 6 زیست شناسی 3 : از انرژی به ماده

✳ فتوسنتز سه مرحله اصلی دارد:

1- انرژی نور خورشید به دام می افتد. (لازمه شناخت چگونگی انجام این پدیده، آشنایی با غشای ساکول ها ست که غشاء فتوسنتزی یا تیلاکوئیدی نیز نامیده می شوند.)

2- انرژی نوری به انرژی شیمیایی تبدیل می شود و به طور موقت در ATP و NADPH ذخیره می گردد. (نتیجه این مرحله، تولید ATP و $NADPH_2$ است. تولید این دو ماده محصول واقعه ای به نام فسفوری شدن نوری به طریقه غیر چرخه ای است.)

مراحل 1 و 2 ، مرحله نوری فتوسنتز نامیده می شوند و صرفا در حضور نور انجام پذیرند.

3- انرژی شیمیایی ذخیره شده در ATP و NADPH ، تشکیل ترکیب های آلی را از Co_2 ممکن می سازد. (چرخه کا لوین)

✳ خلاصه ی فرایند فتوسنتز به شکل موازنه ی زیر است :

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O \xrightarrow{\text{نور}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 + 6\,H_2O$$

این معادله نخستین بار توسط روبن معرفی شد.

این موازنه چیزی از چگونگی فرآیند فتوسنتز نشان نمی دهد، بلکه صرفا مواد مصرفی و تولیدی را مشخص می کند.

✳ محل انجام فتوسنتز: محل انجام این فرآیند در سلول های گیاهی و جلبک ها، در کلروپلاست و در باکتری های فتوسنتز کننده، غشای سلولی است .

✳ گیاه از ترکیبات حاصل از فرآیند فتوسنتز برای تولید سلولز، نشاسته، پروتئین ، لیپید و اسیدهای نوکلئیک استفاده می کند. برای تولید پروتئین (دارای عناصر C، H، O ، N و گاهی نیز S) ، لیپیدهای مرکب (دارای عناصر C، H، O ، N و P) و نیز اسیدهای نوکلئیک (دارای عناصر C ، H، O ، N و P) به منابع نیتروژن و فسفر نیاز دارد.

منبع نیتروژنی در غالب گیاهان، نیترات موجود در خاک است. این ماده، پس از انتقال به برگ، تثبیت و به آمونیاک تبدیل شده و به عنوان منبع نیتروژنی مورد استفاده قرار می گیرد.

منبع فسفر نیز یون فسفات موجود در محلول آبی خاک است.

انرژی نوری در مرحله 1 جذب می شود :

✳ مرحله ی اول فتوسنتز ، به دام افتادن انرژی خورشیدی است.

✳ پرتوهای نور خورشید از طول موج های مختلفی تشکیل شده اند که فقط محدوده مرئی آن توسط سلول های شبکیه ما قابل ادراک است.

به تقسیم بندی زیر توجه کنید : (محدوده مرئی 400 – 700 nm است.)

اشعه ی کیهانی (کشنده است و به زمین نمی رسد) ← کمتر از 280 nm

محدوده ی ماورای بنفش ← 280 – 400 nm

محدوده ی آبی ← 410 – 500 nm

محدوده ی سبز – زرد ← 510 – 600 nm

محدوده ی قرمز ← 610 – 700 nm

محدوده ی مادون قرمز ← 700 – 1000 nm

امواج رادیویی ← بیش از 1000 nm

درسنامه تفسیری فصل 6 زیست شناسی 3 : از انرژی به ماده

✳ عوامل به دام افتادن انرژی نورانی در جانداران فتوسنتز کننده، رنگیزه های فتوسنتزی و غیر فتوسنتزی اند ، به شرح زیر:

الف) رنگیزه های فتوسنتزی: شامل کلروفیل های a ، b ، c و d (نوع a و b در تمام گیاهان عالی و جلبک های سبز وجود دارد.)

ب) رنگیزه های غیر فتوسنتزی: شامل کاروتنوئیدها و فیکوبیلین ها، که این دو نوع رنگیزه در کنار مولکول های کلروفیل در غشای تیلاکوئیدی مستقرند.

- رنگیزه ها بعضی از طول موج ها را جذب و برخی دیگر را منعکس می کنند .

1- کلروفیل :

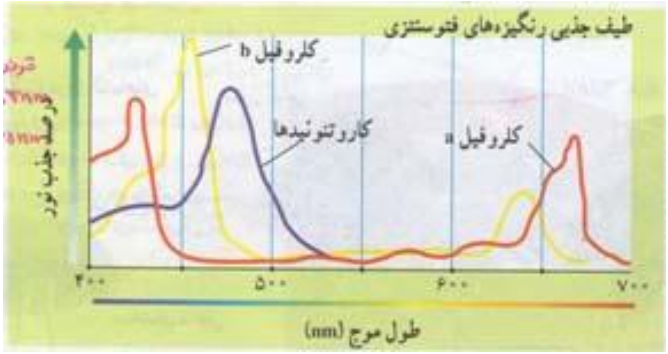
- اولین رنگیزه ی مؤثر در فتوسنتز است .
- کلروفیل ، بخش اعظم نور آبی و قرمز را جذب و نور سبز و زرد را منعکس می کند . انعکاس نور سبز موجب می شود که گیاهان ، به خصوص برگ های آن ها سبز دیده شوند .
- گیاهان و جلبک های سبز دو نوع کلروفیل دارند : a و b ' که ا لبته هر دو در فتوسنتز گیاه نقش مهمی دارند .

2- کاروتنوئیدها:

- موجب پیدایش رنگ های زرد و نارنجی در برگ های پائیزی ، میوه ها و گل ها می شوند.
- طول موج های جذبی کاروتنوئیدها با طول موج های جذبی کلروفیل ها متفاوت است. به همین علت، استفاده از این دو گروه رنگیزه موجب می شود تا میزان جذب انرژی نوری هنگام فتوسنتز توسط گیاه بیشتر شود.

خلاصه :

رنگیزه	طیف عمده ی جذبی
کلروفیل ها	قرمز و آبی و بنفش
کاروتنوئیدها	آبی و سبز



شکل 1 : نمودار طیف جذبی کلروفیل های a و b و کاروتنوئیدها در طول موج های مختلف نور

✳ با مراجعه به نمودار ، می توان به جدول خلاصه شده ی زیر رسید :

رنگیزه	پیک جذبی در محدوده ی آبی	پیک جذبی در محدوده ی قرمز
کلروفیل a	430 nm	663 nm
کلروفیل b	445 nm	645 nm
کاروتنوئید ها	بر حسب انواع خود دارای پیک جذبی سه نواره در محدوده 400 – 500 nm هستند .	

تذکر 1 : نتایج جدول قبل، به کمک حلال استن ثبت شده است. در صورت استفاده از حلا ل اتر، نتایج حدود 2 nm تغییر می کند .

تذکر 2: منظور از پیک جذبی، طول موجی است که گیاه بیشترین درصد جذب نور را ثبت می کند.

کادر 1 (برای مطا لعه) : رنگیزه ها و اتوتروف ها

نوع رنگیزه	وجود
کلروفیل ها	
کلروفیل a	تمام گیاهان عا لی و جلبک ها
کلروفیل b	تمام گیاهان عا لی و جلبک های سبز
کلروفیل c	دیاتومه ها (جلبک های طلایی) و جلبک های قهوه ای
کلروفیل d	جلبک های قرمز
کاروتنوئید ها	
بتا – کاروتن	گیاهان عا لی و اغلب جلبک ها
آ لفا – کاروتن	اغلب گیاهان و بعضی از جلبک ها
لوتئول	گیاهان عا لی ، جلبک های سبز و قرمز
ویولاگزانتول	گیاهان عا لی
فوکوگزانتول	دیاتومه ها و جلبک های قهوه ای
فیکوبیلین ها	
فیکواریترین ها	جلبک های قرمز و بعضی از جلبک های سبز – آبی
فیکوسیانین ها	جلبک های سبز – آبی و بعضی از جلبک های قرمز
آلوفیکوسیانین ها	جلبک های سبز – آبی و جلبک های قرمز

از کادر 1 می توان نکات قطعی زیر را دریافت که : کلروفیل های a و b و بتاکاروتن در تمام گیاهان عالی به عنوان رنگیزه فتوسنتزی مطرح است . ضمنا : هیچ یک از گیاهان عالی رنگیزه های فیکوبیلین را ندارن .

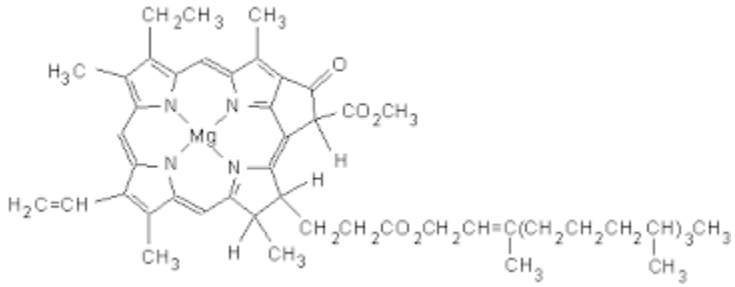
✷درون بستره کلروپلاست که فضای دوم آن را پر می کند، ساختارهای کیسه ای شکل و پهنی به نام ساکول یا تیلاکوئید وجود دارد. تیلاکوئیدها در واقع ساختارهایی از جنس غشای سلولی اند . (اما ضمنا از غشایداخلی کلروپلاست سرچشمه نمی گیرند!) هر تیلاکوئید یکی از کیسه های سازنده ی گرانوم است. در گیاهان عالی، در هر کلروپلاست ، 60-40 گرانوم و در هرگرانوم، 20-5 تیلاکوئید وجود دارد . (توجه داشته باشید که گیاهان C_4 ، به دلیل داشتن گرانوم های بیشتر و درشت تر در کلروپلاست خود، بازده ی فتوسنتزی با لاتری دارند.)

✷دسته های رنگیزه (رنگیزه های کلروفیلی و غیر کلروفیلی) به همراه تعدادی پروتئین دو گروه ساختاری به نام فتوسیستم I و II را درون غشای تیلاکوئید سازمان می دهند . (مجموعه رنگیزه ها در غشای تیلاکوئیدی در لابه لای مولکول های فسفولیپید استقرار یافته اند و همین امر، دست کم نشان دهنده ی ماهیت لیپید دوستی رنگیزه هاست.)

✷ در هر فتوسیستم نوع خاصی از کلروفیل a وجود دارد . حداکثر جذب نوری کلروفیل a در فتوسیستم I ' 700 و در فتوسیستم II ' 680 نانومتر است؛ به همین دلیل به این کلروفیل ها P_{700} و P_{680} گفته می شود. مولکول هایی به نام حامل الکترون، دو فتوسیستم را به هم وصل می کنند .

کادر 2 (برای مطا لعه) : ساختار مولکول کلروفیل

مولکـول کلروفیـل دارای یـک " سـر پـورفیرینی " و یـک " دم فیتـولی " اسـت . هسـته پـورفیرینی قطبـی شـامل یـک حلقه و یـک اتـم منیـزیم اسـت. متخصصـین معتقدنـد کـه کلروفیـل بـین لایـه هـای پروتئینـی و لیپیـدی غشاءِ تیلاکوئیـدی سـاندویچ شـده اسـت. بخـش پـورفیرینی مولکـول، بـه پـروتئین متصـل بـوده در حـالی کـه زنجیـر فیتـولی محلـول در لیپیدهاسـت و در داخـل لایـه لیپیـدی گسـترده شـده اسـت. البتـه : فئوفیـت هـا (Pheophytins) کـه کلروفیـل هـای بـدون Mg مرکـزی هسـتند ، اخیـرا بـه عنـوان اجـزاD تشـکیل دهنـده زنجیـره انتقـال فتوسـنتزی الکتـرون شـناخته شـده اند .



شکل 2 : ساختمان کلروفیـل هـا (دو بـار مثبـت Mg^{2+} بـه وسـیله ی دو بـار منفـی کـه در وسـط چهـار نیتـروژن پیرولـی به اشتراک گذاشته شده،موازنه شده است ؛ از این رو کلروفیل از نظر ا لکتریکی خنثی است.)

درباره فتوسیستم ها

★ آرایش مولکولی فتوسیستم I به شرح زیر است : (فتوسیستم =کمپلکس سازگان نوری)

- فتوسیستم I در حدود ثلث پروتئین های موجود در غشا Dتیلاکوئیدی اغلب گونه های گیاهان عالی را در بر دارد . اجزای سازنده فتوسیستمI عبارتند از:

1- کمپلکس مرکزی (Core complex)

2- رنگیزه – پروتئین های جمع کننده نور (LHCI)

3- پلی پپتید های بیرونی (Extrinsic polypeptide)

- کمپلکس مرکزی: محتوی 40 مولکول کلروفیل a

- کمپلکس ILHC : پلی پپتید های این کمپلکس، اطراف کمپلکس مرکزی قرار می گیرند و علاوه بر کلروفیل a ، محتوی نسبت قابل توجهی کلروفیل b هستند ، به طوری که در LHC I ، کلروفیل a موجود در کمپلکس حدود 4 برابر کلروفیل b است .

این کمپلکس ، علاوه بر کلروفیل های a و b ، دارای پروتئین (9 زیر واحد پلی پپتیدی)نیز هست .

3-2 واحد LHC I ، به کمپلکس مرکزی فتوسیستمI متصل می شوند .

- پلی پپتید های بیرونی: گیرنده های انتهایی ا لکترون از فتوسیستم I ، دو پلی پپتید بیرونی بنام های فردوکسین و فردوکسین ردوکتاز NADP : هستند. (اسامی پلی پپتیدها برای مطالعه)

فردوکسین : پروتئینی است آهن دار که یک ناقل الکترون محسوب می شودو با دریافت الکترون های برانگیخته شده از فتوسیستم I، احیا می شود.

الکترون ها از فتوسیستم I به فردوکسین و سپس از طریق فردوکسین : NADP ردوکتاز به $NADP^+$ منتقل می شوند.

فتوسیتم I = کمپلکس مرکزی (مرکز واکنش) با Chl_a 400 + 2-3 بخش جمع کننده ی نور با ترکیبی از زیر واحدهای پلی پپتیدی، Chl_a و Chl_b + پلی پپتیدهای بیرونی (گیرنده های الکترون)

★ آرایش مولکولی فتوسیستم II به شرح زیر است :

- فتوسیستم II ، حدود 15٪ کل کلروفیل تیلاکوئید ها را در گیاهان عا لی شامل می شود .
- به طور کلی ، میزان کلروفیل موجود در فتوسیستم II نصف مقدار آن در فتوسیستم I است .
- اجزای سازنده فتو سیستم II عبارتند از :

1- کمپلکس مرکزی (Core c0mplex)

2- رنگیزه – پروتئین های جمع کننده نور (LHC II)

- کمپلکس مرکزی : محتوی حدود 10 مولکول کلروفیل a ، 2 مولکول بتا کاروتن و یک ناقل ا لکترون به نام سیتوکروم است . (+ 5 پلی پپتید پیرا درون غشایی و 3 پلی پپتید بیرونی ' شکل 11 را مشاهده کنید . . .)
- کمپلکس LHC II : محتوی حدود 6 مولکول از دو نوع کلروفیل های a و b است .

فتوسیستم II = کمپلکس مرکزی (مرکز واکنش) با Chl_a 10 ' 2 β- کاروتن و 1 سیتوکروم + بخش جمع کننده ی نور با ترکیبی از Chl_a و Chl_b

واکنش های مرحله نوری فتوسنتز (نکات مربوط به مباحث : برانگیختگی ا لکترون در فتوسیستم ها ، تبدیل انرژی نوری به شیمیایی و عملکرد زنجیره های انتقا ل الکترون)

برانگیختگی ا لکترون و تبدیل انرژی نوری به شیمیایی (مراحل اول و دوم فتوسنتز)

بخش اول = تولید $NADPH_2$

1- واکنش ها از فتوسیستم II آغاز می شود . ا لکترون های کلروفیل a موجود در مرکز واکنش فتوسیستم II ، با دریافت طول موج 680 nm ، چنان پرانرژی می شوند که این مولکول را ترک می کنند .

اما : کمبود ا لکترون فتوسیستم II چگونه جبران می شود ؟ از فتولیز آب (یونیزاسیون آب در حضور نور) ⬇

به وسیله ی کمپلکس آزاد کننده ی اکسیژن (کادر 3)

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

2- ا لکترون هایی که از فتوسیستم II خارج می شوند ، به مولکول های پذیرنده ی ا لکترون انتقا ل می یابند. ا لکترون ها از پذیرنده وارد زنجیره ای از مولکول های ناقل ا لکترون می شوند که اغلب از نوع سیتوکروم هستند. در طی انتقا ل از یک ناقل به ناقل بعدی در زنجیره ی انتقا ل ا لکترون ، انرژیی که ا لکترون در اثر تابش نور به فتوسیستم II کسب کرده ، به تدریج آزاد می کند و این انرژی صرف تولید ATP می شود . به عبارت بهتر : تراز انرژی ا لکترون در طول زنجیره انتقا ل ا لکترون کاهش یابنده است .

$$ADP + Pi + E \rightarrow ATP$$

تبدیل ADP به ATP ، فسفوریلاسیون نامیده می شود .

3- کلروفیل a در مرکز واکنش فتوسیستم I، الکترون های آزاد شده از سیستم ناقلین الکترون را دریافت می کند. با برخورد انرژی نور به فتوسیستم I، ا لکترون ها مجددا به با لاترین سطح انرژی خود می رسند، از فتوسیستم I خارج می شوند، توسط پذیرنده الکترون دریافت می شوند و توسط این پذیرنده به مولکولی به نام $NADP^+$ انتقا ل می یابند. مولکول $NADP^+$، یون های H^+ حاصل از فتولیز آب را هم دریافت می کند و طبق واکنش زیر به $NADPH_2$ تبدیل می شود:

$$NADP + 2\,H^+ + 2\,e \rightarrow NADPH_2$$

وقایع فوق را فسفوری شدن نوری به طریق غیر چرخه ای می نامند .

به چگونگی حرکت و انتقا ل ا لکترون در غشاء تیلاکوئیدی از آب تا $NADP^+$ توجه نمائید :

$H_2O \rightarrow e \rightarrow$ نوعی سیتوکروم $\rightarrow Z \rightarrow PS\,II \rightarrow Q \rightarrow \rightarrow \rightarrow$ (انواع سیتوکروم ها) $\rightarrow PC \rightarrow PS\,I \rightarrow X \rightarrow$ فردوکسین $\rightarrow$ ردوکتاز NADP فردوکسین $\rightarrow NADP^+$ ، $NADP^+ + e + H^+ \rightarrow NADPH\,2$

دهنده ی بلافصل ا لکترون به فتوسیستم II = Z (احتما لا یک پلاستوکوئینون)

دهنده ی بلافصل ا لکترون به فتوسیستم I = PC (پلاستوسیانین)

پذیرنده ی ا لکترون فتوسیستم II = Q

پذیرنده ی ا لکترون فتوسیستم I= X

چند نکته

★ الکترون های حاصل از فتولیز آب، صرف احیای $NADP^+$ می شوند و O_2 حاصل می شود. (o_2 در عا لم گیاه ، فرآورده ثانوی فتوسنتز محسوب می شود.)

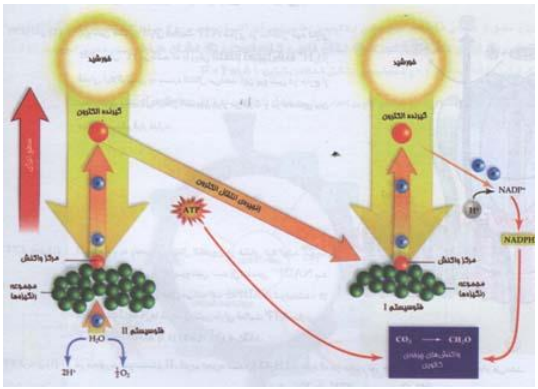
★ فتولیز آب در فضای تیلاکوئیدی یا لومن انجام می شود.

★ در بعضی از شرایط، گیاهان عا لی و جلبک ها می توانند برای احیای $NADP^+$ از هیدروژن استفاده نمایند.

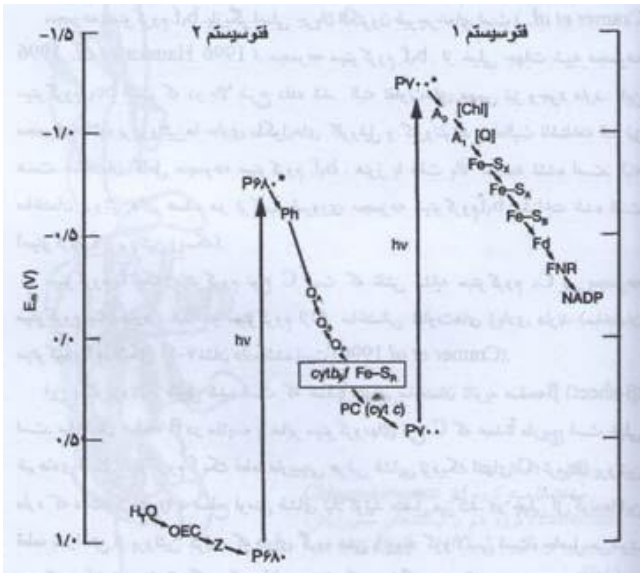
★روش اصلی انتقال ا لکترون در جانداران فتوسنتزی اکسیژنی ' انتقا ل ا لکترون غیر چرخه ای است که شرط آن وجود یک دریافت کننده ی ا لکترون از فتوسیستم II و نتیجه ی آن همانطور که در با لا ذکر شد ' اکسیداسیون آب به اکسیژن مولکولی و تولید $NADPH_2$ است . واکنش کلی این فرآیند چهار ا لکترونی به صورت زیر است :

$$2\,H_2O + 2\,NADP^+ + 2\,H^+ \qquad O_2 + 2\,NADPH + 4\,H^+$$

★ پمپی غشایی در غشاء تیلاکوئید وجود دارد . ا لکترون های برانگیخته از فتوسیستم II ، هنگام عبور از این پمپ مقداری از انرژی خود را از دست می دهند . این پمپ (همان Q) از انرژی ا لکترون ها برای تلمبه کردن یون های H^+ از استروما به درون تیلاکوئید استفاده می کند . (هر بار چرخش پمپ = ورود یک H^+ به فضای تیلاکوئیدی) ، از طرفی در نتیجه ی هیدرولیز هر یک مولکول آب در فضای تیلاکوئیدی $2\,H^+$ تولید می شود . به عبارت بهتر با هر بار فتولیز آب ، $3\,H^+$ از استروما کم و به فضای تیلاکوئیدی افزوده می شود . با ادامه ی این روند تراکم یون های هیدروژن در درون تیلاکوئید نسبت به بیرون افزایش می یابد . در نتیجه ' یک شیب غلظت هیدروژن بین دو سوی غشاء ایجاد می شود . بنابراین یون های هیدروژن بر اساس شیب غلظت ، تمایل به خروج از فضای تیلاکوئیدی و ورود به لومن دارند .



شکل 3 : طرح ساده ای از انتقا ل ا لکترون در غشاء تیلاکوئیدی



شکل4 : طرح Z برای انتقا ل ا لکترون در فتوسنتز اکسیژنی ؛ مولکول هایی که پر رنگ نوشته شده اند، یا نزدیک سطح استرومایی غشاء تیلاکوئیدی قرار گرفته اند یا از آن سطح جذب شده اند در حالی که سایر مولکول ها نزدیک سطح لومنی غشاء هستند.

بخش دوم = تولید ATP

پروتئین هایی با ماهیت دو گانه در غشای تیلاکوئید وجود دارند که هم کانا ل یونی هستند و هم عمل آنزیمی دارند. یعنی ضمن این که از طریق کانا ل خود یون های H^+ را از فضای تیلاکوئید به استروما انتقا ل می دهند، به ADP گروه فسفات می افزایند و ATP سنتز می کنند.

و اما ' چند نکته ی خلاصه و یک کادر خواندنی و کاربردی :

1- ترکیبات واسط دو فتوسیستم I و II عبارتند از : Q (نوعی کوئینون)،پلاستوکوئینون،سیتوکروم f و پلاستوسیانین ؛ این مواد واسطه ضمن حرکت الکترون به سمت فتوسیستم I متناوبا احیاء و اکسید می شوند.

2- ترکیب X که دریافت کننده ا کترون های فتوسیستم I است،یک احیاء کننده بسیار قوی است (احیاء کننده فردوکسین) و سطح انرژی آن نیز از فتوسیستم I با لاتر است.

3- با برخورد 4 فوتون انرژی تابشی با طول موج کم تر از 680 نانومتر به فتوسیستم II ، $4\ e^-$ از فتوسیستم II برانگیخته می شود. این الکترون ها توسط ترکیبات واسطه راهی فتوسیستم I می شوند که با دریافت 4 فوتون انرژی تابشی با طول موج بیشتر از 685 نانومتر ، با کمبود $4\ e^-$ مواجه شده است.

4- تولید ATP حاصل فعل و انفعال پروتون ها و عملکرد آنزیم ATP سنتتاز است. این آنزیم در سطح استرومایی غشای تیلاکوئیدی قرار دارد. تولید ATP در کلروپلاست ها که فتوفسفوریلاسیون نام دارد ، مشابه مکانیسم تولید ATP در میتوکندری هاست (فسفوریلاسیون اکسیدی).

5- به ازای هر الکترون که از درون سیستم Z غشاء تیلاکوئیدی عبور کند ، دو پروتون ، یکی در فتوسیستم I و دیگری در فتوسیستم II مورد نیاز است .

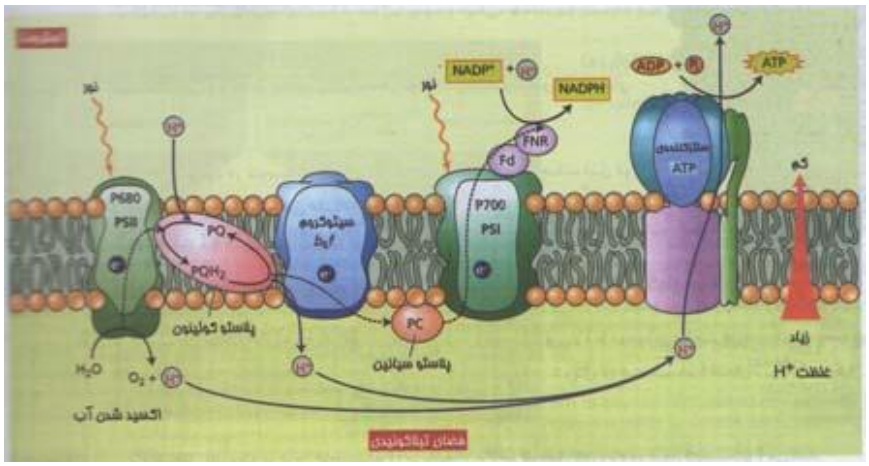
6- بر اساس نکات 3 و 5 :

به ازاء هر 4 الکترونی که از مولکول های آب خارج و به فتوسیستم های I و II منتقل می شود ، 8 فوتون مورد نیاز است . این 8 فوتون 1 مولکول O_2 ، 2 مولکول ATP و 2 مولکول $NADPH_2$ تولید می کنند.

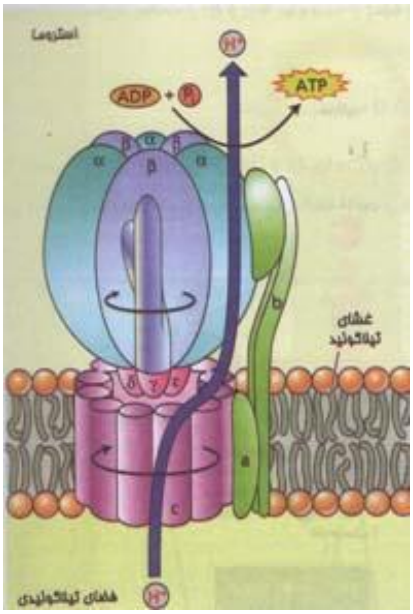
7- انتقا ل پروتون ها از غشای تیلاکوئیدی که توسط جریان الکترون صورت می گیرد،به طرف داخل است، به طوری که فضای لومن هنگامی که تیلاکوئید در معرض نور قرار گیرد ، اسیدی می شود. به ازای احیاء هر مولکول $NADPH_2$ ، 4 پروتون در عرض غشای تیلاکوئیدی انتقا ل می یابد. (این تعداد در فسفوریلاسیون اکسیدی میتوکندری ها ، 6 عدد است.)

بر اساس آن چه که شرح داده شد، طی واکنش های زنجیره ی انتقا ل الکترون، $NADPH_2$ و ATP تولید می شود که در واکنش های چرخه کالوین به مصرف می رسند. $NADPH_2$ ،تأمین کننده ی هیدروژن و ATP ، تأمین کننده ی انرژی موردنیاز واکنش های مرحله ی تاریکی فتوسنتز است در نهایت ، در مرحله ی تاریکی، ATP مصرف و $NADP^+$ برای استفاده ی مجدد آزاد می گردد.

ادامه ی ماجرا را در چرخه ی کالوین دنبال کنید (چرخه احیایی کربن – فسفات)



شکل 5 : نمایی دقیق تر از غشای تیلاکوئیدی



شکل 6 : پمپ غشایی (دارای 3 زیر واحد α ،3 زیر واحد β،و یک نسخه از هر یک از زیرواحدهای F 1 ، γ ، ε و δ ← رویهم : 10 زیرواحد)

کادر 3 (برای مطالعه) : کمپلکس آزاد کننده ی اکسیژن

★بخشی از فتوسیستم II که در اکسیداسیون مولکول آب نقش دارد ، کمپلکس آزاد کننده ی اکسیژن نام دارد . این کمپلکس در سطح لومنی غشاءِ تیلاکوئیدی قرار دارد و شامل سه زیرواحد پروتئینی به وزن 17 ، 23 و 33 کیلودالتون می باشد . در ساختار این کمپلکس 4 یون Mn^{2+} ، یک یون Cl^{-} و یک Ca^{2+} شرکت دارد . (رجوع به شکل 11)

★پروتون های تولید شده به وسیله ی اکسیداسیون آب ، در لومن آزاد می شوند . علت این امر ، ماهیت برداری غشاءِ و قرار گرفتن ترکیب آزاد کننده ی اکسیژن در سطح درونی تیلاکوئید است . این پروتئین ها نهایتا از طریق فرایند ساخت ATP از لومن به استروما منتقل می شوند .

★سا ل هاست که مشخص شده منگنز یک کوفاکتور ضروری در فرایند اکسیدشدن آب می باشد . سایر آزمایش ها نشان داده اند که یون های Cl^{-} و Ca^{2+} برای آزادسازی O_2 ضروری می باشند . هر چند در خصوص نقش آن ها اطلاعات زیادی در دست نیست .

★مطا لعات اولیه نشان می دهد که با جذب هر فوتون توسط PS II فقط $1e^{-}$ از آن منتقل می شود . اما از طرفی تولید هر مولکول O_2 ، نتیجه شکستن 2 مولکول آب و در نتیجه تولید $4H^{+}$ و $4e^{-}$ است .

سوا ل : این $4e^{-}$ فقط توسط یک PS II گرفته می شوند یا توسط چندین PS II که با هم مرتبطند ؟

اگر کلروپلاست را تحت اثر پا لس های نوری کوتاه مدت (5 ms) قرار دهیم ، پس از هر 4 پا لس ، یک مولکول اکسیژن آزاد می شود . این آزمایش و مطا لعات اسپکتروسکوپی نشان داد که یون های Mn موجود در ساختار کمپلکس آزاد کننده اکسیژن ، دارای چرخه ای از 5 حا لت اکسایشی هستند :

حا لات : S_0 ، S_1 ، S_2 ، S_3 و S_4

$$S_0 \rightarrow S_1 \rightarrow S_2 \rightarrow S_3 \rightarrow S_4$$

S_4 ، اکسید شده ترین حا لت و S_0 ، احیا شده ترین حا لت است .

$$S_0 \xrightarrow[-e^{-}]{-H^{+}} S_1$$

هنگامی که یک ا لکترون S_0 از طریق بنیان تیروزین (Z) زیر واحد $PSII\ D_1$ به کلروفیل ویژه مرکز واکنش منتقل می شود و یک یون H^{+} هم از آن وارد لومن می شود ، به حا لت S_1 تبدیل می گردد و با طی روند مشابهی حا لات S_2 ، S_3 و S_4 پدید می آید .

پس از تشکیل حا لت S_4 ، همزمان دو مولکول آب توسط این کمپلکس شکسته می شود و با گرفتن $4H^{+}$ و $4e^{-}$ حاصل از فتولیز دو مولکول آب ، حا لت S_4 مجددا به صورت S_0 در می آید و چرخه دوباره تکرار می شود .

نتیجه ی مهم = هر $4e^{-}$ حاصل از فتولیز دو مولکول آب ، توسط یک فتوسیستم دریافت می شود .

مرحله ی تاریکی = چرخه ی کالوین = چرخه ی C_3 = چرخه ی احیایی کربن – فسفات

1- این واکنش ها به کمک محصولات مرحله ی روشنایی (ATP و $NADPH_2$) و در بستره کلروپلاست انجام می شوند.

2- پذیرنده CO_2 در چرخه کالوین، یک ترکیب 5 کربنه دو فسفاته است که در اصطلاح RuDP یا Rubp (ریبولوز دی فسفات) (ریبولوز بیس فسفات) نامیده می شود.

3- واکنش های چرخه کالوین شامل سه مرحله است:

A- کربوکسیلاسیون (ترکیب CO_2 با RuDP) :

- آنزیم مؤثر در انجام واکنش اول این مرحله ،" ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز / اکسیژناز (روبیسکو = Rubisco)" نامیده می شود که دارای دو ماهیت جداگانه ی کربوکسیلازی و اکسیژنازی است.

توجه ! روبیسکو به طور معمول طی روز فعا لیت می کند،زیرا ریبولوز 1 و 5 بیس فسفات در تاریکی تولید نمی شود. این امر ناشی از تنظیم چندین آنزیم دیگر چرخه کالوین است .

یکی از مسیرهای هماهنگی فعا لیت روبیسکو با دیگر آنزیم های چرخه کالوین ، تنظیم به وسیله ی یون ها و به شرح زیر است(برای مطالعه):

به محض تابش نور به کلروپلاست ، PH استروما از 7 به 8 افزایش می یابد ؛ زیرا شیبی از پروتون در عرض غشای تیلاکوئیدی ایجاد می شود و یون های H^+ از استروما وارد تیلاکوئید می شوند. همزمان با این عمل یون های Mg^{2+} از تیلاکوئیدها خارج و موجب افزایش غلظت منیزیم در استرومای کلروپلاست می شوند.

روبیسکو PH نرما ل با لایی دارد که بسته به غلظت منیزیم می تواند بیش از 9 باشد. روبیسکو تنها زمانی فعالیت می کند که گروه NH_2 آمینواسید لیزین زیرواحدهای بزرگ آن با CO_2 به شکل کاربامات واکنش می دهد و سپس یک یون منیزیم با آن پیوند برقرار می کند .

- این مرحله بدون صرف ATP انجام می شود.

2 ترکیب 3 کربنه ی 1 فسفاته ⟵ ترکیب 6 کربنه ی ناپایدار 2 فسفاته + CO_2 ⟵ ترکیب 5 کربنه ی دو فسفاته

2 PGA — فسفوگلوکونات — RuDP + CO_2

2 (3 C – 1 P) — (6 C – 2 P) — (5 C – 2 P) + 1 C

نام آنزیم : روبیسکو ' با همراهی کوفاکتور Mg

B- احیای PGA به PGAL :

- در این مرحله، دو محصول موقت مرحله نوری یعنی ATP و $NADPH_2$ به کار گرفته می شوند.

قند 3 کربنه ی 1 فسفاته ⟵ ترکیب 3 کربنه ی 2 فسفاته + $NADPH_2$ ⟵ ترکیب 3 کربنه ی 1 فسفاته + ATP

$PGAL + H_3PO_4 + NADP^+$ ⟵ $PGAP + NADPH_2$ ⟵ $PGA + ATP$

(3 C – 1 P) — (3 C – 2 P) — (3 C – 1 P)

PGAL = گلیسر آ لدئید – 3 فسفات = نخستین قندی که به وجود می آید و دارای عامل آ لدوز (CHO) است.

- واکنش اول این مرحله در صورت عدم وجود ATP مداوم قابل برگشت است.
- عکس دومین واکنش این مرحله در گلیکولیز نیز دیده می شود.

خلاصه ی مرحله B : 2 PGA + 2 ATP → 2 PGAP + 2 NADPH 2 → 2 PGAL

C- تبدیل PGAL به قندهای 6 کربنه فسفاته :

ماده X ⟶ قند 3 کربنه ی 1 فسفاته (٪60)

(فروکتوز 1 و 6 دی فسفات) قند 6 کربنه ی 2 فسفاته ⟶ ماده X + قند 3 کربنه ی 1 فسفاته (٪40 باقیمانده)

PGAL ⟶ ماده X (٪60)

PGAL + ماده X ⟶ F (1 و 6) DP (٪40 باقیمانده)

X = دی هیدروکسی استون فسفات ماده X یک قند 3 کربنه با عامل کتونی است (C = 0O)

- یک ششم از قند 6 کربنه ی 2 فسفاته ی تولیدی (به ازای هر 6 مولکول، 1 مولکول) فسفات از دست می دهد و به عنوان فرآورده فتوسنتزی روانه قطب مصرف می شود و مابقی (به ازای هر 6 مولکول ، 5 مولکول) به RuDP تبدیل شده و صرف چرخش چرخه می گردد .
- واکنش های این مرحله در مسیر گلیکولیز نیز دیده می شود .

جمع بندی مراحل A،B و C

CO_2 + RuDP → 2 PGA + 2 ATP → 2 PGAP + 2 $NADPH_2$ → 2 PGAL → 2 F (1 و 6) DP

3 CO_2 +3 RuDP → 6 PGA + 6 ATP → 6 PGAP + 6 $NADPH_2$ → 6 PGAL → 6 F (1 و 6) DP

چند نکته و یک خلاصه ی مهم و در عین حا ل جا لب !

1- هر مولکول CO_2 معادل 2 مولکول $NADPH_2$ و3 مولکول ATP است . (تثبیت 3 مولکول CO_2 ، به 6 مولکول NADPH و 9 مولکول ATP نیاز دارد .)

CO_2 : $NADPH_2$ و ATP

1 ≅ 2 و 3

2- مصرف ATP در چرخه ی کا لوین در دو نقطه انجام می شود :

a- تبدیل ترکیب 3 کربنه ی 1 فسفاته (PGA) به ترکیب 3 کربنه ی 2 فسفاته (PGAP)

b- سنتز مجدد ریبولوز 1 و 5 بیس فسفات (RuDP) از ریبولوز 5 فسفات (RuMP)

3- با ورود 6 مولکول CO_2 به چرخه ی کالوین، 12 مولکول ATP در نقطه ی a و 6 مولکول ATP در نقطه ی b مصرف می شود .

تثبیت

$$CO_2 \xrightarrow{\text{ATP و } NADPH_2} \quad 6 \xrightarrow{18 \text{ و } 12}$$

$$6\,CO_2 + 18\,ATP + 12\,NADPH_2 \longrightarrow F\text{-}6\text{-}P + 17\,P_i + 18\,ADP + 12\,NADP^+$$

البته مقادیر ذکر شده مصرف انرژی بدون توجه به اثر تنفس نوری است که موجب اتلاف بخشی از کربن تثبیت شده فتوسنتزی گیاه را فراهم می کند. در گیاهان C_3 که در شرایط محیط عادی خود در حال رشدند ، این اتلاف 40-20 ٪ است تعداد خالص ATP و $NADPH_2$ های لازم برای تثبیت 6 مولکول CO_2 در گیاه C_3 خیلی بیشتر است.

پایان مباحث دو گفتار اول فصل 6