با یاد خدا

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

گفتار ۳ فتوسنتز در شرایط دشوار

تنفس نوری: مانع فتوسنتز

✳ تنفس نوری :

1- فرآیندی وابسته به نور است که طی آن اکسیژن، جذب و دی اکسید کربن آزاد می شود.
2- در برخی از گیاهان همراه با فتوسنتز انجام می شود.
3- مانع از ورود دی اکسید کربن به چرخه کالوین می شود و لذا فرایندی در تضاد با تولید کنندگی محسوب می شود.

✳ آنزیم روبیسکو که آغاز کننده چرخه کا لوین است، می تواند با اکسیژن نیز واکنش دهد .به عبارت دیگر، این آنزیم نه تنها موجب کربوکسیله شدن ترکیب 5 کربنی (ترکیب آن با Co_2) می شود، بلکه واکنش اکسیژناسیون (ترکیب با O_2) آن را نیز کاتالیز می کند. به همین دلیل، این آنزیم به روبیسکو (ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز – اکسیژناز) مشهور شده است.

بنابراین:

مقادیر نسبتا بالای Co_2 به نفع فرآیند فتوسنتز و مقادیر نسبتا بالای اکسیژن به نفع فرآیند تنفس نوری است.

✳ در تنفس نوری:

- مولکول 5 کربنی که با اکسیژن ترکیب شده است ، تجزیه و از آن یک مولکول 3 کربنی و یک مولکول 2 کربنی حاصل می شود.
- مولکول 2 کربنی از کلروپلاست خارج و در نتیجه واکنش هایی که بخشی از آن ها در میتوکندری ها انجام می شود، از آن یک مولکول Co_2 آزاد می شود .

(در استرومای کلروپلاست) $RuDP + O_2 \rightarrow C_2 + C_3$

$C_2 \rightarrow CO_2$ (در میتوکندری)

✳ توجه داشته باشید که : در فرآیند تنفس نوری، بر خلاف تنفس سلولی، مولکول ATP تولید نمی شود.

چند نکته جانبی

1- اسید 2 کربنی تولید شده در استرومای کلروپلاست، اسید گلیکولیک ($CH_2OHCOOH$) نام دارد. گروه کربوکسیل (COOH –) این اسید منبع Co_2 حاصل از تنفس نوری است.

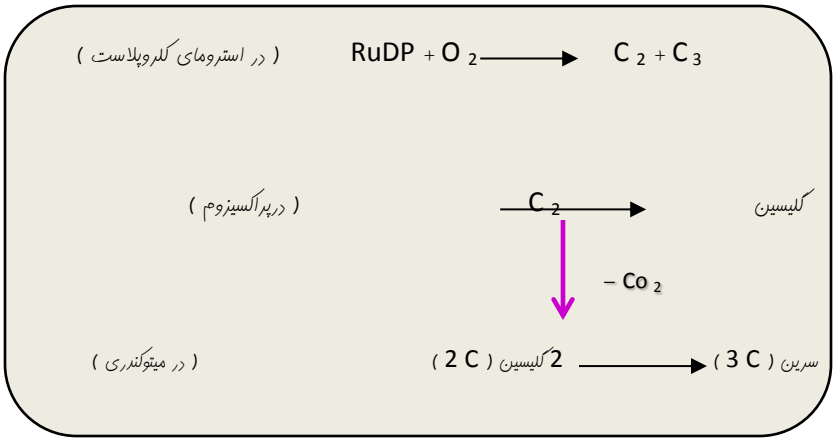
2- در واکنش کربوکسیلاسیون روبیسکو، Co_2 به کربن شماره 2 ریبولوز بیس فسفات متصل می شود حاصل ، ترکیب 6 کربنی ناپایدار است. سپس طی فعل و انفعالی، پیوند بین اتم های کربن 2 و 3 در مولکول 6 کربنی شکسته شده و دو ترکیب 3 کربنه ی 1 فسفاته (PGA) تولید می شود.

3- اسید 2 کربنی (اسید گلیکولیک) پس از تولید از کلروپلاست خارج و وارد پراکسی زوم می شود (پراکسی زوم ها ارتباط مکانی نزدیکی با کلروپلاست ها و نیز میتوکندری ها دارند و تعداد آن ها به ویژه در سلول های پارانشیمی گیاهان C_3 بسیار زیاد است). حاصل عملکرد آنزیماتیک در پراکسیزوم، تبدیل اسید گلیکولیک به آمینو اسید 2 کربنی گلیسین است .

سپس ، گلیسین از پراکسی زوم ها خارج و به میتوکندری ها وارد می شود. در میتوکندری، دو مولکول گلیسین 2 کربنی واکنش داده و یک مولکول سرین 3 کربنی تولید می کنند.

سرین تولید شده از میتوکندری ها خارج و به پراکسی زوم ها وارد می شود.

1 کربن باقی مانده از تبدیل دو گلیسین 2 کربنی به یک سرین 3 کربنی، تأمین کننده کربن Co_2 آزاد شده در تنفس نوری است .



شاید بفوای بدونی سرنوشت سرین تولیدی در میتوکندری و همینطور C_3 چی میشه ؟ ؟

- سرین تولید شده از میتوکندری ها خارج و به پراکسی زوم ها وارد میشه و در اونجا به ترتیب به اسید هیدروکسی پیرورویک و اسید گلیسریک تبدیل میشه ' اسید گلیسریک از پراکسی زوم ها خارج و وارد کلروپلاست ها میشه و در اونجا به وسیله ی ATP فسفوره و به اسید فسفوگلیسریک تبدیل میشه .

خلاصه این که : 2 مولکول اسید فسفوگلیکولیک (اسید 2 کربنی) که از طریق فعل و انفعال اکسیژناز تولید شدن ' سرانجام به یک مولکول Co_2 و یک مولکول اسید فسفوگلسریک تبدیل میشن ☺

- موضوع بعدی اینه که این همه اسید فسفوگلیسریک تکلیفش چیه ؟ خب معلومه دیگه ! اسید فسفوگلیسریک همون PGA خودمونه ، بنابراین روشنه که به PGA های چرخه ی کالوین اضافه میشه

سازگاری های ویژه ای تنفس نوری را کاهش می دهند :

✷ **هوای گرم و خشک ، تعرق گیاه را افزایش می دهد .**

از طرفی، افزایش تعرق باعث می شود تا گیاه آب را از راه روزنه ها از دست بدهد.

روزنه های بسیاری از گیاهان در هوای گرم و خشک بسته می شوند.

✷ **بسته بودن روزنه ها ممکن است دی اکسید کربن برگ را به حدی پایین بیاورد که وضع را برای انجام تنفس نوری مناسب سازد. زیرا Co_2 نه تنها وارد برگ نمی شود، بلکه با انجام فتوسنتز مصرف هم می شود.**

Co_2 در برگ و در نتیجه مناسب شدن شرایط لازم برای فعالیت اکسیژنازی آنزیم روبیسکو

O_2 (ایجاد حالت هیپر اکسیداتیو در کلروپلاست ها)

✷ **در انتها یک سئوال : برای مقابله با این وضع، چه سازگاری هایی در گیاهان انجام شده است؟**

به نظر می رسد هر عاملی که شدت تعرق را در گیاه کاهش دهد و به باز ماندن بیشتر روزنه ها در هوای گرم و خشک کمک کند،یک سازگاری در این راستا محسوب می شود.

چرخه گیاهان C_4

★ گیاهان چهار کربنی یا C_4، علاوه بر آنزیم های مورد نیاز چرخه چهار کربنی، دارای آنزیم های چرخه ی کالوین نیز هستند اما مواد لازم برای واکنش های این دو چرخه در یک سلول وجود ندارند. در نتیجه، واکنش ها در سلول های مختلفی از برگ انجام پذیر هستند.

★ در اطراف دسته های آوندی برگ گیاه C_3 و C_4 ، یک لایه سلول پارانشیمی به نام غلاف آوندی قرار دارد (Bundle sheath). این یاخته ها در گیاهان C_4، کلروپلاست دار و محل انجام چرخه کالوین هستند.بین سلول های غلاف آوندی فضایی وجود ندارد (سلول هایی فشرده اند) . همچنین، بین غلاف آوندی و دسته های آوندی فضایی دیده نمی شود. غلاف آوندی چنان دستجات آوندی را احاطه کرده است که انتقال مواد از سلول های پارانشیمی اطراف غلاف آوندی (سلول های مزوفیلی که در کتاب با عنوان یاخته های میان برگ معرفی شده اند) به دستجات آوندی، باید از طریق سلول های غلاف آوندی صورت گیرد.

★ در گیاهان C 4 چرخه کالوین در کلروپلاست سلول های غلاف آوندی و چرخه چهار کربنی (چرخه ی منجر به تولید OAA) در کلروپلاست سلول های مروفیلی انجام می گیرد. سلول های مزوفیلی و غلاف آوندی به وسیله ی رشته هایی سیتوپلاسمی با هم در ارتباط اند و از همین راه تبادل مواد بین آن ها صورت می گیرد.

★ در گیاهان C_4 ، CO_2 ای که در کلروپلاست سلول های مزوفیلی به کار گرفته می شود، عمدتا از طریق روزنه های هوایی دریافت شده است اما CO_2 ای که در چرخه کا لوین کلروپلاست سلول های غلاف آوندی مصرف می شود، در خود این سلول ها طی واکنشی تولید شده است. تولید CO_2 که لازمه تولید قندهای 6 کربنه است، بازده فتوسنتزی این گیاهان را افزایش می دهد.

★ از جمله گیاهان C_4، می توان به ذرت و نیشکر اشاره نمود.

چرخه گیاهان C_4 (چرخه اسیدهای 4 کربنه دی کربوکسیلی)

A- واکنش های سلول مزوفیلی: (درسیتوسل و کلروپلاست)

H_3PO_4 + ترکیب (اسید) چهار کربنه بدون فسفات ⟶ H_2O + CO_2 + ترکیب سه کربنه یک فسفاته

H_3PO_4 + OAA ⟶ H_2O + CO_2 + PEP

اگزا لواستیک اسید (نخستین فرآورده) — فسفوانول پیروات

سیتوسل

$NADP^+$ + ترکیب (اسید) چهار کربنه بدون فسفات ⟶ $NADPH_2$ + ترکیب چهار کربنه بدون فسفات

$NADP^+$ + ما لات (اسید ما لیک) (Mal) ⟶ $NADPH_2$ + OAA

OAA از مرحله ی نوری

در کلروپلاست

تذکر : ما لات در برخی از گیاهان C_4 ، فرآورده فتوسنتزی پایدار است. اما در گروهی دیگر از آن ها و طی واکنشی که در سیتوپلاسم سلول مزوفیلی انجام می شود، فرآورده پایدار دیگری به نام آسپارتات جایگزین ما لات می گردد. (به این مطلب در متن کتاب اشاره نشده است.)

فرآورده ی تولیدی سلول مزوفیلی (ما لات یا آسپارتات) از طریق پلاسمودسم ها به سلول های غلاف آوندی مهاجرت می کند و در آن جا ما لات چهار کربنه متحمل دکربوکسیلاسیون شده و با از دست دادن CO_2، اسکلت سه کربنه تولید می کند.

B– واکنش های سلول غلاف آوندی : در کلروپلاست

$NADPH_2$ + CO_2 + ترکیب سه کربنه بدون فسفات ⟶ $NADP^+$ + اسید چهار کربنه بدون فسفات

$NADPH_2$ + CO_2 + پیروات ⟶ $NADP^+$ + ما لات

در سیتوپلاسم

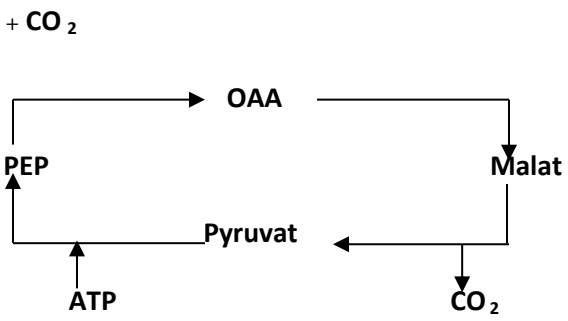
CO_2 با ورود به کلروپلاست و شرکت در چرخه کالوین ، کربوهیدرات سازی انجام می دهد

پیروات تولیدی در سیتوپلاسم سلول های غلاف آوندی در گیاهان C_4 ، از طریق پلاسمودسم ها به سلول های مزوفیلی مهاجرت کرده و در آن جا به ماده اولیه چرخه یعنی PEP تبدیل می شود. (بازسازی پذیرنده

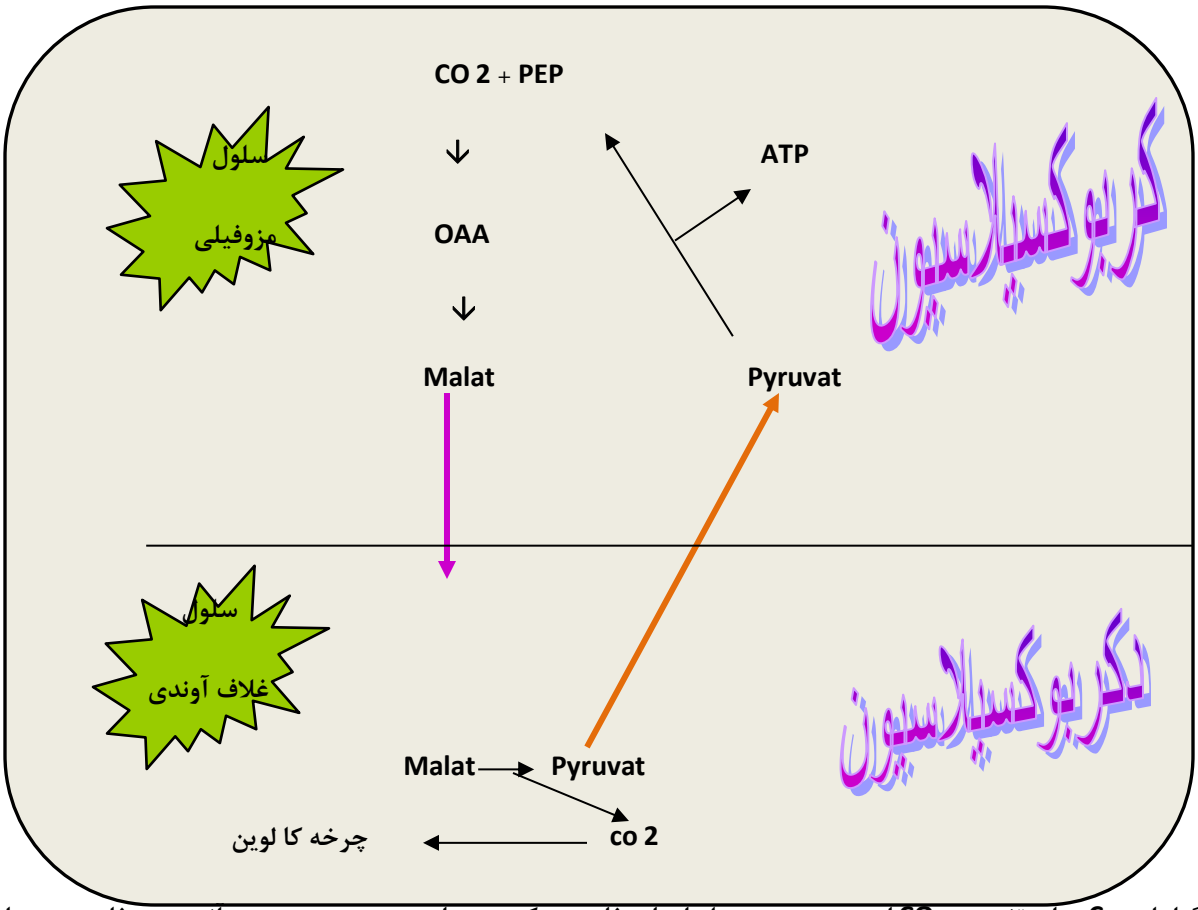
پیروات + ATP ⟶ PEP + ADP

کلروپلاست سلول مزوفیلی

★ خلاصه ی چرخه C 4 :



★ خلاصه ی دیگری از چرخه ی C 4 :



گیاهان C 4 برای تثبیت CO_2 از مسیری دو مرحله ای استفاده می کنند. در این مسیر، دو سیستم آنزیمی متفاوت و مجزا (در دو سلول مختلف) درگیر هستند: اولین سیستم در سلول های میان برگ (در کلروپلاست و نیز سیتوپلاسم) عمل می کند. این سیستم آنزیمی در واکنش های مربوط به ترکیب دی اکسید کربن با یک اسید 3 کربنی (فسفو انول پیروات = PEP) شرکت می کند . اسید 4 کربنی حاصل (اسید ما لیک) به سلول های غلاف آوندی منتقل می شود.

دومین سیستم آنزیمی در سلول های غلاف آوندی (در کلروپلاست و سیتوپلاسم) عمل می کند. در این سلول ها، دی اکسید کربن از اسید 4 کربنی آزاد و وارد چرخه کالوین می شود (نتیجه : تولید پیروات) و همانند چرخه ی کالوین در گیاهان C_3، قند سه کربنی را می سازد. (پیروات حاصله هم با ورود به سلول مزوفیلی، به فسفو انول پیروات تبدیل می شود)

سیستم آنزیمی که در سلول های میان برگ وجود دارد ، به طور مؤثری منجر به انتقال دی اکسید کربن به درون سلول های غلاف آوندی می شود (در اثر تجزیه ما لات یا آسپارتات) بنابراین تراکم CO_2 درون سلول های غلاف آوندی در مقایسه با جو بیش تر است . این حالت، وضع را برای انجام فتوسنتز مناسب می کند و مانع از انجام تنفس نوری می شود. وجود تراکم با لای دی اکسید کربن در اطراف آنزیم روبیسکو (کلروپلاست و سیتوپلاسم سلول غلاف آوندی) در گیاهان C_4 سبب شده است که حتی با وجود دماهای با لا و شدت های نور زیاد (عوامل مناسب برای تنفس نوری)، این گیاهان بر تنفس نوری غلبه کنند و لذا می توانند در حالی که روزنه های آن ها تقریبا بسته است، در دماهای با لا و شدت های نور زیاد با بیش ترین کارآیی عمل کنند و همچنین مانع از افزایش دفع آب شوند. به همین دلیل گیاهان C_4 در آب و هوای گرم سریع تر از گیاهان C_3 رشد می کنند.

کارایی گیاهان C_4 در دمای با لا ، شدت نور زیاد یا کمبود آب، تقریبا دو برابر گیاهان C_3 است.

دو خصوصیت در چرخه گیاهان C_4 وجود دارد که بر زیان های ناشی از افزایش درجه ی حرارت فائق می آیند:

اول این که : قدرت کاتا لیزوری آنزیم تولید کننده OAA (آنزیم کربوکسیله کننده ی PEP) بالاست و از این رو با غلظت CO_2 ای معادل CO_2 هوا اشباع می گردد. گیاهان C_4 می توانند ضمن بسته تر نگهداشتن روزنه (و بنابراین حفظ آب)، CO_2 را با سرعتی معادل و یا بیشتر از گیاهان C_3 تثبیت کنند.

دوم این که : با تغلیظ CO_2 در سلول های غلاف آوندی ،تنفس نوری متوقف می شود.

گیاهان CAM :

★ متابولیسم اسید کراسولاسه (CAM = Crassulacean Acid Metabolism) که نوع دیگری از اختصاصی شدن فتوسنتز در گیاهان بیابانی است ، عمدتا در گیاهان خانواده ی کراسولاسه مشاهده می شود. این نوع متابولیسم، مختص خانواده کراسولاسه نیست و در تعدادی از خانواده های نهاندانه مانند گل ناز و کا لن کوئه و نیز در برخی گیاهان دیگر مانند ثعلب،کاکتوس و آناناس یافت می شود:

★ برگ این گیاهان و نیز ساقه و دمبرگ آن ها عموما گوشتی و آبدار است . ا لبته گیاهان گوشتی و آبداری مانند سا لیکورینا نیز وجود دارند که فاقد متابولیسم CAM هستند .)

★ گیاهان CAM به لحاظ ویژگی های ساختمان داخلی برگ مشابه گیاهان C_3 هستند. از طرفی : به لحاظ نحوه تثبیت CO_2 مشابه گیاهان C_4 اند . بنابراین نتیجه این که :

*گیاهان **CAM** همون واکنش های گیاهان C_4 رو انجام می دن اما به جای مکان های مختلف (مزوفیلی و غلاف آوندی)، زمان های مختلفی رو برای انجام واکنش هاشون دارن (تاریکی و روشنایی)*

به بیان دیگه :

گیاهان CAM واکنش های سلول مزوفیلی گیاهان C_4 رو در تاریکی و واکنش های سلول غلاف آوندی رو در روشنایی به انجام می رسونن !

★ **ویژگی های متابولیسم CAM :**

1- در برگ گیاهان CAM ، روزنه ها در طول شب (خنک) بازند و در روز (گرم و خشک) بسته. چرخه باز و بسته شدن روزنه ها در گیاهان CAM، عکس سایر گیاهان است. از آن جا که این گیاهان بومی نواحی بیابانی اند ، بسته شدن روزنه ها در طول روز سبب کاهش تعرق در آن ها و ذخیره ی آب در این گیاهان می شود.

اما از طرفی :

مسیر خروج H_2O و ورود CO_2 یکی است !

از این رو :

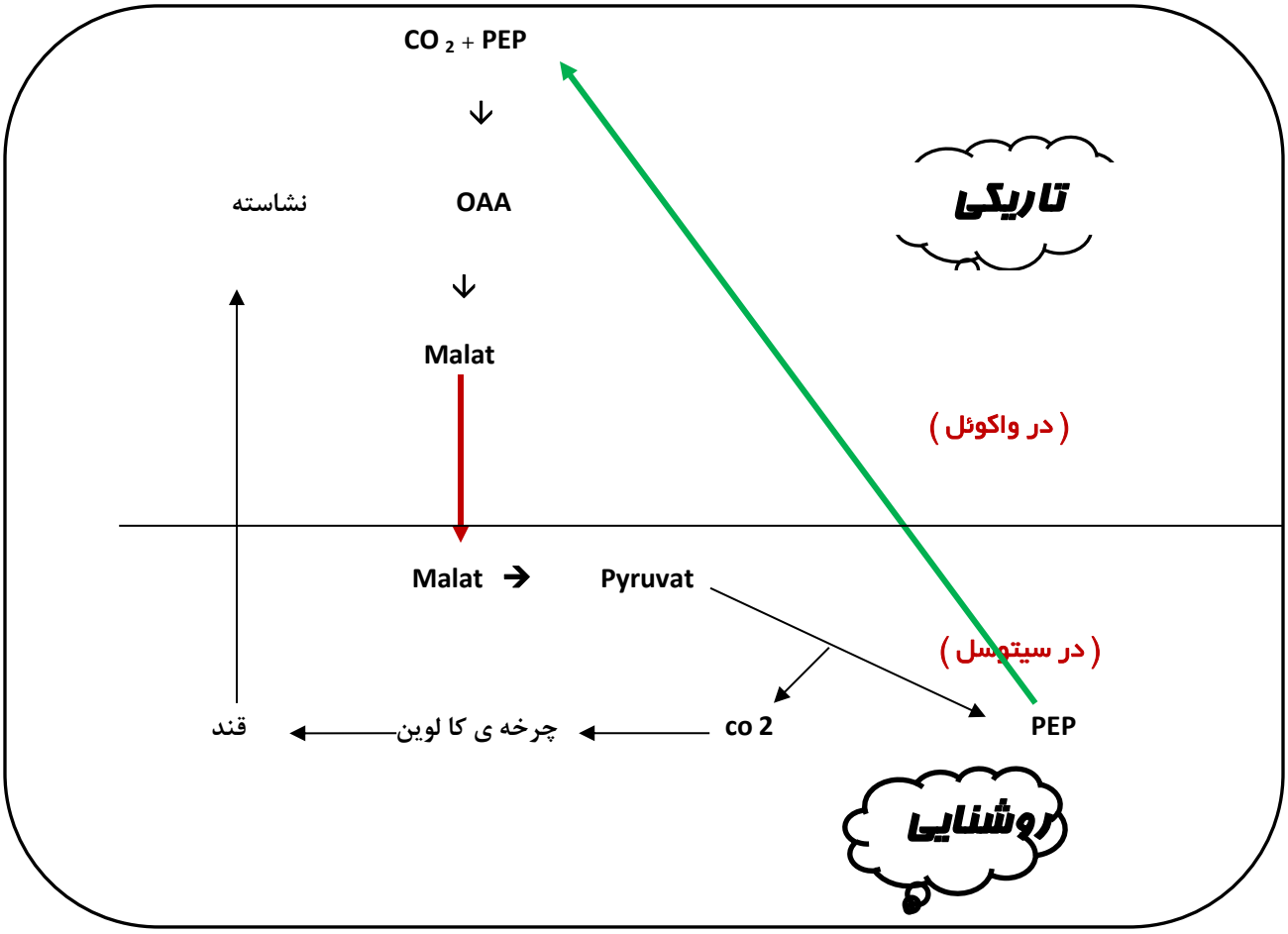
تثبیت اولیه CO_2 (اسیمیلاسیون) که نیازمند ورود CO_2 جو است ، در شب صورت می گیرد.

2- پذیرنده چرخه های C_4 و CAM (فسفو انول پیروات) از تجزیه ی نشاسته و سایر قندها حاصل می شود.

3- اسید ما لیک در گیاهان CAM در واکوئل های بزرگ سلول های مزوفیلی برگ تولید می شود.

4- در طول روز تعداد اسیدهای آلی موجود در برگ کاهش می یابد (مصرف اسید ما لیک موجود در واکوئل ها = افزایش PH برگ). بر عکس، در طول شب تعداد اسیدهای آلی موجود در برگ افزایش می یابد (همراه با کاهش PH برگ). این چرخه شبانه روزی تشکیل اسیدهای آلی با چرخه شبانه روزی باز و بسته شدن روزنه ها همراه است *(در طول شب که روزنه ها بازن ، CO_2 وارد و تثبیت میشه ، اسید آ لی سنتز میشه و تراکم اسید میره با لا ، برعکسشم در طول روز رخ می ده)*

★ خلاصه ی چرخه CAM :



در گیاهان CAM ، شب هنگام، دی اکسید کربن در واکوئل ها به صورت اسید آلی (اسید مالیک) تثبیت می شود. طی روز که دما بالا و رطوبت کم است ، روزنه ها بسته اند ،تا از انجام تعرق که می تواند برای گیاه مرگ آور باشد ، ممانعت کنند . اسیدهای آلی که در شب تشکیل شده اند ، در روز، در سیتوسل دی اکسید کربن آزاد می کنند (دکربوکسیله می شوند) . دی اکسید کربن به درون کلروپلاست ها انتشار می یابد و وارد چرخه ی کالوین می شود که مولکول های پر انرژی مورد نیاز خود را (ATP و $NADPH_2$) از واکنش های نوری فتوسنتز گرفته است .

کارایی فتوسنتز نوع CAM چندان بالا نیست. گیاهانی که این نوع فتوسنتز را انجام می دهند ، گر چه قادر به حفظ بقای خود در گرمای شدید هستند، اما معمولا به کندی رشد می کنند.

پایان