

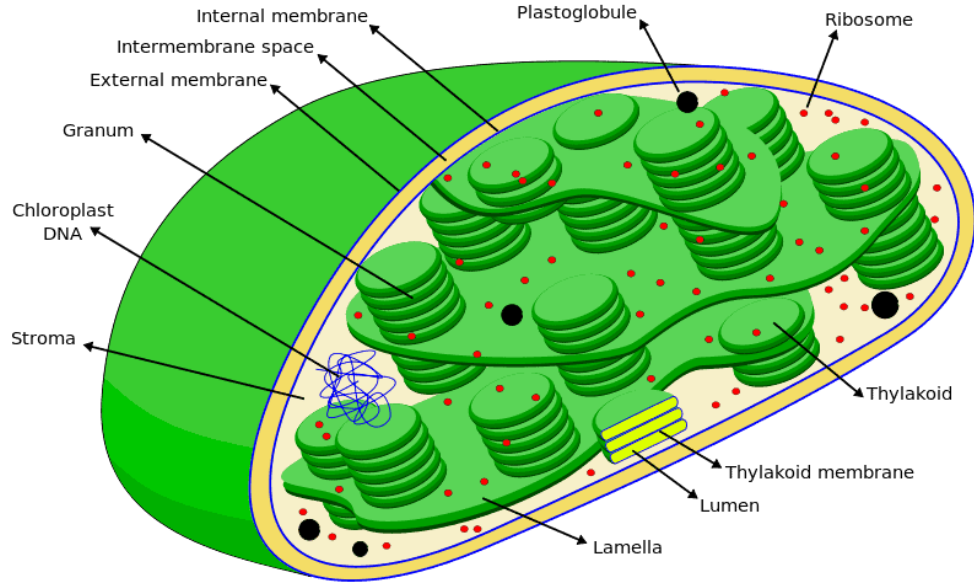
التركيب الضوئي Photosynthesis

النباتات الخضراء تختلف عن معظم الكائنات الأخرى بكونها ذاتية التغذية Autotrophic أي إنها تصنع غذائها بنفسها من خلال تحويل ثاني اوكسيد الكربون اللاعضوي الى مواد عضوية سكرية داخل البلاستيدات الخضراء بمساعدة الطاقة الضوئية بعكس الحيوانات والإنسان التي تعتمد في غذائها على المصادر الجاهزة للمواد الغذائية العضوية المجهزة من النبات ولهذا تسمى Heterotrophic .

لحدوث عملية التركيب الضوئي يجب توفر العناصر الأساسية المساهمة في انجازها والمتمثلة في الماء الذي يجهز من خلال الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة المجاورة للشعيرات الجذرية بشكل أساس، أو من ما يمتصه الجزء الخضري بشكل ثانوي، وثاني اوكسيد الكربون الذي يجهز من المحيط الخارجي للنبات بشكل أساسي أو من ما ينتجه النبات خلال عمليات التنفس الخلوي، اضافة للبلاستيدات الخضراء والضوء، ولأجل فهم عملية التركيب الضوئي بشكل أوسع يجب دراسة و توضيح ما يلي:

أ - البلاستيدة الخضراء Chloroplast:

هي عبارة عن جسيمة حية (عضية) سايتوبلازمية تمثل المركز الذي تتم فيه عملية التركيب الضوئي حيث تنتظم فيها جزيئات الكلوروفيل والأصبغ المساعدة الأخرى بنظام خاص يسمح بنقل الطاقة ما بين جزيئات الصبغات التي تمتص الضوء وتحوله الى عدة جزيئات أخرى قبل أن تصل الى مكان تأثيرها، فقد تتحول الطاقة الضوئية من جزيئة كلوروفيل a الى جزيئة كلوروفيل a أخرى؛ أو من جزيئة كلوروفيل b الى جزيئة كلوروفيل a أو من جزيئة كاروتين الى جزيئة كلوروفيل a. لقد كشف المجهر الالكتروني بان البلاستيدات الخضراء (chloroplast) محاطة بزوج من الأغشية ينطوي (ينبعج) الداخلي منها للداخل من عدة أماكن ليكون النظام الصفائحي للبلاستيدة و هو المسؤول عن تفاعلات الضوء (التفاعلات الكيموضوئية) وذلك لاحتوائه على صبغات الكلوروفيل وأشباه الكاروتينات.



يتكون النظام الصفائحي من صفائح أو أكياس تسمى البذيرات Granum ، وعند اجتماع اثنين أو أكثر منها يتكون ما يسمى بالبذيرة Grana وهي جمع كلمة Granum وعند امتداد احد الأكياس أو الصفائح العائدة لبذيرة معينة خلال حشوة البلاستيدة واتصالها بكيس أو صفيحة أخرى تعود الى بذيرة ثانية يتكون ما يسمى بالصفيحة الحشوية Stroma Lamellae. فراغ البلاستيدة المسمى Stroma أو Matrix هو عبارة عن سائل ذات طبيعة غروية لاحتوائه على البروتينات والأنزيمات ويشترك في تفاعلات الظلام (الكيموحرارية) الخاصة بتنشيط ثاني أوكسيد الكربون خلال عملية التركيب الضوئي.

ب- الطاقة الضوئية : Light energy

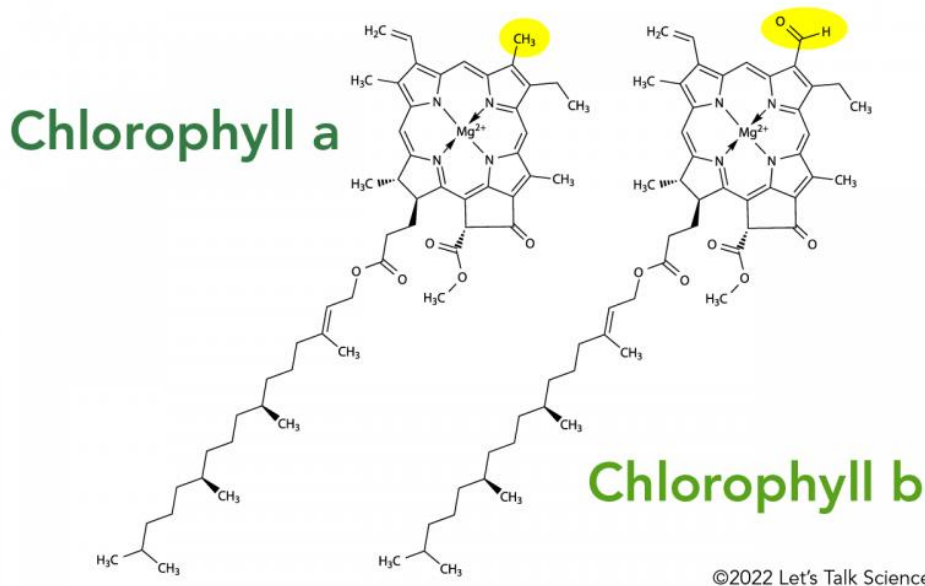
عبارة عن موجات ذات طبيعة دقائقية (أي تتكون من دقائق) عرفت بالفوتونات Photons أو الكمات quanta وهذه الفوتونات أو الكمات تمتلك تردد وطاقة وطاقتها تتناسب عكسياً مع طول موجتها الضوئية.

ج- الصبغات النباتية : Plant Pigments

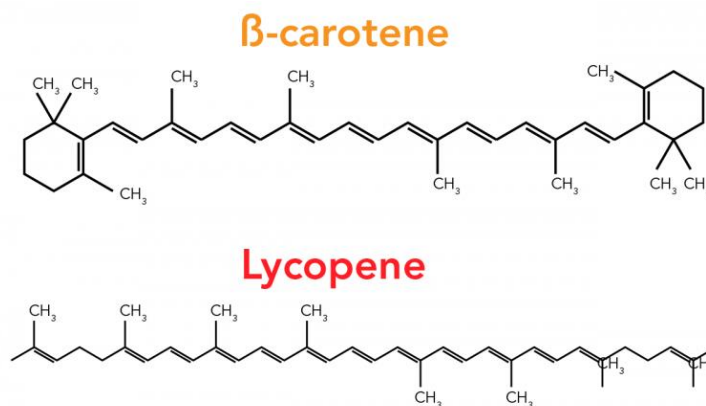
عبارة عن جزيئات كيميائية تمتص نطاقات معينة من أطوال الموجات الضوئية وبكفاءة عالية ولا تمتص أطوال موجات أخرى ولهذا تظهر بألوان مختلفة (علماً بأن الضوء الأبيض العادي هو خليط من الموجات كلها). بشكل عام تصنف الأصباغ النباتية الى اربعة فئات هي chlorophylls, carotenoids

anthocyanins و betalains ، أن امتصاص الطاقة الضوئية من قبل البلاستيدات الخضراء يتم بواسطة الصبغات Pigments التي تحتويها البلاستيدات والتي تصنف الى :

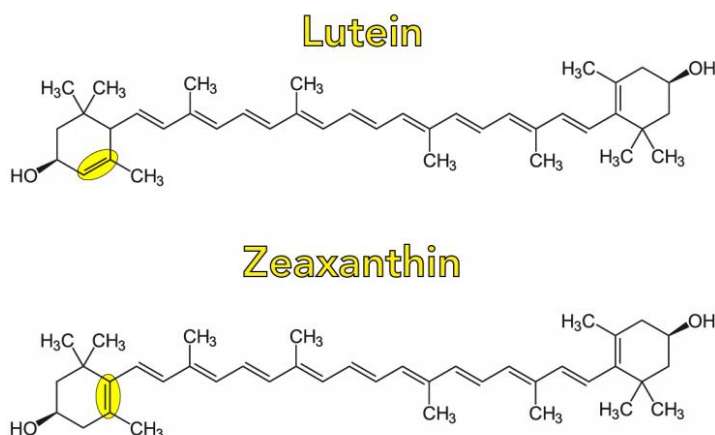
1- الصبغات الرئيسية : و تشمل صبغات الكلوروفيل وخاصة (a الخضراء المزرقه) و (b الخضراء المصفرة) والتي تشكل حوالي ٦٥٪ من الصبغات الموجودة في البلاستيدات الخضراء.



2- الصبغات المساعدة أو ما يسمى بأشباه الكاروتينات و تشمل صبغات الكاروتين (ذو اللون الأصفر - البرتقالي - الأحمر). بيتا كاروتين مسؤول عن اللون البرتقالي في الجزر والبطاطا الحلوة. تظهر أوراق الخريف باللونين الأحمر والأصفر بسبب ظهور الكاروتينات، يحدث هذا عندما يتحلل الكلوروفيل استجابة لأشعة الشمس الأقل.



والزانتوفيل Xanthophyll (ذو اللون الأصفر أو البني واللذان يشكلان نسبة 6% و 29% على التوالي من الصبغة الموجودة في البلاستيدة الخضراء).



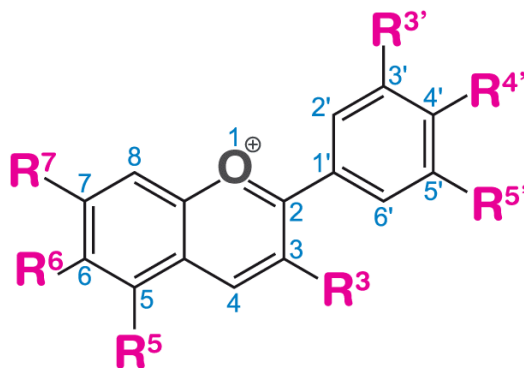
©2022 Let's Talk Science

يحتوي الزانتوفيل على أصباغ مثل اللوتين وزيكسانثين لديهم تركيب كيميائي مشابه للكاروتين، لكن لديهم جزيئات أوكسجين إضافية، لهذا كل أسمائهم تنتهي بالمقطع -in. تم العثور على Xanthophylls في العديد من الخضار الخضراء، وفي بعض الزهور، وتستخدم بعض الزانتوفيلات كملون غذائي.

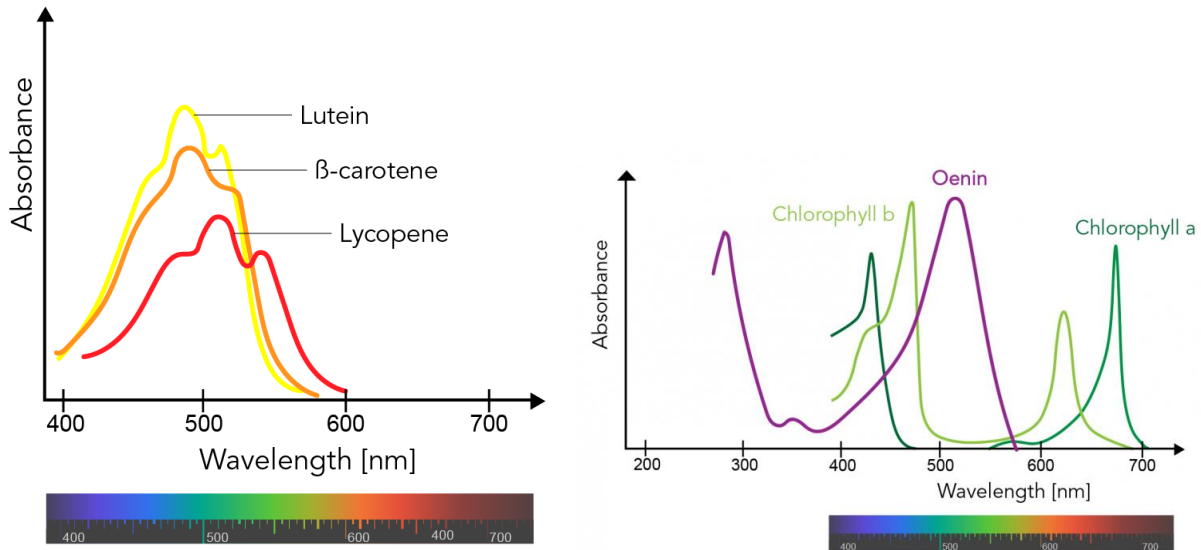
كما ام هناك مركبات الفلافونويد **Flavonoids** وهي من عوائل المركبات الموجودة في النباتات، اذ أنها تنتج ألوان الأحمر والأصفر والأزرق والأرجواني، وان النوع الأكثر شيوعاً من الفلافونويد هو الأنثوسيانين anthocyanin الموجود في فجوات الخلايا. يرجع اللون الأحمر في الورود والتفاح والكرز والملفوف الأحمر إلى الأنثوسيانين.

ANTHOCYANIN STRUCTURE

BYJU'S
The Learning App



أن كل من الصبغات الرئيسية والمساعدة نشطة ضوئياً وتساهم بشكل فعال في أسر الطاقة الضوئية حيث أن عملية التركيب الضوئي تستخدم جميع الأطوال الموجية ضمن الطيف المرئي لكن أكثر الموجات الضوئية تأثيراً على أحداث التركيب الضوئي هي الزرقاء والحمراء والتي تمتص من قبل جزيئات كلوروفيل a و b بكفاءة عالية أما الموجات الضوئية التي تقع ضمن المناطق الوسطى للطيف المرئي (الموجات الضوئية الخضراء) فإنها تمتص بصورة رئيسية من قبل أشباه الكاروتينات التي لا تمتلك القدرة على استخدام الطاقة الضوئية الممتصة من قبلها لذلك تحولها الى جزيئات الكلوروفيل لكي تستخدمها في عمليات التركيب الضوئي.



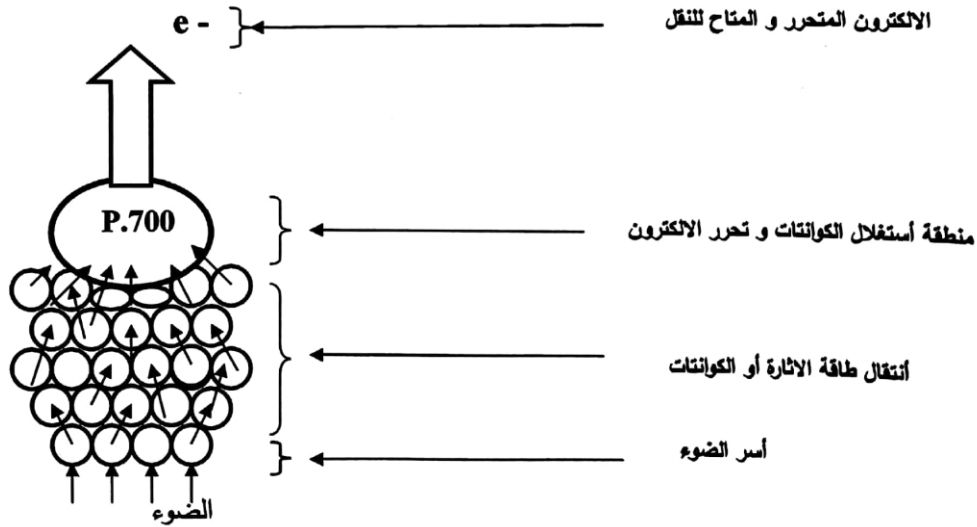
تهيج الصبغات : Irritation of pigments

عند امتصاص الصبغات المشتركة في عمليات التركيب الضوئي للضوء فان الفوتونات أو الكمات التي يحتويها الضوء سوف تؤدي الى تنشيط وتهيج الالكترونات التي تدور في أفلاك الصبغات وعندئذ ترتفع هذه الالكترونات محملة بالطاقة الى مستوى أعلى وعند عودتها الى حالتها الأصلية بعد مرور مدة قصيرة (10⁹ ثانية) فإنها تفقد الطاقة الزائدة وبأشكال مختلفة فينتقل جزء منها الى مركبات كيميائية خاصة تسمى حوامل الالكترونات مثل NADP فيختزل الى NADPH₂ وذلك من اجل تكملة عملية التركيب الضوئي

ويخزن الجزء المتبقي من الطاقة الزائدة بشكل مركبات غنية بالطاقة مثل مركب الأدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) بعد أن يتحد مركب الأدينوسين ثاني الفوسفات (ADP) مع حامض الفوسفوريك.

وحدة التركيب الضوئي : Photosynthetic Unit

لقد اعتقد الباحثون الأوائل في التركيب الضوئي بان امتصاص وتحويل الطاقة الضوئية الى طاقة كيميائية يتطلب وجود بلاستيدة خضراء كاملة النمو والتركيب، لكن لوحظ من التجارب بان وجود أجزاء صغيرة من البلاستيدة يكفي لحدوث التركيب الضوئي وهذا يشير الى إمكانية تكون البلاستيدة من وحدات صغيرة تسمى وحدات التركيب الضوئي وهي تمثل اصغر مجموعة من جزيئات الصبغات المتقاربة من بعضها وبترتيب هندسي منتظم وتتعاون مع بعضها في امتصاص الطاقة الضوئية ونقلها إلى مكان استغلالها حيث يحدث انطلاق أو تحرر الالكترونات (شكل ادناه).



المحتويات غير النشطة ضوئياً في البلاستيدة The photosynthetically inactive contents of the plastid

مما سبق اتضح بان أصباغ الكلوروفيل وأشباه الكاروتينات تمثل مواد نشطة ضوئياً في البلاستيدة وتساهم بشكل فعال في أسر الطاقة الضوئية، لكن هذا لا يكفي لتكملة حدوث عملية التركيب الضوئي بل يتطلب

الأمر الى إسهام مركبات كيميائية تساعد في نقل الإلكترون والتي تسمى بالمواد غير النشطة ضوئياً وتشمل:

أ- السايتركرومات Cytochromes : هي مركبات بروتينية ويوجد منها في البلاستيدة سايتوكروم f (Cyt.f) وسايتركروم b (Cyt.b) .

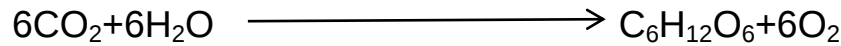
ب- الفيرودكسينات Ferredoxins : مركبات تحتوي الحديد وتقوم بنقل الكترون ولها القدرة على اختزال مواد أخرى.

ج- الكوينويدلات Quinone: هي اصباغ حيوية يوجد منها في البلاستيدة الخضراء مجموعة كبيرة ومن أمثلتها Plastoquinone (PQ) هو مركب عضوي حامل للإلكترون يلعب دوراً أساسياً في عملية التمثيل الضوئي حيث يشارك في التدفقات الإلكترونية الخطية والبدلية، اذ يعاني تفاعلات الأكسدة والاختزال بسبب نقله الإلكترونات. :ما ان فيتامين K يعمل كحامل للإلكترونات وربما يقوم بعملية الأكسدة والاختزال ايضاً.

مراحل عملية التركيب الضوئي

سابقاً كان يعبر عن عملية التركيب الضوئي بالمعادلة أدناه

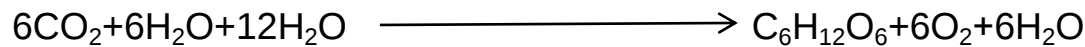
طاقة ضوئية



كلوروفيل

لكن حديثاً ثبت عدم صحة هذه المعادلة لان بموجبها كان يعتقد بان مصدر O_2 الناتج من عملية التركيب الضوئي هو من CO_2 كلياً أو من كل من CO_2 والماء معاً. لكن الدراسات أثبتت بان مصدر O_2 الناتج هو الماء فقط حيث يحدث انشقاق ضوئي الماء Photolysis واستناداً إلى ذلك فإن المعادلة تكون بهذا الشكل:

طاقة ضوئية

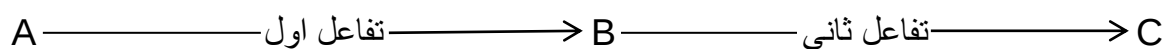


كلوروفيل

أن التعبير عن عملية التركيب الضوئي بمعادلة كيميائية واحدة لا يوضح جميع الحقائق المتعلقة بما يحدث داخل البلاستيدة، أي لا يبين بشكل واضح التغيرات التي تحدث للمواد اللاعضوية حتى تتحول إلى مواد عضوية خاصة وان التجارب قد أثبتت بأن عملية التركيب الضوئي تحوي مرحلتين؛ مرحلة ضوئية وأخرى لاضوئية وهذا ما تؤكد الأدلة التالية:

الأدلة العلمية لوجود مراحل الضوء والظلام في عملية التركيب الضوئي:

١- تجارب الضوء المتقطع للعالم واربرغ **Worburg** : لقد توصل هذا الباحث إلى أن معدل عملية التركيب الضوئي للنبات تحت الضوء المستمر ولفترة زمنية معينة هو أقل من معدل التركيب الضوئي لنفس النبات عندما يستلم نفس الكمية من الضوء لكن بصورة منقطعة تفصلها فترات ظلام. ولتفسير هذه الحالة وضع النموذج التالي:



حيث أن A : هي نقطة بدأ عملية التركيب الضوئي والمتمثلة بتفاعل الماء مع CO_2

B: هي نقطة وسطية في عملية التركيب الضوئي حيث يتكون خلالها مركبات وسطية

C : هي نقطة انتهاء عملية التركيب الضوئي و تكون نواتجه النهائية مثل $C_6H_{12}O_6$

فعند تعرض النبات إلى ضوء مستمر ذو شدة عالية يكون التفاعل من A إلى B أسرع من التفاعل في تحول B إلى C ونتيجة للتباين في معدل سرعة التفاعلين فسوف يحدث تراكم في B وان زيادة تكوين B سوف لا يؤثر على معدل تكوين C طالما كان التفاعل الثاني من (B إلى C) لا يملك القدرة على استخدام كل B المتوفر له عن طريق التفاعل الأول (بسبب قلة سرعته). وعلى هذا الأساس يحدث خلال عملية قطع الضوء تحول B إلى C والتي يكون خلالها التفاعل الأول متوقف أو قليل (بسبب عدم توفر الضوء) وهكذا فان استخدام الضوء المنقطع سوف يؤدي إلى تكوين كمية أكبر من C. أما عند نمو النباتات تحت شدة إضاءة واطئة فيكون معدل تكون B من A واطئ وأقل من تحول B إلى C. مما سبق يتضح بان التفاعل الأول (من A إلى B) هو المحدد لمجمل تفاعلات التركيب الضوئي وهو تفاعل كيموضوئي أي يتطلب وجود الضوء لحدوثه بشكل أساسي.

1- تجارب درجة الحرارة

وجد أيضا من التجارب بان درجة الحرارة لا تؤثر في التفاعلات الكيموضوئية (التفاعل الأول لكنها تؤثر في التفاعلات الكيموحرارية (التفاعل الثاني) فعند نمو النبات تحت شدة إضاءة عالية يزداد تكون B من A وعند زيادة درجة الحرارة تحت هذه الظروف يحدث زيادة في تكوين C من B.

2- اخذ CO_2 خلال الظلام

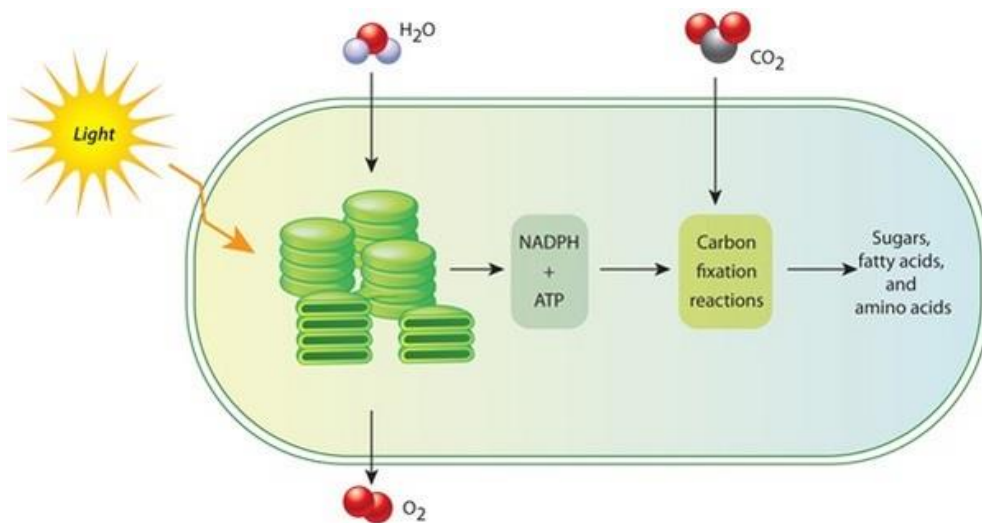
وجد من خلال التجارب بان وضع مجموعة من النباتات تحت شدة ضوء عالية وفي جو خالي من CO_2 يؤدي الى تراكم بمادة B وبشكل ملحوظ لكن هذه المادة تزول بشكل تدريجي أو يقل تركيزها عن تجهيز النباتات بـ CO_2 تحت ظروف الظلام. أن نتائج هذه التجارب أوضحت بأن عملية التركيب الضوئي تتضمن نوعين من التفاعلات هما:

أ- التفاعلات الكيموضوئية (تفاعلات الضوء) Photochemical reaction :

وتتميز بأنها تتطلب وجود الضوء، سريعة، غير حساسة لدرجة الحرارة، تحدث في البذيرات والصفائح ما بين البذيرات ويتم خلالها انشطار الماء ضوئياً.

ب - التفاعلات الكيموحرارية (تفاعلات الظلام) Thermochemical reaction :

وتتميز بأنها لا تحتاج الى تواجد الضوء، بطيئة، ارتفاع درجة الحرارة يؤدي الى إسراعها، تحدث في الحشوة ويتم خلالها اختزال CO_2 .



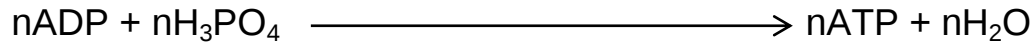
أولاً: التفاعلات الكيموضوئية : Photochemical reaction

تستطيع هذه التفاعلات أن تبدأ من الضوء الضعيف وتزداد بزيادته الى حد معين حيث يتشبع جزئي الكلوروفيل بكل ما في استطاعته امتصاصه من الضوء وعند ذلك تنشط حركة الالكترونات الموجودة في الكلوروفيل، وعندما تميل هذه الصبغات للعودة الى حالتها الأصلية غير المثيجة تخرج منها الطاقة الزائدة وينتقل جزء منها الى حوامل الالكترونات ويخزن الزائد منها بشكل مركبات ATP الغنية بالطاقة بعد أن تتحد مركبات ADP مع حامض الفسفوريك، وتسمى عملية دخول الفسفور برابطة غنية بالطاقة وبالطريقة السابقة الذكر فسفرة ولان هذه التفاعلات تحدث تحت تأثير الضوء فتسمى فسفرة ضوئية. ان أول من ذكر الفسفرة الضوئية Photophosphorylation هو الباحث Arnon عام ١٩٥٤ حيث بين من خلال تجاربه مقدرة البلاستيدات الخضراء المعزولة من النبات والمعرضة للضوء على تكوين مركبات ال ATP الغنية بالطاقة، وبهذا اثبت بأن الماييتوكوندرية ليست هي الجزء الوحيد في الخلية الذي ينتج الطاقة. لقد وجد من التجارب بأن البلاستيدات الخضراء تستطيع أن تقوم بتفاعلين كيموضويين هما الفسفرة الضوئية الدائرية و الفسفرة الضوئية غير الدائرية وكما يلي :

الفسفرة الضوئية الدائرية : Cyclic photophosphorylation

يحدث هذا النوع من الفسفرة في البكتريا التي تمتلك القدرة على تصنيع الغذاء بوجود الضوء، وفي هذا النوع من الفسفرة لا ينتج غاز الاوكسجين كما أن تكوين ATP لا يصاحبه أي تغير في مستلم الالكترونات أو مسلمها وان الالكترونات المنبعثة من الكلوروفيل قد ترجع إليه وحسب المعادلة التالية:

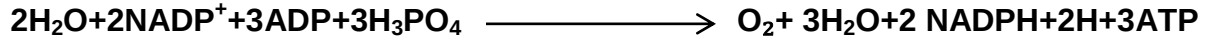
كلوروفيل



ضوء

ب - الفسفرة الضوئية غير الدائرية: No-cyclic photophosphorylation

يحدث هذا النوع من الفسفرة في النباتات الراقية ويحدث خلاله انتاج غاز الأوكسجين ضمن النواتج النهائية. كما أن تكوين ATP يكون مرتبط بنقل الالكترونات من الماء الى المستلم النهائي للإلكترونات NADP^+ ومن خلال عدة مركبات ناقلة للإلكترونات وكما موضح أدناه:



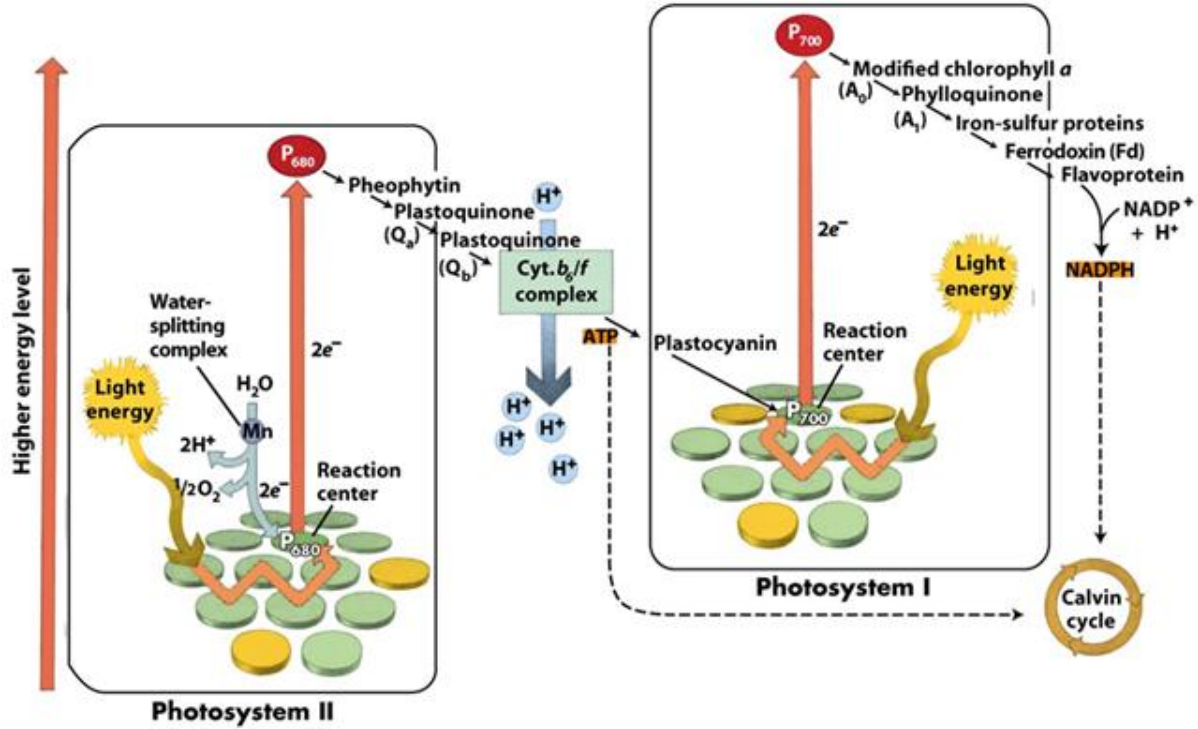
كلوروفيل

طبيعة الفسفرة الضوئية غير الدائرية :

لقد توصل الباحث اميرسن Emerson الى أن كفاءة التركيب الضوئي تكون ضعيفة عند الموجات الضوئية الطويلة (الضوء الأحمر بطول 683-700 مليمايكرون) في حين استعمال النبات للموجات الضوئية القصيرة بطول 673-680 مليمايكرون مع الموجات الضوئية الطويلة في نفس الوقت أدى الى زيادة معدل عملية التركيب الضوئي. عرفت هذه الظاهرة بتأثير امير Emerson effect وأوضحت بأنه يوجد نوعين من التفاعلات الضوئية المتناغمة مع بعضها في عملية التركيب الضوئي وكما يلي:

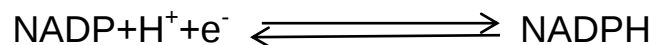
النظام الضوئي الأول photosystem 1 : يتعلق بالصبغات الممتصة للضوء ذو الموجات الطويلة (683 مليمايكرون) فأكثر، هذه الصبغات تشمل نوع خاص من كلوروفيل (a) يسمى Pigment 700 ويرمز له P700 (وهو يستطيع امتصاص الضوء ذو طول الموجة 700 مليمايكرون) والكاروتينات الفعالة.

النظام الضوئي الثاني Photosystem 2 : يتعلق بالصبغات الممتصة للضوء ذو الموجات القصيرة (173-180) مليمايكرون والتي تشمل الشكل الآخر من كلوروفيل (a) وبقية كلوروفيل (b). فبعد امتصاص الطاقة الضوئية وتركزها في مجموعتين مختلفتين من كلوروفيل (a) داخل صفائح الكرانا أو البذيرات يحدث التالي:



الفسفرة الضوئية و انتقال الالكترونات من ph.II الى ph.I ثم الى NADP^+ (تأثير اميرسن)

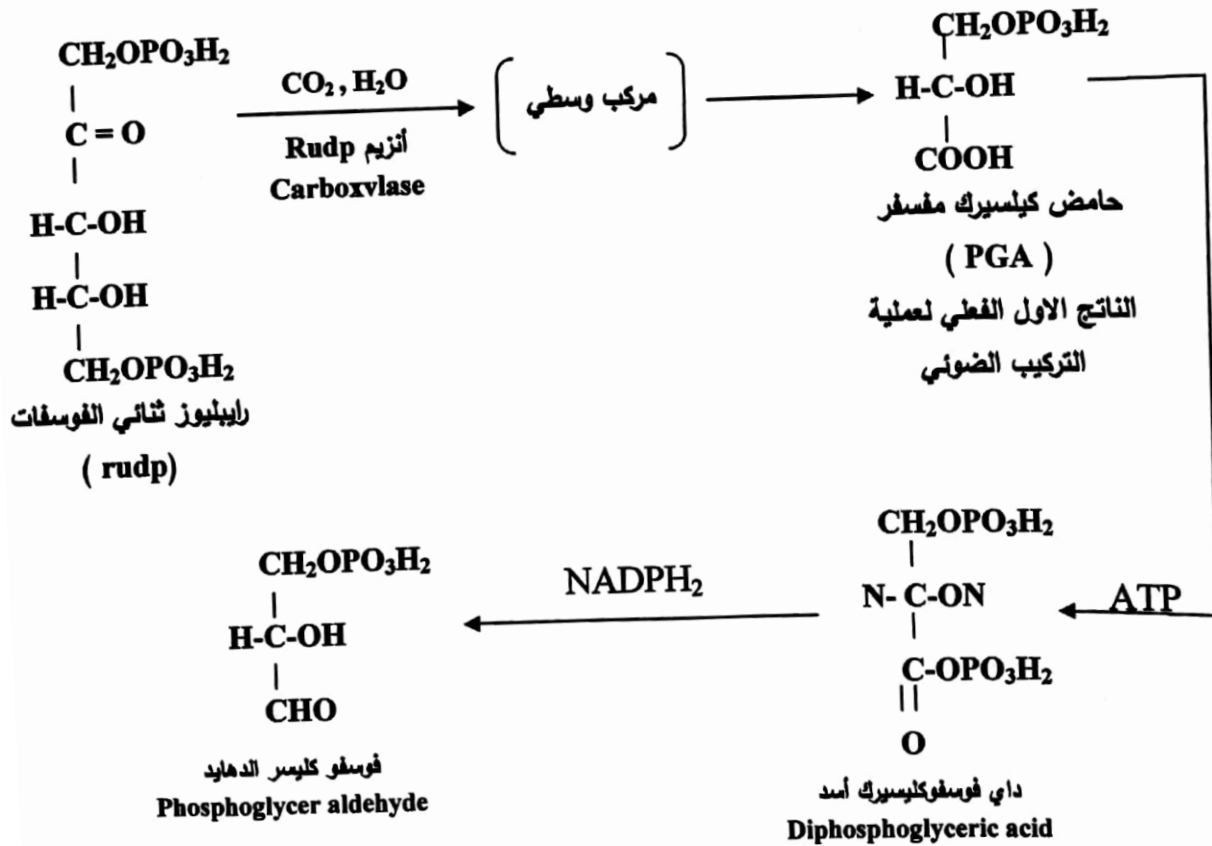
تنطلق الالكترونات من جزيئات كلوروفيل a (P700) الموجود في النظام الضوئي الأول نتيجة امتصاصها للطاقة الضوئية واثارتها الى جزيئات الفيروكسين Ferredoxin تاركة جزيئات الكلوروفيل متأيّنة بشحنة موجبة ومن ثم تقوم جزيئات كلوروفيل (a) العادية الموجودة في النظام الضوئي الثاني بامتصاص الموجات الضوئية المختلفة وتتأين بشحنة موجبة نتيجة انطلاق الالكترونات منها وتركز الطاقة الممتصة فيها ثم تنتقل هذه الالكترونات عبر الحوامل حتى تستلم من قبل جزيئات الكلوروفيل المتأينة في مركز التفاعل الأول. وهكذا فان جزيئات الكلوروفيل في كل من المركزين تمر بسلسلة متعاقبة من التأين والتعادل حيث تتعادل جزيئات الكلوروفيل المتأينة بشحنة موجبة في مركز التفاعل الأول بالالكترونات المنطلقة من مركز التفاعل الثاني بينما تتعادل جزيئات الكلوروفيل المتأينة في مركز التفاعل الثاني بواسطة الالكترونات الناتجة من تحلل الماء. اثناء انتقال الإلكترون خلال هذه الحوامل يحصل فقد في الطاقة التي يحتويها الإلكترون وتتحول هذه الطاقة إلى طاقة كيميائية بشكل ATP , وفي المرحلة الاخيرة ينتقل الإلكترون من الفيروكسين الى مركب (NADP⁺) Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate الذي يتحد مع ايون الهيدروجين مكوناً (NADPH) .



النتيجة النهائية لتفاعلات الضوء هو تصنيع الطاقة البنائية ATP في عملية الفسفرة الضوئية وإنتاج المركب الاختزالي NADPH .

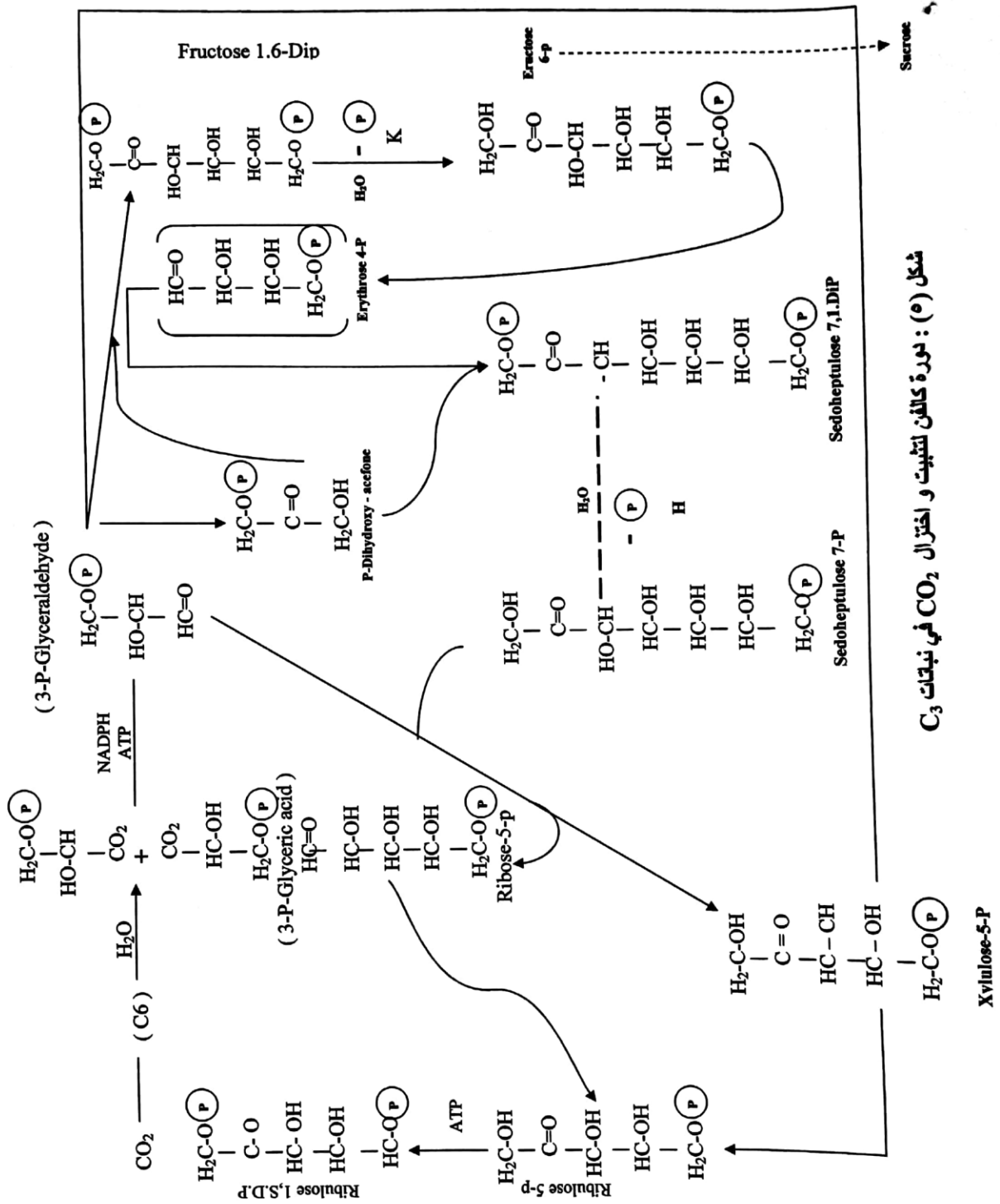
ثانياً: التفاعلات الكيموحرارية (تفاعلات الظلام) : Thermochemical reaction

تسمى أيضاً بتفاعلات تثبيت واختزال CO_2 , إذ تبين من خلال التجارب بأن CO_2 يتحد مع مركب خماسي ذرات الكربون يعرف برباييلوز ثاني الفوسفات (ribulose 1,5-diphosphate (RuDP) ويرمز له rudp وذلك بمساعدة انزيم ribulose diphosphate (RuDP) carboxylase وله RuDPCase ليكون مركباً وسطي غير مستقر سرعان ما يتحول الى جزيئين من حامض الكليسريك المفسفر Phosphoglyceric acid والذي يرمز له (PGA) وهو يمثل الناتج الأول الفعلي لعملية التركيب الضوئي. بعد ذلك يمر (PGA) بمرحلتين تفاعليتين تختزل فيها مجموعة الكربوكسيل COOH إلى مجموعة الديهايد CHO وهذه العملية الاختزالية تتطلب وجود طاقة وقوة اختزالية وهذا ما قد تم تجهيزه خلال تفاعلات الضوء، فالطاقة تأتي من ATP والقوة الاختزالية من NADPH^2 .



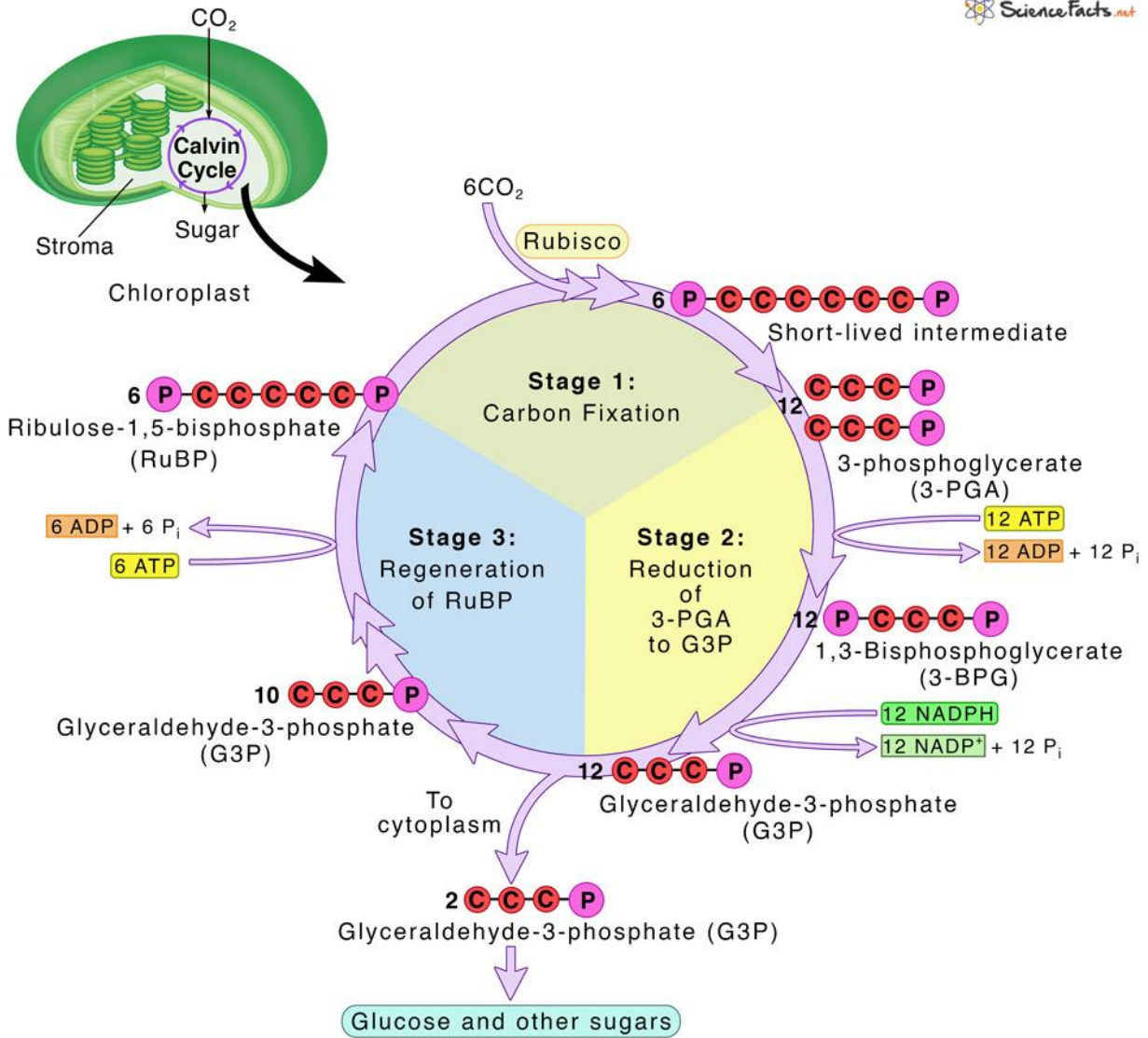
المسار الابتدائي التفاعلات الظلام في نباتات C3

ولا نتاج جزيئة واحدة من سكر سداسي الكربون يحدث اتحاد جزيئتين من الكليسريديةايد المفسفر لتتكون جزيئة واحدة من سكر سداسي الكربون المفسفر والتي تمر فيها بعد بمرحلة انفصال مجموعة الفوسفات عنها لتتكون جزيئة سكر سداسية الكربون حرة وهكذا وبعد ذلك تتحول هذه الجزيئة الى خماسية أو سداسية أو سباعية لتعود بعدها لتكون (rudp) مرة ثانية، والذي يتميز بتواجده بصورة مستمرة وبتراكيز عالية ولفترات طويلة في الخلية النباتية. في حين (PGA) لا يتواجد بتركيز عالية ولفترات طويلة وسرعان ما يتحول الى مركبات أخرى كالكسريات السداسية الكربون مثل سكر العنب (glucose) وسكر الفاكهة (fructose) والتي يمكن أن تتواجد بتركيز عالية في الخلية النباتية ولفترات طويلة. الباحثان كالفن وبنسن Calvin and Bensen اكتشفا بان التفاعلات الكيموحرارية السابقة الذكر والتي تجري خلال الظلام لتثبيت CO₂ تحدث بشكل دائري و اطلقا عليها اسم دورة كالفن Calvin cycle (الشكل ادناه) .



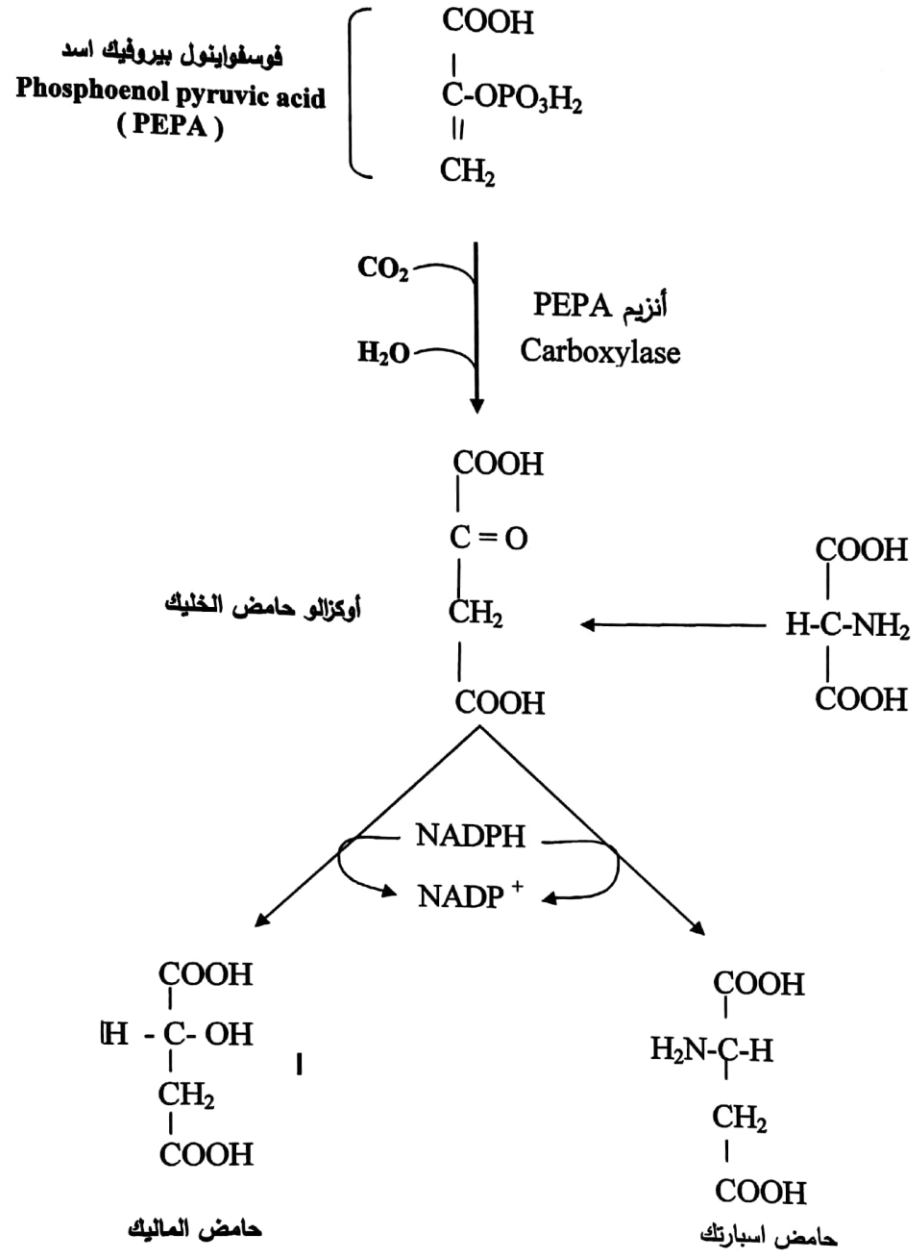
شكل (٥) : دورة كاليفن لتثبيت واختزال CO₂ في نباتات C₃

Calvin Cycle



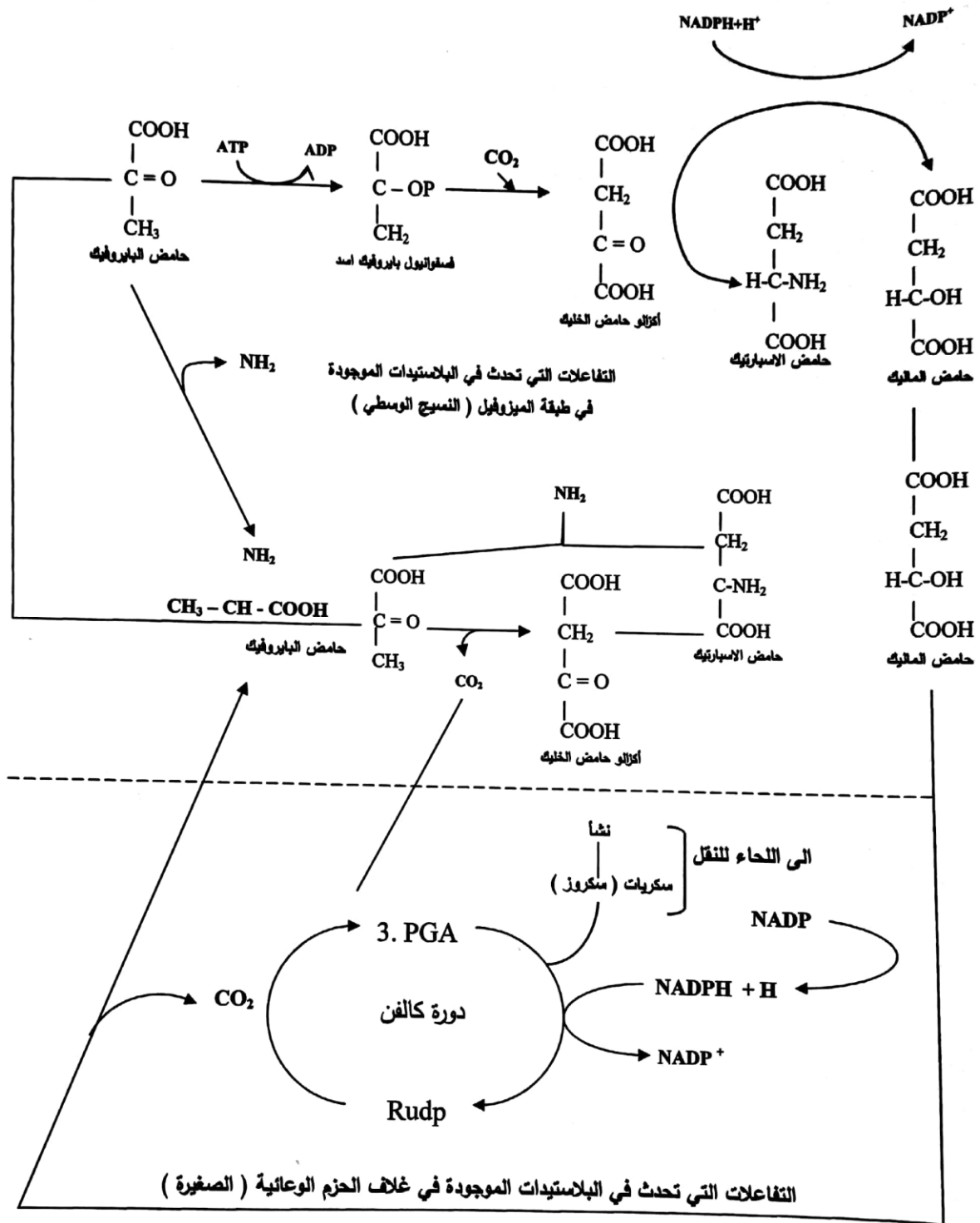
لكن من خلال التجارب اللاحقة تبين بأن دورة كالفن ليس هي المسار الوحيد لتثبيت CO_2 في النبات ، فقد توصل الباحثان هاج وسلاك Hatch and Slack الى دورة جديدة لتثبيت CO_2 في النبات عرفت بمسار هاج - سلاك Hatch Slack pathway حيث يتم خلالها تثبيت CO_2 مع مركب ثلاثي ذرات الكربون هو فوسفواينول حامض البايروفيك phosphoenol Pyruvic acid والذي يرمز له (PEPA) بمساعدة انزيم phosphoenol pyruvate carboxylase ويرمز له (PEPA carboxylase) مؤدياً إلى تكوين مركب رباعي ذرات الكربون هو اكرالو حامض الخليك Oxaloacetic acid والذي

يمثل الناتج الأولي العملية التركيب الضوئي لهذه النباتات, علماً بأن الأخير يعاني من عدم الثبات والاستقرار ويتحول الى حامض المالك Malic acid وحامض الاسبارتيك Aspartic acid .

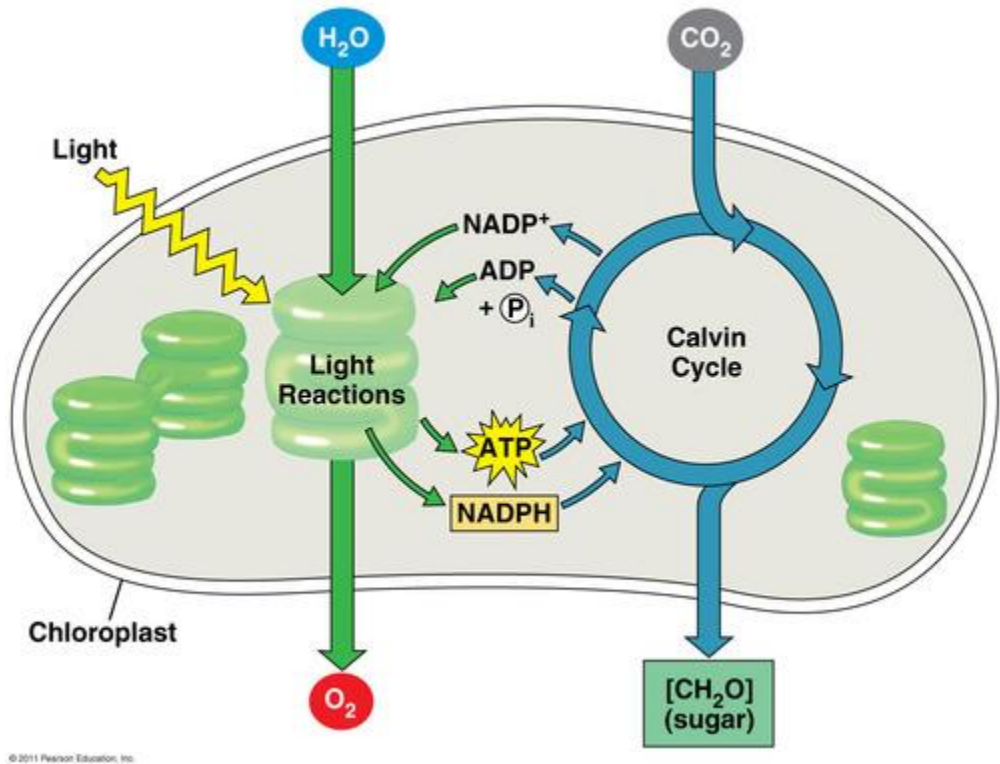


المسار الابتدائي لتفاعلات الظلام في نباتات C4

بعد تكون حامض المالك والاسبارتيك يمران بسلسلة من التفاعلات بضمنها تلك الخاصة بدورة كالفن لتنتهي التفاعلات بتكوين سكر سداسي الكربون.



لقد تبين من الدراسات الاضافية بان نباتات C3 تستطيع تثبيت ثاني اوكسيد الكربون من خلال دورة كالفن - بنسن فقط التي تحدث في جميع خلايا نباتات C3 المحتوية على البلاستيدات الخضراء في حين تقوم نباتات C4 بتثبيت ثاني اوكسيد الكربون من خلال تداخل دورة كالفن - بنسن مع مسار هاج - سلاك, اذ تحدث دورة كالفن - بنسن في خلايا غلاف الحزم الوعائية الورقية Bundle sheath للنباتات في حين يحدث مسار هاج - سلاك في خلايا ميزوفيل الورقة (خلايا النسيج العمادي و النسيج الاسفنجي) . لقد وجد من الدراسات بان نباتات C4 تختلف تشريحياً عن نباتات C3, اذ تحتوي نباتات C4 على نوعين من البلاستيدات, تتواجد الاولى في خلايا نسيج ميزوفيل الورقة (خلايا النسيج العمادي و النسيج الاسفنجي) والثانية تتواجد في خلايا غلاف الحزم الوعائية الورقية في حين تحتوي خلايا نباتات و C3 على نوع واحد من البلاستيدات هي بلاستيدات خلايا الميزوفيل (خلايا النسيج العمادي و النسيج الاسفنجي). ان هذا التنظيم في تقسيم العمل لنباتات C4 دفع علماء فسلجة النبات الى اعتبار نباتات C4 أكثر تطوراً من نباتات و C3 لان هذا التقسيم يزيد من كفاءة عملية التركيب الضوئي.



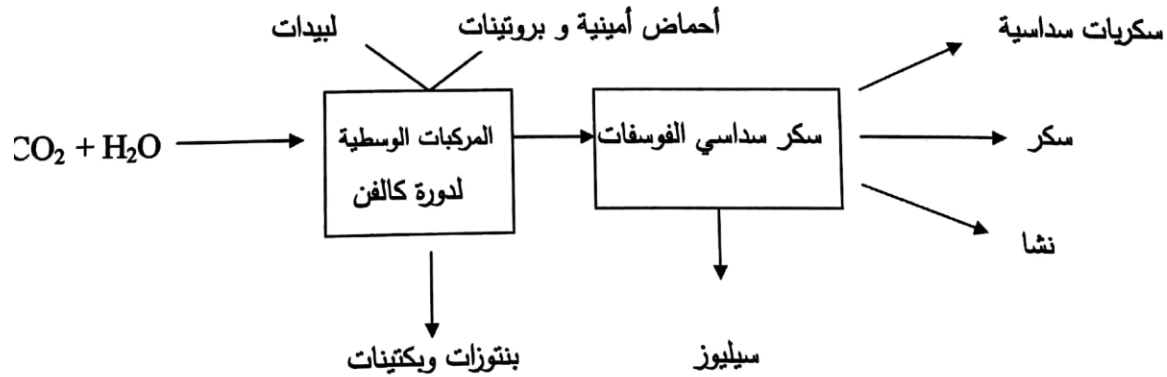
الماء
١- تحتاج الى وجود الضوء
٢- سريعة.
٣- غير حساسة للحرارة
٤- تحدث في البنيرات و
٥- النواتج هي ATP
٦- يحدث خلالها التفاعلات الضوئية
٧- نواتج تفاعلات الضوء
٨- تنتج طاقة بشكل $NADPH_2$
٩- تحدث خلالها عملية
١٠- تفاعلات كيميائية

ت	الفسفرة التأكسدية	ت	الفسفرة الضوئية
١	تحدث خلال عملية التنفس في الماييتوكونديريا.	١	تحدث خلال عملية التركيب الضوئي في صفائح الكراننا الموجودة في البلاستيدة الخضراء.
٢	تحدث ليلا ونهارا .	٢	تحدث في النهار فقط .
٣	مصدر الالكترونات هو المواد المختزلة ويتكون فيها الماء.	٣	مصدر الالكترونات هو الماء ولذا تستهلك الماء .

الفرق بين دورة كالفن ومسار هاج - سلاك لتثبيت CO₂

مسار هاج - سلاك	دورة كالفن
١- CO ₂ يتحد مع مركب ثلاثي ذرات الكربون هو فوسفونول حامض البيروفيك يرمز له PEPA	١- CO ₂ يتحد مع السكر خماسي ذرات الكربون هو رايبيلوز داي فوسفات RUDP .
٢- يتم بوجود PEPA Carboxylas .	٢- يتم التفاعل بوجود انزيم Rudp Carboxylas
٣- الناتج الاول لعملية التركيب الضوئي مركب رباعي ذرات الكربون هو اوكلالو حامض الخليك .	٣- الناتج الاول لعملية التركيب الضوئي مركب ثلاثي ذرات الكربون هو فوسفو جلسرك اسد ويرمز له PGA .
٤- تحدث في نباتات C4 فقط .	٤- تحدث في نباتات C3 و C4 .
٥- تحدث في عدد قليل من النباتات .	٥- تحدث في معظم النباتات .
٦- تحدث في خلايا الميزوفيل لنباتات C4	٦- تحدث في خلايا الميزوفيل لنباتات C3 و في خلايا الحزم الوعائية لنباتات C4

مع ان البناء الضوئي يصور على انه يؤدي الى تكوين السكريات السداسية لكنه قد يؤدي ايضا الى تراكم الكثير من المواد الاخرى وبصورة غير مباشرة مثل النشا و البروتينات و الدهون و كما موضح في المخطط التالي :



مقارنة بين التنفس والتركيب الضوئي

ت	التنفس	التركيب الضوئي
١	يستهلك O_2	يتحرر O_2
٢	يتحرر CO_2	يستهلك CO_2
٣	تحدث العملية ليلاً ونهاراً	تحدث العملية بوجود الضوء فقط
٤	الضوء غير ضروري للعملية	الضوء ضروري للعملية
٥	أثناء التنفس تتحول الطاقة الكيماوية الكامنة إلى طاقة حركية	أثناء التركيب الضوئي تتحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيماوية كامنة
٦	المواد الأولية للتفاعل هي الكلوكوز والأكسجين	المواد الأولية للتفاعل هي CO_2 والماء
٧	الكلوروفيل غير ضروري	الكلوروفيل ضروري
٨	يحدث في الساييتوبلازم والميتوكوندريا	يحدث في الكلوروبلاست (البلاستيدات الخضراء)
٩	تحرر طاقة	تمتص طاقة
١٠	تسبب قلة وزن النبات	تسبب زيادة وزن النبات
١١	عملية هدمية	عملية بنائية
١٢	تحدث فيها عملية نزع CO_2 decarboxylation	تحدث فيها عملية إضافة CO_2 (carboxylation)
١٣	يخرج منها الماء	تتطلب الماء
١٤	أثناء هدم مول واحد من الكلوكوز يتحرر ٣٨ مول ATP	أثناء تكون مول واحد من الكلوكوز تتطلب ١٨ مول ATP