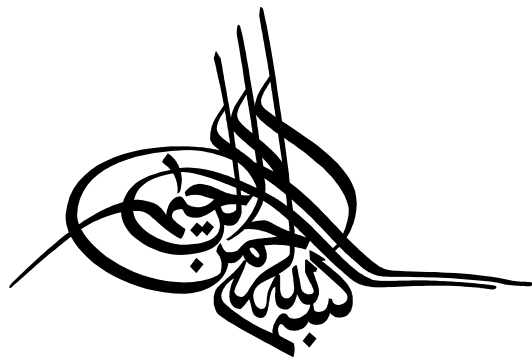




فیزیولوژی گیاهان زراعی

سری کتابهای کمک آموزشی کارشناسی ارشد

مجموعه زراعت و اصلاح نباتات

مؤلف: سید رضا موسوی

سرشناسه	: سیدرضا موسوی
عنوان	: فیزیولوژی گیاهان زراعی
مشخصات نشر	: تهران: مشاوران صعود ماهان، ۱۴۰۱
مشخصات ظاهری	: ۲۲۳ ص
فروست	: سری کتابهای کمک آموزشی کارشناسی ارشد
شابک	: ۹۷۸-۶۰۰-۳۸۹-۰۵۲-۰۷
وضعیت فهرست نویسی	: فیکای مختصر
یادداشت	: این مدرک در آدرس http://opac.nlai.ir قابل دسترسی است.



کتاب:..... فیزیولوژی گیاهان زراعی
 مدیر مسئول:..... هادی سیاری، مجید سیاری
 مولف:..... سید رضا موسوی
 ناشر:..... مشاوران صعود ماهان
 مدیر تولید محتوا:..... سمیه بیگی
 نوبت و تاریخ چاپ:..... اول / ۱۴۰۱
 تیراژ:..... ۱۰۰۰ جلد
 قیمت:..... ۲۰۰/۰۰۰ ریال
 شابک:..... ISBN: ۹۷۸-۶۰۰-۳۸۹-۰۵۲-۷

انتشارات مشاوران صعود ماهان: خیابان ولیعصر، بالاتر از تقاطع مطهری،
 رویروی قنادی هتل بزرگ تهران، جنب بانک ملی، پلاک ۲۰۵۰
 تلفن: ۴-۸۸۱۰۰۱۱۳

سخن ناشر

«ن والقلم و ما یسطرون»

کلمه نزد خدا بود و خدا آن را با قلم بر ما نازل کرد.

به پاس تشکر از چنین موهبت الهی، مؤسسه ماهان درصدد برآمده است تا در راستای انتقال دانش و مفاهیم با کمک اساتید مجرب و مجموعه کتب آموزشی خود برای شما داوطلبان ادامه تحصیل در مقطع کارشناسی ارشد، گام مؤثری بردارد. امید است تلاش‌های خدمتگزاران شما در این مؤسسه پایه‌گذار گام‌های بلند فردای شما باشد. مجموعه کتاب‌های کمک آموزشی ماهان به‌منظور استفاده داوطلبان کنکور کارشناسی ارشد سراسری و آزاد تألیف شده‌اند. در این کتاب‌ها سعی کرده‌ایم با بهره‌گیری از تجربه اساتید بزرگ و کتب معتبر داوطلبان را از مطالعه کتاب‌های متعدد در هر درس بی‌نیاز کنیم.

دیگر تألیفات ماهان برای سایر دانشجویان به‌صورت ذیل است.

● مجموعه کتاب‌های ۸ آزمون: شامل ۵ مرحله کنکور کارشناسی ارشد ۵ سال اخیر به همراه ۳ مرحله آزمون تألیفی ماهان همراه با پاسخ تشریحی می‌باشد که برای آشنایی با نمونه سوالات کنکور طراحی شده است. این مجموعه کتاب‌ها با توجه به تحلیل ۳ ساله اخیر کنکور و بودجه‌بندی مباحث در هریک از دروس، اطلاعات مناسبی جهت برنامه‌ریزی درسی در اختیار دانشجو قرار می‌دهد.

● مجموعه کتاب‌های کوچک: شامل کلیه نکات کاربردی در گرایش‌های مختلف کنکور کارشناسی ارشد می‌باشد که برای دانشجویان جهت جمع‌بندی مباحث در ۲ ماهه آخر قبل از کنکور مفید است.

بدین‌وسیله از مجموعه اساتید، مولفان و همکاران محترم خانواده بزرگ ماهان که در تولید و به‌روزرسانی تألیفات ماهان نقش مؤثری داشته‌اند، صمیمانه تقدیر و تشکر می‌نماییم.

دانشجویان عزیز و اساتید محترم می‌توانند هرگونه انتقاد و پیشنهاد درخصوص تألیفات ماهان را از طریق سایت ماهان به آدرس mahan.ac.ir با ما در میان بگذارند.

مؤسسه آموزش عالی آزاد ماهان

فهرست مطالب

عنوان	صفحه
فصل اول: مقدمه	۷
فصل دوم: فتوسنتز	۱۱
فصل سوم: تنفس	۳۳
فصل چهارم: نقل و انتقال مواد فتوسنتزی	۴۳
فصل پنجم: روابط آب، خاک و گیاه	۵۱
فصل ششم: فیزیولوژی بذر	۶۳
فصل هفتم: رشد و نمو	۷۹
فصل هشتم: تثبیت CO_2 توسط جوامع گیاهی	۹۳
فصل نهم: فیزیولوژی تنش	۱۰۵
فصل دهم: تغذیه معدنی گیاهان	۱۱۷
فصل یازدهم: مواد تنظیم کننده رشد گیاه	۱۲۷
فصل دوازدهم: سؤالات چهارگزینه‌ای آزمون ۱۳۸۴-۱۴۰۰	۱۳۳

فصل اول

مقدمه

عناوین اصلی

❖ مقدمه

❖ تعریف فیزیولوژی گیاهی

❖ تعریف فیزیولوژی گیاهان زراعی

❖ تاریخچه تکامل فیزیولوژی گیاهی

فصل اول

مقدمه

از نظر لغوی فیزیولوژی^۱ علم وظایف الاعضاء می‌باشد. فیزیولوژی به طور عام یعنی مطالعه مسیری که در آن موجودات زنده اعم از گیاه و جانور، فرایند تدریجی زندگیشان را انجام می‌دهند. فیزیولوژی گیاهی^۲ که یکی از زیر مجموعه‌های فیزیولوژی می‌باشد علمی است که درباره طرز کار و وظایف سلول، بافت و اندام‌های گیاهی و ارتباط تک تک آنها با محیط صحبت می‌کند و دربرگیرنده کلیه فعل و انفعالاتی است که در داخل اندام‌های گیاه چه فیزیکی و چه شیمیایی برای تکامل و بقا انجام می‌گیرد. پایه و اساس علم فیزیولوژی گیاهی در سال ۱۷۷۱ بنیان گذاشته شد. در این سال جوزف پرستیلی^۳ مشاهده نمود که گیاهان در یک محیط غنی از دی‌اکسید کربن، اکسیژن آزاد می‌کنند. در حدود ۱۰ سال بعد شخصی به نام L.Haze اعلام کرد که عامل اصلی در تولید اکسیژن توسط گیاه، تشعشع خورشیدی است و گیاهان در محیط فاقد نور اکسیژن تولید نمی‌کنند. در سال ۱۸۰۶ شخصی به نام ساس^۴ نیاز گیاهان را به املاح و به خصوص نیترات مشخص کرد و این امر منجر گردید تا در حدود ۹۰ سال کلیه تحقیقات فیزیولوژی گیاهی بر روی تغذیه گیاهان متمرکز گردد. وان لیبیک^۵ در سال ۱۸۴۰ اولین فردی بود که شیمی خاک و علم فیزیولوژی را در زراعت وارد کرد و رابطه عناصر با رشد گیاهان زراعی را بررسی نمود و پی برد که سه عنصر NPK از عناصر ضروری برای گیاهان زراعی است. در اوایل قرن بیستم با تحقیقات دو محقق به نامهای بالز و هلتن^۶ که در دره رودنیل بر روی پنبه مصری انجام می‌گردید مقدمات تشکیل شاخه جدیدی از علم فیزیولوژی گیاهی به نام فیزیولوژی گیاهان زراعی^۷ فراهم و در نهایت در سال ۱۹۱۹ توسط دانشمندی به نام بلاک من پایه گذاری گردید. بلاک من طی تحقیقات خود متوجه شد که افزایش وزن در گیاهان به صورت لگاریتمی می‌باشد و بنابراین او رشد را عاملی برای بیان کارایی گیاه معرفی نمود. علم فیزیولوژی گیاهی بحثی پایه‌ای و ریشه‌ای است. در حالیکه فیزیولوژی گیاهان زراعی کاربردی بوده و بر به کار بردن عوامل تولید مثل کود، آب، سموم و هورمون‌های گیاهی جهت برطرف نمودن نیاز گیاه به منظور افزایش راندمان محصول در مزرعه (جوامع گیاهی) بحث می‌کند. بنابراین فیزیولوژی گیاهان زراعی بررسی و کاربرد علم فیزیولوژی گیاهی در مورد گیاهان زراعی است.

^۱ - Physiology

^۲ - Plant Physiology

^۳ - Joseph Priestly

^۴ - Sas

^۵ - Van Leibeig

^۶ - Bulls and Helton

^۷ - Crop Physiology

فتوسنتز

عناوین اصلی

❖ نور

❖ فتوسنتز

❖ واکنش‌های نوری فتوسنتز

❖ واکنش‌های مرحله تاریکی

❖ مسیرهای مختل تثبیت کربن در گیاهان

❖ تنفس نوری

❖ اثر عوامل محیطی بر فتوسنتز

فصل دوم

فتوسنتز

تقریباً تمام انرژی مورد استفاده در کره‌ی زمین (۹۹/۷٪) توسط انرژی خورشید تأمین می‌شود. (میزان باقیمانده توسط انرژی نورانی سایر ستارگان و همچنین پدیده شیمیوسنتز تأمین می‌گردد). فتوسنتز یکی از روشهای مؤثر طبیعت در استفاده از انرژی خورشید می‌باشد. در واقع فتوسنتز عبارت است از تبدیل یک ماده کربن‌دار کم انرژی به یک ماده کربن‌دار پر انرژی که با استفاده از انرژی نور خورشید صورت می‌گیرد. فتوسنتز از لحاظ تقدم و تأخر در ساخت مواد از دو بخش تشکیل شده است:

(۱) فراهم شدن و ساختن مواد طبیعی (واکنش‌های نوری)

(۲) تبدیل کربن به قند (واکنش تاریکی)

نور

منظور از نور در فرایند فتوسنتز بخشی از تشعشعات خورشیدی است که به زمین رسیده و پس از تابش روی گیاه قادر است رنگیزه‌ها را تحت تأثیر قرار دهد. انرژی نور خورشید دارای خصوصیتی است که به وسیله دو تئوری مربوط به هم تشریح می‌شود.

۱- تئوری امواج الکترومagnetیک^۱: این تئوری بیان می‌نماید که نور در فضا به صورت موج حرکت می‌کند. مقدار امواجی که در یک زمان معین از یک نقطه معین عبور می‌کند، تواتر (فرکانس)^۲ نامیده می‌شود.

$$v = \frac{C}{\lambda}$$

• V : تواتر (طول موج در ثانیه)

• C : سرعت نور $\frac{3 \times 10^{10} \text{ cm}}{\text{s}}$

• λ : طول موج نور

۲- تئوری کوانتوم^۳: این تئوری بیان می‌نماید که نور در فضا به صورت جریانی از ذرات به نام فوتون^۴ حرکت می‌کند. فوتون حاوی مقداری انرژی است که اصطلاحاً کوانتوم خوانده می‌شود. انرژی نور در این بسته‌های جدا جدا یعنی کوانتوم‌ها پخش و

^۱ - Electromagnetic Theory

^۲ - Frequency

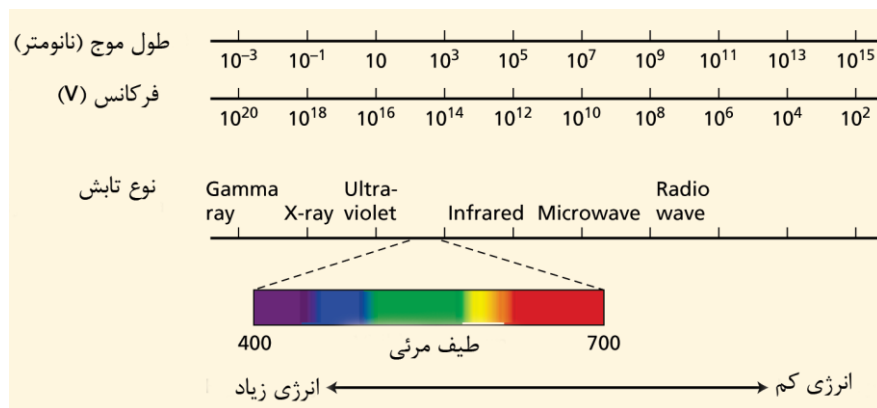
^۳ - Quantum Theory

^۴ - Photon

منتشر می‌شود. انرژی موجود در یک فوتون یک کوانتوم نام دارد. انرژی موجود در یک فوتون با فرکانس آن متناسب بوده و بنابراین کوانتوم را می‌توان به صورت طول موج بیان نمود.

$$E = hv = h \frac{c}{\lambda}$$

- E : انرژی هر فوتون (کوانتوم)
- V : تواتر (فرکانس)
- C : سرعت نور $3 \times 10^{10} \frac{\text{cm}}{\text{s}}$
- λ : طول موج نور
- H : ثابت پلانک 6.62×10^{-27} (ارگ بر ثانیه)



شکل: طیف امواج الکترومغناطیس نور خورشید

نور خورشید مانند باران‌هایی از فوتون‌هایی که فرکانس‌های متفاوت دارند به زمین می‌تابد. ولی همه نورهای خورشید به زمین نمی‌رسند. اغلب فوتون‌های پراثری (طول موج کوتاه) را لایه‌ای از اتم‌های اکسیژن بالای جو^۱ جذب می‌کنند. همچنین فوتون‌های کم‌انرژی (طول موج بلند) را بخار آب موجود در هوا می‌گیرد. از این رو منطقه مرئی طیف الکترومغناطیسی بین ۴۰۰ تا ۷۰۰ نانومتر است.

واکنش‌های نوری فتوسنتز:

نتیجه جذب مستقیم نور توسط رنگیزه‌ها می‌باشد. تمام فوتونها دارای انرژی لازم برای تحریک رنگیزه‌ها نمی‌باشند. انرژی فوتون‌های دارای طول موج کمتر از ۳۹۰nm بیش از حد مورد نیاز بوده و باعث یونیزه شدن رنگیزه‌ها و تجزیه آنها می‌گردد و انرژی فوتون‌های با طول موج بیش از ۷۶۰nm برای تحریک رنگیزه‌ها کافی نمی‌باشد. (رابطه میان انرژی فوتون و طول موج آن بر اساس فرمول بیان شده معکوس می‌باشد) بنابراین تنها طول موج‌های بین ۳۹۰nm تا ۷۶۰nm برای فتوسنتز مناسب است که تشعشعات فعال فتوسنتزی (PAR)^۲ یا غلظت جریان فوتون فتوسنتزی (PPFD)^۳ نامیده می‌شود و عبارت است از تعداد فوتون‌هایی که در محدوده طول موج‌های ۳۹۰nm تا ۷۶۰nm بوده و در واحد زمان از واحد سطح عبور می‌کنند. واحد PAR میکرومول بر متر مربع بر ثانیه می‌باشد. لازم به ذکر است که از این میزان تشعشع جذب شده تنها بین ۱ تا ۵٪ مورد استفاده گیاهان زراعی قرار می‌گیرد.

^۱ - Ozone

^۲ - Photosynthetically Active Radiation (PAR)

^۳ - Photosynthetic Photon Flux Density

عوامل مؤثر بر میزان تشعشع خورشید در یک روز:

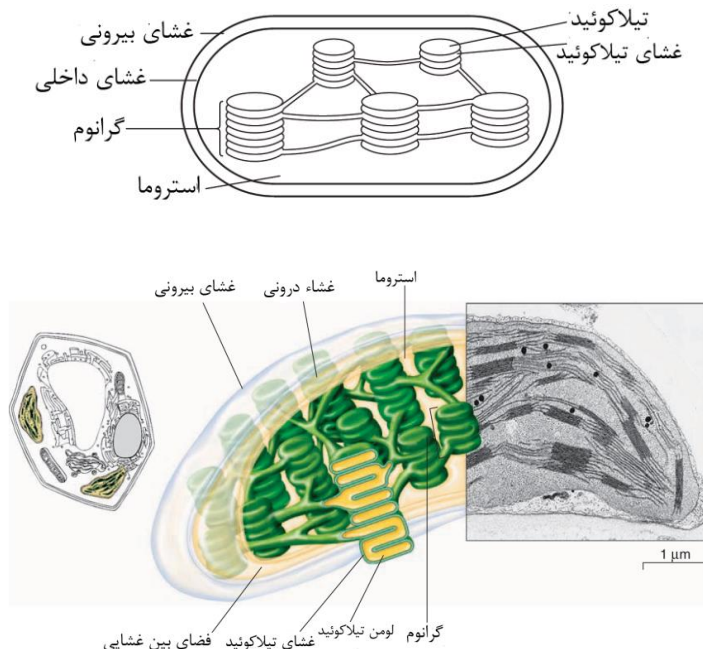
- (۱) زاویه تابش خورشید
 - (۲) طول روز
 - (۳) مقدار اتمسفری که نور خورشید از آن عبور می کند که تابع زاویه تابش خورشید است.
 - (۴) میزان ذرات موجود در اتمسفر
 - (۵) فاکتورهای فرعی دیگر مانند نوسان در تشعشعات خروجی، فاصله زمین از سطح خورشید و قابلیت انعکاس زمین .
- از میان تشعشعات جذب شده خورشید توسط بیوسفر ۷۵-۸۵٪ در روز صرف تبخیر آب، ۱۰-۵٪ صرف گرم کردن خاک، و ۱۰-۵٪ صرف گرم کردن اتمسفر و ۱-۵٪ صرف فتوسنتز می گردد.

کلروپلاست^۱ یا دستگاه فتوسنتزی:

کلروپلاست از نظر شکل ظاهری مانند عدس بوده و دارای دو بخش اساسی است:

(۱) غشاء یا لاملا^۲ که شامل لاملای استروما (غشای دو لایه) و لاملای گرانا (غشای نردبانی) است. رنگیزه های فتوسنتزی در این غشاها متمرکز هستند. این غشاها به صورت صفحاتی روی هم قرار گرفته اند که هر یک از این صفحات در برش عرضی به صورت کیسه ای پهن به نام تیلاکوئید^۳ دیده می شود. مجموعه ای از تیلاکوئیدها بر روی هم ساختمان فشرده ای به نام گرانا^۴ یا گرانوم را به وجود می آورند.

(۲) ماده درونی یا استروما^۵ که محیطی مایع با تراکم کم بوده که در آن احیای دی اکسیدکربن انجام می پذیرد. واکنش های روشنائی فتوسنتز که شامل تولید ATP، NADPH و فتولیز آب می باشد در داخل غشاء کلروپلاست و واکنش های تاریکی که شامل تثبیت کربن و ذخیره نشاسته می باشد در استروما صورت می گیرد.

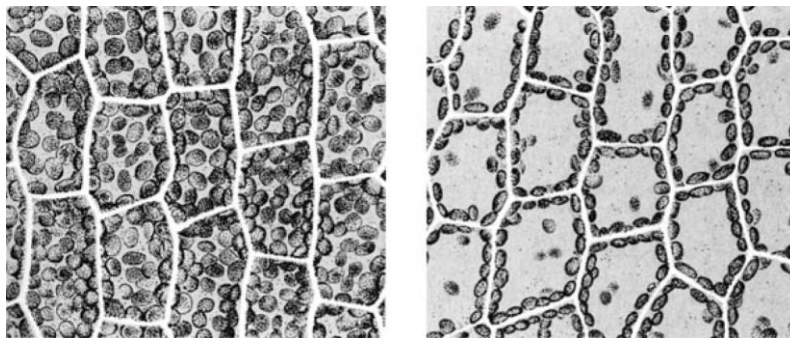


شکل: نمایی از یک کلروپلاست

- ^۱ - Chloroplast
- ^۲ - Lamella
- ^۳ - Thylakoid
- ^۴ - Granna
- ^۵ - Stroma

دلایل انجام فتوسنتز در کلروپلاست:

- ۱- فتوسنتز بایستی در محیط سربسته‌ای انجام شود تا مواد حد واسط تشکیل نشده و مانع از خروج مواد فتوسنتزی به درون آوندها گردد.
- ۲- فتوسنتز بایستی در اندامکی فعال و کارا صورت گیرد. کلروپلاست‌ها به دو دلیل زیر این گونه‌اند:
(الف) در هر سانتیمتر مربع سطح برگ در حدود نیم میلیون کلروپلاست وجود دارد.
(ب) سلولهای موجود در تیلاکوئیدها هر ۵ روز یک بار تجزیه و از نو ساخته می‌شوند.
- ۳- وجود DNA و RNA مخصوص در کلروپلاست که به آن توانایی ساخت برخی از پروتئین‌های مورد نیاز را می‌دهد.
- ۴- قدرت ترمیم بالای کلروپلاست یکی دیگر از دلایل انجام فتوسنتز در کلروپلاست می‌باشد.
- ۵- قدرت تحرک کلروپلاست بسیار بالاست بدین صورت که با توجه به شدت نور کلروپلاست تحرکهای متفاوتی از خود نشان می‌دهد. بدین گونه که در شدت نور بالا کلروپلاست‌ها به اطراف سلول حرکت کرده و تیغه‌های تیلاکوئید خود را موازی تابش نور قرار می‌دهند و در شرایط نوری پایین کلروپلاست‌ها به مرکز سلول رفته و تیغه‌های تیلاکوئیدی خود را در جهت عمود بر تابش نور قرار می‌دهند.



شکل: حرکت کلروپلاست در شدت‌های متفاوت نور

انواع رنگیزه‌ها:

برای اینکه فتوسنتز اتفاق بیافتد به ترکیبات خاصی نیاز است تا نور را جذب کنند. این ترکیبات رنگیزه نامیده می‌شوند و در داخل تیلاکوئیدها قرار می‌گیرند. رنگیزه شامل چندین دسته می‌شوند.

(۱) **کلروفیل‌ها:** کلروفیل‌ها خود شامل کلروفیل a، b، c و d هستند که در یک دسته‌بندی کلی کلروفیل‌ها را به دو دسته کلروفیل a و کلروفیل b (b و c و d و سایر رنگیزه‌های دیگر) طبقه‌بندی می‌کنند. کلروفیل a و b دارای تفاوت‌هایی می‌باشند که در ذیل به آنها اشاره می‌شود.

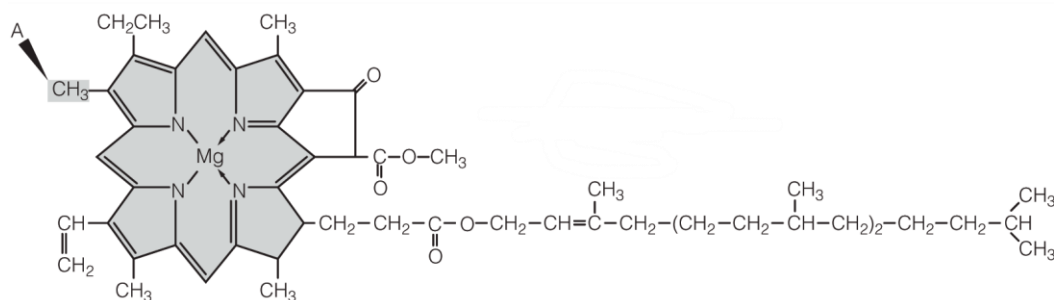
- ۱- کلروفیل a از لحاظ ساختمانی دارای گروه متیل (CH_3) است و کلروفیل b دارای گروه (CHO) می‌باشد.
- ۲- ضریب جذب کلروفیل a از کلروفیل b بیشتر است.
- ۳- غلظت کلروفیل a معمولاً ۲ برابر غلظت کلروفیل b می‌باشد.
- ۴- تفاوت دیگر و اساسی‌تر کلروفیل a و b در آن است که کلروفیل a هم توانایی جذب نور و هم توانایی تبدیل انرژی نورانی به انرژی شیمیایی را دارد ولی کلروفیل b تنها می‌تواند نور را جذب کند.
- ۵- کلروفیل a هم در نور و هم در تاریکی ساخته می‌شود ولی کلروفیل b فقط در نور ساخته می‌شود.
- ۶- کلروفیل a طول موجهای بالای ۶۶۰ nm را جذب می‌کند ولی طیف جذبی کلروفیل b در حدود ۶۴۳ nm است.

(۲) **کاروتنوئیدها:** این دسته از رنگیزه‌ها که به کلروفیل‌های رنگی معروف هستند در جذب نور به کلروفیل کمک می‌کنند ولی عملاً دخالتی مستقیم در فتوسنتز ندارند. نحوه فعالیت کاروتنوئیدها بدین گونه است که محدوده رنگیایی که انرژی آنها حد واسط بین آبی و قرمز می‌باشد و جذب کلروفیل نمی‌شود را جذب کرده و با از دست دادن انرژی به صورت حرارت و توسط فرایند تشدید القایی^۲ به کلروفیل منتقل می‌کنند.

کاروتنوئیدها خود به دو دسته کاروتن‌ها که نارنجی رنگ هستند با فرمول شیمیایی $C_{40}H_{56}$ و طیف جذبی 680nm به بالا و گزانتوفیل‌ها که زرد رنگ هستند با فرمول شیمیایی $C_{40}H_{56}O_2$ و طیف جذبی کمتر از 680nm تقسیم می‌گردند.

(۳) **فیکوبیلین‌ها:** دسته سوم از رنگیزه‌ها هستند که شامل دو دسته فیکوسیانیین‌ها و فیکواریتین‌ها می‌باشند. فیکوسیانیین‌ها آبی رنگ و فیکواریتین‌ها قرمز رنگ هستند.

همان طور که گفته شد رنگیزه‌ها مولکول‌های پیچیده‌ای هستند که می‌توانند نور خورشید را جذب کرده و انرژی تشعشع جذب شده را به مولکول دیگر انتقال دهند. رنگیزه‌ها در داخل اندامی به نام کلروپلاست قرار دارند. مقدار کلروپلاست در داخل سلول‌های گیاهی بین $70-100$ عدد می‌باشد ولی سلولهای عادی فتوسنتز کننده در حدود $20-15$ عدد کلروپلاست دارند. رنگیزه‌ها در داخل تیلاکوئیدهای کلروپلاست بر اساس تعداد و زاویه خاص و نظام و فاصله مشخصی چیده شده‌اند.



شکل: ساختمان کلروفیل a ، تفاوت کلروفیل b با a جایگزینی گروه CHO در محل مشخص شده با علامت A در ساختمان بالا به جای CH_3 می‌باشد.

قوانین جذب نور:

وقتی که نور به الکترون اتم‌ها تابیده می‌شود انرژی خود را به الکترون داده و الکترون پر انرژی به مدار بعدی (اوربیتال بعدی) رفته و از هسته فاصله بیشتر می‌گیرد. برای هر الکترون دو مدار فرضی ناپایدار وجود دارد که بعد از برانگیخته شدن در یکی از این دو مدار ناپایدار قرار می‌گیرد که به آنها حالت‌های ناپایدار اول و دوم می‌گویند. اگر میزان انرژی نور دریافتی به حدی نباشد که الکترون را به یکی از این دو حالت ناپایدار منتقل کند، انرژی نور خورشید توسط آن اتم جذب نمی‌گردد.

قوانین استارک - انیشتن:

- ۱- فقط دو حالت ناپایدار می‌تواند وجود داشته باشد.
- ۲- مقدار انرژی که به الکترون می‌دهیم باید به اندازه کافی باشد (الکترون را به یکی از دو حالت ناپایدار بفرستد)
- ۳- فوتون تمام انرژی خود را به طور یک جا در اختیار الکترون قرار می‌دهد و دو فوتون نمی‌توانند با هم یک الکترون را به مدار بالاتر فرستاده و همچنین دو الکترون نمی‌توانند از یک فوتون انرژی دریافت کنند.
- ۴- مدت زمان پایداری الکترون در حالت ناپایدار اول 10^{-6}S و در حالت ناپایدار دوم 10^{-9}S می‌باشد.

¹ - Carotenoides

² - Resonance

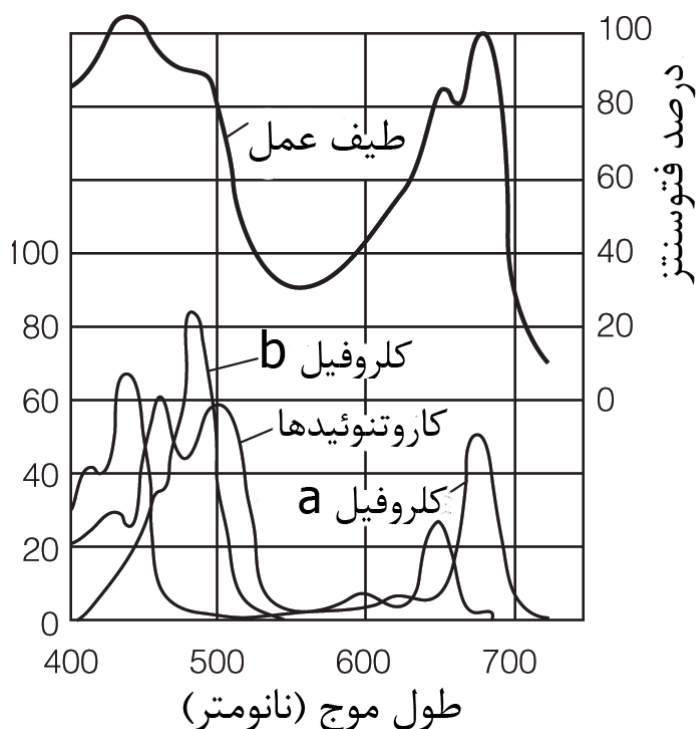


نحوه برگشت الکترون به مبدأ :

- (۱) با آزاد کردن حرارت
 - (۲) آزاد کردن حرارت و نور (فلورسانس)
 - (۳) با آزاد کردن ترکیبی مانند α که می‌تواند انرژی را به مصرف فتوسنتز برساند.
- به دلیل آنکه مدت زمان بقای الکترون در حالت ناپایدار دوم بسیار کوتاه می‌باشد، برگشت الکترون از حالت ناپایدار اول به حالت ناپایدار دوم تنها با آزاد سازی حرارت میسر می‌گردد و فلورسانس دیده نمی‌شود و از این انرژی برای فتوسنتز نمی‌توان استفاده نمود. در صورتی که هنگام انتقال الکترون از مدار ناپایدار اول به حالت پایدار فلورسانس یا ترکیب α دیده می‌شود.

واکنش الکترونها به طول موجهای مختلف :

- ۱- **طول موج آبی :** الکترون را به مدار ناپایدار II برده و در نتیجه مقداری از انرژی به صورت حرارت در حرکت الکترون به مدار پایین‌تر هدر می‌رود.
 - ۲- **طول موج سبز، زرد و نارنجی :** انرژی آن برای رساندن الکترون به مدار ناپایدار II کم بوده و برای انتقال به مدار ناپایدار I بیشتر می‌باشد و بنابراین این طول موج جذب نخواهد شد.
 - ۳- **طول موج قرمز :** انرژی آن به حدی است که الکترون را به حالت ناپایدار I می‌رساند.
- بنابر مطالب گفته شده می‌توانیم نتیجه بگیریم که در هنگام تابش نور قرمز انرژی کمتری مصرف شده و کارایی فتوسنتز بیشتر است و در واقع بازده کوانتومی^۱ نور قرمز بیشتر از نور آبی است. زیرا بخش قابل ملاحظه‌ای از نور آبی به صورت حرارت و بدون آنکه به مراکز شیمیایی منتقل گردد به هدر می‌رود. برای هر ماده‌ای یک طیف جذبی وجود دارد که به آن طیف جذبی نور گفته می‌شود برای تعیین طیف جذبی نور، طول موجهای مختلف را به آن ماده تابانده و میزان جذب نور را اندازه می‌گیریم.



شکل: طیف جذبی ۳ رنگدانه کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها برای فتوسنتز به همراه طیف عمل در فتوسنتز. طیف جذب بیانگر میزان جذب انرژی توسط رنگیزه موردنظر در طول موج مربوطه می‌باشد. طیف عمل بیانگر میزان فتوسنتز در هر طول موج است.

^۱ - Quantum Yield

طول موج‌های آبی و قرمز توسط کلروفیل a و b جذب می‌گردند و لیکن با مقایسه این منحنی جذب با منحنی طول موج‌های مؤثر در فتوسنتز در می‌یابیم که سایر طول موج‌هایی که حد واسط طول موج‌های آبی و قرمز قرار می‌گیرند نیز در فتوسنتز مؤثر هستند. در حقیقت با مشاهده طیف جذبی کاروتن و گزانتوفیل در خواهیم یافت که طول موج‌هایی که توسط کلروفیل a و b جذب نمی‌گردند توسط این رنگیزه‌ها جذب شده و با از دست دادن حرارت، طول موج‌ها به طول موج قرمز تبدیل گشته و سپس توسط کلروفیل a جذب می‌گردند، به این مکانیسم پدیده امرسون^۱ گفته می‌شود. رنگیزه‌های کمکی برای رساندن انرژی طول موج‌های حد واسط به کلروفیل از خاصیت تشدید القایی یا رزونانس استفاده می‌کنند. این عمل بدین صورت انجام می‌گیرد که انرژی دریافت شده توسط الکترون یک رنگیزه، پس از برانگیخته شدن به صورت حرارت و نور آزاد می‌شود که طول موج نور آزاد شده به دلیل از دست دادن انرژی، بزرگ‌تر از طول موج نور دریافتی می‌باشد این نور بازتابی ممکن است در محدوده طیف جذبی رنگیزه دیگری قرار گیرد و همین امر برای بازتاب رنگیزه دوم اتفاق افتد و این امر تا جایی ادامه یابد تا طول موج نور بازتابی در محدوده طیف جذبی کلروفیل قرار گیرد. در واقع رنگیزه‌های کمکی، طول موج‌هایی که توسط کلروفیل‌ها جذب نمی‌گردند را جذب و با مکانیسم تشدید القایی و به صورت قابل جذب (فلورسنت نور قرمز) در اختیار کلروفیل قرار داده و منجر به افزایش دامنه جذب نور و در نتیجه بالا بردن کارایی فتوسنتز می‌گردند. علاوه بر افزایش دامنه جذب کلروفیل، رنگیزه‌ها نقش مهمی در محافظت کلروفیل بر عهده دارند و این بدین صورت است که رنگیزه‌های کمکی از تخریب کلروفیل توسط اشعه‌های مضر خورشیدی جلوگیری کرده و همچنین با جذب رادیکال‌های آزاد اکسیژن مانع از اکسید شدن نوری^۲ می‌گردند.

سیستم‌های نوری:

مجموعه‌ای از ۲۵۰ تا ۳۰۰ مولکول رنگیزه‌ای و تعدادی از پروتئین‌ها ایجاد یک واحد نوری یا فتوسیستم (PS)^۳ را می‌نمایند. در هر فتوسیستم کلروفیل a، کلروفیل اصلی بوده و سایر رنگیزه‌ها را رنگدانه‌های کمکی^۴ می‌گویند. رنگدانه‌های کمکی مثل آنتن نور را جذب کرده و به کلروفیل منتقل می‌کنند.

انواع فتوسیستم :

- ۱- فتوسیستم I: کلروفیل مسئول آن حداکثر جذب نور قرمز خود را در طول موج ۷۰۰nm انجام می‌دهد.
- ۲- فتوسیستم II: کلروفیل مسئول آن حداکثر جذب نور قرمز خود را در طول موج ۶۸۰nm انجام می‌دهد.

تفاوت‌های دو سیستم نوری PSI و PSII :

- ۱- کلروفیل a مسئول دو سیستم دارای پروتئین همراه متفاوت بوده و به همین دلیل فتوسیستم I، PS₇₀₀ و فتوسیستم II، PS₆₈₀ نامیده می‌شود.
- ۲- نوع رنگیزه‌های موجود در هر دو سیستم با هم متفاوتند گرچه هر دو سیستم حدود ۲۵۰ رنگیزه دارند اما در مجموع می‌توان گفت که در PSII کلروفیل b بیشتر و در PSI کلروفیل a بیشتر است. این امر بدان علت است که PSII بیشتر در معرض آفتاب زدگی قرار می‌گیرد.
- ۳- محل قرار گیری PSI در تیلاکوئید استروما و PSII در تیلاکوئید گرانا است.
- ۴- پتانسیل اکسیداسیون و احیاء دو فتوسیستم با هم متفاوت است.
- ۵- دو فتوسیستم علاوه بر رنگیزه‌ها دارای ترکیبات پروتئینی می‌باشند که به ناقلین الکترون معروف بوده و این ناقلین الکترون در دو سیستم نوری متفاوت است.

¹ - Emersson Effect

² - Photo Oxidation

³ - Photosystem

⁴ - Accessory Pigments



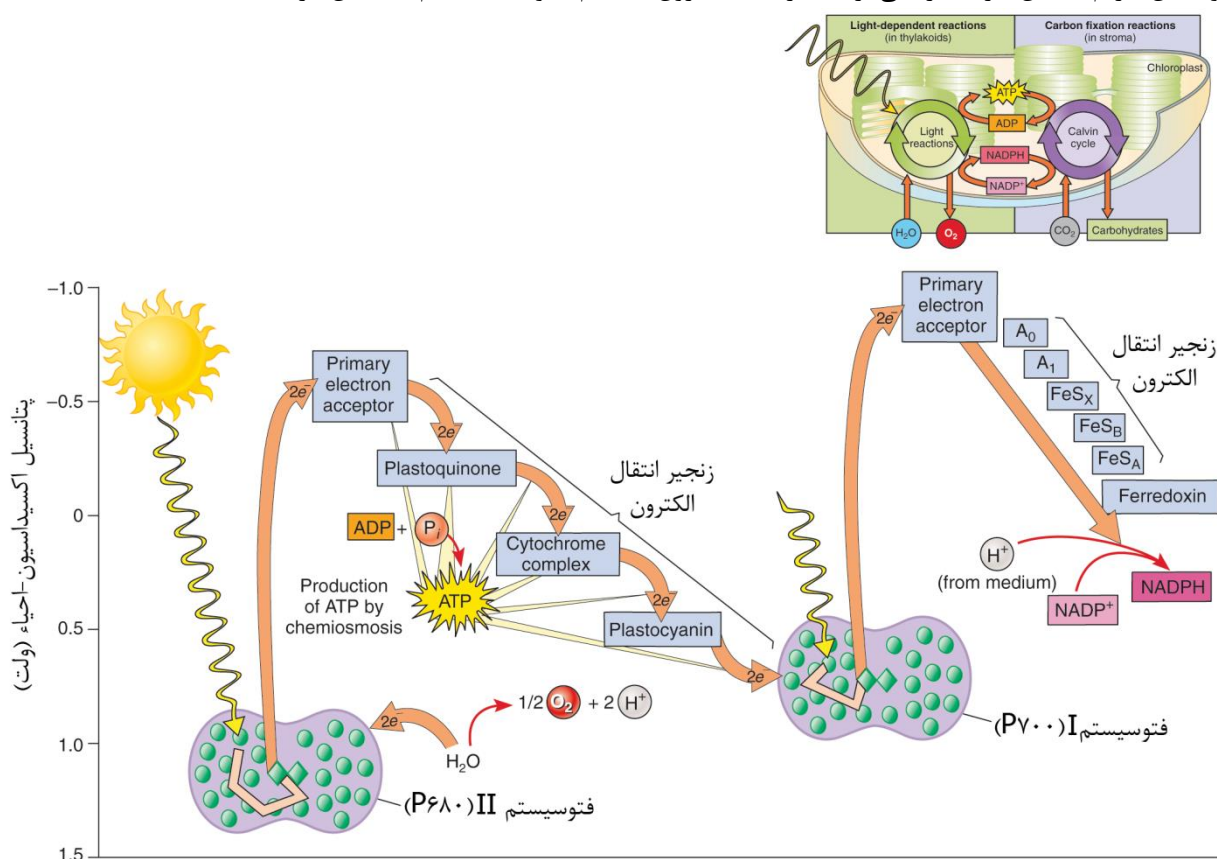
پتانسیل اکسیداسیون و احیاء^۱ (RP):

نشان دهنده توانایی اکسیداسیون و احیاء اتم می‌باشد. هر چه RP یک ترکیب بیشتر باشد گیرنده بسیار خوبی برای الکترون است و بالعکس آنهایی که RP کمتری دارند، دهنده خوب الکترون هستند. لذا هر دو ترکیبی که در کنار یکدیگر قرار گیرند در صورتی که یکی از دو ترکیب الکترون آزاد (اضافی) داشته باشد جهت انتقال الکترون از ترکیب با RP کمتر به RP بیشتر خواهد بود. معمولاً اگر RP را با یک استاندارد بسنجیم از +۱ تا -۱ تغییر می‌کند که جهت حرکت الکترون همواره از (-) به سمت (+) است.

واکنشهای نوری:

۱- واکنشهای نوری فتوسیستم I:

پس از برخورد نور خورشید به کلروفیل a در فتوسیستم I، یک الکترون از کلروفیل a جدا گشته و بر اساس RP، به ترتیب به ترکیبات A_0 ، A_1 و در نهایت به فردوکسین (Fd)^۲ منتقل می‌گردد. همان طور که گفته شد فتوسیستم I در تیلاکوئید استروما و در مجاورت استروما قرار گرفته است. در داخل استروما مقادیر زیادی نوکلئوتیدهای موسوم به NADP وجود دارد که RP آنها به مراتب بیشتر از فردوکسین می‌باشد و در نتیجه الکترون از Fd به NADP منتقل و منجر به تغییر بار آن گشته و در پی آمد آن یک پروتون در داخل استروما بدان متصل شده و ترکیب NADPH که یکی از مواد ضروری برای فرایند تاریکی فتوسنتز است، تشکیل می‌گردد. برای ادامه ساخت NADPH احتیاج به انتقال مجدد الکترون از کلروفیل a فتوسیستم I به فردوکسین داریم که این امر میسر نمی‌گردد مگر آنکه الکترون سیستم I توسط سیستم II تأمین گردد.



شکل: شمایی از طرح Z در فسفوریلاسیون نوری غیرچرخه‌ای

^۱ - Redox Potential

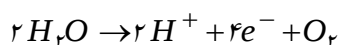
^۲ - Ferredoxin

۲- واکنشهای نوری فتوسیستم II :

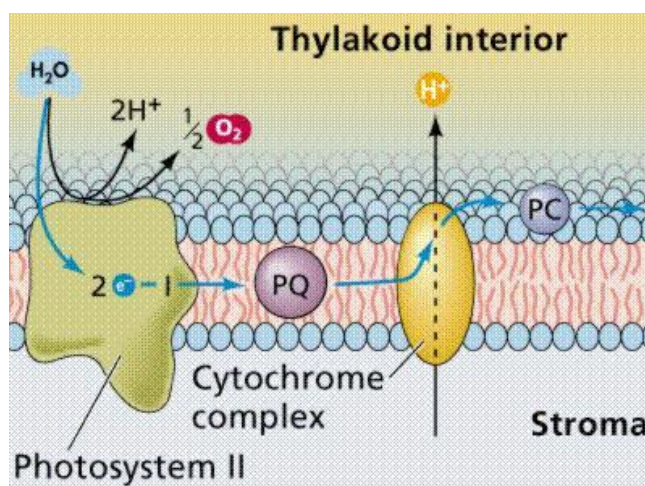
پس از برخورد نور خورشید به کلروفیل a در فتوسیستم II، یک الکترون از کلروفیل a جدا گشته و به ترتیب به ناقلین کوئینون^۱ A، کوئینون B و سپس پلاستوکوئینون (PQ) منتقل می‌گردد. PQ دارای یک خاصیت ویژه بوده و آن این است که همزمان دو الکترون و دو پروتون را با هم جذب می‌کند بنابراین PQ الکترونهای خود را از مسیر گفته شده و پروتونهای خود را از داخل استرومای کلروپلاست جذب می‌کند. برای راحتی این امر، PQ به دیواره سیستم نوری II چسبیده است. در ادامه PQ الکترونهای خود را به ناقلی به نام سیتوکروم F^۲ منتقل کرده و چون سیتوکروم F توانایی جذب پروتون را ندارد، پروتونهای خود را داخل لومن^۳ خالی می‌کند (لومن حفره‌ای است در داخل تیلاکوئیدها که محتوی آب می‌باشد). الکترونهای موجود در سیتوکروم در مرحله‌ی بعدی به ترکیبی به نام پلاستوسیانین (PC)^۴ منتقل می‌گردد. ناقل PC در داخل لومن قرار داشته و توانایی حرکت در داخل لومن را دارد. نحوه حرکت PC در داخل لومن بدین شکل است که پس از جذب الکترون PC و سیتوکروم F دارای بار همانم شده و همدیگر را دفع می‌کنند در نتیجه PC در داخل لومن حرکت کرده و خود را به سیستم I رسانده، الکترون را به سیستم I تحویل داده و در نتیجه با سیتوکروم F غیر همانم شده و به سمت آن کشیده می‌شود.

تجزیه آب:

انتقال الکترون از سیستم II به سیستم I منجر به کاهش الکترون در سیستم II گردیده و در صورتی که این الکترون تأمین نگردد سیستم نمی‌تواند به کار خود ادامه دهد. تأمین الکترون سیستم II به وسیله تجزیه آب صورت می‌گیرد که دارای خصوصیات زیر می‌باشد:



- ۱- وابسته به سیستم II می‌باشد.
- ۲- آب در داخل لومن تجزیه می‌گردد.
- ۳- تجزیه آب فقط در حضور نور صورت می‌گیرد.
- ۴- واکنش تجزیه آب متشکل از چهار مرحله بوده و به سیستم چهار مرحله‌ای یا سیستم S معروف است که برای انجام آن عناصر Mn، Cl و Ca مورد نیاز می‌باشد.
- ۵- در اثر تجزیه آب O_۲ تولید گشته که O_۲ تولیدی از کلروپلاست خارج شده و از گیاه دفع می‌گردد.



شکل: تجزیه آب و انتقال الکترون

۱ - Quinone
 ۲ - Cytochrome F
 ۳ - Lumene
 ۴ - Plastocyanine

انتقال غیرگردشی الکترون:

با توجه به تجزیه آب که باعث تامین الکترون‌های از دست رفته سیستم S و فتوسیستم II می‌شود این انتقال الکترون، انتقال غیرگردشی یا غیرچرخشی الکترون نام دارد که در این انتقال مبداء حرکت الکترون آب و مقصد آن NADPH است. لذا در این انتقال، NADPH تولید شده و همچنین چون هر دو فتوسیستم I و II در آن نقش دارند مقداری ATP نیز در آن تولید می‌شود.

زنجیره انتقال الکترون گردشی:

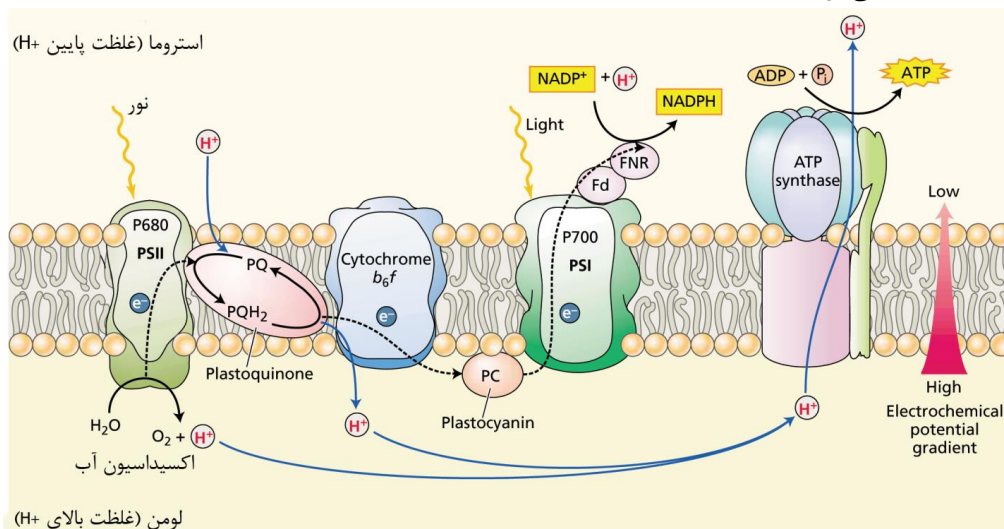
چنانچه NADP آزاد به هر دلیلی در استروما وجود نداشته باشد یا اشکالاتی برای انتقال الکترون از فردوکسین به NADP ایجاد شده باشد و یا الکترون به دلایل مختلف از جمله عدم تجزیه آب به فتوسیستم I منتقل نشود. فردوکسین، الکترونی را که در اختیار دارد نگه داشته و آن را دوباره به ناقلین الکترون در فتوسیستم II که همان PQ است منتقل می‌نماید و در نتیجه چرخه الکترون به صورت گردشی به کار خود ادامه می‌دهد و این امر منجر می‌گردد که به جای تولید NADPH تنها ATP تولید گردد. * برای تولید NADP در داخل استروما لازم است که NADPH تولیدی در داخل واکنش کالوین اکسید شود و چون چرخه کالوین مجموعه‌ای از واکنشهای شیمیایی است سرعت انجام آن به مراتب کمتر از سرعت واکنشهای روشنایی است.

خصوصیات زنجیره انتقال الکترون گردشی:

- ۱- آب تجزیه نمی‌شود.
- ۲- فلورسانس اتفاق نمی‌افتد (فقط در سیستم II فلورسانس دیده می‌شود)
- ۳- NADPH تولید نمی‌گردد.
- ۴- اثر امرسون را نخواهیم دید.
- ۵- تنها محصول چرخه تولید ATP است.

چگونگی تولید ATP در زنجیره گردشی و غیر گردشی انتقال الکترون:

بر اثر فعالیت PQ مرتباً H^+ داخل استروما به لومن منتقل می‌گردد و از طرفی دیگر فتولیز آب در داخل لومن منجر به افزایش میزان H^+ داخل لومن خواهد شد. در نتیجه یک شیب بار بین لومن و استروما به وجود آمده و pH داخل لومن به شدت پایین می‌آید. بنابراین پروتون‌های موجود در داخل لومن به شدت تمایل دارند از آن خارج گردند. در قسمت‌هایی از تیلاکوئید، ترکیبات خاص پروتئینی به نام CF وجود دارد که H^+ می‌تواند از آن عبور کند و لیکن چون شدت عبور H^+ از این دریچه‌ها زیاد است نیروی عظیمی تولید شده که از آن برای تولید ATP استفاده می‌شود.



شکل: انتقال الکترون‌ها و پروتون‌ها در غشاء تیلاکوئید

فسفوریلاسیون نوری^۱:

میچل در دهه ۱۹۷۰ فرضیه‌ای را ارائه نمود که بر اساس آن فسفوریلاسیون هنگامی اتفاق افتد که بین دو سوی یک غشاء اختلاف pH به وجود آید. در حقیقت اختلاف pH یک نیروی بالقوه‌ای را به وجود می‌آورد که در شرایط مناسب می‌تواند به صورت بالفعل مورد استفاده قرار گیرد. در داخل سلول ATP به یکی از سه حالت زیر تولید می‌گردد:

- ۱- دی فسفوریلاسیون
- ۲- فسفوریله شدن اکسیداتیو
- ۳- فسفوریله شدن نوری

تفاوت فسفوریلاسیون نوری و اکسیداتیو:

- ۱- فسفوریلاسون اکسیداتیو در میتوکندری صورت می‌گیرد ولیکن فسفوریلاسیون نوری در کلروپلاست انجام می‌شود.
 - ۲- فسفوریلاسیون اکسیداتیو هم در روز و هم در شب انجام شده ولی فسفوریلاسیون نوری تنها در حضور نور صورت می‌گیرد.
 - ۳- آنزیم‌های شرکت کننده در دو فسفوریلاسیون با هم متفاوت هستند.
 - ۴- انرژی لازم در فسفوریلاسیون اکسیداتیو از تنفس و در فسفوریلاسیون نوری از نور خورشید به دست می‌آید.
- * اندازه گیریهای دقیق نشان دادند که به ازای هر سه پروتون که از لومن به استروما انتقال یابد یک ATP ساخته می‌شود.
- * به ازای تجزیه دو مولکول آب در واکنش نوری سه مولکول ATP و دو مولکول NADPH تولید می‌گردد.

واکنش‌های مرحله تاریکی^۲:

واکنش‌های تاریکی برای انجام شدن نیاز به نور ندارند (بر خلاف واکنش‌های مرحله روشنایی) مولکولهای پر انرژی که در فرایند نوری تولید می‌شوند در این مرحله مورد استفاده قرار می‌گیرند. در این واکنشها دی اکسید کربن احیاء و تبدیل به قند می‌شود. واکنش‌های مرحله تاریکی در استروما انجام می‌گیرد. گیاهان بر اساس چگونگی تثبیت CO_۲ در مرحله تاریکی را به سه گروه C_۳ و C_۴ و CAM تقسیم می‌نمایند. در گیاهان C_۳ اولین ماده تولیدی در مرحله تاریکی ماده ۳ کربنه به نام اسید فسفو گلیسیریک (PGA) است ولی در گیاهان C_۴ اولین ماده تولیدی در مرحله تاریکی یک ماده چهار کربنه به نام اگزالواسیتیک اسید (OAA) می‌باشد. در گیاهان CAM تثبیت کربن مانند گیاهان C_۴ صورت می‌گیرد لیکن در برخی موارد تفاوت‌هایی وجود دارد.

مراحل تثبیت کربن در مسیر C_۳:

در گیاهان C_۳ ، CO_۲ ورودی در داخل کلروپلاست با یک ترکیب آلی به نام ریبولوز ۱ و ۵ دی فسفات (RuBP)^۵ و در حضور آنزیمی به نام روبیسکو^۶ واکنش داده و تولید ۲ ماده سه کربنی به نام اسید فسفوگلیسیریک می‌کند. در طی مراحل دیگر چرخه ترکیبات تولید شده در واکنش روشنایی (ATP , NADPH) مصرف گشته و ترکیبات حد واسط مختلفی از جمله ۲ مولکول اسید فسفو گلیسیریک آلدئید (PGAL) به وجود می‌آید. در نمای ساده به نظر می‌رسد که از اتصال دو مولکول PGAL تولیدی یک مولکول قند ۶ کربنه به وجود می‌آید ولی در صورت اتفاق چنین واکنشی چرخه کالوین به دلیل عدم وجود ماده اولیه یا همان RuBP متوقف می‌گردد. حقیقت بدین صورت است که در هر بار حرکت چرخه ۳ مولکول CO_۲ با ۳ مولکول RuBP واکنش داده و در نتیجه ۶ مولکول PGAL تولید می‌گردد که از این ۶ مولکول PGAL ، ۵ مولکول PGAL برای تولید ۳ مولکول RuBP اولیه

^۱ - Photophosphorilation

^۲ - Dark Reactions

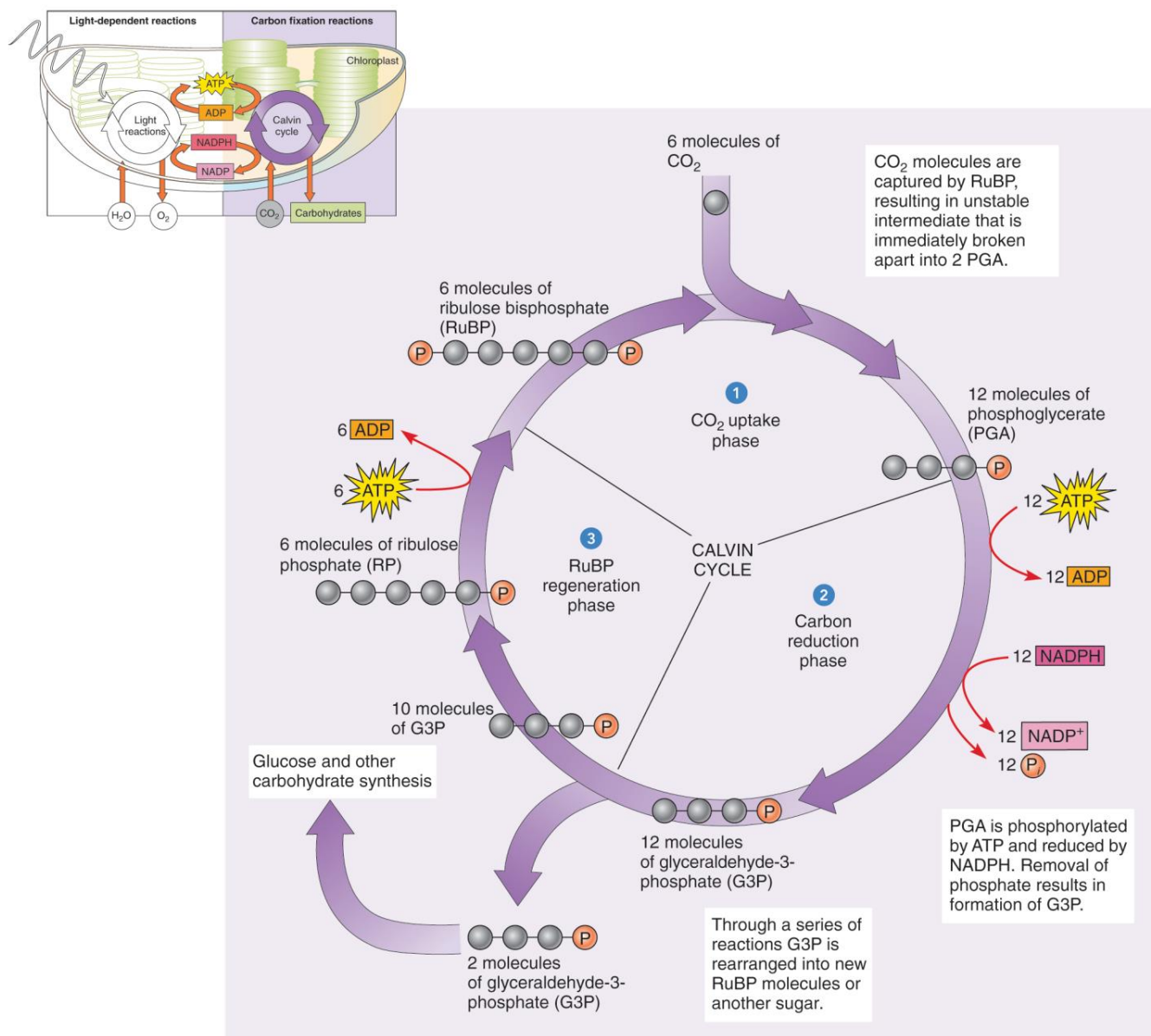
^۳ - Phosphoglyceric Acid

^۴ - Oxalo Acetic Acid

^۵ - 1-5- Ribolose Bi Phosphate

^۶ - Rubisco

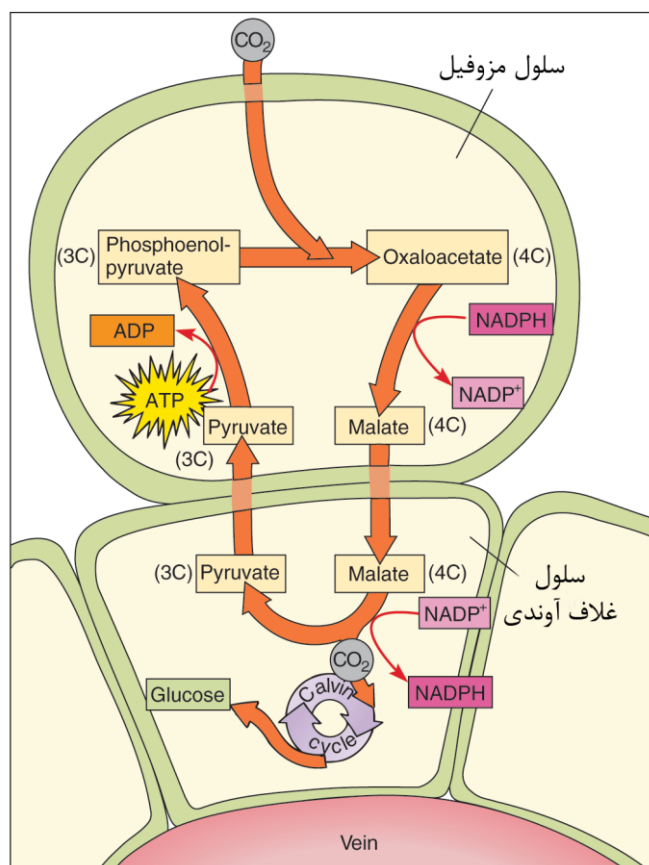
شرکت نموده و ۱ مولکول PGAL از چرخه خارج می‌گردد. که با PGAL خروجی چرخه بعد وارد واکنش شده و یک مولکول قند را تولید می‌نماید. در ذیل خلاصه واکنشهای اتفاق افتاده و میزان انرژی مصرفی بیان گردیده است. میزان انرژی مصرفی برای تثبیت یک مولکول CO_2 برابر با ۳ عدد ATP و ۲ عدد NADPH است. لذا برای تولید یک مولکول گلوکز (قند ۶ کربنه) ۱۸ عدد ATP و ۱۲ عدد NADPH مصرف می‌گردد. در حدود ۹۹/۵٪ گیاهان تثبیت CO_2 را به روش کالوین (C_3) انجام می‌دهند.



شکل: نمایی از چرخه کالوین (C_3)

مراحل تثبیت کربن در مسیر C_4 :

پس از گذشت ۹ سال از کشف مسیر C_3 دو دانشمند به نامهای هاچ و سلک^۱ دریافتند که مسیر تثبیت کربن در گیاه نیشکر متفاوت از مسیر بیان شده در چرخه کالوین است و اولین ماده تولیدی در این گیاه، ترکیبی چهار کربنه به نام اگزالواستیک اسید می‌باشد. در حقیقت گیاهان C_4 از لحاظ آناتومیک با گیاهان C_3 متفاوت می‌باشند. بدین صورت که گیاهان C_4 در سلولهای غلاف آوندی خود دارای کلروپلاست هستند. به این ویژگی ساختمانی گیاهان C_4 ساختمان کرانز^۲ می‌گویند. در حقیقت واکنشهای تاریکی در گیاهان C_4 در دو محل سلولهای مزوفیلی^۳ و سلولهای غلاف آوندی^۴ صورت می‌گیرد. بدین صورت که CO_2 ورودی به سلولهای مزوفیل با ترکیبی ۳ کربنه به نام PEP (فسفوانول پیرووات) در حضور آنزیم فسفو انول پیرووات کربوکسیلاز (PEPC) واکنش داده و ترکیب پایدار چهار کربنه اگزالواستیک اسید را تشکیل می‌دهد. این ترکیب با مصرف انرژی (NADPH, ATP) به اسید مالیک تبدیل می‌گردد. اسید مالیک از سلولهای مزوفیل خارج و وارد غلاف آوندی شده و در آنجا تولید CO_2 و پیرووات می‌کند. CO_2 تولیدی در محیط بسته غلاف آوندی با RuBP در حضور آنزیم روبیسکو واکنش داده و چرخه کالوین انجام می‌گیرد و پیرووات نیز به سلول مزوفیلی برگشته و با مصرف انرژی به PEP تبدیل می‌گردد. میزان انرژی مصرفی برای تثبیت یک مولکول CO_2 برابر با ۵ عدد ATP و ۲ عدد NADPH است. بنابراین برای تولید یک مولکول گلوکز (۶ کربنه) ۳۰ عدد ATP و ۱۲ عدد NADPH مصرف می‌شود.



شکل: مسیر فتوسنتزی C_4

^۱ - Hatch and Slack

^۲ - Kranz Anatomy

^۳ - Mesophyll Cells

^۴ - Bundle Sheath

دلایل تکامل چرخه C_4 :

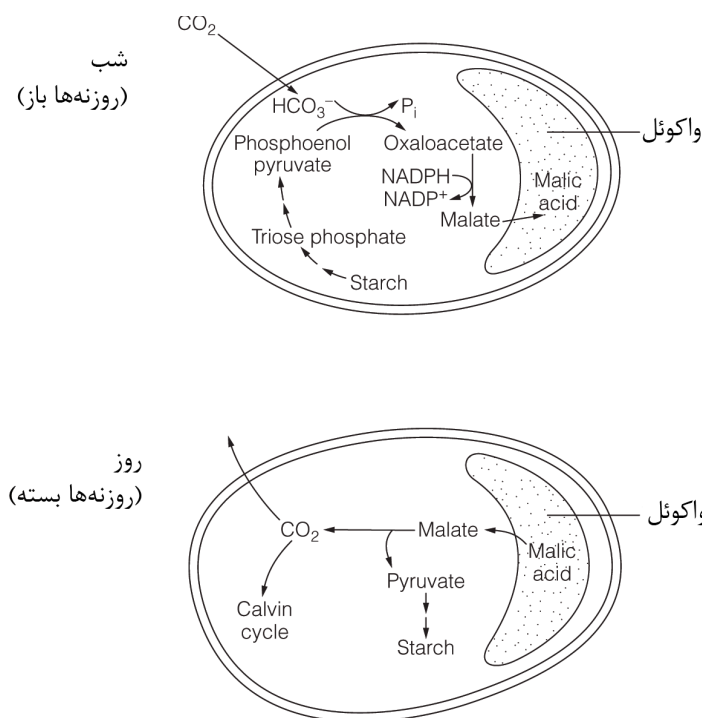
آنزیم روبیسکو که در گیاهان C_3 ، C_4 دارای فعالیت می‌باشد. میل ترکیبی شدیدی با CO_2 دارد ولیکن در غیاب CO_2 یا در غلظتهای پایین CO_2 با O_2 نیز وارد واکنش می‌گردد که این امر منجر به کاهش راندمان فتوسنتز خواهد شد. در نتیجه گیاهان برای آنکه بتوانند از این امر جلوگیری کنند ناگزیر هستند روزه‌های خود را باز نگه داشته تا CO_2 جو وارد سلولها گردد. این امر گیاهان را به خصوص در شرایط گرمسیری یا خشکی با معضلی به نام تنش خشکی مواجه می‌سازد. بنابراین گیاهان C_4 مسیر فتوسنتزی خود را طوری تغییر داده‌اند که CO_2 ابتدا با PEP که میل ترکیبی بسیار بالایی با CO_2 دارد واکنش داده و سپس CO_2 به داخل سلولهای غلاف آوندی پمپ گردد. این امر منجر به افزایش غلظت CO_2 داخل سلولهای غلاف آوندی گشته و علاوه بر آن از آنجایی که امکان ورود O_2 به داخل این سلولها بسیار کم است حتی کلروپلاست سلولهای غلاف آوندی فاقد تیغه‌های تیلاکوئیدی بوده و واکنشهای نوری فتوسنتز که در طی آن O_2 تولید می‌گردد در این سلولها صورت نمی‌گیرد در نتیجه گیاه می‌تواند روزه‌های خود را به صورت نیمه باز درآورده و در برابر گرمای هوا مقاومت نماید.

تثبیت CO_2 در گیاهان CAM^۱:

در گیاهان C_4 آنزیم‌های PEP کربوکسیلاز و روبیسکو در دو مکان متفاوت از برگ حضور داشته و فعالیت می‌کنند در حالیکه در گیاهان CAM جدایی فعالیت این دو آنزیم به صورت زمانی است. یعنی اینکه در این گیاهان تثبیت CO_2 مانند گیاهان C_4 صورت می‌گیرد ولی این عمل در شب انجام می‌شود و انرژی لازم برای آن از طریق گلیکولیز تامین می‌گردد. در گیاهان CAM هر دو آنزیم PEP کربوکسیلاز و روبیسکو در مزوفیل فعالیت می‌کنند و برای جلوگیری از تداخل فعالیت این دو آنزیم PEP کربوکسیلاز در شب و آنزیم RuBP در روز فعالیت می‌کند. کلروپلاست گونه‌های CAM شباهت زیادی به کلروپلاست گونه‌های C_4 دارد و در غلاف آوندی گیاهان CAM کلروپلاست وجود ندارد بلکه کلروپلاست در سلولهای مزوفیل می‌باشد. در این گیاهان اسید مالیک در شب وارد واکوئل شده و در روز از واکوئل خارج و به CO_2 تبدیل می‌شود. سپس CO_2 وارد چرخه کالوین شده و از طریق مسیر C_3 به PGAL تبدیل می‌شود. در گیاهان CAM به ازای هر مولکول CO_2 ، ۶ عدد ATP و ۳ عدد NADPH مصرف می‌شود. و در نهایت برای تولید یک مولکول گلوکز، ۳۶ عدد ATP و ۱۸ عدد NADPH مصرف می‌گردد.

گیاهان C_4 : ذرت، نیشکر- تاج خروس- سورگوم
گیاهان CAM: گل ناز- ارکیده- شیر سگ- آناناس

^۱ - Crassulacean Acid Metabolism



شکل: مسیر تثبیت CO_2 در گیاهان CAM

تفاوت‌های گیاهان C_3 ، C_4 :

- ۱- در گیاهان C_4 ، علاوه بر سلول‌های مزوفیل در سلول‌های غلاف آوندی نیز کلروپلاست وجود دارد. در حالیکه در گیاهان C_3 فقط سلول‌های مزوفیل حاوی کلروپلاست بوده و سلول‌های غلاف آوندی فاقد کلروپلاست است.
- ۲- کلروپلاست غلاف آوندی در گیاهان C_4 بزرگ‌تر و گرانای آن‌ها نسبت به سلول‌های مزوفیل تکامل کمتری یافته است و چون چرخه کالوین در سلول‌های غلاف آوندی گیاهان C_4 عمل می‌کند قادر به تولید نشاسته هستند.
- ۳- در گیاهان C_4 ، احیای CO_2 توسط آنزیم PEP کربوکسیلاز انجام می‌گیرد و در سلول‌های غلاف آوندی آنزیم RuBP نیز وجود دارد. در این گیاهان نشاسته در سلول‌های مزوفیل تولید نشده بلکه در غلاف آوندی تولید می‌گردد. در گیاهان C_3 احیای CO_2 توسط آنزیم RuBP کربوکسیلاز انجام شده و آنزیم PEP کربوکسیلاز وجود ندارد. بنابراین در گیاهان C_4 آنزیم PEP کربوکسیلاز به میزان زیاد و آنزیم RuBP به میزان کمتری وجود دارد. در گیاهان C_3 آنزیم RuBP بیشتر از گیاهان C_4 است.
- ۴- میل ترکیبی با CO_2 در آنزیم PEP کربوکسیلاز نسبت به RuBP کربوکسیلاز بسیار بالاتر است. لذا در غلظت کم CO_2 گیاهان C_4 بازده بیشتری نسبت به C_3 ‌ها دارند.
- ۵- سرعت فتوسنتزی گیاهان C_4 در نور زیاد بیشتر از گیاهان C_3 است.
- ۶- انرژی لازم برای احیای یک مولکول CO_2 در گیاهان C_4 بیشتر از گیاهان C_3 است. برای تثبیت هر مولکول CO_2 در گیاهان C_4 و C_3 به ترتیب ۵ و ۳ عدد ATP مورد نیاز است.
- ۷- نقطه جبرانی CO_2 ^۱ یعنی غلظتی از CO_2 که در آن سرعت تبادل CO_2 ^۲ یا CER برابر صفر است در گیاهان C_4 نسبت به C_3 ‌ها پایین است.

^۱ - CO_2 Compensation Point

^۲ - CO_2 Exchange Rate

- ۸- نقطه اشباع CO_2 در گیاهان C_3 بیشتر از گیاهان C_4 است.
- ۹- در گیاهان C_4 تنفس نوری کم یا صفر است بنابراین بازده فتوسنتزی آن‌ها بالاست. اما گیاهان C_3 تنفس نوری دارند لذا در شرایط گرم و کمبود CO_2 بازده فتوسنتزی پایینی دارند.
- ۱۰- گیاهان C_3 مخصوص مناطق سرد و مرطوب تا گرم و مرطوب هستند در صورتی که C_4 ها به مناطق گرم و خشک تا گرم و مرطوب سازگارند.
- ۱۱- به دلیل وجود پمپ CO_2 در گیاهان C_4 نسبت CO_2 به O_2 در غلاف آوندی آن‌ها بسیار بالاست لذا تنفس نوری ندارند ولی در گیاهان C_3 تنفس نوری قابل ملاحظه است.
- ۱۲- در گیاهان C_4 سلول‌های غلاف آوندی دارای کلروپلاست هستند که تعداد آن‌ها بسیار بالاست که این امر سبب فرآوری بهتر تثبیت CO_2 در این سلول‌ها می‌گردد.
- ۱۳- کلروپلاست سلول‌های غلاف آوندی به دیواره سلول چسبیده‌اند که این امر سبب تسریع تبادل CO_2 بین سلول‌های مزوفیل و غلاف آوندی می‌شود.
- ۱۴- در گیاهان C_4 مسیر انتشار CO_2 برای رسیدن به کلروپلاست کوتاه‌تر از گیاهان C_3 می‌باشد لذا CO_2 خیلی سریع‌تر از روزنه به کلروپلاست منتقل می‌شود.
- ۱۵- در گیاهان C_4 فاصله سلول‌های مزوفیل و غلاف آوندی به هم نزدیک است بنابراین انتقال مواد بین این دو سلول سریع‌تر انجام می‌شود.
- ۱۶- مقاومت روزنه‌ای در گیاهان C_4 بیشتر از گیاهان C_3 است. چون گیاهان C_3 در شرایط طبیعی روزنه‌هایشان باز است ولی C_4 ها روزنه‌ها را نیمه بسته نگه‌می‌دارند لذا قادر خواهند بود تا رطوبت بیشتری را در خود نگه‌دارند.
- ۱۷- در گیاهان C_4 محل تولید قند به محل بارگیری بسیار نزدیک است. لذا انتقال مواد فتوسنتزی سریع‌تر و کارایی بالاتر است.
- ۱۸- مقاومت مزوفیلی گیاهان C_4 کمتر از C_3 است. لذا CO_2 سریع‌تر و بهتر در اختیار گیاه قرار گرفته و بازده فتوسنتزی افزایش می‌یابد.
- ۱۹- در اثر افزایش غلظت اکسیژن، فعالیت فتوسنتزی در گیاهان C_3 کاهش می‌یابد. در حالیکه افزایش غلظت تاثیر قابل ملاحظه‌ای در فتوسنتز گیاهان C_4 ندارد.
- ۲۰- گیاهان C_4 به دماهای پایین حساس هستند، زیرا در دمای پایین فعالیت آنزیم پیرووات فسفات دی‌کیناز^۱ (تبدیل کننده پیروویک اسید به PEP) متوقف می‌شود.
- ۲۱- در گیاهان C_3 یک فرم کربوکسیلاسیون و در سلول‌های مزوفیل انجام می‌گیرد. در حالیکه در C_4 ها دو نوع کربوکسیلاسیون انجام می‌شود که اولی در سلول‌های مزوفیل و کربوکسیلاسیون اصلی در سلول‌های غلاف آوندی انجام می‌گیرد.
- ۲۲- فعالیت فتوسنتزی گیاهان C_4 در دماهای بالاتر بهتر انجام می‌گیرد، به طوریکه حداکثر فعالیت آنزیم PEP کربوکسیلاز در ۳۵ درجه سانتیگراد انجام می‌شود. حداکثر فعالیت آنزیم روبیسکو در ۲۵-۳۰ درجه انجام می‌شود.
- ۲۳- نقطه جبران نوری^۲ (یعنی شدت نوری که سرعت تبادل CO_2 برابر صفر است) در گیاهان C_4 پایین‌تر از گیاهان C_3 است.
- ۲۴- نقطه اشباع نوری^۳ (یعنی شدت نوری که بیشتر از آن تغییری در فتوسنتز رخ نمی‌دهد) در گیاهان C_4 بسیار بالاتر از گیاهان C_3 است.

^۱ - Pyruvate Phosphate Dikinase

^۲ - Light Compensation Point

^۳ - Light Saturation Point

۲۵- کارآیی مصرف آب^۱ در گیاهان C_۴ به دلیل تعرق کمتر، از گیاهان C_۳ بیشتر است. بنابراین C_۴ ها برای تثبیت هر مولکول CO_۲ آب کمتری مصرف می کنند.

۲۶- در شرایط نور زیاد و درجه حرارت بالا گیاهان C_۳ با کمبود CO_۲ و تجمع NADPH مواجه می شوند که این ماده خطرناک بوده و منجر به تولید آب اکسیژنه^۲ می شود. این مسئله در گیاهان C_۴ اتفاق نمی افتد چونکه آنزیم PEP میل ترکیبی زیادی با CO_۲ حتی در غلظت های بسیار کم CO_۲ نیز دارد. بنابراین NADPH مصرف شده و تجمع نمی گردد.

تنفس نوری^۳:

چنانچه به هر دلیل CO_۲ کافی در حضور نور در بافتهای فتوسنتز کننده یافت نشود یا میزان CO_۲ کم باشد آنزیم روبیسکو با وجود آنکه میل ترکیبی کمی با اکسیژن دارد منجر به پیوند میان O_۲ و RuBp می گردد که در نتیجه این واکنش اسید گلیکولیک (GA) و اسید فسفو گلیسیریک (PGA) به وجود می آید.

گیاه این واکنش را برای از بین بردن یا خنثی کردن ترکیبات بسیار پر انرژی و خطرناک NADPH حاصل از بخش نورانی واکنش فتوسنتز و همچنین تولید NADP لازم برای این بخش انجام می دهد. ماده ۲ کربنه حاصل (GA) از کلروپلاست خارج و وارد پراکسی زوم و میتوکندری گشته و ماده سرین را تولید کرده که سرین مجدداً به پراکسی زوم برگشته و در آنجا به گلیسرات تبدیل و سپس وارد کلروپلاست شده و به PGA تبدیل می گردد. لازم به تذکر است که طی واکنشهای تنفس نوری یک مولکول CO_۲ در داخل میتوکندری آزاد می گردد.

راههای اندازه گیری تنفس نوری:

- ۱- هوای بدون CO_۲ از برگ شفاف عبور داده شود و اگر CO_۲ از برگ دفع شود نشانگر وجود تنفس نوری می باشد.
- ۲- اگر برگ را با سرعت در تاریکی مطلق قرار دهیم فتوسنتز آن قطع می شود در حالی که تنفس نوری آن به دلیل مصرف اسید گلیکولیک برای مدت کوتاهی ادامه خواهد یافت این امر باعث افزایش ناگهانی غلظت CO_۲ خروجی به مراتب بیش از میزان CO_۲ خروجی از طریق تنفس معمولی می باشد.
- ۳- اگر اختلاف میزان فتوسنتز در غلظت اکسیژن ۲۰٪ (تنفس نوری در حداکثر خود می باشد) و غلظت ۱٪ اکسیژن (تنفس نوری برابر صفر است) محاسبه گردد، میزان تنفس نوری به دست می آید.

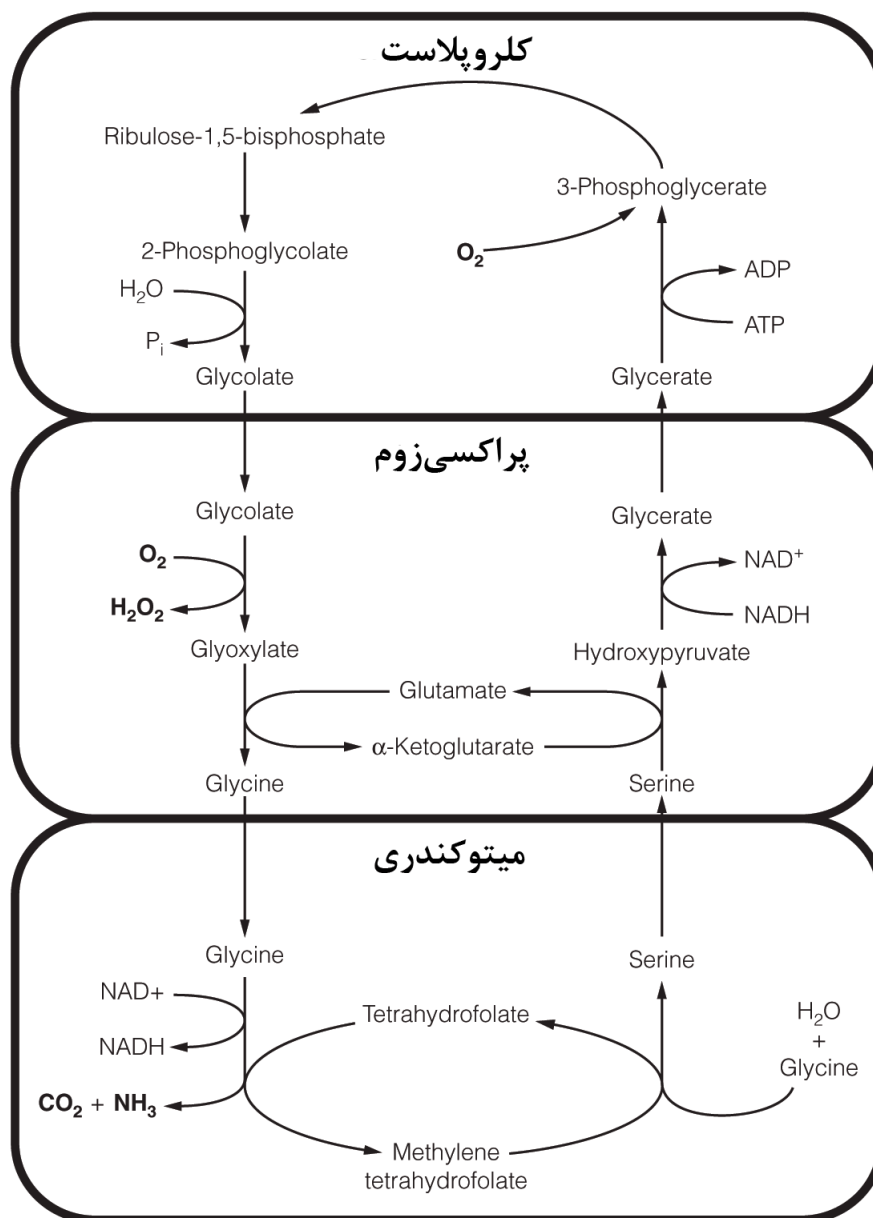
فواید تنفس نوری:

- ۱- تولید برخی اسیدهای آمینه ضروری مانند سرین
- ۲- حفظ چرخه فسفات معدنی
- ۳- در شرایط نور کم و درجه حرارت پایین منجر به از بین رفتن NADPH اضافی و تولید NADP می گردد.

^۱ - Water Use Efficiency

^۲ - H₂O₂

^۳ - Photorespiration



شکل: چرخه تنفس نوری

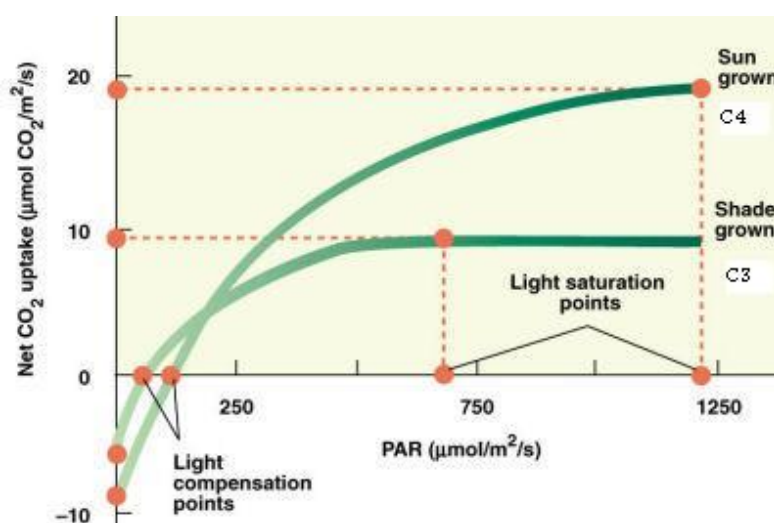
مقایسه تنفس نوری و تنفس معمولی:

- ۱- در تنفس نوری و تنفس معمولی اکسیژن مصرف شده و CO₂ آزاد می‌گردد (تنها وجه مشترک میان تنفس نوری و معمولی)
 - ۲- سوپسترای تنفس نوری و معمولی متفاوت است.
 - ۳- تنفس نوری در سه اندامک کلروپلاست، میتوکندری و پراکسیزوم صورت می‌گیرد در صورتیکه تنفس معمولی تنها در میتوکندری اتفاق می‌افتد.
 - ۴- در تنفس معمولی انرژی تولید می‌گردد در صورتیکه در تنفس نوری انرژی هدر می‌رود.
 - ۵- در تنفس معمولی ATP تولید می‌گردد در حالیکه در تنفس نوری هیچ گونه ATP تولید نمی‌شود.
- * تنفس نوری تنها در حضور نور صورت می‌گیرد زیرا RuBp تنها در حضور نور ساخته می‌شود در غیر این صورت میزان انرژی لازم برای بازسازی مجدد RuBp تأمین نمی‌گردد.

اثر عوامل محیطی بر فتوسنتز:

۱- نور

در صورت عدم وجود نور (تاریکی) تنفس صورت می‌گیرد که مقدار آن معادل ۵ تا ۱۰٪ CO_2 جذب شده در نور زیاد می‌باشد. با افزایش تدریجی شدت نور میزان فتوسنتز تا رسیدن به نقطه جبران نوری افزایش می‌یابد. نقطه جبران نوری شدت نوری است که در آن میزان CO_2 جذب شده مساوی CO_2 دفع شده از طریق تنفس است. در این نقطه میزان تبادل CO_2 یا CER برابر صفر است. اگر شدت نور افزایش یابد به ازای هر واحد افزایش شدت نور سرعت تبادل CO_2 به مقدار کمی افزایش خواهد یافت تا اینکه CER به نقطه اشباع برسد. افزایش تبادل CO_2 بر اساس افزایش نور از قانون میچرلیخ (بازده نزولی) تبعیت می‌کند، بنابراین برگها در به کارگیری انرژی نورانی در سطح پایین تابش نور کارآمدتر می‌باشند.

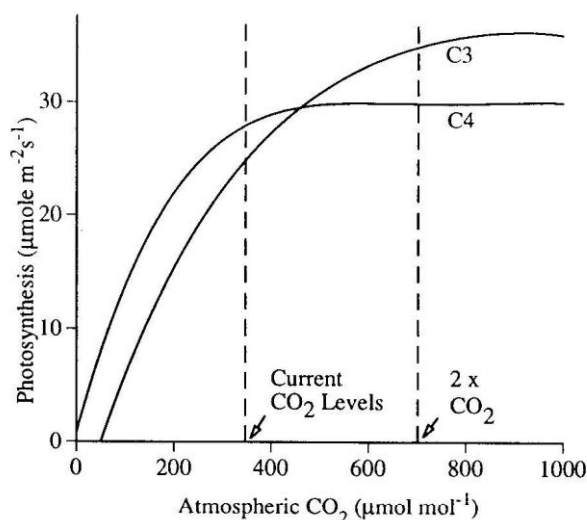


شکل: رابطه شدت نور و جذب خالص CO_2 در گیاهان C_4 و C_3

همان طور که از منحنی بالا متوجه می‌گردیم گیاهان C_4 برای رسیدن به نقطه جبران نوری به شدت نور بالاتری نیاز دارند که این مسئله به دلیل مصرف بیشتر انرژی در واکنشهای تاریکی گیاهان C_4 می‌باشد. لیکن به دلیل عدم وجود تنفس نوری و در نتیجه عدم محدودیت CO_2 گیاهان C_4 بر خلاف گیاهان C_3 نقطه اشباع نوری ندارند.

۲- غلظت گاز کربنیک:

منحنی تغییرات CER نسبت به شدت فتوسنتز مشابه منحنی اثر نور بر CER است. بدین معنی که افزایش CO_2 موجب افزایش CER گشته تا گیاهان به نقطه جبران CO_2 برسند. این میزان برای گیاهان C_4 در حدود 5 ppm و برای گیاهان C_3 در حدود 50 ppm تخمین زده شده است و این مسئله به دلیل وجود تنفس نوری در گیاهان C_3 می‌باشد. افزایش CO_2 منجر به افزایش میزان CER گشته تا آنکه گیاهان C_4 به مرز اشباع CO_2 دست می‌یابند. لیکن نقطه اشباع CO_2 برای گیاهان C_3 وجود ندارد.



شکل: رابطه غلظت CO_2 / اتمسفر و میزان فتوسنتز در گیاهان C_3 و C_4

۳- درجه حرارت:

تأثیر درجه حرارت بر واکنشهای فتوسنتز به دو دسته قابل تقسیم است:

۱- واکنشهای نوری: افزایش درجه حرارت هیچ گونه اثری بر واکنشهای نوری یا فسفوریلاسیون نمی گذارد.

۲- واکنشهای تاریکی و تنفس نوری: این دو واکنش به دلیل آنکه تحت تأثیر آنزیمهای مختلف می باشند از تغییرات حرارت نیز تأثیر می گیرند. با افزایش دما تا رسیدن به یک مقدار دمای مطلوب، سرعت فتوسنتز افزایش می یابد و با افزایش دما بیشتر از این مقدار کاهش پیدا می کند. سرعت تنفس هم با افزایش درجه حرارت زیاد خواهد شد.

به طور کلی افزایش درجه حرارت باعث افزایش سرعت واکنشهای شیمیایی می شود. افزایش سرعت واکنش در نتیجه افزایش دما به اندازه 10°C به صورت ضریب دمایی^۱ یا Q_{10} بیان می شود. برای واکنشهای آنزیمی در حدود $2-4/1$ و برای فرایندهای فیزیکی $3/1-3/10$ است. وقتی اثر دما در دامنه زیادی از دماها مدنظر باشد باید به خاطر داشت که با تغییر دما، Q_{10} واکنشهای متابولیکی تغییر می کند. در دماهای پایین، مقدار آن زیاد است چون واکنشهای آنزیمی محدود کننده سرعت کلی فرایند هستند، در حالی که در دماهای بالاتر مقدار آن کوچک تر می شود زیرا فرایندهای فیزیکی مثل انتشار، سرعت کل فرایند را محدود می سازند.

۴- آب:

آب یکی از مواد مؤثر در انجام فتوسنتز می باشد لیکن فقط $1/0\%$ مجموع آب ذخیره شده در فتوسنتز مصرف می گردد. اولین اثر تنش آب روی CER به دلیل بسته شدن شکاف روزنه ها و افزایش مقاومت روزنه ای می باشد. استمرار تنش آبی موجب اختلال در سیستم فتوسنتزی و افزایش مقاومت مزوفیلی می گردد.

۵- وضعیت مواد معدنی:

کاهش مواد معدنی در داخل برگ ها به طور مستقیم منجر به کاهش میزان فتوسنتز در این گیاهان می گردد.

^۱ - Temperature Coefficient