

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITE MOHAMED BOUDIAF - M'SILA

FACULTE DES SCIENCES

DEPARTEMENT DES SCIENCES DE LA
NATURE ET DE LA VIE

N° :



DOMAINE : SCIENCES DE LA
NATURE ET DE LA VIE

FILIERE : SCIENCES DE LA NATURE
ET DE LA VIE

OPTION : BIODIVERSITE ET
PHYSIOLOGIE VEGETALE .

**Mémoire présenté pour l'obtention
Du diplôme de Master Académique**

Par:

TERCHI Hadjer

Intitulé

**Métabolisme des cellules végétales dans les
régions steppiques
(Cas de la région d'El Hodna).**

Soutenu devant le jury composé de:

BOUNAR Rabah	MCA	Université de M'Sila	Président.
NOUIDJEM Yassine	MCA	Université de M'Sila	Rapporteur .
GHADBANE Mouloud	MCA	Université de M'Sila	Examineur.

Année universitaire : 2019 /2020

شكر وعرّفان

قال الله تعالى ﴿ رَبِّ أَوْزِعْنِي أَنْ أَشْكُرَ نِعْمَتَكَ الَّتِي أَنْعَمْتَ عَلَيَّ وَعَلَىٰ وَالِدَيَّ وَأَنْ أَعْمَلَ

صَالِحًا تَرْضَاهُ ﴾ سررة الأحفاد الآية (15).

وعملا بقوله صلى الله عليه وسلم « من لم يشكر الناس لم يشكر الله » رواه أحمد و الترمذي.

نحمد الله عزوجل الذي علم بالقلم علم الإنسان ما لم يعلم حمدا طيبا على تسديده لخطانا وإنارته لطريقنا وتوفيقه لنا بإتمام هذا العمل ونسأله مزيدا من الفضل والتوفيق ونصلي ونسلم على أشرف الخلق صلى الله عليه وسلم.

أزجي الشكر كله والثناء أجله إلى الأستاذ المشرف القدير "نويجم ياسين" الذي لم يبخل علي بنصائحه وإرشاداته من خلال إشرافه على هذا العمل خطوة بخطوة حتى يكون على أتم وجه.

كما أتقدم بأرقى وأثمن عبارات الشكر والعرّفان إلى لجنة المناقشة على تفضلها لمناقشة المذكرة.

ونتقدم بالشكر الجزيل لكل من أسهم في تقديم يد العون لإنجاز هذا البحث من قريب أو بعيد ونسأل

الله أن يجزيهم عنا خير الجزاء.

إهداء

إلهي لا يطيب الليل إلا بشكرك ولا يطيب النهار إلا بطاعتك ولا تطيب الجنة إلا برؤيتك الله جل جلاله.

إلى ملاكي في الحياة و معنى الحب و الحنان إلى من كان دعاؤها سر نجاحي إلى من لا يمكن للكلمات أن توفي حقها أُمي الغالية أطال الله في عمرها.

إلى من كلله الله بالهبة و الوقار و من كان لي معلما و قدوة في المدرسة و الدار إلى الوالد العزيز حفظه الله و أطال في عمره.

إلى من هم سندي في الدنيا، إلى من بهم أعتز و افتخر إخوتي.

إلى كل من صادفتهم في حياتي و حملتهم دفاتر ذكرياتي صديقاتي.

إلى المعلمين الأوائل من تقدم منهم و من تأخر الذين لهم علينا فضل التعليم و الهداية و الذين أناروا لنا طريق الدراية فعملوا كل واحد منا حرفا فحق لهم أن يمتلكوا كل واحد منا عبدا.

هاجر طرشي

الفهرس

I	قائمة الجداول
II	قائمة الأشكال
V	قائمة الاختصارات
1	مقدمة
الفصل الأول: مفاهيم عامة حول الخلية النباتية والطاقة	
3	I. ماهية الخلية
4	1.1. النظرية الخلوية La théorie cellulaire
4	2.1. تعريف الخلية
4	3.1. الخصائص الأساسية للخلية
5	4.1. تصنيف الخلايا
5	1.4.1. الخلايا بدائية النواة Les procaryotes
5	2.4.1. الخلايا حقيقية النواة Les eucaryotes
6	5.1. الخلايا النباتية والخلايا الحيوانية
6	6.1. مكونات الخلية النباتية
6	1.6.1. الجدار الخلوي La paroi cellulaire
7	2.6.1. الغشاء الهولي La membrane cellulaire
7	3.6.1. الهيولى Le cytoplasme
7	4.6.1. النواة Le noyau
7	5.6.1. الشبكة الأندوبلازمية La reticulum endoplasmique
8	6.6.1. الريبوسومات Les ribosomes
8	7.6.1. جهاز غولجي Appareil de golgi
8	8.6.1. الفجوات العصارية Les vacuoles
8	9.6.1. الليسوسومات Les lysosome
8	10.6.1. البيروكسيسومات Les peroxisomes
9	11.6.1. الميتوكوندري La mitochondrie
9	1.11.6.1. البنية التركيبية لغشائي الميتوكوندري

10La membrane externe	الغشاء الخارجي	.1.2.11.6.I
10	. L'espace intermembranaire	الفراغ بين غشائين	.2.2.11.6.I
10La membrane interne	الغشاء الداخلي	.3.2.11.6.I
10La chaine respiratoire	السلسلة التنفسية	.1.3.2.11.6.I
14ATP synthase	إنزيم	.2.3.2.11.6.I
15La matrice	المادة الأساسية	.2.11.6.I
15Les plastids	البلاستيدات	.12.6.I
15الأصبغة النباتية		.1.12.6.I
18 Les chloroplastes	البلاستيدات الخضراء	.2.12.6.I
19 L'enveloppe	الغلاف	.1.2.12.6.I
20 Le stroma	الحشوة	.2.2.12.6.I
20 La thylakoide	التيلاكويد	.3.2.12.6.I
21 Les photosystèmes	الأنظمة الضوئية	.1.3.2.12.6.I
24	..La chaine photosynthétique	السلسلة التركيبية	.2.3.2.12.6.I
26 ATP synthase	إنزيم	.3.3.2.12.6.I
27 Les grains d'amidon	حببيات النشاء	.13.6.I
27 Les lipides et les huiles	الدهون والزيوت	.14.6.I
27 Le cytosquelette	الهيكال الخلوي	.15.6.I
27 L'energie chez les végétaux	الطاقة عند النبات	.II
الفصل الثاني: التحولات الطاقوية في الخلية النباتية			
28La photosynhèse	التركيب الضوئي	.I
28 تفاعلات عملية التركيب الضوئي		.1.I
28 تفاعلات المرحلة الكيموضوئية		.1.1.I
29 الأكسدة المائية		.1.1.1.I
30 دورة الـQ		.2.1.1.I

26 الانتقال الخطي للإلكترونات	3.1.3.I	
28 La photophosphorylation الفسفرة الضوئية	4.1.3.I	
35 تفاعلات المرحلة الكيموحيوية	2.1.I	
35 تثبيت الـ CO ₂	1.2.1.I	
35 Cycle de Calvin حلقة كالفن	2.2.1.I	
38 La photorespiration التنفس الضوئي	3.1.I	
39 تخزين نواتج التركيب الضوئي	4.1.I	
40 مسالك عملية التركيب الضوئي	5.1.I	
40 مسلك (أبيض) C ₄	1.5.1.I	
41 البنية المرفولوجية (التشريحية) لأوراق نباتات C ₄	1.1.5.1.I	
42 آلية أبيض مسلك C ₄	2.1.5.1.I	
44 الأنواع النباتية لمسلك C ₄	3.1.5.1.I	
46 مسلك CAM (الأبيض الحامضي للنباتات العصارية) ..	2.5.1.I	
46 آلية أبيض مسلك الـ CAM	1.2.5.1.I	
47 الأنواع النباتية لمسلك الـ CAM	2.2.5.1.I	
59 La respiration التنفس	.II	
48 هدم السكريات المعقدة	1.II	
48 La glycolyse التحلل السكري	2.II	
48 نواتج التحلل السكري	1.2.II	
49 Pentose phosphate طريق البنتوز فوسفاتي	3.II	
50 أكسدة البيروفات	4.II	
51 Cycle de Krebs دورة كريبس	5.II	
51 مراحل دورة كريبس	1.5.II	
53 La phosphorylation oxydative الفسفرة التأكسدية	6.II	
53 أكسدة المرافقات الإنزيمية	1.6.II	
56 عملية الفسفرة (تصنيع الـ ATP)	2.6.II	
74 La fermentation التخمر	.III	
75 التخمر عند النباتات	1.III	
75 آلية التخمر	2.III	

الفصل الثالث: وصف منطقة الدراسة

60وصف منطقة الدراسة.....	I
60الموقع الجغرافي لمنطقة الدراسة.....	1.I
60وصف مستجمع مياه القصب.....	2.I
62هيدروغرافيا المنطقة.....	3.I
63جيولوجيا المنطقة.....	4.I
63المناخ.....	5.I
63التساقط.....	1.5.I
64التساقط الفصلي.....	1.1.5.I
65الحرارة.....	2.5.I
66الرياح.....	3.5.I
67الرطوبة النسبية.....	4.5.I
68حوصلة حول مناخ منطقة الدراسة.....	6.I
68مؤشر Bagnol et Gausson.....	1.6.I
69مؤشر Emberger.....	2.6.I
71الغطاء النباتي.....	7.I
72خاتمة.....	
74قائمة المراجع.....	
VIIIملحق.....	
ملخص.....	

قائمة الجداول

الصفحة	العنوان	الرقم
6	مقارنة بين تركيب الخلايا الحيوانية والخلايا النباتية.	1.1
54	كمون الأكسدة و الإرجاع لبعض الأزواج المكونة للسلسلة التنفسية.	1.2
63	مميزات محطة الأرصاد الجوية لولاية المسيلة.	1.3
64	التساقط الفصلي لمحطة الرصاد الجوية بالمسيلة خلال (1988-2017).	2.3
65	معدل درجات الحرارة الشهري والسنوي لمحطة المسيلة.	3.3

قائمة الأشكال

الصفحة	العنوان	الرقم
3	مجهر ليفنهوك والخلايا الفلينية.	1.1
9	ما فوق البنية الخلوية للميتوكوندري.	2.1
11	بنية المعقد I.	3.1
11	بنية المعقد II.	4.1
12	بنية المعقد III .	5.1
13	بنية المعقد VI.	6.1
14	كيفية توضع نواقل الإلكترونات للسلسلة التنفسية على مستوى الغشاء الداخلي للميتوكوندري.	7.1
14	بنية إنزيم الـ ATP synthase للميتوكوندري.	8.1
16	بنية الكلوروفيل (أ).	9.1
19	ما فوق البنية الخلوية للصانعة الخضراء.	10.1
23	بنية مركز تفاعل النظام الضوئي الثاني PSII.	11.1
24	بنية النظام الضوئي الأول PSI.	12.1
25	توضع مكونات غشاء التيلاكويد.	13.1
26	بنية إنزيم ATP synthase للصانعة الخضراء.	14.1
28	جزيئة ادينوزين ثلاثي الفوسفات.	15.1

قائمة الأشكال

29	آلية أكسدة الماء.	1.2
30	دورة الـ Q.	2.2
31	آلية انتقال الإلكترونات على مستوى السلسلة التركيبية .	3.2
32	مخطط Z.	4.2
34	آلية عمل إنزيم ATP synthase.	5.2
37	حلقة كالفن.	6.2
39	آلية التنفس الضوئي عند النبات.	7.2
40	مسار تركيب السكاروز والنشاء.	8.2
42	البنية المرفولوجية لورقة نبات C4.	9.2
44	آلية أيض مسلك C4.	10.2
45	الطرق الثلاث لمسلك C4.	11.2
47	آلية أيض مسلك CAM.	12.2
49	تفاعلات التحلل السكري.	13.2
50	طريق البنتوز فوسفاتي .	14.2
51	تفاعلات أكسدة البيروفات.	15.2
53	حلقة كريبس.	16.2
56	آلية أكسدة المرافقات الإنزيمية والفسفرة التأكسدية عند النبات.	17.2

قائمة الأشكال

59	التخمير الكحولي واللبنني.	18.2
60	سد القصب.	1.3
61	خريطة الموقع الجغرافي لمستجمع مياه القصب.	2.3
62	خريطة هيدروغرافيا واد القصب.	3.3
64	أعمدة بيانية لمعدل التساقط الشهري لولاية المسيلة خلال (1988-2017).	4.3
65	أعمدة بيانية للتساقط الفصلي لمحطة الأرصاد الجوية للمسيلة (1988-2017)	5.3
66	منحنيات درجة الحرارة الدنيا والقصى ومتوسطهما الشهري لمنطقة المسيلة (1988-2017).	6.3
67	أعمدة بيانية لمعدلات سرعة الرياح الشهرية لمحطة المسيلة (1988-2017).	7.3
67	أعمدة بيانية لمعدل الرطوبة الشهري لمحطة المسيلة (1988-2017).	8.3
68	منحنى معدلات التساقط ودرجة الحرارة الشهرية لمحطة المسيلة (2017-1988).	9.3
70	منحنى نطاقات بيومناخية ل Emberger لمنطقة الحضنة (1988 – 2017).	10.3
71	صورة لشجرة المشمش والتين الشوكي.	11.3

قائمة الاختصارات

المعنى باللغة الأجنبية	الاختصار
Acétyl Coenzyme A	Acétyle CoA
Alcool Déshydrogénase	ADH
Acide Désoxyribonucléique	ADN
Adénosine Di phosphate	ADP
ADP Glucose Phosphorylase	AGPase
Adénosine Mono Phosphate	AMP
Oxydase Alternative	AOX
Acide Ribonucléique	ARN
Acide Ribonucléique messenger	ARN_m
Acide Aspartique	Asp
Adénosine Tri Phosphate	ATP
Heam b High	b_H
Heam b Low	b_L
Cytochrome b ₆ f	b₆f
Carbone	C
Ion de Calcium	Ca⁺²
F ₁ de Chloroplaste	CF₁
Méthyl	CH₃
Formyl	CHO
Molécule du Glucose	C₆H₁₂O₆
Ion de Chlore	Cl⁻
Dioxyde de carbone	CO₂
Coenzyme Ubiquinone	Co UQ
Complexe protéine-pigment	Cp(24,26,29,34,47)
Ion de cuivre	Cu⁺²
Cuivre A	CuA
Cuivre B	CuB
Cysteine	Cys
Cytochrome(a,a ₃ ,b, c,c ₁ ,f)	Cyt(a,a₃,b,c,c₁,f)
Déhydroxyacetone Phosphate	DHAP
Potentiel de Redox standard	E^o
Electron	e⁻
Flavine Adénine Dinucléotide	FAD
Flavine Adénine Dinucléotide(Réduit)	FADH₂
Ferrédoxine	Fd
Fructose-1,6-Disphosphate	FDP
Fructose-1,6-Disphosphatase	FDPase
Ions de Fer	Fe⁺²,Fe⁺³
Fer-Soufre	Fe-S
Flavine Mono Nucléotide	FMN
Flavine Mono Nucléotide(Réduit)	FMNH₂
Ferrédoxine NADP Réductase	FNR
Fructose-6-Phosphate	F-6-P
Glyceraldéhyde Phosphate Déshydrogénase	GAPDH

Guanosine Diphosphate	GDP
Guanosine Triphosphate	GTP
Glucose-6-Phosphate	G-6-P
Glucose-6-Phosphate Déshydrogénase	G-6-P DH
Proton	H⁺
Proton (Négative)	H_N⁺
Proton (Positive)	H_P⁺
Hexose Mono Phosphate	HMP
Molécule d'eau	H₂O
Peroxyde d'hydrogène	H₂O₂
Hexokinase	HK
Kilo Dalton	Kda
Kilo joule	Kj
Loose	L
Lactate Déshydrogénase	LDH
Light Haversting Complex	LHC
Ion de Magnésium	Mg⁺²
Ions de Manganèse	Mn⁺²...Mn⁺⁵
Bicarbonate de Sodium	NaCO₃
Nicotamide Adénine Dinucléotide	NAD
Nicotamide Adénine Dinucléotide(Réduit)	NADH
Nicotamide Adénine Dinucléotide Phosphate	NADP⁺
Nicotamide Adénine Dinucléotide Phosphate (Réduit)	NADPH
Ion d'Ammonium	NH₄⁺
Open	O
Dioxygène	O₂
Hydroxyl	OH
Plastocyanine	PC
Phospho Enole Pyruvate	PEP
Phytochrome far-red	Pfr
Phospho Glycérate	PGA
Phospho Glycer Aldéhyde	PGald
Phospho Glycer Aldéhyde Déhydrogénase	PGald DH
Phospho Gluco Isomérase	PGI
Phospho Glycérate Kinase	PGK
Phospho Glycérate Mutase	PGM
Potentiel de Hydrogène	pH
Phospho inorganique	P_i
Pyruvate Kinase	PK
Pyrophosphate inorganique	PP_i
Plastoquinone	PQ
Plastoquinol	PQH₂
Phytochrome red	Pr
Gène de protéine du photosystème I	psa (A,B,F,E,C)
Gène de protéine du photosystème II	psb (B,C)
photosystème I	PSI
photosystème II	PSII

قائمة الاختصارات

Pigment 680	P680
Pigment 700	P700
Quinone(A,B)	Q(A,B)
Ribulose-5-Phosphate Kinase	RPK
Ribulose biphosphate carboxylase oxygénase	Rubisco
Ribulose-1,5-Diphosphate	RuDP
State ₀₋₄	S₀₋₄
Sedoheptulose-1,5-Diphosphatse	SDPase
Saccharose Phosphate Synthase	SPS
Tight	T
Tyrosine	Thyr
Triose Phosphate	TP
Phospho Triose Isomérase	TPI
Uracile Diphosphate Glucose	UDP Glucose
UDP Glucose Perophosphorylase	UGPase
Ubiquinone	UQ
Ubiquinone(Réduit)	UQH₂
Uracile Triphosphate	UTP
Volet	V
1,3Diphospho Glycéraldéhyde	1,3DPGald
Force de motricité protonique	Δp

مفتاح الامتة

لم يدرك العالم الإنجليزي "روبرت هوك" سنة 1665م، أنه وضع يديه على كنز مليء بالأسرار والإعجاز، عندما تمكن بميكروسكوبه المركب ملاحظة وجود بعض التقسيمات المنتظمة في رقائق الفلين، أطلق على تلك الصناديق الصغيرة اسم خلايا Cellules. ومع اكتشاف أن الخلية هي وحدة بناء الكائن الحي كانت بداية لعلم الخلية، لكن بحلول القرن العشرين مهّد المجهر الإلكتروني الطريق لدراسة المكونات الدقيقة للخلية، ولعل أهم ما يحفظ حياة الكائن الحي هي وفرة الطاقة التي تُعينه على أداء مهامه الحيوية ونشاطاته اليومية. فكيف تُدير الخلية المجهرية شؤون الطاقة داخلها!؟

للطاقة الخلوية مصادر وأشكال مختلفة تتحول باستمرار من شكل لآخر، فالنباتات تقوم بتخليق مركباتها العضوية الضرورية لعمليات الأيض المختلفة عن طريق عملية التركيب الضوئي وذلك من خلال امتصاص الطاقة الضوئية، ثاني أكسيد الكربون والماء رغم اختلاف وفرة هذه الشروط من منطقة لأخرى لتغير الظروف المناخية وتحويلها إلى طاقة كيميائية آمنة مخزنة في روابط المركبات العضوية (الجلوكوز) التي تعتبر المصدر الوحيد الذي يرجع إليه وجود الحياة على الأرض (عادل أحمد جرار ومساعدوه، 2012)، ليتم تغيير الطبيعة الكيميائية لهذه المركبات واستخدام ما تحويه روابطها من طاقة آمنة بتحويلها إلى طاقة قابلة للاستعمال خلال عملية التنفس الخلوي في الظروف الهوائية والتخمر في الظروف اللاهوائية (مصطفى حلمي مصطفى، 2003).

إن فهم الطلبة لموضوع الخلية النباتية والطاقة ينحصر فقط في دراسة مبسطة لتفاعلات التركيب الضوئي، التنفس والتخمر لذلك تم من خلال هذه المذكرة التطرق إليه بصورة مختلفة وشاملة بتسليط الضوء على بعض النقاط المبهمة، والتعمق في الموضوع باكتساب معارف جديدة لأنه مهم لطلبة البيولوجيا.

تم تسليط الضوء في هذه الدراسة على الخلية النباتية خاصة وتحولاتها الطاقوية في المناطق السهبية باختيار منطقة سد القصب بالمسيلة، عن طريق الاستعانة بأغلب المصادر والبحوث العلمية لتعميق المعارف الأولية.

بما أن النبات هو مصدر الغذاء لكل الكائنات الحية باعتباره المنتج الأول وذلك لقدرته على تحويل عوامل الضوء، غاز ثنائي أكسيد الكربون والماء لإنتاج الطاقة الحيوية وفق عمليات تميزه عن باقي الكائنات الحية الأخرى. فكيف يؤمن النبات هذه الطاقة رغم اختلاف وفرة الشروط اللازمة لذلك واختلاف الأنواع النباتية؟ وكيف يحولها من شكل لآخر؟

لتوضيح هذا الموضوع والإجابة على التساؤلات المطروحة تم تقسيم هذا العمل إلى ثلاثة فصول رئيسية، يتمحور أولها حول تاريخ اكتشاف الخلية وأنواعها مع تسليط الدراسة على الخلية النباتية، أهم عضياتها والتعمق أكثر في بنية الصانعة الخضراء والميتوكوندري باعتبارها بيوتا للطاقة وتقديم مفهوم للطاقة الحيوية عند النبات. أما الفصل الثاني فيتضمن بحثا مفصلا حول مختلف التحولات الطاقوية التي تحدث على مستوى عضيات الخلية النباتية المنتجة للطاقة وطرق تشكيلها بتوضيح مسالك عملية التركيب الضوئي. كما تم وصف منطقة سد القصب بتحديد موقعها الجغرافي ونوع المناخ وأهم الأنواع النباتية لكل مسلك بالمنطقة في الفصل الأخير.

أخيرا تختم هذه المذكرة بخلاصة عامة للموضوع و التوصل إلى الإجابة عن كل التساؤلات المطروحة.

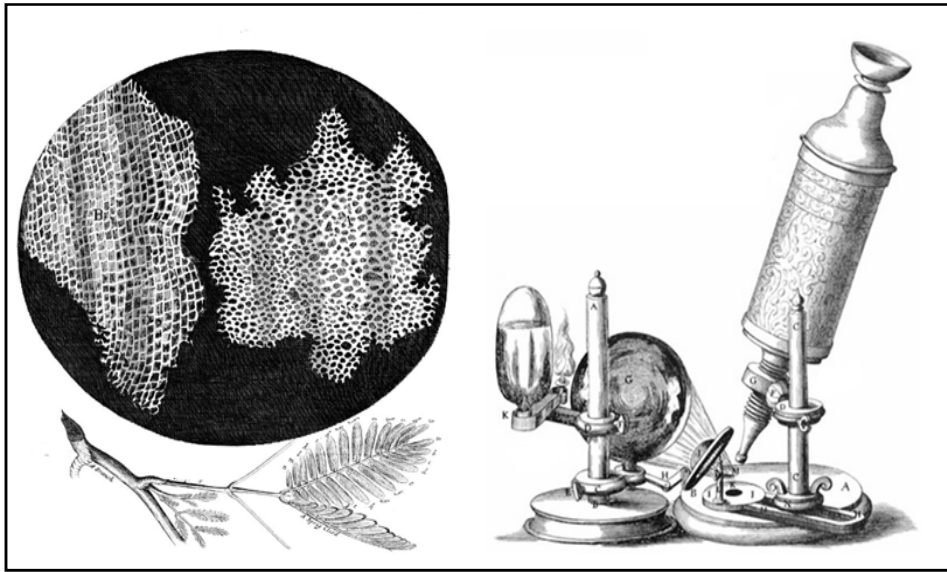
الفصل الأول
مفاهيم عامة حول الخلية
النباتية والطاقة

I. ماهية الخلية

لقد كانت الخلية ومنذ أمدٍ ليس بالقريب محور اهتمام كبير من قبل العديد من العلماء، كان لاكتشافاتهم دورا كبيرا في نشوء وتطور علم الخلية Cytologie الذي يهتم بدراسة الخلايا عامة (حسين عبد المنعم ومساعدوه، 2013).

لم تكن الخلية معروفة قبل قيام العالم الهولندي Antoine Van Leeuwenhoek 1632-1723م بصنع مجهره الذي يتميز باحتوائه على مكبرة رقيقة يتم على مستواها وضع العينة المراد ملاحظتها الشكل 1.1، حيث استطاع ليفنهوك بفضل مجهره الوصول إلى تكبير 200 مرة. وبذلك يعد أول شخص استطاع أن يرى الخلية (Daniel Boujard, 2012)

استخدم مصطلح الخلية Cellule لأول مرة من قبل العالم الإنجليزي Robert Hooke عند ملاحظته الشهيرة باستخدام الميكروسكوب لنبات الفلين، حيث لاحظ بأنه يتكون من فجوات دقيقة شبيهة لتجاويف خلية شمع العسل وهي التي سماها خلايا (محمود محمد جبر ومساعدوه، 2009).



الشكل 1.1: مجهر ليفنهوك والخلايا الفلينية (Jules Bouharmont, 2014).

اكتشف العالم R.Brown عام 1831م أنوية الخلايا ووصف النواة على أنها كتلة مركزة داخل الخلايا. يعتبر العالم J.Purkinje أول من أشار إلى البروتوبلازم على أنه أساس المادة الحية لكل من الحيوانات والنباتات، وقد أكد ذلك العالم Schults عام 1864م (محمد إسماعيل محمد ومساعدوه، 2013).

1.1. النظرية الخلوية La théorie cellulaire

لقد تقدمت البحوث حول الخلية كثيرا، ففي عام 1839م وضعت نظرية الخلية من قبل عالم النبات Matthias Schleiden وعالم الحيوان Theodor Schwann، حيث استندت هذه النظرية إلى العديد من الملاحظات العلمية التي وردت قبل ذلك من خلال ملاحظات العلماء ميريل 1802م، أوكين 1805م، لامارك 1809م، دتروث 1824م، تورين 1826م و براون 1831م وغيرهم (يوسف نسيب ومساعدوه، 1990). وما تتضمنه هذه النظرية يمكن إيجازه في أسس ثلاث:

- جميع الكائنات الحية تتكون من خلايا.
- الخلية هي الوحدة الأساسية التركيبية والوظيفية للكائنات الحية.
- الخلايا الجديدة تأتي من انقسام خلايا أخرى، وهو ما أشار إليه العالم فيرشو Virchow في عام 1855م (Georges Sallé, 2009).

2.1. تعريف الخلية

من الصعب حقا وضع تعريف دقيق للخلية، لأن أي تعريف لها هو أيضا محاولة لتعريف الحياة أو المادة الحية (محمد يحيوي، 2010). فالخلية هي أصغر مكون للحياة، تمكن الإنسان من رؤيتها لأول مرة بعد اكتشاف الميكروسكوب، لها قطر أقل من 1 ملليمتر ولذلك لا يمكن رؤيتها بالعين المجردة (عبد المجيد إبراهيم فهمي وسعد بن عايض العتيبي، 2008).

يمكن تعريف الخلية بأنها وحدة وظيفية فضلا عن كونها وحدة تركيبية وهي عبارة عن كتلة من المادة الحية الأولية أو البروتوبلازم الذي اكتشفه العالم بريكنجي (محمد عثمان علي، 2006).

3.1. الخصائص الأساسية للخلايا

تعد الخلية هي الوحدة الأساسية للحياة، ويجب أن تتوفر فيها الخصائص الآتية (مصطفى محمد فؤاد، 2015):

- ✓ أن تكون كيانا منفصلا يتطلب غشاء سطحيا.
- ✓ أن تتفاعل مع البيئة المحيطة للحصول على الطاقة بشكل ما من أجل البقاء والنمو.
- ✓ أن تقوم بعملية التكاثر.

4.I. تصنيف الخلايا

تختلف الكائنات الحيّة بأشكالها وأحجامها، لكنّها تتوحّد معاً بوحدة بنائها وهي الخلية، والخلايا في

الكائنات الحيّة تنقسم إلى قسمين رئيسيين هما:

1.4.I. الخلايا بدائية النواة Prokaryotes

تعتبر من أبسط أنواع الخلايا و تعد البكتيريا كأفضل الأمثلة على هذا النوع، هي خلايا صغيرة ووحيدة دون نواة، تكون مادتها الوراثية على شكل خيط منفرد دائري من الـ ADN غير محاط بغشاء نووي والمتواجد في السيتوبلازم، بها عدد قليل جدا من العضيات الخلوية (ديانا سعيد الزق، 2009).

2.4.I. الخلايا حقيقية النواة Eukaryotes

تضم مجموعة كبيرة من الكائنات الحية التي تحتوي خلاياها على نواة حقيقية واضحة ومحاطة بغلاف نووي يفصلها عن السيتوبلازم الذي يحتوي على العديد من العضيات المحاطة بنظام غشائي يعزلها عن بعضها وعن السيتوبلازم ليهيئ لها بيئات صغرى تساعدها على القيام بوظائفها الحيوية دون تداخل. كما تختلف الخلايا حقيقية النواة فيما بينها في الشكل، الحجم، التركيب، الوظيفة وفي وجود بعض التراكيب الخلوية أو غيابها (لاسيما بين الخلية الحيوانية والنباتية). تشمل هذه الكائنات مجاميع كبيرة تتدرج من بسيطة التركيب كالأوليات Protozoaires، الفطريات Champignons، الطحالب Algues وإلى الكائنات الراقية معقدة التركيب كالحيوانات والنباتات (مكرم ضياء شكاره، 2011).

رغم وجود الكثير من الاختلافات بين الخلايا بدائية وحقيقية النواة إلا أن الفارق الحقيقي بينهما يكمن في النواة (عيسى عبد السعداوي، 2009). ومع ذلك يوجد تماثل كبير بين النوعين خاصة على المستوى الجزيئي حيث أن لتراكيبهما نفس المكونات والمظهر تقريبا إضافة لتشابه العديد من أجزائهما وشفراتهما الوراثية (عبد الحسين فيصل، 2000).

5.I. الخلايا النباتية والخلايا الحيوانية

الخلية هي وحدة التركيب والوظيفة عند الكائنات الحية، حيث تشترك في مكونات أساسية ولكن هناك عدد من الفروقات خاصة عندما نتحدث عن خلية حيوانية أو نباتية (مكرم ضياء شكاره، 2011).

جدول 1.1 : مقارنة بين تركيب الخلية النباتية والخلية الحيوانية (مكرم ضياء شكاره، 2011).

التركيب الخلوية	الخلية النباتية	الخلية الحيوانية
-جدار الخلية	موجود ويتكون من السليلوز	غير موجود
-الفجوات	تكون موجودة وكبيرة في الخلية الناضجة	غير موجودة أو صغيرة
-الأسواط	غير موجودة	توجد في بعضها
-البلاستيدة	موجودة	غير موجودة
-الكروموسومات	وحدات مزدوجة من الـ ADN ذات	وحدات مزدوجة من الـ ADN ذات
-الأجسام المركزية	البروتينات المرافقة	البروتينات المرافقة
	غير موجودة	موجودة

6.I. مكونات الخلية النباتية

تتكون الخلية النباتية من مادة حية وهي البروتوبلازم Protoplasme الذي يشمل النواة Noyau والسيتوبلازم Cytoplasme. كما تحتوي على مجموعة من المكونات التالية (عادل محمد المصري، 2011) :

1.6.I. الجدار الخلوي La Paroi cellulaire

تتكون الخلية النباتية من جدار خلوي هو عبارة عن غلاف من مادة غير حية، يتميز بصلابته وتماسكه يحيط بالغشاء البلازمي ويغلف البروتوبلازم ويحميه (أحمد محمد مجاهد ومساعدوه، 2004)، يتركب من الصفيحة الوسطى Lamelle médial، الجدار الابتدائي Paroi primaire والجدار الثانوي Paroi secondaire، ويتكون أساسا من السليلوز تختلط معه مركبات أخرى أهمها اللجنين والسوبرين (محمود محمد جبر ومساعدوه، 2009). وتتمثل أهميته في: (مكرم ضياء شكاره، 2011)

- ✓ المحافظة على الخلية النباتية ميكانيكيا بإعطائها القوة والصلابة.
- ✓ الحفاظ عليها من المؤثرات الخارجية.
- ✓ واسطة لتبادل الأيونات بين الخلية والتربة.

2.6.I. الغشاء الخلوي La membrane cellulaire

تحاط كل خلية بغشاء رقيق يدعى الغشاء الخلوي يقدر سمكه بحوالي 7.5 نانومتر، يمثل حاجزا انتقائيا بين الخلية والمحيط الذي تعيش فيه، كما يلعب دورا مهما في المحافظة على تراكيز المواد المختلفة بين الخلية والوسط. يتكون الغشاء كيميائيا من طبقتين فوسفوليبيديتين بنسبة 60 % تتخللها بروتينات لها القدرة على التحرك بين جزيئات الدهون تمثل حوالي 40 % مشكلة ما يسمى النموذج الفسيفسائي المائع. قد تتصل سلاسل كربوهيدراتية ببعض البروتينات وتسمى البروتينات السكرية Glycoproteines أو تتصل ببعض جزيئات الدهون وتسمى الدهون السكرية Glycolipides .

3.6.I. الهيولى Le cytoplasme

هي عبارة عن سائل غروي كثيف جيلاتيني القوام، تحتوي على عضيات مختلفة، يتم على مستواها تحرير الطاقة وتخليق البروتينات المختلفة، والعديد من الوظائف الخلوية الأخرى. كيميائيا تتكون أساسا من البروتينات، الإنزيمات، المواد المعدنية والماء (خالد الكبيسي، 2002).

4.6.I. النواة Le noyau

تعد النواة مركزا للمعلومات الوراثية في الخلية، وهي أكبر جزء بارز فيها حيث يتراوح قطرها ما بين 4-6 ميكرومتر. تحتوي على الكروموسومات التي تتألف من كميات متقاربة من الـ ADN وبروتينات قاعدية تدعى الهستونات، كما تحتوي على جسم كثيف يدعى النوية بها ما يقارب 80 % بروتين، 8 % ADN و 1 % ARN، حيث تشفر النوية للريبوسومات. يحيط بالنواة غشائين يتكون كل منهما من طبقتين فوسفوليبيديتين و كولسترول مشكلا بذلك غلافا نوويا يحتوي على قنوات تدعى بالثقوب النووية من أجل تبادل المواد بين النواة والسيتوبلازم (طلال سعيد النجفي، 1987).

5.6.I. الشبكة الإندوبلازمية La réticulum endoplasmique

عبارة عن أوعية غشائية مطوية مغلقة ومغمورة داخل السيتوبلازم. يتكون غلافها من طبقتين مزدوجتين من الدهون المفسفرة، حيث يوجد نوعان من الشبكة الإندوبلازمية يتمثلان في الشبكة الإندوبلازمية المحببة Granulaire التي تحتوي على ريبوسومات تلعب دورا في تصنيع البروتينات، وغير المحببة أو الملساء Agranulaire لها دور في تصنيع الدهون وإزالة السمية (سامي المظفر، دون سنة).

6.6.I. Les ribosomes الريبوسومات

هي أجسام صغيرة توجد حرة في السيتوبلازم أو على سطح الشبكة الإندوبلازمية كما توجد داخل البلاستيدات الخضراء والأنوية والميتوكوندري. ترتبط عادة بواسطة ARNm لتشكل Polysomes الذي يعتبر مكان تخليق البروتين في الخلية (Khalid A. Abu-alhayja et Maysoun M. Al-shadafan, 2011).

7.6.I. جهاز غولجي Appareil de golgie

هو عبارة عن أغشية مسطحة ذات انثناءات قليلة قرصية الشكل تقوم بعمليات التخزين المؤقت للبروتينات المصنعة وخاصة المركبات الإنزيمية في حالتها غير الفعالة (عيسى عبد السعداوي، 2009).

8.6.I. الفجوات العصارية Les vacuoles

تحتوي الخلية النباتية على فجوة عصارية أو أكثر تبعا لنوع الخلية وعمرها. تحاط من الخارج بغشاء بلازمي فجوي يحصر العصير الخلوي الذي يتكون من محلول مائي غروي به مواد مختلفة منها السكريات، البروتينات، أحماض عضوية، أملاح غير عضوية، قلويدات وأصباغ. الفجوات العصارية قد تحتوي على إنزيمات محللة للـ ARN، الـ ADN، البروتين والنشاء (محمود محمد جبر ومساعدوه، 2009).

9.6.I. الليسوسومات Les lysosomes

هي عبارة عن تراكيب دائرية مغلقة بأغشية تحتوي على إنزيمات محللة وظيفتها الرئيسية الهضم داخل الخلية. إن إنزيمات الليسوسومات يتم تصنيعها في الشبكة الإندوبلازمية الخشنة وتنتقل إلى جهاز كولجي ليتم تحويرها وتغليفها إلى حويصلات الليسوسومات (محمد إسماعيل محمد ومساعدوه، 2013).

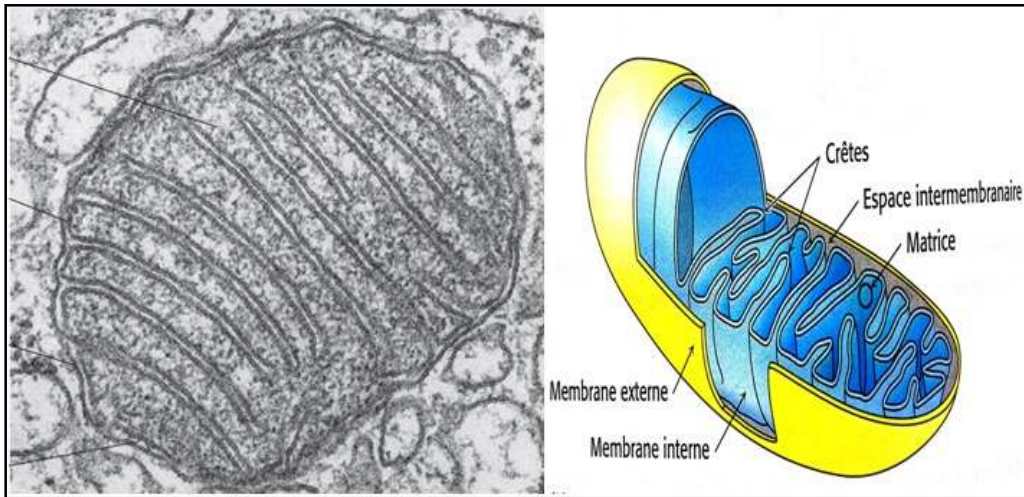
10.6.I. بيروكسيسومات Les peroxysomes

هي عبارة عن حويصلات قطرها حوالي 1 ميكرون ، تحتوي على إنزيمات عديدة تختص بإنتاج وتحليل مركبات فوق الأوكسيد مثل فوق أكسيد الهيدروجين H_2O_2 الذي يقوم بتحليله إنزيم الكاتالاز خلال عملية التنفس الضوئي Photorespiration.

11.6.I. La Mitochondrie الميتوكوندري

تعرف الميتوكوندري ببيوت الطاقة في الخلية لما لها من علاقة بإنتاج معظم جزيئات الـ ATP ذات الطاقة العالية. (Sylvia S. Mader, 2010). تتميز بشكلها الكروي عامة تتراوح أبعادها ما بين (1-2) ميكرومتر طولاً و(0,5-1) ميكرومتر عرضاً، كما أن عددها متغير في الخلية (Serge Rambour, 2003).

تم اكتشافها من قبل العالم السويسري ألبرت A.Kolliker في سنة 1857م من خلال ملاحظتها في الخلايا العضلية للحشرات (Christiane Delbert, 2000). وفي عام 1948م استطاع العالم Hogeboom توضيح أهميتها على أنها المركز الأساسي للتنفس الخلوي، في نفس السنة تمت ملاحظتها بالمجهر الإلكتروني ووصف البنية الداخلية لها من قبل العالمان Palad و Chneider. في عام 1950م قام العالم Krebs باكتشاف الوظائف المميزة للميتوكوندري (Khosrobakhsh Farnoosh, 2010).



الشكل 2.1 مافوق البنية الخلوية للميتوكوندري (Jules Bouharmont et al., 2014).

1.11.6.I. البنية التركيبية لغشائي الميتوكوندري

تحتوي الميتوكوندري على غلاف يتكون من غشائين داخلي وخارجي يحددان نوعين من الغرف، إحداهما الفراغ بين الغشائين والأخرى هي المادة الأساسية الشكل 2.1 (Jean-Michel et al., 2014).

1.1.11.6.I. الغشاء الخارجي La membrane externe

يتكون من 40% دهون و60% بروتينات، يتميز بكونه أملساً وذو نفاذية كبيرة لأغلب المواد والجزيئات التي لا يزيد وزنها الجزيئي عن 10Kda وهذا لوجود عدد كبير من القنوات الغشائية المعروفة باسم قنوات بورين

(Jean Périsson, 2013)، وهي بروتينات ذات وزن جزيئي 30Kda تعبر الغشاء عدة مرات، (13-16) مرة ، ترتبط هذه البورينات فيما بينها لتشكل أسطوانة فارغة ذات قطر 5,2 nm. كما يحتوي الغشاء الخارجي على أنظمة نقل جد نوعية (Christiane Delbert, 2000).

2.1.11.6.I الفراغ بين غشائين L'espace intermembranaire

يتواجد بين الغشاء الداخلي والخارجي، يتم فيه ضخ البروتونات أثناء عملية نقل الإلكترونات في السلسلة التنفسية يقدر سمكه بـ 6-8 نانومتر، يحتوي على إنزيم Adenylate Cyclase الذي يعمل على تحويل الـ AMP إلى AMP cyclique (Jean-Michel Petit et al., 2014). تركيبه يتشابه كثيرا مع تركيب سيتوبلازم الخلايا ويحتوي على البروتينات المتدخلة في الموت الخلوي المبرمج (Cédric Favro et Fabienne Nicolle, 2011).

3.1.11.6.I الغشاء الداخلي La membrane interne

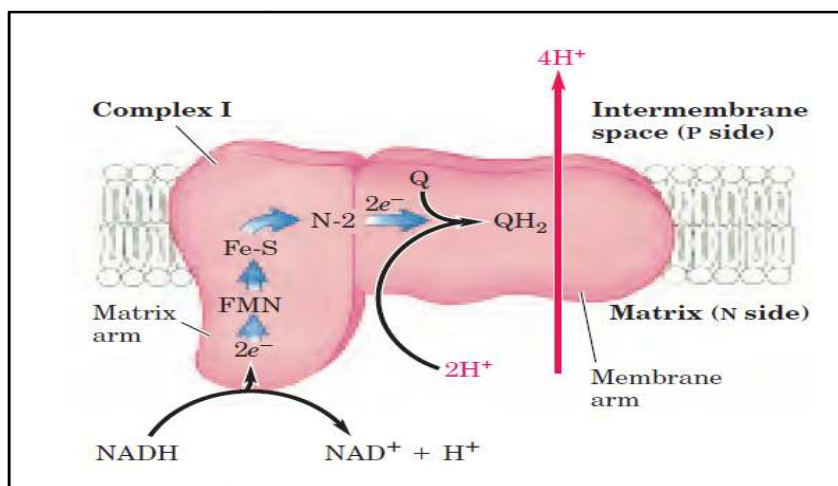
يتميز الغشاء الداخلي للميتوكوندري بعدم نفاذيته لأغلب المواد لاحتوائه الكبير على البروتينات بنسبة 80% والدهون بنسبة 20% (Christiane Delbert, 2000)، كثير الإنشاءات تدعى بالأعراف Les crêtes، وهي انغماسات للغشاء الداخلي في المادة الأساسية (Jean Claude Laberche, 2014). يحتوي على عدد من النواقل المتخصصة تتمثل في النواقل التي تضمن نقل نواتج الفسفرة التأكسدية ATP إلى خارج الميتوكوندري، ونواتج إمامة الـ ATP (ADP+P_i) إلى الداخل، إضافة إلى السلسلة التنفسية لنقل الإلكترونات وإنزيم ATP synthase.

1.3.1.11.6.I السلسلة التنفسية La chaine respiratoire

يحتوي الغشاء الداخلي للميتوكوندري على بروتينات غشائية متنوعة تشارك في عملية الأكسدة والفسفرة ومن بينها سلسلة نقل الإلكترونات التي تسمى بالسلسلة التنفسية، حيث تضم مجموعة كبيرة من النواقل تتواجد بشكل تجمعات كبيرة تدعى بالمعقدات I، II، III، IV على التوالي، تتميز بأنها ثابتة وقليلة الحركة إضافة إلى الناقلين السيتوكروم C واليويبيكينون UQ اللذان يتحركان بسهولة وبسرعة (عبد الكريم كاملي، 2011).

أ. المعقد NADH Déhydrogénase I أو NADH-CoQ Réductase

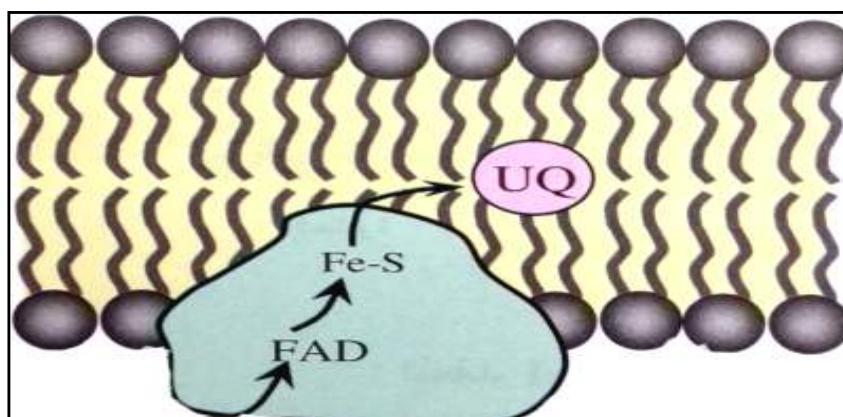
هو إنزيم ضخم يتكون من 42 سلسلة ببتيدية مختلفة ذو وزن جزيئي 900 KDa على شكل حرف L بالمقلوب الشكل 3.1، يحتوي على بروتين فلافيني FMN و6 مراكز لتجمعات الحديد والكبريت (Fe-S) (عبد الكريم كاملي، 2011). يقوم هذا المعقد بعمل مزدوج متمثل في تحفيز ونقل الإلكترونات إلى UQ ومضخة لنقل البروتونات H⁺ (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).



الشكل 3.1 بنية المعقد I (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

ب. المعقد II Succinate Déhydrogénase أو Succinate-CoQ Réductase

هو أحد إنزيمات دورة كريبس وسمي بال Succinate Déhydrogénase نسبة للمعطي الـ Succinate الذي يمنح الإلكترونات للـ FAD المتواجد ضمن المعقد II كمرافق إنزيمي مرتبط. هو أصغر وأبسط بكثير من المعقد I، يتكون من 4 وحدات A،B،C،D كما يحتوي على مجموعة هيم b وموقع لارتباط UQ، تمتد تحت الوحدتان C و D داخل المادة الأساسية وتحتوي على عدد من مراكز الحديد والكبريت (Fe-S)، الشكل 4.1 (عبد الكريم كاملي، 2011).

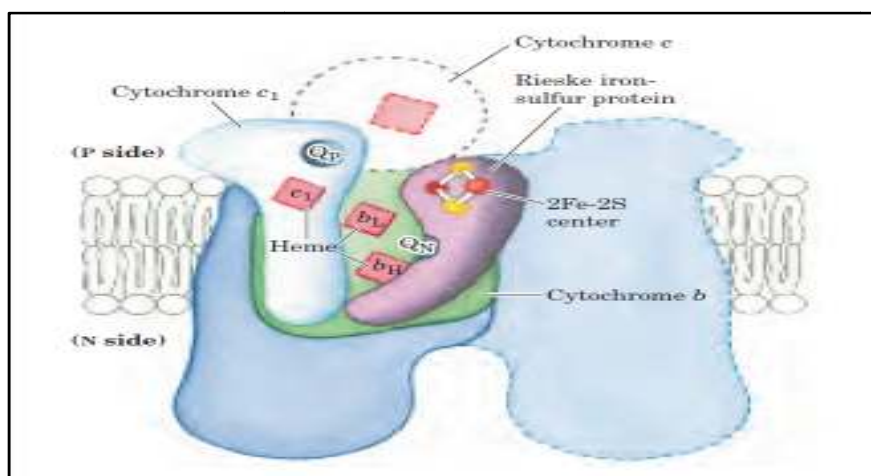


الشكل 4.1 بنية المعقد II (عبد الكريم كاملي، 2011).

ج. المعقد III Cytochrome C Réductase أو Cytochrome bc₁ Complexe

هو معقد كبير يتكون من 11 تحت وحدة بروتينية بوزن جزيئي 250KDa، يحتوي على مركز للحديد والكبريت من نوع Reiske (2Fe-2S)، مجموعة هيم (Cyt_{c1}) c ومجموعتان من الهيم b، يقوم بنقل

الإلكترونات من UQH_2 إلى $Cytc$ مع إخراج البروتونات H^+ من المادة الأساسية إلى الفراغ بين غشائين (عبد الكريم كاملي، 2011).



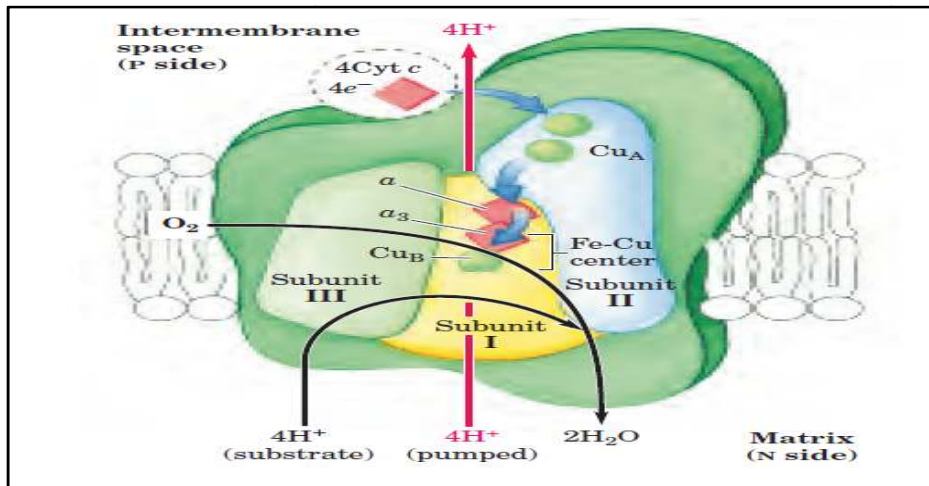
الشكل 5.1 بنية المعقد III (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

د. المعقد Cytochrome Oxidase IV

هو معقد كبير يبلغ وزنه 200 KDa، يتكون من 13 تحت وحدة بها أيونات معدنية (Zn، Mg، Fe)، هناك 3 وحدات كبيرة I، II، III تشكل قلب المعقد IV ومشفر لها من قبل جينوم الميتوكوندري أما باقي الوحدات فيشفر لها من قبل المادة الوراثية للخلية الشكل 6.1 (Khosrobakhsh Farnoosh, 2010).

- تحت الوحدة I تحتوي على مجموعتي هيم a و a_3 التي تكون متصلة بذرة نحاس CuB.
- تحت الوحدة II تحتوي على ذرتي نحاس CuA وهما متصلتان بذرتي كبريت من Cys تشبهان تجمعات الحديد والكبريت (2Fe-2S).
- تحت الوحدة III هي الأساسية في المعقد IV من حيث الوظيفة (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

يقوم المعقد IV بنقل الإلكترونات من $Cyt c$ إلى الأوكسجين أو المستقبل النهائي للإلكترونات الذي يتم إرجاعه إلى H_2O وضخ البروتونات H^+ نحو الفراغ بين غشائين (Khosrobakhsh Farnoosh, 2010).



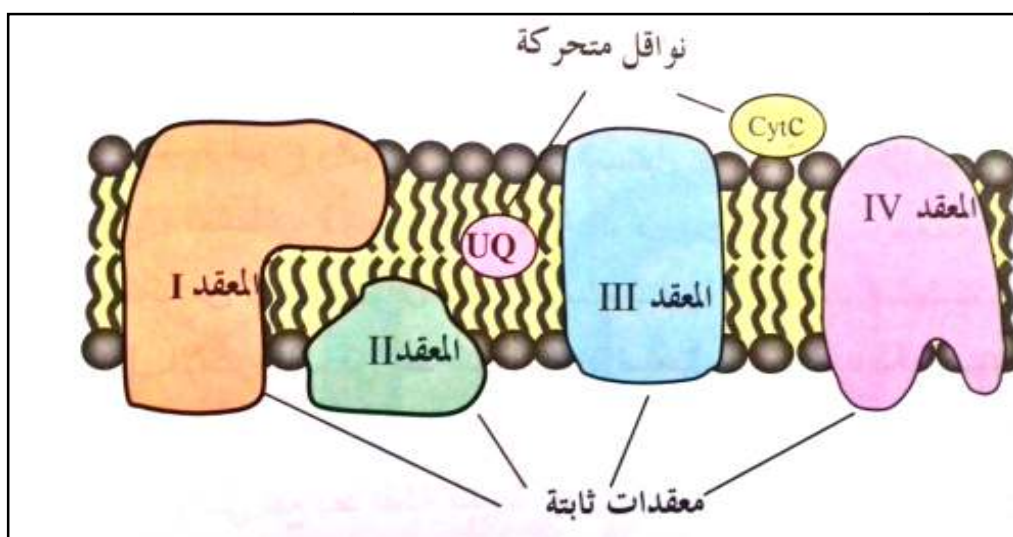
الشكل 6.1 بنية المعقد VI (Khosrobakhsh Farnoosh, 2010).

هـ. السيتوكروم Cytochrome C

عبارة عن بروتين به مجموعة هيم من النوع c ذو وزن جزيئي صغير، إن معظم أنواع السيتوكروم هي بروتينات غشائية ضمنية بينما Cyt c فهو بروتين سطحي يتواجد على السطح الخارجي للغشاء الداخلي للميتوكوندري (Khosrobakhsh Farnoosh, 2010). يتميز Cytochrome c بقابليته للحركة إذ يقوم بتسليم الإلكترونات إلى المعقد IV (عبد الكريم كاملي، 2011).

و. اليوبيكينون Ubiquinone

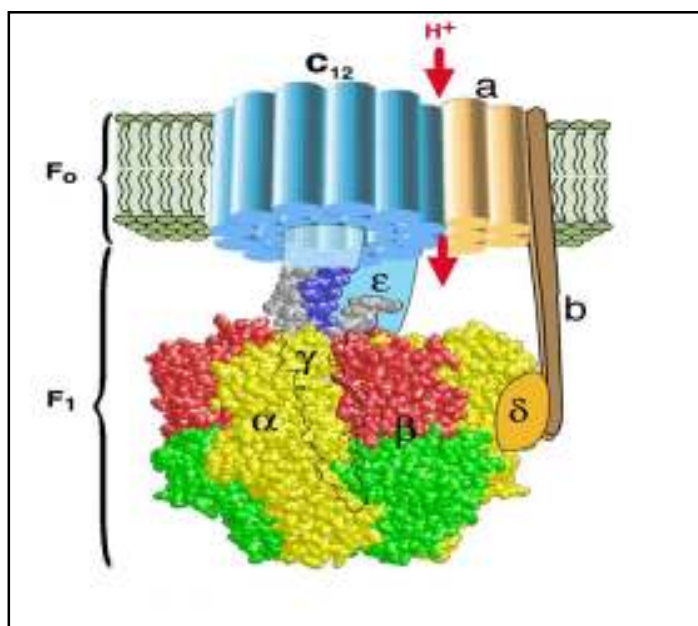
هو الوحيد من النواقل الذي لا ينتمي إلى البروتينات فهو مركب عضوي حلقي يحتوي على حلقة بنزن، كاره للماء، له وظيفة شبيهة بالـ PC المتواجد في أغشية التيلاكويد. ونظرا لصغر حجمه وكراهته للماء يمكنه أن يتحرك بحرية داخل الغشاء، يعمل على نقل الإلكترونات من المعقد I و II إلى المعقد III، إضافة إلى قدرته على نقل البروتونات (Serge Rambour, 2003).



الشكل 7.1 كيفية توضع نواقل إلكترونات السلسلة التنفسية على مستوى الغشاء الداخلي (عبد الكريم كاملي، 2011).

2.3.1.11.6.I إنزيم ATP synthase

إن بنية إنزيم ATP سنتاز للميتوكوندري مطابقة تماما لبنية إنزيم ATP سنتاز للسانعة الخضراء، حيث يتكون من جزئين F_0 وهو عبارة عن بروتين ضمني في الغشاء الداخلي للميتوكوندري أما F_1 فيكون موجه نحو المادة الأساسية الشكل 8.1.



الشكل 8.1 بنية إنزيم ATP Synthase للميتوكوندري (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

2.11.6.I. المادة الأساسية La matrice

تكون متجانسة وذات كثافة مشابهة للسيتوبلازم، بها حبيبات عبارة عن مخزونات لأيونات Ca^{2+} ، Mg^{2+} وتحتوي على بروتينات بنسبة 40-50% معظمها إنزيمات تدخل في حلقة كريبس، β - التأكسدية ...، وريبوزومات صغيرة قطرها (≥ 25) نانومتر مشابهة لريبوزومات السيتوبلازم تسمى Mitoribosomes، كما تحتوي على ARN وADN حلقي يمثل 1% من ADN الخلية الكلي، بالإضافة إلى الإنزيمات الضرورية لتضاعف الـ ADN والتعبير عن جينات الميتوكوندري، في المقابل لا يوجد إنزيم يتدخل في تصليح ADN الميتوكوندري (Christiane Delbert, 2000).

12.6.I. البلاستيدات Les plastides

هي عضيات بروتوبلازمية حية توجد في سيتوبلازم الخلايا النباتية والطحالب، لها القدرة على النمو والانقسام، وهي من أكثر العضيات الخلوية وضوحاً تحت المجهر الضوئي لأنها عادة ما تكون ملونة (Bruce Albertts et al., 2010). يختلف عدد البلاستيدات في الخلية الواحدة باختلاف نوعها، فقد تحوي الخلية بلاستيدة أو اثنتين كما في الطحالب والنباتات الدنيا، أو ما يقارب 50 إلى 100 بلاستيدة كما في خلايا النباتات الراقية وتحتوي البلاستيدات على الـ ADN الذي يمكنها من الانقسام والتكاثر بشكل مستقل عن الخلية التي تتواجد فيها (مكرم ضياء شكاره، 2011).

تنشأ البلاستيدات من أجسام صغيرة توجد في خلايا الأنسجة المرستيمية وتعرف بالبلاستيدات الأولية Proplastides، التي قد تتطور إلى أنواع أخرى من البلاستيدات و تقسم على أساس وجود أو غياب بعض الصبغات وهي بلاستيدات ملونة Chromoplastes، بلاستيدات عديمة اللون Leucoplastes، بلاستيدات خضراء Chloroplastes (Jules Bouharmont, 2014).

1.12.6.I. الأصبغة النباتية

الصبغات النباتية مركبات عضوية معقدة تحتوي على سلاسل كربونية، وهذه الأخيرة تحتوي على روابط مزدوجة أو حلقات بنزينية تكسبها درجة عالية من الثبات، منها ما هو قابل للذوبان في الماء لكن معظمها غير قابل للذوبان في الماء، حيث تقوم بإكساب النسيج المتواجدة به ألواناً مميزة تتوقف على نوع الصبغة وتركيبها الكيميائي (أحمد جابر موسى المريفي، 2005).

تتواجد داخل البلاستيدات الخضراء و تعتبر من أهم المركبات التي تعمل على تحويل الطاقة الضوئية

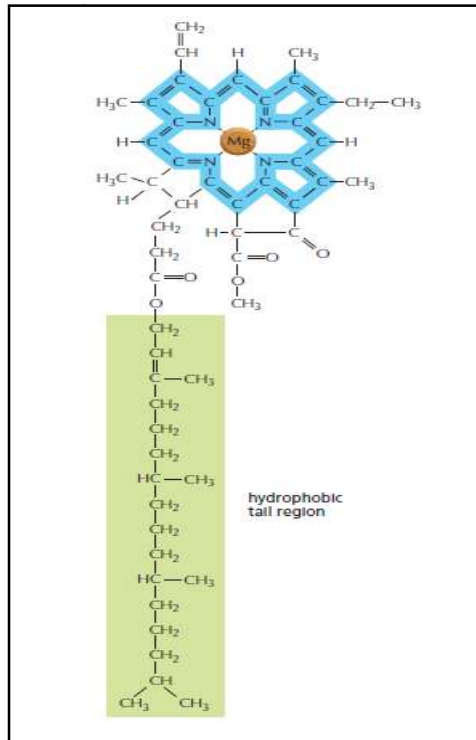
إلى طاقة كيميائية، فيسمى البعض منها بصبغات التمثيل الضوئي les pigments photosynthétiques، أما البعض الآخر لا يمتلك خاصية امتصاص الضوء فتسمى بالصبغات غير النشطة ضوئياً les Pigments non photosynthétiques (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985).

❖ صبغات التمثيل الضوئي les pigment photosynthétiques

أ. صبغة الكلوروفيل Le Chlorophylle

هي من أهم الصبغات النباتية لأهميتها الفسيولوجية في عملية التركيب الضوئي، تعمل على امتصاص الطاقة الضوئية للقيام بهذه العملية (أحمد جابر موسى المريقي، 2005). يعرف منها 9 أنواع على الأقل هي:

➤ الكلوروفيل (أ): هو الأكثر تواجداً في النبات حيث يمثل ما يزيد عن ثلاثة أرباع محتوى الكلوروفيل الكلي. يأخذ في العادة اللون الأخضر المائل للزرقة، كما يتميز بوجود مجموعة ميثيل (CH₃) (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985). يعتبر الصبغة الرئيسية في عملية التركيب الضوئي ولا تتم هذه العملية بغيابه، يتألف من جزيئات تحتوي على رأس محب للماء مؤلف من أربع حلقات بيرول Tetrapyrroliques مرتبطة مع بعضها عن طريق ذرة مغنيزيوم مركزية مكونة مركب بروفرين Prophrine، يرتبط هذا الأخير عن طريق إحدى حلقاته مع سلسلة فيتول Phytol غير محبة للماء. الشكل 9.1 تتمثل صيغته الكيميائية في C₅₅H₇₂O₅N₄Mg (عبد الحسين فيصل، 2000).



الشكل 9.1 بنية الكلوروفيل (أ) (Bruce Albertts et al., 2010).

➤ **الكلوروفيل(ب):** يتواجد بكثرة إلى جانب الكلوروفيل (أ) في النباتات العليا والطحالب الخضراء. يأخذ في العادة اللون الأخضر المصفر، يتميز بوجود مجموعة فورميل (CHO) (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985). نسبته مقارنة مع الكلوروفيل (أ) نحو الثلث، لكنها قد تتغير حسب بعض العوامل كنوع النبات والظروف البيئية السائدة، يعتبر من الصبغات المساعدة في عملية التركيب الضوئي (أحمد بن حمد الوهبي، 2011)

➤ **الكلوروفيل (ج، د، هـ):** توجد في الطحالب (البنية والحمراء) بمصاحبة الكلوروفيل (أ).

➤ **كلوروفيل الكلوروبيوم (650، 660):** أخذت تسميتها من أعلى مناطق امتصاصها في المنطقة الحمراء عند أطوال موجات تقدر بـ 650-660 نانومتر، تتواجد في الطحالب الخضراء (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985).

ب. صبغة الكاروتينويد Les Caroténoïdes

تحتوي الكلوروبلاست إلى جانب الكلوروفيل على صبغات أخرى تساعد في عملية البناء الضوئي تعرف بالكاروتينويد التي تختلف عن سابقتها بأنها مواد كربوهيدراتية تكسب العضو النباتي ألوانا متباينة من الأصفر، البرتقالي والأحمر. يتوقف تركيزها على نوع النبات، العضو النباتي والمرحلة الفسيولوجية بالإضافة إلى العوامل الخارجية من ضوء، حرارة وظروف التربة التي ينمو بها النبات (أحمد جابر موسى المريقي، 2005). تساهم في توجيه الطاقة الممتصة التي إما أن تُنقل إلى الكلوروفيل للمساهمة في عملية البناء الضوئي أو تنقلها بعيدا عنه لتفادي الأكسدة الضوئية، تتميز بقابليتها للذوبان في الدهون (مي محمد موسى، 2008) تعد ذات تركيب متناسق في النباتات الراقية وعددها قليل نسبيا. تقسم كيميائيا إلى مجموعتين رئيسيتين:

➤ **الكاروتينات les carotènes:** لها دور في اقتناص الطاقة وتميرها إلى الكلوروفيل، من أشهر مركباتها:

- **β -carotène:** الأكثر انتشارا في معظم النبات، يُكسب العضو النباتي اللون البرتقالي الذي يظهر كلما قل تركيز صبغة الكلوروفيل في النسيج.

- **Lycopin:** توجد في أنواع من النباتات، تكسب العضو الذي يحتويها اللون الأحمر (أحمد بن حمد الوهبي، 2011).

➤ **الزانثوفيلات les xanthophylles:** تتواجد بكثرة في الطبيعة أكثر من الكاروتينات، تبنى في البلاستيدات ولا يتطلب ذلك الإضاءة. تعتبر الصورة المؤكسدة للكاروتينات ولهما نفس التركيب الكيميائي تقريبا، حيث أن عملية الأكسدة تحفز بوجود عنصر النحاس. لها دور في اقتناص الضوء وتميرها إلى الكلوروفيل(أ). وأشهر مركب بها هو الليوتين Lutien الذي يُكسب العضو النباتي اللون الأصفر.

❖ صبغات غير مرتبطة بالتركيب الضوئي *les pigment non photosynthétiques*

تتميز صبغات هذه المجموعة بأن ليس لها دور فسيولوجي في عملية التركيب الضوئي، تنشأ هذه الصبغات في البلاستيدات الملونة (أحمد جابر موسى المريقي، 2005). تتمثل أنواعها في:

أ. **الصبغات الفينولية**: تشتمل على:

➤ **الأنثوسيانينات Les anthocyanines**: تعطي للنسيج النباتي ألوانا تتفاوت من الأحمر إلى الأزرق أو البنفسجي وذلك حسب درجة حموضة المحلول الذائب في العصير الخلوي (مي محمد موسى، 2008).

➤ **الفلافونويدات Les flavonoïdes**: تنتج من أكسدة صبغة الأنثوسيانين، وتنتشر بشكل كبير في كثير من النباتات، لها دور في حماية النبات من أشعة الشمس الحارة (محمد عبد الجليل مسعود، 2009).

➤ **البيتالين Betalaine**: هي صبغة حمراء داكنة، من أمثلتها Betacyanine الذي يُكسب النبات اللون الأحمر القاني، و Betaxanthine المسؤول عن اللون الأصفر، حيث أن لهذه المركبات دور في الدفاع الطبيعي ضد مهاجمة العديد من مسببات المرضية.

ب. **صبغات مشتقات البتردين Les pteridines dérivatives** تتمثل في:

➤ **لوكوبتردين Leucopteridine**: مسؤولة عن اللون الأبيض لنبات الكرنب.

➤ **زانثوبتردين Xanthopteridine**: مسؤولة عن اللون الأصفر لثمار الليمون.

ج. **صبغات البورفيرين Porphyrin** من أهمها:

➤ **الفيتوكروم Phytochrome**: لا يظهر فعل الضوء في النبات إلا بوجودها في صورة نشطة، فهي كثيرة

الانتشار في العديد من الأعضاء النباتية، تمتاز بذوبانها في الماء ويمكن تمييز نوعان منها الـ Pr يعطي

اللون الأزرق، والـ Pfr الذي يعطي اللون الأزرق المخضر ويقوم بتحفيز تخليق عدد من الإنزيمات التي

تدخل في التركيب الضوئي وهذا في وجود الضوء (أحمد جابر موسى المريقي، 2005).

2.12.6.I **البلاستيدات الخضراء Les chloroplastes**

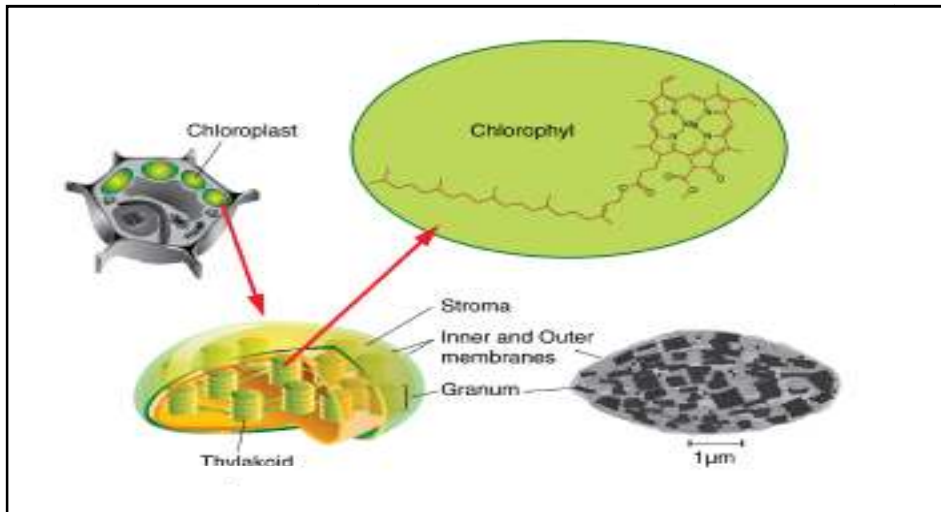
هي أهم أنواع البلاستيدات، اسمها مشتق من الكلمة الإغريقية Chloros أي اللون الأخضر المصفر

(Georges Sallé, 2009) اكتشفها العالمان كرو وهوك، ووصفها العالم H.Mohl سنة 1873م. وفي عام 1940

تم تصويرها بالمجهر الإلكتروني بفضل العالم R. Kausche (أحمد جابر موسى المريقي، 2005).

تحتوي في تركيبها على صبغات الكلوروفيل خاصة (أ) و(ب) وهو ما يكسبها اللون الأخضر بالإضافة إلى الكاروتين والزانثوفيل، حيث تتواجد في جميع الأجزاء النباتية حتى تلك البعيدة عن الضوء كالخلايا البرانشيمية للأنسجة الوعائية. تقوم أساسا بتحويل الطاقة الشمسية إلى طاقة كيميائية مخزنة في السكريات تستعمل من طرف الخلية عند الاحتياج، لهذا تعتبر مقر عملية التركيب الضوئي في النبات (أحمد محمد مجاهد، 2004).

الصانعات الخضراء عضيات داخل خلوية تتواجد في بعض الخلايا بدائية النواة الممثلة للضوء وجميع الخلايا النباتية (Jean-Michel Petit et al., 2014). تتميز بشكل قرصي مسطح بأبعاد تتراوح بين (4 - 6) ميكرومتر عرضا و(1-10) ميكرومتر طولاً، تتواجد بمحاذاة الفجوة العصارية في سيتوبلازم الخلية ولها بنية ذات شبكة غشائية متطورة. تتألف من ثلاثة أجزاء تتمثل أساسا في الغلاف Enveloppe، الحشوة Stroma والتيلاكويدات Thylakoïdes (Jack Farineau et al., 2011).



الشكل 10.1 ما فوق البنية الخلوية للصانعة الخضراء (Barbara Akre et al., 2009).

L'enveloppe 1.2.12.6.I الغلاف

الصانعة الخضراء محددة بغشائين مزدوجين داخلي وخارجي يفصل بينهما فراغ بين غشائي، حيث يتميز كل غشاء بنفاذية مختلفة.

أ. الغشاء الخارجي يحيط بالبلاستيدة ويظهر أملسا قابلا للاختراق، حيث يسمح بنفاذية الجزيئات الصغيرة وهذا بفضل العديد من النواقل Permeases.

ب. الغشاء الداخلي أقل نفاذية من الغشاء الخارجي يحيط بالمكونات الداخلية للكلوروبلاست (الحشوة)، ويحتوي على بروتينات نقل متعددة (Sylvie Meyer et al., 2013).

2.2.12.6.I Le stroma الحشوة

هي عبارة عن وسط مائي غني بالبروتينات بنسبة 50%، تحتوي على إنزيمات حلقة كالفن والمعقد الإنزيمي Rubisco، وتفتقر إلى وجود الأصباغ (محمود محمد جبر ومساعدوه، 2009) تحتوي على حبيبات نشاء، قطرات دهنية Plastoglobules، وفي بعض الحالات نجد تجمع للـ Phytoferritine وهو بروتين يرتبط بأيونات الحديد الحر للتقليل من تركيزه داخل الحشوة، كذلك وجود أحماض أمينية، أحماض عضوية (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2012)، ARN، ريبوزومات والعديد من النسخ الحلقية للـ ADN الذي يشفر للبروتينات البلاستيديّة وبالتالي فهي تعتبر عضوية شبيهة مستقلة (Claude Hartmann et al., 2000).

3.2.12.6.I التيلاكويد La thylakoïde

تيلاكويد تعني باللغة اليونانية كيس أو فجوة، تترتب داخل الحشوة على هيئة تجمعات صفائحية مرتبطة، يتألف كل تجمع صفائحي من 10-100 صفيحة قرصية تتوضع فوق بعضها البعض، ويدعى كل تجمع بالبذيرة أو الغرانا Grana التي يمتد منها تركيب مسطح مجوف أو أنبوبي يربط هذه التجمعات مع بعضها البعض يسمى بالصفائح الحشوية lamelles stomatiques (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2012).

يتكون التيلاكويد من غشاء ذو طبقتين يحيط بفراغ يدعى التجويف lumen، فقد بينت التحاليل البيوكيميائية أن أغشية التيلاكويد تتألف من 55% على شكل طبقتين لكل غشاء مفرد، تتمثل في دهون سكرية galactolipides بنسبة 25-50%، دهون مفسفرة 10%، دهون كبريتية 5%، أحماض دهنية غير مشبعة (أساساً حمض اللينوليك)، وأعداداً من الجزيئات البروتينية. كما بين التحليل الكيميائي بأن الجزيئات البروتينية الغشائية هي معقدات ذات أهمية كبيرة في التمثيل الضوئي، تحتوي على 21% من صبغات الكلوروفيل و3% من صبغات الكاروتينات وأشباهاها. ومن أهم هذه البروتينات الغشائية: (René Heller et al., 2004)

1. الأنظمة الضوئية I et II Les photosystèmes

2. السلسلة التركيبية لنقل الإلكترونات La chaîne photosynthétique

3. إنزيم ATP synthase .

1.3.2.12.6.I Les photosystèmes الأنظمة الضوئية

إن العلاقة بين عملية التركيب الضوئي وامتصاص الطاقة الضوئية في النباتات أدت إلى اكتشاف نظامين ضوئيين لهما القدرة على أداء التفاعلات الكيميائية الضوئية .

أ. النظام الضوئي الثاني (PS II) Le photosystème II

في النباتات الراقية والطحالب الخضراء تتوضع الجسيمات المكونة لـ PS II على شكل تجمعات مكسدة في مناطق الغرانا وبالضبط في المناطق الداخلية لها غير المعروضة على الستروما. يتكون الـ PS II من ثلاثة مجالات بروتينية تتمثل في: (Jack Farineau et al., 2011)

✓ اللواقط الهوائية Les antennes

✓ مركز التفاعل Le Centre réactionnel

✓ معقد الأكسدة المائية (SOE) Système Oxydation d'Eau

✓ اللواقط الهوائية Les antennes

تتكون هذه اللواقط أساسا من ثلاثة أجزاء هي:

• اللاقط الهوائي المحيطي L'antenne périphérique

يسمى بـ LHC II وهو عبارة عن جزيئة كبيرة جدا يحتوي على نصف كلوروفيل وثلاث بروتينات التيلاكويد التي تربط بين الكلوروفيل (أ) و(ب)، حيث تنتمي لها ستة أنواع مختلفة من البروتينات LHCb1-LHCb6 تشفر لها جينات نووية lhcb1-lhcb6، في حين أن LHCb1 و LHCb2 هي التي تشكل بنية اللاقط الهوائي المحيطي. يكون الـ LHCb المكون لللاقط الهوائي المحيطي مرتبط بالعديد من الأصبغة التي تتمثل في 8 جزيئات كلوروفيل (أ)، 4 جزيئات كلوروفيل (ب) و جزيئتي كاروتينويد (ليوتين، زياكراننتين، فولاكزاننتين) (René Heller et al., 2004).

• اللاقط الهوائي المتوسط L'antenne intermédiaire

يتواجد بين اللواقط الهوائية المحيطية والداخلية، يتكون من مركبات صبغية ذات طبيعة بروتينية وهي LHCb3، LHCb4(CP29)، LHCb5(CP26)، LHCb6 (CP24). هذه اللواقط أقل غنى بالكلوروفيل مقارنة مع اللواقط المحيطية ولكنها أكثر غنى بالكزانثوفيل، إذ تتراوح جزيئات الكلوروفيل ما بين 4-9 جزيئات (Jack Farineau et al., 2011).

• اللاقط الهوائي الداخلي L'antenne interne

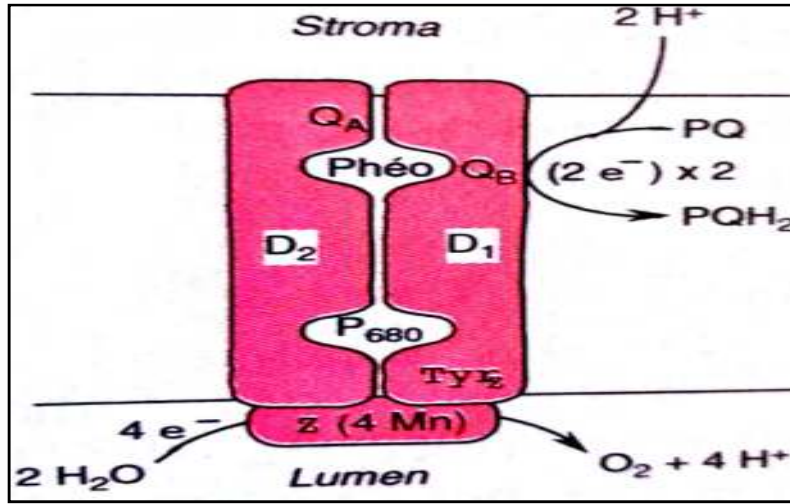
يتركب من مركز التفاعل الذي يصعب فصله عن هذا اللاقط، ويحتوي على بروتينين كارهين للماء CP43 و CP47 التي ترتبط بـ 40-50 جزيئة كلوروفيل (أ) و 10 من β -كاروتين مع غياب الكلوروفيل (ب)، ويشفر لهما من ADN الصانعة بجينات الـ psbC والـ psbB (René Heller et al., 2004).

✓ مركز التفاعل Le centre réactionnel

هو مركب بروتيني مكون من بروتينات مركزية D1 و D2، يشفر لها بجينات الكلوروبلاست psbA و psbD. يحتوي على 6 جزيئات من كلوروفيل (أ)، تشكل 2 منها المانح الرئيسي للإلكترونات ويطلق عليها P680 (امتصاص الصبغة للضوء عند طول موجة ≤ 680) وهي مرتبطة بالبروتينين D1 و D2 (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009)، وجزيئين آخرين من الكلوروفيل لهما وظيفة غير مؤكدة تسمى ch1D1 و ch1D2، أما جزيئات الكلوروفيل المتبقية فإنها ترتبط مع بروتينات CP43 و CP47 المتواجدة في اللواقط الهوائية الداخلية (Jack Farineau et al., 2011). كما يحتوي على β -carotène التي تلعب دورا في حماية الجزيئات الكلوروفيلية، إضافة إلى وجود الـ phéophytine المستقبل الأولي للإلكترونات في مركز التفاعل وهو عبارة عن جزيئة كلوروفيل بها ذرتي H بدل الـ Mg^{+2} (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009) بالإضافة إلى وجود البلاستوكينون plastoquinone بنوعيه Q_A و Q_B ، حيث يتواجد الـ Q_B في البروتين D1 والـ Q_A في البروتين D2 (René Heller et al., 2004).

✓ معقد الأكسدة المائية (SOE) Le Système d'Oxydation de l'Eau

مسؤول عن أكسدة الماء وتحرير الأكسجين، يتواجد في تجويف التيلاكويد ويتكون من ثلاثة بروتينات ذات أوزان جزيئية 17KDa، 23KDa، 33KDa ترتبط ببروتينات مركز التفاعل D1 و D2، يحتوي على 4 ذرات منغنيز Mn^{+2} تحيط بهذه البروتينات الثلاثة، كما يرتبط بـ Cl الذي يعتبر ضروري في عملية أكسدة الماء (Serge Rambour, 2003).



الشكل 11.1 بنية مركز تفاعل النظام الضوئي الثاني PSII (René Heller et al., 2004).

ب. النظام الضوئي الأول (PSI) Le photosystème I

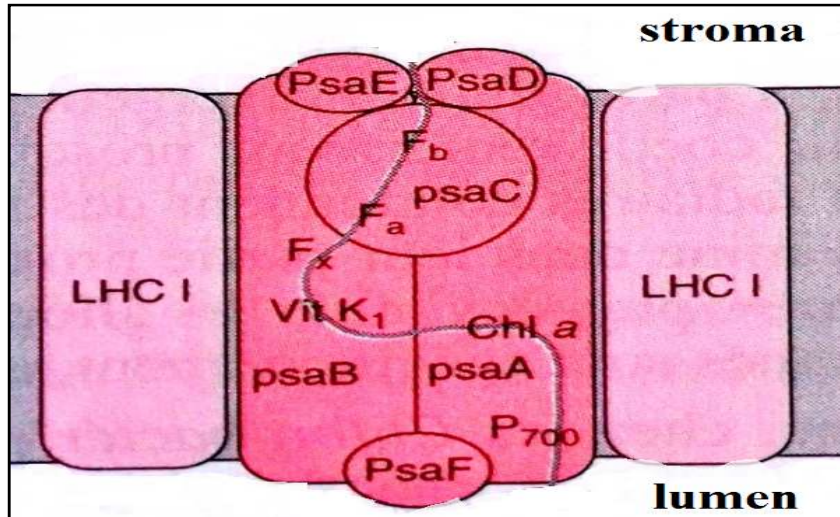
يتواجد الـ PSI في النباتات العليا والطحالب على مستوى الغشاء الخارجي للغرانا وبالضبط في الصفائح الحشوية، إذ يتكون من مركز تفاعل ولاقط هوائي LHC I، يحتوي على حوالي 20 متعدد ببتيد موزعة على مركز التفاعل واللاقط الهوائي.

✓ اللاقط الهوائي LHC I

هو الجزء المحيطي من الـ PS I الذي لا يمكن فصله بسهولة عن مركز التفاعل وهو أصغر بكثير من الـ PS II. يتكون من 4 بروتينات مختلفة (LHC1، LHC2، LHC3، LHC4) معبر عنها بـ 4 مورثات نووية تسمى LHCA، حيث ترتبط هذه الوحدات البروتينية بمركز التفاعل (Jack Farineau et al., 2011).

✓ مركز التفاعل Le centre réactionnel

يتكون من صبغات نشطة تسمى الـ P700 وهي عبارة عن زوج من الكلوروفيل (أ) الذي يمتص الضوء عند أطوال موجة $700 \leq$ نانومتر، إضافة إلى بروتينات A و B المتضمنة في غشاء التيلاكويد والمعبر عنها من طرف مورثات الكلوروبلاست psaA و psaB، تعتبر بروتينات ضمن غشائية كارهة للماء، مع وجود بروتينات محبة للماء C، D، E و F. يرتبط البروتين A بالـ P700 ويحتوي على حوالي 100 جزيئة من الكلوروفيل (أ) والعشرات من β -Carotène، أما البروتين B فيرتبط بالـ Q (vitaminek₁=phyloquinone)، وبروتينات الـ Fe-S المتمثلة في Fb-Fa(Fe-S) و Fx(4Fe-4S) (René Heller et al., 2004).



الشكل 12.1 بنية النظام الضوئي الأول (PSI) (René Heller et al., 2004).

2.3.2.12.6.I السلسلة التركيبية La chaine photosynthétique

إن تهيج أصبغة النظامين الضوئيين PS I و PS II تؤدي في النهاية إلى فقد الإلكترونات غنية بالطاقة، وقد تبين من خلال دراسة مكونات أغشية التيلاكويد بالإضافة إلى الـ PS I والـ PS II وجود عدد من نواقل الإلكترونات، تتمثل هذه النواقل في:

أ. البلاستوكينون PQ

هو عبارة عن كينون مرتبط بصفة مؤقتة بـ Q_B الموجود في البروتين D1 لمركز تفاعل PS II. يقل ارتباط Q_B عند ارجاعه إلى PQH_2 الذي بإمكانه الانتشار بسرعة في غشاء التيلاكويد ويعوض بجزئية أخرى من الـ PQ. يضمن الـ PQ انتقال الإلكترونات من الـ PS II إلى السيتوكروم b_6f (Serge Rambour, 2003).

ب. معقد السيتوكروم b_6f Le cytochrome b_6f

يوجد في تيلاكويد جميع الكائنات الحية حقيقية النواة الممثلة للضوء والمنتجة للأكسجين كالتحالب والنباتات الراقية. يتكون هذا المعقد من 4 أنواع من البروتينات الأساسية:

- **سيتوكروم b_6** : هو بروتين ضمن غشائي يحتوي على مجموعتي هيم b_L (Low) و b_H (High) مرتبطة بنموذجي α ومرتبطة في نفس المستوى بشكل رأسي ولهما كمون أكسدة إرجاعية مختلف.
- **بروتينين محبين للماء**: يقعان أساسا في تجويف التيلاكويد هما:
 - ✓ السيتوكروم f ذو وزن جزيئي 30KDa.
 - ✓ السيتوكروم c ذو وزن جزيئي 30KDa، يحتوي على مركز للحديد والكبريت 2Fe-2S يسمى Reiske.

- تحت الوحدة IV: وهي بروتين ذو وزن جزيئي 17KDa، كارهة للماء حيث ترتبط بالسيتوكروم b_6 (Serge Rambour, 2003).

ج. البلاستوسيانين PC

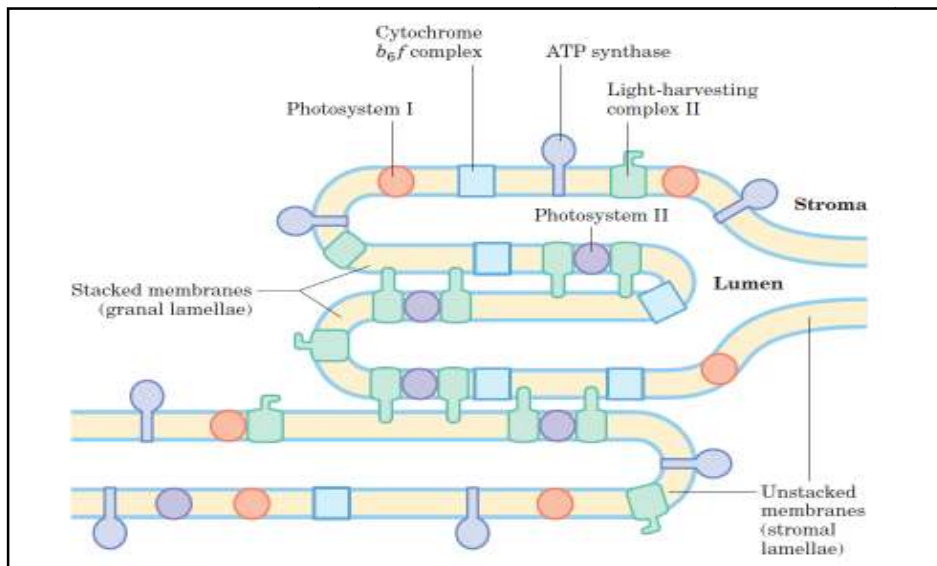
هو بروتين ذو وزن جزيئي صغير 10KDa، به شوارد الـ Cu^{2+} ويتواجد في السطح الداخلي لغشاء التيلاكويد مما يسهل عليه الانتشار بسرعة على سطح الغشاء. يضمن انتقال الإلكترونات من السيتوكروم b_6f إلى PS I (Guy Rousseau et Lionel Domenjoud, S.D).

د. الفيرودوكسين Fd

هو بروتين صغير متحرك يحتوي على مراكز Fe-S، يتواجد في حشوة الصانعة ويعتبر المستقبل النهائي للإلكترون في الـ PS I، يقوم بنقل الإلكترونات من الـ PS I إلى FNR (محب طه صقر، دون سنة).

هـ. الفيرودوكسين FNR

هو بروتين غشائي سطحي يوجد في غشاء التيلاكويد بجانب stroma، يكون مرتبط بشكل ضعيف أو حر في الحشوة وهو من طبيعة فلاوبروتينية إذ يحتوي على مرافق إنزيم الـ FAD، يمثل آخر ناقل للإلكترونات في السلسلة التركيبية حيث يعمل على إرجاع الـ $NADP^+$ إلى $NADPH.H^+$ (Julees Bouharmont, 2014).



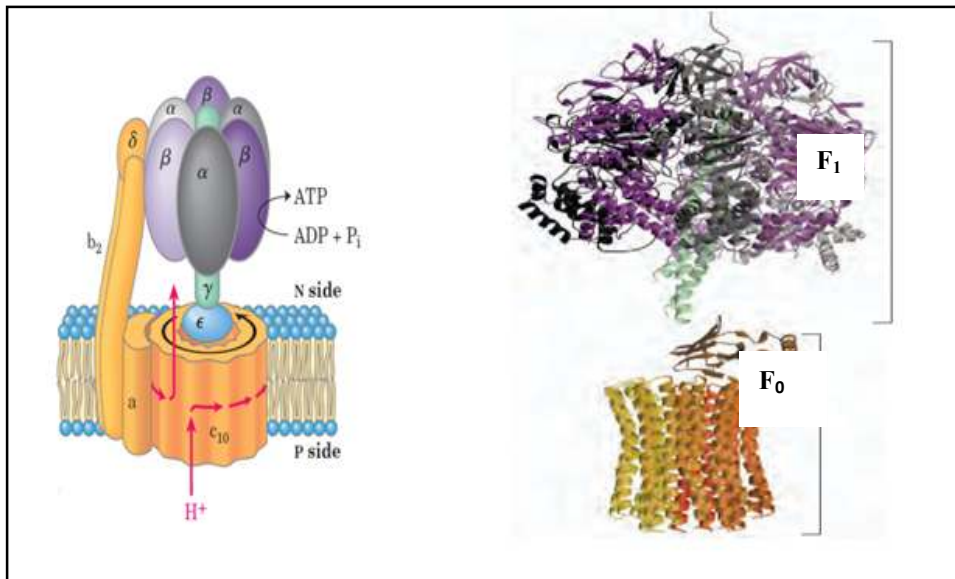
الشكل 13.1 توضع مكونات غشاء التيلاكويد (Ivan Couée et al., 2010).

3.3.2.12.6.I إنزيم ATP Synthase

يتواجد في الصانعات الخضراء والميتوكوندري للخلايا حقيقية النواة وفي البكتيريا الممثلة للضوء، حيث تبدي عموماً خصائص متشابهة. يعمل بمثابة مضخة للبروتونات ويتواجد ضمن غشاء التيلاكويد، هو عبارة عن بروتين ذو وزن جزيئي 550KDa، يتكون من معقدين بروتينيين هما CF_0 و CF_1 .

يتكون الجزء CF_1 من 9 تحت وحدات تنتمي إلى خمسة أنواع α_3 ، β_3 ، γ ، ϵ و δ ، تتوضع تحت الوحدات α و β في وضع متناوب بشكل كروي في المحيط تاركة تجويفا مركزيا تتوضع فيه تحت الوحدات γ و ϵ مكونة بذلك معقدا كرويا قطره حوالي 10 nm (Jack Farineau et al., 2011)، كما يحتوي الجزء CF_1 على ثلاث مواقع فعالة توجد بين تحت الوحدات α و β ، بها أيون Mg^{+2} الذي يعتبر ضروري لتثبيت النكليوتيدات الأدينوزية (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

يتكون الجزء CF_0 من ثلاثة أنواع من تحت الوحدات الأساسية a ، $2b(b+b')$ و $c(9-12)$ تحت الوحدات b مرتبطين مع تحت الوحدة a من جهة ومن جهة أخرى مرتبطة مع تحت الوحدة δ لـ CF_1 ، فتجمع تحت الوحدات الأربعة a ، $2b$ و δ يشكل جذعا يربط CF_1 بـ CF_0 (Jack Farineau et al., 2011). تنتظم تحت الوحدات c في شكل أسطواني مشكلة قناة عابرة للغشاء، أما تحت الوحدة a تضم نصف قناتين إحدهما مفتوحة نحو الخارج (الحشوة) والأخرى مفتوحة نحو الداخل (تجويف التيلاكويد). الشكل 14.1 (عبد الكريم كاملي، 2011).



الشكل 14.1 بنية إنزيم ATP synthase للصانعة الخضراء (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

13.6.I. حبيبات النشاء les grains d'amidon

هي من أهم المكونات غير البروتوبلازمية التي تتكون بداخل الخلية النباتية. تتواجد في صورة حبيبات تختلف شكلا وحجما حسب نوع النبات (محمود محود جبر ومساعدوه، 2009).

14.6.I. الدهون والزيوت Les lipides et les huiles

يكثر وجود الدهون والزيوت في خلايا الأوراق والسيقان النشطة فسيولوجيا. تخزن في الثمار الناضجة، البذور، وأحيانا في الدرناات والريزومات.

15.6.I. الهيكل الخلوي Le cytosquelette

عبارة عن شبكة من الأنابيب الدقيقة Les microtubules والخيوط الدقيقة Les microfilaments التي تدعم الخلية من الداخل وتساعد في نقل الجزيئات وبعض العضيات داخل الخلية (ديانا سعيد الزق، 2009).

II. الطاقة عند النبات L'énergie chez les végétaux

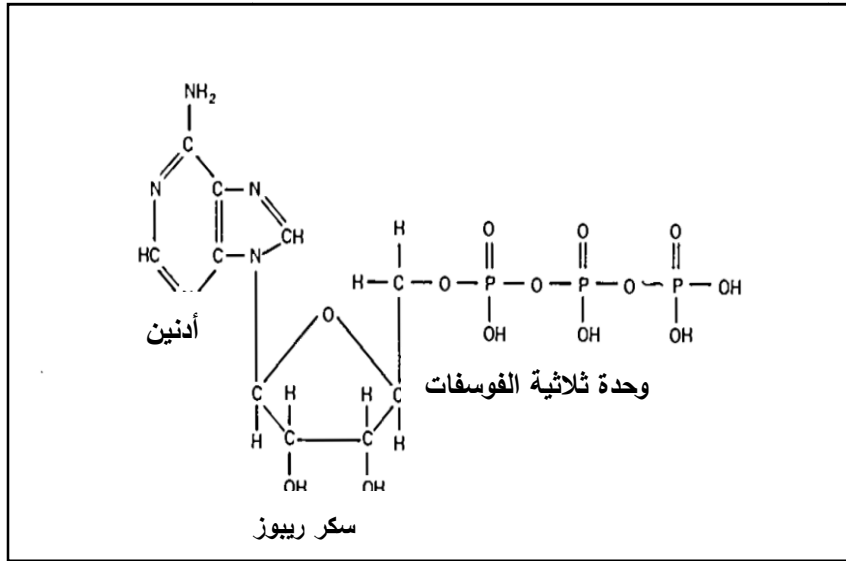
تؤدي النباتات الخضراء وظائف حيوية هامة تعتبر أهم ضمان لاستمرارية حياتها وقيامها بوظائفها، حيث تحتاج خلاياها للتزود بوقود أساسي يضمن قيامها بمختلف نشاطاتها الضرورية والحفاظ على حياتها. فما هو هذا الوقود الأساسي؟ وفي أي صورة يتم تخزينه؟ (عبد العالي بوشلاغم ومساعدوه، 2009)

➤ تعريف الطاقة الحيوية La Bioénergie

للطاقة الحيوية مكانة أساسية عند دراسة الميتابوليزم لدى الكائنات الحية لما لها دور في صنع مواد خلوية مختلفة والقيام بنشاطات وظيفية معقدة، حيث أن الطاقة التي تستخدم لتنفيذ هذه الفعاليات عند النبات تتركب من خلال تفاعلات عملية التركيب الضوئي (إياد بركات أعنزة، 2009).

إن الوقود الأساسي لخلايا النباتات الذي يضمن لها القيام بوظائفها بصفة دائمة هو التزود بالطاقة الحيوية التي تعرف على أنها القدرة على أداء عمل، ويمكن تحويلها من صورة لأخرى (من كامنة إلى حركية) (عبد الكريم كاملي، 2011). يتم تخزين الطاقة التي تحتاجها الخلايا في شكل مركب كيميائي يسمى بالأدينوزين ثلاثي الفوسفات (ATP)، وهو نيكليوتيد مكون من قاعدة آزوتية تتمثل في الأدينين، سكر خماسي ريبوز ووحدة

فوسفاتية ثلاثية، حيث ترتبط هذه الوحدات فيما بينها برابطة فوسفاتية بعد نزع جزيء H_2O من جهة، ويسكر الريبوز برابطة فوسفاتية ثنائية الأستر من جهة أخرى الشكل 15.1 (إياد بركات أعزّة، 2009).



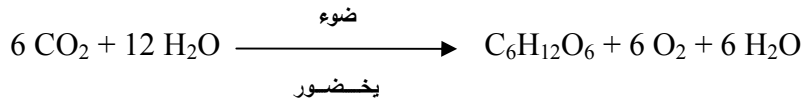
الشكل 15.1 جزيئة الأدينوزين ثلاثية الفوسفات (ATP) (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985).

تكون جزيئة الـ ATP غنية بالطاقة لاحتوائها على ثلاث مجموعات فوسفاتية تربط بينها رابطتان فعالتان، وعند تحللها فإنها تعطي جزيئة P_i وأدينوزين ثنائية الفوسفات ADP، التي قد تتحلل لتعطي جزيئة أدينوزين أحادية الفوسفات AMP، ومن خلال مرحلتي التحلل يتم تحرير كمية كبيرة من الطاقة مساوية لـ 60 كيلوجول/مول (خالد يحي العبيدي، 2009)، تعتبر هذه العملية هي الأساس لنقل الطاقة في الأنظمة البيولوجية التي تستعملها لبناء جزيئاتها الحيوية انطلاقاً من جزيئات بسيطة (عمرو عبد الرحمان البنا ومساعدوه، 2006).

الفصل الثاني
التحولات الطاقوية في الخلية
النباتية

I. التركيب الضوئي La photosynthèse

يتميز النبات الأخضر بخاصية مميزة يبني بواسطتها غذاءه، حيث يحصل على مواد غير عضوية بسيطة التركيب من البيئة المحيطة به ويستعملها في بناء مركبات عضوية معقدة غنية بالطاقة أهمها الكربوهيدرات، تعرف العمليات التي تؤدي إلى بناء هذه المركبات المعقدة انطلاقاً من مواد أولية بالأبيض البنائي L'anabolisme وأهم عملية تميزها هي عملية التركيب الضوئي La photosynthèse، الذي يعرف بأنه عملية امتصاص الطاقة الضوئية بواسطة الأصبغة الكلوروفيلية وتحويلها إلى طاقة كيميائية تستغلها في بناء مواد كربوهيدراتية انطلاقاً من الماء الذي تحصل عليه من التربة وغاز الـ CO₂ من الهواء الجوي ويصاحبها انطلاق غاز الـ O₂. ويعبر عنها بالمعادلة التالية (أحمد محمد مجاهد ومساعدوه، 2004) :

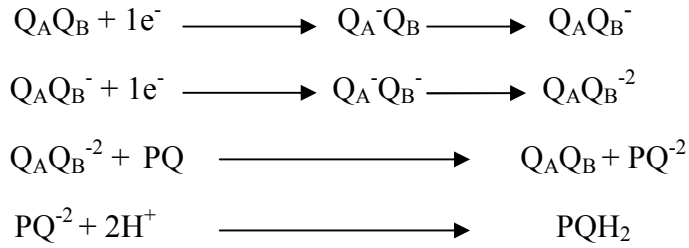
**1.1. تفاعلات عملية التركيب الضوئي**

إن عملية البناء الضوئي من أهم العمليات الحيوية التي تتم عبر مرحلتين أساسيتين هما:

1.1.1. تفاعلات المرحلة الكيموضوئية

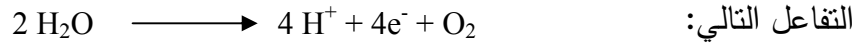
تحدث تفاعلات المرحلة الكيموضوئية في التيلاكويد على مستوى الأنظمة المحتوية على الصبغات الضوئية التي تتأثر بالأشعة الضوئية. لا تتمكن كل الأصبغة الضوئية من امتصاص طاقة الضوء أو أن تنشط في وقت واحد (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985)، فالأصبغة المساعدة ليس لها القدرة على تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية، لكن بعد امتصاصها للفوتون (hv) يحدث تهيج للإلكترون وينتقل إلى مستوى طاقي أعلى، عندما يعود الإلكترون إلى حالة الاستقرار فإنه يشع الكمية التي اكتسبها من الطاقة لنتقل إلى صبغة أخرى مجاورة في الـ PSII (انتقال للطاقة دون الإلكترون) وتسمى هذه الظاهرة بالفلورة Fluorescence. تتكرر هذه العملية بين عدد من الأصبغة الضوئية بظاهرة تعرف بالرنين Resonance، ويستغرق زمن الانتقال من 10⁻¹³-10⁻¹² ثانية إلى غاية وصولها إلى مركز التفاعل (René Heller et al., 2004)، الذي يحتوي على زوج خاص من جزيئات الكلوروفيل (أ) (P680*)، وفي بضع أجزاء ألف من الثانية يتخلى الكلوروفيل (أ) عن إلكترون P680⁺ للمستقبل الأولي للإلكترون Pheophytine، لينتقل الإلكترون من الفيوفيتين إلى Q_A الذي يرجع إلى شبه كينون Q_A⁻، ثم ينتقل إلكترون Q_A⁻ إلى Q_B ويرجع إلى شبه كينون Q_B⁻، ثم يستقبل إلكترون ثان ويصبح Q_B⁻² الذي يرجع الناقل PQ إلى PQ⁻² ويصبح بشحنة معدومة بعد تثبيت بروتونين 2H⁺ (PQH₂) ويسمى Plastoquinol الذي ينتقل من الـ PSII إلى مستقبل

آخر وينتشر بشكل حر في الطبقة الدهنية المزدوجة لغشاء التيلاكويد (Jean-François Morot-Gaudry, 2009). يتم نقل الإلكترون من Q_A إلى Q_B وفق مايلي (René Heller et al., 2004):

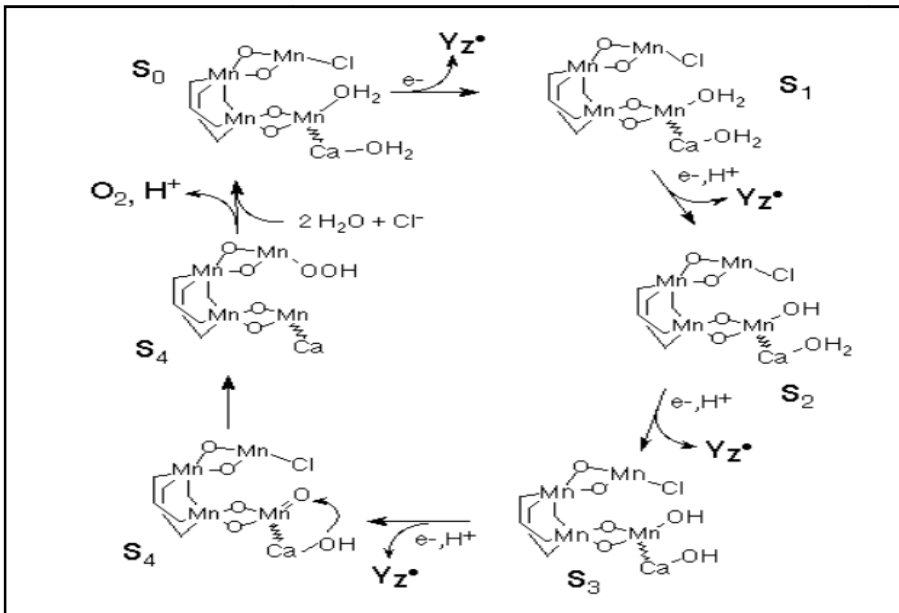


1.1.1.I. الأكسدة المائية

يتم تعويض الإلكترونات المفقودة لـ $P680^+$ من ذرات Mn لمعقد الأكسدة المائية بعد أكسدته للماء وفق



تتحرر البروتونات الناتجة من التفاعل في تجويف التيلاكويد، أما الأوكسجين فينطلق في الغلاف الجوي (René Heller et al., 2004). يحتوي معقد الأكسدة المائية على أربعة أيونات لـ Mn التي لها القدرة على التواجد في العديد من حالات الأكسدة ($Mn^{+5}, Mn^{+4}, Mn^{+3}, Mn^{+2}$) (Michel Darmon, 2008)، حيث تتم أكسدة الماء عبر خمسة حالات متعاقبة (S_4, S_3, S_2, S_1, S_0) بعد امتصاص أربعة فوتونات ليتم تحرير الإلكترونات والبروتونات الأربعة وجزء الأوكسجين تدريجياً الشكل 2.2 (Jack Farineau et al., 2011).



الشكل 1.2 آلية أكسدة الماء (Michel Darmon, 2008).

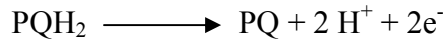
بعد فقد الـ P680 للإلكترونات يصبح في مؤكسداً P680⁺، و يعوض هذه الإلكترونات بطريقة غير مباشرة من أيونات Mn وذلك بتدخل Tyrosine Z الموجود في البروتين D₁ للـ PS II، حيث يقوم جذر الـ Tyr بنقل الإلكترونات من أيونات Mn الآتية من أكسدة الماء إلى مركز التفاعل (Michel Darmon, 2008).

2.1.1.I. دورة الـ Q

يرافق عملية أكسدة الـ PQH₂ إلى PQ بروتونات إلى تجويف التيلاكويد من الحشوة مشكلة دورة تدعى بدورة الـ Q الشكل 2.2، حيث أن مسلك الإلكترونات في هذه الدورة يتم بطريقتين مختلفتين:

✓ **الطريقة الأولى:** ينتقل الإلكترونين من P680 إلى معقد السييتوكروم b₆f حيث تتم خلالها أكسدة

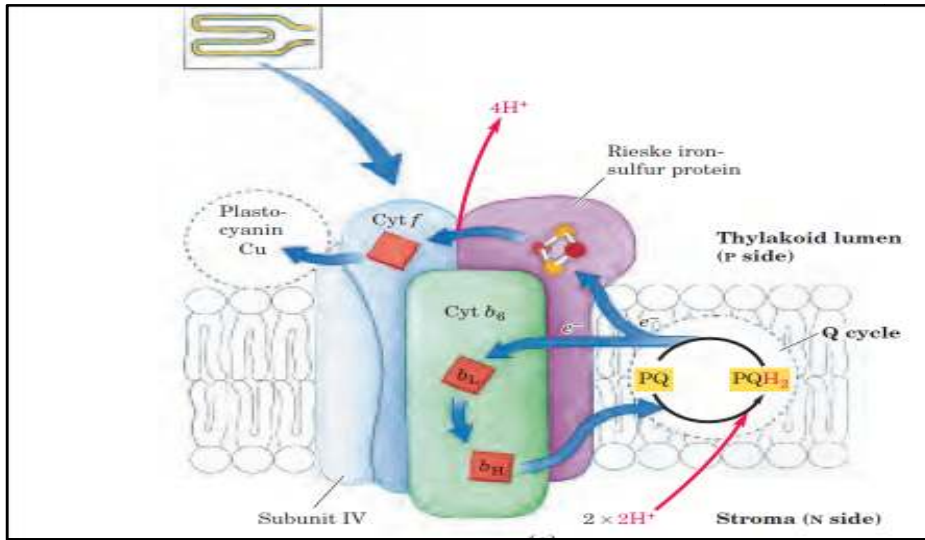
الـ PQH₂ حسب التفاعل التالي (René Heller et al., 2004):



✓ **الطريقة الثانية:** تتم هذه الطريقة بتدخل وتحفيز من المعقد b₆f وخاصة السييتوكروم b₆H و b₆L

الذان يعيدان دورة إلكترون واحد من الإلكترونين وإدخال 4H⁺ ومنه (H⁺/e⁻ = 2). وهي الطريقة

الغالبة في دورة الـ Q.



الشكل 2.2 دورة الـ Q (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

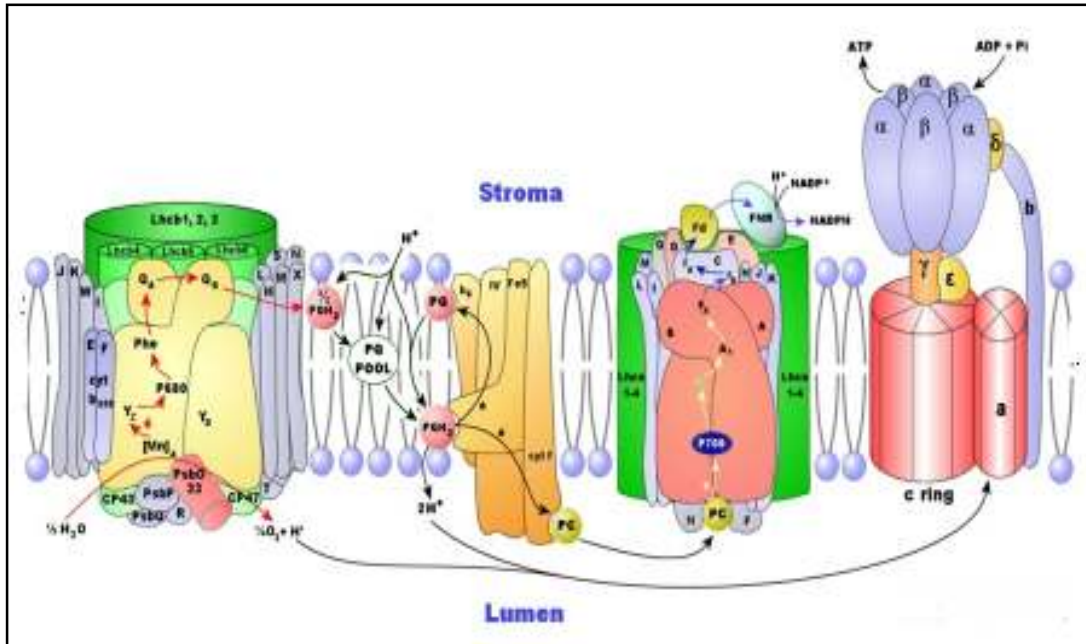
الإلكترون الثاني من دورة الـ Q ينتقل إلى معقد b₆f، حيث يمر إلى بروتين Rieske ثم إلى cyt f ليصل إلى الـ Plastocyanine، الذي يحوله مباشرة إلى مركز تفاعل الـ PS I والمتمثل في الـ P700⁺ ليعوض

الإلكترون الذي تم فقده بعد امتصاص الفوتون (René Heller et al., 2004).

تنتهي تفاعلات المرحلة الكيموضوئية بتدخل الـ PSI حيث تقوم الصبغات المساعدة بالتقاط الفوتونات وتنتقل الطاقة فيما بينها بالرنين وصولاً إلى مركز التفاعل P700 مما يؤدي إلى فقده لإلكترون. هذه العملية تكون أسرع في الـ PS I بثلاث مرات منها في الـ PS II (Jean-François Morat-Gaudry et al., 2009).

ينتقل الإلكترون من P700 إلى المستقبل الأول الكلوروفيل A_0 ثم الفيلوكينون A_1 ، ثم عبر مجموعة من مراكز $(4Fe-4S)$ (F_B, F_A, F_X) ليصل إلى الـ Fd الذي يُؤكسد ويُرجع الـ FNR الشكل 3.2.

يتم إرجاع الـ $NADP^+$ إلى NADPH بفضل إنزيم الـ FNR الذي يحتوي على الـ FAD حيث يستقبل الإلكترونين والبروتونين من قبل الـ Fd المرجع لينتقل $FADH_2$ والذي بدوره يحول $2e^-$ و $1H^+$ إلى $NADPH$ لينتقل الـ NADPH (Michel Darmon, 2008).



الشكل 3.2 آلية انتقال الإلكترونات على مستوى السلسلة التركيبية.

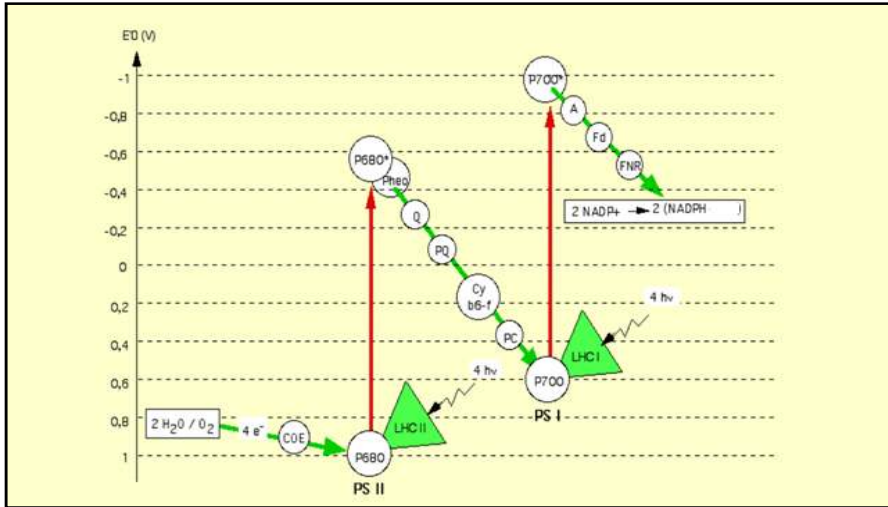
كما يمكن لـ Fd أن يمنح الإلكترون إلى مركب آخر ضمن نظام الأكسدة الإرجاعية Thioredoxine (Jean-François Morat-Gaudry et al., 2009). في نفس الوقت يستقبل $P700^+$ إلكترون من PC المرجعة ليعوض الإلكترون المفقود ويرجع إلى P700 الذي يمكن أن يثار مرة أخرى (Michel Darmon, 2008).

يعمل PS I على إرجاع $NADP^+$ أما PS II فيرجع جزيئات PQ و PC، حيث يتم الربط بين هذين النظامين الضوئيين بطريقة تسمح بانتقال الإلكترونات من الماء (المعطي الأول) إلى $NADP^+$ (المستقبل

النهائي للإلكترونات) بوجود السلسلة التركيبية التي تضمن انتقال الإلكترونات بينهما والمتمثلة في معقد السيتركروم b_6f والنواقل المتحركة PC و PQ (Jean-François Morat-Gaudry et al., 2009).

3.1.1.I. الإنتقال الخطي للإلكترونات

إن التعاون بين PS I و PS II يخلق تدفقا للإلكترونات من الماء إلى $NADP^+$ ، فمسار انتقال الإلكترونات يشكل رسما بيانيا حسب كمن الأكسدة الإرجاعية يشبه حرف Z يعرف بمخطط Z الشكل 4.2 (Michel Darmon, 2008)، الذي يحتوي على تتابع أزواج الأكسدة الإرجاعية المختلفة مثل (H_2O/O_2) ، $(P680/P680^+ ... NADPH/NADP^+)$ بشكل مرتب، حيث محور الترتيب يمثل كمن الأكسدة الإرجاعية (E^0) للأزواج الممثلة. مع العلم أن زوج أكسدة إرجاع له القابلية أكثر لفقد الإلكترونات إذا كان له كمن أكسدة إرجاع سالب ($E^0 < 0$)، كما أن انتقال الإلكترونات بين اثنين من زوج أكسدة إرجاع يكون تلقائيا في اتجاه تزايد كمونات الأكسدة الإرجاعية، ويبين في الشكل أن $(E^0 < 0)$ نحو الأعلى و $(E^0 > 0)$ نحو الأسفل كما يمثل الاتجاه التلقائي بالأسهم النازلة أما الاتجاه غير التلقائي بالأسهم الصاعدة.



الشكل 4.2 مخطط Z (Jean-François Morat-Gaudry et al., 2009).

هذا التمثيل يظهر مرحلتين متصلتين بإثارة الضوء للـ P680 والـ P700، كما يظهر ثلاث مسارات للإلكترونات التي تحدث تلقائيا والموجودة بين الأزواج التالية على التوالي (H_2O/O_2) و $P680/P680^+$ وبين PQ و PC وأخيرا بين $NADP^+$ و Fd (Jean-François Morat-Gaudry et al., 2009).

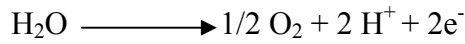
4.1.1.I. الفسفرة الضوئية La photophosphorylation

إن عملية نقل الإلكترونات عبر السلسلة التركيبية يصاحبه إدخال H^+ إلى تجويف التيلاكويد مما ينتج عنه تدرج في الـ pH (حامضي في الداخل) وتدرج كهربائي بسبب توزع الشحنات (موجبة في التجويف) وهو ما يسمى بالتدرج الكهروكيميائي (Serge Rambour, 2003). اقترح العالم Peter Mitchel في 1960م أن هذا التدرج يؤدي إلى تصنيع جزيئات ATP بعد خروج H^+ إلى الحشوة عبر الـ ATP سنتاز، حيث عُرف هذا الاقتراح بالنظرية الكيميائية الأسموزية.

➤ حصيلة البروتونات المتواجدة داخل تجويف التيلاكويد ($H^+/2e^-$)

إن H^+ التي تظهر داخل تجويف التيلاكويد عند انتقال $2e^-$ على مستوى السلسلة التركيبية يتم توفيرها من:

– بروتونين ($2H^+$) يتم تحريرهما من أكسدة جزيئة ماء حسب المعادلة التالية:



– أربع بروتونات ($4H^+$) يتم ضخها على مستوى معقد cyt b₆f نتيجة دورة الـ Q.

وبالتالي العدد الإجمالي للبروتونات هو $6H^+$ تجمع داخل التجويف من أجل أكسدة جزيئة واحدة من الماء وتشكل جزيئة من الـ NADPH.

السلسلة التركيبية وفي وجود الضوء تولد قوة محركة بروتونية (Force Proton-motrice) Δp نتيجة التدرج في

$$\Delta p \text{ (mv)} = -59 \cdot \Delta pH \quad (25^\circ c)$$

حيث تستخدم في تدفق البروتونات من تجويف التيلاكويد نحو الحشوة بواسطة الإنزيم ATP سنتاز المسؤول عن تركيب الـ ATP من خلال فسفرة الـ ADP في وجود الضوء، وتسمى هذه العملية بالفسفرة الضوئية (Jean-François Morat-Gaudry et al., 2009).

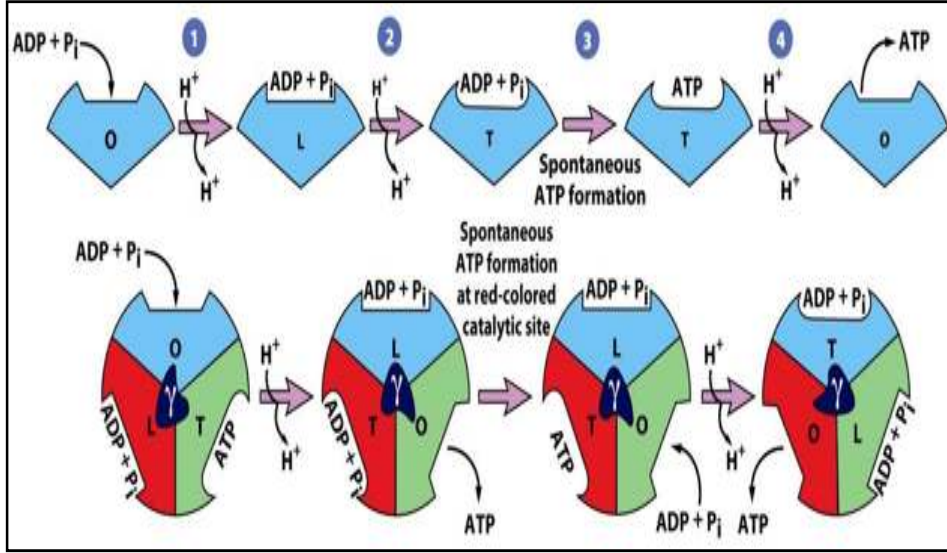
➤ آلية تركيب الـ ATP

يتم تركيب الـ ATP بواسطة إنزيم ATP سنتاز، حيث أن الجزء CF₁ يحتوي على ثلاثة مواقع فعالة والتي تأخذ ثلاث حالات مختلفة يرمز لها بالأحرف L (ضعيفة الارتباط)، T (شديدة الارتباط) و O (مفتوحة). تأخذ كل وحدة من الوحدات الثلاثة إحدى هذه الحالات، ففي كل 1/3 دورة (120°) يتغير كل موقع من شكل إلى آخر بصورة متتابعة. ويتغير الموقع من O إلى L ثم إلى T، ويعود مرة أخرى إلى O بعد دورة كاملة (360°). وتتميز كل حالة بما يلي الشكل 5.2: (عبد الكريم كاملي، 2011)

*الحالة L: يرتبط بها ADP و Pi بطريقة ضعيفة.

*الحالة T: تتميز بارتباط شديد مما يؤدي إلى تصنيع الـ ATP.

*الحالة O: مفتوحة لتحرير جزيئة الـ ATP المتكونة.

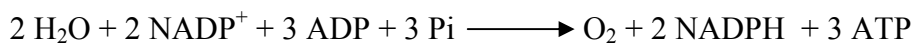


الشكل 5.2 آلية عمل إنزيم ATP Synthase (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

يعود دوران المحور الوسطي إلى حركة الأسطوانة المكونة من تحت الوحدات c حركة دورانية ناتجة عن دخول البروتونات عبر نصف القناة الأولى لتحت الوحدة a، حيث تثبت على تحت الوحدة c عن طريق الحمض الأميني Asp61، يتم التثبيت من جهة تجويف التيلاكويد أين يكون الوسط حامضياً بينما يتم فقد البروتون من جهة الحشوة أين يكون الوسط قاعدياً، فيدور مع الأسطوانة دورة شبه كاملة وعند قرب اكتمالها يدخل عبر نصف القناة الثانية لتحت الوحدة a أين يمكنه الخروج إلى الحشوة، أي أن البروتون لا يمكنه المرور مباشرة من تجويف التيلاكويد إلى الحشوة (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

➤ الحصيلة الإجمالية للمرحلة الكيموضوئية

يؤدي الانتقال الخطي لـ $2e^-$ وتدفق $4H^+$ إلى تشكل جزيئة ATP. ومن أجل أكسدة جزيئتين من الماء يتم تركيب 3 جزيئات من ATP وتشكل جزيئتين من NADPH وهي كحصيلة نهائية للمرحلة الكيموضوئية.



إن ATP و NADPH المتشكلة من هذه التفاعلات تستخدم في تثبيت CO₂ في المرحلة الكيموحيوية (طلال سعيد النجفي، 1987).

2.1.1. تفاعلات المرحلة الكيموحيوية

إن نواتج المرحلة الكيموضوئية تستعمل في المرحلة الثانية من التركيب الضوئي والمتمثلة في تفاعلات المرحلة الكيموحيوية التي تتم عبر مراحل مختلفة (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

1.2.1.1. تثبيت الـ CO₂

من الواضح أنه لا يمكن اكتشاف مسار الكربون في البناء الضوئي بالبحث النظري فقط، إذ يتطلب الأمر التجريب المعمل الذي يمكن من التدقيق في تحليل كل خطوة بما يؤدي إلى التتابع الكامل والموصل لاختزال الـ CO₂ إلى سكر. فقد استخدم الـ الوسم بالنظائر المشعة كحل لمعرفة الناتج الوسطي الأساسي لدورة كالفن (الملحق) (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985).

2.2.1.1. حلقة كالفن Cycle de Calvin

هي عبارة عن عمليات أيضية يمكن أن تلخص في دورة إرجاع السكريات الخماسية المفسفرة أو ما تعرف بدورة كالفن، والتي تتم على مستوى حشوة الصانعة الخضراء وتتكون من ثلاثة مراحل الشكل 6.2:

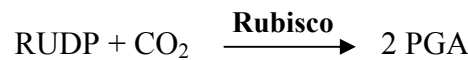
أ. دمج الـ CO₂ على مستوى RUDP وتشكل مركب الـ PGA.

ب. إرجاع الـ PGA إلى سكريات ثلاثية فوسفاتية.

ج. تجديد الـ RUDP مستقبلاً الـ CO₂.

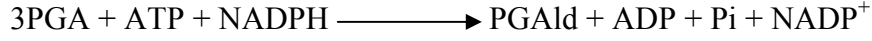
أ. تثبيت الـ CO₂

إن دمج CO₂ أظهر بفضل استخدام C¹⁴ المشع من خلال تجربة كالفن (ملحق 1)، حيث يتم تثبيته على ذرة الكربون الثانية لمركب RUDP فينتج مركب سداسي الكربون غير مستقر ويتحلل مائياً إلى جزئيتين من 3PGA، حيث أن الكربون المشع يظهر في إحدى الجزئيتين لهذا تسمى دورة كالفن بالدورة ثلاثية الكربون C₃. ويحفز هذا التفاعل بإنزيم Rubisco (Serge Rambour, 2003).



ب. إرجاع الـ 3PGA إلى سكريات ثلاثية مفسفرة TP

يحتاج هذا التفاعل إلى نواتج المرحلة الكيموضوية المتمثلة في ATP و NADPH.



يتم إرجاع الـ 3PGA عبر مرحلتين أساسيتين:

الأولى: تتم بوجود ATP، حيث يتم فسفرة 3PGA إلى مركب Acide 1,3 DPG والذي يحفز بإنزيم PGK.

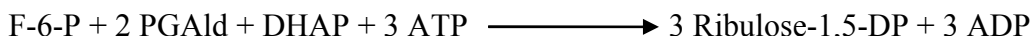
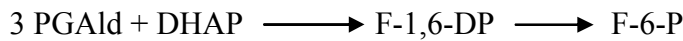
الثانية: تتم بوجود NADPH، حيث يعمل على إرجاع الـ DPGA إلى PGAld ويحفز هذا التفاعل بإنزيم PGAld DH (Christiane Moussard, 2006).

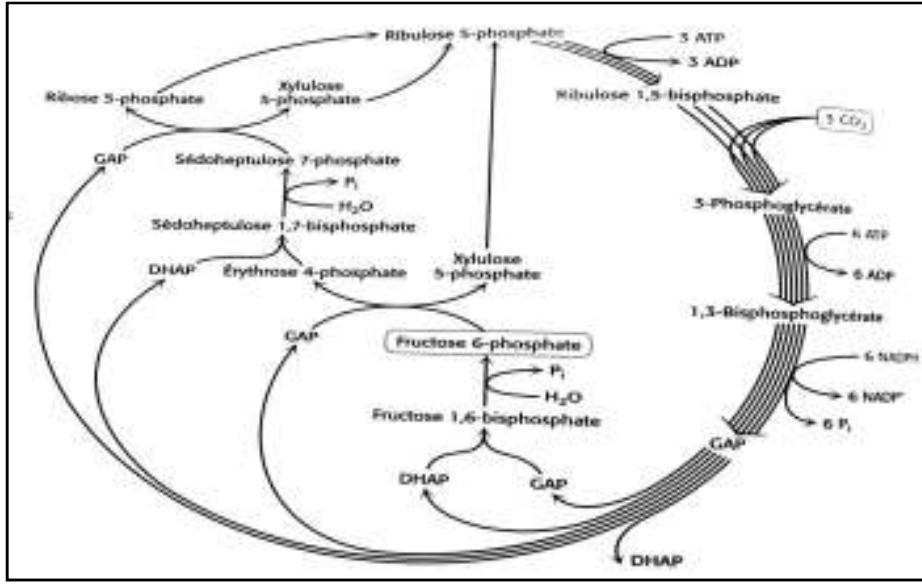
يتماكب PGAld إلى DHAP بواسطة إنزيم Isomerase. تستخدم هذه السكريات الثلاثية في بناء الغلوسيدات (نشاء - سكاروز) وإعادة تجديد السكر الخماسي الفوسفاتي المستقبل لـ CO₂ (René Heller et al., 2004).

ج. تجديد الـ RUDP

يتطلب تثبيت الـ CO₂ التجديد المستمر للمستقبل RUDP إنطلاقاً من سكريات ثلاثية فوسفاتية TP، حيث يعتمد على مجموعة من التفاعلات التي تتدخل فيها سكريات مفسفرة كمركبات وسطية بذرات كربون متغيرة العدد C₄ (Erythrose-4-P)، C₅ (Ribose et Xylulose-5-P)، C₆ (Fructose-6-P)، C₇ (Sedoheptulose-7-P). يمكن وضع مخطط لعملية تجديد الـ RUDP باعتبار أن تثبيت 3 جزيئات CO₂ من طرف 3 جزيئات RUDP ينتج عنه تشكل 6 جزيئات من الـ TP. تتشكل 3 جزيئات من البننوز فوسفات (RUDP) انطلاقاً من 5 جزيئات من الـ TP عبر سلسلة من التفاعلات للمركبات الكربونية المحفزة بالعديد من الإنزيمات الشكل 6.2 (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

يمكن تلخيص هذه التفاعلات كالاتي:



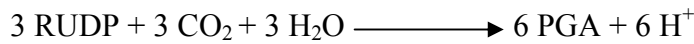


الشكل 6.2 حلقة كالفن (Michel Darmon,2008).

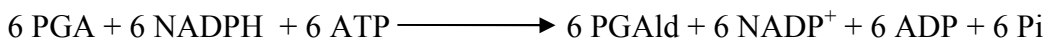
➤ الحصيلة الإجمالية لدورة كالفن

إن دمج جزيئة واحدة من CO₂ يحتاج إلى 3 جزيئات ATP وجزيئتين NADPH، ومن أجل 3 جزيئات لـ CO₂ يمكن كتابة المعادلات التالية:

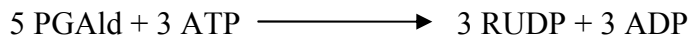
1- تفاعل تثبيت CO₂



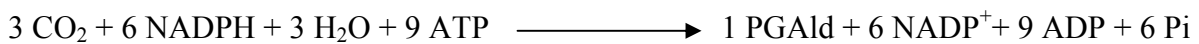
2- تفاعل إرجاع PGA



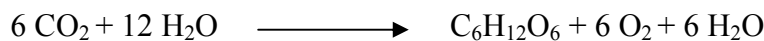
3- تفاعل تجديد RUDP



ومنه حصيلة دورة كالفن



إن المعادلة الإجمالية لعملية التركيب الضوئي من أجل إنتاج جزيئة واحدة لسكر سداسي هي:



3.1.I. التنفس الضوئي La photorespiration

أ. آلية التنفس الضوئي

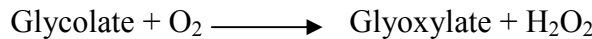
هي ظاهرة تحدث في الخلايا اليخضورية لبعض النباتات الخضراء، تماثل عملية التنفس التي تحدث على مستوى الميتوكوندري، يتم خلالها امتصاص O_2 وطرح CO_2 ، كما أنها مماثلة لعملية التركيب الضوئي في احتياجها للضوء لهذا سميت بعملية التنفس الضوئي، تتم على مستوى ثلاث عضيات خلوية تتمثل في: الصانعة الخضراء، البيروكسيوزوم والميتوكوندري الشكل 7.2 (Jean-François Morat-Gaudry et al., 2009).

يتميز إنزيم الـ Rubisco باستعماله لكلا من الـ CO_2 والـ O_2 كركيزتين، فيقوم بوظيفة Carboxylase في الشروط العادية عندما يكون تركيز كل من $O_2=21\%$ و $CO_2=0.034\%$ ، أما عندما ينخفض تركيز الـ CO_2 ويزداد تركيز O_2 فإن الإنزيم يقوم بوظيفة Oxygénase وبهذا تتم عملية التنفس الضوئي. ; تتم هذه العملية على مستوى العضيات الثلاثة بما يلي:

– **الصانعة الخضراء:** يقوم إنزيم الـ Rubisco في هذا المستوى بوظيفة Oxygénase مؤديا إلى تشكل PGA و Phosphoglycolate التي تتحول بواسطة الإنزيم النوعي Phosphatase إلى Glycolate، تهاجر هذه الأخيرة عبر الـ Cytosol إلى البيروكسيوزوم.



– **البيروكسيوزوم:** يقوم إنزيم Glycolate oxydase بأكسدة Glycolate إلى Glyoxylate وفق التفاعل التالي:



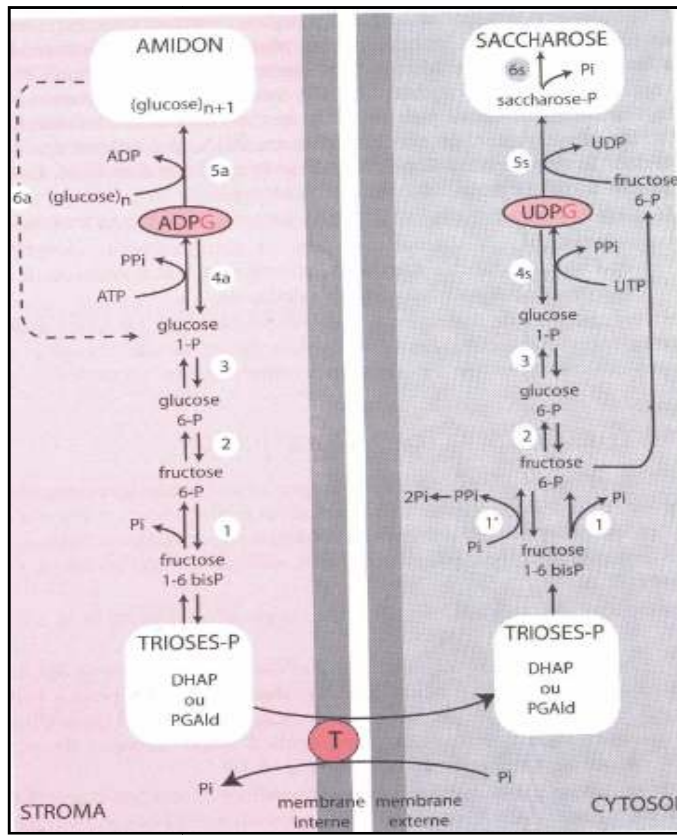
يعتبر الـ H_2O_2 ساما للخلية فيفكك إلى H_2O و $1/2 O_2$ بواسطة إنزيم الـ Catalase. أما Glyoxylate فيحول إلى الحمض الأميني Glycine.

– **الميتوكوندري:** تتحول على مستواها جزئيتان من Glycine إلى الحمض الأميني Serine بعد تحرير جزيئة CO_2 وأيون الأمونيوم NH_4^+ الذي يسترجع من طرف الصانعة الخضراء ليتم تركيب Glutamine بواسطة إنزيم الـ Glutamine Synthétase. أما Serine فيتحول إلى Glycérate على مستوى البيروكسيوزوم ليهاجر إلى الصانعة الخضراء أين يتم فسفرته إلى 3PGA، و تدخل هذه الأخيرة في تفاعلات حلقة كالفن (Michel Darmon, 2008).

Saccharose الشكل الأساسي لنقل السكريات عند العديد من النباتات مثل: الشمندر السكري، قصب السكر... (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

ب. مسار تركيب النشاء

عبارة عن بوليمار للجلوكوز يركب داخل الصانعة الخضراء، ويخزن في شكل حبيبات غير منحلة. يتكون من الأميلوز والأميلوبكتين و تكون له بنية معقدة وشبه بلورية. يتم تخزين النشاء في Amyloplastes على شكل حبيبات نشوية في الحبوب مثل: القمح، الشعير، الذرة... (Christiane Moussard, 2006).



الشكل 8.2 مسار تركيب السكاروز والنشاء (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

5.1.1. مسالك عملية التركيب الضوئي

1.5.1.1. مسلك (أيض) C4

تم اكتشاف مسلك C4 بفضل جهود العالم H. P. Kortschack ومساعدوه بهدف التعرف على أبعاد سير حلقة كالفن عند نبات قصب السكر عام 1956. فقد وجدوا بعد تثبيت CO₂ تراكم مركب عضوي ب 4

ذرات كربون في وقت قصير في حين أنه عند نباتات C3 يتم الحصول على سكر ثلاثي الكربون بعد مدة أطول لحدوث حلقة كالفن. (Hopkins, 2003).

أكدت هذه الملاحظات من طرف العالمين Hatch و Slack عام 1966 فلا يكون المركب الأول الناتج عن دمج CO₂ هو 3PGA وإنما أحماض أخرى ب 4 ذرات كربون مثل: malate، aspartate ما أعطي لهذه النباتات اسم نباتات C4، في حين أن النباتات التي ينتج عن دمجها لـ CO₂ أول مركب عضوي ذو 3 ذرات كربون 3PGA يطلق عليها اسم نباتات C3. (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

1.1.5.1.I. البنية المرفولوجية (التشريحية) لأوراق نباتات C4

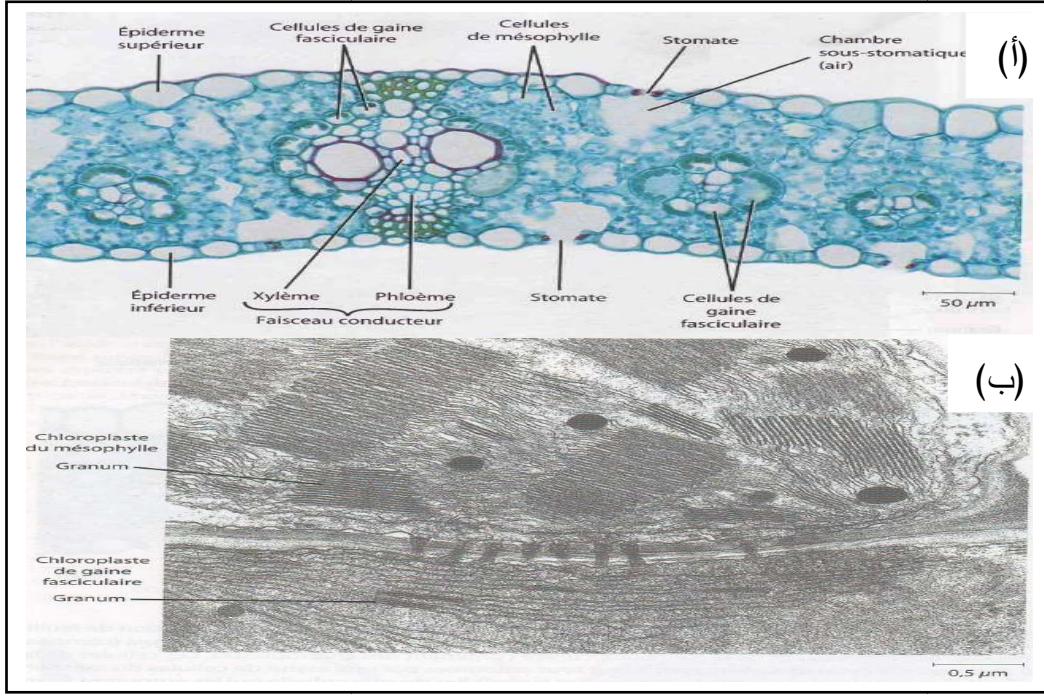
تتميز أوراق نباتات C4 بتقارب الأوعية الناقلة و وجود نوعين من الخلايا:

➤ **خلايا النسيج المتوسط Les cellules de mésophylle**: تتواجد بين الأغصدة المحيطة بالأوعية الناقلة، تحتوي على صناعات خضراء صغيرة بخرانا متطورة وعدد قليل من حبيبات النشاء.

➤ **خلايا الغمد المحيط بالأوعية الناقلة Les cellules de la gaine périvasculaire**: تشكل طبقة من الخلايا تحيط بالأوعية الناقلة، تحتوي على صناعات خضراء كبيرة بها عدد قليل من الخزانة أو تكون غائبة مع وجود عدد كبير من حبيبات النشاء. جدار هذه الخلايا فليني وسميك، ويضمن الاتصال بين النسيجين وجود الوصلات البلازمية (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

يشكل النسيجين الممثلين للتركيب الضوئي دعامة أساسية ويطلق عليها بالتركيب التاجي Anatomie

de Kranz **الشكل 9.2** والذي له دور مهم في مسلك C4. (Raven et al., 2014).



الشكل 9.2 (أ) البنية المرفولوجية لورقة نبات C4 Kranz (ب) مقارنة بين صانعات خلايا النسيج المتوسط وخلايا الغمد المحيط بالأوعية الناقلة. (Raven et al., 2014)

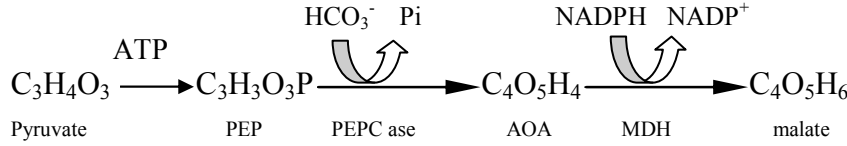
2.1.5.1.I. آلية أيض مسلك C4

يتضمن التركيب الضوئي عند نباتات C4، ما يسمى بدورة هاتش وسلاك تثبيت الـ CO_2 على مرتين وفي مكانين مختلفين، الأولى في سيتوبلازم خلايا النسيج المتوسط بواسطة إنزيم PEP Case الذي له ألفة كبيرة للـ CO_2 ولا يتأثر بتركيز CO_2 ، والثانية في حشوة الصانعة الخضراء لخلايا الغمد المحيط بالأوعية الناقلة بواسطة إنزيم Rubisco على حساب تثبيت الـ O_2 أي غياب التنفس الضوئي والتقليل من فقدان الماء مع سير مراحل دورة كالفن.

➤ الخطوة الأولى: على مستوى سيتوبلازم النسيج المتوسط وفق مراحل:

أ- يثبت غاز CO_2 على مركب عضوي يتمثل في الفوسفو إينول بيروفات PEP ليعطي مركب بـ 4C هو أوكسالوأسيتات (AOA) بتدخل إنزيم PEP Case الذي يحفز بوجود شوارد Mg^{+2} فيستعمل البيكاربونات HCO_3^- كركيزة الذي له ألفة كبيرة لها ويمنع أي تسرب للـ CO_2 الناتج عن التنفس الضوئي كما يخلق جوا داخليا غنيا بـ CO_2 ما يحفز عمل الـ Rubisco بدمج الـ CO_2 .

ب- AOA ترجع إلى malate بواسطة إنزيم MDH في وجود NADPH وذلك عند نباتات الذرة، قصب السكر، السورقو، أو بإضافة مجموعة أمين NH_2 لتعطي Aspartate بواسطة إنزيم Aminotransférase وذلك عند نباتات Amaranthe وبعض Atriplex.



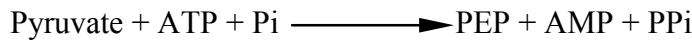
➤ الخطوة الثانية: في حشوة صانعة خلايا الغمد المحيطة بالأوعية الناقلة وفق مراحل:

المركبات رباعية الكربون الناتجة (malate ou aspartate) تهاجر من النسيج المتوسط إلى خلايا الغمد المحيط بالأوعية الناقلة.

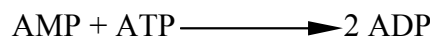
أ- يتم نزع الكربون من malate بواسطة إنزيم EM وبوجود NADP^+ فيتحرك الـ CO_2 ليستعمل في حلقة كالفن بتدخل إنزيم الـ Rubisco المشترك بين نوعي النباتات C3 و C4.



ب- Pyruvate الناتج ينتقل إلى خلايا النسيج المتوسط أين يحول إلى PEP المستقبل الأولي للـ CO_2 بواسطة إنزيم Pyruvate phosphate dikinase



يمثل هذا التفاعل مرحلة جد مهمة في أيض نباتات C4 حيث يستلزم طاقة في صورة ATP، كما يثبط هذا التفاعل في درجات الحرارة المنخفضة ما يجعل نباتات C4 حساسة للبرودة ماعدا *Zea mays* يمكن أن يتواجد حتى ما بين 12-15°م. AMP الناتج يحول إلى ADP بتدخل إنزيم Adynylate kinase، وبالتالي تجديد جزيئة واحدة من PEP يحتاج إلى جزيئتين من ATP (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).



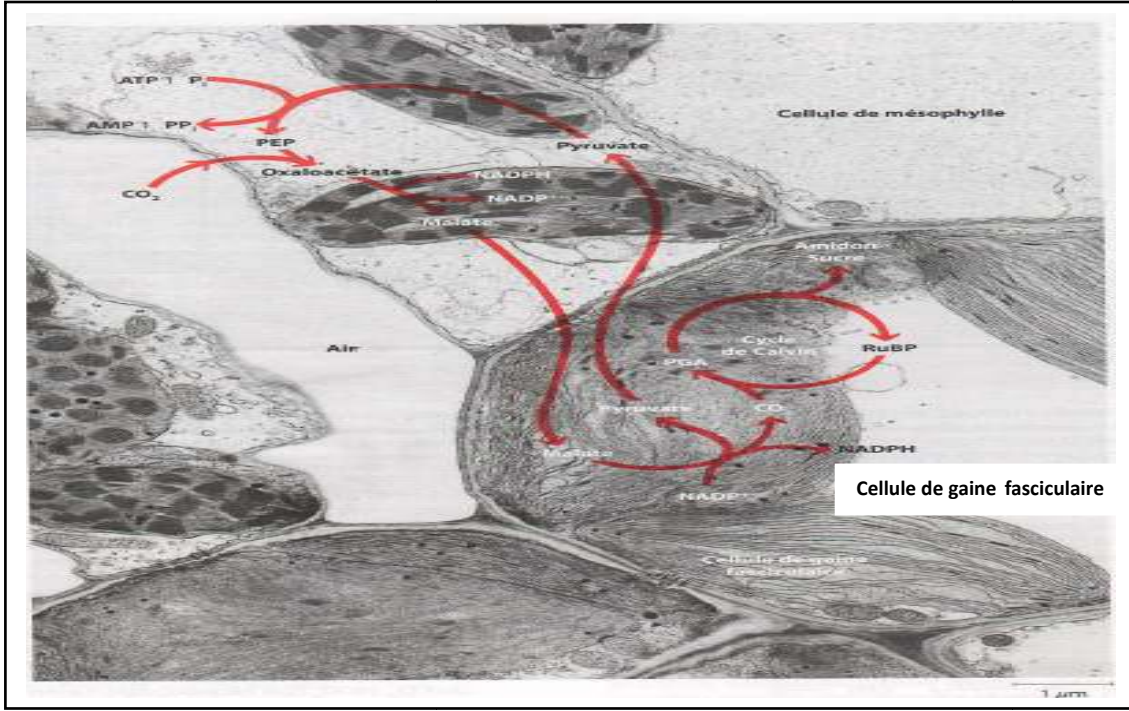
ينتج PEP إما:

- ✓ من PGA الناتج عن التحلل السكري عن طريق التماكب ثم نزع الماء وتشكل رابطة مزدوجة.
- ✓ من Pyruvate بواسطة إنزيم pyruvate phosphate dikinase .

✓ من نزع الكربون لـ malate عند نباتات C4 و CAM بواسطة إنزيم EM.

الحصيلة بالنسبة لمسلك C4 من أجل تثبيت جزيئة واحدة من CO₂ يستلزم 5 جزيئات ATP و جزيئتين

NADPH. (René Heller et al., 2004)



الشكل 10.2 آلية أيض مسلك C4. (Raven et al., 2014)

3.1.5.1.I الأنواع النباتية لمسلك C4

تتمثل أساسا في النباتات الإستوائية، فمعظم النباتات المعروفة حاليا والتي تقوم بمسلك C4 هي نباتات مغطاة البذور وهي موزعة على 19 عائلة على الأقل ما تشكل 1% من مجموع الأنواع النباتية، 3 منها أحادية الفلقة و 16 الباقية ثنائية الفلقة. لا يعتبر التنظيم التاجي (anatomie de Kranz) المسؤول على حدوث أيض C4 فهناك أنواع نباتية من عائلة Chénopodiacees تقوم بإيض C4 رغم عدم احتوائها على تركيب Kranz الورقي، كما تم اكتشاف بعض الأنواع النباتية في العديد من الأجناس تقوم بمسلكي C3 و C4 معا فهي نباتات وسطية بين C3 و C4 وذلك لاحتوائها على تركيب Kranz وقيامها بتنفس ضوئي جزئي لقلة حساسيتها لتركيز الـ O₂ ، لذلك اعتبرها البيولوجيون على أنها دليل لتطورها التدريجي من C3 إلى C4 . (Raven et al., 2014)

إن الأنواع النباتية الممثلة لمسلك C4 تقسم إلى ثلاث مجموعات حسب طبيعة آليات نزع الـ CO₂

للأحماض العضوية داخل خلايا الغمد المحيطة بالأوعية الناقلة الشكل 11.2:

✓ **المجموعة الأولى:** بتدخل إنزيم EM بوجود $NADP^+$ ، حيث يتم نزع الـ CO_2 من malate وإنتاج

pyruvate و $NADPH$ مثل: الذرة، قصب السكر، السورقو، البعض من جنس Euphorbe ...

✓ **المجموعة الثانية:** بتدخل إنزيم EM بوجود NAD^+ ، حيث يتم نزع مجموعة الأمين NH_2 من مركب

aspartate داخل سيتوبلازم خلايا الغمد المحيط بالأوعية الناقلة لتعطي AOA وترجع داخل ميتوكوندري

هذه الخلايا لتتحول إلى pyruvate بعد نزع الـ CO_2 في وجود NAD^+ مثل: بعض أنواع Amaranthe

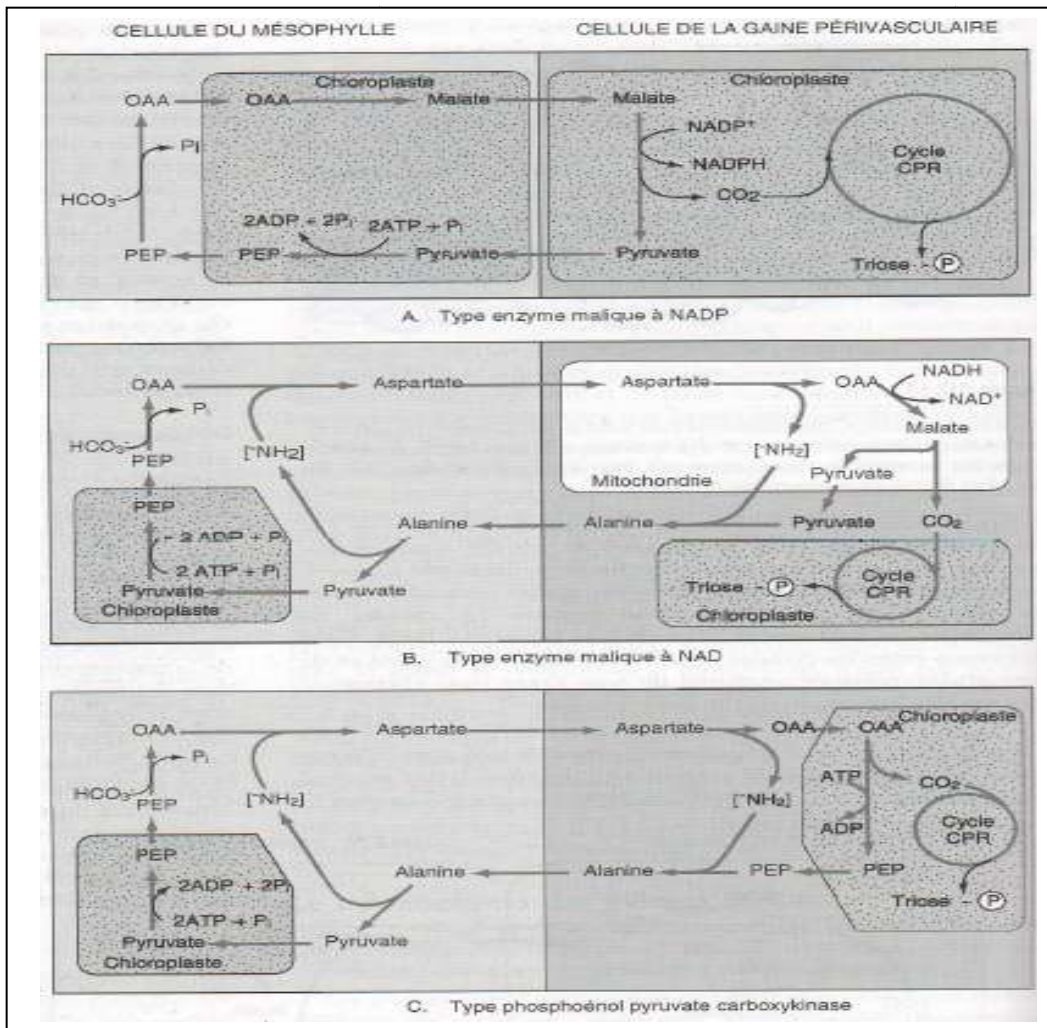
، Panicum ، Atriplex ...

✓ **المجموعة الثالثة:** بتدخل إنزيم phasphoénol pyruvate carboxy kinase حيث يكون aspartate

المركب الأولي الناتج في خلايا النسيج المتوسط، يتم نزع مجموعة الأمين لينتج AOA على مستوى

سيتوبلازم خلايا الغمد المحيط بالأوعية الناقلة ثم نزع الـ CO_2 في وجود الـ ATP وشوارد Mn^{+2} وتشكل

مباشر للـ PEP. (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).



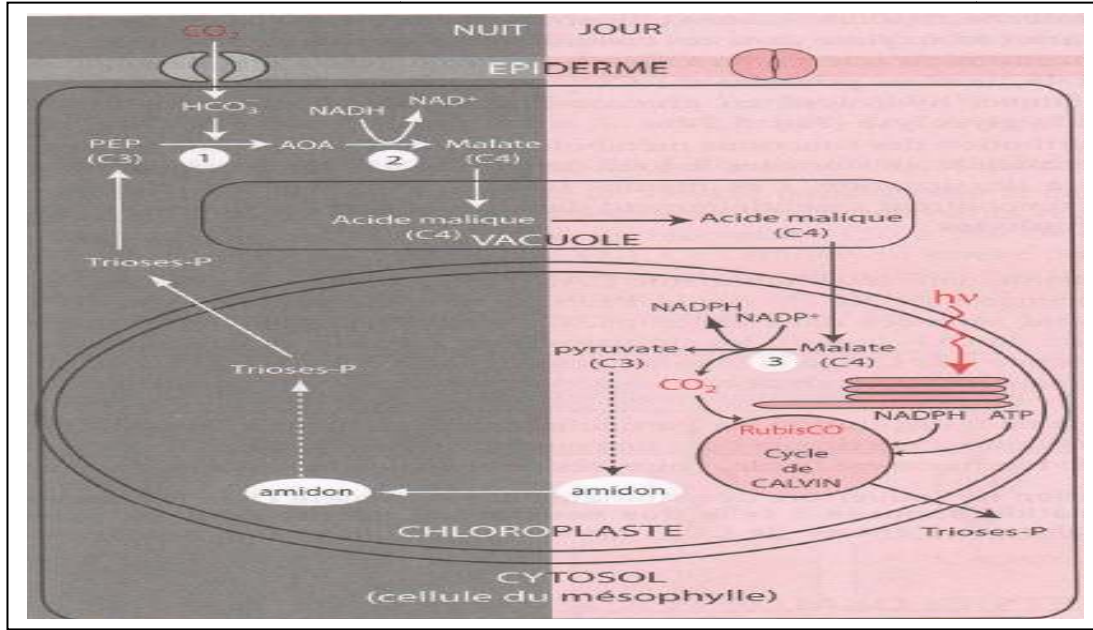
الشكل 11.2 الطرق الثلاث لمسلك أيض C4. (Hopkins, 2003).

2.5.1.I. مسلك CAM (الأيض الحامضي للنباتات العصارية Crassulacean Acid Metabolism)

1.2.5.1.I. آلية أيض مسلك الـ CAM

تعتمد العديد من النباتات العصارية (سيقان أو أوراق لحمية تخزن الماء) على طريقة أخرى لتثبيت CO_2 تعرف بالأيض الحامضي للنباتات العصارية (CAM) *Métabolisme de l'Acide Crassulacéen*، حيث تكون طريقة تثبيت الـ CO_2 مشابهة لأيض C4 غير أنها تختلف عنها بأن عمليتي تثبيت الـ CO_2 تتمان في مكان واحد على مستوى خلايا النسيج المتوسط وفي وقتين مختلفين، فتحدث الأولى في الليل حيث تكون الثغور مفتوحة على مستوى السيتوبلازم لتعطي AOA ثم malate الذي يخزن في الفجوات العصارية مما يتسبب في حموضة أوراق النباتات (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009)، وهناك تجمع معتبر لأحماض عضوية أخرى غير malate أثناء الليل مثل: citrate، isocitrate الناتجة من إضافة الـ CO_2 إلى α -cétoglutarate، هذه الأحماض لا تعمل على تخزين الـ CO_2 فقط وإنما لها دور في ضبط الضغط الأسموزي والحفاظ على التوازن المائي (René Heller et al., 2004)، ويهاجر malate في النهار إلى صانعات نفس الخلية ليتحرر الـ CO_2 الذي يدخل في تفاعلات حلقة كالفن و Pyruvate الناتج يغادر الصانعة ليجدد PEP، وبهذا يضمن توفير الـ CO_2 في النهار والثغور مغلقة ما يؤدي إلى تجنب فقد الماء وهو ما يعطي ميزة لهذه النباتات في مقاومتها للإضاءة العالية والإجهاد المائي وهو ما يوافق النباتات المتكيفة مع ظروف الجفاف، وفي حالة طول مدة الجفاف بعض نباتات الـ CAM تبقي ثغورها مغلقة ليلا ونهارا ما يجعل النشاط الأيضي ضعيفا وتقتصر على تثبيت الـ CO_2 الناتج من التنفس.

PEP عند نباتات الـ CAM المستعمل في التثبيت الأولي لـ CO_2 ينتج من إماهة النشاء المركب إلى glucose-P ثم إلى سكر ثلاثي مفسفر ثم إلى PEP بإنزيمات التحلل السكري. (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009)



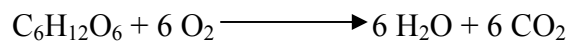
الشكل 12.2 آلية أيض مسلك الـ CAM. (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

2.2.5.1.I. الأنواع النباتية لمسلك الـ CAM

تتمثل أساساً في النباتات العصارية مثل: عائلة Crassulacées (Brophyllum Sedum، Kalanchoe) و Cactus، وتقدر بـ 23 عائلة من مغطاة البذور معظمها ثنائية الفلقة، كما يمكن أن تكون من عاريات البذور مثل: *Welwitschia mirabilis* وكذلك نوع مائي مثل: *Isoetes* وبعض السراخس. نباتات الـ CAM ليس بالضرورة لحمية مثل الأناناس و *Tillandsia usneoides* فهما أقل عصارية. (Raven et al., 2014)

II. التنفس La respiration

في عام 1779م تم اكتشاف أن النبات يقوم بعملية التنفس بامتصاصه للـ O_2 وطرحه للـ CO_2 ، إذ يتم خلال هذه العملية أكسدة كلية للسكريات البسيطة في وجود الـ O_2 ، وتتمثل نواتجه في طرح الـ CO_2 و طاقة على شكل ATP و NAD(P)H (مي محمد موسى، 2008) تتم هذه العملية وفق التفاعل التالي:



تحدث عملية التنفس على مستويين، في السيتوبلازم أين تتم عملية التحلل السكري ومسلك البنتوز فوسفاتي، أما على مستوى الميتوكوندري فتحدث حلقة كريبس في المادة الأساسية والأكسدة النهائية للمرافقات الإنزيمية على مستوى الغشاء الداخلي للميتوكوندري (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

1.II. هدم السكريات المعقدة

تعتبر السكريات أهم المركبات المستعملة لإنتاج الطاقة عند النباتات والتي تنتج من عملية التركيب الضوئي، حيث يتم تفكيك وإمالة السكاروز أو النشاء إلى جلوكوز ليتم هدمه عن طريق التحلل السكري (أحمد محمد مجاهد ومساعدوه، 2004).

2.II. التحلل السكري La glycolyse

تتم خطوات التحلل السكري في سيتوبلازم كل الخلايا الحية ويشمل 10 تفاعلات متتابعة لغرض تحويل الجلوكوز والسكريات الأخرى إلى بيروفات الشكل 2.13. يتم التحلل السكري في ظروف لا هوائية، حيث يوفر المركبات الأولية للأكسدة الهوائية التي تدخل في دورة كريبس، كما يعتبر مصدرا إضافيا هاما للطاقة عند نقص أو غياب الـ O₂. يسمى التحلل السكري كذلك بطريق Embeden Meyerof نسبة إلى العالمين الألمانين الذين اكتشفا خطوات هذا الطريق لأول مرة (عبد الكريم كاملي، 2008) يمكن تقسيم تفاعلاته إلى مرحلتين أساسيتين:

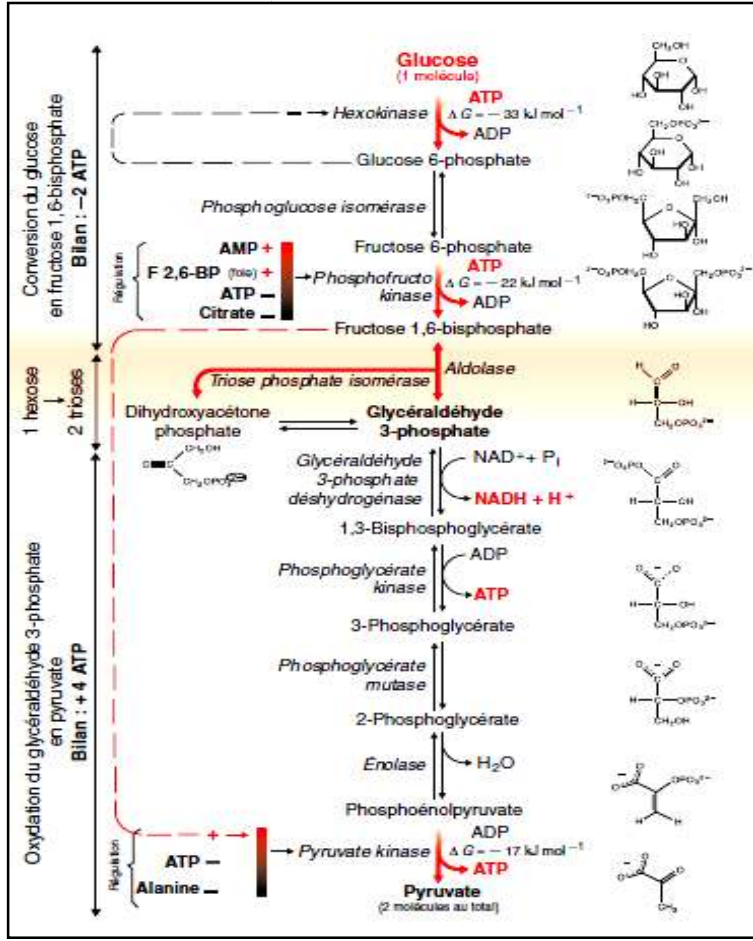
المرحلة الأولى: تتم في 5 تفاعلات، تبدأ بجزء من الجلوكوز وتنتهي بجزئتين من مركب 3PGAlD، وهي مرحلة مستهلكة للطاقة.

المرحلة الثانية: تتم في 5 تفاعلات، تبدأ بمركب 3PGAlD وتنتهي بالبيروفات، وهي مرحلة منتجة للطاقة. إن مصير البيروفات الناتج من التحلل السكري يختلف حسب نوع الكائن الحي والظروف المحيطة (خالد الكبيسي، 2002)

1.2.II. نواتج التحلل السكري

تعتبر ATP، NADH و Pyruvate أهم نواتج التحلل السكري، إذ يبلغ عدد جزيئات ATP الناتجة من كامل تفاعلات المسار 4 جزيئات لكن تفاعلات المرحلة الأولى قد استهلكت جزيئتين لهذا يصبح الناتج الإجمالي من هدم جزيئة جلوكوز واحدة هو جزيئتين ATP. أما بالنسبة لـ NADH فتتشكل جزيئتان منه وتستعملان أثناء الظروف الهوائية في عملية الفسفرة التأكسدية على مستوى الميتوكوندري من أجل تجديد NAD⁺. كما يتم تشكيل جزيئتين من Pyruvate التي تتأكسد عبر دورة كريبس (Jacque Borge et André Reeber, 2004)





الشكل 2.13 التحلل السكري (Serge Weinman et Pierre Mehul, 2004).

3.II. طريق البنتوز فوسفاتي

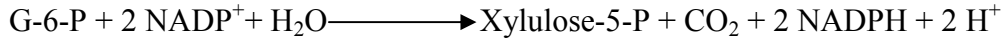
إن التحلل السكري هو الطريق الرئيسي الذي يتم من خلاله هدم الجزء الأكبر من السكريات لغرض إنتاج الطاقة في صورة ATP، كما يمكن للسكريات أن تهدم بطرق أخرى ثانوية و تشكل نواتج أخرى تحتاج إليها الخلية، من بينها طريق البنتوز فوسفاتي أو HMP (Lionel Domenjoud, 2008) الذي يتم خلاله هدم الغلوكوز بهدف إنتاج NADPH وسكريات خماسية. يتداخل هذا الطريق مع التحلل السكري في عدة نقاط نظرا لوجود مركبات وسطية مشتركة بينهما. يستعمل NADPH في تكوين NADH من خلال نقل H^+ منه إلى NAD^+ وذلك في وجود إنزيم Transe DH، بينما السكر الخماسي فيستعمل في بناء الأحماض النووية (عبد الكريم كاملي، 2011). ويمكن تقسيم هذا الطريق إلى مرحلتين، الأولى تأكسدية غير عكسية والثانية

عكسية غير تأكسدية. الشكل 2.14

أ. المرحلة الأولى

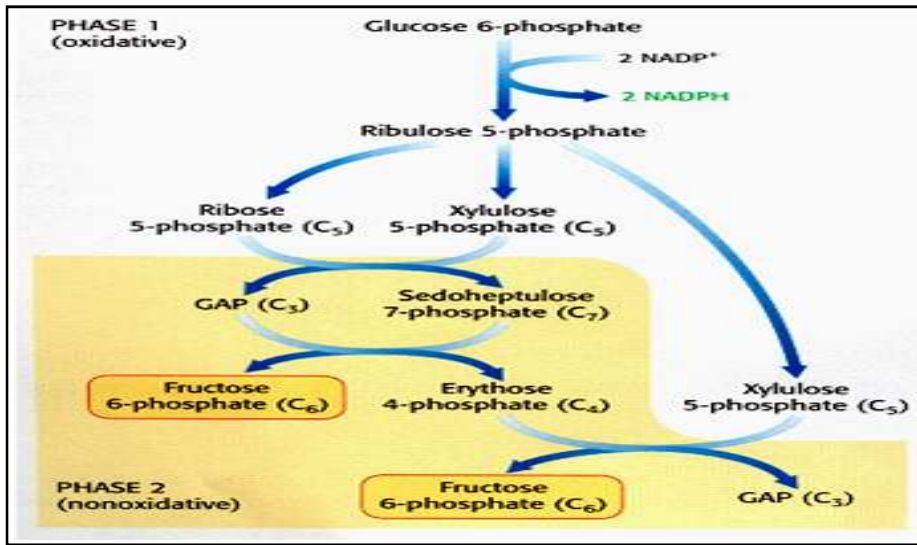
تبدأ بمركب G-6-P وتشمل تفاعلي أكسدة متتاليين مع نزع الـ CO_2 في التفاعل 2 إضافة إلى تفاعلين يتم

فيهما تحول إيزوميري بين سكريات خماسية (Lionel Domenjoud, 2008).



ب. المرحلة الثانية:

يتم فيها سلسلة من التفاعلات المتكررة لإعادة ترتيب ذرات الكربون وإنتاج سكر غلوكوز لاستمرار المرحلة الأولى من طريق البننوز فوسفاتي.

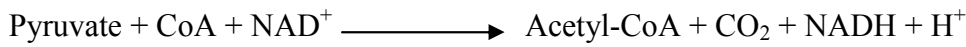


الشكل 2.14 طريق البننوز فوسفاتي (Michel Darmon, 2008).

4.II. أكسدة البيروفات

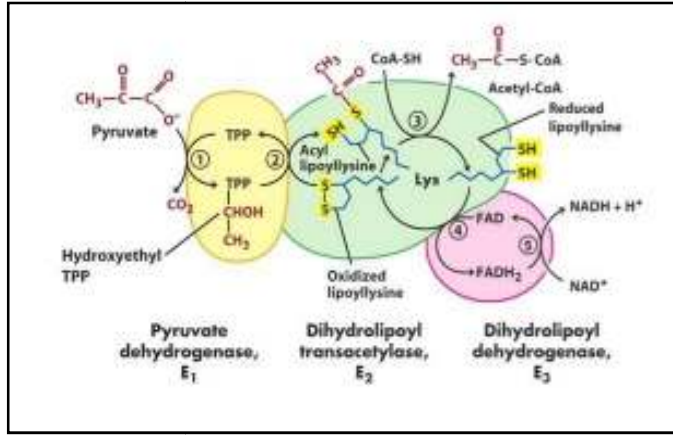
يتم أكسدة البيروفات داخل الميتوكوندري إلى Acetyl-CoA، وهو تفاعل نزع كربوكسيل تأكسدي

بواسطة معقد إنزيمي مرتبط بالغشاء الداخلي للميتوكوندري والمتمثل في Pyruvate DH.



يعتبر هذا المعقد الإنزيمي من أكثر الإنزيمات المعروفة تعقيدا ويحتوي على ثلاث إنزيمات مختلفة على الأقل مرتبطة بطريقة لا تساهمية. يكون ناتج الإنزيم الأول ركيزة للإنزيم الثاني وهكذا، كما يتطلب هذا المعقد الإنزيمي تدخل خمسة أنواع من المرافقات الإنزيمية الممثلة في CoA، NAD⁺، FAD، TPP و Acide Lipoique (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985). يتم التفاعل في 5 خطوات على نفس المعقد الإنزيمي

وذلك بتدخل 3 إنزيمات و5 مرافقات إنزيمية الشكل 15.2.



الشكل 15.2 تفاعلات أكسدة البيروفات (عبد الكريم كاملي، 2011).

5.II. دورة كريبس (دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل أو دورة حمض الستريك) Cycle de krebs

إن الطاقة الناتجة من تحول الجلوكوز إلى بيروفات في تفاعلات تحلل السكر لا تشكل إلا جزءاً يسيراً من الطاقة التي يمكن الحصول عليها من الأكسدة الكاملة للجلوكوز إلى CO_2 ، لذا يمكن الحصول على المزيد من الطاقة بشكل ATP عندما تؤكسد البيروفات بشكل تام إلى CO_2 و H_2O ، و يتم ذلك من خلال تفاعلات دورة كريبس التي يعود الفضل في اكتشافها إلى العالم الألماني Hans Krebs نتيجة أعمال بحث مكثفة دامت لسنوات طويلة في عدة مخابر حول العالم. يعود تسميتها بدورة ثلاثية الكربوكسيل لأن المركب الوسطي فيها هو عبارة عن حمض ثلاثي الكربوكسيل، تتم الدورة داخل الميتوكوندري من خلال 8 تفاعلات تبدأ باتحاد Acetyl-CoA مع مركب الـ Oxaloacetate وتنتهي بإنتاج جزيئة بديلة لنفس المركب، ومن هنا جاء اسم الدورة ليصف تفاعلات هذا المسار الدائري الشكل 16.2 (نبيل عامر ومساعدوه، 2010).

1.5.II. مراحل دورة كريبس

أ. المرحلة الأولى: يتم فيها فقدان ذرتي كربون CO_2 وفق التفاعلات التالية :

✓ **التفاعل 1:** يتم فيه تكاثف بين Acetyl-CoA و Oxaloacetate لإنتاج Citrate عن طريق إنزيم

Citrate Synthase وبمشاركة جزيء H_2O لإمالة الرابطة بين مجموعة Acetyl و CoA (Serge Weinman et Pierre Mehul, 2004)

✓ **التفاعل 2:** هو تحويل إيزوميري للـ Citrate إلى Isocitrate عن طريق إنزيم Aconitase.

(Jacque Borg et Andrée Reeber, 2004)

✓ **التفاعل 3:** يتم نزع كربوكسيل تأكسدية في هيئة CO_2 من مركب Isocitrate لتكوين α -Keto

glutarate مع إرجاع جزيء الـ NAD^+ إلى NADH بواسطة إنزيم Isocitrate DH .

✓ **التفاعل 4:** نزع كربوكسيل تأكسدية في صورة CO₂ من مركب α-Keto glutarate لتكوين مركب غني بالطاقة Succinyl-CoA وإرجاع جزيء الـ NAD⁺ إلى NADH بواسطة إنزيم α-Keto glutarate DH الذي يشبه إنزيم Pyruvate DH (Serge Desagher, 1998).

ب. **المرحلة الثانية:** يتم فيها إعادة بناء مركب Oxaloacetate وفق التفاعلات التالية:

✓ **التفاعل 5:** يتم تحويل Succinyl-CoA إلى Succinate بواسطة إنزيم Succinyl-CoA Synthase. في مستوى هذا التفاعل تحدث فسفرة مباشرة للـ GDP لتكوين جزيء GTP، يمكن لهذا الأخير أن يتحول إلى ATP بعد ذلك. (Serge Weinman et Pierre Mehul, 2004)

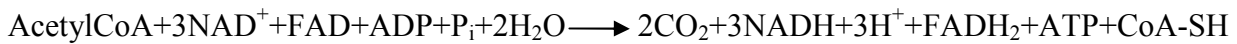
✓ **تفاعل 6:** يتم فيه أكسدة Succinate إلى Fumarate عن طريق Succinate DH الذي يحتوي على مرافق إنزيمي الـ FAD، إذ يتميز هذا الإنزيم عن بقية إنزيمات الدورة بأنه مرتبط بالغشاء الداخلي للميتوكوندري وهو في نفس الوقت أحد مكونات السلسلة التنفسية.

✓ **تفاعل 7:** إضافة H₂O إلى الـ Fumarate لإنتاج الـ Malate عن طريق إنزيم fumarase.

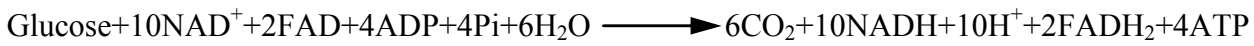
✓ **تفاعل 8:** أكسدة الـ Malate إلى Oxaloacetate عن طريق إنزيم Malate DH ويتم إرجاع الـ NAD⁺ إلى NADH.H⁺ وبهذا تكتمل دورة كريبس (خالد الكبيسي، 2002).

➤ محصلة دورة كريبس

يتم في دورة كريبس إنتاج 3NADH.H⁺، 1GTP(ATP)، 1FADH₂ و 2CO₂ لكل جزيء Acetyl CoA وذلك وفق المعادلة التالية :

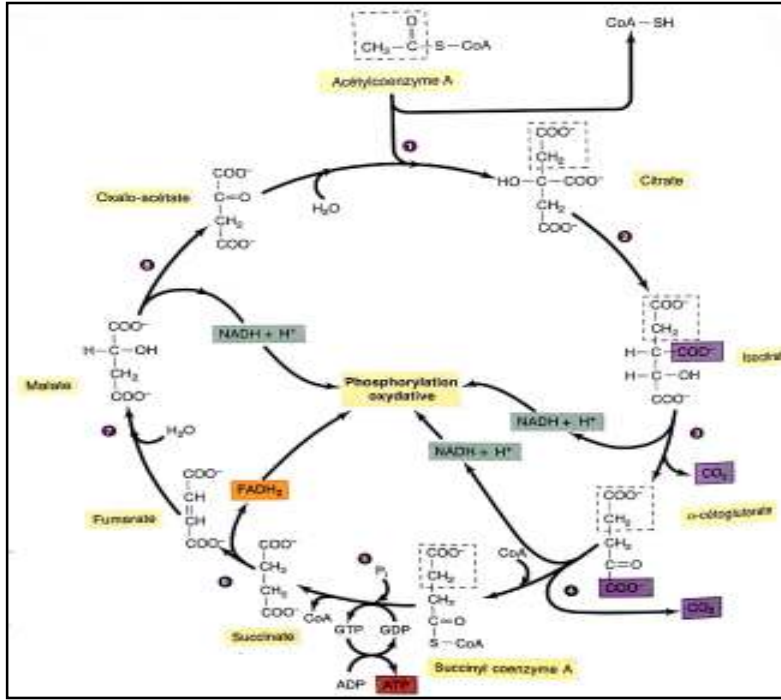


إذا قمنا بجمع حصيلة التحلل السكري ودورة كريبس معا لجزيء واحد من الغلوكوز تكون المعادلة كالتالي:



نلاحظ من المعادلة الأخيرة إنتاج 4 ATP انطلاقا من الفسفرة المباشرة (2ATP من خلال التحلل السكري و 2ATP خلال الدورة) باقي جزيئات الـ ATP يتم إنتاجها بعد أكسدة المرافقات الإنزيمية (FADH₂، NADH)

عبر عملية الفسفرة التأكسدية (نبيل عامر ومساعدوه، 2010)



الشكل 16.2 حلقة كريبس (Jean-Luc Pradel, 2013).

6.II. الفسفرة التأكسدية La phosphorylation oxydative

إن مراحل التحلل السكري ودورة كريبس تؤدي إلى إنتاج مرافقات إنزيمية مرجعة ($FADH_2$ و $NADH$) التي تتميز باحتوائها على إلكترونات غنية بالطاقة، ويتم استخراج هذه الأخيرة وتحويلها إلى الصورة القابلة للاستعمال (ATP) بواسطة الفسفرة التأكسدية.

تتضمن الفسفرة التأكسدية عمليتا الأكسدة والفسفرة، حيث تشمل الأكسدة نزع الإلكترونات من المرافقات الإنزيمية المرجعة ($FADH_2$ و $NADH$) بواسطة O_2 (المستقبل النهائي للإلكترونات) عبر مجموعة من نواقل الإلكترونات يطلق عليها السلسلة التنفسية. يتم خلال انتقال الإلكترونات تحرير قدر كبير من الطاقة تستعمل في العملية الثانية وهي فسفرة ADP إلى ATP (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004).

1.6.II. أكسدة المرافقات الإنزيمية ($FADH_2$ ، $NADH$ ، $NADPH$)

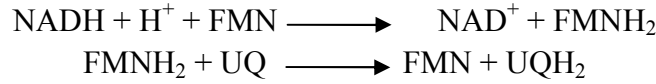
إن أكسدة المرافقات الإنزيمية $NADH$ و $FADH_2$ المتشكلة في المادة الأساسية للميتوكوندري من حلقة كريبس تتم أكسبتها على مستوى نواقل السلسلة التنفسية الموجودة في الغشاء الداخلي للميتوكوندري. يتم نقل الإلكترونات عبر هذه النواقل وفق تسلسل محدد يبدأ من المعطي الأول ($NADH$ أو Succinate) وينتهي بالمستقبل النهائي O_2 ، يتميز كل ناقل ضمن السلسلة بقدرة محددة على تحرير الإلكترونات تقاس عن طريق كمون الأكسدة والإرجاع (E° Potentiel de Redox Standard) الذي يعتمد على أسس تارموديناميكية تتعلق خاصة بالفرق في الطاقة الحرة بين الصورة المؤكسدة والمرجعة للناقل.

تتضمن السلسلة التنفسية عددا من نواقل الإلكترونات بعضها متجمع في شكل معقدات، حيث تتميز هذه النواقل بأنها مرتبة وفق تزايد قيم E° **جدول 1.2**، ويمكننا الجدول من ملاحظة أن انتقال الإلكترونات في السلسلة التنفسية يتم في الإتجاه التلقائي، حيث تتدرج قيم E° من السالب ($-0.32 \text{ V} = \text{NADH}$) في اتجاه الموجب ($+0.81 \text{ V} = \text{O}_2$) (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

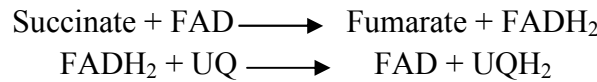
جدول 1.2 كمون الأكسدة والإرجاع لبعض الأزواج المكونة للسلسلة التنفسية (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004)

الأزواج المكونة للسلسلة التنفسية	E°
$\text{NAD}^+ + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \longrightarrow \text{NADH}$	-0.320
$\text{NADP}^+ + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \longrightarrow \text{NADPH}$	-0.324
$\text{NADH déshydrogénase(FMN)} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \longrightarrow \text{NADH déshydrogénases(FMNH}_2)$	-0.30
$\text{Ubiquinone} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \longrightarrow \text{ubiquinol}$	0.045
$\text{Cytochrome b (Fe}^{3+}) + \text{e}^- \longrightarrow \text{cytochrome b (Fe}^{2+})$	0.077
$\text{Cytochrome c}_1 (\text{Fe}^{3+}) + \text{e}^- \longrightarrow \text{cytochrome c}_1 (\text{Fe}^{2+})$	0.22
$\text{Cytochrome c (Fe}^{3+}) + \text{e}^- \longrightarrow \text{cytochrome c (Fe}^{2+})$	0.254
$\text{Cytochrome a (Fe}^{3+}) + \text{e}^- \longrightarrow \text{cytochrome a (Fe}^{2+})$	0.29
$\text{Cytochrome a}_3 (\text{Fe}^{3+}) + \text{e}^- \longrightarrow \text{cytochrome a}_3(\text{Fe}^{2+})$	0.35
$1/2 + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \longrightarrow \text{H}_2\text{O}$	0.8166

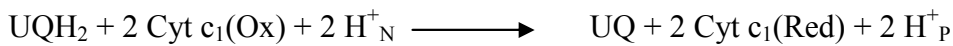
يتم أكسدة NADH على مستوى المعقد I الذي ينقل البروتونين والإلكترونين إلى الـ UQ وفق المعادلات التالية:



تضخ 4H^+ من المادة الأساسية إلى الفراغ بين غشائين عكس تدرج التركيز باستعمال جزء من الطاقة الموجودة في الإلكترونات المنقولة. ينتقل الـ UQ في صورة UQH_2 داخل الغشاء ويتأكسد إلى UQ عند منح الإلكترونات إلى المعقد III مع خروج 2H^+ إلى الفراغ بين غشائين. أما FADH_2 المرتبط بالمعقد II والناجم من أكسدة Succinate فتنتقل إلكتروناته داخل المعقد إلى مراكز الحديد والكبريت ثم إلى موقع ارتباط الـ UQ وفق المعادلات التالية (عبد الكريم كامل، 2011):



يقوم المعقد III بنقل الإلكترونات من UQH_2 إلى Cyt c مع إخراج البروتونات من المادة الأساسية إلى الفراغ بين غشائين، وذلك بطريقة بالغة التعقيد وقد اقترحت عدة فرضيات لوصف هذا الانتقال وهو ما يعرف بدورة الـ Q وهي مشابهة للتي تم ذكرها سابقا في السلسلة التركيبية لأغشية التيلاكويد، فتؤدي هذه الدورة إلى انتقال زوج من الإلكترونات وإخراج 4H^+ إلى الفراغ بين الغشائين وفق المعادلة التالية:



حيث تمثل N جهة المادة الأساسية (سالبة) و P جهة الفراغ بين غشائين (موجبة).

تسمح هذه الدورة المعقدة بالمرور من النواقل التي تنقل زوج من الإلكترونات وزوج من البروتونات مثل UQ إلى النواقل التي تنقل إلكترون واحد دون نقل بروتونات مثل السيوكرومات (Cyt c، Cyt c₁، Cytb) إلى Cyt a₃، Cyt a). يسمح المعقد III في النهاية بانتقال الإلكترونات إلى Cyt c. يتحرك Cyt c وهو بروتين سطحي لتسليم الإلكترونات للمعقد IV، الذي يقوم بنقل الإلكترونات إلى Cyt a ثم إلى Cyt a₃. وفي الأخير إلى O₂ المستقبل النهائي للإلكترونات الذي يتم إرجاعه إلى H₂O. فالمعقد IV يقوم بإخراج زوج من البروتونات لكل زوج من الإلكترونات، حيث يتم ضخ البروتونات باستعمال الطاقة المستخرجة من الإلكترونات المنقولة (Khosrobakhsh Farnoosh, 2010).

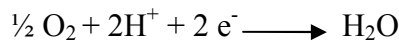
إن عدد البروتونات التي يتم إخراجها من طرف المعقدات I، III و IV عند انتقال زوج من الإلكترونات من NADH إلى O₂ يمكن تلخيصها في المعادلة الإجمالية التالية (عبد الكريم كاملي، 2011):

$$\text{NADH} + \text{H}^+ + 10 \text{H}^+_{\text{N}} + \frac{1}{2} \text{O}_2 \longrightarrow \text{NAD}^+ + 10 \text{H}^+_{\text{P}} + \text{H}_2\text{O}$$

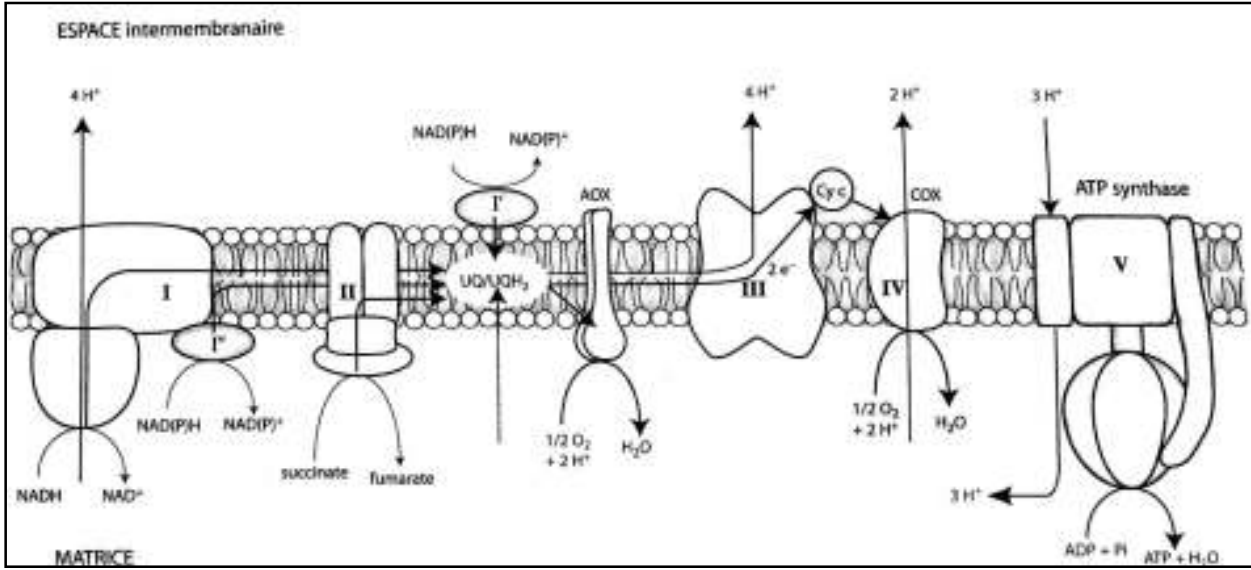
تشير المعادلة إلى أن سلسلة انتقال الإلكترونات تقوم بإخراج 10H⁺ على مستوى المعقدات I، III و IV. يوجد طريق آخر لنقل الإلكترونات في السلسلة التنفسية عند النباتات وهو ما يميزها عن باقي الكائنات الحية. إضافة إلى المعقدات الأربعة، UQ و Cyt c تحتوي أيضا على اثنين من NAD(P)H déhydrogénase إضافيين ويتموقعان في الغشاء الداخلي للميتوكوندري.

✓ الأول داخلي وموجه للمادة الأساسية وعلى مستواه يتم أكسدة NAD(P)H المشكل من دورة كريبس.
 ✓ الثاني خارجي وموجه للفراغ بين غشائين والذي يكون باتصال مع السيتوبلازم، وذلك لأن الغشاء الخارجي نفوذ لمواد الأيض، حيث يتم أكسدة NAD(P)H المتشكل من التحلل السكري أو البنوز الفوسفاتي في السيتوبلازم.

كما أن السلسلة التنفسية تحتوي على مؤكسد نهائي إضافي AOX، حيث يقوم بتحويل الإلكترونات من UQ ليرجع O₂ ويتشكل H₂O وفق المعادلة التالية (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009):



يعتبر AOX كطريق بديل لنقل الإلكترونات في حالة تشبع الطريق السيتوكرومي بالإلكترونات، حيث يعمل كمؤكسد نهائي ويتم بذلك إرجاع O₂ ليتشكل الماء الشكل 17.2 (René Heller et al., 2004).



الشكل 17.2 آلية أكسدة المرافقات الإنزيمية والفسفرة التأكسدية عند النبات. (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

2.6.II. عملية الفسفرة (تصنيع الـ ATP)

إن انتقال الإلكترونات عبر السلسلة التنفسية يرافقه إخراج للبروتونات مما ينتج عنه تدرج في pH (حامضي في الفراغ بين غشائي وقاعدي في المادة الأساسية)، بالإضافة إلى تدرج كهربائي بسبب توزع الشحنات (موجبة في الفراغ وسالبة في المادة الأساسية). يؤدي هذا التدرج الكهروكيميائي إلى تصنيع ATP بعد دخول البروتونات مرة أخرى إلى داخل الميتوكوندري عبر إنزيم سنتاز ATP (عبد الكريم كاملي، 2011). تنص النظرية الكيميائية الأسموزية لـ Mitchel التي تم ذكرها سابقاً في عملية التركيب الضوئي، أن عودة البروتونات عبر معقد ATP سنتاز يؤدي إلى تصنيع ATP.

يتطلب تصنيع جزيئة ATP واحدة دخول $3H^+$ بواسطة ATP سنتاز بالإضافة إلى H^+ الذي يقوم بنقل ADP و P_i إلى الداخل أي $(ATP/4H^+)$.

إن آلية عمل ATP سنتاز في الميتوكوندري مماثل تماماً لعمل ATP سنتاز الموجود في أغشية التيلاكويد أثناء المرحلة الكيموضوئية، حيث يقوم بضخ البروتونات من الفراغ بين غشائي إلى المادة الأساسية، مما ينتج عنه قوة التدفق البروتوني Δp بسبب التغير في pH بين الفراغ والمادة الأساسية (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

$$\Delta p(\text{mv}) = -59. \Delta \text{pH} \quad (25^\circ\text{C})$$

➤ **الحصيلة الكلية لعدد الـ ATP الناتجة من الأكسدة الهوائية لجزيئة واحدة من الجلوكوز**
يعبر عن عدد ATP المتكونة لكل زوج من الإلكترونات المنقولة بالنسبة بين مجموعة الفوسفات و

الأكسجين (P/O)، هذه النسبة تختلف حسب نوع المعطي الأول للسلسلة فقد وجد أنها مساوية لـ 2.5 في حالة NADH هو المعطي و 1.5 في حالة FADH₂. تميز هذه النسب بين النواقل التي تقوم بإخراج البروتونات عن تلك التي تنقل الإلكترونات دون إخراج البروتونات (عبد الكريم كاملي، 2011).

إن انتقال زوج من الإلكترونات من NADH إلى O يؤدي إلى خروج 10H⁺، وتركيب 2.5 من ATP عبر إنزيم سنتاز، وانتقال زوج من الإلكترونات من FADH₂ إلى الأكسجين يؤدي إلى تركيب 1.5 من ATP، ومنه فإن العدد الكلي للـ ATP المصنعة كالتالي (David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004):

- عدد NADH: هو جزيئتين من التحلل السكري + جزيئتين من تحول Pyruvate إلى Acetyl CoA + 6 جزيئات من حلقة كريبس، ومنه مجموع NADH هو 10 أي ما يعادل تركيب 25 جزيئة ATP.
- عدد FADH₂: هو جزيئتين فقط داخل دورة كريبس وهو ما يعادل 3 جزيئات ATP.
- عدد جزيئات ATP التي يتم إنتاجها مباشرة: هو جزيئتين من التحلل السكري وجزيئتين من GTP (ATP) داخل حلقة كريبس.

تكون الحصييلة النهائية لعدد ATP الناتجة من الأكسدة الهوائية لجزيئة من الجلوكوز هي 32 جزيئة.

III.التخمير La fermentation

هو سلسلة من التفاعلات المتتابعة التي تحدث في غياب الأكسجين، يتم فيها الهدم الجزئي للمادة العضوية وتحويل الطاقة الكيميائية الكامنة إلى ATP وذلك بأكسدة البيروفات لا هوائيا دون تدخل دورة كريبس وسلسلة نقل الإلكترونات (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985).

III.1. التخمير عند النباتات

إن عملية التخمير تلاحظ عند النباتات في شروط يكون فيها عوز للأكسجين Hypoxie أو غياب تام للأكسجين Anoxie، والتي تكون نادرة جدا عند النباتات فتحدث للجذور في ترب مشبعة بالماء أو في بعض الفواكه والبذور التي لها غلاف يحد من التبادلات الغازية، إلا أن هناك بعض النباتات مثل الأرز يقوم بتطوير أنظمة نقل فعالة للـ O₂ على مستوى الجذور (أنسجة متخصصة مثل aéronechyme). بصفة عامة النباتات لها قدرة تحمل كبيرة أو ضعيفة لوسط فيه عوز أو غياب تام للـ O₂ حسب قدرتها على تركيب الإنزيمات النشطة التي تدخل في الأيض في وسط لاهوائي مثل amylase، saccharose synthase ومختلف إنزيمات التحلل السكري وإنزيمات التخمير الكحولي واللبنني. (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).

2.III. آلية التخمر

تتم عملية التخمر عبر ثلاث مراحل أساسية تتمثل في:

أ. المرحلة الأولى: تشمل تفكيك الجلوسيدات (نشاء - سكروز) وذلك بطريقتين:

- hydrolase: بواسطة إنزيمات (maltase, amylase ...) حيث يتم تحرير الجلوكوز.
- Phosphorylase: بحضور P_i يتم تفكيك سلاسل النشاء محررة G-1-P.

ب. المرحلة الثانية: تتمثل في التحلل السكري الذي يكون ناتجه البيروفات وفق سلسلة من التفاعلات مثل

ماتم التطرق إليه سابقا في التنفس (René Heller et al., 2004).

ج. المرحلة الثالثة: يتم فيها تحويل البيروفات إلى إيثانول أو لاكتات حسب نوع التخمر كحولي أو لبنني.

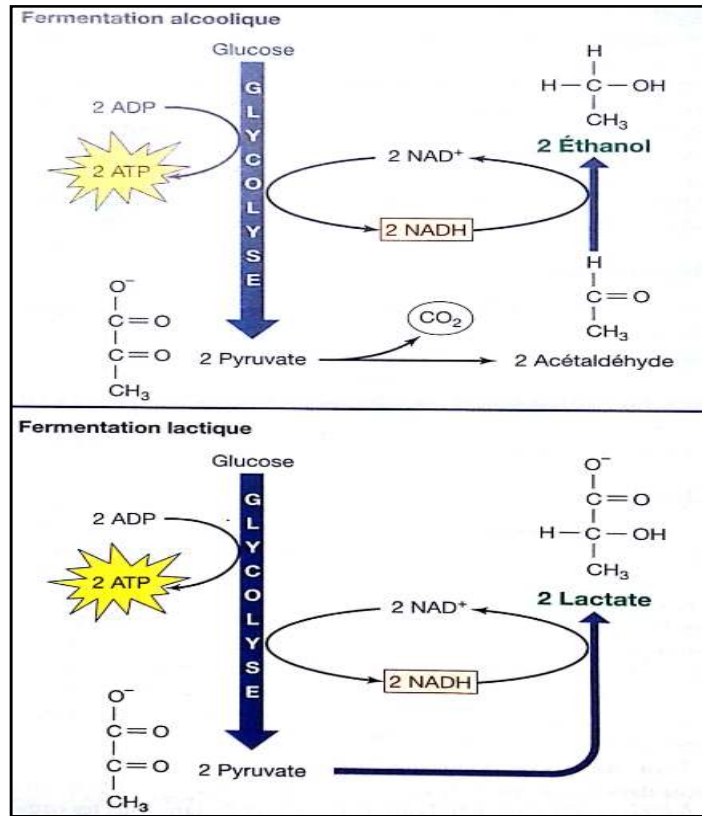
➤ التخمر الكحولي

لقد درس التخمر الكحولي منذ عام 1985م من طرف العالم باستور، حيث بينت أبحاثه أن هذه العملية لا هوائية وهي عبارة عن سلسلة من التفاعلات الإستقلابية لخلايا خميرة الجعة. يحدث التخمر الكحولي في وسط يحتوي على سكر، وبواسطة إنزيمي Pyruvate decarboxylase و ADH على التوالي (دياب أبو خرمة، 1991).

➤ التخمر اللبني

يتم فيه تحويل البيروفات إلى حمض اللبن بواسطة إنزيم LDH في وجود NADH. إن NADH الناتج من عملية التحلل السكري يستهلك في إرجاع البيروفات من أجل تجديد NAD^+ الناتج من تحويل البيروفات إلى إيثانول أو لاكتات مما يضمن استمرارية مسار التحلل السكري تحت الظروف اللاهوائية الشكل 18.2 (دياب أبو خرمة، 1991).

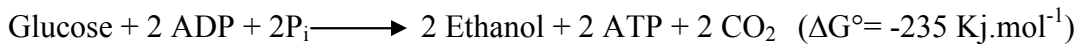
هناك نظام يسمح بتنظيم الانتقال من التخمر اللبني إلى التخمر الكحولي، فتراكم حمض اللبن في الخلايا يمكن أن يصبح ساما مما يؤدي إلى حموضة السيتوبلازم ومنه تثبيط إنزيم LDH المنتج لحمض اللبن، فيفضل طريق إنتاج الإيثانول بتنشيط إنزيم ADH. (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).



الشكل 18.2 التخمر الكحولي واللبنني. (Jules Bouharmont et al, 2014).

➤ الحصيلة الطاقوية للتخمر

من أجل أكسدة جزيئة غلوكوز يتم تركيب 2 ATP و 2 NADH خلال عملية التحلل السكري، في حين أن NADH المركب يتم أكسدته في المرحلة النهائية ليتشكل الإيثانول أو حمض اللبن.



الحصيلة النهائية للتخمر هي 2ATP وذلك لتعويض طاقة قدرها 60 KJ.mol^{-1} المستعملة في فسفرة

الغلوكوز إلى G-6-P و F-6-P إلى F-1,6-P، في حين أن الطاقة المحررة لتخمر 1 mol من الغلوكوز ($\Delta G^\circ = -235 \text{ KJ.mol}^{-1}$)، التي يمكن مقارنتها مع الطاقة الكلية المحررة من أكسدة جزيئة كاملة من

الجلوكوز أثناء التنفس ($\Delta G^\circ = -2870 \text{ KJ.mol}^{-1}$) وبالتالي فالمرودود الطاقوي للتخمر جد ضعيف

(René Heller et al., 2004).

الفصل الثالث

وصف منطقة الدراسة

I. وصف منطقة الدراسة

1.I. الموقع الجغرافي لمنطقة الدراسة

سد القصب هو جزء من أراضي ولاية المسيلة، يقع في الجزء الجنوبي من مستجمع مياه واد القصب على بعد 15Km شمال مدينة المسيلة و 40Km جنوب ولاية برج بوعريريج في مكان يدعى حمام بين جبال الكاف وجبل القرون. الشكل 1.3 (Mimeche, 2014)

حاليا السد توحد بنسبة 70% نتيجة التعرية الشديدة للحوض المائي (Remini et Hallouche, 2005)، يؤمن توصيل المياه عبر شبكة من القنوات الهوائية المفتوحة، و يبلغ محيط السد 1300 هكتار وسعته 30 hm^3 وعمق 47 m.



الشكل 1.3 سد القصب.. (Mimeche, 2014)

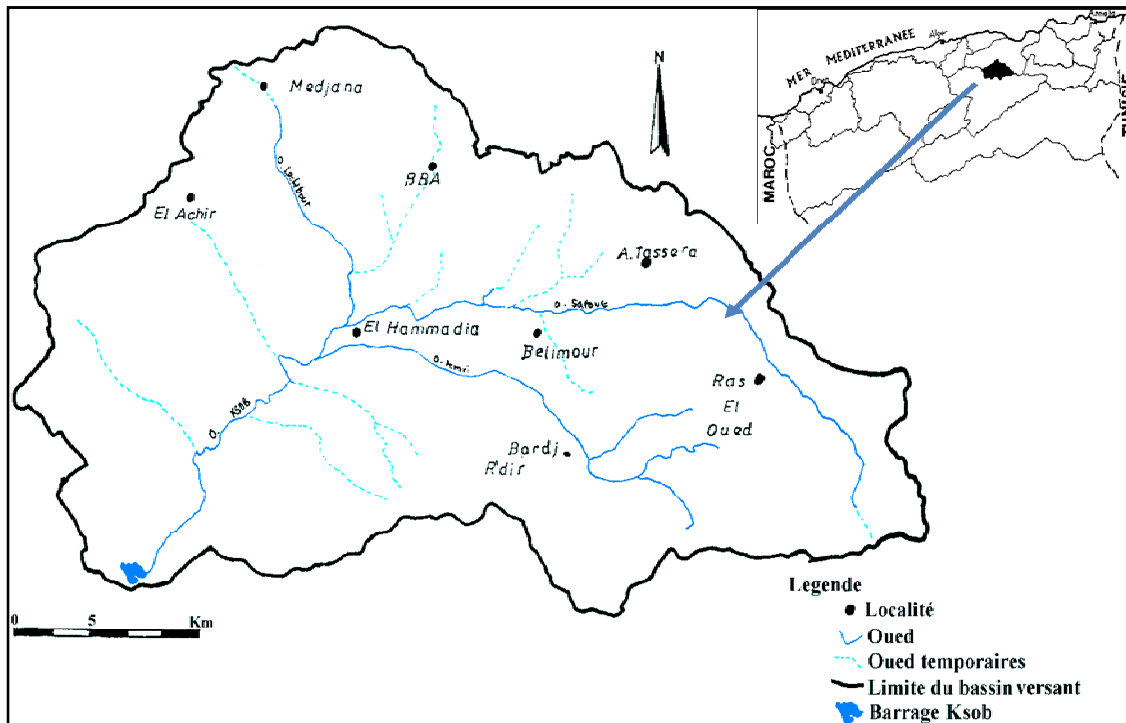
2.I. وصف مستجمع مياه القصب

مستجمع مياه القصب ينتمي إلى مستجمع المياه الكبير في شط الحضنة حيث تقع على الحدود الشمالية لهاته الأخيرة، تشكل الجزء الغربي من السهول القسنطينية المرتفعة حيث يمتد على مسافة 100 Km تقريبا وتبلغ مساحته خطيا 1494.5 Km^2 ، فهو يقع على المنحدر الشمالي لجبال الحضنة ويمتد إلى غاية شمال برج بوعريريج. الشكل 2.3

- في الشمال، يتكون حده من الخط الفاصل بين حوض صومام وشط الحضنة إلى جبل موريسان ثم إلى قمة تبنيت بن أزرق في جبل ترشيت، ويستمر هذا الحد نحو الشمال الغربي إلى قمة جبل المنصورة.
- في الجنوب، يحده جبال الحضنة المتمثلة في جبال المعاضيد.
- في الشرق، يمتد من جبل صافية الحمرا إلى لاليش باتجاه الشمال الغربي إلى درعة أولاد دحلب مرورا ببئر عيسى.
- في الغرب، يحده جبل المنصورة من شماله إلى جنوبيه إلى غاية سد القصب.

حسب التقسيم الإداري في 4 فيفري 1984، تقع منطقة حوض القصب بنسبة 97.9% في ولاية برج بوعريريج (برج بوعريريج، مجانية، حسناوة، القصب، العش، الرينة، حمادية، برج الغدير، رأس الواد، العناصر، أولاد برهم) ونسبة 1.3% و 1% على التوالي في ولايتي سطيف (عين ولمان) ومسيلة.

تتدفق مياه واد القصب نحو شط الحضنة وهي بحيرة داخلية نظرا لوجود مدينتي سطيف وبرج بوعريريج على أراضيها، إن الوصول لكل من شط الحضنة وسد القصب سهل بواسطة الطرق السريعة N5، N28 ، (Roy et al.,2008) .N45



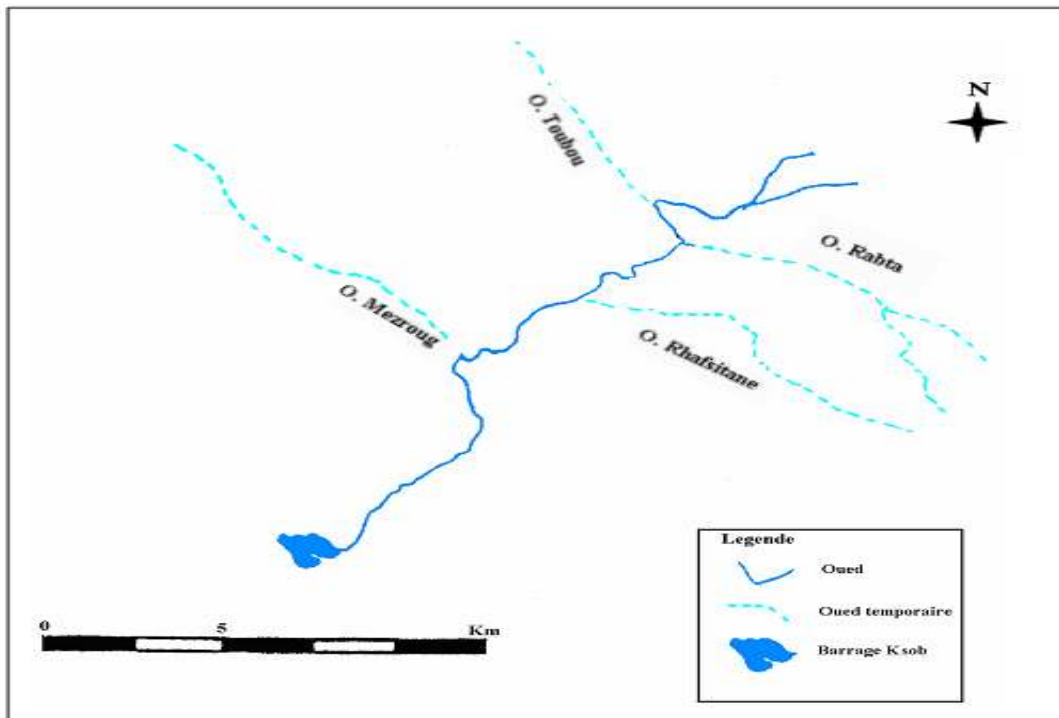
الشكل 2.3 خريطة الموقع الجغرافي لمستجمع مياه واد القصب. (Mimeche, 2014)

3.I. هيدروغرافيا المنطقة

ينتج واد القصب من تقاطع واد سوليت وواد بياتة، يأخذ اتجاه شمال شرقي/ جنوب غربي وصولا لسد القصب، يبلغ متوسط عرضه 15m كما أن نظام تدفقه داخلي. ومن أهم الروافد المائية التي تصب فيه تتمثل في:

- واد توبو من الجهة الشمالية الغربية.
- واد ربطة من الجنوب الشرقي.
- واد رحفستان من الجنوب الشرقي.
- واد مزروق من الشمال الغربي.

يقدم واد القصب قبل دخوله للسد وفترة سنوية بمعدل 60 m^3 مليون أي تدفق محدد بـ 1.51 S/Km^2 بمعامل تدفق 11%. (Tatar, 1985)



الشكل 3.3 خريطة هيدروغرافيا واد القصب. (Berka et Mebrouk, 1989)

4.I. جيولوجيا المنطقة

مستجمع مياه واد القصب على شكل حوض شبه مغلق، فهو محاط بسلسلة من التضاريس المرتفعة نسبيا تتمثل في جبال مجانة شمالا وجبل المنصورة غربا وجبال الحضنة جنوبا (Tatar, 1985) وتتألف هذه التضاريس على:

- ✓ السهول تمثل 31% تقع في الجزء الشرقي والجنوب الشرقي.
- ✓ سهول أسفل الجبال تمثل 28% وهي منحدرات مائية خفيفة (انحدار ما بين 3-12.5%).
- ✓ الهضاب تمثل 22% تقع أسفل الجبال وعلى أطرافها.
- ✓ الجبال متوسطة الارتفاع (1000-1400m) تمثل 6% وتقع غرب مستجمع مياه واد القصب.

5.I. المناخ

لوصف مناخ منطقة الدراسة أخذت سلسلة من الملاحظات على مدى فترة مرجعية تمتد من 1988 إلى 2017 مسجلة في محطة الأرصاد الجوية في المسيلة.

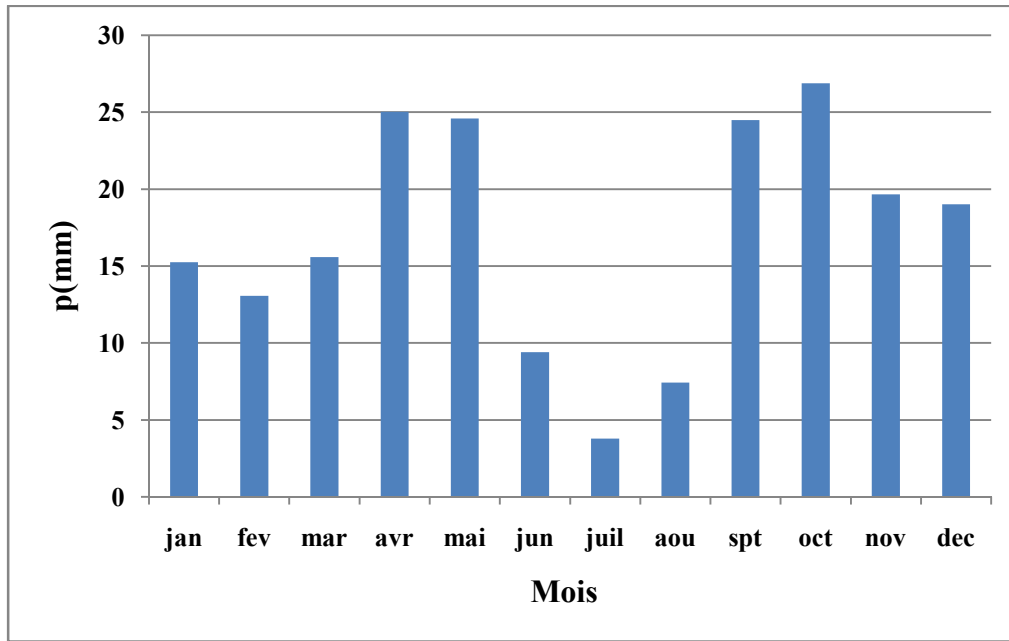
جدول 1.3 مميزات محطة الأرصاد الجوية لولاية المسيلة.

مصدر المعطيات	الفترة	المعطيات المقدمة	الارتفاع (m)	الاحداثيات الجغرافية	
				خطوط الطول	دوائر العرض
SMM	1988-2017	التساقط ودرجة الحرارة	441 m	4°30' E	35°40' N

1.5.I. التساقط

يلعب التساقط دورا مهما في ظهور الغطاء النباتي واختفائه، معدل التساقط الشهري والسنوي خلال الفترة 1988-2017 مسجلة في الجدول أسفله.

حسب الشكل 4.3. فإن الشهر الأكثر تساقطا للمنطقة هو شهر أكتوبر بمعدل 26.8 mm، كما أن التساقط خلال الأشهر أبريل و ماي وسبتمبر معتبر، أما الشهر الأكثر جفافا هو شهر جويلية بـ 37 mm، و يبلغ معدل التساقط السنوي المسجل خلال هذه الفترة بـ 204.1 mm.



الشكل 4.3 أعمدة بيانية لمعدل التساقط الشهري لولاية المسيلة خلال الفترة (1988 – 2017).SMM.

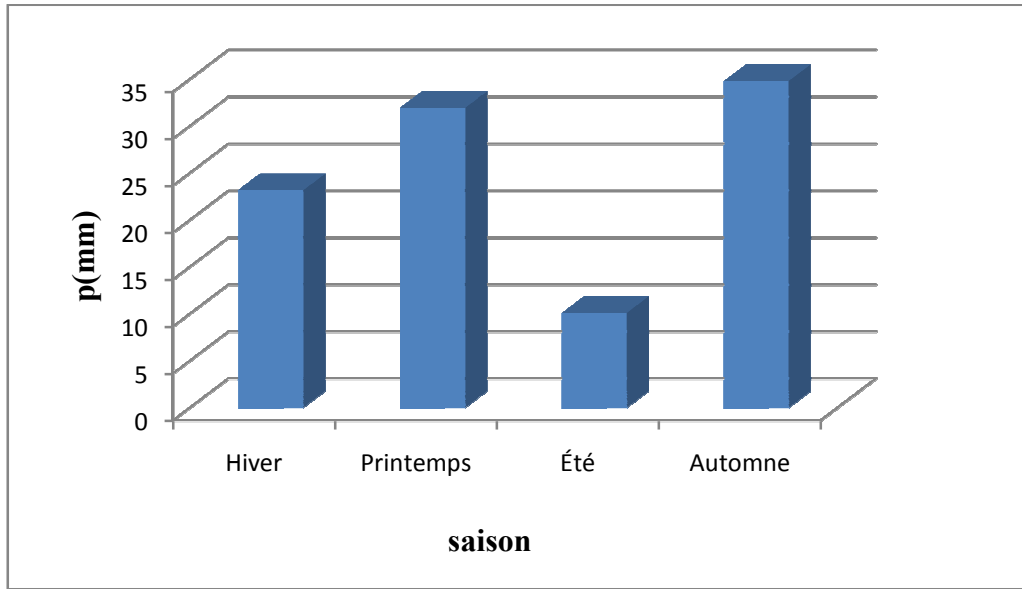
1.1.5.1. التساقط الفصلي

الجدول أسفله يمثل مجموع التساقط الفصلي المسجل في محطة الأرصاد الجوية للمسيلة خلال الفترة 1988-2017.

جدول 2.3 التساقط الفصلي لمحطة الأرصاد الجوية للمسيلة (1988-2017).SMM.

الفصل	الشتاء(H)	الربيع(P)	الصيف(E)	الخريف(A)	نوع التساقط الفصلي
التساقط الفصلي	47.3	61.2	20.6	71.01	APHE
التساقط الفصلي %	23.1	31.9	10.0	34.7	

يوضح جدول 2.3 والشكل 5.3 أن نظام التساقط الفصلي هو من نوع APHE أي أن الخريف هو الفصل الأكثر تساقطاً بـ 71.01 mm في حين أن الصيف هو الأكثر جفافاً بـ 20.6 mm.



الشكل 5.3 أعمدة بيانية للتساقط الفصلي لمحطة الأرصاد الجوية للمسيلة (1988-2017). SMM.

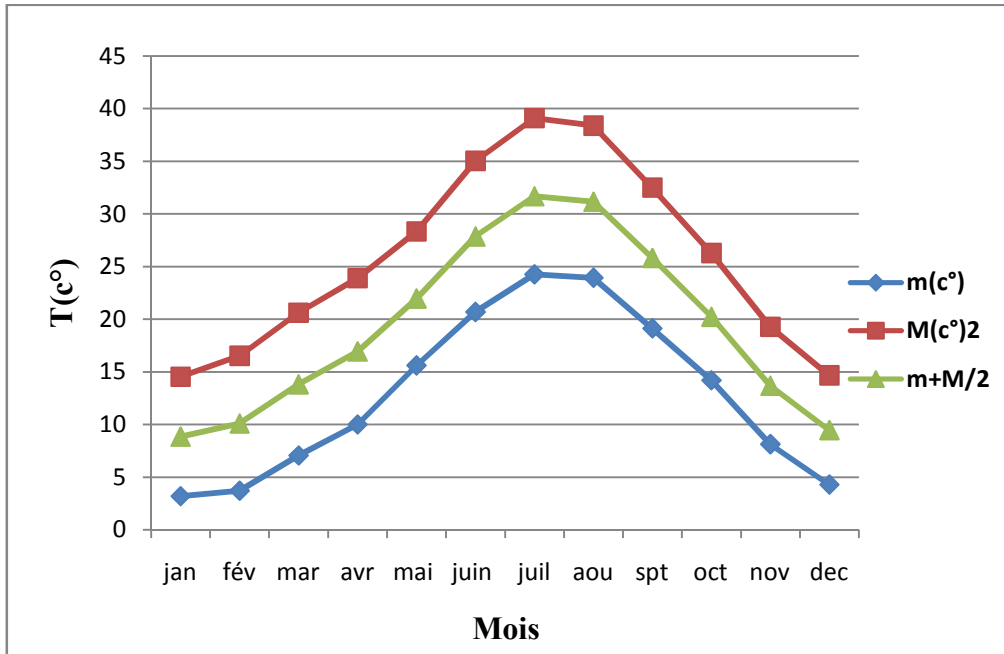
2.5.I. الحرارة

لمعرفة خصائص حرارة منطقة معينة عموماً يجب معرفة على الأقل خمسة متغيرات مهمة، وهي معدل درجات الحرارة الدنيا والقصى، معدل درجات الحرارة الشهري، معدل الحرارة الدنيا والقصى وكذلك السعة الحرارية. (Djebaili S.,1984)

جدول 3.3 معدل درجات الحرارة الشهري والسنوي لمحطة المسيلة (1988 – 2017). SMM.

الشهر	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	معدل سنوي
درجة الحرارة الدنيا m (°C)	<u>3.1</u>	3.6	7.03	9.9	15.6	20.6	24.2	23.9	19.1	14.1	8.11	4.2	12.8
درجة الحرارة القصوى M (°C)	14.5	16.5	20.6	23.8	28.3	35.0	<u>39.0</u>	38.3	32.4	26.2	19.2	14.6	25.7
Tmoy (°C)	8.8	10.0	13.8	16.9	21.9	27.8	<u>31.6</u>	31.1	25.8	20.2	13.6	9.4	19.2

حسب جدول 3.3 و الشكل 6.3 فإنه على مستوى سد القصب الشهر الأكثر برودة هو جانفي بـ 3.1°C والشهر الأكثر حرارة هو جويلية 39°C ، كما أن متوسط الحرارة الدنيا والقصى يبلغ أقصاها خلال شهر جويلية بـ 31.6°C ويكون منخفض في شهر جانفي بـ 8.8°C .

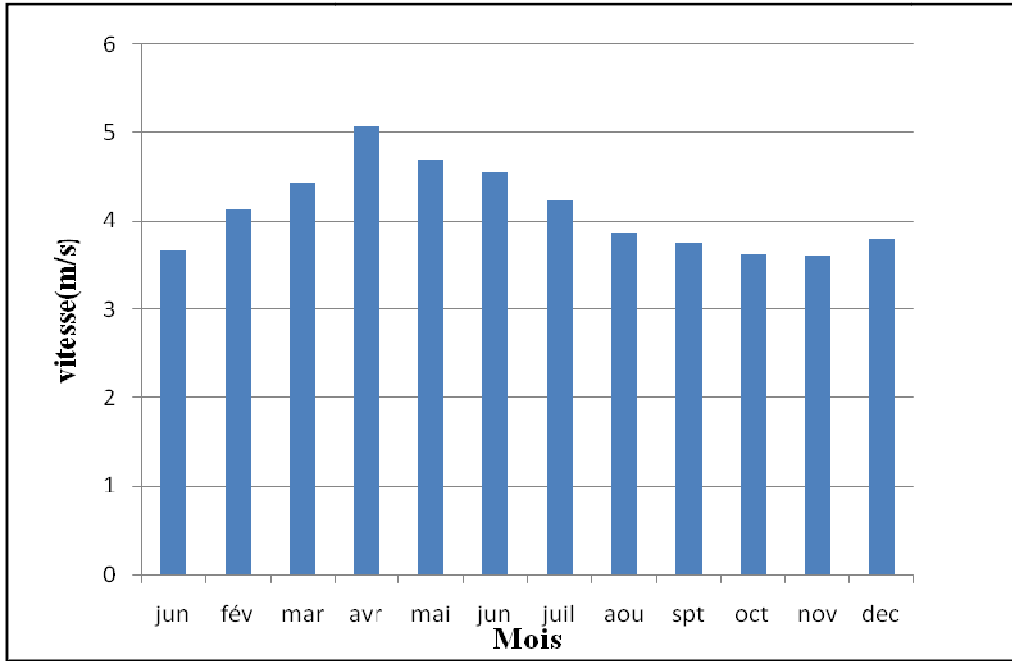


الشكل 6.3 منحنيات درجات الحرارة الدنيا والقصى ومتوسطهما الشهري لمنطقة المسيلة خلال الفترة SMM.(1988 – 2017)

3.5.I الرياح

تتكرر الرياح الشمالية خلال فصل الصيف فتنوزع رياح الشمال الشرقي على مدار العام وتصل بسهولة إلى الحوض بانفتاح وادي بركة، أما رياح الجنوب تصل فقط إلى الحضنة بشكل عواصف ساخنة ما يسمى بالسيروكو ($10-15^{\circ}\text{C}$) لمدة ساعة أو ساعتين مما يقلل من الرطوبة النسبية للهواء ($H\% < 10$).

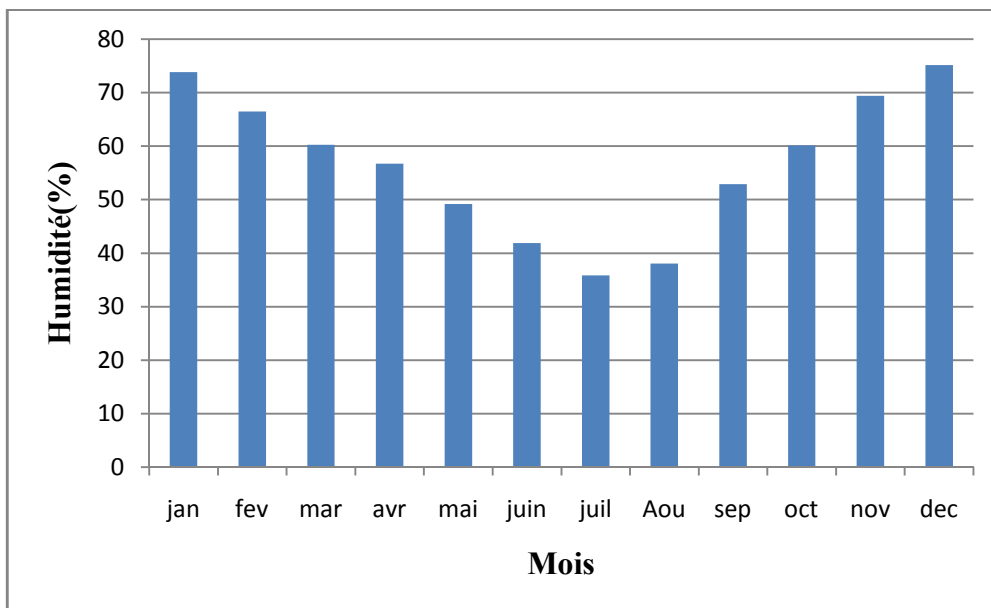
حسب الشكل 7.3 فإن الرياح التي تهب على المسيلة ومهما كان اتجاهها لها سرعات منخفضة نسبياً والتي تتراوح من 4.0 m/s في أكتوبر إلى 5.5 m/s في أبريل علماً أن الرياح تكون قوية عندما تكون ($V \geq 5.58\text{ m/s}$) ومتكررة.



الشكل 7.3 أعمدة بيانية لمعدلات سرعة الرياح (m/s) الشهرية لمحطة المسيلة (1988 – 2017). SMM

4.5.1. الرطوبة النسبية

حسب الشكل 8.3 نجد أن شهر ديسمبر يمثل أعلى نسبة رطوبة بـ 75.1% في حين تم تسجيل أدنى معدل شهري للرطوبة خلال شهر جويلية بنسبة 35.8%.



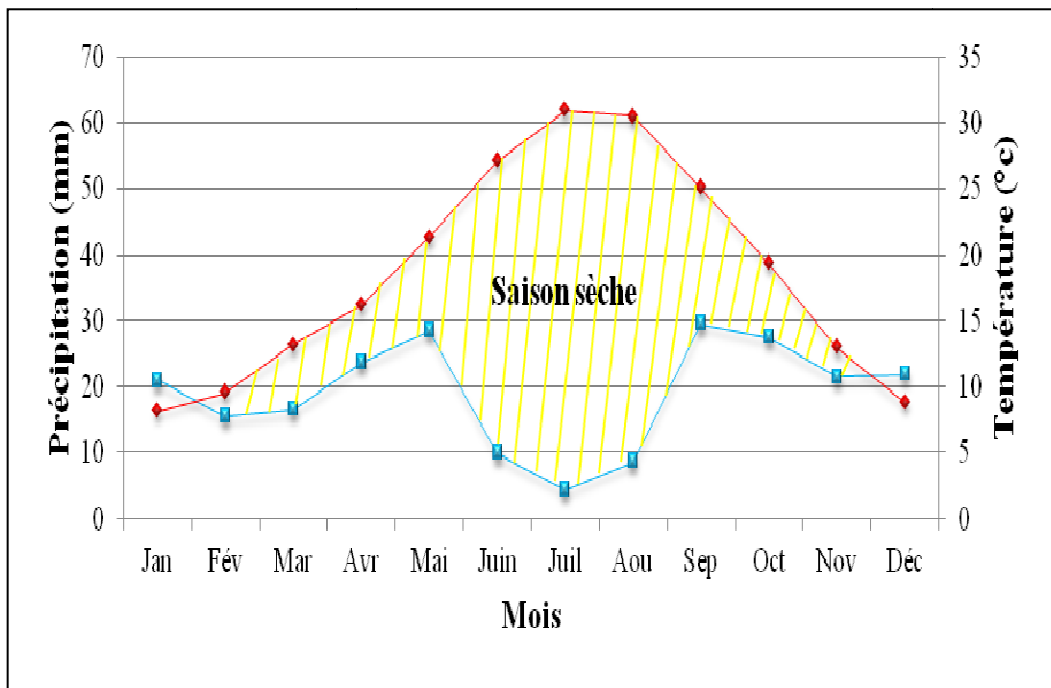
الشكل 8.3 أعمدة بيانية لمعدل الرطوبة (%) الشهري لمحطة المسيلة (1988 – 2017). SMM

6.I. حوصلة حول مناخ منطقة الدراسة

لوصف منطقة ما لا بد من مؤشر المناخ الذي يتم الحصول عليه بالربط على الأقل بين قيمتين رقميتين لحالة الغلاف الجوي لتلك المنطقة، هناك العديد من المؤشرات لتصنيف المناخ، فقد تم الاعتماد في هذه الدراسة فقط على مؤشر Bagnol et Gaussen ومؤشر Emberger.

1.6.I. مؤشر Bagnol et Gaussen

يتم الحصول على هذا المؤشر بالاعتماد على المتوسطات الشهرية للتساقط (mm) ودرجات الحرارة (°C)، حيث يعبر نسبيا على مدة وشدة الجفاف الصيفي ويتم تقدير ذلك من خلال مؤشر الجفاف S الذي يحسب بإحداث الفرق بين منحنىي P و T للأشهر الأكثر جفافا (نقول عن فصل أنه جاف إذا كان $2T \geq P$).



الشكل 9.3 منحنىي معدلات التساقط ودرجة الحرارة الشهرية لمحطة المسيلة (1988 – 2017). SMM

وفقا للرسم البياني في الشكل 9.3 فإن فترة الجفاف لمنطقة المسيلة تبدأ على الأقل من شهر فيفري إلى شهر نوفمبر.

2.6.I. مؤشر Emberger

حدد Emberger النطاقات المناخية الحيوية على أساس عاملين بتحديد الفصول الجافة والرطبة والتي تمثل بالحاصل Q_2 . (Ozenda, 1982).

$$Q_2 = \frac{1000P}{\left(\frac{M+m}{2}\right)(M-m)}$$

عبارة Q_2 كالآتي:

: $\frac{M+m}{2}$ متوسط درجة الحرارة السنوي.

M : معدل درجة حرارة الشهر الأكثر حرارة بالكلفن.

m : معدل درجة حرارة الشهر الأكثر برودة بالكلفن.

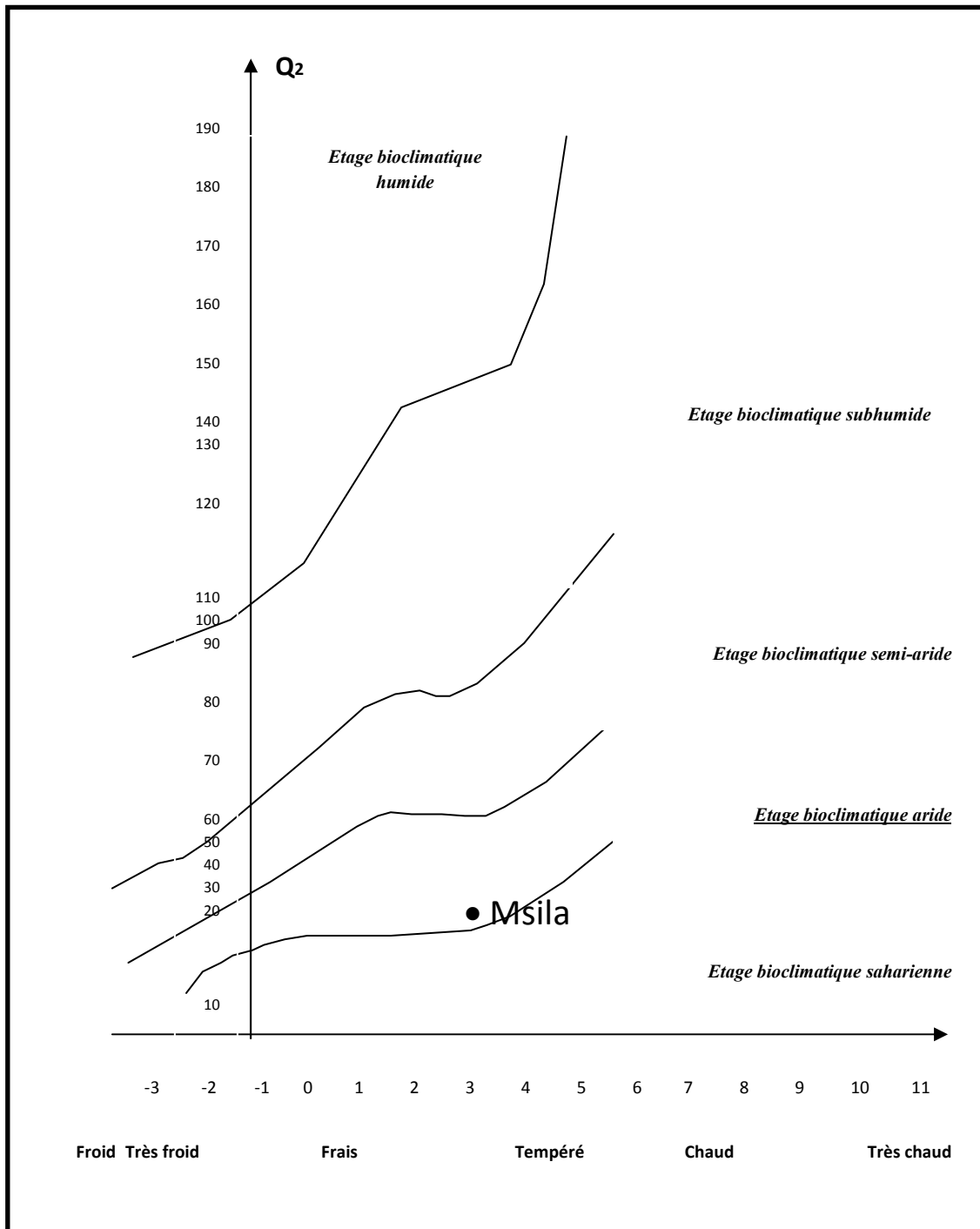
ومن أجل محطة المسيلة:

$$P = 204.1 \text{ mm.}$$

$$M = 39.0^\circ\text{C} + 273 = 312 \text{ K.}$$

$$m = 3.1^\circ\text{C} + 273 = 276.1 \text{ K.}$$

ومنه قيمة الحاصل Q_2 لمحطة المسيلة هي: $Q_2 = 19.33$



الشكل 10.3 منحني نطاقات بيومناخية لـ Emberger لمنطقة الحضنة (1988 – 2017).

حسب منحني الشكل 10.3 الذي يمثل قيم Q_2 على محور الترتيب وقيم درجات الحرارة الدنيا لأبرد شهر على محور الفواصل فإن منطقة مسيلة تقع في نطاق مناخ حيوي جاف بشتاء معتدل.

7.I. الغطاء النباتي

تعتبر حواف سد القصب من أهم الأراضي الزراعية لخصوبتها ووفرة المياه بها، استغلها الفلاحون في إنشاء بساتين من الأشجار المثمرة محاطة بأنواع نباتية أخرى كالبصل، الطماطم، الثوم، الفول، الذرة، الشعير، القمح... تبلغ المساحة المزروعة 21 هكتار ويقدر عدد الأشجار المثمرة بـ 6825 شجرة ممثلة بـ 8 أنواع و20 صنفا تتمثل في أشجار المشمش، الزيتون، الرمان، التين، العنب، التفاح، التين الشوكي. (Kheira Oukérimi et Asma Oucif, 2018)

يتبين أن منطقة سد القصب تحتوي على أنواع نباتية لمسالك التركيب الضوئي الثلاثة CAM، C4، C3، حيث معظم نباتات المنطقة تقوم بمسلك C3 وذلك لملائمة ظروف مناخ المنطقة لذلك.

يعتبر النوع *Prunus armeniaca* كمثال عن الأنواع النباتية C3 بالمنطقة الذي ينتمي إلى عائلة Rosacées فهو النوع الأكثر تواجدا في المنطقة بـ 2906 شجرة مع سيادة الصنف تونسي. كما تحتوي المنطقة على نباتات الأيض الحامضي CAM الممثلة في النوع *Opuntia ficus indica* الذي ينتمي إلى عائلة Cactacées حيث يشغل مساحة مزروعة 1000 m^2 . كذلك تحتوي منطقة سد القصب على النوع النباتي C4 *Zea mays* الذي ينتمي إلى عائلة النجيليات حيث يستطيع التواجد في درجات حرارة منخفضة $12-15^\circ \text{C}$ ولا يمكن أن تقل عن ذلك لأنها تحد من عمل إنزيم pyruvate phosphate dikinase.



(ب)



(أ)

الشكل 11.3 شجرة المشمش (أ) شجرة التين الشوكي (ب). (Kheira Oukérimi et Asma Oucif, 2018)

خاتمة

تندرج هاته الدراسة ضمن محاولات التعرف على الخلية النباتية في المناطق السهبية وكيفية توفير حاجياتها من الطاقة تبعا للظروف المناخية المحيطة بها وكذلك نوع النبات الذي تنتمي إليه لأداء مختلف الوظائف الحيوية، حيث يقوم النبات بالعمليات الحيوية المختلفة اللازمة للحياة بفضل إنتاجه لمادة أيضية وسطية تدعى بالـ ATP التي تمثل شكل الطاقة القابلة للاستعمال من طرف الخلية، إذ يتم الوصول إلى هذا الشكل من الطاقة عبر مجموعة من التحولات الطاقوية. تناول هذا البحث أهم النقاط التي من شأنها أن تزيل الغموض وتضفي وضوحا على الموضوع من خلال الإجابة على التساؤلات المطروحة.

تتميز الخلية النباتية - بكونها ذاتية التغذية - عن غيرها من الخلايا بقدرتها على تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية كامنة في مركبات عضوية (سكريات) بفضل الصانعة الخضراء وفق عملية التركيب الضوئي التي تتميز بثلاث مسالك، يعتبر مسلك C3 الغالب عند معظم النباتات ويتم على مرحلتين متكاملتين وفق مستويين مختلفين، مرحلة كيموضوئية تحدث على مستوى أغشية التيلاكويد من أجل إنتاج NADPH و ATP التي تستعمل في المرحلة الكيموحيوية على مستوى الحشوة، أين يتم تثبيت الـ CO₂ وتركيب الجزيئات العضوية (سكريات) بحلقة كالفن ومن أهم الأنواع النباتية المميزة له في منطقة سد القصب *Prunus armeniaca* ، والنوع *Zea mays* الذي يقوم بمسلك C4 وهي نباتات ذات تركيب ورقي تاجي يتم وفق مرحلتين وتثبيت CO₂ على مرتين الأولى في سيتوبلازم النسيج المتوسط والثانية في حشوة صانعات الخلايا المحيطة بالأوعية الناقلة، أما مسلك CAM الذي تقوم به النباتات العصارية فهو طريقة مشابهة لأيض C4 غير أنها تختلف عنها بأن عمليتي تثبيت الـ CO₂ تتمان في مكان واحد على مستوى خلايا النسيج المتوسط وفي وقتين مختلفين، فتحدث الأولى في الليل أين تكون الثغور مفتوحة والثانية في النهار أين تكون الثغور مغلقة ما يؤدي إلى تجنب فقد الماء وهو ما يوافق النباتات المتكيفة مع ظروف الجفاف مثل *Opuntia ficus indica* في منطقة سد القصب.

يتم تحويل الطاقة الكيميائية الكامنة إلى طاقة قابلة للاستعمال في صورة ATP في وجود O₂ بأكسدة كلية للمادة العضوية بعملية التنفس على مستوى الميتوكوندري، ابتداء من التحلل السكري يليه تفاعلات حلقة كريبس في المادة الأساسية وصولا إلى عملية الفسفرة التأكسدية التي تتم على مستوى السلسلة التنفسية للغشاء الداخلي للميتوكوندري، أين تؤكسد المرافقات الإنزيمية وتفسر ADP إلى ATP. كما يمكن أن تتم الأكسدة الجزئية للمادة العضوية في ظروف لا هوائية وفق عملية التخمر بنوعيه اللبني والكحولي، الذي يتميز بمردود طاقي ضعيف.

تحتوي منطقة سد القصب ذات المناخ الجاف على أنواع نباتية مهمة فهي تعتبر منطقة زراعية استثمرها الفلاحون بإنشاء بساتين مكونة أساسا من أشجار مثمرة، فهي تمتلك أنواعا نباتية ذات مسلك C3، C4، وكذلك مسلك CAM.

في هذه الدراسة تم التطرق إلى التحولات الطاقوية عند الخلايا النباتية في المنطقة السهبية، وكأي بحث لابد أن تكون هناك آفاق مستقبلية يوصى بها وذلك بمتابعة الموضوع ليشمل بقية العمليات الأيضية التي تحدث على مستوى الخلية النباتية.

قائمة المراجع

المراجع العربية:

- أحمد بن حمد الوهبي، 2011. الصبغات النباتية، النشر العلمي - جامعة الملك سعود، السعودية.
- أحمد جابر موسى المريقي، 2005. كيمياء نباتات البساتين، الطبعة الأولى، جامعة الإسكندرية.
- أحمد محمد مجاهد، مصطفى عبد العزيز، أحمد الباز يونس، عبد الرحمن أمين، 2004. النبات العام، مكتبة الأنجلو المصرية، القاهرة.
- إياد بركات اعنزة، 2009. علوم الأحياء، الطبعة الأولى، دار صفاء - عمان.
- حسين عبد المنعم داود، نصر فرحان عبد الله، نهلة عبد الرضا صالح، مهدي خطاب صخي، مازن نواف عبود، علي حسين حمادي، حنين أكرم حبيب، 2013. علم الأحياء للصف السادس العلمي، الطبعة الثانية، المركز التقني لأعمال ما قبل الطباعة، العراق.
- خالد الكبيسي، 2002. الكيمياء الحيوية- العلوم الطبية المساعدة-، الطبعة الأولى، دار وائل .
- خالد يحي العبيدي، 2009. الكيمياء الحياتية (غذائنا والأمراض)، الطبعة الأولى، دار صفاء - عمان.
- دياب أبو خرمة، 1991. الفيزيولوجيا النباتية لطلاب السنة الثانية- علوم طبيعية، ديوان المطبوعات الجامعية الساحة المركزية- بن عكنون، الجزائر.
- ديانا سعيد الزق، 2009. علوم الأحياء، الطبعة الأولى، دار صفاء - عمان.
- سامي المظفر، بدون سنة. أساسيات الكيمياء الحياتية، دار المسيرة .
- طلال سعيد النجفي، 1987. الكيمياء الحياتية، مديرية الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل.
- عادل أحمد جرار، نبيل عامر، فيصل عبد الفتاح الخطيب، محمد إبراهيم الطريفي، 2012. الكيمياء الحيوية، الطبعة الخامسة، دار الفكر - عمان، الأردن.
- عادل محمد المصري، 2011. بيولوجيا الخلية، الطبعة الأولى، دار الكتاب الحديث، القاهرة.
- عبد الحسين فيصل، 2000. الخلية- التركيب الدقيق والوظائف-، الطبعة الأولى، الأهلية ، العراق.

- عبد الحميد بن حميدة، محمد الجيلاني، حازم الألوسي، 1985. فسيولوجية النبات، الطبعة الثالثة، مكتبة نرجس، المجموعة العربية للنشر - القاهرة.
- عبد العالي بوشلاغم، كاملي عبد الكريم، جعفر عامر، بوزكريا نصر الدين، براهيم محمد، بوشريط (بن يمينة) فتيحة، 2009-2010. الكتاب المدرسي - علوم الطبيعة والحياة - شعبة العلوم التجريبية، السنة الثالثة ثانوي، الديوان الوطني للمطبوعات المدرسية.
- عبد الكريم كاملي، 2011. البيوكيمياء الأيضية لطلبة السنوات الأولى من العلوم البيولوجية والطبية ولأساتذة التعليم الثانوي، الطبعة الثانية، دار الوعي - الجزائر.
- عبد المجيد إبراهيم فهمي، سعد بن عايض العتيبي، 2008. أساسيات الهندسة الوراثية، الطبعة الأولى، دار الوفاء لدنيا.
- عمرو عبد الرحمن البنا، عماد الدين جمال جمعة، أسامة راشد أبو سماحة، 2006. الكيمياء الحيوية، الطبعة الأولى، كلية الزراعة - جامعة الإسكندرية، دار الوفاء.
- عيسى عبد السعداوي، 2009. الكيمياء الحيوية 2، الطبعة الأولى، دار المسيرة.
- محب طه صقر، فسيولوجيا النبات (التركيب الضوئي والصناعة)، كلية الزراعة - جامعة المنصورة.
- محمد إسماعيل محمد، حلمي ميخائيل بشاي، يحي السعيد العاصي، منى شرقاوي علي، تغريد عبد الرحمن حسن، 2013. أساسيات علم الحيوان، الطبعة الأولى، دار الفكر العربي، القاهرة.
- محمد عبد الجليل مسعود، 2009. كيمياء المنتجات الطبيعية (منتجات نباتية، ميكروبية وحيوانية)، الطبعة الأولى، كلية العلوم - جامعة صنعاء، دار الفكر.
- محمد عثمان علي، 2006. مبادئ علم الوراثة الخلوية والأنسجة والأجنة، الطبعة الأولى، دار الفجر.
- محمود محمد جبر، إسماعيل محمد كامل، عفت فهمي شبانة، 2009. أساسيات علم النبات العام، كلية العلوم - جامعة القاهرة، دار الفكر العربي.
- محمود يحيياوي، 2010. علم الخلية، الطبعة الأولى، مكتبة الذاكرة.

- مصطفى حلمي مصطفى، 2003. إنزيمات الأكسدة والاختزال في مسارات تنفس النبات وطرق تقديرها، كلية الزراعة جامعة عين شمس، مكتبة أوزوريس.
- مصطفى محمد فؤاد، 2015، الخلية مقدمة قصيرة جدا، الطبعة الأولى، مؤسسة هنداوي.
- مكرم ضياء شكاره، 2011. علم الخلية، الطبعة الخامسة، دار المسيرة - عمان.
- مي محمد موسى، 2008. موسوعة علم النبات، دار الدجلة- عمان.
- نبيل عامر، عادل أحمد جرار، محمد إبراهيم الطريقي، فيصل عبد الفتاح الخطيب، 2010. الكيمياء الحيوية، الطبعة الرابعة، دار الفكر - عمان، الأردن.
- يوسف نسيب، شريف عبد النور، الزين كشريد، 1990. البيولوجيا الحيوانية والنباتية، الجزء الأول، ديوان المطبوعات الجامعية- بن عكنون، الجزائر.

المراجع الأجنبية:

- **Barbara Akre, Jean Brainard, Niamh Gray-Wilson et Douglas Wilkin, 2009.** Biology, Flex Book.
- **Bruce Alberts, Dennis Bray, Karen Hopkin, Alexander Johnson, Julian Lewis, 2010.** Essential Cell Biology, 3rd edition, Garland Science.
- **Cédric Favro, Fabienne Nicolle, 2011.** Biologie Cellulaire UE₂, Hachette livre.
- **Christiane Delbert, 2000.** Les mitochondries Biologie et incidences physiopathologiques, Université du droit et de la santé Lille2, Editions Médicales internationales- Paris-New York.
- **Christiane Moussard, 2006.** Biochimie structurale et métabolique, 3^{eme} édition, Boeck, Paris.
- **Christiane Moussard, 2010.** Biochimie et Biologie moléculaire, 3^{eme} édition, Boeck, Bruxelles.
- **Claude Hartmann, Claude Joseph et Bernard Millet, 2000.** Biologie et physiologie de la plante, 2^{eme} édition, France.
- **Daniel Boujard, 2012.** Biologie Cellulaire et moléculaire, Dunod, Paris.

- **David L. Nelson et Michael M. Cox, 2004.** Lehninger Principles of Biochemistry, 4th edition, University of Wisconsin-Madison.
- **Djebaili S., 1984.** Steppe algérienne phytosociologie et écologie, Ed. O.P.U., 177p.
- **Georges sallé, 2009.** Biologie végétale, Pearson Education, France, Paris.
- **Guy Rousseau et Lionel Domenjoud, S.D.** Biochimie, 3^{ème} édition, de Boeck.
- **Ivan Couée, Laurence Fontaine-Poitou et Valerie Guillaume, 2010.** Biologie et Physiologie cellulaire et moléculaire, de Boeck supérieur.
- **Jack Farineau et Jean-François. Morot Gaudry, 2011.** La photosynthèse (processus, physiques, moléculaires et physiologiques), Impression Bialec-nancy, France.
- **Jacques Borg et André Reeber, 2004.** Biochimie métabolique, Ellipses Edition Marketing S.A.
- **Jean-Claude laberche, 2004.** Biologie Végétale, 2^{ème} édition, Dunod, Paris.
- **Jean-Francois Morot-Gaudry, François Moreau, Roger Prat, Christophe Maurel, Hervé Sentenac, 2012.** Biologie végétale (Nutrition et métabolisme), 2^{ème} édition, Dunod, Paris, pp 67-148.
- **Jean- Luc Pradel, 2013.** Physiologie Humaine, 6^{ème} édition, Education Maloine, France.
- **Jean-Michel Petit, Sébastien Arico, et Raymond Julien, 2014.** Biologie Cellulaire Manuelle, 3^{ème} édition, DUNOD, France.
- **Jean Périsson, 2013.** Réussir (Biologie cellulaire, Histologie, Embryologie humain), Ellipses Edition Marketing S.A.
- **Jules Bouharmont, 2014.** Biologie Végétale, 3^{ème} édition, De Boeck Supérieur, Bruxelles.
- **Jules Bouharmont, Pierre L. Masson et Charles Van Hove, 2014.** Biologie, 3^{ème} édition, de Boeck.
- **Khalid A. Abu-Alhayja, Maysoun M. Al-shadafan, 2011.** Introduction to Human Anatomy.
- **Lionel Domenjoud, 2008.** Biochimie de Harper, 3^{ème} édition, de Boeck.
- **Michel Darmon, 2008.** Biochimie, 6eme édition, Faculté de médecine et CHU de Bordeaux, la Varese Italie.

- **Ozanda , 1982.** Les végétaux dans la biosphère, 431 p.
- **Remini B. et Hallouche W., 2005.** Prévision de l'envasement dans les barrages du maghreb, Larhyss J., 4, 69-80.
- **René Heller, Robert Esnault et Claude Lance, 2004.** Physiologie végétale 1.Nutrition, 6^{ème} édition de l'Abrégé, Dunod, Paris, pp191-233.
- **Roy p., Fauchere.,Langlois j., Parent g., Tichoux h., et Trudeau F., 2008 .** Étude de la protection des bassins versants des barrages Foum El Gherza, Fontaine des Gazelles, Foum El Gueiss, Babar, Koudiat ,Medouar, K'sob et Ain Zada (Identification et évaluation du degré d'érosion), Phase 3, Montréal , 156p.
- **Serge Desagher, 1998.** Métabolisme, Ellipses édition marketing.
- **Serge Rambour, 2003.** Physiologie végétale, 2^{ème} édition américaine, de Boeck, Paris, pp 157-208
- **Serge Weinman et Pierre Mehul, 2004.** Toute la Biochimie, Dunod, Paris.
- **Station météorologique de la wilaya de M'sila, 2008-2017.**
- **Sylvie Meyer, Catherine Reeb, Robin Bosdeveix, 2013.** Botanique (Biologie et physiologie végétales), 2^{ème} édition, Maloine.

الرسائل الجامعية :

- **Kheira Oukérimi et Asma Oucif, 2018.** La Biodiversité des arbres fruitiers dans la commune de M'sila (Master de L'université de M'sila), 30-34p.
- **Khosrobakhsh Farnoosh, 2010.** Caractérisation de Msp1, chez la levure a fission, Thèse doctorat, Toulouse
- **Mimeche, 2014.** Ecologie du barbeau de l'Algérie. Luciobarbuscallensis (Valenciennes, 1842) (Pisces: Cyprinidae) dans le barrage d'EL K'sob (M'sila). Thèse doctorat. Ecole National Supérieure D'agronomie, El-Harrach, Alger, 80p.
- **Tatar H., 1985.** Les Milieux et l'Occupation du Sol dans le Bassin Versant du K'sob, Thèse Doc., 3e cycle, Université de CAEN, 106 p.

ملحق

❖ تجارب كالفن وبنسون (Benson et Calvin)

في بداية الخمسينات قام كالفن وبنسون بإجراء تجربة لمعرفة مصير غاز CO_2 وذلك بوضع معلق من طحالب ممثلة للضوء وحيدة الخلية (الكولريلا Chlorella - السنيديسمس Senedemus) في وعاء شفاف مزود بالـ CO_2 ومعرض للضوء حتى يسمح للطحالب بالقيام بعملية التركيب الضوئي وذلك تحت شروط ثابتة من الحرارة والضوء. باستعمال مضخة يتم ضخ كميات من المعلق بشكل قطرات عبر أنبوب نحو وعاء ثان به ميثانول مغلي الذي يعمل على إيقاف التفاعلات الأيضية. يحقن المعلق ببيكربونات الصوديوم المحتوي على C^{14} المشع ($NaC^{14}O_3$). ويمكن التحكم في مدة تعريض المعلق لـ C^{14} المشع في فترات تمتد من 1 ثانية إلى عدة دقائق شكل 1 (Jean-François Morot-Gaudry et al., 2009).



الشكل 1: تجربة كالفن و بنسون (Georges Sallé, 2009) .

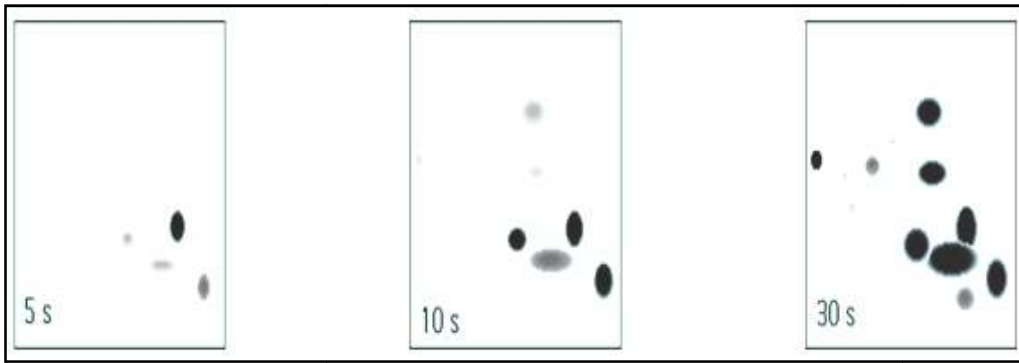
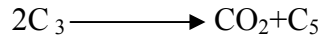
يبخر الكحول بعد ذلك ومن ثم يعرض المزيج إلى الخطوات التحليلية التالية:

- التعريض للفصل الكروماتوغرافي على الورق Papier de chromatographie والتصوير بالإشعاع الذاتي، حيث يسمح الفصل الكروماتوغرافي من فصل الكميات القليلة من المركبات البينية الموجودة في المزيج المعقد، بينما يسمح التصوير بالإشعاع الذاتي من التعرف على المركبات المشعة والداخلية في اختزال الـ CO_2 المشع وذلك على الرسوم الكروماتوغرافية.
- يعرض الرسم الكروماتوغرافي لـ قلم فوتوغرافي حساس الذي سيحتوي بعد تحميضه على نقط في المساحات التي لامست بقع مشعة على الرسم الكروماتوغرافي.

يمكن التحصل على التقدير الكمي لنسب تركيز كل من مكونات التفاعل الحيوي *metabolisme* عن طريق متابعة تعريض مركب يحتوي على كمية معلومة من C^{14} ومن ثم مقارنة كثافته النسبية (عبد الحميد بن حميدة ومساعدوه، 1985).

بينت نتائج الفصل الكروماتوغرافي والتصوير الإشعاعي الذاتي أن بعد 5 ثواني من حقن الـ C^{14} المشع ظهرت نسبة كبيرة حوالي 70% من الـ C^{14} في حمض فوسفوغليسريك (PGA) الذي يحتوي على 3 ذرات من الكربون، وبعد مدة زمنية قدرت بـ 30 ثانية ظهر الكربون المشع في جزيئات المادة السكرية المتكونة (السكراروز) وبهذا استنتج العالمان أن PGA هو الناتج الوسيط الأساسي في عملية تحويل الـ CO_2 إلى سكر. كما يلاحظ ظهور الإشعاع في مركبات أخرى مثل: السكريات الثلاثية الفوسفاتية TP، وأحماض عضوية مثل المالات والتي يكون مصدرها هو الـ PGA شكل 2 (René Heller et al., 2004).

إن الـ PGA لا يتكون من CO_2 مباشرة بل من اتحاد هذا الأخير مع مركب آخر، حيث كان يعتقد كالفن ومرافقوه أنه مركب ثنائي ذرات الكربون وفي عام 1956 اتضح لهم أنه مركب خماسي ذرات الكربون يسمى ريببولوز ثنائي الفوسفات RUDP ينتج عن هذا الاتحاد مركب سداسي ذرات الكربون ينقسم إلى جزيئين من PGA وفق المعادلة التالية (أحمد محمد مجاهد ومساعدوه، 2004):



الشكل 2: نتائج الفصل الكروماتوغرافي والتصوير الإشعاعي الذاتي لتجربة كالفن وبنسون (René Heller et al., 2004).

ملخص

تهدف هذه الدراسة إلى تقصي الخلية النباتية وتحولاتها الطاقوية في المنطقة السهبية ومحاولة التعمق وتوضيح بعض النقاط المبهمة التي تدور حول هذا الموضوع. تحتاج الخلية النباتية إلى التزود المستمر بالطاقة من أجل القيام بوظائفها الحيوية، والحصول على هذه الطاقة في الخلية النباتية يتم بتحويلها من صورة إلى أخرى عبر سلسلة من التفاعلات التي تحدث على مستوى الصانعات الخضراء، فتُحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية كامنة تتمثل في جزيئات عضوية (الغلوكوز) وفق عملية تعرف بالتركيب الضوئي بإحدى مسالكه، وقد تبين أن المناطق السهبية (سد القصب، دراسة حالة) تحتوي على أنواع نباتية بمسالك C3 مثل *Prunus armeniaca* ، C4 مثل *Zea mays* و CAM مثل *Opuntia ficus indica*. يتم هدم هذه الركيزة العضوية كلياً في وجود O_2 على مستوى الميتوكوندري بعملية التنفس أو جزئياً في غياب O_2 بعملية التخمر إلى نواتج يمكنها أن تساهم مباشرة في توفير الطاقة المتمثلة في جزيئة ATP.

الكلمات المفتاحية: الخلية النباتية، المناطق السهبية، الطاقة (ATP)، التركيب الضوئي، التنفس، التخمر.

Résumé

Cette étude a pour objectif d'étudier la cellule végétale et ses transformations énergétiques dans la région de la steppe et d'essayer d'approfondir et de clarifier certains points ambigus sur ce sujet. La cellule végétale a besoin d'un approvisionnement continu en énergie afin de remplir ses fonctions vitales, et cette énergie obtenue est convertie d'une forme à une autre par une série de réactions qui se produisent au niveau des chloroplastes, de sorte que l'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique latente représentée par des molécules organiques (glucose) selon un processus appelée la photosynthèse par l'une de ses voies, et il a été constaté que les régions de steppe (barrage de ksob, étude de cas) contiennent des espèces végétales à étendues C3 telles que *Prunus armeniaca*, C4 comme *Zea mays* et CAM comme *Opuntia ficus indica*. Cette molécule est dégradée soit complètement en présence d' O_2 au niveau de la mitochondrie par la respiration, ou partiellement en absence de l' O_2 par la fermentation, pour produire des substrats qui peuvent participer directement dans la production d'énergie représentée par l'ATP

Mots clés: cellule végétale, régions steppiques, énergie (ATP), photosynthèse, respiration, fermentation.

Abstract

This study aims to investigate the plant cell and its energetic transformations in the steppe region and try to go deeper and clarify some ambiguous points about this topic. The plant cell needs a continuous supply of energy in order to carry out its vital functions, and this energy is converted from one form to another through a series of reactions that occur at the chloroplasts, so light energy is converted into latent chemical energy represented by organic molecules (glucose) according to a process known as photosynthesis in one of its ways, and it was found that the steppe zones (Ksob dam, case study) contain plant species with C3 tracts such as *Prunus armeniaca*, C4 such as *Zea mays* and CAM such as *Opuntia ficus indica*. This organic substrate is completely destroyed in the presence of O_2 at the mitochondrie level by respiration or partially in the absence of O_2 by the fermentation into products that can contribute directly to the energy provision represented by the ATP molecule.

Key words: plant cell, steppe regions, energy (ATP), photosynthesis, respiration, fermentation.