

## الأيض الميكروبي

### Microbial Metabolism

يُعرف الأيض metabolism بأنه كل العمليات الكيميائية التي تحدث في الخلية أو الكائن. ويتكون الأيض من مجموعتين عامتين من التفاعلات: هما الهدم catabolism والبناء anabolism. أما الهدم catabolism فهو تفتيت degradation أو تكسير breakdown الجزئيات المعقدة إلى جزئيات بسيطة. وبصفة عامة يتحرر من عمليات الهدم طاقة energy، بمعنى منتجة للطاقة exergonic = (energy yielding). حيث تتحرر الطاقة الكيميائية المخزنة في الروابط bonds بين ذرات الجزئيات المعقدة وذلك عندما تنكسر هذه الروابط (أو يعاد تنظيمها إلى حالة منخفضة الطاقة). ويتم إصطياد بعض هذه الطاقة لتستخدمها الخلية: أما الباقي فيفقد على شكل حرارة. كما تستخدم بعض المركبات الكيميائية الأيسر التي تنتج عن الهدم، بواسطة الخلية لتعمل منها مركبات معقدة جديدة، على حين يطرد الباقي إلى خارج الخلية على شكل فضلات. أما البناء anabolism فهو التخليق الحيوي biosynthesis (التمثيل الحيوي) للجزئيات المعقدة من المركبات البسيطة. وقد تكون المركبات البسيطة البادئة في التفاعل البنائي منقولة إلى الخلية أو مكتسبة من خلال عمليات الهدم. ويتطلب بناء الجزئيات المعقدة طاقة، لذا يطلق على تفاعلات البناء أنها مستهلكة للطاقة endergonic (- energy consuming). وتستمد الطاقة اللازمة لهذه التفاعلات بواسطة التفاعلات الهلمية والتي تختص في روابط كيميائية تنشأ أثناء تكوين المركبات المعقدة. وعموماً، فكلما كان المركب أكثر تعقيداً احتوى على طاقة أكثر. وتحتوي المركبات المعقدة على الطاقة التي تستخدم في بنائها الناتجة عن استخدام الذرات والجزئيات الأيسر. ويمكن أن تحرر هذه الطاقة بتكسير المركبات المعقدة إلى مكونات أيسر. ويوضح الجدول رقم (١٣) بعض الصفات العامة لعمليات الهدم والبناء.

الجدول رقم (١٣). مقارنة بين الصفات العامة لعمليات الهدم والبناء.

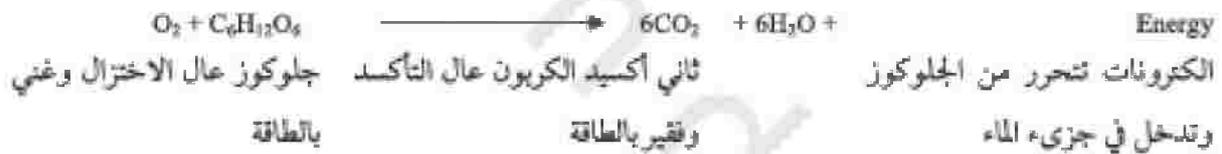
الصفة	الهدم catabolism	البناء anabolism
١- تبادل الطاقة	منتجة للطاقة	مستهلكة للطاقة
٢- نوع التفاعل	تأكسدي oxidative	اختزالي reductive
٣- طبيعة التحويل	معقد ← بسيط (تكسيري)	بسيط ← معقد (بنائي)
٤- توجد أغلب الطاقة على شكل	مواد وسط substrates	منتجات products

## الأكسدة والاختزال

## Oxidation and Reduction

لا يمكن أن تفهم عمليات الهدم catabolism أو عمليات البناء anabolism في إطار التغيرات التي تحدث في تعقيدها الجزيئية (في التخليق في مقابل التكسير) ولا حتى في إطار نقل الطاقة (المنتجة للطاقة في مقابل المستهلكة لها). ففي كل التفاعلات الأيضية metabolic reactions تنتقل أيضاً الإلكترونات electrons. ويحدد نقل الإلكترونات ما إذا كان هذا التفاعل مؤكسداً oxidative أو اختزالياً reductive. وبمجرد أن يتأكسد أي جزيء، فإنه يتم اصطياح إلكتروناته المفقودة بواسطة جزيء آخر الذي يختزل في هذه العملية. وعلى هذا، فإن كل تفاعل تأكسدي يكون مترافقاً تزامنياً بتفاعل اختزالي.

ويتحرر عن هدم الجزيئات المعقدة كل من الطاقة والإلكترونات. أما من ناحية أخرى، فإن عمليات التخليق (التمثيل الحيوي) لا تستهلك فقط الطاقة ولكنها تحتاج أيضاً إلى مصدر من الإلكترونات. ولذلك فإنه يمكن القول كقاعدة عامة أن المركبات المختزلة بشدة تكون أكثر غنى في الطاقة عن المركبات المؤكسدة بشدة. فمثلاً جزيء الجلوكوز المحتوي على ٦ ذرات من الكربون يكون في حالة اختزال عالية وأنه يخزن في هذا الجزيء طاقة عالية عندما يحول الكربون إلى صورة أكثر تأكسداً. ويلخص هذا التفاعل في المعادلة التالية:

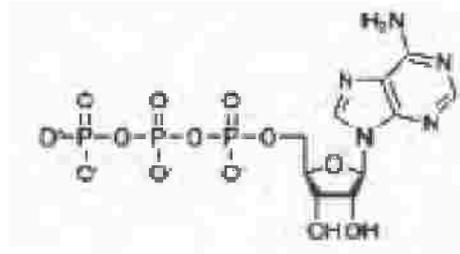


وفي هذا التفاعل ينقل ١٢ إلكترونات (محولين بواسطة ١٢ ذرة هيدروجين) من الجلوكوز إلى الأوكسجين لتكون ٦ جزيئات من الماء. ومقارنة بالجلوكوز، فإن ثاني أكسيد الكربون يحتوي على قدر قليل متاح من الطاقة؛ لأن أغلب طاقة الجلوكوز تحررت أثناء الأكسدة.

## أدينوسين ثلاثي الفوسفات: عملة الطاقة Adenosine Triphosphate (ATP): The Energy Currency

يعد أدينوسين ثلاثي الفوسفات (أ.ث.فو ATP) عملة الطاقة في جميع الكائنات بما فيها الأحياء الدقيقة. وتحصل الخلايا على الطاقة اللازمة لعملياتها الحيوية من الجزيئات المعقدة كالنشاء starch والجليكوجين (نشاء حيواني) ومن الدهون lipids. حيث تقوم أولاً بتحويل أو تكسير المركبات المعقدة الكبيرة إلى تحت وحدات أو مركبات أبسط، التي يتم بعدئذ أكسدتها عن طريق سلاسل من التفاعلات، ومن ثم فإنها تحرر كميات صغيرة من الطاقة التي يمكن أن تستغلها الخلية. وتفقد هذه الطاقة ما لم تحولها الخلية إلى شكل يمكن استخدامه ويكون متاحاً لها عند احتياجها للعمليات الحيوية. وينقل قدر كبير من الطاقة الناتجة عن التفاعلات التأكسدية إلى روابط كيميائية

chemical bonds في مركبات عالية الطاقة أكثرها شيوعاً هو أدينوسين ثلاثي الفوسفات (أ.ث.فو) adenosine triphosphate (ATP) والذي يتكون من أدينين مرتبط بسكر ريبوز ويتصل بالأخير ثلاث مجموعات من الفوسفات (الشكل رقم ٨٢).



الشكل رقم (٨٢). تمثيل هيكلى لجزء أدينوسين ثلاثي الفوسفات.

ويحتوي جزء أدينوسين ثلاثي الفوسفات على ثلاث مجموعات فوسفات متصلة بعضها مع بعض. ويلزم لتكوين هذا الجزيء طاقة عظيمة ليحدث ارتباط لأدينوسين ثنائي الفوسفات (ADP) adenosine diphosphate مع فوسفات غير عضوية (pi)، وتخزن هذه الطاقة في مجموعة الفوسفات الثالثة المتكونة حديثاً. ويطلق على تكوين روابط الفوسفات الغنية بالطاقة هذه الفسفرة phosphorylation. أما في التفاعل العكسي (أي  $ATP \leftarrow ADP + pi$  طاقة) فإن رابطة الفوسفات تنكسر (بعملية تسمى التحلل المائي hydrolysis) محررة بذلك الطاقة المخزنة. ويقدر ثراء أي كائن بما يمتلكه من جزيئات أ.ث.فو (ATP) الناتجة عن أيضه النهائي. وعند الحاجة تستخدم الخلايا هذه الطاقة (أي تصرفها) في العمليات البنائية التي يلزم لها طاقة endergonic.

لقد تم تقدير الطاقة اللازمة لبكتيريا إيشيريشيا كولاي لتصنيع البروتينات والمركبات التركيبية الأخرى بمبلغ ٢ مليون جزء أ.ث.فو (ATP) لكل ثانية. وعلى هذا الأساس فإن ATP (أ.ث.فو) هو الحامل الابتدائي للطاقة أما أدينوسين ثنائي الفوسفات (ADP) فهو مستقبل acceptor للطاقة.

#### حاملات الإلكترون Electron Carriers

تعد عمليات نقل الطاقة energy transfer تفاعلات أكسدة واختزال وتتطلب: تبادل الطاقة energy exchange. ويحدث غالباً نقل مؤقتاً للإلكترونات إلى واحد من ثلاثة جزيئات حاملات للإلكترون الذي ينقل الإلكترون إلى جزيء آخر. وهذه المركبات الثلاث الحاملة للإلكترون هي:

١- نيكوتين أميدأدينين ثنائي النيوكليوتيد (ناد NAD) nicotinamide adenine dinucleotide.

٢- فوسفات نيكوتين أميدأدينين ثنائي النيوكليوتيد (نادب NADP) nicotinamide adenine dinucleotide phosphate.

٣- فلافين أدينين ثنائي النيوكليوتيد (فاد FAD) Flavine adenine dinucleotide.

ويمكن لكل واحد من هذه المركبات أن يحتزل بواسطة قبوله لزوج من الإلكترونات. وعادة تتحرر هذه الإلكترونات من مانح للإلكترون electron donor على شكل ذرتي هيدروجين (تحتوي ذرة الهيدروجين على إلكترون وبروتون). ويكون جزيء ناد NAD ونادب NADP موجبي الشحنة أي  $NAD^+$ ,  $NADP^+$ . ويحتزل كل جزيء يقبوله زوجاً واحداً من الإلكترونات من ذرتي هيدروجين. ويتم استقبال بروتون واحد فقط من الهيدروجين، ومع هذا فإنه يعطي مركباً متعادلاً محتوياً على ذرة هيدروجين واحدة. أما البروتون الثاني لذرتي الهيدروجين فإنه يتحرر في المحلول كأيون هيدروجين ( $H^+$  hydrogen ion). وتمثل هذه الصورة المختزلة للمركبين الحاملين للإلكترون به  $NADH$  و  $NADPH$ . ويحدث أثناء العملية العكسية أن يتحرر من المركب الحامل إلكترونان وبروتون. ويعاد اتحاد الإلكترونان غير المزدوجين unpaired بأيون هيدروجين من المحلول. وتمثل هذه التفاعلات كما يلي:



ومن ناحية أخرى فإن الشكل المختزل من فاد FAD يحتوي كلاً من البروتونين وكلاً من الإلكترونين ويمثل به  $FADH_2$ . وبذا فإن هذه المركبات الثلاث الحاملة للإلكترون تكون في صورتها المختزلة مصدراً للإلكترونات (وللهيدروجين).

وتقوم حاملات الإلكترون بوظيفتين:

١- يقوم مركبي ناد NAD وفاد FAD بحمل الإلكترونات المحررة من المركبات العضوية إلى مواقع نوعية حيث يمكن عندها إطلاق الطاقة التي تستخدم في عمل أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP (وهي آلية تسمى التنفس الخلوي).

٢- تنقل الإلكترونات المحررة بواسطة أكسدة المواد العضوية من  $NADH$  إلى  $NADP^+$ . ويمكن لـ  $NADP^+$  المختزل ( $NADPH$ ) أن ينقل هذه الإلكترونات إلى مركبات يتم تخليقها.

وبناءً عليه، فإن عمليات الأكسدة في الأيض الهديمي ليست فقط مصدراً للطاقة على هيئة ATP تستخدمها الخلية، ولكنها أيضاً تولد للخلية قدرتها الاختزالية reducing power المتمثلة في مصدر الإلكترونات المتاحة لعمليات التمثيل الحيوي والعمليات الاختزالية الأخرى. وبذلك فإن مورد  $NADH$  و  $NADPH$  في الخلية يمثل القوة الاختزالية.

## المسارات الأيضية: تحويل جزيء خطوة خطوة

## Metabolic Pathways: Molecular Modification Step by Step

تحدث عادة العمليات الكيميائية للأيض في سلاسل series خطوة خطوة بدلاً من تفاعل الخطوة الواحدة، ويقوم كل تفاعل بعمل تحويل طفيف في الجزيء السابق حتى ينتهي كامل تتابع هذه الخطوات إلى التفاعل النهائي المستهدف. ويطلق على كل مجموعة أو سلسلة من التغيرات الكيميائية: المسار الأيضي metabolic pathway فمثلاً، تقوم الخلايا بتكسير الجلوكوز إلى ثاني أكسيد كربون وماء في ١٩ تفاعلاً. ويمكنها أن تحقق نفس العملية في تفاعل واحد ببساطة عن طريق حرق الجلوكوز في وجود الأوكسيجين. لكن للتفاعل المتسلسل (المسار) للتكسير التدريجي للجلوكوز ميزة أولى هي أن الطاقة المحررة تكون بكميات يسهل الاستفادة منها بدلاً من أن تكون في تفاعل مفرد متفجر. وبهذه الطريقة، يمكن الحفاظ على الطاقة لتستخدمها الخلية. والميزة الثانية، أن المسارات الأيضية تولد مركبات وسطية intermediate compounds خلال العملية التي تعطي فيها المركبات النهائية ويكون لها نفع في الأيض والتمثيل الغذائي.

## الإنزيمات — موجهات للأيض Enzymes-Directors of Metabolism

لا يحدث الأيض بطريقة عشوائية. ولكن يكون كل تفاعل فيه محكوماً بدقة بواسطة الإنزيمات.

الإنزيم Enzyme: عبارة عن عامل مساعد حيوي biological catalyst، أي أنه مادة تزيد من معدل تفاعل كيميائي نوعي من دون أن تستهلك في التفاعل. ويقلل وجود الإنزيم طاقة التنشيط اللازمة لبدء أي تفاعل كيميائي نوعي. وفي الخلية فإن التفاعلات التي تحدث بمعدلات بطيئة تلقائياً يقوم الإنزيم بالإسراع من معدلاتها. فإن أي كائن يمكن أن يهضم بكفاءة سكر الجلوكوز، مثلاً إذا كان لديه الإنزيمات التي تقوم بعملية الهضم هذه. وتحدد التفاعلات التي تقوم بها أية خلية بما تحتويه من إنزيمات لهذه التفاعلات، ففي بكتيريا إيشيريشيا كولاي يوجد ما يزيد عن ١٠٠٠ نوع من الإنزيمات المختلفة التي تحدد كل الخواص الفيزيائية والتي توجه النشاط الأيضي.

كما تساهم بعض الإنزيمات، وخاصة في الكائنات المسية للأمراض، في مقدرة الكائن على إحداث المرض. على هذا الأساس فإن العطب الذي يحدث في الإنسان أو الحيوان أو النبات المصاب بكائنات ممرضة، يكون سببه الرئيس وجود إنزيمات تحلل أنسجة العائل وتدمرها.

## ما هي الخواص العامة للإنزيمات What are the general properties of enzymes

تتلخص الخواص العامة للإنزيمات فيما يلي:

- ١- تتكون الإنزيمات البسيطة كلية من البروتين. أما الإنزيمات المعقدة فتحتوي على مكون آخر غير بروتيني على ارتباط وثيق بجزيء الإنزيم البروتيني والتي يطلق عليها مصطلح المجموعات المرتبطة prosthetic groups.
- ٢- عالية التخصصية highly specific، فكل إنزيم يتعرف فقط على مجموعة واحدة من مادة الوسط substrate (أي المادة التي سيعمل عليها) ويحولها إلى منتج أو نواتج معينة. ويوجد بكل إنزيم موضع نشط active site

يعتبر به نوعاً على مادة الوسط التي يعمل عليها دون سواها التي يجب أن تتطابق فيزيائياً وكيميائياً مع الموقع النشط تماماً مثلما يتوافق القفل والمفتاح.

٣- الإنزيمات ذات كفاءة عالية في التفاعلات التي تساعد على حدوثها. إذ أن أقل تركيز من الإنزيم يُسرّع بالتفاعل الكيمائي للتقدم بمعدلات سريعة جداً.

٤- لا تُستهلك الإنزيمات في التفاعلات الوسيطة فيها. فهي تظهر دائماً سليمة بعد تحول مادة الوسط إلى منتجات وبعاد استخدامها من جديد مرات ومرات. ويساهم إعادة تدوير هذه الإنزيمات في كفاءتها.

٥- تحتاج بعض الإنزيمات إلى جزيئات صغيرة للمساعدة في عملها. ومن دون هذه الجزيئات المساعدة لا تستطيع مثل هذه الإنزيمات أداء عملها. فبالإضافة إلى بعض المجموعات المرتبطة دائماً بالإنزيم، فإن إنزيمات أخرى ترتبط بها جزيئات مساعدة إضافية فقط أثناء عملها ويطلق على هذه المواد المساعدة مصطلح العوامل المرافقة *co-factors* والتي قد تكون مركبات عضوية أو معادن. ومن أمثلة ذلك، حاملات الإلكترون الثلاث: *FAD, NADP, NAD* وكذلك بعض الفيتامينات.

٦- حساسة للحرارة. ولكل منها مدى حراري توجد به درجة مثلى وأسفلها درجة دنيا وأعلىها درجة قصوى. وعند تسمية أغلب الإنزيمات يضاف المقطع "يز" *ase* ليعني إنزيم، أما المقطع السابق فيكون جزءاً من المادة التي يعمل عليها الإنزيم مثال ذلك إنزيمات محللة الدهون *lipases* ومحللة البروتين *proteases* ومحللة الأحماض النووية *nucleases*. كما أن بعض الإنزيمات تساهم في تفاعلات ليست تحليلية *lytic* كالسابقة ولكنها من تفاعلات أخرى مثل الأكسدة *oxidases* أو إزالة الهيدروجين *dehydrogenases* أو نقل مجموعة الأمين *deaminases* أو مُخلِّقة *synthetases*.

### الأحياء الدقيقة واكتساب الطاقة

#### Microorganisms and Acquiring Energy

تعتمد جميع العمليات الأحيائية لكل الكائنات، بما فيها الأحياء الدقيقة، على الطاقة التي تخزن في جزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات *ATP*. وتكتسب هذه الطاقة إما من ضوء الشمس بواسطة عملية التمثيل الضوئي *photosynthesis* وإما من الأكسدة الأيضية *metabolic oxidation* للمركبات المختزلة بدرجة عالية. وتوجد من البكتيريا العديد من ذاتية التغذية الكيميائية (*chemoautotrophs = chemotrophic autotrophs*)، وهي الكائنات التي تحصل على طاقتها عن طريق أكسدة المواد الكيميائية غير العضوية، وتضمن كل الكربون اللازم لها عن طريق تثبيت الكربون غير العضوي أي  $CO_2$ .

أما الأحياء الدقيقة غير المثلة للضوء *nonphotosynthetic*، فهي كائنات كيميائية التغذية *chemotrophs*، بمعنى أنها تحصل على طاقتها بأكسدة المواد الكيميائية وليس من ضوء الشمس وقليل من هذه تكون ذاتية التغذية الكيميائية *chemoautotrophic*، ومثل هذه البكتيريا تحصل على طاقتها بأكسدة المواد غير العضوية وتحصل على الكربون اللازم

لها، مثل النباتات وغيرها، من الكائنات ذاتية التغذية الضوئية photoautotrophic عن طريق اختزال  $CO_2$  إلى مركبات عضوية. وبسبب أن هذه الكائنات لا تستخدم كيمائيات عضوية ولذلك تسمى أيضاً مغذيات غير عضوية lithotrophs، ومع هذا فإن أغلب الكائنات غير الممثلة للضوء تسمى متباينة التغذية الكيميائية chemoheterotrophs والتي تحصل على كلي من الطاقة وثاني أكسيد الكربون بأكسدة المواد الغذائية العضوية المختزلة بشدة.

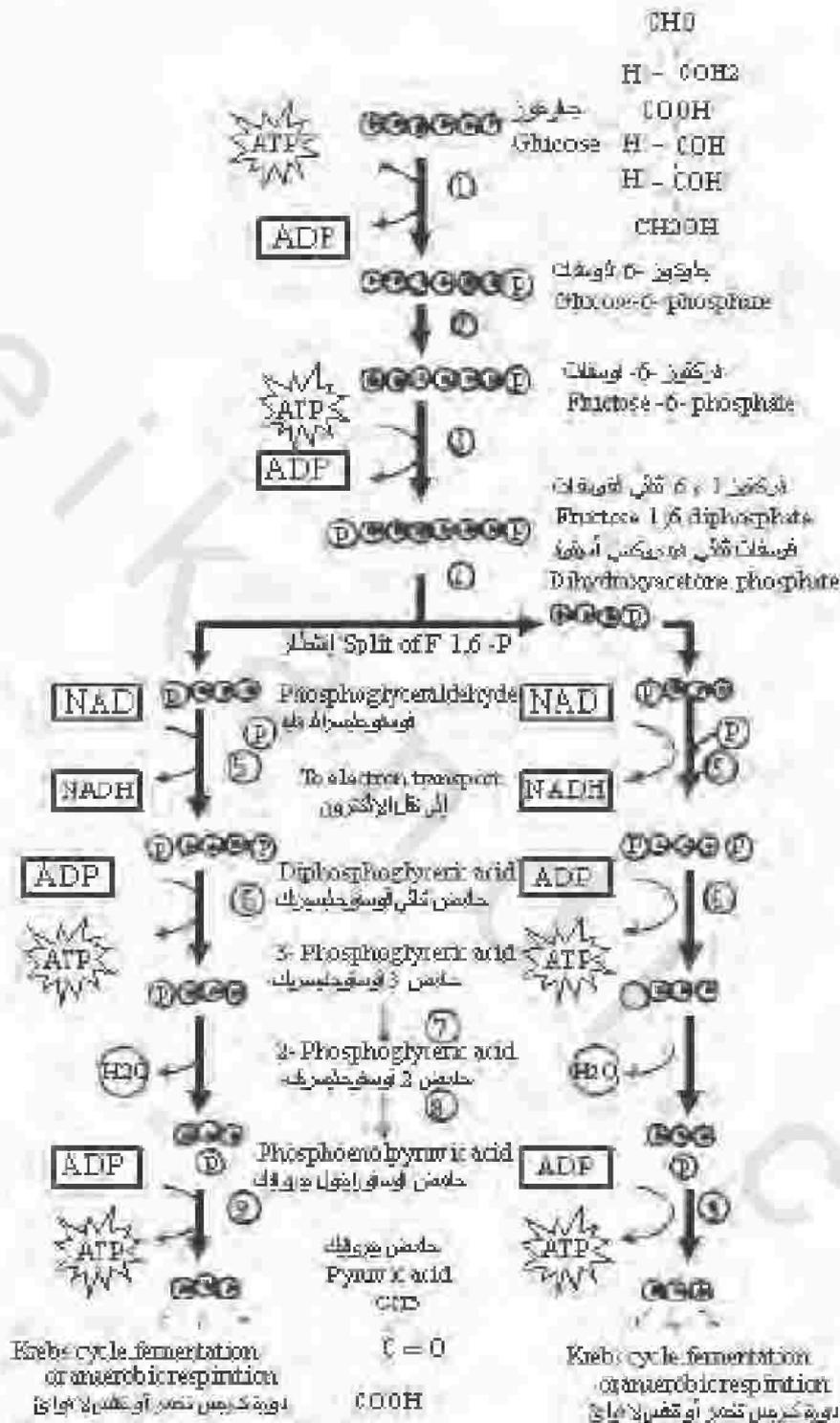
### التنفس Respiration

حصول الكائنات كيميائية التغذية على الطاقة Acquisition of energy by chemotrophs

تعتمد هذه الكائنات كيميائية التغذية المتباينة على تجميع الطاقة عن طريق تحويل المواد الغذائية إلى جلوكوز أو كنتاج ثانوي من أيض الجلوكوز. وبذا يتم تحرير الطاقة الكيميائية للجلوكوز عن طريق أكسدته ووضعها في جزيئات تخنوي على طاقة أقل. ويتم استخدام بعض هذه الطاقة لتسيير العمليات الحيوية بالخلية. ويعتمد المصير الأيضي للجلوكوز على الدرجة التي يتم بها تفكيك disassembled هذا الجزيء، وينتج عن الأكسدة الكاملة للجلوكوز ثاني أكسيد كربون  $CO_2$  وماء  $H_2O$  في عملية تسمى التنفس respiration. وتحت ظروف معينة، مع هذا، فإن بعض الكائنات لا تستطيع أن تستخدم مساراتها التنفسية، والبعض الآخر يفتقر إليها كلية، ومثل هذه الخلايا تقوم بتفكيك الجلوكوز جزئياً بواسطة عملية تسمى التخمر fermentation، مما ينتج عنها بعض ATP (الطاقة) وتحويل باقي قطع الجلوكوز إلى منتجات التخمر الثانوية fermentation by-products. والتنفس والتخمر يبدآن بعملية واحدة هي تحلل الجلوكوز glycolysis (جليكوليسيز) وهو المسار الأكثر شيوعاً في بدء هدم الجلوكوز glucose catabolism.

### تحلل الجلوكوز (جليكوليسيز Glycolysis)

يعد الجلوكوز هو المادة الأكثر شيوعاً كمادة هدم بواسطة الأحياء الدقيقة كيميائية التغذية المتباينة. ويتم بواسطة عملية تحليل الجلوكوز (جليكوليسيز) تحرير بعض الطاقة الكيميائية للجلوكوز في تفاعلات متتابعة يتم فيها شطر السكر سداسي ذرات الكربون إلى جزيئين من حمض بيروفيك pyruvic acid يحتوي كلاهما على ثلاث ذرات كربون. ويصاحب تحلل الجلوكوز (جليكوليسيز) إنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) ونيكوتين أميدأدينين المختزل (NADH). ويتكون مسار الأيض الهدمي لجزء الجلوكوز من ١٠ خطوات (أي ١٠ تفاعلات أيبضية متسلسلة) كل منها يساعد فيه catalyzed بواسطة إنزيم نوعي. وتقوم كل خطوة من المسار بإعادة توزيع الطاقة التي يحتوي عليها جزء الجلوكوز الأصلي إلى أن تتركز في أربعة روابط فوسفات غنية بالطاقة. عندئذ يمكن الاستفادة من هذه الطاقة في تكوين ٤ جزيئات ATP. وبسبب أن الفوسفات تنقل transferred مباشرة من مادة وسط عضوية إلى جزء أدينوسين ثنائي الفوسفات ADP، فإنه يطلق على هذا النوع من تكوين ATP مستوى فسفرة مادة الوسط substrate level phosphorylation. كما هو موضح في الشكل رقم (٨٣). كما يطلق أيضاً على عملية تحليل الجلوكوز مسار إمبدين - مايرهوف Embden Meyerhof.



الشكل رقم (٨٣). تحليل الجلوكوز (جلايكوليسيس) مسار أميدن - ماير هوف.

وتتلخص تفاعلات تحليل الجلوكوز في الخطوات التالية:

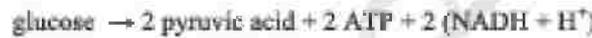
١- تبدأ العملية بأكسدة oxidation جزئية الجلوكوز (سداسي ذرات الكربون) عن طريق تنشيط السكر بطاقة مكافئة لجزيئين (ATP). ومن ثم يتم عملية فسفرة لجزئية الجلوكوز ليتحول إلى فركتوز ١،٦ ثنائي الفوسفات (سداسي ذرات الكربون) مع إطلاق جزيئين من أدينوسين ثنائي الفوسفات نتيجة لتزع الفوسفات من ATP.

٢- في الخطوة الثانية ينشطر جزئية فركتوز ١،٦ ثنائي الفوسفات إلى جزيئين من جليسرالدهيد ٣- فوسفات glyceraldehyde 3-phosphate (ثلاثي ذرات الكربون).

٣- في الخطوة الثالثة يتصفر جليسرالدهيد ٣- فوسفات إلى ٣،١ ثنائي حامض فوسفوجلسيريك 1,3-diphosphoglyceric acid في وجود نيكوتين أميد ثنائي النيوكليوتيد (NAD<sup>+</sup>) والفوسفات غير العضوية (Pi) ليعطي جزيئين من نيكوتين أميد ثنائي النيوكليوتيد المختزل 2 NADH + 2 بروتونين 2H<sup>+</sup>.

٤- في الخطوة الرابعة يتحول جزئية ٣،١ ثنائي حامض فوسفوجلسيريك إلى جزيئين من فسفوإينول بيروفات phosphoenol pyruvate في وجود جزيئين من ADP وجزيئين من الفوسفات غير العضوية (Pi) ليتكون أول جزيئين من ATP.

٥- وفي الخطوة الخامسة يتحول جزئية فسفوإينول بيروفات إلى جزيئين من حامض بيروفيك pyruvic acid في وجود جزيئين من ADP وجزيئين من Pi ليتج جزيئين من ATP. وهذان هما ثاني جزيئين من ATP يتطلقان من تحليل الجلوكوز. علماً بأنه قد تم في الخطوة الأولى استهلاك جزيئين من ATP. وبذا يكون الناتج النهائي هو:



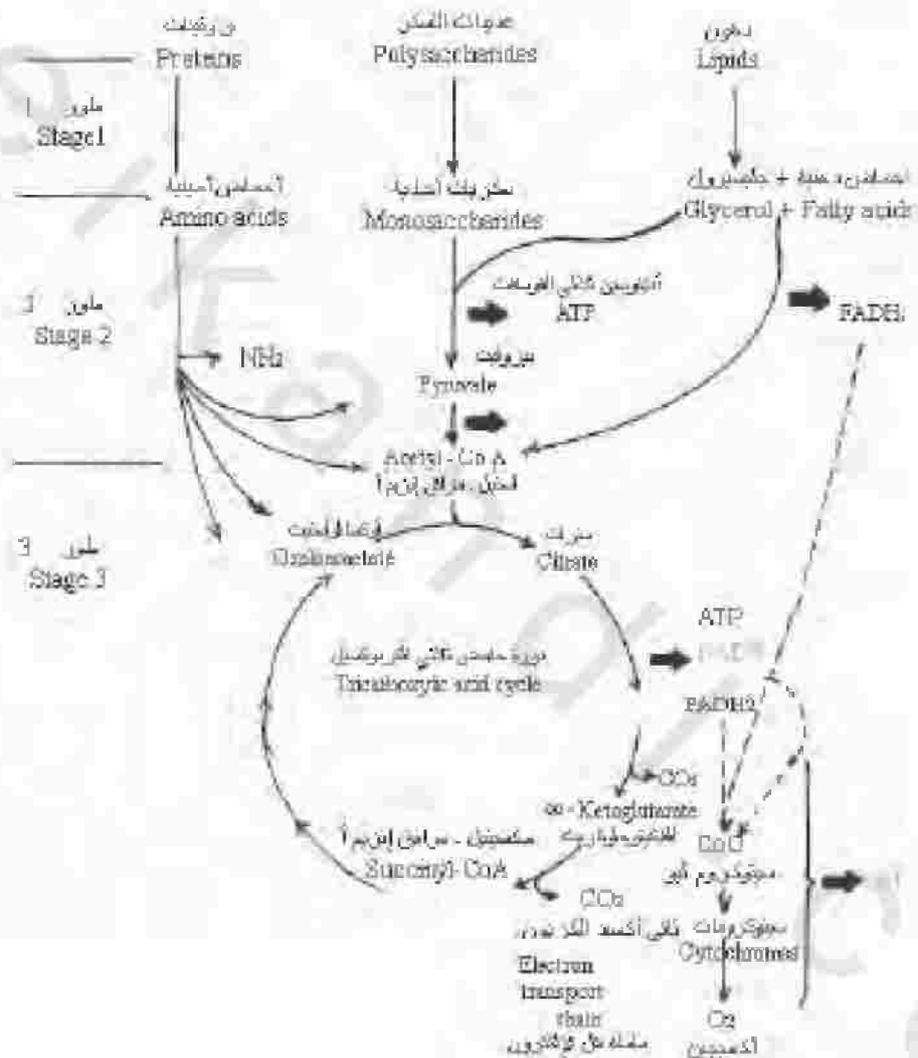
ويؤدي إنتاج المرافق الإنزيمي المختزل NADH أثناء تحليل الجلوكوز إلى استنزاف مورد مستقبل الإلكترونات NAD<sup>+</sup>، وبسبب أن NAD<sup>+</sup> أساسي لأكسدة النواتج الوسيطة لتحليل الجلوكوز، فإن غيابه يوقف تقدم مسار هذه العملية. ويتجدد مصدر NAD<sup>+</sup> عن طريق نقل الإلكترونات من NADH إلى جزئية أخرى. ويحدد المركب الذي يكتسب في النهاية الإلكترونات من NADH ما يلي: ١- نوع الناتج النهائي لتحليل الجلوكوز، ٢- إذا ما كان هذا الكائن تنفسياً respiratory أم مخمراً fermentative، فإذا كان مستقبل الإلكترون عبارة عن الأوكسجين الجزئي molecular oxygen، فإنه يطلق على هذه العملية التنفس respiration. أما إذا كان المركب العضوي هو المانح للإلكترون وهو أيضاً المستقبل النهائي للإلكترون فإنه يطلق على هذه العملية التخمر fermentation.

#### مراحل التنفس

التنفس عبارة عن عملية أكسدة oxidation، تنقل بكفاءة مزيداً من الطاقة المتبقية في حمض بيروفيك على شكل نيكوتين أميدأدينين ثنائي النيوكليوتيد المختزل NADH وفلايين أدينين ثنائي النيوكليوتيد المختزل FADH<sub>2</sub>. بعدئذ تنقل الطاقة من هذين الحاملين للإلكترون لصنع أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP.

## دورة الحمض ثلاثي الكربوكسيل (دورة كريس) Tricarboxylic acid cycle (Krebs cycle)

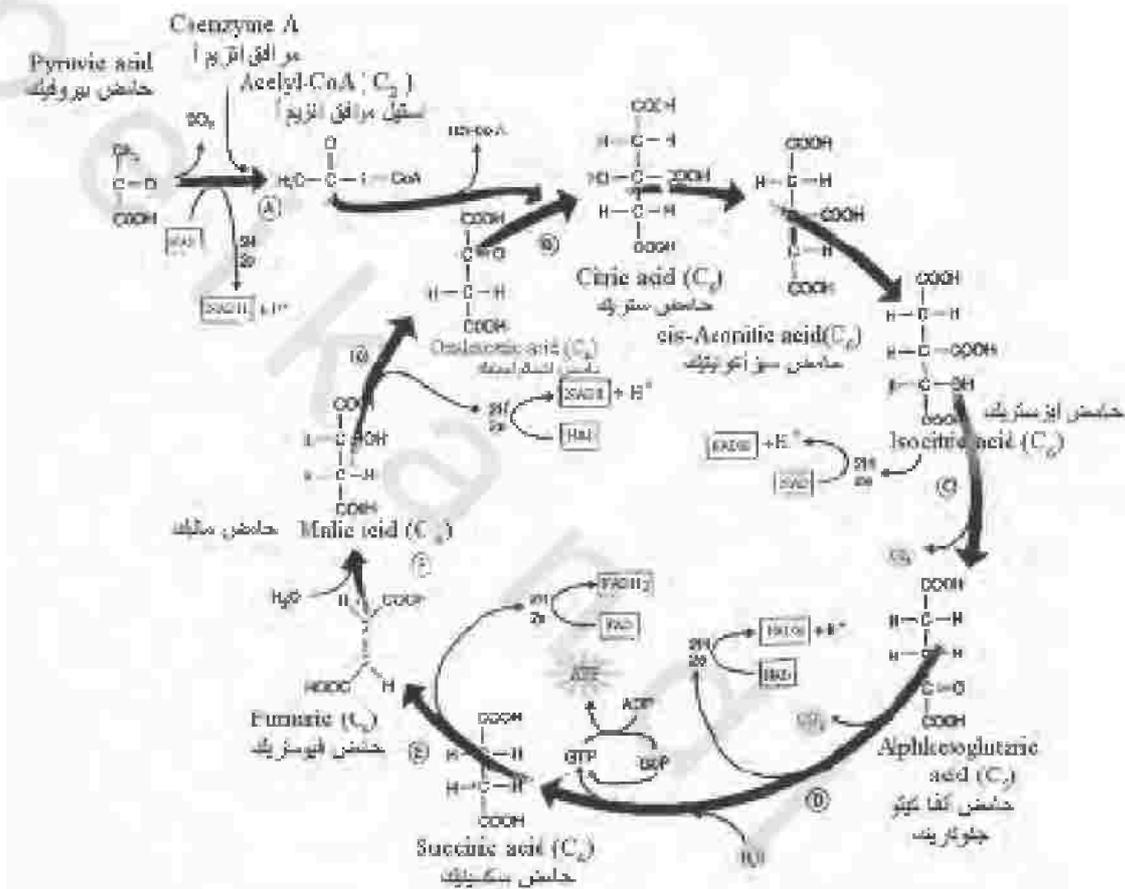
على الرغم من أنه يمكن الحصول على بعض الطاقة بعملية تحليل الجلوكوز (جليكوليسيز) إلى بيروفات إلا أنه يمكن تحرير طاقة أكثر عند تكسير البيروفات هوائياً إلى ثاني أكسيد الكربون  $CO_2$  في الطور الثالث من الأيض الهديمي catabolism. ويتم ذلك على مراحل (الشكل رقم ٨٤) كما يلي :



الشكل رقم (٨٤). الأطوار الثلاثة للأيض الهديمي catabolism تكون فيها دورة أولى حمض ثلاثي الكربوكسيل في موضع مركز وتبين الخطوط الشقطة مسارات الإلكترونات المحمولة بواسطة NADH و FADH<sub>2</sub>، إلى سلسلة نقل الإلكترون (عن: Prescott, et al., 1999).

١- في وجود نظام إنزيمي متعدد يقوم إنزيم بيروفيت ديهيدروجيناز pyruvate dehydrogenase بأكسدة بيروفيت إلى ثاني أكسيد الكربون وأستيل مرافق إنزيمي أ (acetyl coenzyme A (acetyl-cooA)، وهو جزيء غني

بالطاقة يتكون من مرافق إنزيمي أ وحمض خليك acetic acid يرتبطان معاً بواسطة رابطة ثيول إستر thiol ester عالية الطاقة. ويتكون أسيتيل مرافق إنزيمي أ من الأيض الهديمي للعديد من الكربوهيدرات والدهون والأحماض الأمينية (الشكل رقم ٨٥) ويمكن أن يحدث مزيد لتكسير أسيتيل مرافق إنزيمي أ في دورة الحمض ثلاثي الكربوكسيل.



الشكل رقم (٨٥). دورة الحمض ثلاثي الكربوكسيل (كريس = حمض ستريك) (عن: Alcamo, 2001).

٢- تبدأ دورة الحمض ثلاثي الكربوكسيل TCA (وتسمى أيضاً دورة كريس Krebs، أو دورة حمض ستريك citric acid) انظر الشكل رقم ٨٥.

(أ) في التفاعل الأول يتم تكثيف أسيتيل مرافق إنزيمي - أ مع مركب رباعي ذرات الكربون هو أكسالوأسيتات oxaloacetate ليكون سترات citrate ويبدأ الطور سداسي ذرات الكربون.

(ب) يحدث إعادة تنظيم للسترات (كحول رباعي) ليعطي أيزوسترات isocitrate وهو كحول ثانوي أكثر قابلية للتأكسد.

ج) يعقب ذلك أكسدة أيزوسترات وينزع منه الكربوكسيل decarboxylated مرتين ليعطي الفاكتوجلوتاريت  $\alpha$ -Ketoglutarate ثم سكسينيل مرافق إنزيمي - أ. وعند هذه الخطوة يتكون جزئان من NADH ويفقد ذرتان من الكربون في الدورة على شكل ثاني أكسيد الكربون. ولأنه كان قد أضيف ذرتي كربون على شكل أسيتيل مرافق إنزيمي - أ في البداية، فإنه يتم الحفاظ على التوازن ويصبح صافي الكربون بدون فاقد.

د) بعد ذلك تدخل الدورة بالطور رباعي الكربون فتتحول سكسينات مرافق إنزيمي - أ إلى سكسينات succinate ثم إلى فيوماريت fumarate ثم ماليت malate وأخيراً إلى أوكسالوأسيتات لتبدأ الدورة من جديد مع جزيء جديد من أسيتل مرافق إنزيمي - أ. وأثناء هذا تحدث خطوتان تأكسديتان ينتج عنهما جزيء  $FADH_2$  وجزيء NADH. إضافة إلى ذلك، فإن جزئاً من جوانيديين ثلاثي الفوسفات GTP وهو مركب عال الطاقة مكافئ لـ ATP يتكون من سكسينيل مرافق إنزيمي أ عن طريق القسفرة. وبهذا فإنه ينتج عن دورة TCA توليد جزئان من  $CO_2$  وثلاث من NADH وواحد من  $FADH_2$  وواحد من GTP لكل جزيء أسيتل مرافق إنزيمي - أ يتم أكسدته.

وتنتشر إنزيمات دورة الحامض ثلاثي الكربوكسيل TCA في الأحياء الدقيقة. وتعمل الدورة كاملة في العديد من البكتيريا الهوائية والأوليات حرة المعيشة ومعظم الطحالب والفطريات، ومع هذا فإن الكائنات اختيارية مثل إيشيريشيا كولاي لا تستخدم هذه الدورة بكاملها تحت الظروف اللاهوائية.

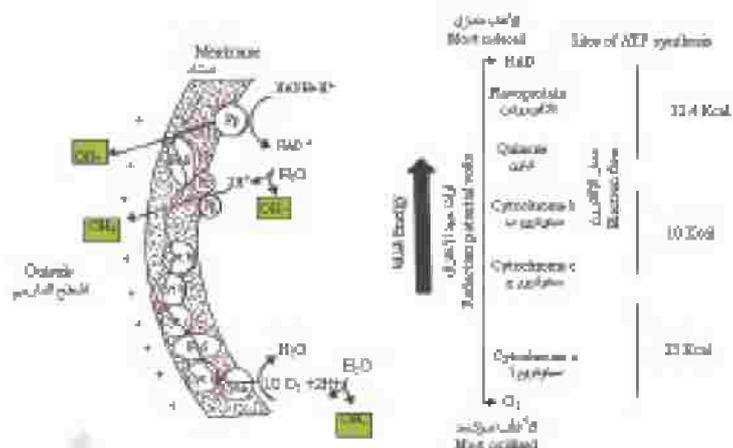
#### نقل الإلكترون والقسفرة التأكسدية Electron Transport And Oxidative Phosphorylation

إلى حيث نهاية دورة كريس (دورة الحمض ثلاثي الكربوكسيل = دورة حمض سيتريك) فإنه لا يتم تخليق الكثير من جزيئات الطاقة ATP. ولكن يتم فقط تخليق ٤ جزيئات من ATP عندما يتأكسد جزيء واحد من الجلوكوز إلى ٦ جزيئات ثاني أكسيد كربون عن طريق تحليل الجلوكوز ودورة الحمض ثلاثي الكربوكسيل. ويأتي أغلب ATP المتولد من أكسدة NADH و  $FADH_2$  في سلسلة نقل الإلكترون electron transport chain.

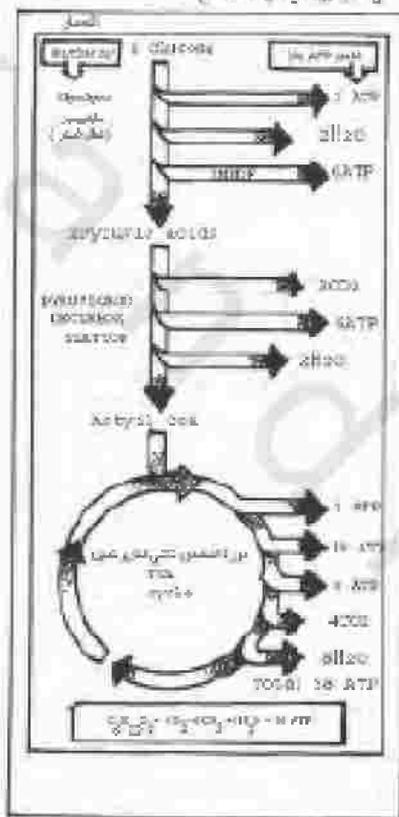
#### سلسلة نقل الإلكترون The electron transport chain

وهي ما يطلق عليها أيضاً سلسلة نقل الإلكترون الميتوكوندرية mitochondrial لأنها تحدث في الميتوكوندريا أو ما يراها من أغشية (انظر الشكل رقم ٨٦) ويحتوي زوج الإلكترونات المحمولين بواسطة NADH على طاقة كبيرة، وفي الكائنات التنفسية يمكن صرف هذه الطاقة في صنع ATP عن طريق عودة الإلكترونات إلى حالتها منخفضة الطاقة والاستفادة من الطاقة المحررة بهذه العملية. ويمكن تشبيه ذلك بجهد طاقة الماء عند قمة المسقط المائي، ومثلما يتساقط الماء على هيئة شلالات على الصخور ليصل إلى مستوى طاقة منخفضة، فإنه يحرر هذه الطاقة إلى أن يصل إلى قاع الشلالات. ويمكن الاستفادة من طاقة تساقط المياه في عمل مفيد كدوران العجلات لتوليد الطاقة الكهربائية مثلاً، وبالمثل فإن الخلايا القادرة على التنفس تمتلك الآلة التي تحصد طاقة الإلكترونات الساقطة من حالاتها عالية الطاقة.





شكل ٨٧: سلسلة نقل الإلكترونات في الميتوكوندريا.



٨٧

الشكل رقم (٨٧). سلسلة نقل الإلكترونات وتكوين جزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP من NADH أو  $FADH_2$  وبداً نقل الإلكترون عادة باختزال فلافورين بواسطة ذرني هيدروجين (a) نقل الإلكترونات من المادة المختزلة ( $NADH + H^+$ ) والتي تتضمن: فلافورينات (Fp) وكينونات (CO Q) quinines، وكبريت الحديد (FeS) وسيتوكرومات cytochromes. (b) كلما كان المركب أكثر اختزالاً كلما إمتلك طاقة أكبر، وتحرر الطاقة كإلكترونات تنساب من المركبات الأكثر اختزالاً للمركبات الأكثر أكسدة (من: Ketchum, 1985). (c) تكوين ATP في التنفس الهوائي لأكسدة الجلوكوز (من: McKean & Kandel, 1996).

ويتكون زوج الهيدروجين الممنوح من إلكترون وبروتون من NADH إضافة إلى  $H^+$  (بروتون) من المحلول بعدئذ ينقل فلافوروتين المختزل إلكترونين إلى الحامل التالي من سلسلة نقل الإلكترون ويحرر البروتونات في المحلول، وتتحرك الإلكترونات خلال نظام نقل الإلكترون حتى تصل إلى المركب الأخير في السلسلة ولا يوجد لهذا السيتوكروم الأخير (سيتوكروم  $b_5$ ) في مركب يليه مستقبل الإلكترونات. ولكن له القدرة على تحويرها لمستقبلها الأوكسيجين الجزئي  $O_2$   $\frac{1}{2}$  ليتكون ماء  $H_2O$  باتحاده مع البروتونين  $2H^+$ . وهذا يفسر لماذا تحتاج الكائنات التنفسية إلى الأوكسيجين الجزئي الذي يقوم بأكسدة الإلكترونين النهائيين في سلسلة نقل الإلكترون.

وللأوكسيجين الجزئي ميلٌ أعظم للإلكترون عن أي مركب حامل للإلكترون في سلسلة نقل الإلكترون. حيث تستقبل ذرة أوكسيجين (نصف جزيء أوكسيجين) زوجاً من الإلكترون (أيوني هيدروجين) ليكون الماء. وعند هذه الخطوة تكون الإلكترونات قد نزع منها الطاقة تماماً فتنتقل خارج النظام لتكون جزيء الماء. وعلى هذا، ففي وجود الأوكسيجين تظل السلسلة مفتوحة لتحرير زوج الإلكترونات التالي.

وعندما يستخدم الأوكسيجين كمستقبل نهائي للإلكترونات فإنه يطلق على هذه العملية التنفس الهوائي aerobic respiration، وذلك لتمييزها عن البكتيريا التي تقوم بالتنفس اللاهوائي anaerobic respiration حيث تستقبل مركبات غير عضوية عدا الأوكسيجين لتكون المستقبل النهائي للإلكترونات.

ويعد عمل فواصل في الغشاء membrane compartmentalization مهم جداً في توليد الطاقة بواسطة التنفس.

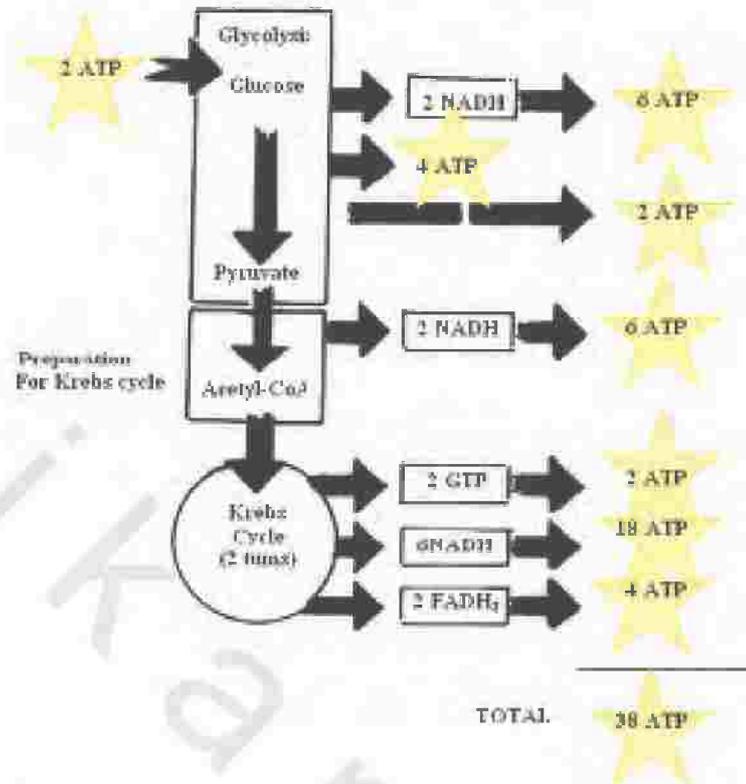
#### الأسموزية الكيميائية وآلية إنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات

##### Chemiosmosis—the mechanism for producing ATP

تستخدم الطاقة المحررة من الإلكترونات لطرد البروتونات ( $H^+$ ) عبر الغشاء، ولذلك فإنها تتراكم عند جانب واحد من الحاجز (مثل تراكم المياه خلف السد). ويتولد عن هذه العملية توليد متدرج بروتونات proton gradient يمثل خزاناً من الطاقة يسمى القوة الدافعة للبروتونات protonmotive force. وفي النهاية تحرر البروتونات هذه الطاقة عندما تنساب عائداً عبر الغشاء خلال قنوات البروتون proton channels. وفي بعض الأحيان تستخدم الطاقة الناتجة عن انسياب البروتونات مباشرة بواسطة الخلية مثلما يحدث عند نقل المواد المغذية إلى الخلية أو عند دوران الأسواط. وفي معظم الأحيان فإن هذه القنوات تحتوي على إنزيم مخلق أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP synthetase والذي يستخدم طاقة انسياب البروتونات في فسفرة ADP إلى ATP. ويطلق على تخليق ATP باستخدام الطاقة الناتجة عن القوة الدافعة للبروتونات الاسموزية الكيميائية.

ويوضح الشكل رقم (٨٨) ملخص التفاعلات التنفسية الكاملة لأكسدة الجلوكوز وإنتاج ٣٨ جزيء ATP من أكسدة جزيء جلوكوز هوائياً حسب المعادلة التالية:





الشكل رقم (٨٨). ملخص التفاعلات التنفسية الكاملة لأكسدة جزيء واحد من الجلوكوز وإنتاج ٣٨ جزيء ATP (عن: Alcamo, 2002).

### التخمير Fermentation

في غياب الأوكسيجين، يتم عادة أكسدة NADH بواسطة سلسلة نقل الإلكترون لأنه لا يوجد مستقبل خارجي للإلكترونات. ومع هذا فإن NADH الناتج عن تحليل الجلوكوز (جليكوليسيز) لا يزال يجب أن يتأكسد ثانية إلى  $NAD^+$ . وتحلل كثير من الميكروبات هذه المشكلة عن طريق إبطاء عملية بيروفات ديهيدروجينيز الذي ينتج البيروفات أو وقف نشاطه تماماً وإستخدام البيروفات أو أحد مشتقاتها كمستقبل الإلكترون والهيدروجين لأكسدة NADH (الشكل رقم ٨٩). وقد يؤدي إلى إنتاج مزيد من ATP، ويطلق على مثل هذه العملية لإنتاج الطاقة، والتي تعمل فيها المركبات العضوية وظيفتين كعاملات للإلكترون وكمستقبلات للإلكترون، مصطلح التخمر fermentation. وتوجد أنواع عديدة من التخمرات تكون مميزة لمجموعة معينة من الأحياء الدقيقة (انظر الشكل رقم ٨٩).



ويوجد نوعان من تخمر حمض فورميك

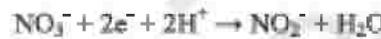
١- تخمر الأحماض المختلطة mixed acid والذي ينتج عنه إفراز الإيثانول وخليط معقد من الأحماض، خاصة الخليك واللاكتيك والسكسينيك والفورميك. فإذا وجد إنزيم فورميك هيدروجين لبيز، فإن حمض فورميك سوف يتكسر إلى  $H_2$  و  $CO_2$ . ويرى هذا النمط في إيشيريشيا كولاي وسالمونيلا وبيروتيا وأجناس أخرى.

٢- تخمر بيتانيدول butanediol: وهو يميز لبكتيريا إنتيروباكتريا وسيراتيا وإرويتيا وبعض أنواع جنس باسيللاس (الشكل رقم ٥، ٨٩) حيث تتحول بيروفات إلى أسيتوين acetoin والذي يتم بعد ذلك اختزاله إلى ٢، ٣ بوتانيدول 2,3-butanediol بواسطة NADH. كما تنتج أيضاً كمية كبيرة من الإيثانول مع كميات أقل من أحماض مثل التي توجد في تخمر الأحماض المختلفة.

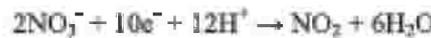
#### التنفس اللاهوائي Anaerobic Respiration

تمتلك بعض البكتيريا سلاسل نقل الإلكترونات التي تعمل بمستقبلات إلكترون غير عضوية خلاف الأوكسيجين. وأهم هذه المستقبلات هي النترات  $nitrate$  والكبريتات  $sulfate$  وثاني أكسيد الكربون، ولكن يمكن أيضاً اختزال معادن مثل الكبريت  $S \leftarrow H_2S$  والحديد  $Fe^{2+}$  إلى حديدوز  $Fe^{3+}$ .

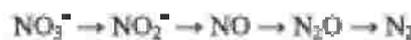
ويمكن لبعض البكتيريا أن تستخدم النترات كمستقبل للإلكترون في نهاية سلسلة نقل الإلكترون الخاصة بها ولا تزال تنتج طاقة ATP. ويطلق على هذه العملية، غالباً اختزال النترات الهدمي  $dissimilatory\ nitrate\ reduction$ :



ومع هذا فإن اختزال النترات إلى نيتريت ليس كفاً في عمل ATP، لأن كمية كبيرة من النترات تكون مطلوبة للنمو بخلاف كون النيتريت ساماً. ولهذا فإنه يحدث مزيد من اختزال النترات إلى غاز نيتروجين في عملية تسمى إزالة النترة  $denitrification$  حيث يستقبل كل جزيء نترات خمسة إلكترونات بدلاً من اثنين عند تحوله إلى نيتريت.



ويوجد دليل على أن عملية إزالة النترة يدخل فيها أربعة إنزيمات هي نيتريت ريدكتيز  $nitrate\ reductase$  ونيتريك ريدكتيز  $nitric\ reductase$  ونيتريك أوكسايدريدكتيز  $nitric\ oxide\ reductase$  ونيتراس أوكسايدريدكتيز  $nitrous\ oxide\ reductase$ .

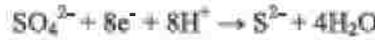


ويقوم بعملية إزالة النترة أفراد من جنس سيدوموناس  $Pseudomonas$  وباسيللاس  $Bacillus$ ، ويستخدمان هذا الطريق كبديل عن التنفس الهوائي، ومن ثم يمكن اعتبارهما اختياري اللاهوائي  $facultative\ anaerobes$ ، فإذا

وجد  $O_2$  فإن هذه البكتيريا تستخدم التنفس الهوائي (يحدث تثبيط لإنزيم نيتريت ريدكتيز بواسطة  $O_2$ ). وينتج عن ازالة النتريت في التربة اللاهوائية فقد في نيتروجين التربة الذي يؤثر سلباً على خصوبة التربة.

وتوجد مجموعتان أخريتان من البكتيريا تستخدمان التنفس اللاهوائي لأنهما إجباري اللاهوائية obligate anaerobes. وهما يستخدمان  $CO_2$  أو الكربونات كمستقبل طرفي للإلكترونات ويسميان مولدات الميثان methanogens لأنهما يخترزان  $CO_2$  إلى ميثان. كما يمكن أيضاً أن تعمل الكبريتات كمستقبل نهائي للإلكترونات كما في بكتيريا ديسلفوفيريو

*Desulfovibrio* حيث يختزل الكبريتات إلى كبريتيد مع استقبال ثمانية إلكترونات



ولا يعد التنفس اللاهوائي كفتاً مثل التنفس الهوائي في إنتاج طاقة ATP.

### أيض البناء Anabolism (التمثيل الحيوي Biosynthesis)

#### (البناء الضوئي Photosynthesis)

لا يقتصر إنتاج الطاقة في الأحياء الدقيقة على أكسدة المواد العضوية وغير العضوية، ولكن بعضها يمكن أن يصطاد الطاقة الضوئية ويستخدمها في تخليق (بناء) الجزيئات الغنية بالطاقة مثل ATP, NADH, NADPH ويطلق على العملية التي يصطاد بها طاقة الضوء وتحويلها إلى طاقة كيميائية اسم البناء الضوئي photosynthesis وعادة يقوم الكائن الحي باختزال ثاني أكسيد الكربون لتكوين الكربوهيدرات، ولذلك يطلق عليه أحياناً مصطلح التمثيل الكربوني carbon assimilation أو البناء الكربوهيدراتي carbohydrate assimilation.

ويعد البناء الضوئي أهم مصدر للطاقة على الأرض عموماً سواء للنبات أو الإنسان أو الحيوان، فضلاً عن ذلك، فهو يوفر للأحياء الدقيقة التي تقوم به ATP, NADH اللازمة لتخليق المواد العضوية اللازمة للنمو. كما أن عملية التمثيل الضوئي توفر تجديداً لمصدر الأوكسيجين  $O_2$  الذي ينطلق. وكما يلعب التمثيل الضوئي دوراً مهماً في سلسلة الغذاء لكل المخلوقات فإنه من الجدير بالذكر أن نعرف أن الأحياء الدقيقة تساهم بما يزيد عن نصف عملية التمثيل الضوئي مقارنة بالنباتات الخضراء.

وتتضمن عملية التمثيل الضوئي تفاعلين هما: ١- تفاعل الضوء light reaction والذي يتم فيه اصطياد الطاقة الضوئية وتثبيتها على هيئة طاقة كيميائية، ٢- تفاعل الظلام dark reaction والذي تستخدم فيه الطاقة الكيميائية الناتجة من تفاعل الضوء في اختزال أو تثبيت  $CO_2$  وتخليق مكونات الخلية.

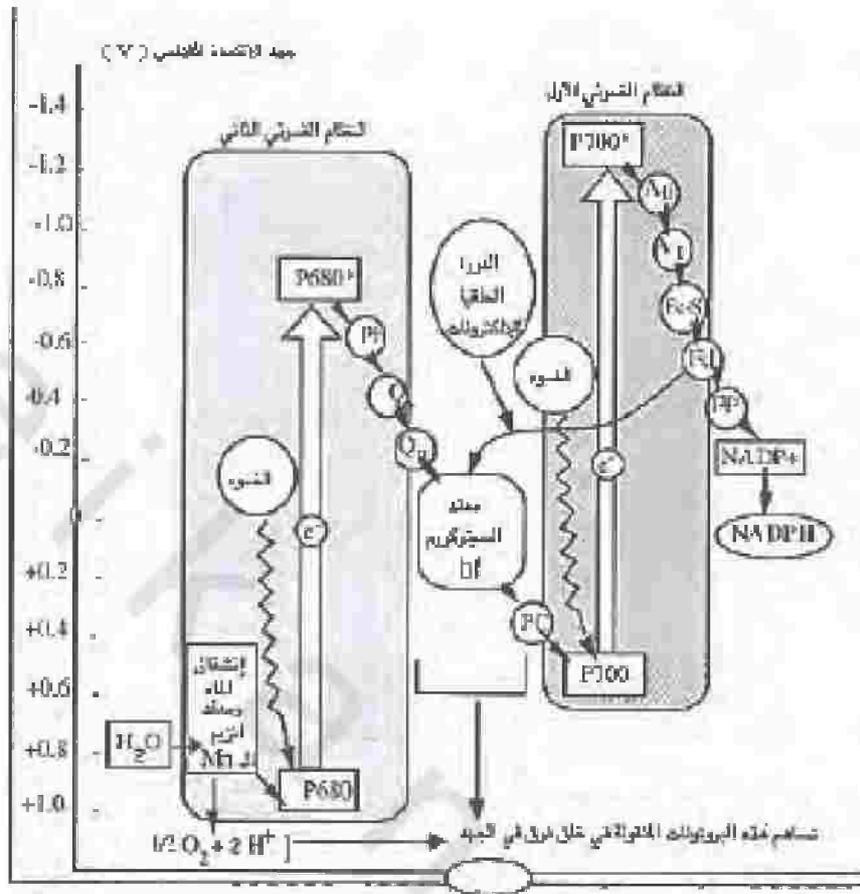
#### ١- تفاعل الضوء Light Reaction

ويحدث هذا التفاعل في كثير من الكائنات حقيقيّة النواة وأيضاً البكتيريا الزرقاء cyanobacteria ويلزم أساساً لعملية التمثيل الضوئي ١- وجود صبغات تمتص الطاقة الضوئية مثل الكلوروفيللات chlorophylls ؛ ٢- وجود الطاقة

الضوئية ؛ ٣- وجود الماء ؛ ٤- وجود ثاني أكسيد الكربون و ٥- وجود إنزيمات نوعية. والكلوروفيللات عبارة عن مركبات عضوية حلقيه كبيرة تحتوي على عنصر المغنيسيوم. وتوجد في حقيقات النواة أنواع عديدة من الكلوروفيللات مثل أ، ب، ج .. إلخ، وأهمها هو نوعي أ، ب. وتمتص الكلوروفيللات الضوء الأحمر والأزرق على حين تسمح بنفاذ الضوء الأخضر ولهذا السبب فإن معظم النباتات والأحياء الدقيقة التي تقوم بالتمثيل الضوئي تكون خضراء اللون، كما توجد صبغات أخرى غير الكلوروفيللات تقوم بامتصاص الطاقة الضوئية مثل الكاروتينات carotenoids مثل بيتاكاروتين  $\beta$ -carotene (أصفر اللون) الذي يوجد في معظم الطحالب وفيكوزانثين fucoxanthin الذي يوجد في الدياتومات والداينوفلاجيللات والطحالب البنية. أما الطحالب الحمراء والبكتيريا الزرقاء فتحتوي على صبغات أخرى للتمثيل الضوئي تسمى فايكوبايليبروتينات phycobiliproteins التي تتكون من بروتينات مرتبطة بها أربعة حلقات بيروية pyrrole rings. أما فايكوارثرين phycoerythrin فهو صبغة حمراء وفايكوسياثين phycocyanin فإنه صبغة زرقاء. وتعرف الصبغات السابقة غير الكلوروفيللات والصبغات الأخرى بأنها صبغات مساعدة accessory pigments.

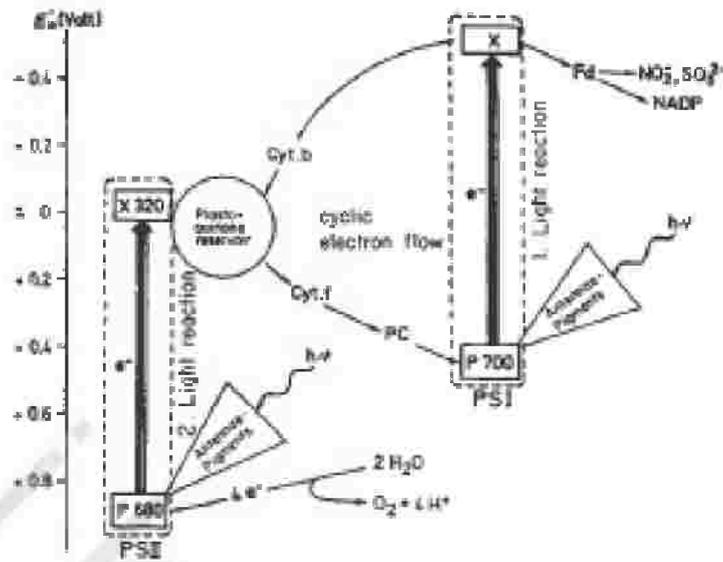
وترتّب الكلوروفيللات والصبغات المساعدة في تكتلات تسمى مصائد antennas لتزيد مساحة السطح الذي يصطاد ويمتص أقصى ما يستطيع من فوتونات photons الضوء ويوجد نوعان من المصائد (الأتينا) نوع مرتبط بما يسمى النظام الضوئي رقم واحد photosystem I ونوع ثان مرتبط يسمى النظام الضوئي رقم ٢ photosystem II. ويمتص النظام الضوئي رقم ١ الضوء الذي أطول أمواجه أكثر من ٦٨٠ (أي ٧٠٠ نانوميتر) وينقل الطاقة إلى جزيء خاص من الكلوروفيل أ يسمى ب ٧٠٠ (P700)؛ لأنه يمتص الضوء بكفاءة عند طول موجي ٧٠٠، أما النظام الضوئي رقم ٢ فيمتص الضوء عند طول موجي ٦٨٠ نانومتراً وينقل الطاقة إلى جزيء خاص من الكلوروفيل هو ب ٦٨٠ (P680).

ويقوم الكلوروفيل الممتص للطاقة الضوئية بنقلها على صورة إلكترونات عالية الطاقة إلى مستقبل خاص من كلوروفيل أ أو إلى بروتين يحتوي على الحديد والكبريت protein iron-sulfur. بعدئذ ينقل الإلكترون إلى فيرودوكسين ferredoxin في أحد اتجاهين. فقد ينتقل الإلكترون في طريق حلقي cyclic route خلال سلسلة من حاملات الإلكترون ثم يعود راجعاً إلى P700 المؤكسد؛ ويسمى هذا المسار بالطريق الحلقي؛ لأن الإلكترونات المحمولة على P700 تعود ثانية إلى P700 بعد سفرها في سلسلة نقل الإلكترون الخاصة بالتمثيل الضوئي. ويطلق على هذه العملية بالفسفرة الضوئية الحلقية cyclic photophosphorylation؛ لأن الإلكترونات تسافر في مسار حلقي مع تكوين ATP (انظر الشكل رقم ٩٠).



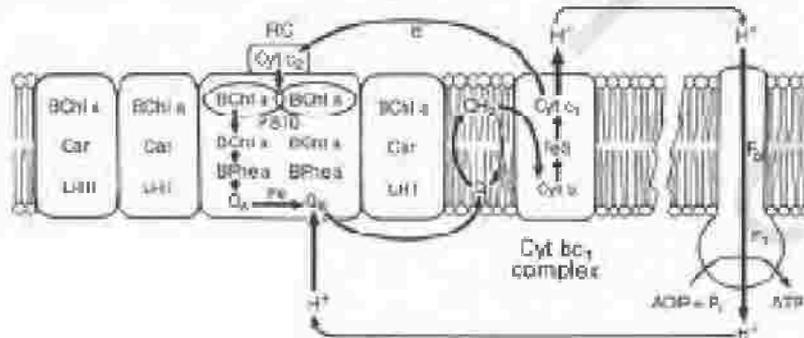
الشكل رقم (٩٠). الفسفرة الضوئية الحلقية.

كما يمكن أيضاً أن تنتقل الإلكترونات في نظام غير حلقي يتضمن كلا النظامين حيث يتهيج P700 بالطاقة (الإلكترون) ومن ثم يمنحها إلى فيرودوكسين كما سبق. ومع هذا فإنه في هذا المسار غير الحلقي فإن الفيروودوكسين المختزل يختزل NADP<sup>+</sup> إلى NADPH (انظر الشكل رقم ٩١) ولأن الإلكترونات المباشرة لـ NADP<sup>+</sup> لا يمكن استخدامها لاختزال P700 المؤكسد، فإن مشاركة النظام الضوئي رقم ٢ تكون مطلوبة، لأنه يعطي الإلكترونات إلى P700 المؤكسد ويولد ATP. ويمتص مصائد (أنثينا) النظام الضوئي رقم ٢ طاقة الضوء ويهيج P680، الذي بعدئذ يختزل فايوفايئين أ phaeophytin a و فيوفايئين أ هو كلوروفيل أ ولكن حدث فيه استبدال ذرة المغنيسيوم المركزية بذرتي هيدروجين. يعقب ذلك انتقال الإلكترونات إلى كيو أ (بلاستوكينون plastoquinone) وينتقل إلى أسفل سلسلة النقل حتى P700. بعدئذ يحصل P680 المؤكسد على إلكترون من أكسدة الماء إلى O<sub>2</sub>. بناء عليه تتمكن الإلكترونات من الانسياب من الماء إلى NADP<sup>+</sup> بمساعدة الطاقة الناتجة من نظامي التمثيل الضوئي، ومن ثم يتخلق ATP بواسطة الفسفرة الضوئية غير الحلقية noncyclic photophosphorylation. وبذلك يظهر أن جزئاً واحداً من ATP وواحداً من NADPH يتكونان عندما يسافر إلكترونان خلال المسار غير الحلقي.



الشكل رقم (٩١). التمثيل الضوئي في النباتات الخضراء. ويضمن البكتيريا الزرقاء والطحالب حقيقة النواة نظامين للتمثيل الضوئي مخطط زد Z-scheme لنقل الإلكترون في التمثيل الضوئي 700، كلوروفيل أ (مانح للإلكترون للنظام الضوئي (PSII)؛ ب ٦٨٠، كلوروفيل أ (مانح للإلكترون للنظام الضوئي (PSII)، X320 = مستقبل إلكترون للنظام الضوئي (PSII)، X = مستقبل إلكترون للنظام الضوئي (PSI) وهو بروتين حديد - كوبالت؛ Fe = فلووروكسين (عن: Schlegel, 1995).

ومثلما يحدث نقل الإلكترون عبر الميتوكوندريا، فإن نقل الإلكترون في التمثيل الضوئي يحدث خلال الغشاء (الشكل رقم ٩٢).



الشكل رقم (٩٢). رسم بياني للغشاء الذي يقوم بالتمثيل الضوئي مبدأ نظام التمثيل الضوئي (PSI) ونظام التمثيل الضوئي (PSII)، A٥ = مستقبل ابتدائي (الكلوروفيل) لنظام التمثيل الضوئي؛ A1 = مستقبل ثانوي (فيلوكيون) للنظام الضوئي، cyt b = سيوكروم ب، cyt f = سيوكروم إف، F1 = مكون من إنزيم مخلق ATP = FAB = كوبالت - حديد مركزي، ب؛ Fe = فلووروكسين؛ Fe = مركز الكوبالت - الحديد؛ Fp = فلافوبروتين؛ LHI = مصائد الصبغات؛ LIII = مصائد الصبغة؛ Pe = بلاستوسيانين؛ pba = فايوفانين؛ PQ = بلاستوكوينون؛ QB = كيون ب (عن: Schlegel, 1995).

### تفاعل الضوء في البكتيريا الخضراء والإرجوانية

تختلف البكتيريا الخضراء والأرجوانية المخلفة ضوئياً عن البكتيريا الزرقاء والأحياء الدقيقة حقيقية النواة المخلفة ضوئياً، إذ لا تستخدم البكتيريا الخضراء أو الأرجوانية الماء كمصدر للإلكترونات كما أنها لا تنتج الأوكسجين  $O_2$  من عملية التمثيل الضوئي. ومن أجل تخليق  $NADH$  و  $NADPH$  فإن كلاً من البكتيريا الخضراء والأرجوانية يجب أن تستخدمان مانحات إلكترون من الهيدروجين  $H_2$  وكبريتيد الهيدروجين  $H_2S$  والكبريت العنصري والمركبات العضوية ذات جهد الاختزال السالب negative reductional potentials، وليس الماء، ولهذا تكون أسهل في الأكسدة (أي أنها مانحات إلكترون أفضل). علاوة على ذلك، فإن كلاً من البكتيريا الخضراء والأرجوانية تحتويان على نوع خاص من صبغات ضوء تخليقية تسمى الكلوروفيل البكتيري bacteriochlorophyll. ويمتص كل من البكتيروكلوروفيل أ، ب الضوء عند طول موجي  $830-890$  نانومتراً لبكتيروكلوروفيل أو  $1020-1040$  نانومتراً لبكتيروكلوروفيل ب أي منطقة الأشعة دون الحمراء infrared التي تتوافق مع بيئة هذين النوعين من البكتيريا.

وبسبب عدم وجود النظام الضوئي رقم ٢ في البكتيريا الخضراء والأرجوانية لذا فإنهما غير قادرين على استخدام الماء كمانح للإلكترون في نظام النقل غير الحلقي. ومن غير النظام الضوئي رقم ١ فإنهما لا تستطيعان إنتاج  $O_2$  من  $H_2O$  التخليق الضوئي، ومن ثم يتقيدان بالنظام الحلقي للفسفرة الضوئية ولهذا فإنهما إجباري اللاهوائية.

### ٢- تفاعل الظلام Dark Reaction

تم التفاعلات التالية في عدم وجود الضوء أي في الظلام بشرط أن يكون قد تم تفاعل الضوء السابق. ويتطلب تفاعل الظلام ٣ جزيئات ATP وجزيئين NADPH كي يتم احتزال جزيء واحد من ثاني أكسيد الكربون  $CO_2$ . ومن ثم يستخدمه في تخليق الكربوهيدرات  $CH_2O$  كما يلي:

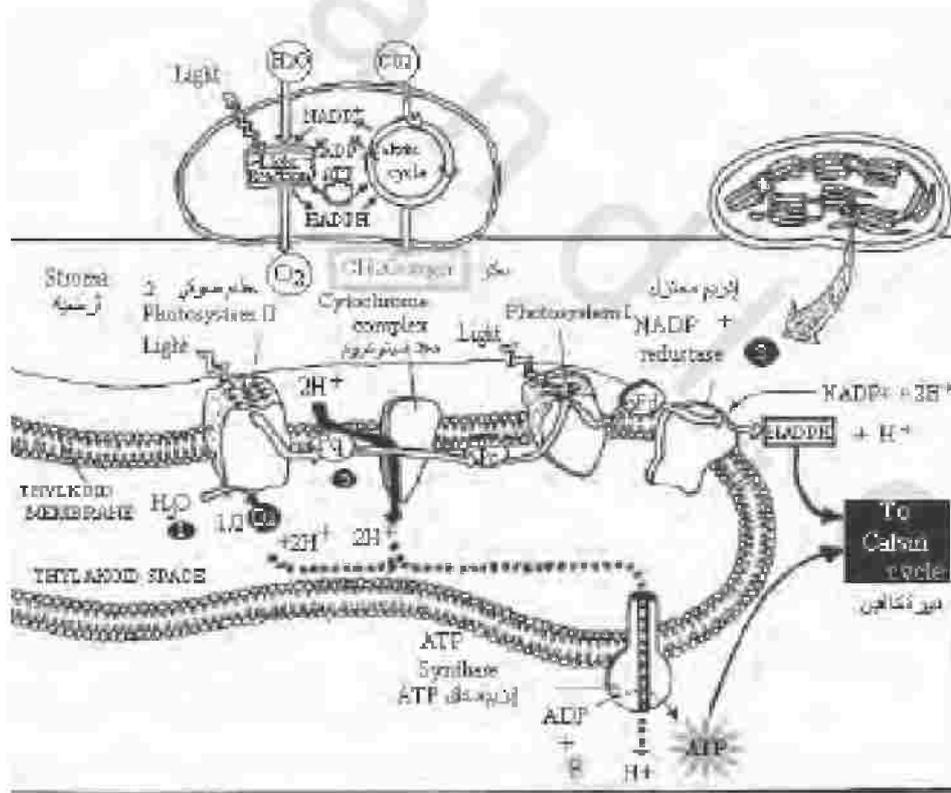


ويولد النظام غير الحلقي في تفاعل الضوء جزيئاً واحداً من NADPH وجزيئاً واحداً من ATP لكل زوج من الإلكترونات، ومن ثم فإن مرور أربعة إلكترونات خلال النظام سوف تنتج جزيئين من ATP وآخرين من NADPH. ويكون مطلوب ٨ كوانتا (quanta = وحدة الضوء) أربعة لكل نظام ضوئي من أجل طرد ٤ إلكترونات من الماء إلى  $NADP^+$ . وبسبب أن نسبة NADPH: ATP المطلوب لتثبيت  $CO_2$  هي ٢: ٣، لذا فيجب إمداد جزيء آخر من ATP. ومن المحتمل أن الفسفرة الضوئية الحلقية تعمل مستقلة لتوليد هذا الجزيء الإضافي من ATP وهذا يتطلب امتصاص ٢ - ٤ كوانتات أخرى. بناء عليه، فإن ١٠ - ١٢ كوانتا من الطاقة الضوئية تكون مطلوبة واختزال وإدخال جزيء واحد من  $CO_2$  أثناء التمثيل الضوئي.

### تثبيت ثاني أكسيد الكربون بالضوء الذاتي Autotrophic CO<sub>2</sub> Fixation

#### دورة كالفن Calvin Cycle

ما سبق ذكره هو تفاعلات الضوء في التمثيل الضوئي. والآن نستعرض ما يسمى تفاعلات الظلام dark reactions التي تستطيع بها الكائنات ذاتية التغذية autotrophs، سواءً من ذاتية التغذية الضوئية photoautotrophs أو ذاتية التغذية الكيميائية الغير عضوية Chemolithoautotrophs، أن تحول ثاني أكسيد الكربون CO<sub>2</sub> إلى مادة عضوية، وتحصل الكائنات ذاتية التغذية على كل الكربون من CO<sub>2</sub>، وتسمى العملية بكاملها تثبيت ثاني أكسيد الكربون، وأن تفاعلات تثبيت ثاني أكسيد الكربون تحدث في الظلام التام باستخدام ATP وقوة مختزلة عبارة عن NADPH اللتان تتولدان أثناء تفاعلات الضوء للتمثيل الضوئي. أو أثناء أكسدة المواد غير العضوية. ويتم اختزال CO<sub>2</sub> خلال دورة تسمى دورة كالفن Calvin cycle. ويلخص الشكل رقم (٩٣) تفاعلات الضوء والإسموزية الكيميائية في أغشية ثايلاكويدات البلاستيدات الخضراء وعلاقة ذلك بالميتوكوندريا ودورة كالفن.



الشكل رقم (٩٣). التمثيل الضوئي وعلاقة تفاعلات الضوء والإسموزية الكيميائية بالميتوكوندريا ودورة كالفن (عن: Campbell & Reece, 2002).

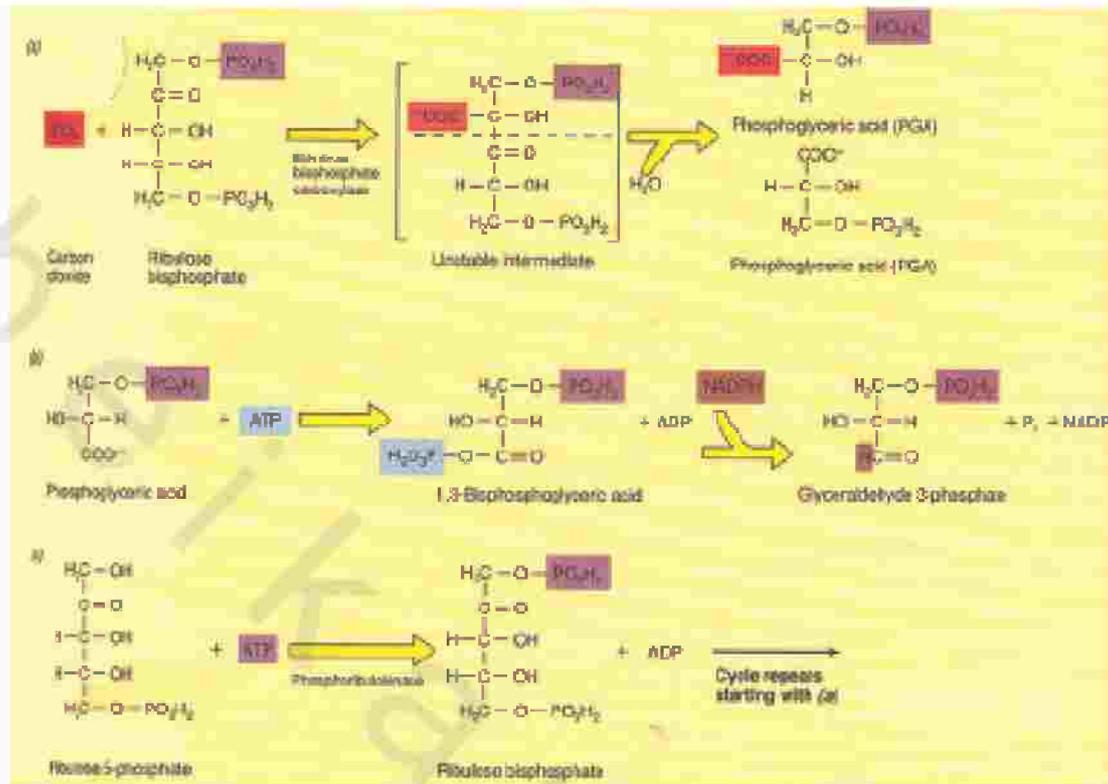
## خطوات دورة كالفين

إن أول خطوة في اختزال  $CO_2$  في دورة كالفين هي تفاعل يقوم فيه كعامل مساعد إنزيم كربوكسلايز ريبولوز ثنائي الفوسفات (ribulose biphosphate carboxylase (Rubis CO) والذي يتضمن تفاعلات بين ثنائي أكسيد الكربون وريبولوز ثنائي الفوسفات (الشكل رقم ٩٤) مؤدياً إلى تكوين جزئين من ٣ حامض فوسفوجاليسيريك acid 3 phosphoglyceric (PGA)، واحد منهما يحتوي على ذرة كربون آتية من  $CO_2$ . ويكون حامض فوسفوجاليسيريك أول مركب وسيط يمكن التعرف عليه في عملية اختزال  $CO_2$ . وتظل ذرة الكربون في PGA المشتقة من  $CO_2$  على نفس المستوى من الأكسدة كما كانت في  $CO_2$ . وتتضمن الخطوات التالية اختزال PGA لمستوى أكسدة الكربوهيدرات. ففي هذه الخطوات يكون مطلوب كلاً من ATP و NADPH، ويكون أدنوسين ثلاثي الفوسفات ATP مسؤولاً عن تفاعل الفسفرة الذي ينشط مجموعات الكربوكسيل، أما نيكوتين أميد أدنين ثنائي الفوسفات المختزل NADPH فهو بطبيعته في حالة الاختزال.

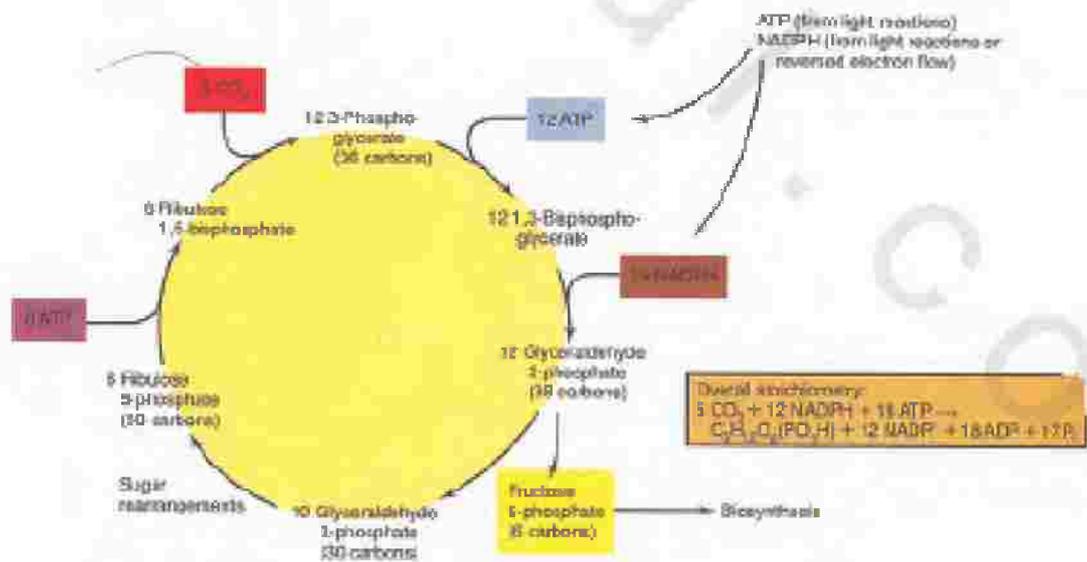
يبين (الشكل رقم ٩٤) التفاعلات الإنزيمية في دورة كالفين، أما (الشكل رقم ٩٥) فيبين ملخصاً كاملاً لها والمعادلة النهائية للتفاعلات.

ويدخل  $CO_2$  الكربون إلى دورة كالفين ويخرج منها على شكل سكر. وتؤدي سلسلة التفاعلات إلى تخليق ريبولوز ثنائي الفوسفات والتي تتضمن عدداً من إعادة ترتيب السكر ومن خلال نقل الإنزيمات التي تعيد ترتيب مركبات بنتوزفوسفات pentose phosphate والإنزيمات الموجودة في مسارات تحليل السكر glycolytic، يتحول جليسيرالدهايد ٣ فوسفات glyceraldehyde 3-phosphate إلى ريبولوز-٥- فوسفات ribulose 5-phosphate وبالتالي ريبولوز ثنائي الفوسفات.

وفي هذه التفاعلات تتحول ٦ جزئيات من  $CO_2$  إلى جزيء واحد من فركتوز ٦- فوسفات fructose 6-phosphate. ويلزم ١٢ جزيئاً من ATP و ١٢ جزيئاً من NADPH لاختزال ١٢ جزيئاً من حامض فوسفوجاليسيريك (PGA) إلى جليسيرالدهايد فوسفات glyceraldehyde phosphate، كما يلزم ٦ جزيئات ATP لتحويل ريبولوز فوسفات إلى ريبولوز ثنائي الفوسفات. وبهذا يلزم ١٢ جزيئاً من NADPH و ١٨ جزيئاً من ATP لتخليق جزيء واحد من الهكسوز من  $CO_2$ . ويمكن أن تخمر جزئيات الهكسوز كجوليميرات من الجليكوجين glycogen أو النشاء starch أو من عديد بيتا هيدروكسي الكانويتس poly-β hydroxyalkanoates.



الشكل رقم (٩٤). التفاعلات الإنزيمية في دورة كالفين (عن: Madigan, et al., 1997).



الشكل رقم (٩٥). ملخص لدورة كالفين والمعادلة الشاملة (عن: Madigan, et al., 1997).

بدائل عن دورة كالفين *Alternatives to Calvin cycle*

بعد الإنزيمات الرئيسية في دورة كالفين وهما كربوكسيليز ريبولوز ثنائي الفوسفات *ribulose phosphate dearboxylase* وفوسفوريبيولوكاينيز *phosphoribulokinase* فريدان بالنسبة للكائنات ذاتية التغذية التي تثبت  $CO_2$  عن طريق دورة كالفين. وفي الحقيقة، فقد وجد هذان الإنزيمان في كل الكائنات ضوئية التغذية التي فحصت بما فيها النباتات والطحالب والبكتيريا. كما وجد أيضاً في العديد من البكتيريا كيميائية التغذية الغير عضوية مثل بكتيريا الكبريت والحديد والنترته *nitrifying*. وقد يخزن إنزيم كربوكسيليز ريبولوز ثنائي الفوسفات أحياناً داخل الخلية في تكتلات كبيرة تسمى أجسام كربوكسي (كربوكسيسومز *Carboxysomes*).

ومع هذا، فإن مجموعات عديدة من الكائنات ذاتية التغذية بما فيها بكتيريا الكبريت الخضراء ضوئية التغذية *phototrophic green sulfur*، مثل كلوروفليكساس *Chloroflexus*، والأركيا المولدة للبيثان *methanogenic Archea*، وأنواع ... من البكتيريا المختزلة للكبريتات *sulfate reducing* والبكتيريا المولدة ذاتياً للخلايا *homoacetogenic* (نتيجة لتخمير السكر)، لا تستخدم دورة كالفين لتثبيت  $CO_2$ . وفي هذا الحالات لا توجد إنزيمات دورة كالفين.