الفصل السادس

الطاقة وعلاقتها بالامتصاص الحيوي أو النشط

obeikandl.com

obeikandl.com

الطاقة وعلاقتها بالامتصاص الحيوي او النشط

مقدمة

في المواضيع السابقة ذكر ان الامتصاص الحيوي (النشط) يحدث بواسطة الحوامل (Carriers) التي تنتقل الايونات عبر الاغشية الخلوية.

واعتبرت الاغشية معوقة لانتشار الايونات ووجد كذلك انه في الظروف الطبيعية ان تراكيز الايونات داخل الخلية يفوق تركيزها خارج الخلية بعشرات الآلاف او اكثر. ولاجل امتصاص وحفظ هذه التراكيز العالية من الايونات داخل الخلية لابد من صرف طاقة حيوية وان كمية هذه الطاقة يمكن حسابها بصورة تقريبية من المعادلة المرقمة (٥-٩):

$$\Delta G = RTLn \frac{C_2}{C_1} S$$

حيث ان ΔG هي التغير في الطاقة الحرة (Free Energy) اللازمة لضخ الايونات في الخلية وحفظها في الخلية. C_2 هي تركيز الايونات او فعاليتها داخل الخلية.

C_1 هي تركيز الايونات او فعالية الايونات في خارج الخلية.

R هو معامل الغاز الثابت Gas Constant ويساوي 1.987 cal / mole. degree.

T هي درجة الحرارة المطلقة وتساوي Temp. C + 273.

Ln يساوي $2.3 \log_{10}$.

فاذا افترضنا نسبة تراكيز الايونات بين داخل وخارج الخلية هي $\frac{1000}{1}$ ودرجة الحرارة هي ٢٠°م فتكون كمية الطاقة المصروفة تساوي

$$\Delta G = (1.987)\ (293)\ (2.3) \log \frac{1000}{1}$$

$$= (1.987)\ (293)\ (2.3)\ (4)$$

$$= 5340 \text{ cal / mole}$$

obeikan.com

ويظهر ان كمية الطاقة المصروفة تعتمد على نوعية العنصر المغذي وفعالية الايون. لقد لوحظ ان وجود خلل (Leakage) او مايشابه الثقب في الاغشية فان ذلك يؤدي إلى صرف طاقة اكثر للمحافظة على نسبة هذه الايونات اما في الحالات الفسيولوجية الطبيعية فان غشاء البلازما (Plasmalemma) في الخلايا النباتية فيظهر انه غير نفاذ لحركة الايونات بصورة حرة (Passive) ولهذا يعتبر نقل الايونات عبر الاغشية الخلوية عملية كفؤة من الناحية الثرموديناميكية وتتصف بانها قد تكون عملية حيوية (Active).

- ولنفرض ان نقل الايونات عبر الاغشية الخلوية هي عملية حيوية اذا تواجهنا عدة اسئلة مهمة منها: ماهو مصدر هذه الطاقة ؟ وبأي شكل كيمياوي توجد هذه الطاقة ؟ وثانيا كيف تؤثر هذه الطاقة في حركة الايونات عبر الاغشية الخلوية وبصورة اوضح كيف تستعمل الطاقة الحيوية في تنشيط الحامل المتوسط في عملية نقل الايونات ؟ ولهذا من الضروري التطرق إلى العمليات الفسيولوجية المتعلقة بالطاقة في النباتات الراقية الأخضراء وهي التركيب الضوئي والتنفس كما يمكن التطرق إلى نقل الايونات حيويا في انسجة النبات غير الخضراء اضافة إلى نقل الايونات حيويا في الاشنات الخضراء والجسيمات (Organells) كالكلوروبلاست والـ (Mitocondria).

عملية التركيب الضوئي Photosynthesis وعلاقتها بالامتصاص

من المعلوم ان غالبية الطاقة المستغلة للحياة هي من الشمس ولكن بعض البكتريا غير الخضراء تحصل على الطاقة اللازمة لنموها من اكسدة بعض المركبات غير العضوية وتستعمل هذه الطاقة في اختزال CO_2 إلى مركبات عضوية بعملية تسمى (Chemosynthesis) وطبيعي تستطيع النباتات الخضراء الاستفادة من الطاقة الضوئية الثابتة وهي (ATP) وكذلك (NADPH) وتستعمل هذه المركبات في اختزال الكربون إلى المركبات الكاربوهيدراتية العضوية.

هذا ويحتوي مركب الطاقة (ATP) على ثلاثة أواصر غنية بالطاقة ويمكن ان تتكسر آصرة واحدة او آصرتين وتتحرر الطاقة نتيجة تفاعلات التحلل المائي:

$$ATP + H_2O \rightarrow ADP + H_3PO_4 \quad \Delta G = -7000 \text{ cal / mole} \quad ...(١-٦)$$

$$ATP + 2H_2O \rightarrow AMP + P \quad P \quad \Delta G = 12000 \text{ cal / mole} \quad ...(٢-٦)$$

ان التغير في الطاقة الحرة ΔG عندما تتكسر أصرة غنية واحدة هو ما يقارب 7000 cal / mole في حالة الـ pH المساوي لـ (7) وفي درجة حرارة ٢٥°م. ان هذه الطاقة تستعمل لنقل الايونات وكذلك حفظها في الخلية لان فرق تركيز الايونات يكون عاليا في داخل الخلية مقارنة بخارجها بما يعادل $\frac{1000}{1}$ لكل مول واحد من المادة المذابة.

ومما يجدر ذكره ان مدار البحث في التركيب الضوئي كان يدور حول تثبيت CO_2 وتكوين المركبات الكاربونية العضوية بيد انه في السنوات الاخيرة ازداد اهتمام الباحثين حول كيفية الاستفادة من الطاقة الضوئية لذلك قسمت تفاعلات التركيب الضوئي إلى قسمين رئيسين. فالتفاعلات التي تستفيد من الطاقة الضوئية وتحولها إلى طاقة كيمياوية تسمى تفاعلات الضوء Light Reactions بينما اطلق على سلسلة التفاعلات التي تحتزل CO_2 إلى مركبات عضوية بتفاعلات الظلام Dark Reactions ويمكن تخيل صورة تفاعلات الضوء كالآتي:

فعندما يصطدم الضوء على الكلوروبلاست فان قسما من الطاقة الضوئية تمتصها صبغات الكلوروفيل والصبغات الثانوية (Accessory Pigments) وتسبب تهيج وانبعاث الالكترونات من صبغات الكلوروفيل. ان هذه الالكترونات تسير حول سلسلة من حوامل الالكترونات ومن ضمنها الـ Plastoquinone والـ Cytochromes والـ Ferrodoxin وكل منهما يختزل بالالكترونات ويؤكسد عند اعطائه الالكترونات إلى العضو الآخر من السلسلة واثناء مرور الالكترونات بهذه السلسلة من حوامل او ناقلات الالكترونات فان الطاقة (ATP) تتكون بعملية الـ (Photosynthetic Phosphorylation) (Arnon, 1954).

أما مصير الألكترونات فيحتمل وجود طريقتين أونهما ان الالكترونات قد ترجع إلى الكلوروفيل وتعيد هيئته الأصلية أي أن الألكترونات تسير بشكل دائري

ويكون مجرى الألكترونات ضمن ما يسمى بالـ (Photosystem I) أي النظام الضوئي المتعلق بالموجة الطويلة نسبيا (أطول من 685 mu) وفي أثناء سريان الالكترونات تتكون جزيئات الـ ATP بعملية تسمى (Cyclic Photophos Phorylation) كما يعتقد بتكوين مولين (2 moles) من ATP لكل زوج واحد من الالكترونات الجارية بشكل الدائرة (شكل رقم ٤٢).

أما الطريق الآخر لمصير الالكترونات فهو انتقال وتحول الألكترونات إلى مركب في حالة مؤكسدة ومن ثم اختزاله ويعتقد العالم Arnon بوجود المركب المختزل (Reductant) في جهاز سمي (Photosystem) لذلك يستنتج بوجود تفاعلين للضوء في حالة متعاقبة ومرتبطة بسلسلة من ناقلات الألكترونات (شكل رقم ٦-١) وتتكون الطاقة مرة أخرى بعملية تسمى(noncyclic Photophosphorylation) مصحوبة بتكوين مركب الـ (Ferredoxin) المختزل (Fd. Red).

$$4\,Fd_{ox} + 2ADP + 2H_3PO_4 + 2H_2O \xrightarrow[\text{chloroplast}]{h\nu} 4Fd_{red.} + 2ATP + O_2 + 4\,H^+$$

.....(٦-٣)

بيد أن الـ (Ferredoxin) المختزل لا يرجع الألكترونات مرة أخرى إلى الكلوروفيل كما هو الحال في الـ (Photosystem I) وبدلا من ذلك يحول الألكترونات إلى الـ (NADP) مكونا (NADPH) الذي يقوم بوظيفة الاختزال في العديد من تفاعلات البناء الحيوي (Biosynthesis) ومن الجدير ذكره أن(NADPH) قد يوجد في أجزاء أخرى من الخلية وليس مقتصراً في وجوده على الكلوروبلاست.

وكما ذكر في حالة (cyclic Photoposphorylation) فان الألكترونات المنبعثة من الكلوروفيل قد ترجع إليه بينما في حالة الـ (non cyclic Photophosphorylation) الذي يحدث في الـ Photosystem II فان الألكترونات تختزل الـ NADP لذلك يعتقد بأن استقرار الكلوروفيل يتم عن طريق الألكترونات القادمة من الماء.

لقد لخص Hill ومساعديه عندما عزل الكلوروبلاست من الأوراق النباتية وقال ان CO_2 ليس ضروريا ان يكون العامل مؤكسد وتكوين الاوكسجين بل ان أي مركب اصطناعي يتسلم الألكترونات قد يؤدي دور العامل المؤكسد.

$$4A_{ox.} + 2H_2O \xrightarrow[\text{chloroplast}]{hv} 4\,A_{red.} + 4H^+ + O_2 \quad ....(٤-٦)$$

أي أن CO_2 ليس ضروري للدخول في تفاعلات الضوء والحقيقة ان اعمال Hill تعد اكتشافا مهما في عملية التركيب الضوئي لأنه لأول مرة تجرى تفاعلات التركيب الضوئي خارج جسم النبات. لقد وجد ان الضوء يسبب اكسدة الماء بعملية تسمى Photolysis كالآتي:

$$H_2O \rightarrow H^+ + OH^- \quad ....(٥-٦)$$

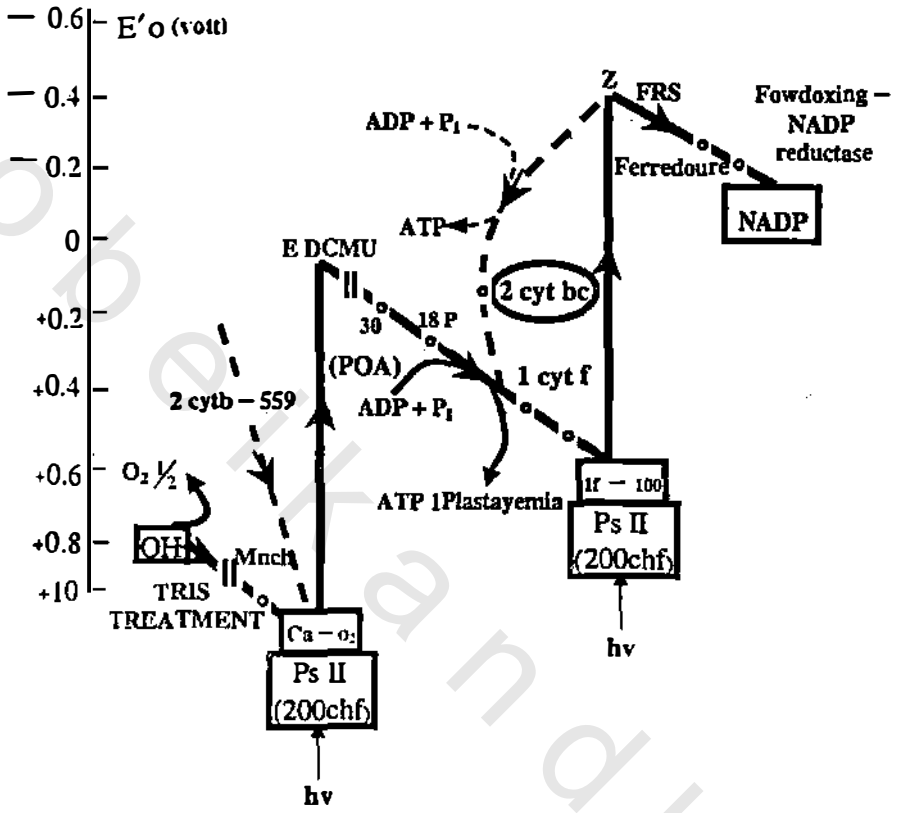
$$OH^- \xrightarrow[\text{chloroplast}]{hv} \frac{1}{2}O_2 + 2e^- \quad ....(٦-٦)$$

$$H_2O \longrightarrow \frac{1}{2}O_2 + 2H^+ + 2e^- \quad ....(٧-٦)$$

ومما يجدر ذكره انه في تفاعل Hill أن الألكترونات الناتجة تختزل عادة مركب اصطناعي وليس مركبا فسيولوجيا ولكنه وجد في حالة التركيب الضوئي فان هذه الالكترونات المنبعثة في الـ (Photosystem II) تستخدم في اختزال مركب فسيولوجي عرف بعدئذ بأنه (NADPH)

$$2NADP^+ + 2H_2O \xrightarrow[\text{chloroplast}]{hv} 2NADPH + 2H^+ + O_2 \quad ...(٨-٦)$$

وباختصار تتكون من تفاعلات الضوء ثلاثة مواد ثابتة هي NADPH ATP والاوكسجين الذي يخرج كناتج عرضي بينما المركبين ATP وNADPH والاوكسجين الذي يخرج كناتج عرضي بينما المركبين ATP وnadph اطلق عليهما (Assimilatory Power) لأنها يستعملان في اختزال CO_2 إلى الكاربوهيدرات في تفاعلات الظلام.



شكل رقم (٦-١)- رسم تخطيطي لانتقال الالكترونات في عملية التركيب الضوئي في البلاستيدات الخضراء ويرى هنا تفاعلات الضوء وعملية Photophosphorylation المتعلقة بتكوين الطاقة الحيوية كما يوضح اشتراك الـ Cytochromes والمركبات الوسطية الأخرى في نقل الالكترونات. عن: Hatsh et al, 1971

التنفس Respiration

باستثناء البكتريا المسماة (Chemosynthetic Bacteria) التي تستعمل الطاقة الكيمياوية الناتجة من اكسدة بعض المواد المعدنية لغرض بناء المواد العضوية فان معظم بقية الخلايا تعتمد على المركبات العضوية المجهزة بواسطة الخلايا القائمة بالتركيب الضوئي وطبيعي تستعمل هذه المركبات لتغذية الحيوانات وقسما من الأنسجة غير الخضراء في نفس النباتات كالجذور.

فبالنسبة للحيوانات فهي تعتبر طفيلية على النباتات بينما الجذور والأقسام الأخرى غير الخضراء في النباتات تكون في حالة تعايش مع القسم الخضري القائم بالتركيب الضوئي إذا كان كل منهما يتبع لكائن حي مختلف. فالجذور تجهز القسم الخضري بالماء والمغذيات وتستلم بدلا من ذلك المواد الكاربوهيدراتية وخاصة السكريات ومن المعلوم ان اولى خطوات هدم السكريات تحدث في السايتوبلازم حيث تتكسر السكريات إلى مركبات أبسط منها تركيبا ولكن الخطوات اللاحقة والتي تحرر اكثرية الطاقة تحدث في جسيمات برتوبلازمية متخصصة تسمى (Mitocondria). وكما هو الحال في التركيب الضوئي الذي درس في الكلوروبلاست المعزولة من الخلية فان ميكانيكية التنفس الهوائي قد عرفت عند عزل الـ Mitocondria ودراسة الوظائف الـ Mitocondria بصورة مفصلة. ولأجل تكملة التنفس الهوائي وأكسدة السكريات أكسدة تامة إلى ماء وCO_2 مع تحرير الطاقة لابد من حدوث ثلاثة خطوات مهمة وهي حسب الترتيب.

١) Glycolysis.

٢) Krebs cycle أو TCA cycle.

٣) Respiration Phosphorylation أو Oxidative Phosphorylation.

ففي الخطوة الأولى Glycolysis أو التنفس اللاهوائي ويحدث في السايتوبلازم وفيه يبتدأ بالكلكوز ويتهدم عبر سلسلة تفاعلات حيوية لا تحتاج للاوكسجين عادة (عدم الاحتياج للاوكسجين غير دقيق جداً) وتنتهي بتكوين حامض ثلاثي الكاربون يسمى Pyruvic Acid ($CH_3 - CO - COOH$) أما المرحلة أو الخطوة الثانية حيث ينتقل الـ Pyruvic acid إلى الـ (Mitocondria) ثم يتحول بفقدان CO_2 إلى مركب ثنائي الكربون يسمى (Acetyl CoA) ($CH_3 - CO - S - CoA$) الذي يتفاعل مع حامض رباعي الكاربون يسمى Oxaloacetic acid ليكون حامض سداسي الكاربون (Citric Acid) وهذا الحامض يعاني عدة تغيرات وتفاعلات حيوية بشكل دائري وتفقد ذرتا الكاربون اللتان دخلتا الدورة بشكل Acetyl CoA ليعاد تكوين Oxaloac etic acid واطلق على هذه الدورة Kerbs cycle نسبة إلى مكتشفها

وتسمى Krebs Tricarboxylic acid cycle (TCA cycle) وبما ان الاحماض العضوية في دورة Krebs تحدث أغلبها بواسطة انزيمات الـ Dehydrogenases لذلك تتكون الـ Coenzymes المختزلة مثل NADH أو Prosthetic group المختزلة مثل $FADH_2$ ولاجل اعادة الدورة ثانية تحدث المرحلة الثالثة حيث تتأكسد هذه الـ NADH أو $FADH_2$ في الـ (Mitocondria) ايضا ويتم بأخذ الكتروناتها من قبل عدة حوامل ناقلة للالكترونات كالـ Cytochromes حتى المستلم النهائي للالكترونات وهو الاوكسجين Terminal electron acceptor وتسمى هذه السلسلة من المركبات الناقلة للالكترونات بـ Respiratory Chain أو Electron Transport Chain (شكل رقم ٣٥).

ان مرور الالكترونات عبر هذه السلسلة تحدث الاكسدة والاختزال لكل جزء في هذه السلسلة وبسبب مرور الالكترونات بشدة إلى المستلم النهائي للالكترونات (الاوكسجين) فان قسماً من الطاقة تخزن وذلك بتكوين الـ

$$ADP + P_i \longrightarrow ATP, ATP$$

بعملية تسمى Oxidative Phosphorylation تميزاً عن عملية الـ Photosynthetic Phosphorylation الموجودة في التركيب الضوئي. ومما يجدر ذكره انه عند حرمان الانسجة المتنفسة هوائيا من الاوكسجين فان عملية الـ Glycolysis تحدث فقط مما يؤدي إلى تراكم نواتج التفاعلات الحيوية وتسبب تسمم الخلايا. هذا ويظهر ان القسم النهائي من سلسلة الـ Electron Transport chain تنشط الاوكسجين الجوي وتختزل ايونات الهيدروجين إلى الماء.

$$\frac{1}{2} O_2 + 2H^+2e^- \rightarrow H_2O \qquad \ldots(٩-٦)$$

ان انخفاض الـ Oxidative Phosphorylation يؤدي إلى قلة معدل التنفس وذلك باختفاء الـ Substrates كما ان استهلاك الاوكسجين ينخفض ايضا كما وجد ان انخفاض معدل الـ Oxidative Phosphorylation يتعلق بنقص كمية الـ H_3PO_4 او كمية ADP هذا وقد وجد ان عملية الـ Coupling بين ADP و P_i لتكوين ATP اثناء

لنتقال الالكترونات عبر الـ electron transportchain قد تثبط باستعمال المواد المسماة Uncoupler ومن اشهر الـ Uncouplers هو2,4 dinitrophenol (DNP) الذي يزيد من معدل التنفس واستهلاك الاوكسجين دون حدوث عملية الـ Oxid. Phosphorylation ولهذا لا تخزن الطاقة الحيوية. ويمكن الاستنتاج بأن مركبات الـ Uncouplers تثبط العمليات الحيوية المعتمدة على الطاقة.

هذا ولا تعتبر عملية التنفس معاكسة لعملية التركيب الضوئي بصورة دقيقة ولكن الاختلاف يظهر في المراحل الاولى المتعلقة بأمتصاص الطاقة الضوئية وهذه الخاصية تتعلق فقط بالتركيب الضوئي وعندما تتكون القوى المختزلة الاولية فان بقية التفاعلات متشابهة حيث تزال الالكترونات بسرعة مما يؤدي إلى خزن الطاقة وتكوين مركبات الـATP ولما بقية التفاعلات فهي متشابهة.

الامتصاص في الانسجة النباتية غير الخضراء

ان الطاقة اللازمة لنقل الايونات في الانسجة غير الخضراء تأتي من أكسدة المواد اثناء سير العمليات الحيوية (Metabolism) ولقد لوحظ بأن ظروف التهوية الرديئة والسموم وغيرها تثبط نقل الايونات.

أما علاقة عملية انتاج الطاقة بالتنفس مع ميكانيكية نقل الايونات عبر الأغشية الخلوية فهي لازالت مدار ابحاث مركزة. وعند دراسة الطاقة قد استعملت نوعين من الجسيمات الخلوية المنفصلة وهي الكلوروبلاست للتركيب الضوئي والـ Mitocondria للتنفس. وعند دراسة نقل الايونات عبر اغشية هذه الجسيمات فقد ظهرت نوعا من الصعوبات التكنيكية كما انه عند عزل هذه الجسيمات يؤدي إلى تلف بقية مكونات الخلية وتعطيل بقية سائر التفاعلات الحيوية ومن الصعوبات الأخرى انه عند تعريض الانسجة النباتية إلى محاليل من الايونات الاحادية الشحنة مثل KCl بغياب الكالسيوم فقد لوحظ ان هذه المحاليل تتلف الاغشية الخلوية وتوقف ميكانيكية نقل الايونات ولهذا اقترح Epstein بأن المحاليل الحاوية على تركيز واطيء من الكالسيوم تمثل الحد الادنى لما يسمى بـ Physiological saline في تأثيره على الانسجة النباتية. ويمكن القول بأن تجمع الايونات بغياب الكالسيوم

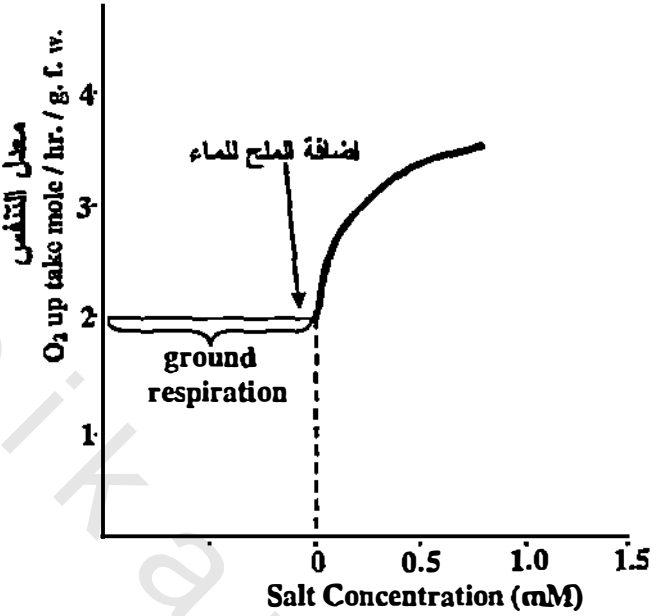
يعكس قابلية عمل نظام نقل الايونات المعطل نسبيا كما لوحظ في بعض التجارب بأن بعض الايونات الاحادية الشحنة قد تحل محل ايونات الكالسيوم. ومن الصعوبات الاخرى تلك المتعلقة بتركيز الاملاح العالي فقد يحدث الامتصاص بميكانيكية معينة في التركيز الواطيء(1 mM) ويمكن ان تحدث ميكانيكية اخرى في التراكيز العالية من الايونات مما يؤدي إلى حدوث تداخل بين الطريقتين الميكانيكيتين للامتصاص.

كيفية تعلق عملية انتاج واستهلاك الطاقة بعملية امتصاص العناصر المغذية حيويا

١- فرضية Electrochemical Hypothesis

ان اول دراسة حول ربط عملية التنفس بنقل الايونات قد سميت فرضية تنفس الايونات السالبة Anion Respiration وقام بها الباحث السويدي Lundegardh سنة ١٩٣٠ واعقبتها سلسلة تحويرات وقد لوحظ في البداية ان للنباتات النامية في الماء تتنفس بمعدل ثابت Ground Respiration أو Steady State Respiration شكل رقم (٦-٢) وبعد اضافة الملح للماء وجد ان النسيج النباتي او النبات يتنفس بمعدل أعلى وسماه Salt Respiration ولوحظ ان معدل الزيادة في التنفس يتناسب مع كمية الايونات السالبة الممتصة كما وجد ان مادة السايانيد Cyanide تثبط عملية Anion Respiration دون التأثير على عملية الـ Ground Respiration. ان تلك النتائج تشير إلى وجود علاقة بين امتصاص الاملاح ونظام الـ Cytochromes في التنفس لان الـ Cyanide هو عامل مثبط في التنفس وبما ان عملية التنفس تنتج الطاقة لذلك تكون هناك علاقة بين الطاقة والامتصاص.

وبما ان الغرض من الـ Cytochromes chain هو نقل الالكترونات من المواد المتفاعلة Substrates بواسطة نظام الـ Cytochromes باتجاه المستلم النهائي للالكترونات (الاوكسجين) الذي يتواجد عادة في خارج غشاء الخلية لذلك يكون اتجاه نقل الايونات السالبة Anions معاكسا لنقل الالكترونات أي تنقل الايونات السالبة باتجاه الخلية وقد افترض Lundegardh بأن الايونات الموجبة تتحرك بصورة حرة Passive إلى داخل الخلية وتتبع فرق الطاقة الكهربائية الكيميارية التي تحرك الايونات السالبة.



شكل رقم (٦-٢) ظاهرة الـ Salt Respiration او ارتفاع معدل التنفس بزيادة تركيز الملح المضاف.

وطبيعي توضح فرضية Lundegardh العلاقة بين التنفس ونقل الايونات بصورة Stoichemistry كما اوضحها Robertson حيث قال انه في حالة التنفس الهوائي فان اربعة الكترونات تمر عبر سلسلة الـ Cytochromes لكل جزء واحد من الاوكسجين

$$O_2 + 4H^+ + 4e^- \longrightarrow 2H_2O \quad \ldots(٦-١٠)$$

وبناء على هذه المعادلة استنتج بعض الباحثين بانه اربعة مولات moles فقط من الايونات الاحادية الشحنة تنتقل عندما يستعمل مول واحد من الاوكسجين في عملية التنفس الملحي Salt Respiration ويظهر ان هذه العلاقة لم تثبت.

والشكل رقم (٣٤) يوضح ما يسمى بالـ Cytochrome Pump للباحث Lundegardh حيث يتحول ايون الحديدوز إلى ايون الحديديك قرب الغشاء الخارجي للخلية ويحمل معه الـ Anions ثم ينتقل أيون الحديديك عبر نظام الـ Cytochrome

بحالة مؤكسدة ومختزلة حتى الغشاء الداخلي فيختزل الحديديك بفعل الالكترونات الناتجة من تفاعلات الـ dehydrogenases ويلقى بالـ Anions إلى داخل الفجوة العصارية أو أي جزء من الخلية وبعبارة أخرى يتحول Fe^{+2} إلى Fe^{+3} في الغشاء الخارجي للخلية عند اضافة الكترون واحد الذي يذهب إلى البروتونات والاوكسجين ليكون الماء وان كل مول من الاوكسجين O_2 يحتاج إلى اربعة الكترونات لنقل اربعة (Anions) التي تنتقل إلى داخل الخلية. ومن التطورات الحديثة المتعلقة بالـ (salt respiration).

وعلاقته بنقل الايونات تلك التي وصفها Robertson ١٩٦٨ شكل رقم (٦-٣) لقد وجد Robertson بأن فصل الشحنات (Charge Separation) يحدث عندما تكون المواد الحيوية (Substrates) قد أدت إلى تكوين ايونات الهيدروجين والالكترونات والتي تكون منفصولة عن بعضها في الفراغ. وتستعمل هذه الالكترونات في اختزال الـ Oxid. Electron carrier ومن ثم ينتقل الـ Carrier إلى الجهة الاخرى من الغشاء مسبباً في تكوين ايونات الهيدروكسيل على الجهة الاخرى من الغشاء عندما تعاد اكسدة الـ carrier (شكل رقم ٦-٣)

$$2e^- + \frac{1}{2} O_2 + H_2O \longrightarrow 2OH^-$$

ولقد تصور Robertson بأن ايونات الهيدروجين والهيدروكسيل قد تتحرك إلى أجزاء الخلية الاخرى بواسطة شبكة منتشرة في الخلية وربما بواسطة حويصلات (Vesicles) تتكون من الشبكة الاندوبلازمية. ان فصل البروتونات وايونات الهيدروكسيل تسبب حركة الايونات فمثلا البروتونات (H^+) تتبادل عبر الغشاء الخلوي مع ايونات البوتاسيوم والهيدروكسيل يتبادل مع الكلور وفي هذه الحالة تُصرف الطاقة لاجل تلاقي الهيدروجين مع الهيدروكسيل وتكوين الماء.

ان الخصائص المتميزة لهذه الفرضية تشبه مضخة الاختزال والاكسدة حيث يتعلق نقل الايونات بعملية فصل الشحنات والتي بواسطتها أيونات الهيدروجين والالكترونات الناتجة من المواد المتفاعلة تسير في طرق منفصلة وطبقا لنظرية Mitchell المتعلقة بتكوين الـ ATP بسبب ايونات الهيدروجين فان Robertson يعتقد بأن نقل الايونات بسبب فصل الشحنات يؤدي إلى طريقة بديلة لتكوين الـ ATP

$ADP + P_i \longrightarrow ATP$ ويظهر ان فرضية Robertson وجهت الانتباه إلى الـ Mitocondria والـ Chloroplast والعلاقة بين نقل الايونات وتكوين الـ ATP بواسطة هذه الجسيمات البروتوبلازمية الخلوية.

٢- الفرضية المتعلقة بتكوين الـ ATP

بسبب ان الـ ATP هو مركب حامل الطاقة لذلك يعتقد ان الـ ATP قد يجهز الطاقة لنقل الايونات واذا كان النقل يحدث بواسطة حامل carrier عابر للاغشية الخلوية لذلك نفترض بأن هذا الحامل يشحن بالطاقة في احدى جهات الغشاء بعملية الـ phosphorylation اثناء نقل الايون وبمساعدة انزيم ناقل الفوسفات فيتكون مركب معقد ومن ثم يلقى بالايون في الجهة الاخرى من الغشاء مصحوبا بفقدان الفوسفات كما في شكل رقم (٦-٤). ومن ملاحظة هذا الشكل نرى ان الخطوتين الاخرتين تسهل عملية الـ Phosphorylation وتكون الـ ATP وكذلك عملية الـ Phosphorylation لحامل الايونات (R) بمساعدة ATP كما يلي:

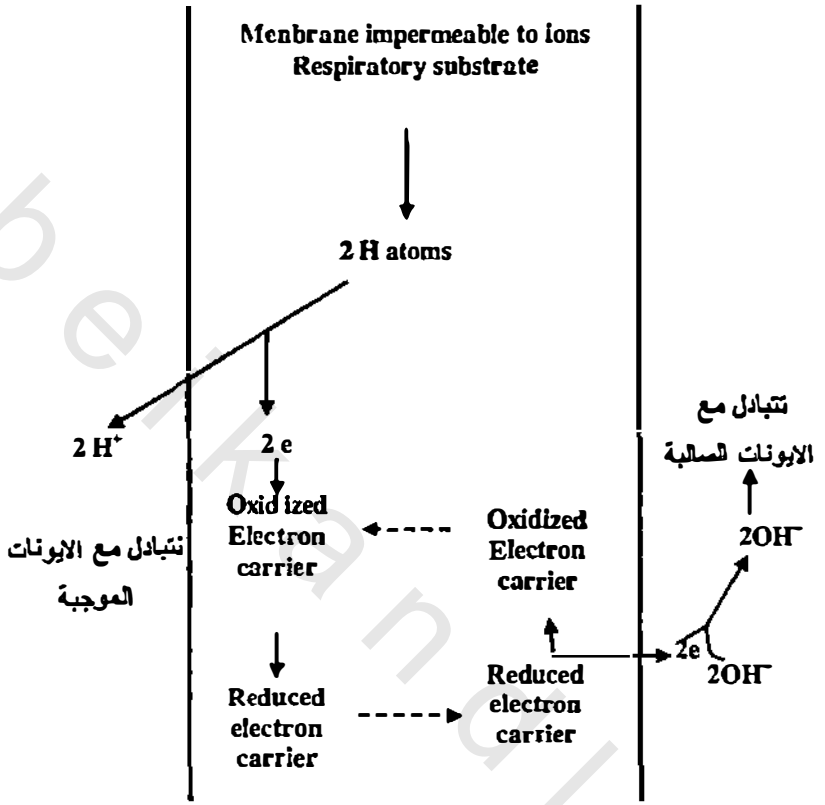
$$ADP + P_i \longrightarrow ATP + H_2O$$

$$ATP + R \longrightarrow ADP + R-P \qquad \ldots(٦-١١)$$

$$Sum\ P_i + R \longrightarrow R-P \qquad \ldots(٦-١٢)$$

بمعنى ان الطاقة قد صرفت او استعملت. ومن الجدير ذكره ان مصدر الـ ATP هو الـ Mitocondria والكلوروبلاست كما ان الـ ATP يمكن نقله بين مختلف اجزاء الخلية.

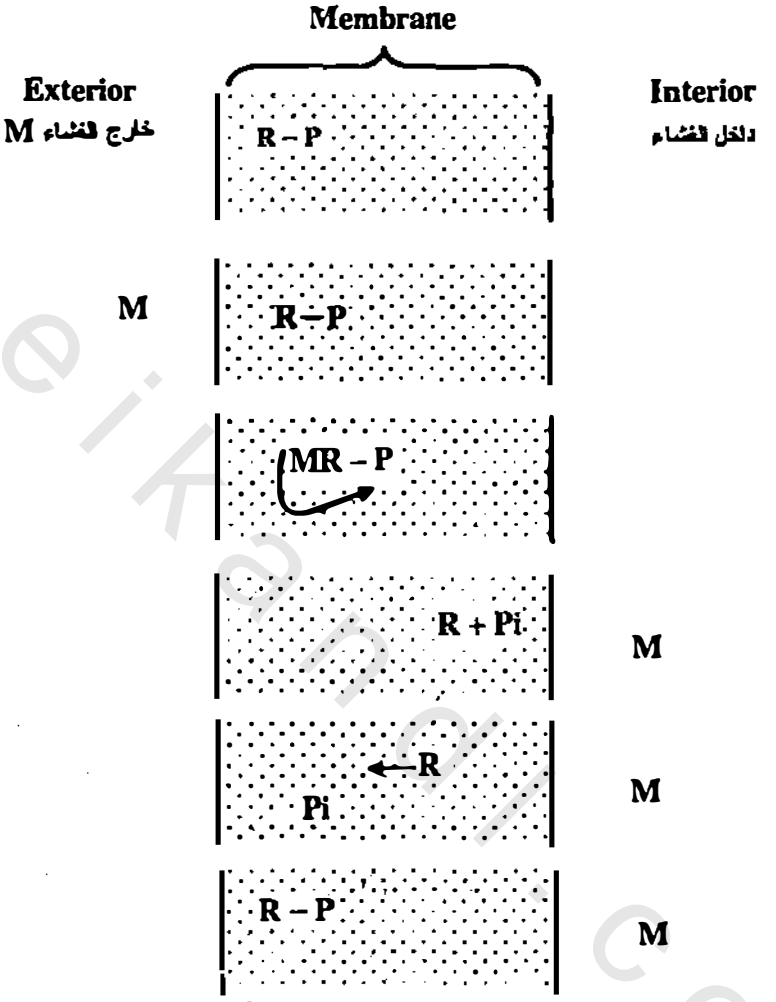
وبما ان معظم الـ ATP في الخلية غير الخضراء يأتي من التنفس بعملية الـ Oxid. Phosphorylation لذلك أي عملية تثبط التنفس وعملية الـ (Oxid. Phosphorylation يتوقع لها ان تثبط عملية نقل الايونات.



شكل رقم (٦-٣) رسم تخطيطي يوضح ظاهرة فصل الشحنات Charge separation أي فصل ايونات الهيدروجين عن الالكترونات في الأغشية الخلوية

عن: Robertson, 1968

obeikandl.com



شكل رقم (٦-٤) رسم تخطيطي يوضح كيفية استعمال الـ ATP للسفرة الحامل Carrier وتنشيط النقل.

M هو الايون

R هو Un phosphorylated carrier

R – P هو Phosphorylated carrier

MR – P هو معقد الايون مع الحامل المنشط Phosphorylated carrier is complex

P هي فوسفات غير العضوية

الأدلة المؤيدة لعلاقة التنفس بنقل الأيونات

ان اول دليل على ارتباط التنفس بنقل الأيونات قدمة Robertson ومساعديه في دراسته حول تأثير الـ 2,4 dinitrophenol (DNP) على انتاج الطاقة. ومن المعلوم انDNP يعتبر uncoupler وهو يسمح بنقل الألكترونات دون انتاج الطاقة بشكل (ATP) كما لاحظ Robertson بأن DNP يزيد في معدل استهلاك الاوكسجين دون حدوث امتصاص KCl ولهذا فسره بعض الباحثين بأن عملية الـ Phosphorylation وليس جريان الالكترونات هي المتعلقة بنقل الالكترونات كما توجد أدلة أخرى بأن انتقال الأيونات يثبط بوجود بعض المواد الغريبة التي تتداخل قليلا أو كثيراً مع نقل الألكترونات ولكنها توقف انتاج الطاقة ATP. ان هذه الأدلة تؤيد ارتباط التنفس مع نقل الأيونات خلال تكوين الـ ATP. كما قام Bledsoe وجماعته سنة ١٩٦٩ بدراسة امتصاص ايونات الفوسفات المشعة من قبل جذور الذرة (Zea mays) وملاحظة تأثير مضاد الحيوية (Oligomycin) الذي يمنع تكوين الـATP في الـ (Mitocondria) وقارنوا تكوين الـ ATP مع امتصاص أيونات الفوسفات غير العضوية خلال فترة اربع دقائق بغياب ووجود الـ Oligomycin فوجدوا ان الـ Oligomycin يمنع تكوين الـ ATP بنسبة الثلث دون التأثير على امتصاص الفوسفات وخلال مدة أطول في التجربة لوحظ ان الـ Oligomycin يمنع تكوين الـ ATP بنسبة أكبر وكذلك يتداخل مع امتصاص أيونات الفوسفات غير العضوية. ولهذا اعتقد بأنه في الفترات القصيرة من التجارب فإن كمية الـATP المتوفرة في النسيج النباتي تكفي لامتصاص الفوسفات ولكن دون اعادة تكوين كميات أخرى من الـ ATP في حالة وجود المثبط Inhibitor مما يؤدي إلى استفادة المخزون من الطاقة (ATP) وقلة معدل امتصاص أيونات الفوسفات وفي تجارب أخرى لوحظ تعلق الـ ATP في نقل وامتصاص أيونات العناصر الغذائية الأخرى. وعلى نقيض هذه الآراء أوجد Cram سنة ١٩٦٩ فرضية تؤيد فكرة ما يسمى (Redox Pump) والمرتبطة بين التنفس ونقل الأيونات وكانت نتائج Cram غير متفقة مع التعليلات الخاصة باقتران مجرى الأيونات بواسطة الـ ATP. أما Polya and Atkinson فقد درسا سنة ١٩٦٩ امتصاص البوتاسيوم والصوديوم والكلور من

قبل قطع من جذور البنجر (Beta vulgaris) وان الأيونات الموجودة كانت بتركيز (0.5 mM) حتى يكون الامتصاص عن طريق الميكانيكية الأولى (ذات الالفة العالية) ووجدا أن امتصاص الأيونات ومحتوى الطاقة (ATP) في النسيج النباتي لم ينخفض بأي من المواد السامة ولهذا فان هذين الباحثين فسرا نتائجهما كدليل للعلاقة المباشرة بين مجرى الألكترونات والميكانيكية الأولى لامتصاص الأيونات. والحقيقة أنه لم تؤخذ النتائج بشأن نقل الألكترونات كما أن التجربة فشلت في ربط علاقة كمية الـ ATP الكلية في النسيج النباتي مع امتصاص الأيونات كما يحتمل وجود تجزأ في أماكن خزن الـ ATP ضمن الخلية.

وفي سنة ١٩٥٧ استطاع Skou الدنماركي عزل انزيم الـ ATP ase الذي يحلل مائيا ATP إلى ADP مع H_3PO_4 وان هذا الانزيم يحتاج إلى المغنيسيوم والصوديوم والبوتاسيوم لأجل ان يكون فعالا وقد أبد علاقة امتصاص الصوديوم والبوتاسيوم مع(Na – K – Transport ATPase) في الانسجة الحيوانية.

لقد وجد ان انزيم الـ ATPase في الحيوانات والمتعلق بنقل الايونات يمتلك الخصائص التالية:

١) وجود الانزيم في الانسجة الحيوانية فقط.

٢) ان انزيم يرتبط بالاغشية الخلوية.

٣) يعتمد في فعاليته على وجود الصوديوم والبوتاسيوم.

٤) تثبط فعاليته بالـ Glycoside المسمى (Ouabain).

وعند مراجعتها للشكل المرقم (٤٥) فقد يحتمل بان انزيم الـ ATPase قد يلعب دوره الملائم في ميكانيكية الـ (carrier ATP mediated) الخاصة بنقل الايونات لان الانزيم قد يسبب تحلل الـ ATP إلى ADP وH_3PO_4 مع تكوين المركب المعقد المسمى بـ Phosphoryla ted carrierioncomplex (MR - P) ولهذا اتجهت الانظار لمعرفة الانزيم ATPase المتعلق بنقل الايونات في الانسجة النباتية. ومن المعلوم ان الانزيم المحلل لـ ATP مائيا وينشط بالايونات الموجبة

الاحادية الشحنة قد وجد فعلا في الانسجة النباتية ولكن التجارب لم تكن مقنعة بأن هذا الانزيم هو الـ ATPase المتعلق بنقل الايونات.

ولكن على اساس المبدأ الحيوي (Biochemical basis) فقد يوجد تشابه في نقل الايونات عبر الاغشية الخلوية بين الحيوانات والنباتات وخاصة مايتعلق بواسطة فعالية الانزيم ATPase ونقل او امتصاص الايونات على الرغم من اختلاف الانزيمات بين الانسجة النباتية والحيوانية.

أما دراسات الـ Histochemical Studies فقد اظهرت بان فعالية الـ ATPase تكون موجودة على أسطح خلايا الجذور وخاصة الـ (vesicles Plasmalemma) or (Plasmalemma) الناتجة من الـ Plasmalemma والتي تقترب من الايونات وتلتهمها ويظهر ان هذه الـ (Plasmalemma vesicles) تذوب في السايتوبلازم وتحرر الايونات واطلق على هذه العملية كما ذكرنا سابقا الـ (Pinocytosis) وان عملية الـ(Pinocytosis) يجب تنشطيها بالطاقة – ATP ATPase في الـ (Plasmalemma).

لقد استطاع Hodges ومساعديه عزل الانزيم ATPase من الجزء المسمى (Particulate) المستخرج من جذور الشوفان (Avena sativa) ووجد ان الانزيم ينشط بالمغنيسيوم وكذلك الملح KCl على الرغم من عدم وجود علاقة مباشرة بين وجود KCl وNaCl معاً وفعالية الانزيم ATPase كما لم يلاحظ تأثير المثبط (ouabain) أما Fisher وجماعته فقد وسع بحوثه سنة ١٩٧٠ لتشمل جذور الحنطة Triticum vulgare والذرة (Zea mays) والشعير (Hordeum vulgare) وكانت نتائجهم تؤيد نسبيا العلاقة بين نقل الايونات وكذلك (Ion activated ATPase). والخلاصة ان علاقة عمليات التنفس والطاقة مع عملية نقل الايونات عبر الاغشية الخلوية في الانسجة النباتية غير الخضراء لاتزال مدار ابحاث ونقاش.

نقل الأيونات في الانسجة النباتية الخضراء

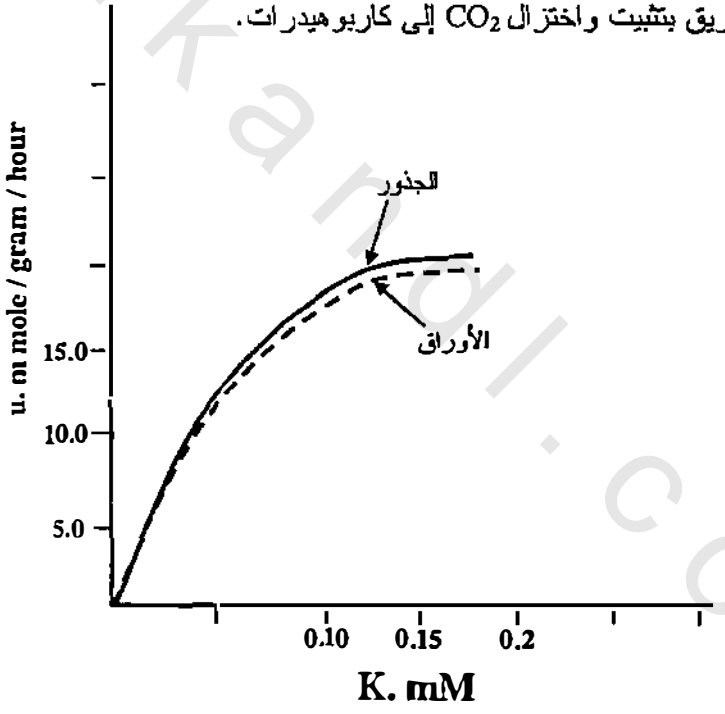
لقد لوحظ في كل من الاشنات والانسجة النباتية الخضراء بان امتصاص الايونات يزداد بوجود الضوء وكان بعض الباحثين يستعملون النباتات المائية ثم

اكتشف Smith و Epstein سنة ١٩٦٤ طريقة جديدة وهي استعمال قطع من الاوراق النباتية (Leaf Slice Technique) لاجراء تجارب دقيقة نسبيا على اوراق النباتات الراقية والنامية على الارض اليابسة. وعلى الرغم من وجود اختلافات في الانسجة الخضراء بين الاشنات والنباتات الراقية الا ان دراسة هذه الانسجة باجمعها قد تقدم الدليل المناسب لعلاقة امتصاص الايونات مع العمليات الحيوية وخاصة ما يتعلق بالطاقة واستعمالاتها في نقل الايونات. وبالنسبة لامتصاص الايونات في الانسجة الخضراء في النباتات الراقية يجب ان يعرف هل ان ميكانيكية انتقال الايونات في الانسجة الخضراء تختلف عما هي في الانسجة غير الخضراء (الجذور). لقد ظهر ان ميكانيكية الامتصاص متشابهة في الانسجة الخضراء وغير الخضراء لان Smith و Epstein سنة ١٩٦٤ وجد أن معدل امتصاص ايونات البوتاسيوم في حدود التراكيز الواطئة (مدى فعالية الميكانيكية الاولى ذات الالفة العالية) في كل من جذور الشعير واوراق الذرة متشابهة (شكل رقم ٦-٥).

كما وجد ان الميكانيكية الاولى لامتصاص البوتاسيوم في اوراق الذرة تشابه تقريبا تلك الموجودة في جذور الشعير من ناحية الـ (Kinetics) والتخصص (Selectivity) وتاثير الايونات المنافسة وتاثير درجات الحرارة المنخفضة. وعلى هذا الاساس استنتج Epstein وجماعته بان العمليات الحيوية المسؤولة عن امتصاص البوتاسيوم وخاصة مايتعلق بالحوامل (Carriers) متشابهة في اوراق الذرة وجذور الشعير وبعد ذلك اتسعت الابحاث والاستنتاجات التي مفادها عند استعمال تراكيز عالية من البوتاسيوم اكثر من (1mM) فان الانسجة الخضراء تظهر ما يسمى (dual Pattern of mechanism) وتشابه تلك الموجودة في الانسجة غير الخضراء كالجذور وهذا يعني إلى التشابه في ميكانيكية امتصاص ايونات البوتاسيوم والايونات الاخرى. والسؤال المهم الذي يواجهنا هو هل ان ميكانيكية نقل الايونات في الانسجة الخضراء تعتمد على الطاقة المجهزة من قبل الـ Mitocondria التي تعتمد في تحصيلها على الـ Substrates من الكلوروبلاست او ان نقل الايونات في الانسجة الخضراء يعتمد مباشرة على الطاقة

المجهزة من قبل الكلوروبلاست دون اللجوء إلى الـ Mitocondria أي هل ان نقل الايونات في الانسجة الخضراء يعتمد على الكلوروبلاست مباشرة او بصورة غير مباشرة (يعتمد على الـ mitocondria التي تعتمد على الكلوروبلاست) وكانت النتائج تشير إلى ان الانسجة الخضراء وفي وجود الضوء تمتص الايونات باعتمادها مباشرة على الكلوروبلاست دون الحاجة إلى عملية انتاج الطاقة بالـ (Oxid. Phosphorylation) التي تحدث في الـ Mitocondria وكانت الادلة ٨ عديدة منها.

١) تأثير الضوء على امتصاص الايونات من قبل الانسجة الخضراء بغياب CO_2 أي عندما تكون عملية التركيب الضوئي غير قادرة على الاستمرار إلى نهاية الطريق بتثبيت واختزال CO_2 إلى كاربوهيدرات.



شكل رقم (٦-٥): تأثير تركيز KCl أو أيونات البوتاسيوم K^+ على معدل امتصاص البوتاسيوم (v) من قبل جذور الشعير وأوراق الذرة.

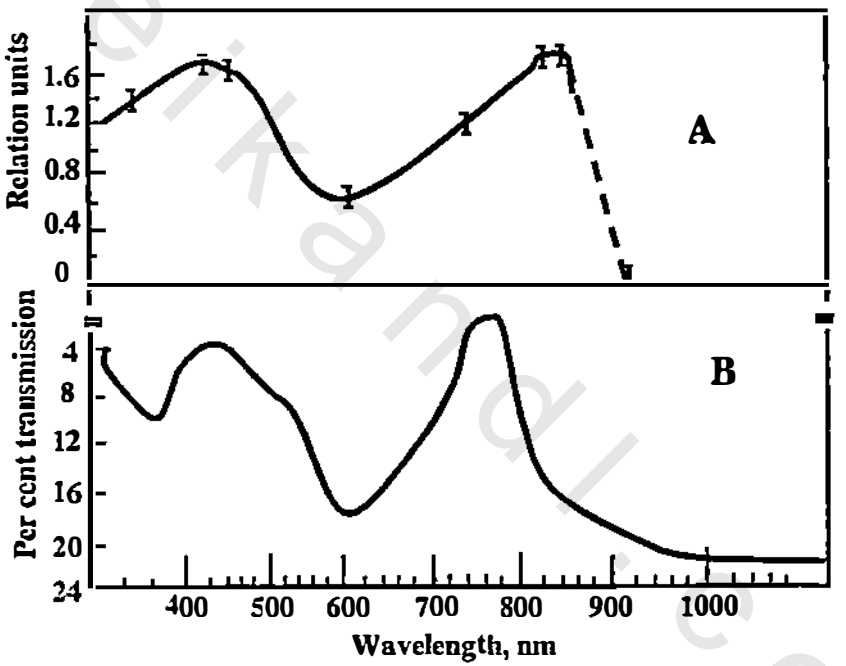
ان المنحنى هو نموذجا لمعادلة Km. Michaelis Menten يساوي 0.03 mM Vmax تساوي 13.0 mole / hr. / g. F. W. عن Epstein et al. 1963

٢) دراسة مايسمى بالـ Action Spectrum للتركيب الضوئي وكذلك لامتصاص الايونات.

٣) دراسة تأثير المثبطات (Inhibitors). لقد درس lookeren campagne سنة ١٩٥٧ امتصاص الكلور من قبل انسجة الورقة في النبات المائي (Vallisneria Spiralis) ووجد تأثير CO_2 على امتصاص للكلور من قبل النسيج يكون قليلاً عند وجود الضوء ولهذا استنتج بأن تأثير الضوء يكون مباشراً وليس خلال عملية الاختزال أو تثبيت CO_2 إلى المواد الكاربوهيدراتية التي تستعمل كمواد التفاعل (Substrates) لعملية التنفس في الـ (Mitocondria) والتي بغياب هذه المواد لا تستطيع الـ (Mitocondria) تحرير الطاقة(ATP). أما النتائج الأخرى فهي ملاحظة مايسمى بالـ Action Spectrum لامتصاص الكلور المعتمد على الضوء وكذلك للتركيب الضوئي ولاحظ Lookeren campagane توازي العمليتين في وجود الضوء (شكل رقم ٦-٦). ومن الجدير ذكره أن CO_2 قد ازيل من دوراق التفاعلات أي أن نواتج تفاعلات الضوء هي الفعالة في تحفيز امتصاص الكلور دون حدوث التثبيت الطبيعي لـ CO_2 وتكوين مواد الـ (Substrates) أما الدليل الآخر فهو تجارب استعمال المثبط المتخصص (Selective Inhibitor) فقد وجد Lookeren campagne بأن استعمال مثبطات التنفس تمنع فقط قسما من امتصاص الكلور في اوراق Vallisneria sp. المتعلق بالتنفس دون حدوث أي تأثير على امتصاص الكلور المعتمد على الضوء او التركيب الضوئي. لذلك استنتج بأن الـ ATP الناتج من الـ Photophosohorylation هو الذي يستعمل لمساعدة امتصاص الكلور من قبل الاوراق وثمة دليل آخر وهو الاستفادة من الفرق بين cyclic photophosphorylation وكذلك non cylic photophosphorylation حيث يمكن تنشيط أحدهم دون التأثير على النوع الآخر أو دون التأثير على التنفس (Rain, 1968). والشكل رقم (٦-٧) يوضح تأثير الضوء والمثبطات على معدل امتصاص البوتاسيوم من قبل أوراق الذرة) فقد وجد ان الـ DNP وهو uncoupler في عملية الـ Oxid. Phosphorylation في الـ Mitocondria يقلل كثيراً معدل امتصاص البوتاسيوم في الظلام بينما يكون تأثيره في الضوء قليلاً أما المركب dichlorophenyl - 1.1 - dimethylurea (DCMU). الذي

يمنع تحرر الاوكسجين بعملية التركيب الضوئي دون التأثير على عملية cyclic photophosphorylation فقد وجد انه لا يؤثر على امتصاص البوتاسيوم.

ان مثل هذه النتائج التي اوجدها Rains وغيره تشير إلى دور الـ ATP الناتج من عملية الـ Photophosphorylation كمصدر الطاقة لغرض امتصاص الأيونات في الأنسجة الخضراء وبوجود الضوء.



شكل رقم (٦-٦):

A: هو الـ Action spectrum لامتصاص الكلور.

B: هو الـ Action spectrum للتركيب الضوئي في ورقة نبات .Vallisneria sp.

عن: Lookeren campagne, 1957

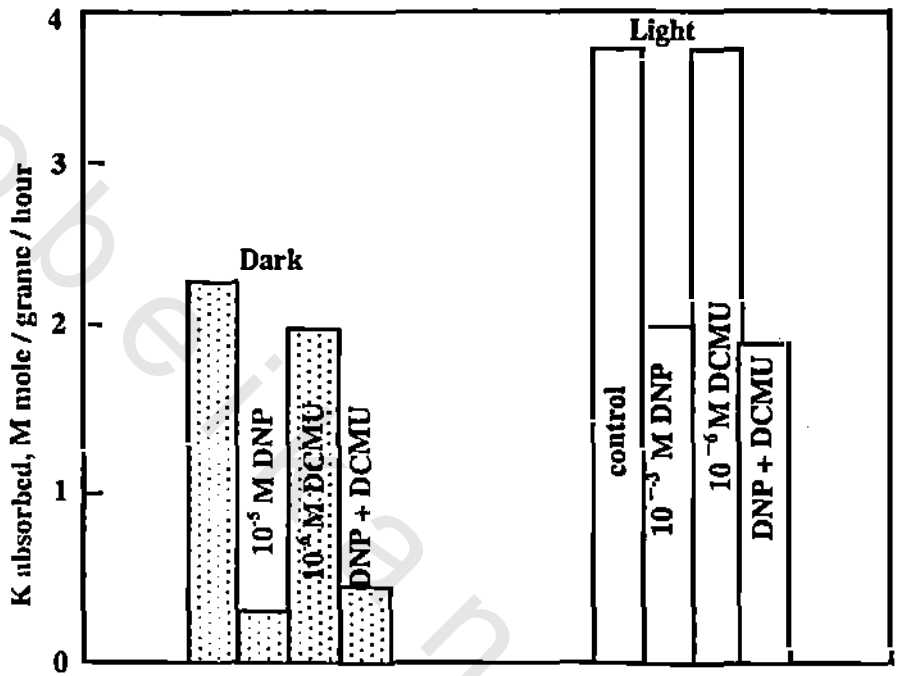
ومن الجدير ذكره انه عند غياب الـ CO_2 فان عملية الـ cyclic photophosphorylation هي التي تلعب دوراً رئيسياً في تكوين الطاقة ATP أما بوجود CO_2 فان كل من الـ cyclic photophosphorylation والـ non cyclic photophosphorylation تنتجان الطاقة (ATP) المستعملة في امتصاص ايونات العناصر المغذية. ويمكن القول بأن الـ DNP يؤثر تأثيراً كبيراً على انتقال الأيونات دون التأثير على التنفس مما قد يشير إلى وجود ارتباطاً بين الـ ATP وعملية انتقال الأيونات. وبصورة أدق ان العلاقة بين التنفس وانتقال الأيونات عبارة عن العلاقة بين ATP وانتقال الأيون.

ومما يجدر ذكره في تجارب Rains فان الـ Kinetics لامتصاص البوتاسيوم في حدود التراكيز الواطئة (الميكانيكية الاولى) تفترض بأن ميكانيكية الامتصاص في الضوء والظلام متشابهة والفرق بينهما هو مصدر الطاقة وبما ان مركبات الطاقة (ATP) تتكون أغلبها في الكلوروبلاست والـ Mitocondria لذلك يستنتج بأن كل من الكلوروبلاست والـ mitocondira يقوم بنفس الدور في نقل الايونات وذلك بتجهيز الـ ATP.

امتصاص الايونات في الاشنات الخضراء

توجد بعض الاختلافات في امتصاص الايونات في الاشنات الخضراء مقارنة بالنباتات الراقية بسبب الاختلاف في احتياجات العناصر المغذية.

ومن المعلوم أن الاشنات تكون غاطسة كلياً في المحلول الحاوي على المغذيات أما في النباتات الراقية فان الجذر هو الذي يقوم بوظيفة امتصاص المعادن من التربة ولكن امتصاص الايونات وبقائها في خلايا الجذر لا يشكل الا نسبة ضئيلة من مجموع انتقال الايونات.



شكل رقم (٦-٧) تأثير المثبطات antimetabolites على معدل امتصاص البوتاسيوم من قبل أوراق الذرة. تركيز KCl هو 0.1 mM وتركيز $CaSO_4$ هو 0.5 mM أما تركيز المثبطات فموشر في الشكل.

عن : Rains, 1968

كما ان الساق والأوراق يلعبان دوراً مهماً في موضوع نقل الايونات ويمكن اعتبارا ميكانيكية نقل الايونات في خلايا الورقة مشابهة تقريباً لتلك الموجودة في الجذر. ولنستعرض نقل الايونات في الاشنات فلقد درس Scott and Hayward سنة ١٩٥٣ حركة الصوديوم والبوتاسيوم في الاشنة البحرية Sea Lettuce (Ulva lactuca) روجدا في الظلام ان محتويات البوتاسيوم في الانسجة المحفوظة في الظلام أقل مما في الانسجة المحفوظة في الضوء وعلى عكس ذلك فالصوديوم ازداد تقريباً بنفس الكمية ومع ذلك فلا يوجد ما يشير إلى أن حركتي الصوديوم

والبوتاسيوم المتعاكستين هم مقترنتان بشدة كما هو الملاحظ في الأنسجة الحيوانية. ومن الاختلافات الاخرى في الامتصاص بين الاشنات والنباتات الراقية تلك المتعلقة باختيار الايونات وتأثيراتها المتبادلة (Ionic Selection and Mutual ion effects). فمن المعلوم ان ايونات الروبيديوم تشابه كثيراً أيونات البوتاسيوم ووجد ان النباتات الراقية لا تميز بين هذين الايونين فقد تمتص الروبيديوم بدل البوتاسيوم بينما وجد في بعض الأشنات وخاصة الاشنات البحرية انها تميز بدقة بين هذين العنصرين وهي تمتص أيونات الروبيديوم بكمية قليلة جداً مقارنة بالبوتاسيوم. أما التأثيرات المتبادلة للايونات Mutual ion effects فقد لوحظ في بعض الاشنات القاطنة في المياه العذبة ومنها Tolypella intricate ان امتصاص البوتاسيوم يعتمد على امتصاص الكلور بينما في الاشنة Chlorella pyrenoidose التي تعيش في المياه العذبة وجد ان امتصاص البوتاسيوم لا يعتمد عل امتصاص الكلور وكذلك الحال امتصاص الروبيديوم. أما في النباتات الراقية فلا زال مجال البحوث ضيقاً في مضمار التأثيرات المتبادلة للايونات. وعلى الرغم من هذه الاختلافات المذكورة يمكن اعتبار عملية نقل الايونات مرتبطة بالعمليات الحيوية كما هو الحال في النباتات الراقية. والسؤال المهم هل ان نقل الايونات في الاشنات الخضراء يرتبط مباشرة بنقل الالكترونات او انه ينشط باحدى أشكال الـ ATP؟ لقد اجرى الباحثون تجاربهم في الضوء والظلام على الاشنة الخضراء (Netella translucans) باستخدام المثبطات المختلفة التي تقلل جريان الالكترونات وعملية الـ phosphorylation واستنتج ان نقل الكلور يرتبط بجريان الالكترونات بينما نقل البوتاسيوم يعتمد على الـ ATP. كما وجد ان امتصاص الروبيديوم في الضوء من قبل الاشنة Chlorella pyrenoidose يعتمد على عملية الـ Photophosphorylation وكما هو الحال في أنسجة النباتات الراقية فان البحوث حول امتصاص البوتاسيوم – الصوديوم المنشط بالانزيم ATPase لم يثبت قطعاً في الاشنات أيضاً.

الامتصاص في أجزاء الخلية Organelles

لقد وجد ان بعض الايونات تنتقل بصورة حيوية عبر أغشية الـ Mitocondria كما وجد ان عملية نقل الايونات عبر أغشية الكلوروبلاست تعتمد على الطاقة. ان عملية نقل الايونات في الـ Organelles لا تشابه تلك الموجودة في الخلايا ولكن يظهر انها تعتمد على عملية الـ phosphorylation وتحتاج إلى الطاقة التي تحررها كل من الكلوروبلاست والـ Mitocondria.

obeikandl.com