الفصل الرابع

التنفس

تتضمن عملية التنفس استهلاك مركبات عضوية فى النسيج النباتى (هى عادة سكر) مع أكسجين الهواء الجوى لتكوين عدة مركبات وسطية إلى أن ينطلق فى نهاية الأمر ثانى أكسيد الكربون والماء. ويمكن الاحتفاظ بالطاقة المنتجة من عدة تفاعلات – من تلك التى يتضمنها أيض التنفس – فى صورة روابط عالية الطاقة تستعمل بواسطة الخلية فى تفاعلات لاحقة، أو قد تفقد تلك الطاقة كحرارة تنطلق مع ثانى أكسيد الكربون والماء. وتستخدم الطاقة والمركبات العضوية المنتجة أثناء التنفس بواسطة عمليات أيضية أخرى للمحافظة على جودة ونضارة المنتج. وتعرف الحرارة التى تنتج أثناء التنفس باسم الحرارة الحيوية، وهى تُسهم فى زيادة أحمال التبريد التى يجب أخذها فى الحسبان عند تصميم حجرات التبريد.

تتباين المنتجات كثيرًا فى المعدل الطبيعى لتنفسها، ويوجه جل الاهتمام فى مرحلة بعد الحصاد نحو خفض معدل التنفس والتفاعلات الأيضية الأخرى التى ترتبط بالمحافظة على جودة المنتج، وذلك بالتحكم فى البيئة الخارجية.

وعمومًا .. فإن فترة تحمل المنتَج للتخزين تتناسب عكسيًّا مع معدل تنفسه؛ ذلك لأن التنفس يمد النسيج النباتى بالمركبات التى تحدد معدل العمليات الأيضية ذات العلاقة المباشرة بخصائص الجودة، مثل الصلابة، ومحتوى السكر، والنكهة، والطعم ... إلخ (Saltveit ٢٠٠٤أ).

أيض التنفس

إن التنفس respiration هو بمثابة تفاعل هدم وأكسدة لجزيئات معقدة من مواد أولية تتواجد طبيعيًّا فى الخلايا النباتية، مثل النشا والسكريات والأحماض العضوية .. هدمها

إلى مركبات أبسط مثل ثانى أكسيد الكربون والماء. ويتوافق مع تفاعل الهدم ذلك إنتاج الطاقة ومركبات وسطية تلزم لدعم سلسلة من تفاعلات أيضية ضرورية لإدامة التنظيم الخلوى والمحافظة على سلامة أغشية الخلايا الحية. ونظرًا لأن معدل التنفس يرتبط ارتباطًا قويًا بمعدل الأيض، فإن تقديرات التنفس تعد وسيلة سهلة للتعرف على الحالة الأيضية والفسيولوجية للأنسجة دون الحاجة إلى إجراء اختبارات قد تؤدى إلى تدميرها. وعلى سبيل المثال، فإن أحداث الشيخوخة والنضج غالبًا ما تُصاحَب بتغيرات حادة فى التنفس.

الطاقة المنطلقة من التنفس

إن الهدف الرئيسى من تنفس الكائنات الحية هو المحافظة على تواجد قدر كافٍ من الـ adenosine triphosphate (اختصارًا: ATP)، فعملية التنفس الهوائى تتضمن توليد ATP من الـ adenosine diphosphate (اختصارًا: ADP) والفوسفور غير العضوى (Pi)، مع انطلاق ثانى أكسيد الكربون وبخار الماء. وإذا ما كان المستخدم فى التنفس سكر سداسى فإن معادلة التنفس يمكن بيانها، كما يلى:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 38\ ADP + 38\ Pi \longrightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 38\ ATP + 686\ kcal$$

ولمكونات ذلك التفاعل مصادر مختلفة ونهايات مختلفة. فمول الجلوكوز (١٨٠ جم) يمكن أن يأتى من السكريات البسيطة المخزنة (مثل الجلوكوز والسكرون)، أو من عديدات التسكر المعقدة (مثل النشا). كذلك فإن الدهون والبروتينات يمكن أن تشكل مواد أولية للتنفس إلا أن مكوناتها (مثل الأحماض الدهنية والجليسرول والأحماض الأمينية) تدخل فى مرحلة متأخرة من العملية. أما الـ ١٩٢ جم من الأكسجين التى تدخل فى التفاعل (٦ مول × ٣٢ جم/جزئ) والتى تستخدم فى أكسدة مول الجلوكوز فإنها تنتشر خلال النسيج من الهواء المحيط به، بينما تنتشر الـ ٦ مول من ثانى أكسيد الكربون (٢٦٤ جم) خارج النسيج. هذا فى الوقت الذى يندمج الـ ٦ مول من الماء الناتج من التفاعل (١٠٨ جم) ضمن المحاليل السائلة للخلية.

وبالنسبة للطاقة الناتجة من التنفس الهوائى (٦٨٦ كيلو كالورى/مول من الجلوكوز) فإن مسيرها يتوزع كما يلى:

١- حوالى ١٣ كيلو كالورى تفقد بسبب الزيادة فى الإنتروبيا entropy (عامل مقياس الطاقة غير المستفادة فى نظام دينامى حرارى) عندما ينكسر جزئ الجلوكوز المعقد إلى جزيئات أبسط.

٢- حوالى ٢٨١ كيلو كالورى (أى حوالى ٤١٪ من الطاقة الكلية المنتجة) تستخدم فى إنتاج ٣٨ جزئ ATP (٣٨ ATP × ٧,٤ كيلوكالورى لكل ATP).

٣- يفقد حوالى ٣٩٢ كيلو كالورى (أى حوالى ٥٧٪ من الطاقة الكلية المنتجة) على صورة حرارة.

وفى حقيقة الأمر، فإن معظم الطاقة الناتجة من التنفس تفقد على صورة حرارة نظرًا لأنه حتى الطاقة التى تحول إلى الـ ATP تنطلق ويفقد جزء منها فى كل مرة يحدث تفاعل يتطلب تحولات فى الطاقة.

وكلما ازداد معدل التنفس، ازدادت كمية الطاقة المنطلقة؛ فمثلاً .. يؤدى ارتفاع درجة الحرارة من صفر إلى ١٥°م إلى زيادة كمية الطاقة المنطلقة إلى ستة أضعاف تقريبًا فى الذرة السكرية والبسلة. وتصل الزيادة إلى عشرة أضعاف عند وصول الحرارة إلى ٢٧°م. وفى السبانخ تصل الزيادة فى الطاقة المنطلقة إلى تسعة أضعاف تقريبًا مع ارتفاع الحرارة من صفر إلى ١٥°م.

تفاعلات التنفس الهوائى

يتضمن التنفس الهوائى سلسلة من ثلاثة تفاعلات معقدة يحفز كل منها بعدد من الإنزيمات تقوم إما: (١) بإضافة مجموعة فوسفات تحتوى على طاقة الجزئ الأولى، أو (٢) إعادة ترتيب الجزئ، أو (٣) تحليل الجزئ إلى مكونات أبسط منه. وتلك المسارات الأيضية الثلاثة المتصلة معًا هى ما تعرف – على التوالى – بالأسماء: جلكزة glycolysis، ودورة حامض الترای كربوكسيلك tricarboxylic acid cycle (اختصارًا: TCA)، ونظام انتقال الإليكترونات electron transport system.

١ – الـ Glycolysis :

إن الـ glycolysis هي عملية تحلل الجلوكوز وهي تحدث في سيتوبلازم الخلايا وتتضمن إنتاج جزيئين من حامض البيروفيك من كل جزئ من الجلوكوز. وتشتمل على عشرة تفاعلات متميزة يتحكم في كل منها إنزيم مختلف. ومن أبرزها الإنزيمين phosphofructokinase (اختصارًا : PFK)، و pyruvate kinase (PK). ويمكن للخلايا أن تتحكم في معدل إنتاجها للطاقة بالتأثير في معدل الـ glycolosis، الأمر الذي يتم – أساسًا – من خلال التحكم في نشاط كل من الـ PFK، و PK. ويستخدم في هذا الشأن أحد نواتج الأكسدة – وهو الـ ATP – كمثبط (negative feed-back inhibitor) للتحكم في نشاط الـ PFK. هذا علمًا بأن الـ glycolosis تنتج جزيئين من الـ ATP وجزيئين من الـ NADPH من تحلل كل جزئ من الجلوكوز.

٢– دورة ثلاثي حامض الكربوكسيلك :

تحدث دورة ثلاثي حامض الكربوكسيلك tricarboxylic acid cycle (اختصارًا : TCA) في الميتوكوندريا، وتتضمن تحلل حامض البيروفيك إلى ثاني أكسيد الكربون في تسعة تفاعلات إنزيمية متتابعة. يفقد حامض البيروفيك أولاً مجموعة كربوكسيل (يعطى ثاني أكسيد الكربون) لينتج حامض الأسيتيك الذي يتحد مع مرافق إنزيمي ليعطى acetyl CoA. يدخل هذا المركب بعد ذلك في الدورة حيث يتحد مع الـ oxalacetate ليعطى حامض الستريك، وهو الذي يحتوى على ثلاث مجموعات كربوكسيل التي جاء منها اسم الدورة. وخلال سلسلة من سبع تفاعلات متتابعة تتضمن إعادة ترتيبات، وأكسدة، وفقدان لمجموعة الكربوكسيل .. يتحول حامض الستريك ثانية إلى oxalacetate، الذي يكون حينئذٍ مستعدًا لتقبل جزئ acetyl CoA آخر. وإلى جانب إنتاجها لعديد من الجزيئات الصغيرة التي تستعمل في التفاعلات الأيضية للخلية .. فإن دورة الـ TCA تنتج كذلك جزيئات من الـ flavine adenine dinucleotide (اختصارًا : $FADH_2$) وأربعة جزيئات من الـ NADH مقابل كل جزئ مستهلك من حامض البيروفيك.

٣- نظام انتقال الإليكترونات:

يحدث نظام انتقال الإليكترونات electron transport system على الأغشية في الميتوكوندريات. وهو يتضمن إنتاج الـ ATP من المواد الوسطية الغنية بالطاقة $FADH_2$، و NADH، علمًا بأن الطاقة التى توجد فى جزئ من NADH أو $FADH_2$ أكثر مما يلزم لمعظم العمليات الخلوية الحيوية. وفى سلسلة من التفاعلات ينتج جزئ من الـ NADH ثلاثة جزيئات من الـ ATP، بينما ينتج جزئ من الـ $FADH_2$ جزيئان من الـ ATP.

وفى غياب الأكسجين، يتراكم الـ NADH، والـ $FADH_2$ فى صورة مختزلة؛ أما فى صورتيهما المؤكسدتين (وهما NAD^+، و FAD) فإنهما يُستهلكا، وتنتهى دورة الـ TCA، وتصبح الجلكزة glycolysis هى المصدر الوحيد لإنتاج الـ ATP. ويعد إعادة تكوين الـ NAD^+ حتميًا لبقاء الخلية أثناء التنفس اللاهوائى، ويحدث ذلك أثناء فقد حامض البيروفيك للكربوكسيل اختزاليًا إلى كحول إثيلى أثناء أيض التخمر.

تفاعلات التخمر أو التنفس اللاهوائى

يتضمن التخمر أو التنفس اللاهوائى تحول السكريات السداسية إلى كحول وثانى أكسيد كربون فى غياب الأكسجين. ويمكن أن يتحول حامض البيروفيك المنتج خلال الجلكزة – عن طريق سلسلة من تفاعلات لا تتطلب أكسجين – إلى حامض لاكتيك، أو حامض ماليك، أو acetyl CoA. أو أسيتالدهيد acetaldehyde. ويعتمد المسار المتبع على pH الخلية، ومدى سبق تعرضها لحالات شدّ. والاحتياجات الأيضية الآنية لها. وتؤدى زيادة حموضة السيتوبلازم إلى تحفيز نشاط الإنزيم pyruvic decarboxylase الذى يحول حامض البيروفيك إلى ثانى أكسيد كربون وأسيتالدهيد. ويتحول الأسيتالدهيد بواسطة الإنزيم alcohol dehydrogenase إلى كحول إثيلى بتكوين NAD^+. وفى التنفس اللاهوائى(التخمر الكحولى) يُنتج جزيئان من الـ ATP و ٢١ كيلوكالورى من الطاقة الحرارية من كل جزئ من الجلوكوز. ولإدامة إنتاج الـ

ATP بمعدل يماثل معدل إنتاجه فى التنفس الهوائى يلزم استهلاك ١٩ جزئ من الجلوكوز مع زيادة معدل الجلكزة ١٩ ضعفا. ولكن نظرًا لأن جزيئين فقط من ثانى أكسيد الكربون ينتجان أثناء الجلكزة بدلاً من ستة جزيئات أثناء التنفس الهوائى. فإن معدل إنتاج ثانى أكسيد الكربون لا يزداد بمقدار ١٩ ضعف ولكن فقط بمقدار ٦,٣ مرة (١٩÷٣). وفى الوقت ذاته يحدث تراكم شديد للكحول الإثيلى مع إنتاج كميات أقل من الأسيتالدهيد.

هذا .. ويعرف تركيز الأكسجين الذى يتحول عنده التنفس من هوائى إلى لاهوائى باسم extenction point أو anaerobic compensation point، أو fermentative threshold. وبسبب اختلاف تركيز الأكسجين فى أنسجة الثمرة الواحدة بسبب سرعة انتشار الغاز خلالها ومعدل التنفس. فإن بعض أجزاء الثمرة قد يحدث فيها تنفس لاهوائى، بينما قد تكون أجزاء أخرى منها ما تزال تتنفس هوائيًا (Saltveit ٢٠٠٤أ).

معامل التنفس

غالبًا ما يحدد تركيب المنتَج المواد الأولية التى تستخدم فى التنفس، وبالتالى تتحدد قيمة معامل التنفس Respiretory Quotient (اختصارًا: RQ) تعرف الـ RQ بأنها نسبة ثانى أكسيد الكربون المنطلق إلى الأكسجين المستهلك أثناء التنفس. ويمكن قياس كلا من ثانى أكسيد الكربون والأكسجين بالمولات moles أو بالحجم. وتبعًا للمادة الأولية التى تؤكسد .. فإن قيمة RQ للمنتجات الطازجة تتراوح من ٠,٧ إلى ١,٣ فى حالة التنفس الهوائى.

إن الأكسدة الكاملة للماليت malate تحدث كما يلى:

$$C_4H_6O_5 + 3O_2 \longrightarrow 4CO_2 + 3H_2O$$

ويترتب على عملية الأكسدة إنتاج ثانى أكسيد الكربون بقدر يزيد عن الأكسجين المستهلك، بينما تؤدى أكسدة الجلوكوز إلى إنتاج ثانى أكسيد الكربون بقدر مماثل