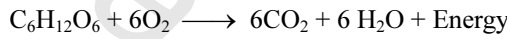


## التنفس الخلوي

ويقصد به مجموعة العمليات التي تحدث داخل الخلية والتي بموجبها يتم تحويل المواد الغذائية المعقدة إلى مركبات أقل تعقيدا في التركيب مع تحرير الطاقة الكامنة في تلك المواد على دفعات. وعملية التنفس هذه هي عملية أكسدة للمواد الغذائية واختزال للأكسجين لتكوين الماء فمثلا سكر الجلوكوز عندما يدخل في التنفس يكون إجمالي التفاعل لأكسدته عند ما يكون الأكسجين هو المستقبل النهائي على النحو التالي :



وهذا التفاعل منتج للطاقة، أي  $\Delta G$  تساوي - ٦٨٦ سعرا/جزيء. من المواد الغذائية التي تستخدم في التنفس النشا والسكريوز و الجلوكوز وغيرها من السكاكر والمواد الدهنية والأحماض العضوية وتحت ظروف معينة قد تستعمل البروتينات كمواد أولية للتنفس.

إن جزءا كبيرا من الطاقة الناتجة عن التنفس (نحو ٦٠٪) يكون بشكل طاقة حرارية قد تفيد بعض أنواع من الكائنات الحية تحت الظروف الباردة للمحافظة على حرارة جسم الكائن الحي (الثدييات والطيور وبعض الفقاريات الأخرى) ولكنها بالنسبة لجسم النبات، عموما، ليس لها تأثير يذكر. قد تفيد هذه الحرارة لغرض معين لاستحداث بعض عمليات الأيض الأخرى أو كل العمليات الفسيولوجية أو استغلالها كوسيلة تأقلمية في عملية التلقيح الخلطي كما سيرد في فقرة اقتران نقل الإلكترونات بالفسفرة التأكسدية (٤،١،٥)، وإلا فإن هذه الحرارة تتسرب إلى الجو الخارجي أو

التربة. إن المهم في عملية التنفس كما ورد أنفا هو استغلال الطاقة المنطلقة على دفعات في النشاط الحيوي للخلية. معظم الطاقة الناتجة من التنفس تخزن مؤقتا في مركب ثلاثي فوسفات الأدينوزين ATP، وهو من أكثر المركبات الحاملة للطاقة في الخلايا، ويعد حلقة وصل في نقل الطاقة داخل الخلية (عامل الطاقة). وهناك نقطة أخرى مهمة أيضا في عملية التنفس وهي أن المركبات الوسيطة الناتجة من عملية تكسير المواد الغذائية تستغل في بناء مواد أخرى حسب حالة نمو الكائن الحي. ومن هذه المواد الأحماض الأمينية كأساس للبروتينات Proteins والنكليوتيدات Nucleotides للأحماض النووية والأحماض الدهنية كأساس لبناء الدهون (أو بناء حلقة البورفيرين Porphyrin كمنطلق لبناء الصبغات النباتية الخضراء والسيتوكرومات) وغيرها من المركبات العديدة الأخرى. وبالطبع عندما يحدث مثل هذا فإن المادة التي بدئ بها التنفس لا تنتهي بتكوين الماء وثاني أكسيد الكربون إذ لا تحدث أكسدة تامة للمادة التي بدئ بها التنفس، لأن المركبات الوسيطة تستهلك في عمليات البناء. وهذا يعني أن النبات في حالة النمو السريع يحول معظم السكاكر المستهلكة إلى مواد بناء ولا يظهر على هيئة ثاني أكسيد الكربون إلا القليل منها. من هنا فالخلايا ديناميكية تكسر المواد وتعيد بناء المواد باستمرار حسب الحاجة ولا تتوقف عن القيام بذلك إلا عند ما يكون معدل الهدم أعلى من معدل البناء وتصل الخلية إلى طور الشيخوخة.

على العموم فالتنفس الخلوي جزء من آليات الشغل الكيميائي الحيوي. وللتبسيط وسهولة معالجة الموضوع اعتاد العلماء على تمييز نوعين من التنفس الخلوي: فهو إما أن يكون هوائيا وإما لا هوائيا حسب وجود الأكسجين ونوع الكائن الحي.

#### (١، ٤) التنفس الخلوي الهوائي Aerobic Respiration

هذا النوع من التنفس هو السائد في النباتات الخضراء والحيوانات الراقية ويشتمل على مجموعة من التفاعلات المتتالية يمكن تقسيمها للتبسيط إلى ثلاث مراحل رئيسية هي التحلل السكري ودورة كريس وسلسلة نقل الإلكترونات. وكمثال

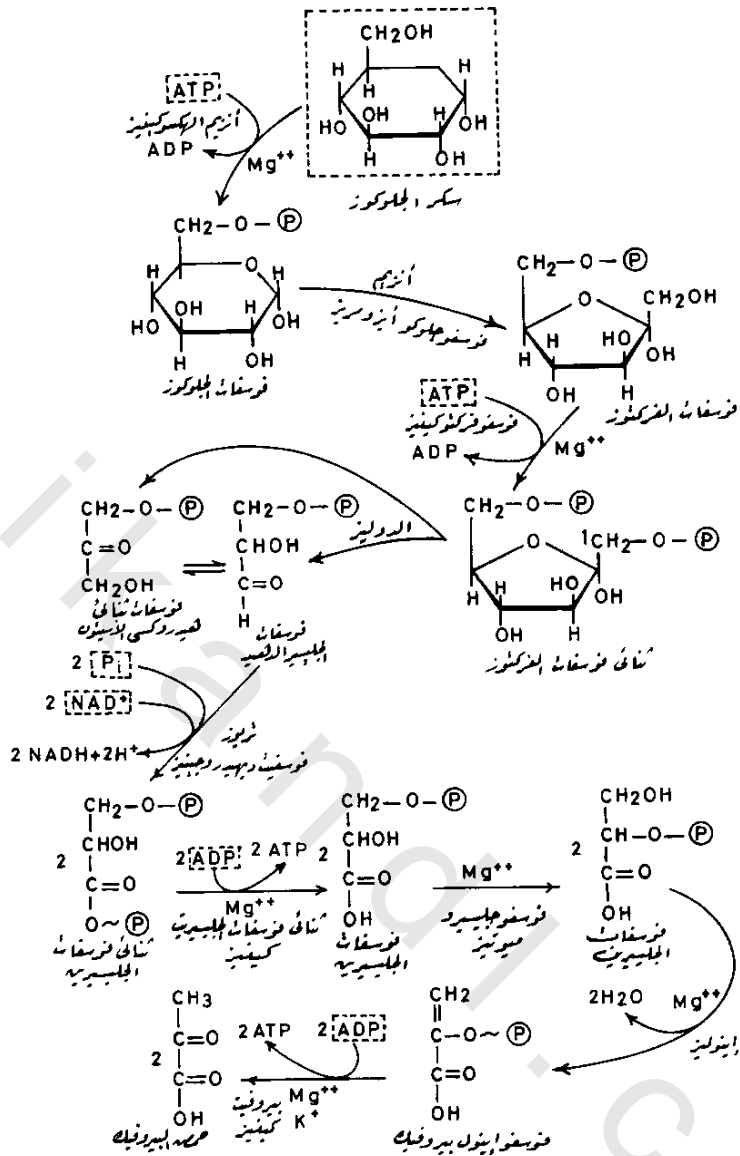
لتوضيح هذه المراحل فأكسدة الجلوكوز كمادة غذائية تدخل في التنفس ، تتم حسب الخطوات التالية :

### ١ ، ١ ، ٤ التحلل السكري Glycolysis

وهو مجموعة من التفاعلات المتتابعة في تسع خطوات يتم بموجبها شطر جزئيء الجلوكوز ذي الست ذرات من الكربون إلى جزيئين من مركب ذي ثلاث ذرات من الكربون وهو حمض البيروفيك. هذه التفاعلات تتم في سيتوبلازم الخلية إذ أن الإنزيمات اللازمة لإتمام هذه التفاعلات موجودة في السيتوبلازم وهذه المرحلة من التنفس موجودة في جميع الكائنات الحية. وقد تم التوصل إلى خطواتها ما بين عامي ١٩١٢ و ١٩٣٥م. وتعرف هذه المرحلة من التنفس أحيانا باسم نظام إمدن-مايرهوف - بارانس Embden-Meyerhof-Parnas Scheme نسبة إلى ثلاثة من العلماء ساهموا في وضع صيغتها النهائية.

أما التسمية الشائعة وهي التحلل السكري فقد جاءت من سلسلة من التفاعلات المشابهة تحدث في العضلات لتحويل النشا الحيواني (الجلايكوجين) إلى مركب ثلاثي ذرات الكربون وهو حمض اللبن (Lactic acid). إن هذه المرحلة من التنفس الخلوي تتم في عدة خطوات كما هي موضحة في الشكل رقم (٤,١). وهذه الخطوات هي :

١ - الخطوة الأولى يتم فيها تحويل الجلوكوز الذي يعد مركبا غير نشط إلى مركب نشط وذلك بإضافة مجموعة فوسفاتية ( $P_i$ ) لذرة الكربون رقم ٦ في الجلوكوز بواسطة ATP وإنزيم الهكسوكينيز Hexokinase ليتكون مركب فوسفات - ٦ - الجلوكوز Glucose 6-phosphate. ويتطلب هذا التفاعل وجود أيون المغنيسيوم. ويلاحظ أن المواد السكرية الأخرى مثل السكروز والجالاكتوز والنشا يجب تحويلها أولا إلى الجلوكوز ومن ثم تدخل في عملية التنفس الخلوي.



الشكل رقم (١، ٤). مسار أكسدة الجلوكوز في مرحلة التحلل السكري مبينا أسماء المركبات والإنزيمات والعوامل المساعدة لإتمام التفاعل، ويلاحظ تكوين جزئين من حمض البيروفيك في النهاية من كل جزيء واحد من الجلوكوز.

٢- الخطوة الثانية تتضمن ترتيباً داخلياً لجزيء فوسفات الجلوكوز تحت تأثير إنزيم فوسفوجلوكوأيزوميراز Phosphoglucoisomerase ليتكون مركب فوسفات-٦- الفركتوز Fructose 6-phosphate.

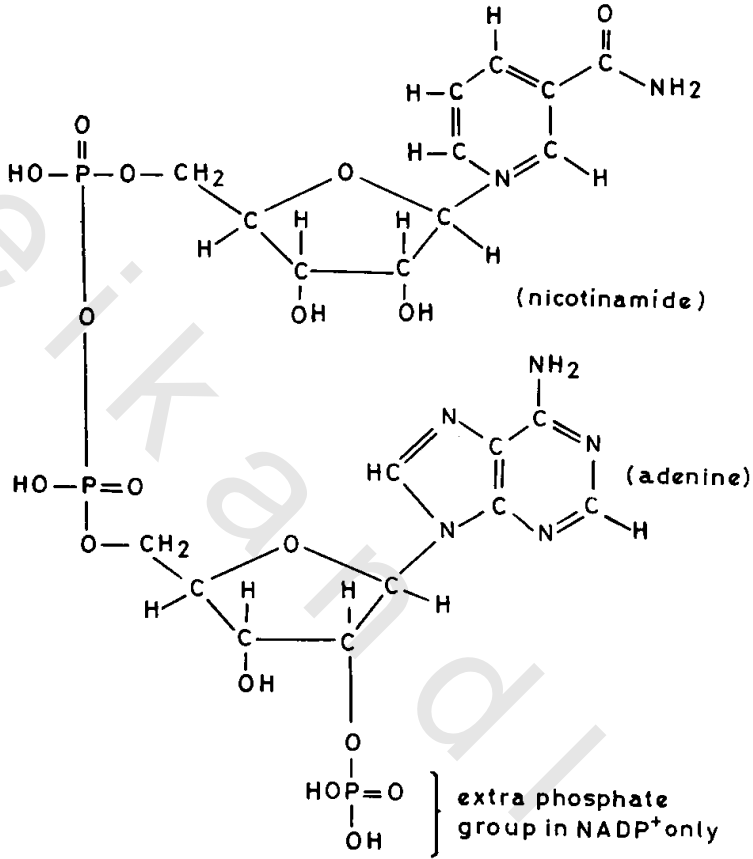
٣- الخطوة الثالثة يتم إضافة مجموعة فوسفاتية أخرى لمركب فوسفات الفركتوز بواسطة ATP وإنزيم الفوسفوفركتوكيناز Phosphofruktokinase مما ينتج عنه مركب ثنائي ١ ، ٦ فوسفات الفركتوز Fructose 1,6-diphosphate وهذا التفاعل يتطلب وجود أيون المغنيسيوم.

٤- الخطوة الرابعة هي انشطار المركب ثنائي فوسفات الفركتوز إلى مركبين كل منهما به ثلاث ذرات من الكربون ومجموعة فوسفاتية بواسطة إنزيم الألدوليز Aldolase. والمركبات الناتجة هي: ٣- فوسفات ثنائي هيدروكسي الأسيتون 3-phosphate و Dihydroxyacetone ٣- فوسفات الجليسرالدهيد 3-phosphate Glyceraldehyde وهذا المركبان في حالة اتزان، بحيث يمكن أن يتحول أي منهما إلى الآخر عندما يقل تركيز أي منهما ويساعد في ذلك إنزيم تريوز فوسفيت أيزوميراز triose phosphate isomerase. وحيث أن مركب ٣- فوسفات الجليسرالدهيد هو مادة التفاعل في الخطوة التالية فإن جميع جزيئات مركب ٣- فوسفات ثنائي هيدروكسي الأسيتون تتحول في النهاية إلى ٣- فوسفات الجليسرالدهيد؛ لذا فعند حساب مصير ذرات الكربون الست لجزيء الجلوكوز يجب مضاعفة التفاعلات في الخطوات التالية. يلاحظ أنه حتى الآن لم تستفد الخلية أية زيادة في الطاقة. بل بالعكس استخدمت جزيئان من جزيئات (ATP).

٥- الخطوة الخامسة يتم بها تحويل جزيء فوسفات الجليسرالدهيد إلى ثنائي فوسفات حمض الجليسيريك (1,3-diphosphoglyceric acid) في تفاعل تأكسدي وفسفرة وذلك باستخدام مجموعة فوسفات غير عضوية ( $P_i$ ) ونزع ذرتين من الهيدروجين ينقلهما المرافق الإنزيمي  $NAD^+$  (ثنائي نكليدتي الأدينين والنيكوتيناميد (Nicotinamide Adenine Dinucleotide) (الشكل رقم ٤,٢) وإنزيم جليسرالدهيد

## التنفس

فوسفات ديهيدروجينيز (Glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase). تعد هذه الخطوة هي الأولى في التحلل السكري الذي تحتفظ فيه الخلية بطاقة مخزنة في مركب .NADH



الشكل رقم (٢، ٤). التركيب الكيميائي لمركب ثنائي نكليدات الأدينين والنيكوتيناميد، يلاحظ وجود المجموعة الفوسفاتية على السكر لمركب (NADP).

٦ - الخطوة السادسة وهو تفاعل مطلق للطاقة ويتم فيه تحرير الطاقة من المركب ثنائي فوسفات حمض الجلوسيريك واستخدامها في فسفرة مركب ADP لتكوين

## التنفس الخلوي

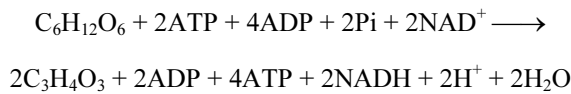
ATP ويساعد في ذلك إنزيم فوسفوجليسيريت الكاينيز (Phosphoglycerate Kinase) ليتكون مركب فوسفات حمض الجليسيريك (3-phosphoglyceric acid) ويتطلب وجود أيون المغنيسيوم لإتمام التفاعل. يلاحظ أنه يتكون جزيئان من المركب الناقل للطاقة ATP لكل جزيء من الجلوكوز.

٧- الخطوة السابعة تتضمن نقل المجموعة الفوسفاتية على مركب فوسفات حمض الجليسيريك نفسه من ذرة كربون رقم ٣ إلى ذرة كربون رقم ٢ بمساعدة إنزيم فوسفوجليسيروميوتيز (Phosphoglyceromutase) ليتكون المركب فوسفات - ٢ - حمض الجليسيريك 2-phosphoglyceric acid ويتطلب التفاعل وجود أيون المغنيسيوم أيضا.

٨- الخطوة الثامنة تتضمن إزالة جزيء ماء من المركب فوسفات - ٢ - حمض الجليسيريك وإعادة ترتيب للإلكترونات بمساعدة إنزيم الإينوليز (Enolase) حيث ينتج مركب ذو طاقة عالية وهو حمض فوسفواينول البيروفيك (Phosphoenolpyruvic acid) ويتطلب إتمام التفاعل وجود أيون المغنيسيوم.

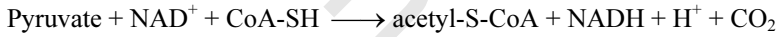
٩- الخطوة التاسعة يتم فيها فسفرة مركب ADP لتكوين ATP بواسطة حمض فوسفواينول البيروفيك وبمساعدة إنزيم بيروفيت الكاينيز (Pyruvate Kinase) ليتكون حمض البيروفيك (Pyruvic acid) وهذا التفاعل مطلق للطاقة مما يسير تتابع تفاعلات التحلل السكري في هذا الاتجاه، وقد وجد أن التفاعل هذا يتطلب وجود أيوني المغنيسيوم والبوتاسيوم.

يجب الملاحظة بأن التفاعلات السابقة من ٥ إلى ٩ مضاعفة ومنه فإن ناتج تفكك الجلوكوز هو: جزيئان من حمض البيروفيك وجزيئان من  $(\text{NADH} + \text{H}^+)$  وأربعة جزيئات من ATP بينما استخدمت الخلية جزيئين من ATP لتهيئة جزيء الجلوكوز، وخالصة التفاعلات السابقة هي:



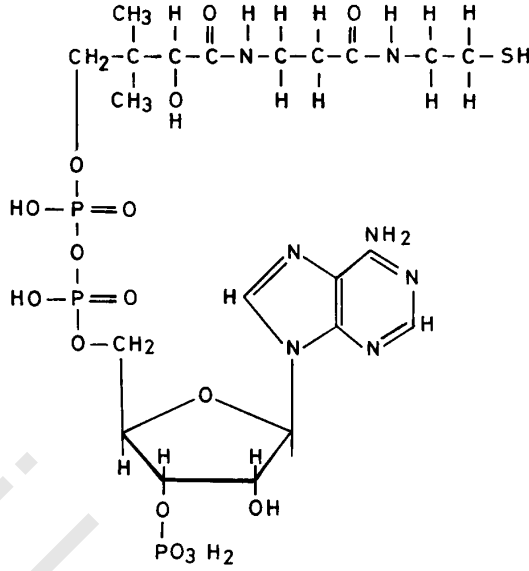
## التنفس

بعد تخزين جزء من الطاقة من جزيء الجلوكوز في مركبي ATP و NADH بقي في جزيئي حمض البيروفيك طاقة (نحو ٨٠٪ أو ٥٤٦ كيلو سعر) يتم الاستفادة منها في التتابع التالي للتنفس الخلوي. من ناحية أخرى، يعد جزيء البيروفيت من أكثر المركبات الوسيطة مساهمة في أيض الخلية ويتحدد مصير البيروفيت بحالة الخلية ووجود الأكسجين. تحت الظروف الهوائية وحاجة الخلية إلى الطاقة ينقل حمض البيروفيك الناتج من عملية التحلل السكري إلى الميتوكوندريا لبدء الطور الثاني من أطوار التنفس الخلوي الهوائي. في خطوة تمهيدية بعد دخول البيروفيت وقبل بدء دورة كريبس يحدث تفاعل لحمض البيروفيك يتم فيه نزع جزيء ثاني أكسيد الكربون واتحاد الجزء المتبقي وهو المجموعة الأستيلية مؤقتاً مع مساعد إنزيمي فيه ذرة كبريت هو (Coenzyme A) أو باختصار (CoA) [ويكتب أحياناً (CoA-SH)] والشكل رقم (٤,٣) يوضح التركيب ليتكون أستيل المساعد الإنزيمي أ (Acetyl coenzyme A) أو باختصار (Acetyl CoA) كما ويدخل المعاون الإنزيمي  $NAD^+$  في التفاعل والإنزيم المسؤول عن هذه العملية عبارة عن مركب منظم يحوي ثلاث صور من ثلاثة إنزيمات مختلفة يطلق عليها ككل إنزيم بيروفيت ديهيدروجيناز (Pyruvate dehydrogenase). توضح المعادلة التالية ملخص هذه الخطوة:





## التنفس الخلوي



الشكل رقم (٣، ٤). التركيب الكيميائي للمساعد الإنزيمي أ.

### ٢، ١، ٤ دورة كريس Krebs's Cycle

تعود التسمية إلى عالم الكيمياء الحيوية الإنجليزي كريس H. A. Krebs الذي وضع هو ومجموعته البحثية خطوات الدورة كتفسير لعملية أكسدة حمض البيروفيك في العضلات الصدرية للحمام وقد أطلق عليها اسم دورة حامض الليمون (حمض السيتريك) Citric Acid Cycle في عام ١٩٣٧م. إلا أن هذه الدورة تعرف باسم آخر وهو دورة الحمض ثلاثي الكربوكسيل Tricarboxylic acid cycle أو باختصار (TCA) لأن بعض الأحماض الموجودة في الدورة تحوي ثلاث مجموعات كربوكسيلية.

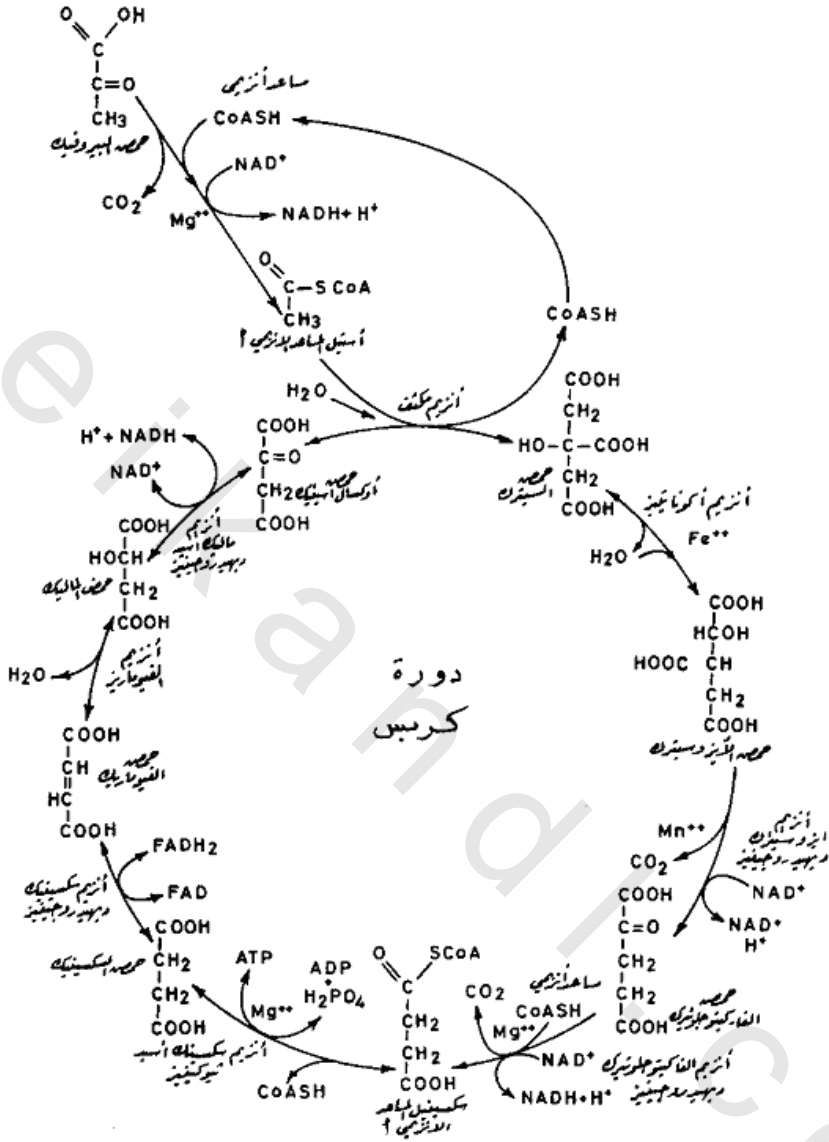
تبدأ الدورة بمادة التفاعل الأساسية وهي أستيل المساعد الإنزيمي أ حيث يتحد مع الحمض العضوي رباعي ذرات الكربون أكسالوأستيك ليتكون الحمض العضوي سداسي ذرات الكربون السيتريك ويتحرر المساعد الإنزيمي أ ليتحد مع مجموعة أستيلية أخرى. هذا التفاعل مع مخطط للتفاعلات في دورة كريس ميبان في الشكل رقم (٤، ٤).

لعل أهم مظاهر هذه الدورة هو اختزال بعض المعاونات الإنزيمية التي لها خاصة إعطاء الإلكترونات عن طريق أكسدتها في المرحلة الثالثة من مراحل التنفس الخلوي الهوائي وهي NADH الذي سبق ذكره ومركب ثنائي نكليوتي الغلافين والأدينين (Flavin Adenine Dinucleotide) أو باختصار ( $FADH_2$ ) والذي تركيبه مبين في الشكل رقم (٤,٥) وكذلك إنتاج جزيء ATP واحد لكل جزيء واحد من حمض البيروفيك وكذلك ثاني أكسيد الكربون وبعض المركبات الوسيطة التي قد تستغل في تفاعلات بنائية جانبية أخرى.

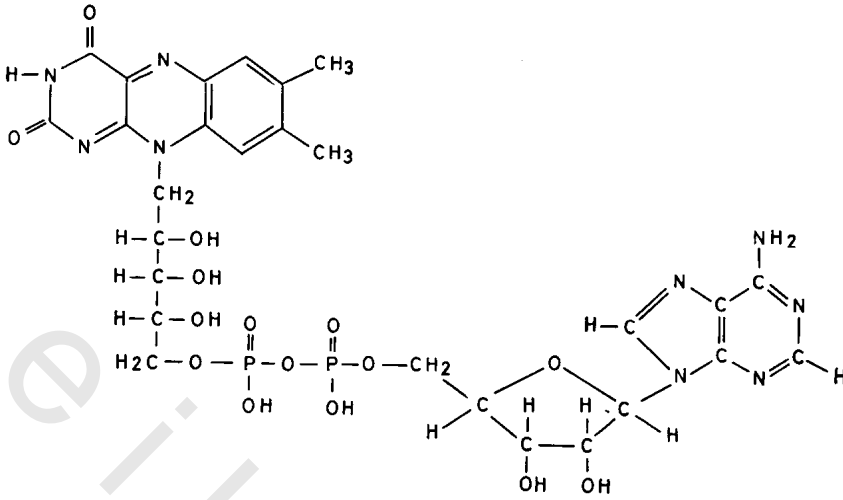
هناك بعض النقاط المهمة التي يجب ملاحظتها وهي :

١- أن ثاني أكسيد الكربون الذي تطرده خلايا الكائنات الحية في عملية التبادل الغازي "التنفس" هو ناتج نهائي لهذه الدورة وأن مقابل كل جزيء من حمض البيروفيك تخرج ثلاثة جزيئات من ثاني أكسيد الكربون، الأول في عملية أكسدة حمض البيروفيك إلى المجموعة الأستيلية قبل بدء الدورة والاثنان الآخران أثناء الدورة.

التنفس الخلوي



المصدر: سالسبوري ورس، ١٩٧٨ م.

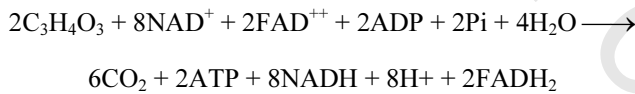


الشكل رقم (٥، ٤). التركيب الكيميائي لثنائي نكليديتي الفلافين والأدينين.

٢- ذرات الهيدروجين الناتجة في هذه الدورة، تتحد مع المعاونات الأنزيمية للأوكسدة والاختزال ( $NAD^+$ ،  $FAD^{++}$ ).

٣- يحصل إنتاج مباشر لجزيء واحد من ATP لكل جزيء من حمض البيروفيك تتم أكسدته.

لذا يمكن كتابة ملخص الدورة والتفاعل السابق لها بدءاً بجزيئين من حمض البيروفيك الناتجة من المرحلة الأولى للتنفس الخلوي الهوائي وهي التحلل السكري كالتالي:



الآن وقد تمت أكسدة جزيء واحد من الجلوكوز إلى ستة جزيئات من ثاني أكسيد الكربون فقد نتج عن ذلك تكوين أربعة جزيئات من ATP وعشرة جزيئات  $NADH + H^+$  وجزيئين  $FADH_2$ . تعرف الطريقة التي تم بواسطتها تكوين جزيئات ATP

من أكسدة الجلوكوز إلى ثاني أكسيد الكربون بالفسفرة على مستوى مادة التفاعل (Substrate phosphorylation) لأن هناك طريقة ثانية وهي الفسفرة التأكسدية (عن طريق التأكسد) Oxidative phosphorylation مرتبطة بالمرحلة الثالثة من مراحل التنفس. وهنا يأتي دور المعاونات الإنزيمية التي يتم اختزالها في مرحلة التنفس الخلوي الهوائي الأولى (التحلل السكري) والثانية (دورة كريس) وهي  $NADH + H^+$  ،  $FADH_2$  وهذه تدخل في المرحلة الثالثة من مراحل التنفس ، حيث يتم إعادة أكسبتها باستخدام الأكسجين الجزيئي واختزان الطاقة في مركب (ATP) فيما يسمى بسلسلة نقل الإلكترونات أو الأكسدة النهائية.

### ٣ ، ١ ، ٤ سلسلة نقل الإلكترونات Electron Transport Chain

تتألف سلسلة نقل الإلكترونات من مجموعة من المركبات الناقلة للإلكترونات حيث تكون هذه النواقل مراكز (ويوجد منها عدة آلاف) في الغشاء الداخلي للميتوكوندريا. تترتب هذه النواقل في المركز الواحد بطريقة معينة بحيث تنتقل الإلكترونات خطوة تلو الأخرى من مركب ذي جهد تأكسدي اختزالي منخفض (أي من الصعب اختزاله حسب قوانين الديناميكا الحرارية) إلى مركب آخر ذي جهد تأكسدي اختزالي أعلى من سابقه حتى ينتهي المطاف بالإلكترونات إلى الأكسجين الذي يتصف بجهد تأكسدي اختزالي عالٍ بالنسبة لهذه المركبات المكونة لسلسلة نقل الإلكترونات ، وهنا يتحد الأكسجين مع أيونات الهيدروجين لتكوين الماء. ويعتقد أن الترتيب متتابع بحيث يكون نقل الإلكترون في اتجاه واحد وحسب فرق الجهد. وكل مركب لا يتقبل الإلكترونات إلا من المركب الذي يسبقه فقط.

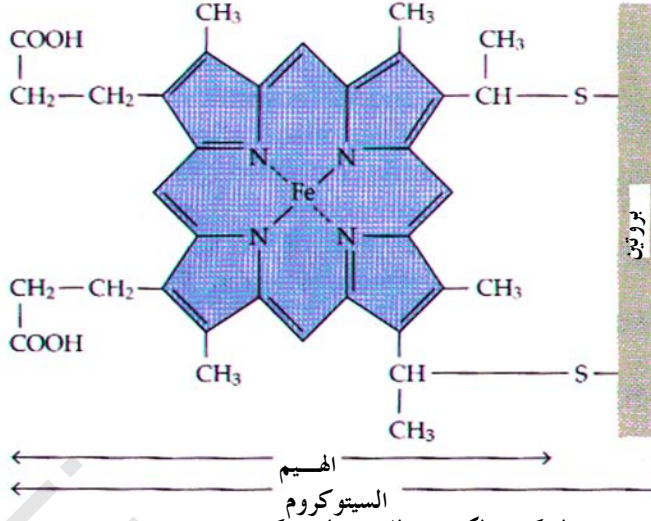
من الناحية التركيبية تختلف نواقل الإلكترون في السلسلة عن تلك النواقل في التحلل السكري ودورة كريس. والأنماط الرئيسية لهذه النواقل هي : السيتوكرومات (Cytochromes) والكوينونات (Quinons). فالسيتوكروم مركب معقد يضم حلقة بورفيرين (Porphyrin) تحوي إما أيون الحديد وإما مجموعة هيم (Heme) وترتبط بجزيء

## التنفس

بروتيني يميز السيتوكروم الواحد ومستواه الطاقي (الشكل رقم ٦, ٤)، والملاحظ أن السيتوكروم يحمل إلكترون واحد دون بروتون. وبروتينات الحديد غير الهيمية تحوي الكبريت ومنه تسمى بروتينات الكبريت - حديد (Iron-sulfer proteins). أما الكوينونات فتختلف أيضا فهي من نوع اليوبيكوينون (Ubiquinon) الذي يمكنه نقل بروتونين إلى الجانب الآخر من الغشاء مولدا بذلك ممال لفرق الجهد، بالإضافة إلى إلكترونين. يطلق على اليوبيكوينون المرافق الإنزيمي كيو (Coenzyme Q) أو اختصارا (CoQ) أو (UQ) ويوضح الشكل رقم (٤,٧) التركيب الكيميائي للمرافق الإنزيمي كيو. تم التعرف على ستة نواقل للإلكترون رئيسية تضم ما بينها نواقل وسطية لا تقل عن التسعة نواقل من أبرزها إنزيم سيتوكروم أكسيداز (Cytochrome oxidase) والفلافوبروتين (Flavoproteins)؛ والنواقل الرئيسية هي أحادي نكليدة الفلافين (Flavin mononucleotide) أو اختصارا (FMN) وهو المستقبل الأول للإلكترون من المرافق الإنزيمي NADH. ينقل الإلكترون بعد ذلك إلى المرافق الإنزيمي كيو ثم يتدرج في نظام السيتوكروم حتى يصل إلى الأكسجين في الترتيب العام التالي (دون ذكر للنواقل الوسطية):

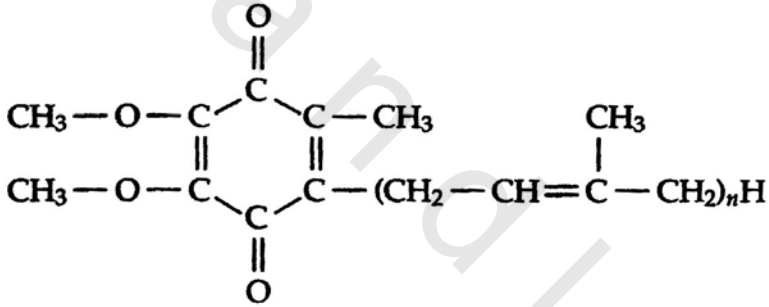


التنفس الخلوي



الشكل رقم (٦، ٤). التركيب الكيميائي للهيم والسيتوكروم.

المصدر: ريفن وآخرون، ١٩٩٢م.



الشكل رقم (٧، ٤). التركيب الكيميائي للمساعد الإنزيمي كيو CoQ في شكله المؤكسد.

المصدر: ريفن وآخرون، ١٩٩٢م.

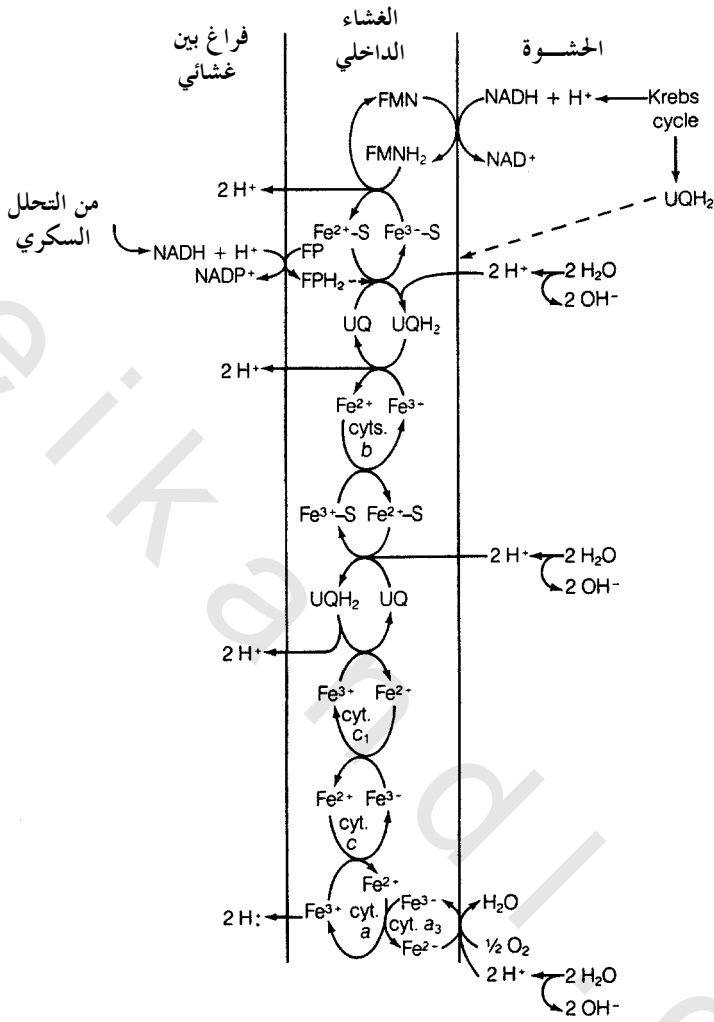
وقد اقترح عدة نماذج "موديلات" لتوضيح المسار الذي تجري فيه هذه الإلكترونات والترتيب الذي تتخذه هذه المركبات كما في الشكل رقم (٨، ٤)

والشكل رقم (٤,٩). إن الاختلاف في الشكلين يعود لما يبراز من النواقل ولكن كلها، بالطبع، ليست الصورة النهائية للترتيب في السلسلة. ومن ناحية فروق الطاقة الحرة ( $\Delta G$ ) هناك نموذج لسلسلة نقل الإلكترونات (الشكل رقم ٤,١٠) يضع المركبات المكونة لهذه السلسلة والمعروفة آنذاك في تسلسل هرمي من حيث مقدار الطاقة الناتجة عن عملية انتقال الإلكترونات نتيجة لجهد الأكسدة والاختزال ( $E_0$ ) مقاسا بالفولت لتلك المركبات والتي يمكن أن تستغل لتكوين ATP. ويوضح النموذج أيضا الطاقة الضائعة على هيئة حرارة. ولإيضاح العلاقة بين المراحل الثلاث للتنفس الخلوي الهوائي وبصورة تخطيطية تبين تداخل كل من المراحل الثلاث مع بعضها البعض وATP والمساعدات الأنزيمية انظر الشكل رقم (٤,١١).





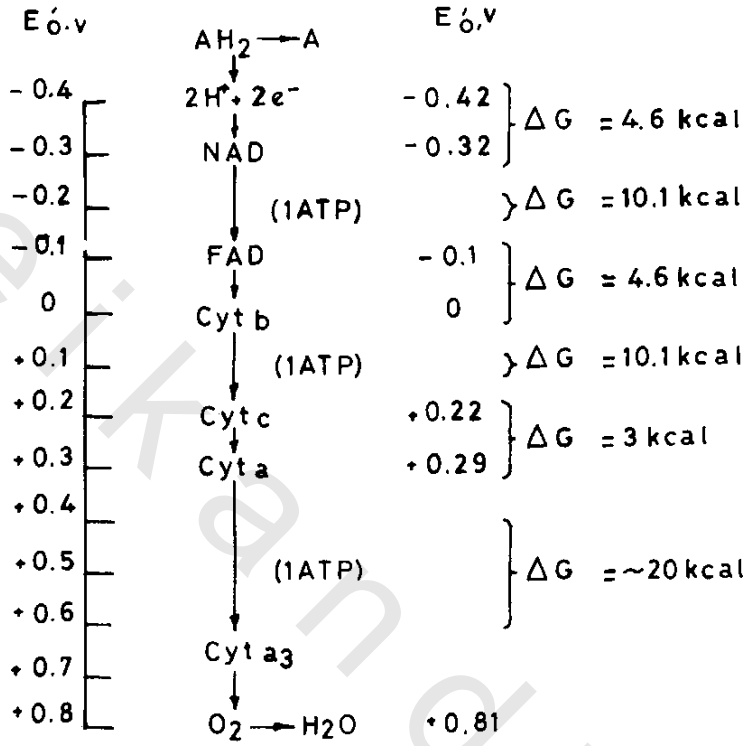
التنفس



الشكل رقم (٩، ٤). نموذج لترتيب بعض مركبات سلسلة نقل الإلكترونات في غشاء الميتوكوندريا الداخلي.

المصدر: سالسبوري وروس، ١٩٩٢م

التنفس الخلوي

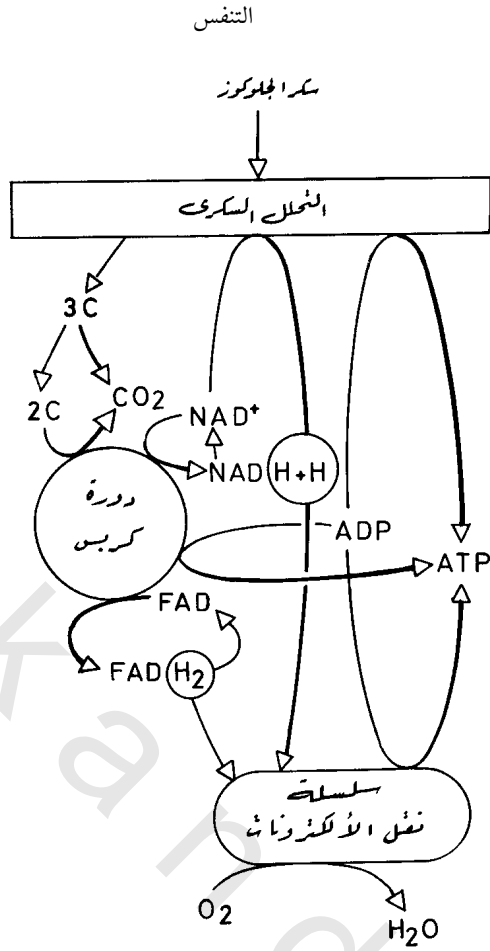


الشكل رقم (٤.١٠). مستويات الطاقة التقريبية لبعض المركبات الوسيطة في سلسلة نقل الإلكترونات.

يلاحظ أن التغير في الطاقة -٠,٤٢ إلى +٠,٨١ فولت يقارب ٥٦ كيلو سعرا

بينما إنتاج جزيء واحد من ATP يتطلب ٧.٥ كيلو سعرا.

المصدر: بدويل، ١٩٧٤م



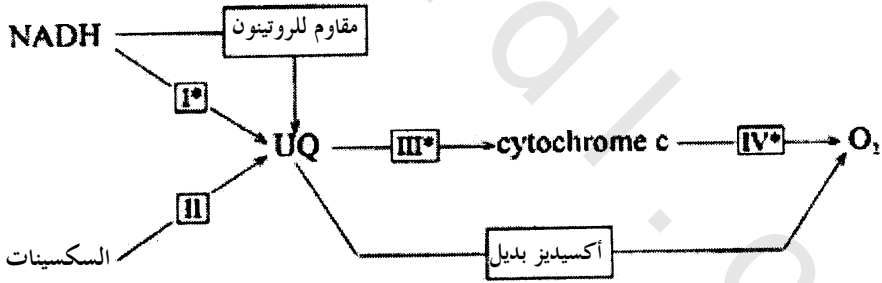
الشكل رقم (٤.١١). رسم تخطيطي مبسط يبين العلاقة بين مراحل التنفس الخلوي الثلاث والمركبات الناتجة وعلاقة ATP والمساعدات الإنزيمية بتلك المراحل.

المصدر: أرمز وكامب، ١٩٧٩م

يجب التنويه هنا أنه يوجد عدة مركبات (نواقل) وسطية في هذه السلسلة ومركبات أخرى لم يتعرف عليها بعد. أما مركبا  $NADH$  و  $FADH_2$  الناتجان من التحلل السكري فيدخلان في مرحلة متأخرة بعد نقل أول بروتون وعند بداية المساعد الإنزيمي كيو (CoQ) حيث يبدأ النقل الإلكتروني من مركب يوبيكينون ويستمر في السلسلة حتى

## التنفس الخلوي

النهاية. يرى بعض العلماء وكما هو موضح في أحد النماذج (الشكل رقم ٤,٩) أن المرافق الإنزيمي NADH يدخل في بداية السلسلة بغض النظر عن مصدره. وحيث أن مركبات السيتوكروم تمثل عددا كبيرا في هذه السلسلة فإنها تعرف باسم النظام السيتوكرومي في الميتوكوندريا (Cytochrome system). وتجدر الإشارة هنا أن إنزيم سيتوكروم أوكسيداز حساس لبعض المواد والمسمماة بمثبطات التنفس وهي السيانيد (CN<sup>-</sup>) والأزيد (N<sup>3-</sup>) وأكسيد الكربون (CO) حيث أنها تتحد مع الحديد الموجود في الإنزيم مما يمنع نقل الإلكترون إلى الأوكسجين إلا أنه، وكما في النموذج، هناك طريق آخر يبدأ على ما يبدو من مركب يوبيكينون وينتهي بنقل الإلكترون إلى الأوكسجين وهذا الطريق لا يتأثر بهذه الموانع ولكن حتى الآن لم يتعرف بعد على المركبات المكونة لهذا المسار، ومن هنا نشأت المصطلحات بوجود مسار للتنفس حساس للسيانيد (Cyanide-resistant respiration) ومسار آخر لا يتأثر به (Cyanide-sensitive respiration) كما هو مقترح في أحد النماذج، الشكل رقم (٤,٨). ومما يؤيد ذلك ما نشر عن وجود مسار مقاوم للسيانيد في سلسلة التنفس في إحدى طوافر الطحلب الأخضر وحيد الخلية *Chlamydomonas reinhardtii* ومنه وضع تصور لسلسلة التنفس كما في الشكل رقم (٤,١٢).



الشكل رقم (٤.١٢). المسار المقترح لسلسلة نقل الإلكترونات في طحلب *Chlamydomonas reinhardtii*. تشير الأسهم إلى تدفق الإلكترونات بينما النجمة تشير إلى موقع الفسفرة التأكسدية وUQ اليوبيكينون.

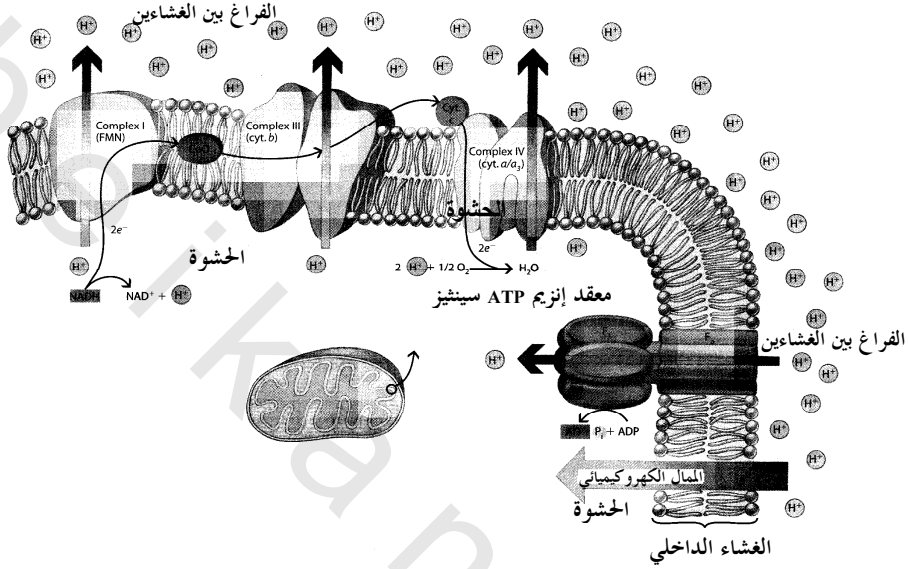
المصدر: Duby and Matagne, 1999

إن الأهمية الرئيسية من نظام نقل الإلكترونات هي أن تدفق الإلكترونات من مركب  $NADH$  و  $FADH_2$  إلى الأكسجين ينتج عنه تكوين  $ATP$  من  $ADP$ ، أي فسفرة مركب  $ADP$  بإضافة مجموعة الفوسفات غير العضوية  $P_i$ ، وهذا ما يعرف بالفسفرة التأكسدية لأن اتجاه النقل هو التأكسد وليس هناك مادة تفاعل تنفك. ويلاحظ أن هناك ثلاثة مراكز في هذه السلسلة لإنتاج  $ATP$  لكل جزيء من  $NADH$  ناتج من دورة كربس ومركزان لإنتاج  $ATP$  لكل جزيء من  $FADH_2$  ناتج من دورة كربس أو  $NADH$  ناتج من التحلل السكري. ومن هنا يتضح أن الفسفرة التأكسدية تعد أكثر فعالية في إنتاج الطاقة على هيئة  $ATP$  من تلك الفسفرة على مستوى مادة التفاعل. والنقطة الأخرى التي يجب التنويه عنها مرة أخرى هي أن بعض المركبات في سلسلة نقل الإلكترونات تقوم بنقل الإلكترونات وأيونات الهيدروجين على هيئة ذرة هيدروجين ما عدا السيتوكرومات فإنها لا تنقل إلا الإلكترونات. وكنتيجة لهذا التفاضل فإن أيون الهيدروجين ينطلق من عملية النقل إلى الحشوة في الميتوكوندريا ويعود للتفاعل ثانية في عدة نقاط من هذه السلسلة، لذا فإن هناك عملية نقل لأيون الهيدروجين إلى خارج الغشاء الداخلي في الميتوكوندريا (في اتجاه السيتوبلازم) مما يحدث فرق جهد كهروكيميائي بين الداخل (الحشوة) والخارج (بين غشائي الميتوكوندريا) من القوة بحيث يمكن تسيير الفسفرة وتكوين  $ATP$ . وهذا يعادل الفرق في تركيز أيون الهيدروجين.

وطبقا لنظرية الأسموزية الكيميائية *Chemiosmotic theory* وتسمى أيضا نظرية اقتران الأسموزية الكهربية *Chemiosmotic coupling theory* التي وضع تصورهما العالم ميتشل Mitchell عام ١٩٦١م لتفسير آلية الفسفرة عن طريق التأكسد في الميتوكوندريا. وقد لقيت هذه النظرية أكبر تأييد في هذا المجال وحصل العالم ميتشل أخيرا عام ١٩٧٨م على جائزة نوبل في الكيمياء الحيوية. يوضح الشكل رقم (١٣، ٤) تصورا لتركيبة الغشاء الداخلي للميتوكوندريا موضح عليه بعض مكونات سلسلة نقل الإلكترونات وكذلك ممر البروتون عبر المعقد الإنزيمي سيثيز ثلاثي فوسفات

## التنفس الخلوي

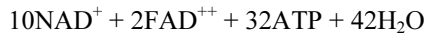
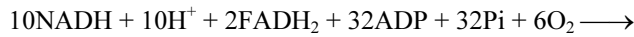
الأدينوزين ATP synthase والمكون من جزأين رئيسيين عبر الغشاء العامل ( $F_0$ ) وأحيانا يرمز له بالرمز ( $CF_0$ ) وهو الجزء العابر للغشاء والعامل ( $F_1$ ) وهو الجزء البارز على سطح الغشاء الداخلي ؛ وهذا البروز متفق مع صور المجهر الإلكتروني لسطح الغشاء.



الشكل رقم (٤.١٣). ملخص لبناء ATP حسب نظرية الأسموزية الكهربائية ورسم لتصور تركيب غشاء الميتوكوندريا الداخلي وترتيب مكونات سلسلة نقل الإلكترونات عبره وكذلك نقل البروتونات عبر الغشاء بواسطة معدن إنزيم ATP من الفراغ بين الغشائين إلى الحشوة والعكس، حيث يوفر الممال الكهروكيميائي الطاقة لبناء ATP. المصدر: ريفن آخرون، ١٩٩٩م

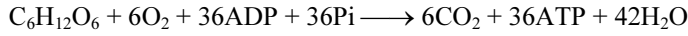
وكمية الطاقة الناتجة من أكسدة NADH،  $FADH_2$  في المرحلة الثالثة من التنفس

الخلوي عن طريق سلسلة نقل الإلكترونات يمكن تلخيصها كالتالي :



## التنفس

أما الطاقة الكلية الناتجة عن التنفس الخلوي فيمكن إضافة ملخصات المراحل الثلاث للتنفس إلى بعضها البعض لتعطي المعادلة التالية :



يوضح الجدول رقم (١، ٤) ملخصاً لكمية الطاقة المخزنة في مركب (ATP) والناتجة من تكسير جزيء الجلوكوز.

الجدول رقم (١، ٤). ملخص لكمية مركب (ATP) ومصدرها عند تكسير جزيء الجلوكوز.

المصدر/الموقع	السيتوبلازم	الحشوة	الفسفرة التأكسدية
التحلل السكري	2 ATP		2 ATP
	2 NADH		4 ATP
من البيروفات إلى أستيل المساعد الإنزيمي أ		2 × (1 NADH)	2 × (3 ATP)
دورة كريس		2 × (1 ATP)	2 ATP
		2 × (3 NADH)	18 ATP
		2 × (1 FADH <sub>2</sub> )	4 ATP
المجموع			36 ATP

## ٤، ١، ٤ كفاءة التنفس الخلوي الهوائي في إنتاج الطاقة

إن تقدير كفاءة تحويل الطاقة الكيميائية في التنفس الخلوي الهوائي من رابطة إلى رابطة أخرى (نقل الطاقة على هيئة مركب ATP من جزيء الجلوكوز) فيتطلب استخدام معادلة جيز لتغير الطاقة الحرة (Gibbs Free Energy Change). وقد وجد أن التغير في الطاقة الحرة عند أكسدة جزيء الجلوكوز التامة وعند الرقم الهيدروجيني ٧ تساوي - ٦٨٦,٠٠٠ سعر (- ٢٨٧٠ كيلوجول)، أما بالنسبة لجزيء واحد من ATP فتساوي - ٧٦٠٠ سعر. وحيث أن كمية ATP الناتجة عن التنفس تساوي ٣٦ جزيئاً فإن كمية الطاقة المخزونة في جزيئات ATP من تفكك جزيء واحد من الجلوكوز تساوي - ٢٧٣,٦٠٠ سعر (- ١١٤٠ كيلوجول)، أي أن الكفاءة تساوي ٤٠٪ بينما الفرق وهو ٦٠٪ من الطاقة يفقد على هيئة حرارة. وتعد هذه الكفاءة عالية



جدا إذا ما عرف أن أحسن آلة من صنع الإنسان لتحويل الطاقة واستغلالها نادرا ما تصل كفاءتها إلى ٣٠٪. على أية حال، يرى بعض العلماء أن تقدير كفاءة التحويل قد تكون غير واقعية بناء على تقديرها بحساب نسبة  $NAD^+/NADH$  في حشوة الميتوكوندريا ونسبة  $ATP/ADP$  في السيتوبلازم حيث يستدل من ذلك أن الكفاءة قد تصل إلى أكثر من ٧٠٪ (Ericinska and Wilson, 1982).

#### ٥، ١، ٤ اقتران نقل الإلكترونات بالفسفرة التأكسدية

قد لا يكون من السهل دراسة الفسفرة التأكسدية في الميتوكوندريا الموجودة داخل الخلية نظرا لصغر الميتوكوندريا وتداخل كثير من التفاعلات الحيوية الأخرى في الخلية، لذا فقد لجأ العلماء إلى عزل الميتوكوندريا، ومن ثم إجراء الدراسات عليها خارج الخلية (*in vitro*). وأمكن بهذه الوسيلة التعرف على الكثير من مركبات سلسلة نقل الإلكترونات وكذلك بعض الخصائص الأخرى. ومن تلك الخصائص أن العامل المحدد لنقل الإلكترونات وامتصاص الأكسجين هو تركيز  $ADP$  والفوسفات غير العضوية ( $P_i$ ). وانخفاض هذا التركيز يؤدي بالتالي إلى انخفاض معدل تكوين  $ATP$  وامتصاص الأكسجين. من هذه الخاصية ومشاهدات أخرى، فإن عملية الفسفرة التأكسدية وعملية نقل الإلكترونات عمليتان مقترنتان وتعتمدان على بعضهما البعض. وهذا ما يعرف بالاقتران (Coupling). ويبدو أن العمليتين مقترنتان داخل الخلية في الكائنات الحية (*in vivo*) كما تدل عليه بعض التجارب الأخرى. ومنها ما يعرف بالتنفس الملحي (Salt respiration) الذي يحدث عندما تهيأ الظروف للنبات من ناحية التغذية المعدنية حيث أن كمية الأكسجين التي تدخل في التنفس تزداد، وبالتالي يزداد معدل التنفس، عندما يمتص النبات زيادة من بعض الأيونات المهمة. وتفسير ذلك أن الامتصاص النشط للأيونات المعدنية يستهلك كمية من الطاقة (أي  $ATP$ ) مما يزيد من تركيز  $ADP$  والفوسفات غير العضوية  $P_i$  لذا يزداد استهلاك الأكسجين ونقل الإلكترونات. وهناك طريقة أخرى لتوضيح الاقتران في الكائن الحي وهي استخدام مركبات عضوية معينة يطلق عليها عموما مانعات إقتران الفسفرة التأكسدية (Uncouplers of

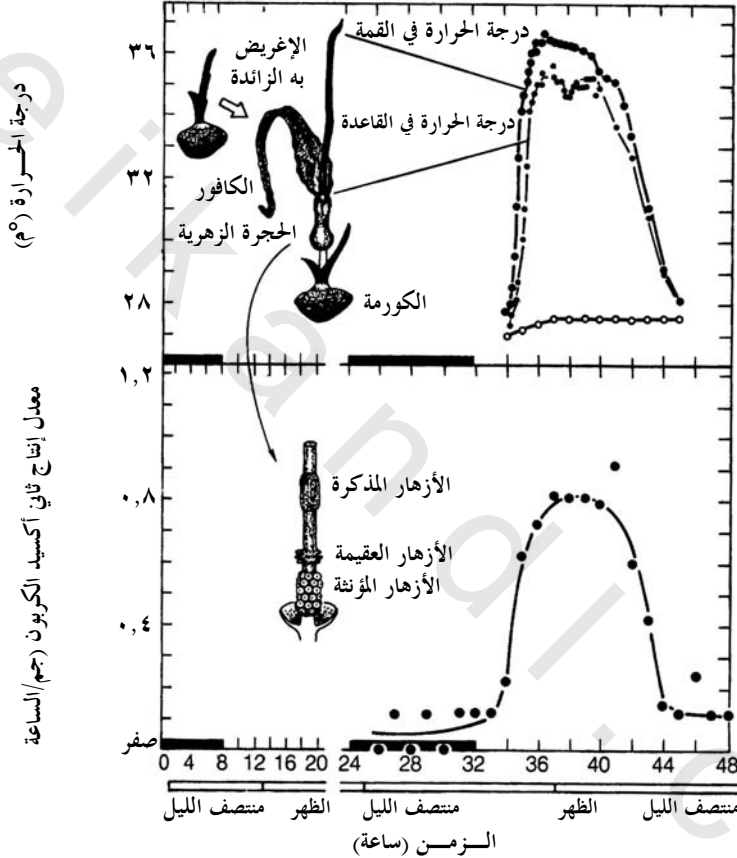
oxidative phosphorylation) والتي تتميز إما بتثبيط الفسفرة التأكسدية وإما بمنع نقل الإلكترونات وإما كليهما. من المركبات التي تمنع الاقتران مركب ثنائي نتروالفينول (2,4-Dinitrophenol) وبدرجة أقل أيون الأمونيوم. تعمل هذه الموانع على معادلة الرقم الهيدروجيني بنقل البروتونات من الحشوة وعدم منع نقل الإلكترونات بل وعند التركيز المناسب تعجل من النقل والتنفس عن طريق الإقلال من ممال الجهد الكهروكيميائي بين الحشوة والفراغ بين الغشائين في الميتوكوندريا. من مثبطات الفسفرة التأكسدية القوية مضاد حيوي تنتجه *Streptomyces* وهو الأوليغومايسين Oligomycin والذي يمنع إنزيم ATPase من تكوين ATP من ADP و P<sub>i</sub> ، وكذلك حمض البونجكريكيك Bongkrekiك الذي تنتجه *Pseudomonas* التي تنمو على جوز الهند المصاب بالفطريات (Goodwin and Mercer, 1983) والذي يمنع نقل ADP إلى داخل الحشوة. أما موانع نقل الإلكترون فمنها المضاد الحيوي أنتيمايسين أ Antimycin A الذي تنتجه *Streptomyces* أيضا ، وبالتالي تتوقف الفسفرة التأكسدية.

من ناحية أخرى ، وكما ورد آنفا ، عن المسار البديل لسلسلة نقل الإلكترونات - المسار المقاوم للسيانيد - في النموذج وفي الشكل رقم (٤,٨) والشكل رقم (٤, ١٢) فمن المعتقد أن الإلكترونات تنقل مباشرة (من المساعد الإنزيمي كيو CoQ) إلى الأكسجين دون تكوين ATP بواسطة شكل آخر من إنزيم سيتوكروم أكسديز ذو تآلف منخفض مع الأكسجين وأن معظم الطاقة يتحرر على هيئة حرارة. يطلق على هذه الظاهرة التوليد الحراري thermogenecity وعرفت في أزهار ونورات بعض النباتات (Meeuse and Raskin, 1988) حيث يستفيد منها النبات للتأكد من التلقيح الخلطي كما هو الحال في بعض الزنبقيات من الفصيلة القلقاسية Aracaceae مثل اللوف الهندي *Sauromatum guttatum* والكرنب المنتن الشرقي *Symplocarpus foetidus* وبعض النباتات المنزلية مثل *Monstera* و *Philodendron*.

توجد أشهر حالة للتوليد الحراري في نبات اللوف الهندي حيث قد يصل الارتفاع في درجة الحرارة إلى ١٤°م بغض النظر عن درجة الحرارة الخارجية وهذه

## التنفس الخلوي

الحرارة تعمل على إطلاق الروائح الزهرية المتطايرة واللاذعة (معظمها أمينات وأمونيا) والتي تجتذب الحشرات الملقحة مثل الذبابات آكلة اللحوم وخنفس الجيف. تطلق هذه الروائح في تتابع من الذيل العاري الممتد من الغرفة الزهرية ثم من داخل الغرفة لجذب الحشرات ومن الأزهار المذكورة التي تطلق حبوب اللقاح لتنتقل بواسطة الحشرات إلى الأزهار المؤنثة لتلقيحها. إن هذا التتابع يقع تحت سيطرة أحيائية محكمة. في الشكل رقم (٤, ١٤) مثال لهذه الظاهرة وما يحدث من بداية النمو حتى التلقيح.



الشكل رقم (٤.١٤). علاقة التنفس بدرجة الحرارة مع الزمن فيما يعرف بالتوليد الحراري لإغريض نبات *Sauromatum guttatum* من الفصيلة القلقاسية حيث يبدأ النمو من الكورمة .  
 المصدر (بتصرف): سالسبوري ورس، ١٩٩٢م، بناء على بيانات آخرين.

## (٢، ٤) التنفس الخلوي اللاهوائي

## Anaerobic Respiration

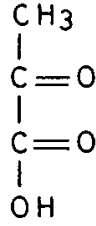
في غياب الأكسجين الذي يعد المستقبل النهائي للإلكترونات فإن عملية نقل الإلكترونات في السلسلة تتوقف، وبالتالي تتوقف دورة كريس، لذا فإن عملية الحصول على الطاقة من الجلوكوز تقتصر على التحلل السكري حيث أن الناتج النهائي في التحلل السكري يتحول إلى مركبات أخرى تستغل NADH وبالتالي ييسر  $NAD^+$  لكي تتم الدورة له. لعله من المفيد التمييز بين مصطلحين لهما علاقة بتيسر الأكسجين وهما: غياب الأكسجين anoxia ونقص الأكسجين hypoxia، فالأول يعني ظروف لاهوائية تماما أي لا يوجد أكسجين، أما الثاني فيعني ظروف شد الأكسجين أي إجهاد نقص الأكسجين والذي سيرد في جزء العوامل المؤثرة في التنفس الخلوي. ومن أمثلة التنفس الخلوي اللاهوائي ما يعرف بعملية التخمر أو "التخمر الكحولي" Fermentation حيث يتحول حمض البيروفيك إما إلى أسيتالدهيد مع فقد جزيء ثاني أكسيد الكربون ومن ثم يتحول الأسيتالدهيد بوساطة NADH المتكون أولا في التحلل السكري إلى كحول إيثيلي Ethyl alcohol (الشكل رقم ١٥، ٤) كما في عملية تخمر سكر العنب بوساطة الخميرة وإما وبدرجة أقل شيوعا في النبات إلى حمض اللبن (اللاكتيك) Lactic acid. وهنا يتضح أن جميع خطوات التفاعل في التحلل السكري جزء من عملية التخمر. وهذه العملية، مع بعض التحورات البسيطة، هي الوسيلة الوحيدة للحصول على الطاقة في غياب الأكسجين في الخمائر والكائنات الدقيقة الأخرى، وخاصة تلك المسببة لبعض الأمراض، وكثير من الحيوانات اللاقارية. أما في الحيوانات الراقية فالعملية السائدة هي التنفس الخلوي الهوائي ولكن قد تتحول إلى التنفس الخلوي اللاهوائي تحت ظروف معينة، ومن أمثلة ذلك ما يحدث في العضلات الواقعة تحت إجهاد كبير كالجري السريع أو التمارين الرياضية القاسية حيث في هذه الحالة لا تكفي كمية الأكسجين التي تصل إلى تلك العضلات لاستكمال

## التنفس الخلوي

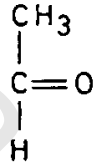
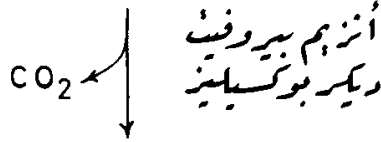
عملية نقل الإلكترونات مما يتسبب في تراكم مركب NADH، وبذا يبدأ التنفس الخلوي اللاهوائي لتوفير الطاقة اللازمة للعضلات لأداء ومواصلة ذلك الجهد وذلك بتحويل حمض البيروفيك إلى حمض اللبن Lactic acid. لإعادة أكسدة NADH الذي يعود فيدخل في التحلل السكري وبذا تستمر الدورة (الشكل رقم ١٦، ٤). إن تراكم حمض اللبن يسبب الشعور بتصلب العضلات (stiffness) ولذا لا بد من أكسدة حمض اللبن المتراكم إلى حمض البيروفيك عندما يتوافر الأكسجين (الشكل رقم ١٧، ٤). من الملاحظ أن من يقوم بأعمال رياضية أو أعمال شاقة يتنفس بصورة سريعة حتى بعد توقفه لفترة تعتمد على الجهد الذي قام به، وذلك لتوفير الأكسجين اللازم لعكس العملية حتى تتم أكسدة حمض اللبن المتراكم ثم يعود التنفس الخلوي الهوائي إلى طبيعته.

يحدث التنفس الخلوي اللاهوائي أيضا في خلايا النباتات عندما تقل كمية الأكسجين التي تصل إليها بسبب ما، مثل زيادة الماء الراكد حول الجذور أو وجود القصرة في البذور التي بدأت في النمو (انظر العوامل المؤثرة في التنفس الخلوي). وكما نوه أنفا تقوم الخلية النباتية بالتنفس الخلوي اللاهوائي عندما تحد كمية الأكسجين مسار التنفس الخلوي الهوائي ويتراكم حمض البيروفيك و NADH حيث يتكون الكحول أو حمض اللبن وكما في الشكل رقم (٤، ١٥) يساعد إنزيم بيروفيك ديكربوكسيليز Pyruvic acid decarboxylase وإنزيم الكحول ديهيدروجينيز Alcohol dehydrogenase و NADH في إتمام التفاعل. تحوي بعض الخلايا النباتية إنزيم حمض اللبن ديهيدروجينيز Lactic acid dehydrogenase والذي يساعد في تحويل حمض البيروفيك إلى حمض اللبن ويستخدم NADH أيضا. في بعض الخلايا النباتية يستخدم NADH المتراكم تحت هذه الظروف في تراكم مركبات أخرى مثل حمض المالك Malic acid والجليسيرول glycerol (Crawford, 1983).

التحلل السكري



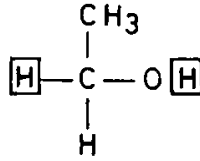
حمض البيروفيك



أسيالدهيد



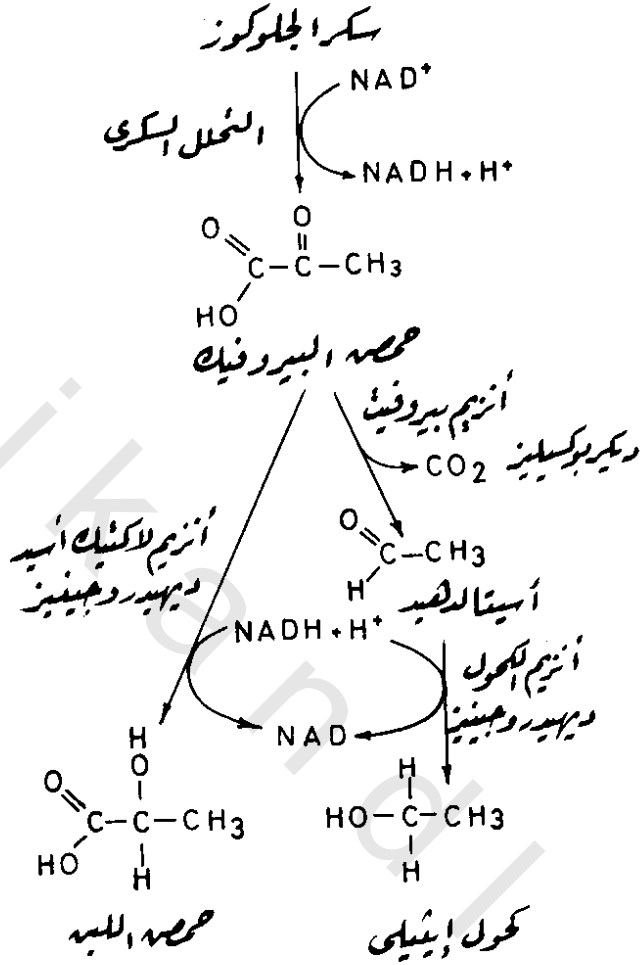
أنزيم الكحول  
ديهيدروجينيز



كحول إيثيلي

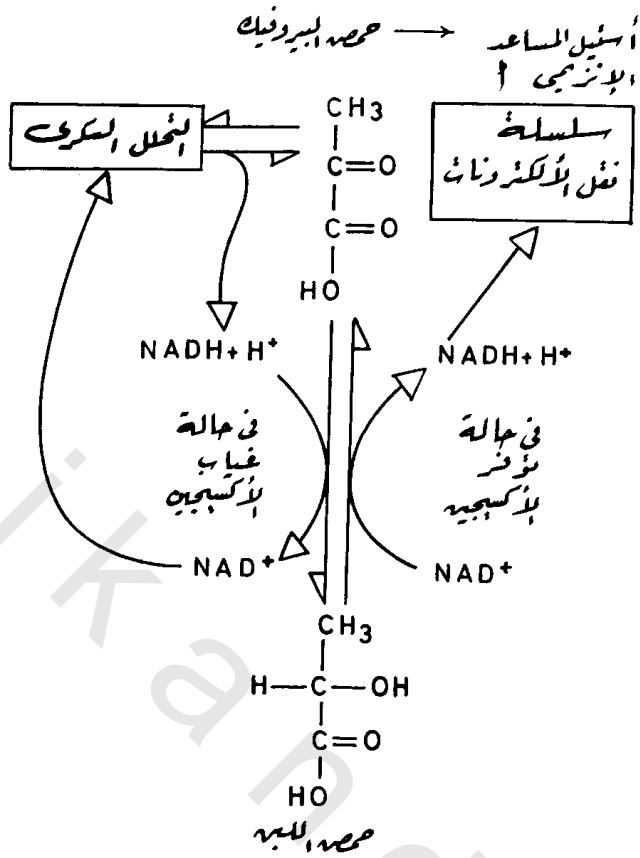
الشكل رقم (٤.١٥). التخمر الكحولي في فطر الخميرة. في مثل هذا التفاعل يعمل حمض البيروفيك كمستقبل للهيدروجين المنطلق من NADH .

المصدر: أرمز وكامب، ١٩٧٩م



الشكل رقم (٤.١٦). تحول الجلوكوز إلى الكحول الإيثيلي وحمض اللبن والذي يؤدي إلى إعادة أكسدة NADH ويلاحظ أن المسارين مختلفان في الموقع .

المصدر: بدويل، ١٩٧٤م، بتصرف



الشكل رقم (٤.١٧). تخطيط مبسط لمسار تحول حمض البيروفيك في نسيج العضلات تحت الظروف اللاهوائية والهوائية وتحويل حمض اللبن إلى البيروفيك.

المصدر: أرمز وكامب ١٩٧٩م

### (٣، ٤) المسارات البديلة في التنفس الخلوي

يمر الجلوكوز بالمرحلة الثلاث السابقة الذكر، وهي التحلل السكري ودورة كريبس وسلسلة نقل الإلكترونات عند تفككه للحصول على الطاقة الكامنة فيه، في معظم الخلايا التي يحدث فيها التنفس الخلوي الهوائي أو التخمر الإيثيلي أو تخمر



حمض اللبن في حالة التنفس الخلوي اللاهوائي ، لكن الخلايا لا تعتمد على مسار معين في الحصول على الطاقة ، لذا نجد أن هناك بدائل عديدة للحصول على الطاقة الكامنة.

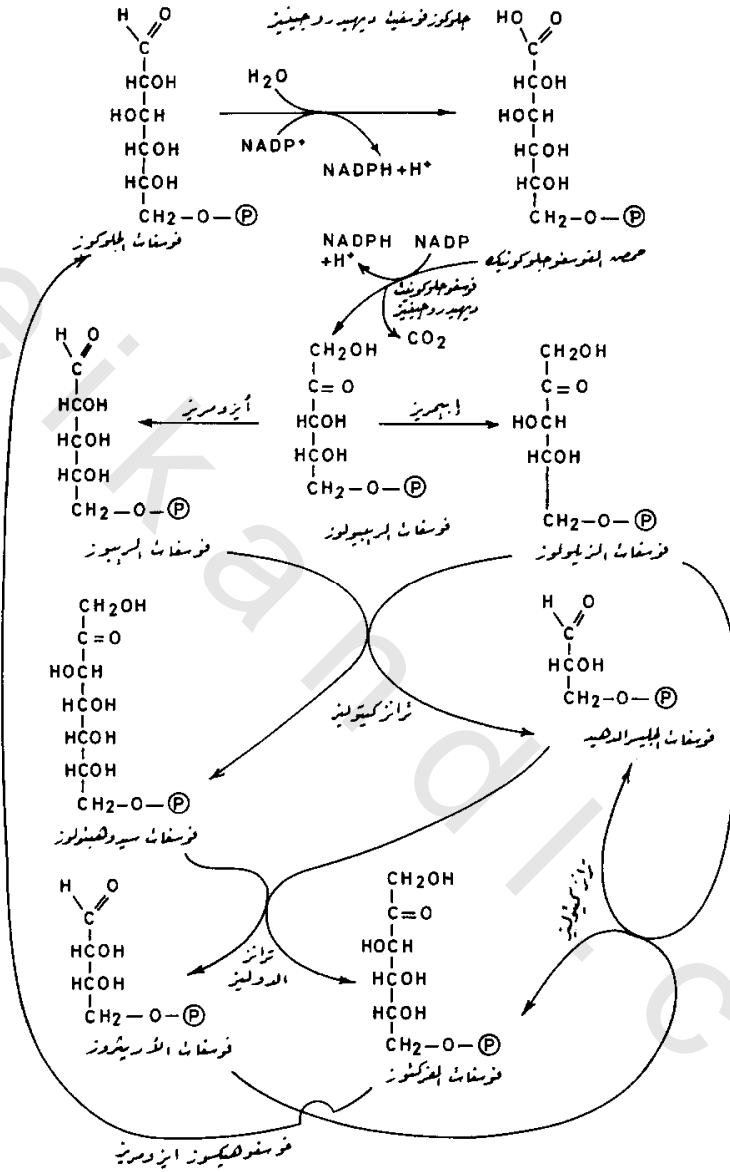
### ١، ٣، ٤ مسار فوسفات البنتوز Pentose Phosphate Pathway

يعد مسار فوسفات البنتوز ، أو ما يعرف أحيانا بتحويله البنتوز Pentose shunt أو أسماء أخرى (مسار البنتوز التأكسدي oxidative pentose pathway أو تحويله أحادي فوسفات الهكسوز hexose monophosphate shunt أو مسار الفوسفوجلوكونيت phosphogluconate pathway ، على سبيل المثال) ، من أهم المسارات التي تؤدي إلى تحرير الطاقة من الجلوكوز دون المرور بمسار التحلل السكري ودورة كربس. وقد عرف أن هذا المسار يحدث في سيتوبلازم الخلية إلا أنه وجد أن هذا المسار يحدث في البلاستيدات ولكن في الظلام فقط لأن أحد الإنزيمات الداخلة في هذا المسار في البلاستيدة وهو إنزيم ديهيدروجيناز فوسفات الجلوكوز 6-phosphate (Glucose 6-phosphate dehydrogenase) تبطل فعاليته في الضوء وبذا تتوقف الدورة في البلاستيدة. يوجد هذا المسار أيضا في بعض الكائنات الدقيقة إلا أن هذا المسار ينشط في خلايا الأورام بشكل أكبر من المعتاد.

وهذه التحويلة يمكن أن تقوم بما يقارب ١٠٪ من أيض الجلوكوز والتي تعرف عليها العلماء في النبات بعد عام ١٩٥٠م. في الشكل رقم (١٨، ٤) ملخص للدورة والإنزيمات المساعدة فيها.

وتظهر أهمية هذا المسار في تكوين جزيئين من مركب NADPH (وهو المركب السابق NADH مع مجموعة فوسفاتية) لكل جزيء من ثاني أكسيد الكربون الناتج أي اثني عشر جزيئا لكل جزيء جلوكوز. وهذه الجزيئات من NADPH يمكن أن تدخل في سلسلة نقل الإلكترونات لإنتاج ATP أو يمكن استغلالها في عمليات أخرى (تكوين الأحماض الدهنية أو بعض أشباه الأيزوبرين أو اختزال النترات أو الكبريتات ، على سبيل المثال). وهذا المسار يوفر أيضا بعض المركبات مثل فوسفات الريبوز-5-Ribose phosphate المهم في تكوين النكليوتيدات للأحماض النووية وفوسفات الأيريثروز

Erythrose 4-phosphate لبناء اللجنين والمركبات العطرية الأخرى. من هنا، فإن هذا المسار مهم للنباتات مثل أهمية المسار الرئيسي وهو التنفس الخلوي الهوائي.



الشكل رقم (٤.١٨) مسار تحويلة البنتوز موضحا الإنزيمات الداخلة في التفاعلات.

٢، ٣، ٤ مسارات أخرى

هناك الكثير من الطرق التي تؤدي إلى أكسدة العديد من المواد السكرية والتي يدخل فيها إنزيمات كثيرة تعرف بإنزيمات الأكسدة، وغالبا ما تحمل اسم المادة التي يتم أكسدتها مثل الفينول Phenol oxidase وحمض الاسكوربك (فيتامين C) Ascorbate oxidase وحمض الجلليكوليك Glycolate oxidase وكذا إنزيم الكاتاليز Catalase والبيروكسيداز Peroxidase ولكن هذه العمليات في الغالب لا تشارك في عملية التنفس، مع أنها تستهلك الأوكسجين، إلا عن طريق توفير بعض التفاعلات المساعدة جانبيا لأكسدة هذه المركبات كإجراءات احتياطية أو ما شابه ذلك. ولإيضاح النقطة الأخيرة نأخذ مثلا، عندما يتعرض النبات لخدش أو جرح بسيط فإن مركب الفينول يتكون كنتيجة للإصابة الميكانيكية ولكن تجرى أكسدته عن طريق Phenol oxidase إلى مركبات كينونية Quinons التي تعد سامة للكائنات الدقيقة ولذا فهي تمنع إصابة النبات بمرض معين نتيجة لهذا الجرح. ومع أن هناك أنواعا عديدة من أنواع التخمر والأكسدة في الكائنات الدقيقة فإن هذا الموضوع، رغم أنه شيق جدا نظرا لتطبيقاته المدهشة، واسع جدا ولا يتسع المجال لمعالجته هنا ولكن يجب ذكره لعلاقته بعمليات الأيض وتحول المواد.