٧

العوامل المؤثرة في معدل التنفس

هناك العديد من العوامل البيئية والحيوية التي يمكن أن تؤثر في معدل التنفس الخلوي. إن دراسة العوامل المؤثرة في عملية التنفس تستوجب معرفة العلاقة بين التنفس الخلوي كعملية من ناحية وعمليات الأيض الأخرى داخل الخلية من ناحية أخرى. وهذا يستوجب جهدا آخر ولكن الإحاطة بما سبق من تفاعلات التنفس قد تعطي فكرة ولو مبسطة كيف يمكن لمثل هذه العوامل أن تؤثر في معدل التنفس وأهمية هذا التأثير في المحافظة على إبقاء النبات حيا أو زيادة نموه.

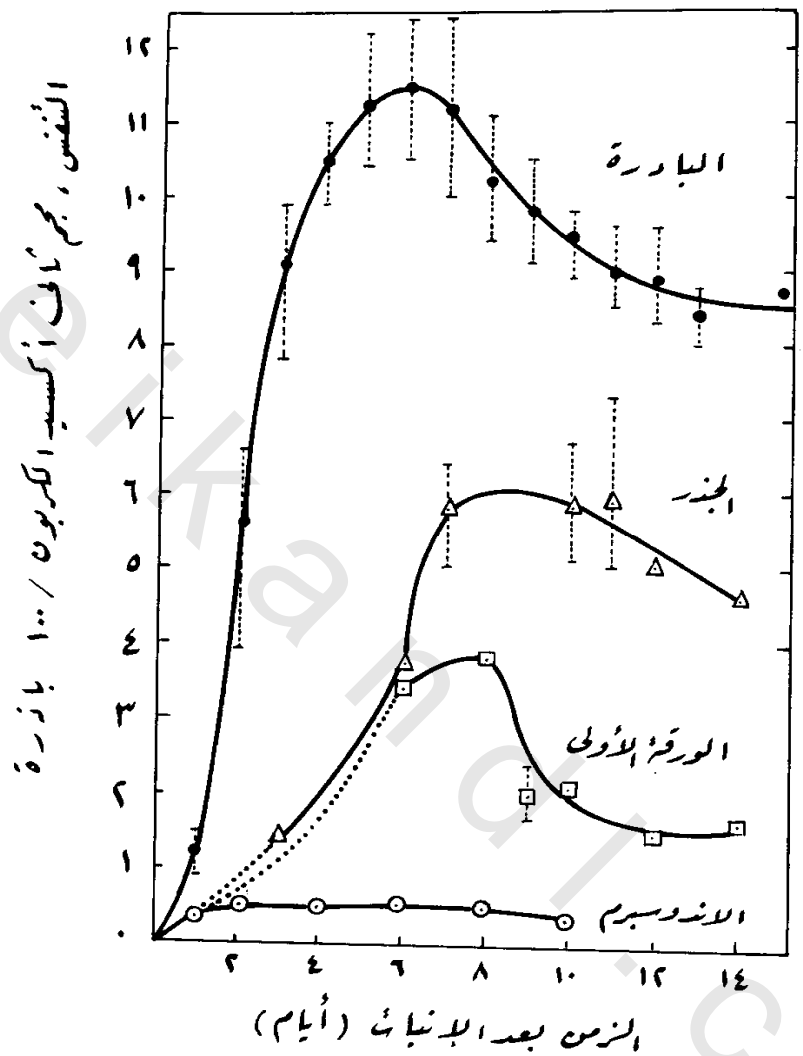
عند دراسة أي عامل مؤثر في التنفس فإنه يجب دائما الأخذ في الحسبان أن المقصود هو أثر تغير ذلك العامل مع إبقاء بقية العوامل الأخرى ذات تأثير أقل ما يمكن، أو ذات تأثير ثابت، ما لم يذكر غير ذلك. ولا يخفى أنه في الحقيقة وتحت الظروف الطبيعية تتفاعل بعض العوامل فيما بينها، والمشاهد على الطبيعة هو محصلة تأثير تلك العوامل.

في الصفحات التالية تجد بعض المعلومات المتعلقة بأبرز العوامل وهي ليست الوحيدة ولكنها درست بشكل أوسع حيث أنها في الغالب عوامل خارجية متعلقة بالبيئة ومن السهل ملاحظة ودراسة تأثيرها. إلا أن هناك عاملا آخر، ويمكن أن يعد من العوامل الداخلية، وهو التغيرات التي تحدث لشدة التنفس أثناء الفصول، حيث دلت المشاهدات التي أجريت في القرن الماضي على أن متوسط معدل التنفس في فصل

الربيع هو أكبر ما يمكن ثم ينخفض قليلا في فصل الصيف ويصل إلى حده الأدنى في فصل الشتاء وخاصة في مناخ المناطق المعتدلة، ثم يعود إلى ما كان عليه في فصل الربيع التالي. هذه الدورة السنوية تظهر اتفاقا في القيم الكبرى لشدة التنفس مع ظهور الأوراق الجديدة أو تكوين الأزهار، وقد تكون هذه المشاهدات منطقية لتغير درجات الحرارة ولكن الدراسات التي أجريت بعد ذلك، والتي كتب عنها العالم براون (١٩٧٦م)، ومدلولاتها، بما في ذلك ما نشر عن وجود دورات للتبادل الغازي في بذور البصل إلى غير ذلك، وظهور آفاق جديدة مثل الساعات الأحيائية، والتقدم التقني، تجعل دراسة مثل هذه التغيرات أمرا جديرا بالتحقيق قد يظهر جديدا للعلم.

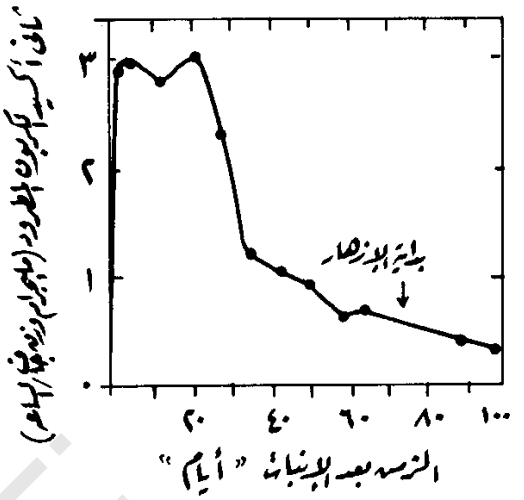
(١، ٧) عمر ونوع النسيج

نتيجة لكون التنفس يوفر الطاقة اللازمة لجميع نشاطات الخلية، فإن النسيج في بداية نموه يبدي معدل تنفس أكبر من معدل تنفس النسيج مكتمل النمو. وعلى سبيل المثال، في الشكل رقم (٧,١) يتضح أن معدل التنفس يختلف باختلاف النسيج في بادرة نبات الشعير. وتجدر الإشارة هنا إلى أن سبب انخفاض معدل التنفس في الورقة الأولى والجذر والبادرة عموما بعد الأيام الستة من الإنبات بالنسبة للشعير يعود لاكتمال نمو الأنسجة في تلك الأعضاء والتي كانت نشيطة جدا بعد وقت قصير من الإنبات. وفي الشكل رقم (٧,٢) يتبين معدل التنفس لنبات دوار الشمس ككل حيث تبدو الزيادة في معدل التنفس في فترة النمو السريع للبادرة. من الشكلين السابقين يتضح أن عمر النسيج ذو تأثير واضح على معدل التنفس. وهذه النقطة تتضح أكثر عند أخذ عضو معين كالورقة (الشكل رقم ٧,٣) فمنحنى معدل التنفس له بعض سمات الشكلين السابقين بالنسبة لبادرة الشعير ونبات دوار الشمس حيث أن معدل التنفس يكون أكبر ما يمكن في فترة تمدد الورقة ثم لا يلبث أن يعود تدريجيا إلى معدل شبه ثابت بعد ذلك.



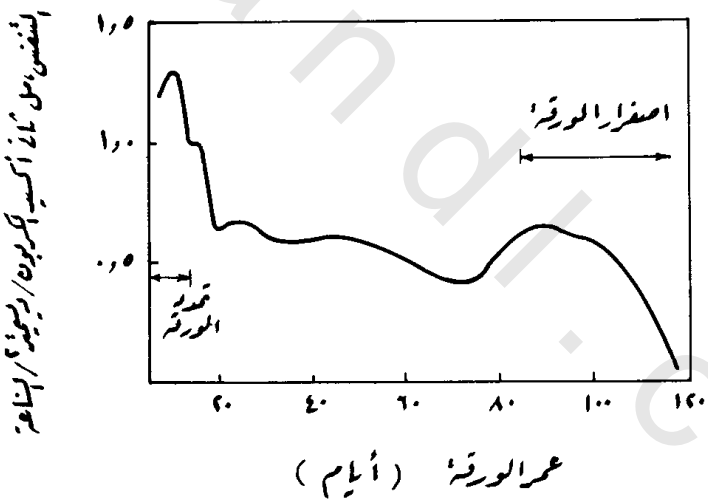
الشكل رقم (٧.١). التنفس في بادرة الشعير.

المصدر: أعيد رسمه من كتاب فسيولوجيا النبات، بدول، ١٩٧٤م عن فولكس وآخرون ١٩٥٢م



الشكل رقم (٧.٢). التنفس لنبات دوار الشمس، ويلاحظ انخفاض معدل التنفس بعد ٢١ يوما من الإنبات ولو أن معدل التنفس يزداد حقيقة في بعض أجزاء النبات (الأجزاء الزهرية).

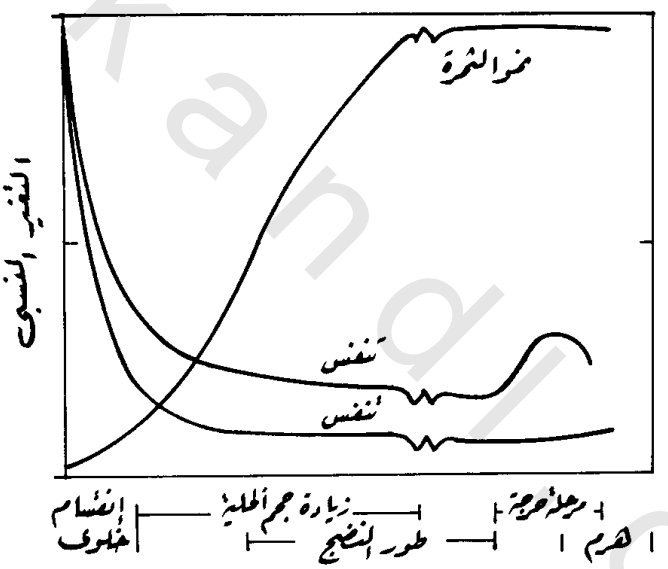
المصدر: سالسبوري ورس، ١٩٧٨م، حيث رسم من بيانات كد وآخرون، ١٩٢١م.



الشكل رقم (٧.٣). التنفس في أوراق الفراولة عند درجة جرارة ٢٤.٥°م وعلاقة التغير بشكل الورقة.

المصدر : أرني ١٩٤٧ ، كما ذكره بدويل ١٩٧٤م

يلاحظ في الشكل السابق أنه قبل موت الورقة تحدث زيادة طفيفة في معدل التنفس مؤذنة ببداية هرم ذلك العضو ومن ثم موته حيث في هذه الفترة يبدأ استهلاك المواد الأخرى (أحماض عضوية أو حتى البروتينات) كمواد تفاعل للتنفس نظرا لأن نسبة الفوسفور/الأكسجين (P/O) تقل في النبات تدريجيا حتى الموت. هذه الزيادة المفاجئة تعرف باسم "تنفس النضج" Climacteric respiration وأكثر ما تتضح هذه الظاهرة في الثمار، فبتتبع التغيرات التي تحدث في معدل التنفس أثناء نمو الثمرة (الشكل رقم ٧,٤) يلاحظ أنه في بداية نمو الثمرة يكون معدل التنفس كبيرا نظرا لأنها فترة نشاط كبير، وهي انقسام الخلايا، ثم لا يلبث أن ينخفض المعدل، حتى ولو قطفت الثمرة، إلى معدل شبه ثابت أثناء الزيادة في حجم الخلايا وطور النضج.



الشكل رقم (٧.٤). أطوار التكشف والنضج في الثمار يبين النوعين من التنفس ذي المرحلة الحرجة والمرحلة اللاحرجة. تعرج الخط بين بعد مرحلة زيادة حجم الخلية يدل على تغير مقياس الوقت الذي تتطلبه الثمرة للنضج باختلاف النوع.

المصدر: بيال ١٩٦٤م، كما ذكره سالسبوري ورس، ١٩٧٨م

على أية حال، هناك نمطان من الثمار: الأول يظهر زيادة في معدل تنفسه وهي الظاهرة السابقة وأحسن مثل لهذا النمط هو التفاح، بينما النمط الآخر فهو الذي لا يتغير معدل تنفسه مثل البرتقال والعنب وغيرهما. هذه الزيادة في معدل التنفس تقترن بالنضج الكامل للثمرة وتكوين طعمها المستساغ إلا أنه يمكن استحثاث هذه الزيادة في معدل التنفس أيضا في بعض الثمار بإضافة كمية قليلة من هرمون غاز الإيثلين أو البرولين. والإيثيلين معروف باستحثاثه لنضج بعض الثمار، وهذا أمر استغله الإنسان تجاريا. حتى الآن لم يعرف بعد مضار أو محاسن هذه الزيادة في معدل التنفس للثمار نفسها.

يظهر النسيج النباتي الحي، عموما، استمرارية للتنفس، رغم عدم الحاجة إليه في عملية البناء، أي في الأنسجة التي لا تظهر نموا (الأنسجة التخزينية، على سبيل المثال). وقد يعود السبب إلى أن بروتوبلازم الخلايا عبارة عن نظام ديناميكي وغير ثابت حيث تبدو ظاهرة تكسير الجزيئات الكبيرة ومن ثم إعادة بنائها مرة أخرى. وهذا ما أطلق عليه البعض بتنفس البقاء أو الصيانة (Maintenance respiration) لتمييزه عن (التنفس الخلوي البنائي Synthetic respiration) أو كما يعرف، أحيانا، بتنفس النمو (Growth respiration) والذي يستمر أثناء النمو نظرا للحاجة إلى زيادة في الطاقة لاستغلالها في عملية امتصاص الأيونات وإخراج بعض المواد وغيرها من العمليات التي لا تكون نشطة بدرجة كبيرة في الأنسجة مكتملة النمو. وبمعنى آخر فالنسيج مكتمل النمو ليس بحاجة إلى قدر كبير من المركبات الناقلة للطاقة ATP وNADH وNADPH لبناء بروتينات ومكونات الجدر والأغشية الخلوية والأحماض النووية وعمليات النقل إلى غير ذلك من النشاطات الخلوية التي تتصف بها الأنسجة التي تنمو. وبالطبع فإن معدل التنفس في الأنسجة أثناء النمو يختلف باختلاف معدل النمو (انظر الفقرة ٥,٦ معدل التنفس).

أما بالنسبة لأنواع الكائنات الحية واختلاف معدلات تنفسها، فهذا عائد لاختلاف نشاطات الأنسجة أو كمية المواد الميتة بها (كالخشب أو القلف أو الحراشف).

يحسب معدل التنفس، غالبا، على أساس الوزن الرطب أو الجاف وبالتالي تقل القيمة المطلقة لمعدل التنفس، والمتوقع أنه عند المقارنة على أساس مختلف غير الوزن (المحتوى الخلوي من البروتينات أو بروتين معين، على سبيل المثال) لكانت القيم لمعدلات التنفس متقاربة وتعطي صورة أفضل. على أية حال، يوضح الجدول رقم (٧,١) متوسط معدل التنفس لبعض الأنسجة من كائنات حية مختلفة.

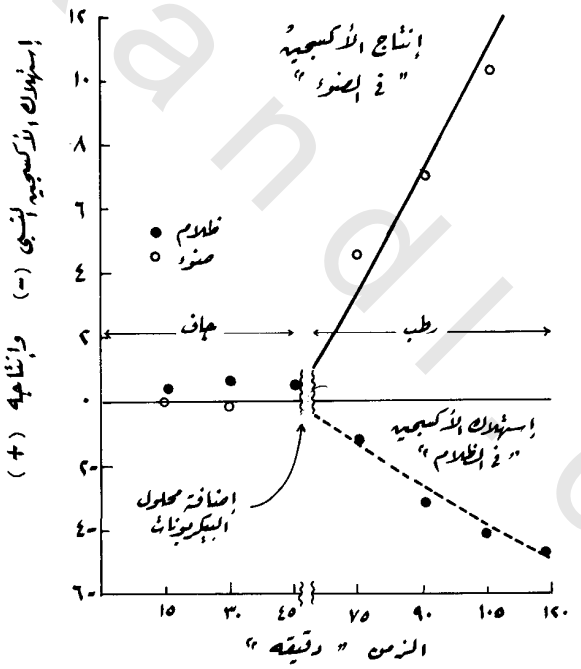
الجدول (٧,١). معدلات التنفس لبعض الأنسجة في كائنات حية مختلفة.

النسيج	معدل التنفس ميكروجزيئي أكسجين/ الساعة	
	لكل جرام وزن رطب	لكل جرام وزن جاف
الإنسان مستريحا	١٠	
يجري	٢٠٠	
الفأر مستريحا	١٠٠	
يجري	٩٠٠	
الكلية		٩٠٠
المخ		٦٠٠
البكتريا		١٠٠٠٠
بذور ا لشعير	٠,٠٠٣	
بادرة القمح	٦٥	
جذر الشعير	٥٠	
القمة النامية لجذر الطماطم		٣٠٠
تفاحة فجة	١٠	
تفاحة ناضجة	٠,٣	
بادرة الشعير		٧٠
نبات دوار الشمس		٦٠

أغريض الفصيلة الآرية (نورة)		٢٠٠٠

(٢، ٧) تأثير الماء

تختل موازين كثير من التفاعلات في الخلية بل تتوقف في غياب الماء، لأن الماء هو الوسط الذي تحدث فيه التفاعلات وبالتالي فهو عصب الحياة. وعلى سبيل الإيضاح ومستوى الخلية فالتحلل المائي Hydrolysis وكذلك تفاعلات التأكسد اللذان يعدان من المتطلبات الأساسية لاستمرار نشاط الخلية يتوقفان بغياب الماء. ومن الناحية التجريبية، فقد دلت البحوث على أن البذور (كالقمح) عندما تتعدى النسبة المئوية للماء فيها ١٤,٧٥٪ فإن معدل التنفس يزداد بسرعة مما يدل على أن الماء في البذرة بهذه النسبة أو أقل يكون مرتبطا بالمواد الغذائية المخزونة وغير ممكن دخوله في التفاعلات الأخرى. وأكثر ما يتضح أثر الماء في أنواع من الأشنات حيث يمكن تنشيط الخلايا الجافة للتنفس أو القيام بعملية البناء الضوئي بإضافة الماء لها (الشكل رقم ٧,٥) وفي زمن قصير (نحو ٣٠ دقيقة).



الشكل رقم (٧.٥). تأثير الماء في التنفس والبناء الضوئي في أشنات ورقية.

المصدر: جيس، ١٩٦٨م

ومن تجارب على أحد النباتات الحزازية *Mnium undulatum* لدراسة تأثير المحتوى المائي في معدل التنفس يتضح التأثير كما في الجدول رقم (٧,٢)*.

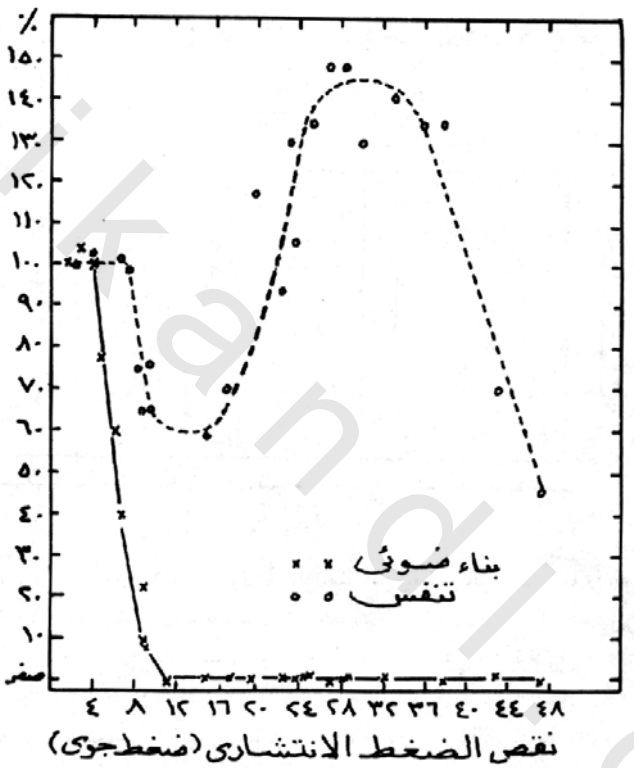
الجدول رقم (٧.٢) تأثير الماء في معدل التنفس في الحزاز *Mnium undulatum*.

النسبة المئوية للمحتوى المائي في النبات	ثاني أكسيد الكربون/جم وزن جاف/١٠ ساعات (سم^2)
٤٠	٠,٧٥
٥٩	١,٣٥
٦٥	٣,٩٠
٨٤	٩,٦٨

* عن جونسون ١٨٩٤م، ذكره ستايلز وليتش ١٩٦٠م.

ومن هذه التجارب وتجارب أخرى كثيرة أجريت على الأبواغ والحوصلات يمكن القول بأن الماء الحر داخل الخلايا ذو أهمية عظمى للإبقاء على نشاط التفاعلات الخلوية ومن بينها التنفس. أما في الأحوال الطبيعية وتوافر الماء (إجهاد الماء، نقص أو زيادة) فهناك العديد من البحوث المتعلقة بتأثير الإجهاد المائي في معدل التنفس. فعلى سبيل المثال، يؤثر الإجهاد المائي في كل من البناء الضوئي والتنفس والنتح، وفي الشكل رقم (٧,٦) يتضح التأثير في البناء الضوئي أولا قبل التأثير في التنفس والذي يبدو في هذا النوع من النباتات (الصنوبر) أكثر تعقيدا نظرا لانخفاض معدل العملية ثم ارتفاعها وبعد ذلك تبدأ في الانخفاض مرة أخرى، ومن المتوقع أن الانخفاض الأول في التنفس يعود إلى نقص في مادة التفاعل لانخفاض معدل البناء الضوئي ولكن الزيادة في التنفس بعد نقطة معينة من الإجهاد المائي قد تعود إلى توافر مادة التفاعل نتيجة لبدء

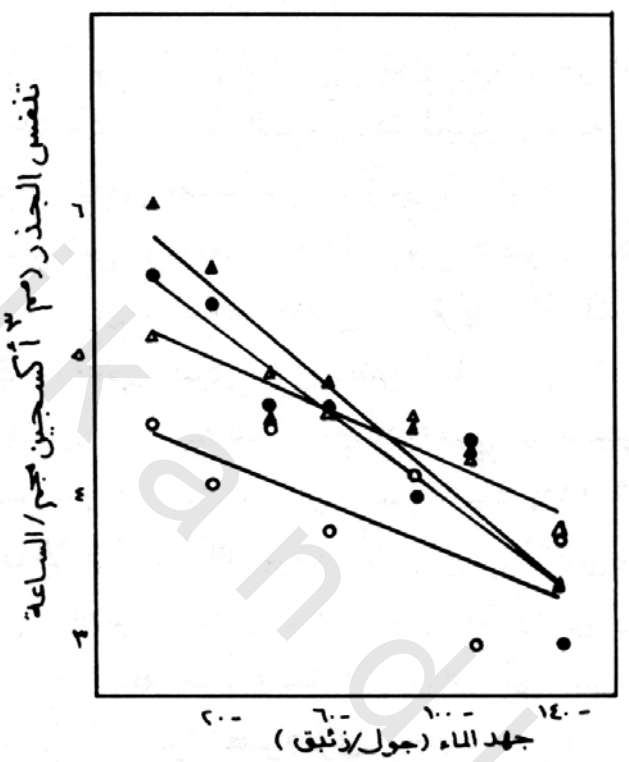
عملية تميؤ النشا إلى سكر وهو مادة التفاعل، أما الانخفاض الآخر في التنفس فقد يمثل تأثير نسبة الذبول الدائم وبداية الهرم (Brix, 1962). وفي نبات الطماطم يقترن الانخفاض في معدل التنفس بالانخفاض في عملية البناء الضوئي مع الزيادة في الإجهاد المائي. وبمحاكاة الإجهاد المائي باستخدام مادة خافضة للجهد الأسموزي في الوسط الخارجي تبين أن الانخفاض في الجهد الأسموزي للمحلول يصاحبه انخفاض في التنفس كما



يستدل على ذلك من الشكل (٧,٧)، (جارفس وجارفس ١٩٦٥م Jarvis and Jarvis, 1965).

الشكل رقم (٧.٦). تأثير الإجهاد المائي على النسبة المئوية لمعدل البناء الضوئي والتنفس لأحد أنواع الصنوبريات عند السعة الحقلية.

المصدر: (Brix, 1962).



الشكل رقم (٧,٧). علاقة التنفس (امتصاص الأكسجين) والجهد الأسموزي لمحلول الوسط الموضوعة فيه قطع بطول ١–٢سم من جذور نباتات الصنوبر (▲) والراتنجية (Δ) والبتولا (●) والحور (○).

المصدر: (Jarvis and Jarvis, 1965).

(٣ ،٧) درجة الحرارة

يتأثر معدل التفاعلات الإنزيمية بدرجة الحرارة، ومعظم خطوات التنفس ما هي إلا تفاعلات تساعد فيها الإنزيمات ولذا فمعدل التنفس يتأثر بالتغير في درجة الحرارة. وفي العادة يعبر عن معدل التفاعل الأنزيمي وعلاقته بدرجات الحرارة بما يعرف بالمعامل الحراري Temperature coefficient (quotient) أو اختصارا (Q10)، حيث يتضاعف تقريبا لكل زيادة في درجة الحرارة مقدارها ١٠°م، وهذا يعبر عنه رياضيا كالتالي:

$$\text{المعامل الحراري} = \frac{\text{معدل التفاعل عند (درجة الحرارة + ١٠°م)}}{\text{معدل التفاعل عند درجة الحرارة م°}}$$

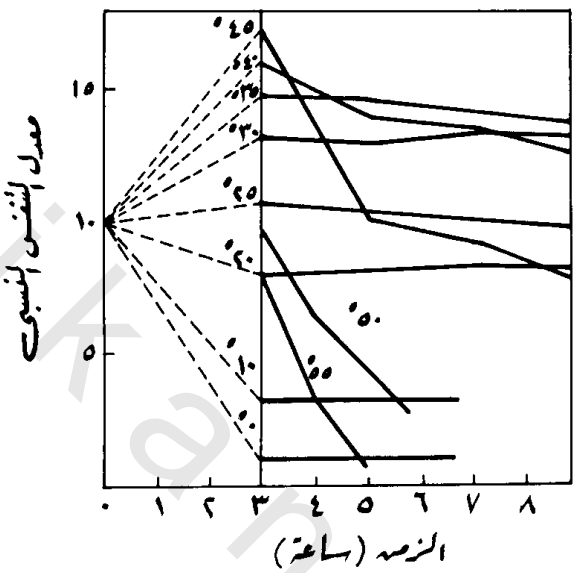
$$Q10 = \frac{\text{Rate at (t + 10) °C}}{\text{Rate at °C °}}$$

يقع المعامل الحراري للتنفس في معظم النباتات ما بين درجة الصفر و٢٥-٣٠°م عادة ما بين ٢ و٢,٥ ولكنه عند ارتفاع درجة الحرارة فوق ذلك، يبدأ التنفس في التناقص وقد يعود السبب في ذلك إلى قلة الأكسجين المتاح نظرا لأن الكمية الذائبة من الأكسجين تقل بارتفاع درجات الحرارة (انظر الجدول رقم ٧,٣)، وقد يكون معدل انتشار الأكسجين بعد درجات الحرارة ٢٥- ٣٠°م هو العامل المحدد للتنفس. أما إذا ارتفعت درجات الحرارة فوق ٣٥- ٤٠° م يبدأ معدل التنفس في التناقص بدرجة كبيرة نظرا لتأثير الحرارة المدمر على الإنزيمات مما يؤدي إلى تكسيرها تدريجيا بمرور الوقت كما يتضح من الشكل رقم (٧,٨).

الجدول رقم (٣ ،٧). كمية الأكسجين الموجودة في بعض البيئات المائية والهوائية وتأثرها بتغير درجة الحرارة.

البيئة	درجة الحرارة المئوية	كمية الأكسجين ميلليتر/ لتر

ماء البحر	٥	٦,٤
الماء العذب	٥	٩
الماء العذب	٢٥	٨,٥
الهواء		٢٠٩,٥



الشكل رقم (٧.٨). تأثير درجة الحرارة في معدل التنفس النسبي لبادرة البسلة (٤ أيام) *Pisum sativum* عند بدء التجربة كانت درجة الحرارة ٢٥°م ثم غيرت الدرجة إلى الدرجة الموضحة على كل منحنى.

المصدر: فرناندس، ١٩٢٣م، ذكره ستايلز وليش، ١٩٦٠م

إن استحثاث التنفس بزيادة درجة الحرارة يتأثر بمرور الوقت حيث أن معدل التنفس يقل عندما يكون النبات قد تعرض لدرجات حرارة عالية نسبيا لفترة طويلة من الزمن. ومما يعقد الأمور أيضا هو تأثير درجة الحرارة العالية نسبيا في تحويل المخزون الغذائي من مادة النشا إلى سكر في كثير من النباتات، حيث وجد في كثير منها أن

السكاكر المختزلة تتحول إلى نشا بارتفاع درجات الحرارة فوق درجة التجمد قليلا مما ينشأ عنه إقلال في مادة التفاعل في التنفس. أضف إلى ذلك أن درجات الحرارة العالية (فوق ٤٠°م) ودرجات الحرارة المنخفضة تثبط عملية النقل. على أية حال، فإن المدى الحراري الذي يتم فيه التنفس في النباتات يعتمد أيضا على نوع النبات حيث هناك نباتات استوائية وصحراوية ونباتات المناطق المعتدلة الباردة وأخرى تنمو في القطبين أو على قمم الجبال وهي نباتات التندرا. ومن الكائنات المتطرفة في نموها بالنسبة لدرجات الحرارة نجد أن هناك نوعا من البكتيريا المحبة للحرارة تنمو في ينابيع حارة عند ٦٠°م أو أكثر وهناك نوع آخر من البكتيريا أيضا وجدت نامية على بعض أنواع من "الايسكريم" عند درجة حرارة - ١٠°م. وبالطبع، كلا النوعين يقوم بعملية التنفس. وعلاوة على هذين المثالين، فهناك أنواع من النباتات تقاوم درجات الحرارة العالية أو المنخفضة والمجال لا يسمح بمناقشة الموضوع ككل لأنه يدخل ضمن فسيولوجيا الإجهادات. من هذا الملخص تتضح أهمية العلاقة بين العوامل الأخرى الداخلية وتأثير الحرارة في التنفس.

(٤، ٧) الأكسجين

تظهر أهمية الأكسجين كعامل مؤثر في معدل التنفس من ضرورته لعملية الفسفرة التأكسدية إلا أن هذه العلاقة لها جانب آخر وهو تأثير الأكسجين في التنفس الضوئي (كما سيرد فيما بعد عند دراسة تأثير الضوء في التنفس). ولأن الأكسجين لا بد وأن ينتشر من الجو المحيط بالنبات إلى مناطق التأكسد، لذا فإن الأنسجة الكبيرة قد يتحدد معدل تنفسها بكمية الأكسجين التي تصل إلى الميتوكوندريا.

يعتقد كثير من العلماء أن التنفس الخلوي اللاهوائي يحدث بدرجة كبيرة في الأنسجة التخزينية الكبيرة حيث نسبة سطح النسيج إلى حجمه صغيرة (درنات البطاطس وجذور الجزر، على سبيل المثال). يعود تاريخ هذا الاعتقاد إلى عام ١٨٩٠م عندما ذكره العالم الفرنسي دي فو (De-vaux). يفسر ذلك بأن معدل انتشار الأكسجين

يكون ضئيلا في هذه الأنسجة، وهنا تتميز الحاجة إلى وجود المسافات البينية ودورها في المبادلات الغازية. في الأنسجة التخزينية تكون نسبة المسافات البينية في درنة البطاطس تقارب الوحدة بينما تتراوح هذه النسبة في أنسجة الجذور من ٢ إلى ٤٥٪، والنسبة العالية شائعة في نباتات الأراضي الغدقة (Crawford, 1982). من هنا، فالملاحظ أهمية المسافات البينية في النجيليات حيث الساق المجوف وتحملها لإجهاد زيادة الماء (الغمر flooding). هناك تركيب آخر في النباتات المائية لا يقل أهمية وهو نوع من الفراغات ويعرف بالأنسجة البرنشيمية الهوائية (Aerenchyma tissues)) لمرور الغازات وتحاشي نقص الأكسجين في بعض النباتات.

تستجيب جذور النباتات لنقص الأكسجين (hypoxia) بالتحول إلى التنفس الخلوي اللاهوائي وتحدث الإصابة لهذا الإجهاد من عدم الاتزان أيضيا. يتمثل عدم الاتزان في عدد من التأثيرات منها، على سبيل المثال لا الحصر:

١- إعاقة نقل السيتوكينينات من قمم الجذور (وهي من المناطق الرئيسية لبناء هذه الهرمونات).

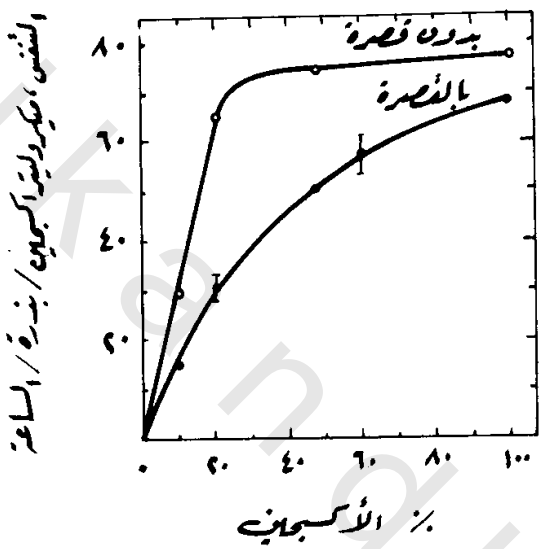
٢- إعاقة امتصاص الأيونات (خاصة النترات).

٣- الذبول الذي يصاحبه انخفاض في معدل البناء الضوئي ونقل السكريات ونفاذية الغشاء الخلوي.

٤- تراكم المواد السامة نتيجة لنشاط الكائنات الدقيقة في منطقة الجذور (Bradford and Yang, 1981).

والحال لا يختلف عند وجود حاجز معين يحد من كمية الأكسجين المنتشرة كما في الشكل رقم (٧,٩) بالنسبة لبذور نبات البسلة، حيث يستدل من المنحنيات البيانية أن التنفس يتشبع عند نحو ٢٠٪ من الأكسجين بالنسبة للبذور التي نزعت قصرتها، بينما البذور ذات القصرة فالتناسب واضح بين تركيز الأكسجين ومعدل التنفس. بالطبع ليس هذا هو حال جميع النباتات أوكل الأنسجة، بل هناك فروق في معدلات تنفسها، أضف إلى ذلك أن تأثير الأكسجين في معدل التنفس يعتمد أيضا على

الطريقة التي يقاس بها المعدل. فمثلا باستخدام غاز النيتروجين بدلا من الأكسجين، بحيث لا يكون هناك أية كمية من الأكسجين تصل إلى النبات أو النسيج، فإنه حسب دراسة معامل التنفس يجب أن تكون نسبة ثاني أكسيد الكربون الناتج من تفكك السكر إلى الأكسجين المستهلك تساوي مالا نهاية، ولكن الحقيقة أن نسبة تحول السكر وتصاعد غاز ثاني أكسيد الكربون في غياب الأكسجين غير ذلك وقد تكون عالية أحيانا.

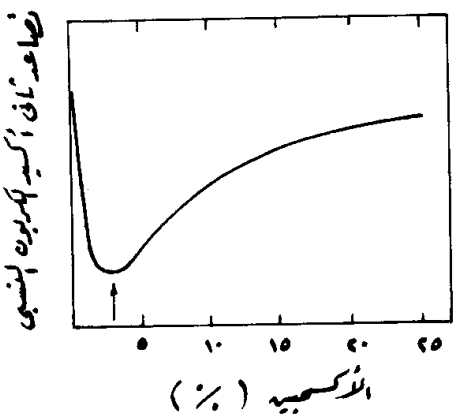


الشكل رقم (٧.٩). تأثير نسبة الأكسجين في تنفس بذور نبات البسلة في وجود القصرة وفي عدم وجودها.

المصدر: يم، ١٩٥٦م

وقد استدل من تجارب كثيرة أن وجود الأكسجين قد يثبط استعمال السكر في التنفس. وهذا هو ما يعرف بظاهرة باستور (Pasteur effect) نسبة إلى العالم الفرنسي

لويس باستور، أول من سجل هذه الظاهرة في دراسته للكائنات الدقيقة. وكما في الشكل رقم (٧,١٠) فنسبة ثاني أكسيد الكربون المتحررة تقل بازدياد تركيز الأكسجين ثم لا تلبث أن تأخذ في الزيادة مرة أخرى مع زيادة تركيز الأكسجين، وليس هناك من دليل مقنع لهذه الظاهرة إلا أن هناك بعض النظريات كأن يكون للأكسجين أثر مدمر على إحدى أو بعض الإنزيمات الداخلة في تفكك السكر (التحلل السكري) أو أن استعمال ADP والفوسفات غير العضوية بواسطة سلسلة نقل الإلكترونات وتحويلها إلى ATP تقلل من كمية ADP والفوسفات غير العضوية المطلوبة لتدخل في عملية تفكك السكر، وبالتالي تنخفض نسبة تحرر ثاني أكسيد الكربون، أي أن وجود الأكسجين يثبط التحلل السكري، إلى غير ذلك من النظريات. وقد استغلت ظاهرة باستور هذه في حفظ الفواكه لمنع الزيادة في النضج وذلك بتخزينها في جو من تركيز الأكسجين حدي بحيث لا يستحث التنفس الخلوي الهوائي ويجعل معدل التنفس الخلوي اللاهوائي في أدنى حد له. يضاف أحيانا إلى جو التخزين ثاني أكسيد الكربون الذي يثبط هرمون النضج الإيثيلين، وقد تخزن فوق ذلك عند درجات حرارة منخفضة (قرب نقطة التجمد) وكل هذا للاحتفاظ بالسكريات وتقليل استخدامها في التنفس (أي تحلل السكاكر) وخاصة في ثمار التفاح.



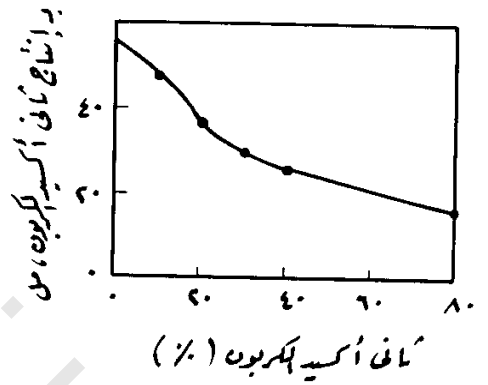
الشكل رقم (٧.١٠). تغيُّر تصاعد ثاني أكسيد الكربون أثناء التنفس بتغير الأكسجين ويلاحظ تأثير زيادة الأكسجين في ذلك وأنها أكبر ما يمكن عند السهم وهذا ما يعرف بظاهرة باستور.

المصدر: سالسبوري ورس، ١٩٧٨م

(٧، ٥) ثاني كسيد الكربون

من المتوقع في التفاعلات الكيميائية الحيوية أن الزيادة في تركيز نواتج التفاعل تثبط التفاعل نفسه المؤدي إلى إنتاجها، ويتوقع بموجب هذا أن ثاني أكسيد الكربون كناتج نهائي يثبط معدل التنفس. وقد وجد ذلك فعلا، إلا أنه في هذه الحالة وجد أن تراكيز ثاني أكسيد الكربون التي تثبط التنفس عالية وتتعدى التراكيز المعتادة في الجو المحيط بالنبات. فقد وجد أن نحو ٥٠٪ من ثاني أكسيد الكربون في الهواء المحيط بالبذور النابتة من نبات البازلاء تثبط التنفس اللاهوائي بنسبة ٥٠٪، أما في بذور الخردل الأبيض (الشكل رقم ٧,١١) فتأثير تركيز ثاني أكسيد الكربون واضح. في الأنسجة الخضراء (الورقة، على سبيل المثال) يتعلق الأمر بعامل آخر وهو الاختلافات التركيبية، إذ توجد بها ثغور تتأثر بتركيز ثاني أكسيد الكربون. وقد أجريت دراسات عديدة تدل نتائجها على أن ثاني أكسيد الكربون يثبط التنفس، ولكن هذا التثبيط قد

يتسبب جزئيا عن تأثير ثاني أكسيد الكربون في إغلاق الثغور مما يمنع المبادلات الغازية والذي ينتج عنها تراكم ثاني أكسيد الكربون في الداخل وبالتالي تثبيط التنفس.



الشكل رقم (٧.١١). التأثير المثبط لزيادة ثاني أكسيد الكربون في تنفس بذور الخردل الأبيض المنبتة.

المصدر: ستايل وليش، ١٩٦٠م

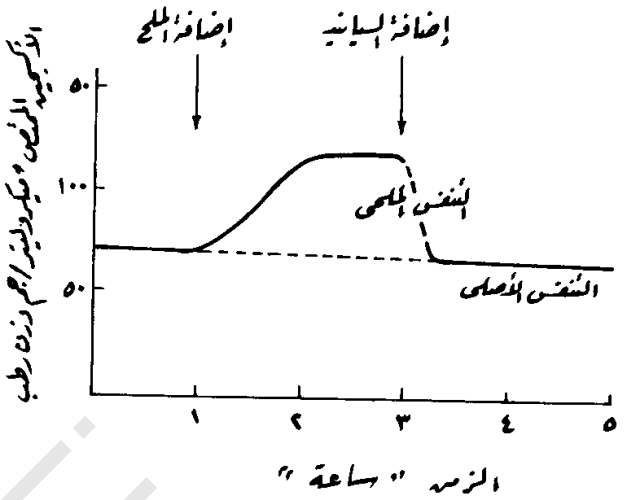
(٦، ٧) الأملاح غير العضوية

لوحظ منذ عام ١٩٣٣م أن معدل التنفس يزداد عندما ينقل المجموع الجذري لبادرة القمح من الماء إلى محلول ملحي مخفف، وهذه الزيادة فوق المعدل المعتاد هي ما عرفت باسم التنفس الملحي salt respiration. وتلي ذلك مشاهدة مثل هذه الزيادة في كثير من الأنسجة التي تركت في الماء فترة ثم وضعت في المحلول الملحي مثل جذور الشعير والخرشوف وجذر البنجر وغيرها (الشكل رقم ٧,١٢). ويلاحظ أنه يلزم للوصول إلى التشبع لهذا النوع من التنفس نحو ٤٠ دقيقة، بينما تستغرق العودة بالتنفس إلى وضعه المعتاد فترة طويلة قد تصل إلى ٨٠ ساعة. يعتقد أن هذه الزيادة ناجمة عن الحاجة إلى طاقة لاستغلالها في امتصاص الأيونات فيما يعرف بالامتصاص النشط للأيونات، حيث أن امتصاص الأيونات وتراكمها داخل الخلية يحتاج إلى استعمال ATP وبالتالي فإن ADP يزداد تركيزه داخل الخلية مما يعمل على زيادة

التنفس. ونظرا لأن هذه العملية "التنفس الملحي" حساسة لمادة السيانيد وأول أكسيد الكربون حيث أن وجود تركيز مناسب من سيانيد الهيدروجين (٠,٠٠٠١ جزيئي) يوقف امتصاص الأملاح، وكذلك هذه الزيادة من التنفس في بعض الأنسجة (كالجزر)، لذا فقد استنتج بعض العلماء وجود علاقة بين التنفس الملحي وإنزيم سيتوكروم أكسيديز- أحد مكونات سلسلة نقل الإلكترونات- ولكن هذه العلاقة بدأت تضمحل عندما وجد أن مركب ثنائي نيتروفينول (α 2,4-Dinitrophenol) عند تراكيز معينة يثبط امتصاص الأيونات وينشط التنفس، علاوة على وجود ملاحظات أخرى. لذا، فإن ميكانيكية التنفس الملحي لا تزال غامضة.

(٧، ٧) الضوء

تستخدم المبادلات الغازية لتقدير البناء الضوئي في الأنسجة الخضراء (امتصاص ثاني أكسيد الكربون أو تصاعد الأكسجين) على فرض أن التنفس الخلوي لا يتأثر بالضوء، وبالمثل لتقدير التنفس الخلوي (تصاعد ثاني أكسيد الكربون أو امتصاص الأكسجين). وبتوالي البحوث تبين أن هناك اختلافات بين النباتات في معدل التنفس تحت ظروف الإضاءة والظلام إذ أن المتوقع غير ذلك. لوحظ في الخمسينيات من القرن العشرين الميلادي وباستخدام محلل ثاني أكسيد الكربون بالأشعة فوق الحمراء أن معدل التنفس في النباتات ثلاثية الكربون في الضوء قد يصل إلى ثلاثة أضعاف معدله في الظلام.



الشكل رقم (٧.١٢). تأثير الملح (حقيقة أيون) والسيانيد في تنفس النسيج النباتي التخـزيني. وتركيـز السيانيد كان ١٠$^{-٥}$ جزيئي.

المصدر: ستكليف ١٩٦٢م، بناء على بيانات روبرتسون وترنر، ١٩٤٥م

وبتوالي البحوث عرف الكثير من الحقائق العلمية عن تداخل تأثير الضوء والأكسجين وثاني أكسيد الكربون في عمليات البناء الضوئي والتنفس الخلوي حيث فسرت ظاهرة فاربورج Warburg effect (تثبيط الأكسجين للبناء الضوئي) وتم تمييز مصدرين لتصاعد ثاني أكسيد الكربون من الأنسجة النباتية الخضراء تحت ظروف الإضاءة ودور إنزيم إضافة الكربون في دورة كالفن ثنائي فوسفات الريبيولوز كربوكسيليز Ribulose bisphosphate carboxylase أو اختصارا "الروبسكو RUBISCO" واستخدامه ثاني أكسيد الكربون لإكمال دورة كالفن وكذلك الأكسجين كمادة تفاعل تتنافس مع ثاني أكسيد الكربون ليتكون فوسفات الجلايكوليت وفوسفات الجليسيريت، ومن هنا تبدأ دورة الجلايكوليت التي تساهم فيها ثلاث عضيات (البلاستيدات الخضراء والبيروكسيسومات والميتوكوندريا)، وفي النهاية تكوين ثاني

أكسيد الكربون. ولهذا السبب يطلق على إنزيم إضافة الكربون في دورة كالفن باسم ثنائي فوسفات الريبيولز كربوكسيليز/أكسجينيز. إن ثاني أكسيد الكربون هذا هو المصدر الثاني لتصاعده تحت ظروف الإضاءة ولذلك عرف هذا التصاعد بالتنفس الضوئي Photorespiration، تمييزا له عن التنفس المعتاد الذي سبق الكلام عنه، والذي يسمى أحيانا بالتنفس اللاضوئي أو التنفس في الظلام Dark respiration. وبالطبع فإن جزءا من ثاني أكسيد الكربون الناتج من التنفس الضوئي قد يعاد تثبيته مرة أخرى في المركبات العضوية وكذلك كمية الأكسجين الناتجة من البناء الضوئي قد يدخل جزء منها في كلا النوعين من التنفس. ومع ذلك، فهناك الكثير من الحقائق الأخرى المعروفة عن التنفس الضوئي، ومن أهمها أن التنفس الضوئي لا ينتج عنه طاقة قابلة للاستعمال (ATP) كالتنفس الخلوي اللاضوئي لذا فإن التنفس الضوئي يعد عملية مختلفة تقترن بالبناء الضوئي وإنتاج ثاني أكسيد الكربون ويتأثر بالعوامل المؤثرة في البناء الضوئي. أضف إلى ذلك أن التنفس الضوئي يستحث بالحرارة المرتفعة نسبيا وكذلك زيادة تركيز الأكسجين ويثبط بزيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون. إن معظم المشاهدات تدل على أن معدل التنفس الضوئي (أي معدل إنتاج ثاني أكسيد الكربون) أكبر بكثير منه في التنفس اللاضوئي.

وتجدر الإشارة هنا إلى أنه توجد بعض النباتات التي يكون فيها معدل التنفس الضوئي أقل من ١٠٪ من التنفس اللاضوئي. وهذه النباتات تتمثل في بعض النجيليات وأفراد من بعض الفصائل من ذوات الفلقة الواحدة وذوات الفلقتين (النباتات رباعية الكربون) وهي تتميز بخصائص تركيبية وإنتاجية عالية وتحمُّل لتراكيز عالية من الأكسجين وتراكيز منخفضة من ثاني أكسيد الكربون، والتنفس الضوئي بها قليل أولا يمكن قياسه لانخفاض قيمته.

من هنا أمكن تقسيم النباتات إلى مجموعتين، مجموعة تدعى بالنباتات ثلاثية الكربون (C_3Plants)، وهي تعتمد على دورة كالفن، والتسمية لهذه المجموعة جاءت من كون ناتج تثبيت ثاني أكسيد الكربون فيها عن طريق البناء الضوئي هو مركب ذو

ثلاث ذرات من الكربون وهو ثلاثي فوسفات حمض الجليسيريك 3-phosphoglyceric acid ، وتتمثل في معظم نباتات المحاصيل مثل القمح والشعير، حيث تتميز بوجود تنفس ضوئي عال والذي يعبَّر عنه عادة بقياس النقطة الحدية الحرجة لثاني أكسيد الكربون (CO_2 Compensation point) ، وهي لهذه المجموعة ٠,٠٠٥٪- ٠,٠٠٧٪ ثاني أكسيد الكربون. (النقطة الحدية الحرجة لثاني أكسيد الكربون هي أقل مستوى من تركيز ثاني أكسيد الكربون الذي يستطيع النبات معه مواصلة عملية البناء الضوئي). والمجموعة الثانية هي نباتات رباعية الكربون (C_4 Plants) ، والتي تعتمد أيضا على دورة كالفن، ولكن ثاني أكسيد الكربون يثبت أولا لينتج أحماضا عضوية ذات أربع ذرات من الكربون مثل حمض الماليك وغيره. وهذه العملية تُميز هذه النباتات بمسارات كيموحيوية خاصة قبل دورة كالفن. هذه المجموعة تتميز، إلى جانب الخواص الأخرى، بعدم وجود تنفس ضوئي فيها أو أنه منخفض جدا، أي أن النقطة الحدية الحرجة لثاني أكسيد الكربون أقل من ٠,٠٠١٪، ومن أمثلتها بعض النجيليات والذرة. إلا أن هناك بعض الأدلة على وجود نباتات متوسطة في النقطة الحدية الحرجة لثاني أكسيد الكربون بين هاتين المجموعتين. وبما أن انخفاض معدل التنفس الضوئي مرتبط بزيادة الإنتاجية للنبات فإن بعض العلماء يعتقد بوجود مورثات (جينات) عديدة تتحكم فيه وليس هناك إمكانية تطبيقية لتغيير أو تثبيط التنفس الضوئي لكي تتم زيادة إنتاجية نباتات المحاصيل عن طريق هندسة الموروثات (الجينات) على الأقل في الوقت الحاضر. على أن البعض الآخر من العلماء يرى بأن التنفس الضوئي ما هو إلا ميكانيكية خاصة تعمل على تفادي الأثر المدمر للضوء على البلاستيدات الخضراء في النباتات ثلاثية الكربون.

يشير عدد كبير من البحوث إلى وجود تأثير للضوء الأزرق في معدل التنفس في الأنسجة غير الخضراء، وقد ربط ذلك بتأثير الضوء الأزرق في نفاذية الأغشية لمادة التفاعل إن كان تنشيطا أو بتأثير الضوء الأزرق المدمر في إنزيم سيتوكروم أكسيديز Cytochrome oxidase إن كان تثبيطا حسب الإضاءة (في الحالة الأولى منخفضة بينما

الثانية إضاءة شديدة). وليس الحال أوضح في الأنسجة الخضراء، ففي بعضها يتأثر معدل التنفس بالضوء ككل، نظرا لما لوحظ من تأثير مثبط للضوء على أكسدة حمض البيروفيك، بينما في البعض الآخر لم يلاحظ أي تأثير بل لوحظ أحيانا أن الضوء قد ينشِّط معدل التنفس بطريقة غير مباشرة، وذلك لأن البناء الضوئي يزيد من كمية السكر التي تدخل كمادة للتفاعل.

(٨ ،٧) الاستحثاث الميكانيكي، الجروح، والإصابة بالمرض

منذ نحو نصف قرن تعرف العلماء على أن الاستحثاث الميكانيكي كلمس الأوراق وثنيها أو شدها يزيد من معدل التنفس، إلا أنه ليس هناك تفسير واضح لهذه العملية. أما عملية جرح النبات أو العضو فقد عرفت قبل نهاية القرن التاسع عشر الميلادي بأنها تتسبب أيضا في زيادة معدل التنفس من ٢٠- ١٨٠٪. وقد يعزى هذا إلى تحول بعض الخلايا تحت الجرح إلى خلايا إنشائية للعمل على برء الجرح. ومعروف أن الخلايا الإنشائية ذات معدل تنفسي أعلى ولكن أكسدة بعض المركبات الفينولية في منطقة الجرح أو ازدياد كمية مادة التفاعل (السكر) من جراء الجرح لهما تأثير يجب أخذه في الحسبان.

أما إصابة النبات بالمرض فقد وجد أيضا أنها تتسبب في زيادة معدل التنفس في منطقة الإصابة، فمثلا إصابة أوراق نبات القمح بمرض الصدأ المعروف تزيد معدل التنفس بها إلى ثلاثة أضعاف معدله في الأوراق غير المصابة تقريبا. وقد اقترح البعض كتفسير لذلك أن استعمال ATP في زيادة النمو ينجم عنه زيادة فيADP وهذا يعجل نقل الإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات وبالتالي زيادة في استهلاك الأكسجين إلا أنه يوجد بعض الأدلة على أن مسار فوسفات البنتوز ينشط في بعض الأنواع النباتية المصابة بالمرض مما قد يفسر بعضا من الزيادة في معدل تنفسها. وعلى العموم، فإن كيفية تأثير وجود المرض على هذه العملية في العائل أمر لم يكشف النقاب عن تفاصيله حتى الآن.

(٧، ٩) موانع التنفس

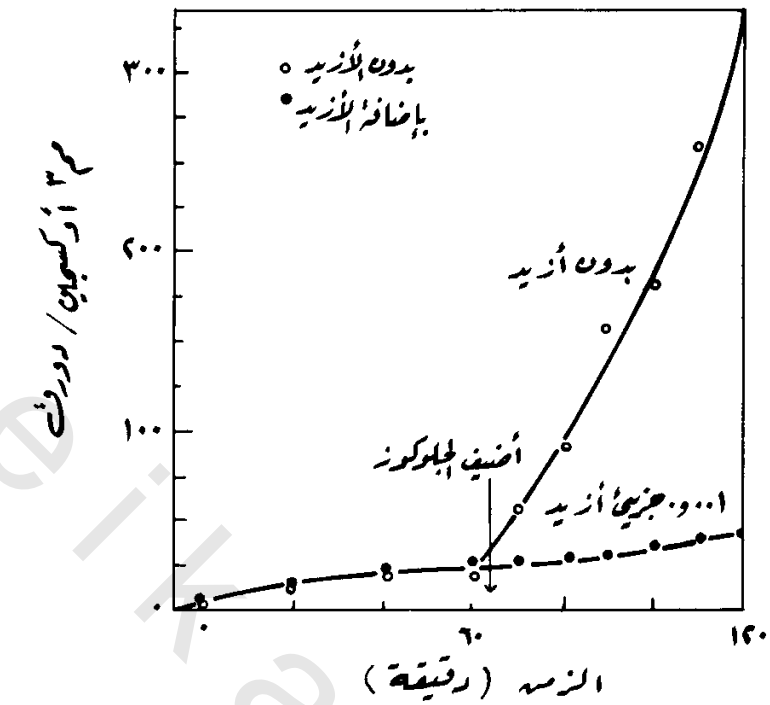
هناك العديد من المواد المستخدمة في كثير من التجارب المتعلقة بدراسة الأيض إما لأنها تعمل على تثبيط العملية وإما لأنها توقف التفاعل (التفاعلات) قيد الدراسة. وقد عرف الكثير منها وأثرها في بعض مراحل التنفس الخلوي، وفي أحيان كثيرة تمكن العلماء من تحديد نقطة عملها في سلسلة التفاعل.

من الأمثلة على ذلك في مرحلة التحلل السكري، فإن أكسدة فوسفات الجليسرالدهيد إلى فوسفات حمض الجليسيريك تتأثر بوجود أيودوأسيتاميد Iodoacetamide والزرنيخيت Arsenite وكذلك موانع مجموعة الثيول (SH-). ومن الأدلة التي أدت إلى اكتشاف بعض التفاعلات المعينة في التحلل السكري استعمال أيونات الفلوريد والتي تبين أنها تمنع تكوين فوسفات إينول حمض البيروفيك من فوسفات حمض الجليسيريك ولهذا السبب فإن التراكيز العالية من الفلوريدات تكون سامة للكائن الحي.

هناك العديد من مثبطات التنفس والأيض ككل والتي تشبه إلى حد ما مادة التفاعل وبذا تتناسب مع موقع (مكان) مادة التفاعل في الإنزيم المساعد في تكملة التفاعل وتتحد معه بدلا من مادة التفاعل الأصلية ولذا يتشبع ذلك الإنزيم، وبالتالي يتوقف التفاعل الأصلي، وأقرب مثل لذلك ما يحدث في دورة كربس عند إضافة حمض المالونيك الذي يشبه إلى حد ما في تركيبه حمض السكسينيك حيث يتحد حمض المالونيك مع إنزيم سكسينيك ديهيدروجينيز وبالتالي تتوقف الدورة. ومثل آخر يشابه هذه الطريقة من تثبيط للتنفس الخلوي هو وجود حمض فلوروأسيتيك إذ يتحد مع المساعد الإنزيمي أ ليكون فلوروأستيل المساعد الإنزيمي أ الذي يتحد بدوره مع حمض أكسالوأسيتيك ليكون حمض فلوروسيتيريك الذي يشبه حمض السيتريك إلى حد ما، ولكن حمض فلوروسيتيريك يتحد مع أنزيم أكونيتيز وبهذا يمنع عمل الإنزيم

في تحويل حمض السيتريك إلى حمض أيزوسيتريك وبذا تتوقف الدورة ويعد حمض فلوروسيتريك مثبطا منافسا في هذه العملية.

أما بالنسبة لسلسلة نقل الإلكترونات فإن وجود ذرات الحديد والنحاس في السيتوكرومات وإنزيم سيتوكروم آكسيديز والتي لها قابلية شديدة للاتحاد مع سيانيد الهيدروجين (حمض البروسيك Prussic acid) والأزيد وأول أكسيد الكربون، يجعل هذه المواد سامة للكائن الحي لأنها تعمل على وقف انتقال الإلكترونات إلى الأكسجين في بعض النباتات، إلا أن البعض الآخر من النباتات يُعتقد (ولهذا الاعتقاد ما يؤيده من البحوث كما ورد آنفا) أن به نوعا من السيتوكرومات (Cyt-a) له القدرة على نقل الإلكترونات إلى الأكسجين بدون أن يتأثر بوجود السيانيد في مسار خاص بديل يسمى المسار المقاوم للسيانيد موضح في إحدى نماذج السلسلة في الشكل رقم (٤,٨). وتعد هذه المواد من المثبطات المتخصصة التي عرفت نقطة عملها، كما أن هناك مثبطات أخرى معروفة أيضا نقطة عملها مثل أميتال Amytal وروتينون Rotenone حيث توقف نقل الإلكترونات في السلسلة في نقطة بين الفلافوبروتين واليوبوكينون أما أنتيميسن أ (Antimycin A) فيؤثر بين Cytb و Cytc. وكمثل لتأثير هذه المثبطات في التنفس الخلوي فالأزيد Azide ($N\bar{3}$) يثبط التنفس كما في الشكل رقم (٧,١٣) حيث أن الأزيد لا يختلف في تأثيره في التنفس عن السيانيد وكذلك موقع التأثير في سلسلة نقل الإلكترونات.



الشكل رقم (٧.١٣). تأثير الأزيد في تنفس الخميرة. المصدر: جيس، ١٩٦٨م