الفصل الثامن

الأيض(التحول الغذائى)

METABOLISM

obeikan.com

obeikan.com

مقدمة

يحصل النبات الأخضر على مواده الغذائية من البيئة المحيطة به وهي في الغالب مركبات غير عضوية بسيطة يستطيع النبات أن يبني منها أنواعا متعددة من المركبات التي تتفاوت في درجة تعقيدها ، مثل المواد الكربوهيدراتية والمواد البروتينية والدهون والأنزيمات والفيتامينات والأحماض العضوية والهرمونات وغيرها . لذلك تعرف النباتات الخضراء بأنها ذاتية التغذية أي أنها تقوم بنفسها باعداد المادة العضوية اللازمة لنموها . أما النباتات غير الخضراء والحيوانات فتعرف بأنها غير ذاتية التغذية اذ أنه يلزم لنموها امدادها بالمواد العضوية المختلفة والتي تحصل عليها من النباتات الخضراء . والنبات الأخضر يحصل على غذائه من مصدرين الأول هو التربة ويحصل منها على الماء والأملاح الذائبة والمصدر الثاني هو الهواء ويأخذ منه النبات ثاني أوكسيد الكربون ، ويحتاج النبات لتكوين مثل هذه المركبات المعقده سالفة الذكر الى تثبيت كميات كبيرة من الطاقة في جزيئاتها وهذه الطاقه تبقى كامنة بها طالما بقيت هذه المواد على حالتها . ويطلق على العمليات الكيميائية التي تتم داخل النبات والتي تؤدي الى تكوين هذه المركبات العضوية المختلفة اسم البناء .

وقد يستخدم النبات بعض هذه المركبات في بناء جسمه ، كما قد يتراكم بعضها الاخر داخل الخلية النباتية وتستعمل تدريجيا فيما بعد في عمليات أخرى ومن هذه العمليات عملية تجزئة أو تفتيت المركبات المعقدة الى مركبات أقل تعقيدا أو الى مكوناتها الأصلية البسيطة ، وهذا يؤدي الى اطلاق بعض أو كل الطاقة التي كانت كامنه بجزيئات المركبات المعقدة ، وبذلك يتمكن النبات من استغلال هذه الطاقة في عملياته الحيوية المختلفة . ويطلق على مثل هذه العمليات المؤدية الى اطلاق الطاقة الكامنه اسم الهدم كما يطلق على ما يحدث داخل الخلايا النباتية من عمليات البناء والهدم اسم الأيض أو التحول الغذائي .

تحدث عمليتا البناء والهدم في النبات جنبا الى جنب ، ويكون التوازن بين البناء والهدم في صالح أولهما أثناء نمو النبات ، غير أنه يحدث أحيانا أن يختل النظام

الداخلى للبروتوبلازم ويفقد سيطرته على عمليات التحول الغذائى نتيجة لعوامل داخلية أو خارجية عارضة مما يؤدى الى حدوث الانحلال الذاتى الذى ينتج عنه تراكم منتجات ليس من المألوف وجودها بالنبات فى الحالة الطبيعية ، فمثلا اذا وضع النبات فى وسط خال من الأوكسيجن – وهذه الحالة غير طبيعية بالنسبة للنبات – فان النبات يضطر الى التنفس اللا أكسجينى ويكون نتيجتها تراكم مواد ضارة وسامة بأنسجة النبات مثل الكحول والاسيتالدهيد ·

مما تقدم يتضح أن التحول الغذائى يشتمل على عمليتين أساسيتين هما :

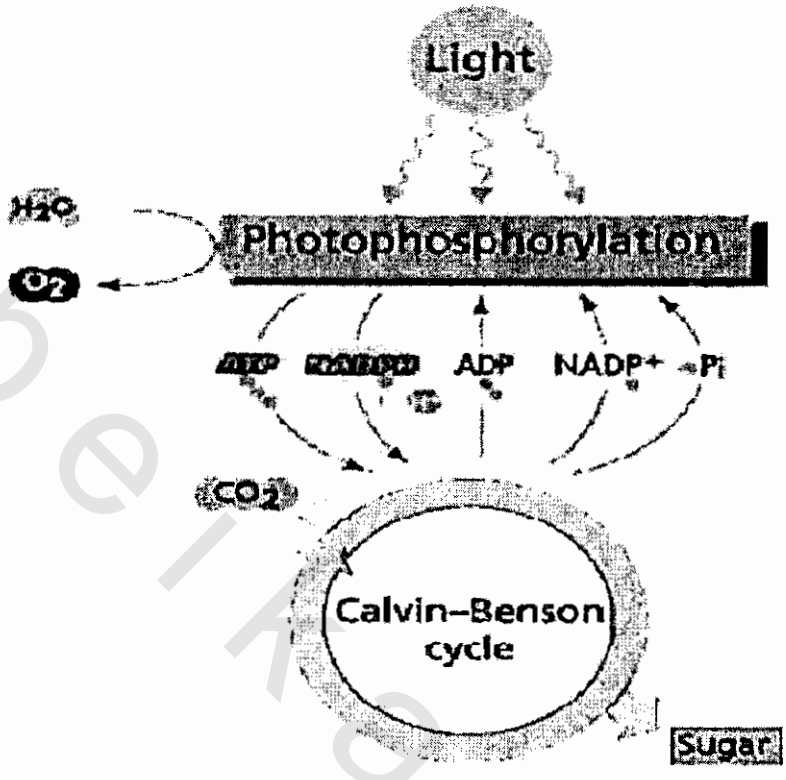
- عملية البناء Anabolism وفيها يستخدم النبات المواد البسيطة فى بناء المواد الأكثر تعقيدا مع استعمال الطاقة وتثبيتها ·

وعملية البناء تشمل بناء المواد الكربوايدراتية وبناء المواد الأزوتية وبناء المواد الدهنية ·

- عملية الهدم Catabolism وفيها يتم تجزئة المركبات المعقدة الى مركبات أقل تعقيدا أو الى مكوناتها الأصلية البسيطة ويصحب ذلك انطلاق الطاقة التى كانت مختزنة بجزيئات المركبات المعقدة ·

أولا البناء Anabolism :

بناء المواد الكربوايدراتية Carbohydrate synthesis أو البناء الضوئى Photosynthesis. البناء الضوئى عبارة عن العملية التى تبنى فيها الخلايا النباتية الخضراء مواد كربوأيدراتية معينة من ثانى أوكسيد الكربون والماء فى وجود الطاقة الضوئية وفيها يتصاعد الأوكسجين كناتج ثانوى هذا ويمكن تعريف البناء الضوئى أيضا بأنها عملية تحويل الطاقة الضوئية الى طاقة كيميائية تستغل فى بناء المواد الكربوايدراتية ك أ٢ الموجود فى الجو·



وكثيرا ما تستعمل عبارة التمثيل الكربونى للدلالة على هـذه العمليـة ، إلا أن الأستعمال الشائع لكلمة التمثيل للتعبير عن العملية التى تندمج فيها الأغذية فى تركيـب جسم النبات ، يجعل من غير المرغوب فية اسـتعمال هـذا الاصـطلاح (التمثيـل الكربونى) كمرادف للبناء الضوئى ٠

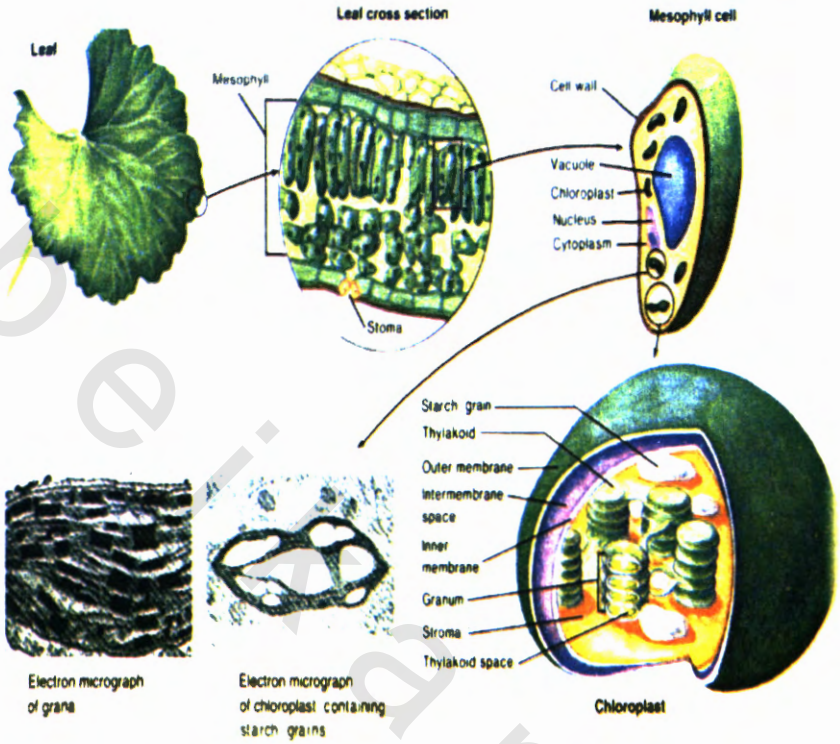
أهميتها :

أن معظم الكائنات الحية تعيش علي حساب الثروة المادية والطاقة علي الأرض في كل صورها ومصدرها الوحيد هو الشمس ٠ وأهم مصنع يستطيع تحويل الطاقـة الضوئية المنبعثة من الشمس الي طاقة كيميائية هو النبات الأخـضر و الـذي يقـوم بتخزين الطاقة في صورة مركبات عضوية معقدة يتكون منها تركيبة الخلوي و كـذلك يستغل تلك المركبات العضوية في بناء جسم الحيوانات و الذي يقوم الأخير بأكسدتها و تحويلها الي طاقة حركية وطاقة تستغل في النشاط الحيوي لهذه الكائنات الحية والتـى

تنتهى جميعها بالموت والتحلل الميكروبى الى العناصلا الأساسية التى يمتصها النبات مرة آخرى ليعيد بناء المركبات العضوية من المواد البسيطة الممتصة من التربة بالاضافة للمتكونة من عملية البناء الضوئى ٠

جهاز البناء الضوئي :

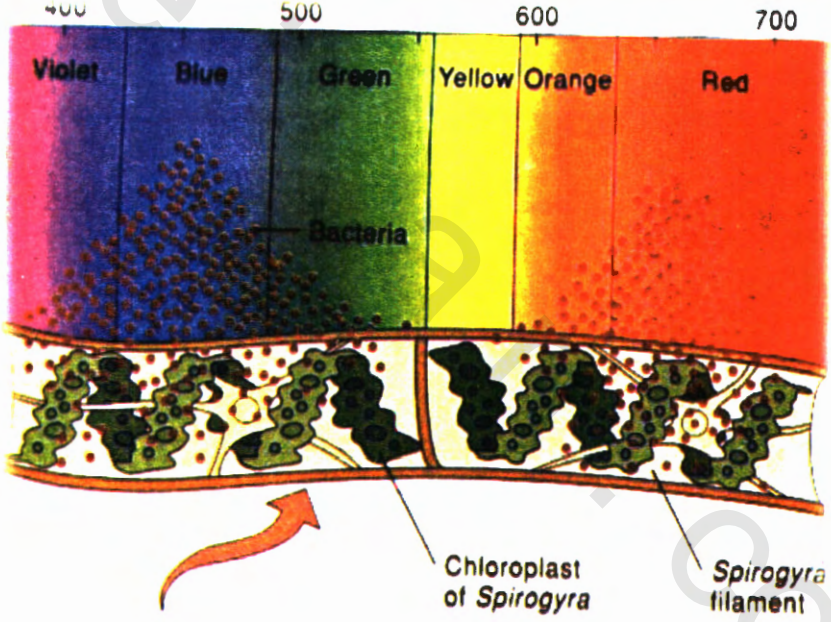
أن معظم عملية التمثيل الضوئي تتم في الأوراق الخضراء والتي يلائمها تركيبها التشريحي للقيام بهذة العملية بكفاءة تامة ٠ و يحتوي بروتوبلازم خلايا الميزوفيل العمادية والأسفنجية علي أعداد كبيرة من البلاستيدات الخضراء أو الكلوربلاست (١٠٠بكل خلية) و تعتبر كل بلاستيدة خضراء (كلوروبلاست) جهازا كاملا يمكنة القيام مستقلا بعملية البناء الضوئي اذ أنه يحتوي علي كل الانزيمات والمركبات اللازمة للقيام بهذة العملية الحيوية ٠


Leaf
Leaf cross section
Mesophyll cell
Mesophyll
Cell wall
Vacuole
Chloroplast
Nucleus
Cytoplasm
Stoma
Starch grain
Thylakoid
Outer membrane
Intermembrane space
Inner membrane
Granum
Stroma
Thylakoid space
Electron micrograph of grana
Electron micrograph of chloroplast containing starch grains
Chloroplast

طبيعة الضوء :

عند تحويل الأيدروجين الي هليوم في جسم الشمس تنطلق أنواع مختلفة من الأشعة ورغم هذه الاختلافات بين أنواع الاشعة الا أنها اجمالا تعتبر كجزء من طاقة الاطياف المستمرة والتي تختلف فيما بينها في طول موجات تلك الاشعة.

إن مجال الضوء المرئي يمتد من طول موجي ٤٠٠ الي ٧٠٠ ملليمكرون تقريبا هذه الموجات تعتبر مسارا لجزيئات متناهية في الصغر هي الفوتونات والتي يمكن تمثيل كل منها بكيس صغير مملوء بطاقة معينة (تتوقف علي نوع الضوء).



يؤدي تصادم تلك الفوتونات بالصبغات النباتية التي فقد طاقتها وتكتسبها الصبغة وتحرك الألكترونات الواقعة في مستويات مختلفة حول أنوية ذرات هذه الصبغات الي مستويات من الطاقة أعلي من المستوي التي كانت واقعة به وتصبح بذلك الصبغة في حالة نشطة وتستمر في هذه الحالة لمدة قصيرة جدا تصل الي جزء من الثانية حيث يسقط بعدها الألكترون الي مجالة السابق الاقل نشاطا (أي اقرب الي النواة). والطاقة

الناتجة من فقد هذا الألكترون لطاقة تنفرد عملا معينا وهذه الطاقة والتي تسمي بطاقة التنشيط تنطلق في صورة حرارة منعكسة أو بأعطاء هذه الطاقة لمركب آخر أو تستغل في تفاعل كيميائي معين كما يحدث في عمليات الأكسدة و الاختزال.

ولصبغات النبات المختلفة القدرة علي القيام بكل هذه الظواهر السابق ذكرها فاثناء عملية البناء الضوئي نجد أن جزيئات الكلورفيل تفقد وتعيد كمية غير قليلة من الضوء بينما نجد ان بعض الصبغات الأخري مثل الكاروتنويدات و المصاحبة للكلورفيل تمتص الطاقة الضوئية وتنقلها للكلورفيل اما التي يتحصل عليها الكلورفيل فيستغلها في اختزال بعض المركبات أثناء عملية البناء الضوئي للكربوهيدرات .

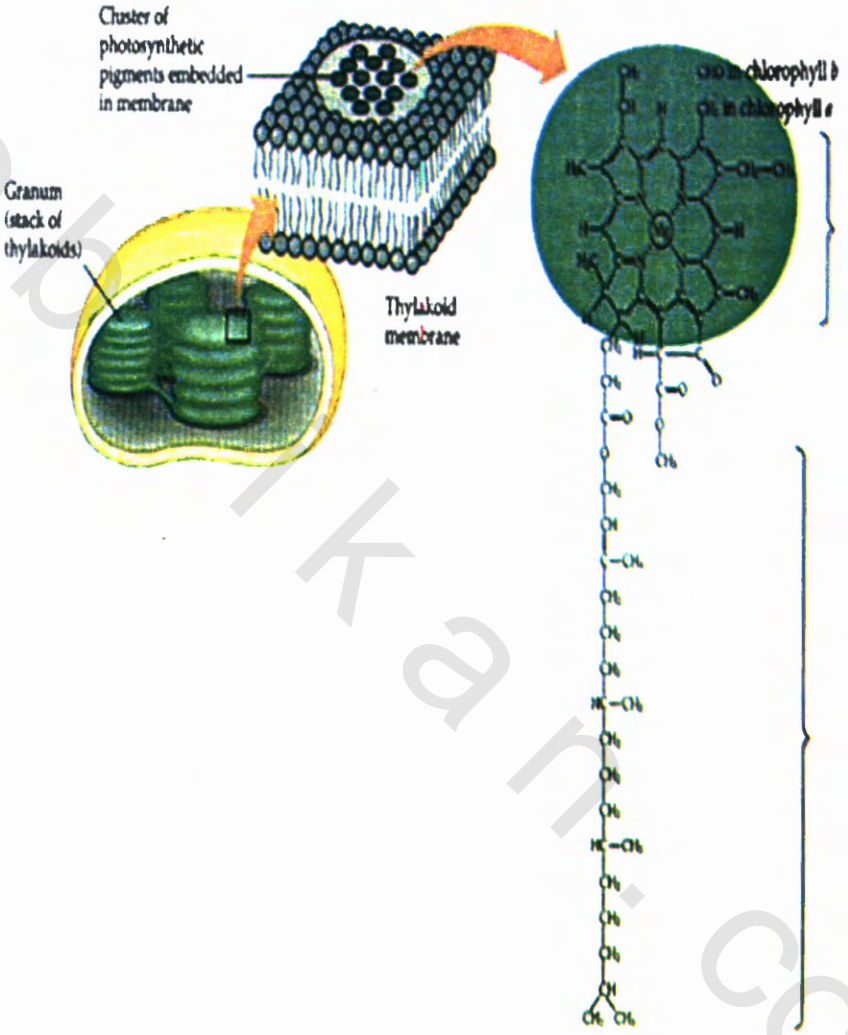
صبغات البناء الضوئي :

توجد الصبغات في البلاستيدات وتنقسم الى:

١- صبغة الكلورفيل Chlorophyll pigments الكلورفيل هو الصبغة الخضراء في النبات وهو أهم الصبغات لعملية التمثيل الضوئي و حتي اليوم أمكن التعرف علي ثمان انواع من الكلورفيل و هي كلورفيل Chiorozum ,a ,b ,c ,d ,E chlorophyll Bacteriochlorophyll (b) bacteriochlorophyll (a) أهمهم علي الاطلاق هى كلوروفيل a, b لتواجدهم في بلاستيدات الخلايا النباتية أما بقية الأنواع فتوجد في الكائنات الدقيقة ذاتية التغذية مثل الطحالب الخضراء و البكتريا.

كلوروفيل a يعطي لون اخضر مصفر، كلوروفيل b عادة يكون ذو لون اخضر مزرق . أما عن التركيب الكيميائي للكلورفيل فهو يتركب من أربع وحدات من البروفيرين ويوجد المغنسيوم في صورتة الغير متأنية يتوسط جزئ الكلورفيل.

ويعتبر الكلورفيلات عبارة عن استرات (اتحاد حامض بكحول) لأحماض ثنائية تسمي الكلوروفللين chlorophyllins متحدة مع الميثانول وكحول الفينول.


Cluster of photosynthetic pigments embedded in membrane
Granum (stack of thylakoids)
Thylakoid membrane
CHO in chlorophyll b
CH3 in chlorophyll a

ويختلف كلورفيل أ عن كلورفيل ب في ارتباط ذرة الكربون رقم ٣ في جزئ الكلورفيل أ بمجموعه ميثيل في حين تكون في كلورفيل ب مجموعه الدهيد

وقد لوحظ أن غالبية امتصاص الكلورفيل للضوء يكون في مجال الطيفين الأزرق والأحمر أي علي موجات ٤٣٠-٦٥٠ ملليمكرون ٠ الا أن هناك بعض الشواهد على أن كفاءة عملية البناء الضوئي بالنباتات الخضراء تكون أعلي عند تعويض النباتات للضوء الازرق) فيما عدا الكلورفيل البكتيري والذي يمتص الاشعة تحت الحمراء و الطيف الازرق البنفسجي)

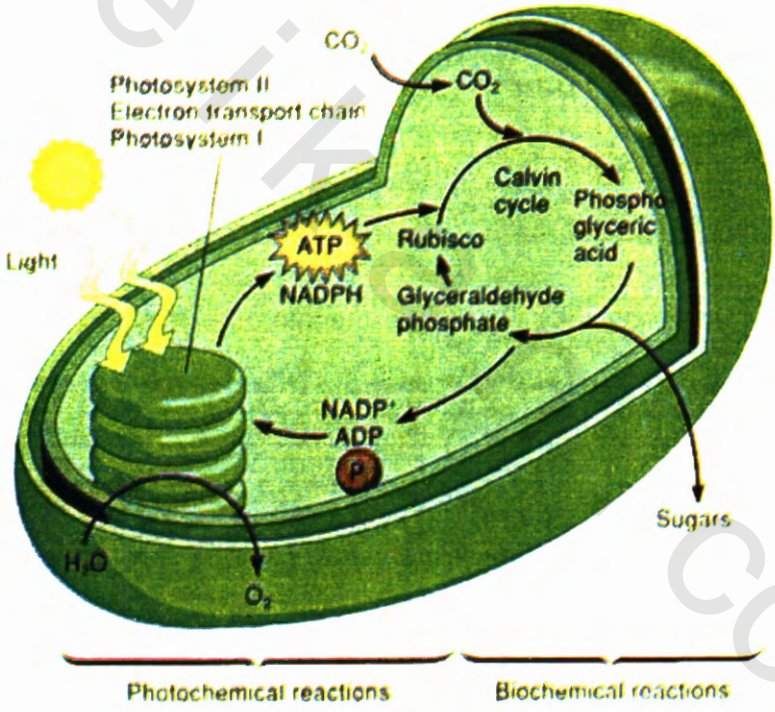
٢- الكاروتنيدات Carotenoid pigments هي مجموعه من الصبغات التي لها علاقة وثيقة بعملية البناء الضوئي وهي مركبات ليبيدية يتراوح لونها من الأصفر حتي البنفسجي وتتواجد في البلاستيدات الخضراء جنبا الي جنب مع الكلورفيل بنسبة: ٣:١ ، وتعتبر جميع الكاروتنيدات هيدروكربونات غير مشبعه و سريعه الأكسدة في وجود الأوكسجين وتنقسم هذه الصبغات الي مجموعتين هما الكاروتين مثل كاروتين a , b والليكوبين والزانثوفيل ٠

ولكن الزانثوفيل أكثر أكسدة من الأولي حيث يقل عنها بذرة هيدروجين ويوجد بها ذرتي أوكسجين مع عدم وجوده بالكاروتينات وله عده أنواع تمتص الكاروتينات الاطياف أساسا الطيف الازرق(٤٦٠- ٤٨٠ ملليمكرون) من الضوء وقد تمتص هذه الصبغات جزءا من الطيف الازرق والبنفسجي وقد تبين أيضا انها تمتص بعض الموجات الخاصة بالاشعة الفوق بنفسجية وتقوم هذه الصبغات بالاحاطة بجزيئات

الكلورفيل وكثيرا ما تحميه من الأكسدة الضوئية وكذلك تمتص الطاقة وتنقلها الى الكلورفيل·

الجهاز التمثيلى :

تتم عملية البناء الضوئي داخل البلاستيدات الخضراء التي تتركب من جسيمات محاطة بغشاء سيتويلازمي مزدوج يحوي بداخلة سائل Stroma وبها صفائح تعرف بال Grana تسمي كل واحدة من تلك الصفائح باسم Granum تحتوي علي الصبغات و الانزيمات الخاصة بعملية التمثيل ·



يوجد بكل بلاستيدة ٦٠ جرانا و يتم تحول الطاقة الضوئية الي طاقة كيميائية فى Grana حيث تحتوي علي الصبغات و الأنزيمات الخاصة بعملية التمثيل · وينفرد الأوكسجين داخل الجرانا في حين يتم في الاستروما اختزال ثاني اكسيد الكربون وتكون الكربوهيدرات ·

ميكانيكية عملية البناء الضوئي :

يمكن تقسيم البناء الضوئي الي جزئين رئيسين هما التفاعل الضوئي أو Hill reaction ، و الجزء الثاني و يعرف باسم Dark reaction ويعرف الأول باسم طور التحليل الضوئي Photolysis فية يمتص الكلورفيل الطاقة الضوئية التي تشجع انشطار الماء الي أوكسجين و أيدروجين ، بتصاعد الأوكسجين اما الأيدروجين فيتحد مع مستقبل هو NADP .

نتيجة امتصاص الكلورفيل للضوء الأزرق والأحمر يفقد الكترونا فتنجذب اللأكترونات النشطة السالبة داخل الجرانا بواسطة مستقبلات الكترونية وفي أثناء عملية الانتقال فان طاقة الكترون تنخفض والطاقة المنطلقة تمتص بواسطة ADPلتكوين ATP.

أما التفاعل الثاني والمعروف Dark reaction وهو تفاعل كيميائي يعرف باسم ك أ٢ Fixation cycle هذا التفاعل لا يحتاج الي ضوء وليس معني أن اسمه تفاعل الظلام أنه يتم فى الظلام بل يعني ان الضوء غير ضروري لاتمامه و يتم فية تثبيت ك أ٢ و تكوين المواد الكربوهيدراتية .

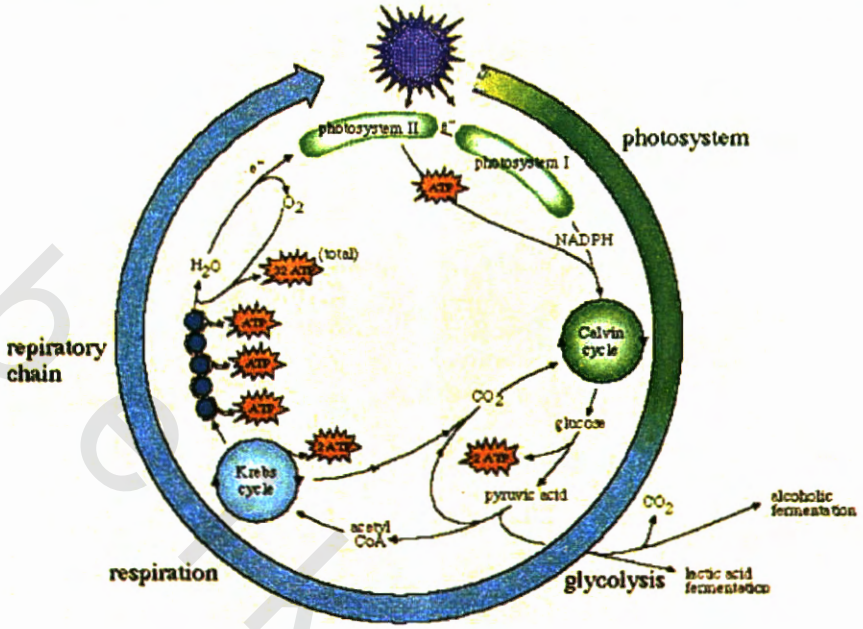
اولا : التفاعل الضوئي أو تفاعل هيل Hill reaction :

قام العالم Robert Hill سنة ١٩٣٧ بمحاولة لدراسة تفاعلات عملية البناء الضوئي عن طريق اجراء بحوثة علي بلاستيدات خضراء معزولة بدلاً من اجرائها علي نباتات كاملة وقد وجد أن البلاستيدات الخضراء المعزولة كانت قادرة علي انتاج الأوكسجين أي قادره علي اتمام التفاعل الضوئي وذلك في وجود عوامل مؤكسدة (اي قادرة علي اكسدة المركبات وتصبح هي مختزلة) مثل مركبات السيانيد الحديدية Ferrocyanide ومركبات اكسالات البوتاسيوم الحديدية Ferric potassium oxalate ومركبات الكرينون التي تختزل الي الهيدروكونيون ، حيث تتحول أيونات الحديدك الي

حديدور ويتأكسد الماء أي تحل تلك المركبات محل NADP والذي يعتبر مستقبل الأيدروجين في عملية البناء الضوئي

عند سقوط الضوء الذي طول موجتة ٦٨٠ ملليميكرون علي كلورفيل أ والذي يعرف بالنظام الصبغي الاولي Pigment system (PSI) فيصطدم فوتونات الضوء مع الكلورفيل فيصبح جزئ الكلورفيل مرتفع الطاقة و يتم ذلك بانتقال الكترون من مدار قريب من النواه الي مدار أبعد و يظل جزئ الكلورفيل في تلك الحالة المرتفعة من الطاقة Excited state لفترة وجيزة جدا تبلغ $١٠^{-٩}$ ثانية فاذا لم تستخدم الطاقة فأنها تتبد في صورة اشعاع Fluorescence .

يتأكسد الكلورفيل في (PSI) بفقد الالكترون فيستقبلة صبغة Ferrodoxin وهي الصبغة التي تستقبل الألكترون وتقوم باختزال NADP وهي عامل مساعد بروتيني . ويتم اختزال المرافق الانزيمي المعروف باسم NADP في وجود أنزيم NADP Reductase - Ferredoxin ويتحول NADP الي NAD PH و مصدر الايدروجين هنا هو الماء لعدم توفر المرافق الانزيمي الحامل للأيدروجين NADP والأنزيم الذي يقوم باختزالة فان صبغة Ferredoxin تدفع تيار الألكترونات الي مستقبلات هي بالترتيب سيتوكروم b ثم سيتوكروم f ثم الي الصبغة Cu- containing Plstocyanine Protein (PC) ثم مرة آخري الي كلورفيل أ حتي يحافظ النظام الصبغي الأول (PSI) علي صورتة المختزلة المانحة للأكترونات وفي تلك الدورة يفقد الألكترون طاقتة و الذي يمنحها الي المركب ADP ليكون مركب ATP باضافة الفسفور الي ADP في نظام يعرف باسم الفسفرة الضوئية الدائرية Cyclic photophoshorylation قد تأتي الألكترونات من أكسدة الماء فعندما يسقط الضوء علي الماء فأن جزيئات الماء تتأكسد الي أيونات أوكسجين تتصاعد وأيدروجين والكترونات



يستقبل الالكترونات صبغة Plastoquinone التى تختزل وتقوم بنقل الألكترون خلال Cyt b ثم Cyt f ثم الي المركب Plastocyanine (PC) ثم الي كلورفيل a (PSI) لتعويض الالكترون المفقود والذي استخدم في اختزال NADP الي NADP واثناء ذلك يفقد الألكترون طاقة ويتكون ATP في نظام يعرف باسم الفسفرة الغير دائرية Non cyclic photophosphorylation ثم تستعيض صبغة Plastoquinone عن الألكترون المفقود بالكترون آخر من أكسدة الكلورفيل b(PSII) نتيجة أكسدتها ضوئية و يعوض كلورفيل ب الألكترون المفقود من أيونات الأيدروكسيل الناتجة من الماء ٠ و علية ينتج من التفاعل الضوئي مركبان هامان لعملية اختزال ثاني اكسيد الكربون هما المركب الغني بالطاقة ATP و كذلك الموافق الانزيمي المختزل $NDPH_2$.

النوعين السابقين من الفسفرة تسميان بالفسفرة الضوئية لتميزها من النوع الآخر من الفسفرة والتي لا تعتمد علي الضوء لاتمامها كالتي تحدث اثناء التنفس ومن الواضح أن عملية الفسفرة الضوئية اللادائرية هي أساس عملية البناء الضوئي في

النبات الراقي مع امكانية حدوث الفسفرة الضوئية الدائرية جنبا الي جنب معاً أما الفسفرة الدائرية فقد تحدث في النباتات الأقل رقيا حيث تستغل مركبات اختزالية آخري غير الماء مثل يدكب وغيرها · و تقوم تلك النباتات باعطاء الأيدروجين و الألكترونات الي كلورفيل أ مباشرة عن طريق صبغة البلاستوكينون و السيتوكرومات وتقوم هذة الكائنات مثل البكتريا بالحصول علي الطاقةعن طريق أكسدة هذة المركبات المختزلة بعملية تسمي البناء الكيميائي Chemosynthesis .

ثانيا : تفاعل الظلام او تفاعل بلاكمان Blackman reaction :

هذا التفاعل الكيميائي لايتطلب وجود الضوء ويعرف بتفاعل الظلام وقد أتضح أن تفكك الماء هو الجزء من عملية البناء الضوئى الذى يتطلب وجود الضوءأما أختزال ثانى أكسيد الكربون وتحويله الى مادة كربوأيدراتية فيكون الجزء من عملية البناء الذى لايتطلب وجود الضوء ·

وهكذا أوضحت تجارب هل Hill عام ١٩٣٧ الدور الذى يقوم به الضوء فى عملية البناء الضوئى وذلك بأستعمال بلاستيدات خضراء معزولة من النباتات· فاضاءة معلق البلاستيدات الخضراء فى غياب ثانى أكسيد الكربون تؤدى – اذا وجد مستقبل مناسب للأيدروجين – إلى أنشقاق الماء الى الأكسجين والأيدروجين :

$$H_2O + NADP \xrightarrow{\text{ضـــوء}} NADP.H_2 + \frac{1}{2} O_2$$

عندما أستعمل بنسون وكالفين Benson & Calvin عام ٤٩ –١٩٥٠ الكربون المناظر ^{14}C فى صورة ثانى أكسيد الكربون فى تجارب البناء الضوئى تبين أنه عندما أضيئت خلايا النبات مدة طويلة نسبيا (٣٠ دقيقة) ظهر الكربون المشع فى جزيئات المادة السكرية المتكونة ولكن الاضاءة لمدة خمس ثوان أدت الى ظهور ٧٠% من الكربون المشع فى حامض الفسفوجليسريك يحتوى على ٣ ذرات كربون مما يدل على أنه الناتج الوسطى الأساسى فى عملية تحويل ك أ٢ الى سكر وعندما طالت فترة التجربة عن ٥ ثوان ظهر الكربون المشع فى مركبات أخرى ثبت أن بعضها نواتج

وسطية فى عملية التنفس وقد أستنتج بنسون وكالفين أن المرحلة التى يتم فيها اختزال ك أ٢ فى عملية البناء الضوئى يمكن أن تسير فى اتجاه عكسى لما يحدث فى التنفس · ويمكن تلخيص أهم التفاعلات فيما يلى :

١- يتحد ك أ٢ مع مركب خماسى ذرات الكربون هوريبلوز ثنائى الفوسفات وينتج عن هذا الاتحاد جزيئين من حمض الفوسفوجليسريك ·

٢- يختزل هذا الحمض فى الضوء الى ألدهيد الفوسفوجليسريك الذى يتكثف فى خطوات مماثلة لعكس مايحدث فى التنفس - الى سكر سداسى ثنائى الفوسفات هو " فركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات الذى يعتبر مصدرا للسكرات الأحادية والسكروز والنشا المتكونة أثناء البناء الضوئى·

العوامل المؤثرة علي عملية البناء الضوئي :

أ- العوامل الخارجية :

١- الضوء :

عند معدلات مناسبة من الحرارة وثاني اكسيد الكربون نجد أن معدل عملية البناء الضوئي تزداد بازدياد الكثافة الضوئية الي حد اقصي يقل بعده معدل عملية البناء الضوئي ، وعند ازدياد الطاقة الضوئية الي حد بعيد نجد أن هناك عامل آخر يبدأ في التداخل في عملية البناء وهو الاكسدة الضوئية Photo-oxidation بمركبات الخلية الحية مما يؤدي الي استخدام الأوكسجين المتصاعد من عملية البناء الضوئي في أكسدة الكثير من محتويات الخلية وتسمي هذة الظاهرة Secularization اما من حيث أطوال الموجات الضوئية فقد بينا أن هناك موجات تزيد عندها كفاءة البلاستيدات الخضراء في امتصاص الضوء مثل الازرق والاحمر (٤٦٦- ٦٥٠ ملليمكرون) و لذلك فان كفاءة عملية البناء بالتالي تصل الي اقصاها عند هذة الموجات ·

٢- تركيز ثاني اكسيد الكربون :

عند درجات حرارة وكثافة ضوئية ملائمة نجد ان ك أ ٢ يعتبر العامل المحدد لسرعة عملية التمثيل الضوئي · و يتأثر محتوي الهواء الجوي بثاني اكسيد الكربون بمستوي الرطوبة الجوية فعند ارتفاع رطوبة الجو يزداد تركيز ك أ٢ ولذلك عادة ما يلاحظ ازدياد معدل البناء الضوئي في الأيام ذات الضباب عن غيرها اذا كانت العوامل الأخري غير محددة لهذة العملية · وقد وجد أن عملية البناء الضوئي تستمر في الأسراع كلما ارتفع تركيز ك أ٢ بالجو الي أن يصل الي ٠,٠٥% و لكن لمدد محددة حيث أن استمرار زيادة التركيز الي ١٠-١٥ يوم يؤدي الي ظهور بغض الأضرار علي النباتات·

٣- درجة الحرارة :

تختلف درجة الحرارة المثلي باختلاف طبيعة النبات وطبيعة البيئة ومدي تأقلمة معها · ورغم اتساع المدي الحراري الذي يتم عنده عملية البناء الضوئي الا أنة يلاحظ ان أنسب درجات حرارية بالنسبة لأغلب النباتات النامية بالأجواء المعتدلة يصل ما بين ١٠- ٣٥ °م ويلاحظ أن معدل سرعة عملية البناء الضوئي يستمر في الأرتفاع بارتفاع درجات الحرارة من ١٠ الي ٢٥ °م بالنسبة لأغلب النباتات · ويؤدي رفع درجة الحرارة عن المعدل السابق الي انخفاض سرعة عملية البناء و يرجع ذلك أساسا للتأثير الضار للحرارة المرتفعة علي بروتوبلازم الخلايا الحية وخاصة الانزيمات المتواجدة بها كما قد يرجع التأثير الضار الي تراكم نواتج عملية البناء أو قد يرجع التأثير الي قلة كفاءة ذوبان ك أ٢ في بخار الماء بغرف الثغر وبالتالي قلة ما يصل منة الي البلاستيدات ·

٤- الماء :

وجد أن الكمية اللازمة من الماء لاستمرار عملية البناء الضوئي تقدر بحوالي ١ % فقط من جملة الماء الممتص بواسطة النبات · وقد لوحظ أن معدل او سرعة البناء الضوئي يرتفع اذا ما حدث جفاف بسيط بالأوراق (١٥ % فقد ماء) ولكن هذا المعدل ينخفض تماما اذا ما وجد جفاف شديد بهذة الاوراق (٤٥ % فقد ماء) حيث أن فقد الماء الذي يبدأ بالخلايا الحارسة يؤدي الي الانكماش وبالتالي قفل الثغور فيقل معدل التمثيل تبعا لذلك و يؤدى الجفاف أيضا الي قلة قابلية الأغشية البلازمية للنفاذية وجفاف الأنزيمات النسبى والتي يلزم لها درجة تثبل عالية وقد يؤدي الجفاف الي قلة سرعة تكوين المواد الكربوهيدارتية المتكونة من عملية البناء مما يؤدى الي تراكمها في الاوراق وبالتالي بطء سرعة عملية البناء ·

٥- تأثير العناصر الغذائية :

عند نقص بعض العناصر مثل ن ، بو ، مغ يلاحظ قلة معدل عملية البناء الضوئي لكونها عوامل مساعدة لبعض الأنزيمات الخاصة بتفاعلات الظلام أو لضرورة وجودها لاتمام عملية تفاعل الضوء مثل الكلورين والذي يؤدى نقصة الي عدم امكان نقل الألكترونات من الماء الي كلورفيل (ب) وقد يكون نقص العنصر مؤثرا علي بناء الكلورفيل نفسة كما في حالة نقص الحديد أو النتروجين أو المغنسيوم وغيرها كما ان يدخل كمادة تفاعل أثناء تفاعلات الظلام ·

البناء الضوئى والكيميائى فى البكتريا :

تستطيع بعض الكائنات الدقيقة كالبكتريا بناء المواد العضوية الغنية بالطاقة من ثانى أكسيد الكربون والماء وتحصل بعض هذه البكتريا على الطاقة اللازمة لهذا البناء من الضوء غير أن بعضها الآخر يحصل على الطاقة اللازمة من الطاقة المنطلقة من بعض التفاعلات الكيميائية أثناء تنفسها ·

والبكتريا التى تستخدم الطاقة الضوئية تحتوى على صبغ واحد يشبه الكلوروفيل ومن أهم أنواعها بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية ويتضح التفاعل من المعادلة:

$$6\,CO_2 + 12\,H_2S + E \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12S$$

ويمكن ملاحظة أن كبريتيد الأيدروجين قد أستعمل كمانح أيدروجينى بدلا من الماء الذى يستعمل فى النباتات الخضراء العادية ·

وفى الأنواع الأخرى من البكتريا التى تستخدم الطاقة المنطلقة من التفاعلات الكيميائية لبناء مواد عضوية معقدة قد أطلق على عملية بناء المواد الكربوايدراتية التى تتم على حساب هذه الطاقة الكيميائية البناء الكيميائى Chemosynthesis وذلك تمييزا له عن البناء الضوئى الذى تستخدم فيه الطاقة الضوئية ·

ومن أمثلة هذه البكتيريا بكتيريا النيترة وبكتيريا الكبريت عديمة اللون وبكتيريا الحديد وبكتيريا الهيدروجين ·

(١) ومن بكتيريا النيترة بكتيريا النيتروسوموناس Nitrosomonas التى تؤكسد النوشادر أو أملاحه الى حامض النيتروز أو أملاحه كما فى المعادلة :

$$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + E$$

ويتأكسد حامض النيتروز الناتج من هذا التفاعل الى حامض النيتريك فى وجود بكتيريا أخرى هى النيتروباكتر Nitrobacter وذلك كما فى المعادلة :

$$2HNO_2 + O_2 \rightarrow 2HNO_3 + E$$

(٢) وتؤكسد بكتيريا الكبريت مادة كبريتيد الأيدروجين الى الكبريت فى وجود الأكسجين وتنطلق الطاقة :

$$2H_2S + O_2 \rightarrow 2S + 2H_2O + E$$

$$2S + 2H_2O + 3O_2 \rightarrow 2H_2SO_4 + E$$

ولايتراكم حمض الكبريتيك الناتج ، بل تتفاعل مع القواعد الموجودة فى الخلايا مكوناً الكبريتات ·

وتستخدم البكتيريا الطاقة الناتجة فى بناء السكريات من ثانى أكسيد الكربون والماء·

(٣) أما بكتريا الحديد فتؤكسد مركبات الحديدوز الى الحديديك ويتمثل ذلك من المعادلة الآتية :

$$Fe^{++} + O_2 \rightarrow Fe^{+++} + E$$

$$4\,FeCO_3 + O_2 + 6H_2O \rightarrow 4Fe(OH)_3 + 4CO_2 + E$$

(٤) وتحصل بكتيريا الأيدروجين على الطاقة اللازمة للبناء الكيميائى من تأكسد الأيدروجين فى المعادلة الآتية :

$$2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O + E$$

مراجع مختارة :

1- Adams, P.; Nelson, D. E.; Yamada, S.; Chmara, W.; Jensen, R. G.; Bohnert. H. J. and Griffiths, H. (1998) : Tansley Review No. 97; Growth and development of *Mesembryanthemum crystallinum* . New Phytol. 138 : 171-190 .

2- Bakrim, N.; Brulfert, J.; Vidal, J. and Chollet, R., (2001) : Phosphoenolpyruvate carboxylase kinase is controlled by a similar signaling cascade in CAM and C_4 plants. Biochem. Biophys. Res. commun. 286 : 1158-1162 .

3- Besse, I. and Buchanan, B. B. (1997) : Thioredoxin-linked plant and animal processes : The new generation . Bot. Bull. Acad. Sinica . 38 : 1-11 .

4- Chollet, R.; Vidal, J. and O'Leary, M. H. (1996) : Phosphoenolpyruvate carboxylase : A ubiquitous, highly regulated enzyme in plants . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.47 :273-298.

5- Coursol, S.; Giglioli-Guivarc'h, N.; Vidal, J. and Pierre, J. N. (2000) : An increase in the phosphoinositide-specific phospholipase C activity precedes induction of C4 Phosphoenolpyruvate carboxylase phosphorylation in illuminated and NH4Cl-treated protoplasts from *Digitaria sanguinalis* .Plant J. 23 :497-506 .

6- Craig, S. and Goodchild, D. J. (1997) : Leaf ultrastructure of *Triodia irritans* : A C4 grass possessing an unusual arrangement of photosynthetic tissues . Aust. J. Bot. 25 : 277-290 .

7- Cushman, J. C. (2001) : Crassulacean acid metabolism : A plastic photosynthetic adaptation to arid environments . Plant Physiol. 127 : 1439-1448 .

8- Dai, S.; Schwendtmayer, C.; Schürmann, P.; Ramaswamy, A. and Eklund, H. (2000) : Redox signaling in chloroplasts :

Cleavage of disulfides by an iron-sulfur cluster . Science . 287 : 655-658 .

9- Dever, L. V.; Bailry. K. J.; Lacuesta, M.; Leegood, R. C. and Lea, P. J. (1996) : The isolation and characterization of mutants of the C_4 plant Amaranthus edulis . Comp. Rend. Acad. Sci., III . 919-959 .

10- Drincovich, M. F.; Casati, P. and Anddreo, C. S. (2001) : NADP-malic enzyme from plants : A ubiquitous enzyme involved in different metabolic pathways. FEBS Lett. 490 : 1-6.

11- Flügge, U. I. and Heldt, H. W. (1991) : Metabolite translocators of the chloroplast envelope . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42 : 129-144 .

12- Giglioli- Guivarc'h, N., Pierre, J. N., Brown, S., Chollet, R., Vidal, J. and Gadal, P. (1996) : The light-dependent transduction pathway controlling the regulatory phosphorylation of C_4 Phosphoenolpyruvate carboxylase in protoplasts from Digitaria sanguinalis .Plant Cell . 8 : 573-586 .

13- Huber, S. C. and Huber, J. L. (1996) : Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 47 : 431-444 .

14- Kozaki, A. and Takeba, G. (1996) : Photorespiration protects C_3 plants from photo-oxidation . Nature . 384: 557-560 .

15- Leegood, R. C.; Lea, P. J.; Adcock, M. D. and Haeusler, R. D. (1995) : The regulation and control of photorespiration . Exp. Bot. 46 : 1397-1414 .

16-Lund, J. E.; Ashton, A. R.; Hatch, M. D. and Heldt, H. W. (2000) : Purification, molecular cloning , and sequence analysis of sucrose-6F-phosphate phosphohydrolase from plants . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97 : 12914-12919 .

17- Maier, R. M., Neckermann, K., Igloi, G. L. and Koessel, H. (1995) : Complete sequence of the maize chloroplast genome : Gene content , hotspots of divergence and fine tuning of genetic information by transcript editing . J. Mol. Biol. 251 : 614-628 .

18- Marocco, J. P., Ku, M. S. B., Lea P. J., Dever, L. V., Leegood, R C., Furbank, R. T. and Edwards, G. E., (1998) : Oxygen requirement and inhibition of C_4 photosynthesis ; An analysis of C_4 plants deficient in the C_3 and C_4 cycles. Plant Physiol.116 : 823 -832 .

19- Nimmo, H. G. (2000) : The regulation of Phosphoenolpyruvate carboxylase in CAM plants . Trends Plant Sci. 5 : 75-80 .

20- Paul, M.; Sonnewald, U.; Hajirezaei, M.; Dennis, D. and Stitt, M. (1995) : Transgenic tobacco plants with strongly decreased expression of pyrophosphate : Fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase do not differ significantly from wild type in photosynthate portioning, plant growth or their ability to cope with limiting phosphate, limiting nitrogen and suboptimal temperatures. Planta . 196 : 277-283 .

21- Purton, S. (1995) : The chloroplast genome of Chlamydomonas . Sci. Prog. 78 : 205-216 .

22- Reinfelder, J. R.; Kraepiel, A. M. L. and Morel, F. M. M. (2000) : Unicellular C_4 photosynthesis in a marine diatom . Nature . 407 : 996-999 .

23- Salerno, G. L.; Echeverria, E. and Pontein, H. G. (1996) : Activation of sucrose-phosphate synthase . Cell Mol. Biol. 42 : 665-672 .

24- Salvucci, M. E. and Ogren, W. L. (1996) : The mechanism of Rubisco activase : Insights from studies of the properties and structure of the enzyme . Photosynth. Res. 47 : 1-11 .

ثانيا : الهدم

التنـــفس

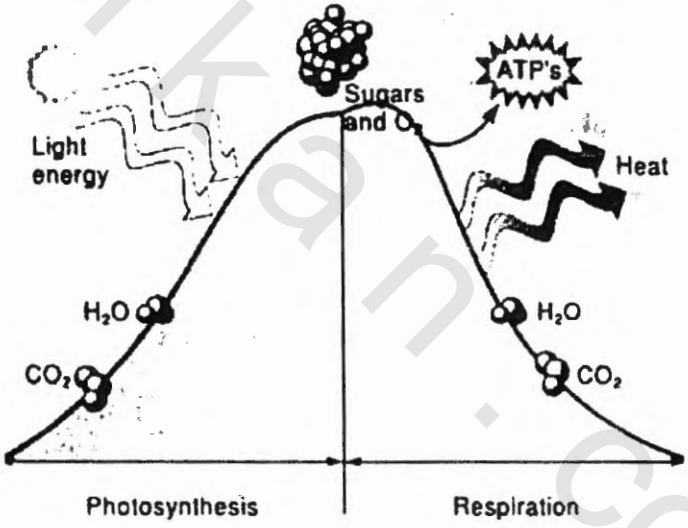
Respiration

obeikan.com

obeikan.com

مقدمة :

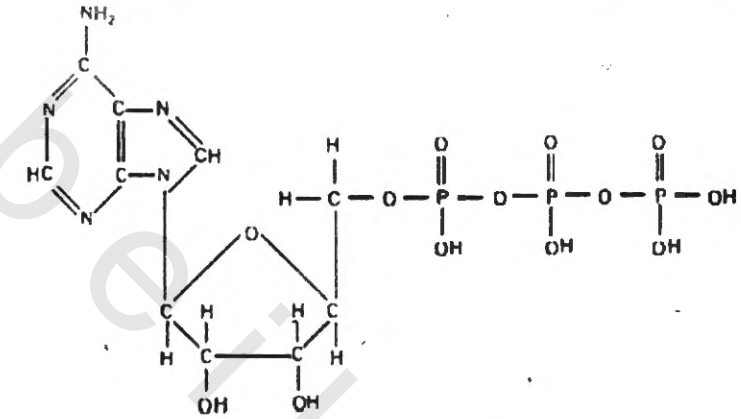
تستمد الكائنات الحية الطاقة المخزونة فى المركبات العضوية وذلك أثناء أكسدتها وتفتيتها فتنطلق الطاقة المخزنة على حالة طاقة نشطة تستغل فى العمليات الحيوية المختلفة وكذلك فى تنشيط بعض المركبات الكيميائية لتكوين مركبات جديدة تساهم فى زيادة كمية البروتوبلازم وبالتالى نمو الكائن الحى وتعرف عملية تفتيت وأكسدة المركبات العضوية وانطلاق الطاقة المخزنة بها على حالة طاقة حرة بعملية التنفس وعلية فالتنفس هو عملية أكسدة واختزال تحدث فى جميع الخلايا الحيه فتسبب انطلاق الطاقة الكامنة فى المواد المتفاعلة على حالة طاقة نشطة وبالتالى فهى عكس عملية البناء المعروفة بالتمثيل الضوئى وتعطى نواتج عكسية كما فى البيان التالى.



عملية نقل الطاقة داخل النباتات:

الطريقة العامة لنقل الطاقة في الكائنات الحية تعتمد علي وجود مركبات مفسفرة Phosporylated Compounds مثل مركبات (ATP) diphosphate (ADP) , Adenosine triphosphate Adenosine تستطيع تخزين الطاقة ونقلها · الشق

الأساسي في هذه المركبات هو مركب الأدنوزين الذي يتكون من مركب Purines المرتبط بسكر الريبوز وثلاث مجموعات من حمض الفوسفوريك كما فى حالة ATP ومجموعتين من الحمض فى حالة ADP ويتم الأرتباط برابطة استر ٠



(ATP)

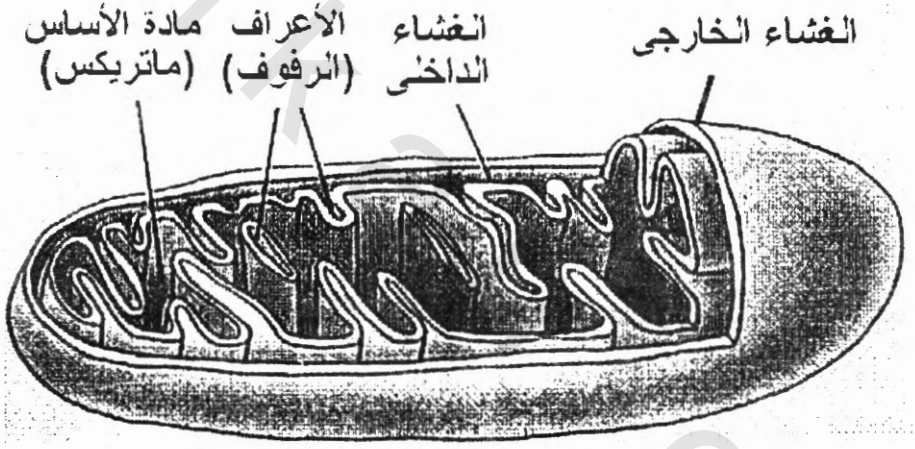
وعند تحلل ATP بتأثير الانزيم المناسب ينتزع شق الفوسفات الطرفي وينتج عن ذلك كمية من الطاقة تعادل١٢،٠٠٠ سعر لكل جزئ وهي نفس الكمية من الطاقة التي تنتج من تحلل ADP لينتج AMP أما شق الفسفور في AMP عند تحلله الي حمض اديناليك ينتج عنة طاقة أقل نسبيا من الطاقة السابقة تقدر بـ ٣٠٠٠ سعر لكل جزئ ٠

من المفيد ان نسأل أنفسنا عن سبب الفرق الكبير نسبيا في الطاقة الحرة المنفردة من تحلل ATP عن المنفردة من تحلل AMP والسبب يرجع الي أن ذرات الأوكسجين في جزئ البيروفوسفات فى ATP و ADP تحمل شحنات سالبة جزيئية كما تحمل ذرات الفوسفور شحنات موجبة وبذلك تلزم وجود كمية كبيرة من الطاقة للتغلب على التنافر بين الشحنات الكهربية المتماثلة على ذرات الأوكسجين وذرات الفوسفور وتنطلق الطاقة عند تحلل تلك المركبات وتعرف الرابطة بين جزيئات البيروفوسفات السابقة الذكر بالروابط الغنية بالطاقة Energy-rich phosphate bond ويمكن لمركب مثل ADP من تخزين الطاقة عن طريق ربطة مجموعة فوسفات اليه ليكون

ATPأثناء عملية التنفس ليقوم هو مرة آخري الي منحها الي مركب آخر في تفاعل حيوي آخر ·

· مكان حدوث التنفس :

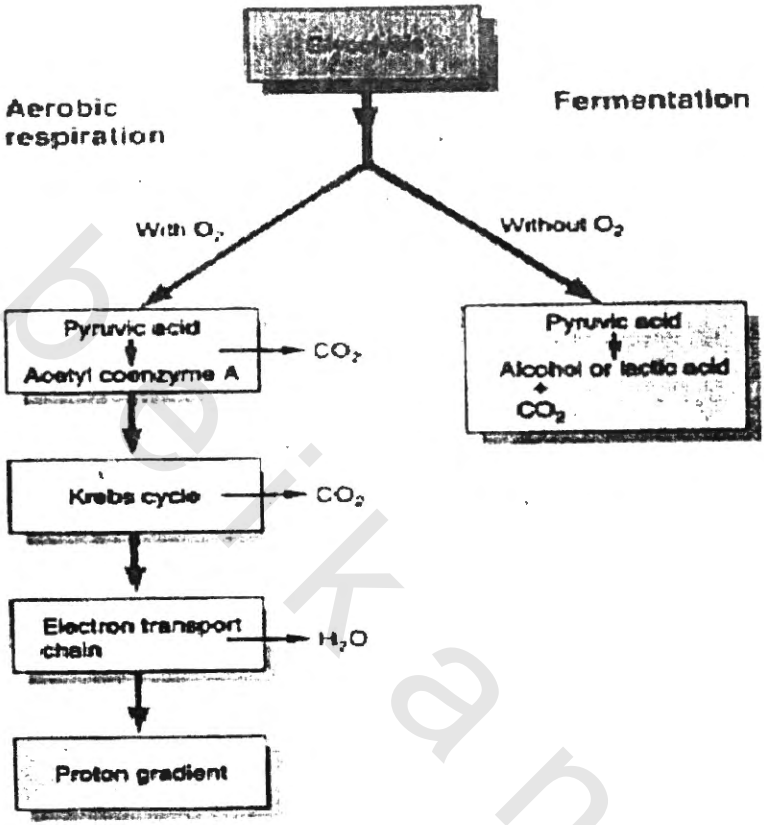
يحدث التنفس فى عضويات صغيرة تعرف بالميتوكوندريا هى بمثابة بيت الطاقة حيث تحتوى على انزيمات التنفس وهى أجسام محاطة بوحدتين غشائيتين يضمان بداخلهما الحشوة و أنزيمات دورة كربس ومركبات عديدة من نواتج التفاعلات الأنزيمية والسيتوكرومات ويلاحظ كثافة الميتوكوندريا في الخلايا النشطة مثل الخلايا لميرستيمية حيث تسود بها الميتوكوندريا · ونظرا لاحتواء الميتوكوندريا علي DNA فان لها القدرة علي الانقسام دون الأعتماد علي النواة ·



شكل توضيحى للميتوكوندريا

آلية التنفس Mechanism of Respiration:

أثبتت الأبحاث تشابة عملية التنفس في جميع الكائنات الحية· ويقسم التنفس الي نوعين من التنفس اللاهوائي في غياب الأوكسجين والتنفس الهوائي ·



وتقسم الخطوات التي يمر بها نوعي التنفس الي مرحلتين رئيستين هما :-

١- الجلكزه Glycolysis وفيها تتحول السكريات السداسية (الهكسوزات) الي حامض البيروفيك Pyruvic acid و تتم هذة المرحلة في كلا من التنفس الهوائي واللاهوائي · علي أن هذة المرحلة غير هوائية ·

٢- المرحلة الثانية يتحول حامض البيروفيك الي :

- كحول ايثلى وثاني اكسيد الكربون كما في الخميرة ويطلق علي هذة العملية عملية التخمر وتتم في غياب الأوكسجين·

- يتحول حمض البيروفيك الي حمض اللاكتيك كما في - عضلات الحيوان ·

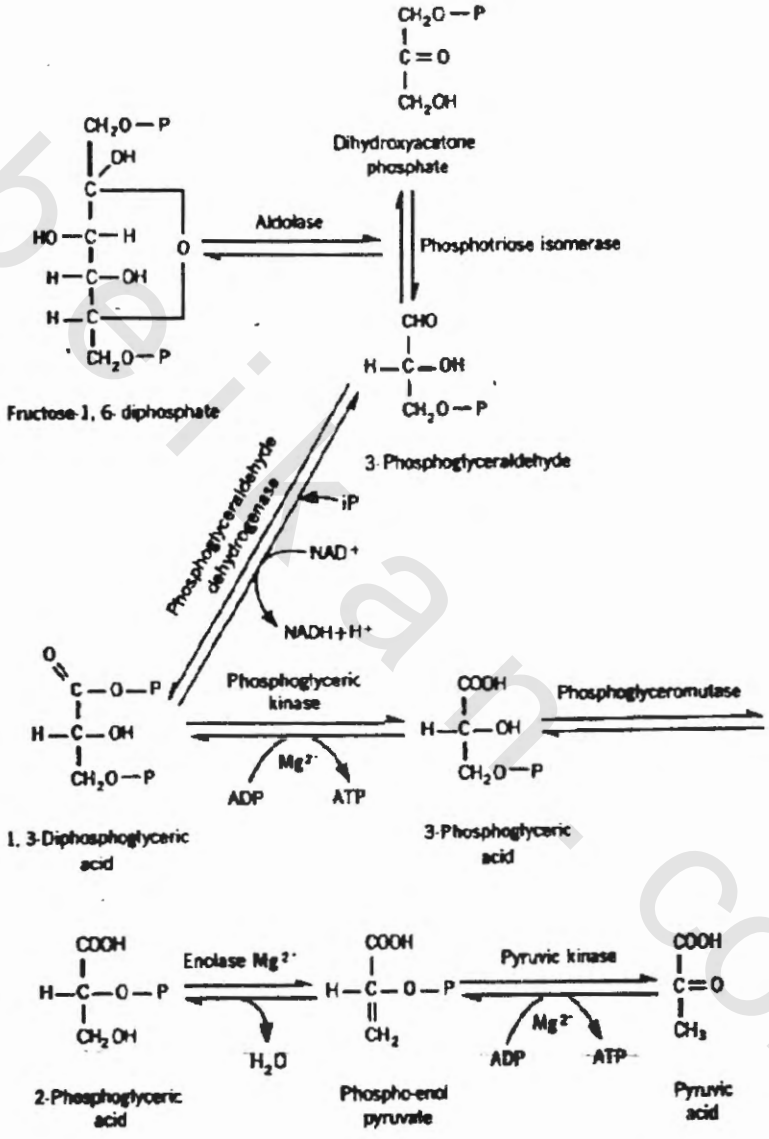
- يتحول حمض البيروفيك الي ثاني اكسيد الكربون والماء وذلك في وجود الأوكسجين وفي جميع الاحوال تنفرد الطاقة ·

أولاً : خطوات الانشطار الجليكولى Glycolysis:

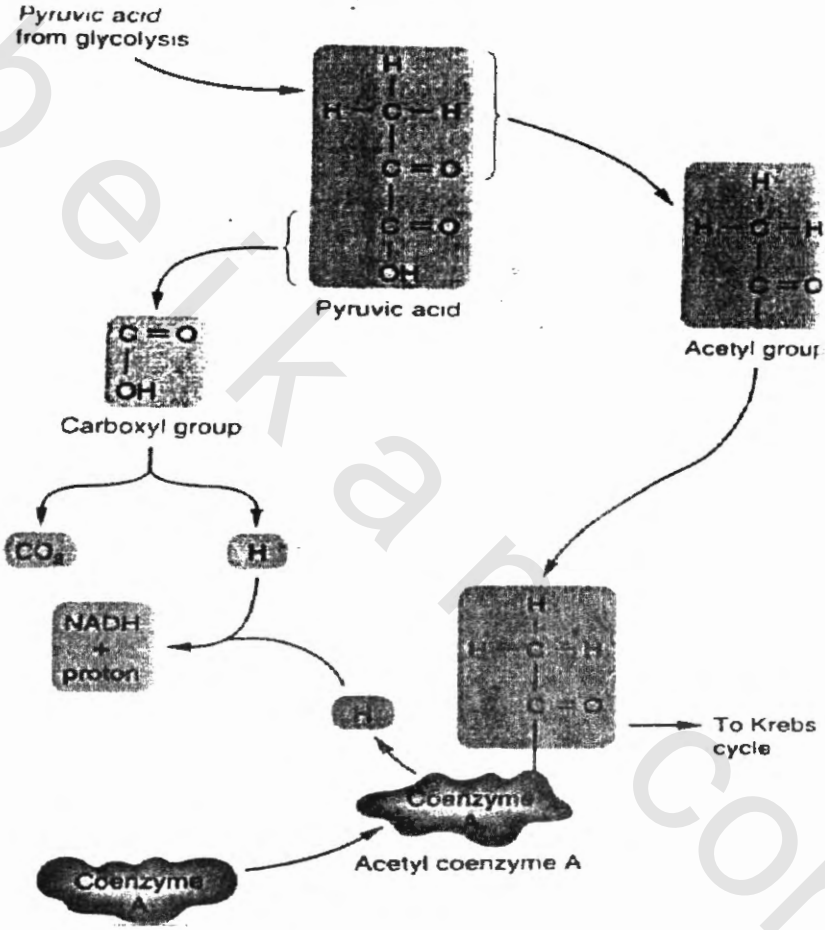
تبدأ تفاعلات تحليل الجليكوجين والنشا بالتحلل الفوسفورى بواسطة انزيم الفوسفوريليز الذي يحلل الرابطة الجليكوسيدية 4-1 عند الطرف الغير مختزل بجزئ النشا أو الجليكوجين · ويقوم انزيم الفوسفوريليز بتحلل سلسلة الاميلوبكتين المتفرعة بنسبة ٥٥ % لعدم امكان تخطي الرابطة ١-٦ وينتج عن ذلك الدكسترين الحدي · ثم يتحول فوسفات ١- جلوكوز الي فوسفات - ٦ - جلوكوز بواسطة انزيم Phosphoglucomutase في وجود المغنسيوم اما الجلوكوز الغير مفسفر فلابد لة من الفسفرة باستخدام ATP عن طريق انزيم Hexokinase ثم يتحول فوسفات٦- فركتوز بواسطة انزيم Phosphohexoisomerase ثم يقوم انزيم Phosphofructokinase بفسفرة فوسفات ٦- فركتوز الي فوسفات ١، ٦ فركتوز ، عندئذ يتفكك ثنائي فوسفات الفركتوز الي مركبين كل منهما يتكون هيكلة الكربونى من ثلاث ذرات كربون هي : فوسفات ثنائي هيدروكسى اسيتون وفوسفات الدهيد الجليسرول بواسطة انزيم Aldolase يقوم انزيم Phosphate triose isomeraseبتحول فوسفات هيدروكس الاسيتون الي ٣ فوسفو الدهيد الجليسرول · ثم يحدث اول تفاعل بة اكسدة حيث يتأكسد فوسفات الدهيد الجليسرول و يختزل NAD وتتحول مجموعة الالدهيد نتيجة للأكسدة الي حمض ويستخدم جزء من الطاقة التي تنطلق في تكوين ATP .

يقوم انزيم Phosphoglyceromutase بتحول ٣ فوسفوالجليسريك الي ٢ فوسفوالجليسريك في وجود المغنسيوم · ويتم نزع الماء من المركب السابق في وجود انزيم enolase فيتكون فوسفواينول البيروفيك · ثم يقوم أنزيم Pyruvic kinase بدور

العامل المساعد في تحو ل الصورة الاينولية لحمض البيروفيك الي الصورة الكيتونية الاكثر ثباتا و يستخدم جزء من الطاقة الناتجة في فسفرة ADP الي ATP .



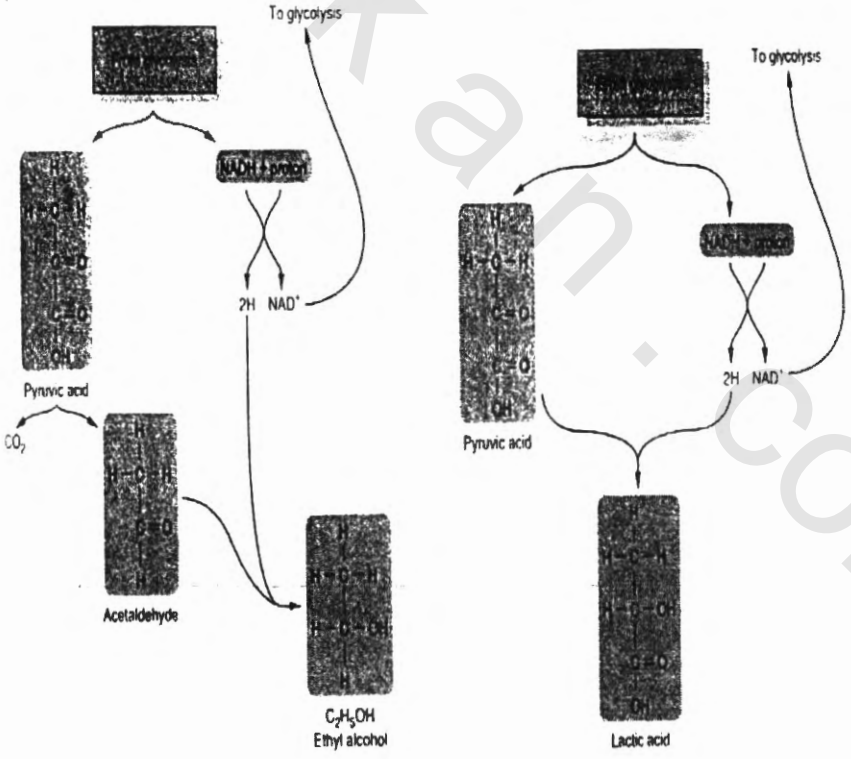
وبذلك تنتهي الجلكزة وينتج عنها ٤ جزيئات من ATPفي حين يستهلك خلالها جزيئان فتكون المحصلة جزيئان فقط من ATP بعد ذلك يدخل حمض البيروفيك في التخمر الكحولي أو التخمر اللاكتيك ليتم التنفس اللاهوائي أو يدخل حمض البيروفيك في دورة السترات ليتم التنفس الهوائي .



ثانيا : المرحلة الثانية :

أ- التخمر Fermentation :

كثير من الكائنات الدقيقة كذلك بعض النباتات الراقية تستطيع تفتيت السكريات في غياب الأوكسجين وتستعمل الطاقة الناتجة في هذة الحالة في نمو تلك الكائنات. أبسط صور التخمر هو التخمر اللاكتيكي Lactic fermentation حيث يتحول حمض البيروفيك الي حمض لاكتيك . ولا يعرف هذا النوع من التخمر في النباتات الراقية ولكنة منتشر في الكائنات الدقيقة وتستطيع كثير من أنسجةالنباتات الراقية بعملية التخمر الكحولي Alcoholic fermentation و فية يتحول البيروفات الي استيالدهيد و ينفرد CO_2بتأثير انزيم Carboxylase ثم يختزل الاستيالدهيد الي كحول ايثانول في وجود انزيم Alcohol dehyrogenase



ولا ينتج عن ذلك طاقة اي لا تتكون مركبات ATP و بذلك بعملية التنفس اللاهوائي بداية من تفتيت السكر حتي تكون حمض اللاكتيك و كحول الايثانول لا ينتج عنها سوي جزيئان من ATP و هي الناتجان اثناء عملية الجلكزة و يتم التنفس اللاهوائي في عدم وجود الاكسجين كما سبق الاشارة وعادة في الكائنات الدقيقة التي يطلق عليها Anaerobes .

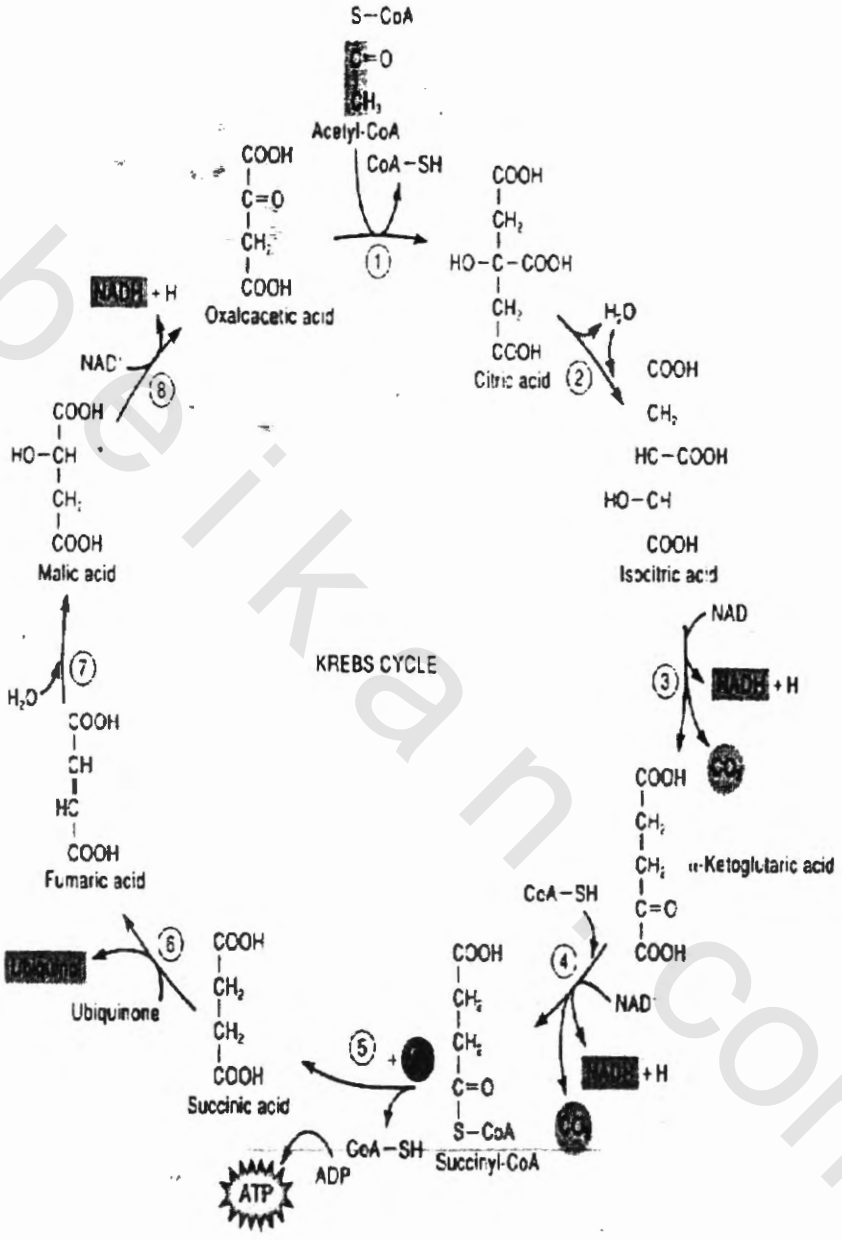
ب- الخطوة الثانية فى التنفس الهوائى :

يتم ذلك عن طريق سلسلة من التفاعلات تبدأ أولا بتكوين acetyl~ coenzyme A وهي عملية معقدة · وتحتاج الي خمس مساعدات ضرورية Thiaminepyrophosphate (TPP)، المغنسيوم ، NAD، Coenzyme A وأخيرا Lipoic acid وقد اقترح Gunsalus أربع خطوات لتكوين Acetyl ~Co A ومن التفاعل نجد تكوين Acetyl~ CoA وثاني اكسيد الكربون أول مجموعة تخرج من حمض البيروفيك وفي اثناء هذا التحول السابق الاشارة الية يتم نقل الكترونان لل NADلتكوين NADH واثناء نقل هذان الكترونان ينتج عن ذلك ثلاث جزيئات ATP و يمكن تلخيص التفاعل كالآتي :

$$Pyruvate + Co\sim A + NAD \rightarrow Acetyl\ Co\sim A + CO_2 + NADH + 3ATP$$

دورة كربس Krebs cycle

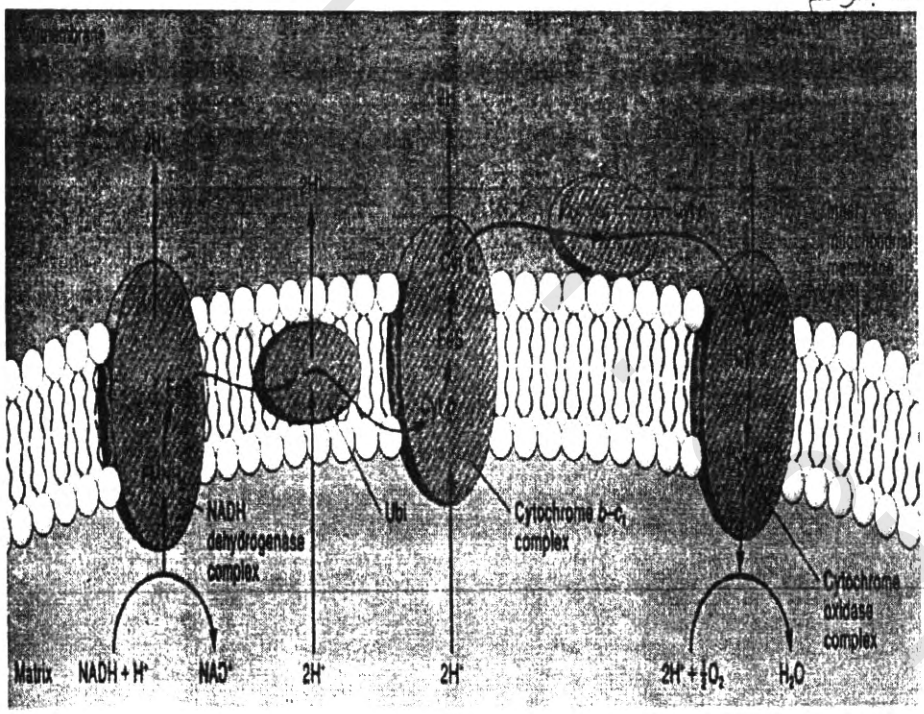
يعتبر Acetyl~ CoA حلقة الوصل بين عملية الجلكزة ودورة كربس(أو دورة السترات أو دورة الأحماض ثلاثية الكربون) اول تفاعل في تلك الدورة هو تكثيف Acetyl~ COA مع حمض الاوكسالوخاليك لتكوين حمض الستريك · لاعادة تكوين حمض الاوكسالوخاليك مرة اخري تتم سلسلة من التفاعلات يتم خلالها اربع خطوات أكسدة وثلاث جزيئات ماء وجزيئين من ثاني أكسيد الكربون وبذلك يكون تفتيت كل ذرات الكربون التي كونت حمض البيروفيك وثمان ذرات ايدروجين كما بالرسم التالي


S–CoA
C=O
CH3
Acetyl-CoA
CoA–SH
COOH
C=O
CH2
COOH
Oxalacetic acid
①
COOH
CH2
HO–C–COOH
CH2
CCOH
Citric acid
② H2O
COOH
CH2
HC–COOH
HO–CH
COOH
Isocitric acid
NAD
③
NADH + H
CO2
COOH
CH2
CH2
C=O
COOH
α-Ketoglutaric acid
CoA–SH
④
NAD
NADH + H
CO2
COOH
CH2
CH2
C=O
S–CoA
Succinyl-CoA
⑤ + Pi
CoA–SH
ADP
ATP
COOH
CH2
CH2
COOH
Succinic acid
⑥
Ubiquinone
COOH
CH
HC
COOH
Fumaric acid
⑦ H2O
COOH
HO–CH
CH2
COOH
Malic acid
⑧
NAD
NADH + H
KREBS CYCLE

في خلال هذة الدورة يتم تكوين حمض الالفا كيتوجلوتاريك Ketoglutaric acid & ويعتبر هذا الحمض هو مفتاح عمليات التمثيل داخل النبات· فهو يلعب دوراً هاما في تمثيل كلا من الكربوهيدرات والدهون و كذلك الأحماض الامينية ·

نظام نقل الالكترون (الأكسدة الختامية) :

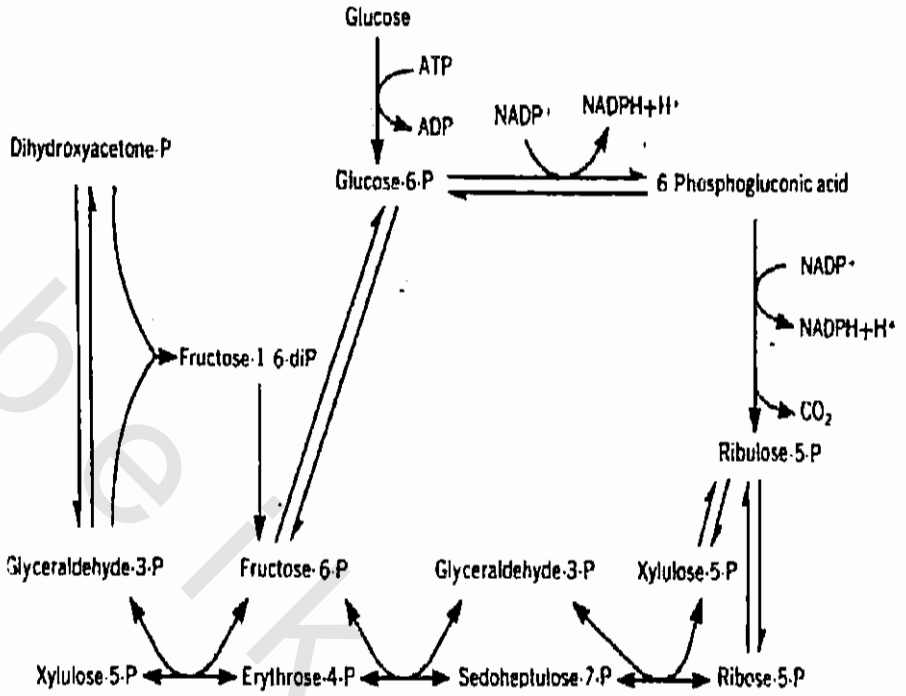
مما تقدم نجد في دورة الأحماض الثلاثية أنة تم اختزال كلا من المرافقين الانزيمي NAD ، FAD وحملوا بأيونات الايدروجين · لذلك وجب اعادة اكسدتهم وتسمي تلك الاكسدة بالاكسدة النهائية أو الطرفية Terminal oxidation وفيها يتم اتحاد الأيدروجين المحمل علي قرائن الانزيمات مع أوكسجين الهواء الجوي وبذلك ينتج الماء وهو الناتج الثاني من نواتج التنفس وتقوم عدة انزيمات باتمام هذة العملية كما بالرسم



يعبر أهم تلك الانزيمات Cytochrome a 3 (Cytochrome oxidase) والذي يعتبر الانزيم الطرفي أو النهائي والذي ينقل الالكترون الي الأوكسجين ليحولة الى أيون يتحد مع أيونات الأيدروجين ليكون الماء · و قد وجد أن أثناء هذه العملية يتم أكسدة المرافقات الانزيمية المختزلة ويصاحب هذه الأكسدة انفراد طاقة في صورتين احدهما منفردة في صورة حرارة والأخري مرتبطة في صورة ATP حيث يتم انتاج ٣ جزيئات ATP من كل دورة ونظرا لوجود جزيئان من الجليسرالدهيد ناتجان من الجلوكوز في أول تفاعل فأن هذا يعني أن هناك مجموعات من ATP لكل جزئ فتكون المحصلة ٣٤ جزئ ATP فاذا أضفنا ٢ جزئ ATP ناتجين من عملية الجلكزة كما سبق الاشارة اليهم فيكون المجموع ٣٦ جزئ بقي ان نعلم انه عند تحول Succinyl COAالى Succinic acid ينتج عن هذا التفاعل مركب غني أيضا بالطاقة والمعروف بأسم GTP والذي ينقل ما يحملة من طاقة الي مركب ADP ليكون ATP واحدة وبذلك ينتج جزيئن من ATP من هذا التفاعل الأخير فيكون الناتج ٣٨ جزئ ATP من الاكسدة الكاملة لجزيئ السكر ·

التأكسد المباشر :

لوحظ أن بعض الأنسجة النباتية يتم بها التنفس رغم استعمال المعيقات أو المثبطات الخاصة بعملية الجلكزة مثل خلات الايودين والفلورين وباستعمال المواد المشعة تم التأكد من وجود دورة آخري لاكسدة الجلوكوز تختلف عن دورة الجلكزة اطلق عليها دورة فوسفات البنتوز أو دورة الهكسوزات احادية الفسفرة وقد تم توضيحها العالمان Horecher & Rack وفيها يتأكسد سكر الجلوكوز-٦- فوسفات مباشرة دون عملية الجلكزة اللاهوائية بنزع ذرات الأيدروجين ليتحول لحمض الجلوكونيك الذي يتأكسد بدورة وينفرد ثاني أكسيد الكربون لينتج سكر الريبولوز كما بالشكل·



ويلاحظ ان المرافق الانزيمي NADPH يتم أكسدته بواسطة الأكسجين الجوي عن طريق الانزيمات الطرفية المعروفة بالسيتوكروم a3. وتتم هذه الدورة جنبا الى جنب مع الجلكزة ولكن بنسب تختلف تبعا لنوع وعمر النسيج حيث تزداد نسبة حدوث تلك الدورة عند تقدم النسيج في العمر وتعتبر هذه الدورة مصدرا مثاليا لانتاج الكربوهيدرات الثلاثية والرباعية والخماسية والسداسية والسباعية لاستغلالها في عمليات حيوية آخري.

العوامل التى تؤثر فى معدل التنفس :

١- درجة الحرارة :

تؤثر درجة الحرارة تأثيرا ملحوظا فى معدل التنفس ففى درجات الحرارة المنخفضة (صفر°م) يكون معدل التنفس ضئيلا ثم يأخذ فى الزيادة التدريجية بارتفاع درجة الحرارة ويصل الى نهايته القصوى بين درجتى ٣٠م ، ٤٠ °م

وقد تبين أن تأثير درجة الحرارة علىعملية التنفس يشبه تأثيرها على التفاعلات الكيماوية أى أن سرعة العملية تتضاعف لكل زيادة فى درجة الحرارة قدرها ١٠م وقد وجد أن المعامل الحرارى وهو :

$$\frac{\text{سرعة التفاعل عند درجة حرارة ت} + ١٠}{\text{سرعة التفاعل عند درجة حرارة ت}}$$

لعملية التنفس يتراوح بين ٢ ، ٣

إذا تجاوزت درجة الحرارة ٤٠°م انخفض معدل التنفس وذلك لما لدرجات الحرارة العالية من تأثير ضار على الانزيمات وعلى حيوية البروتوبلازم .

٢ - تركيز الأكسجين فى الجو المحيط بالأنسجة :

أوضح Stich سنتش من دراساته على نباتات مختلفة أن المعامل التنفس لايتأثر بخفض تركيز الاكسجين فى الجو فيما بين ٩% و ١٠% أما إذا انخفضت نسبة الأكسجين الى ٥% أو أقل فإن معامل التنفس للنباتات يرتفع ارتفاعا كبيرا عنه فى الهواء العادى . وهذا يدل على أن النباتات الراقية تتنفس تنفسا لاهوائيا بجانب التنفس الهوائى عند خفض تركيز الأكسجين فى الجو المحيط بها عن حد معين يختلف بإختلاف نوع النبات وعلى ذلك فإن ثانى أكسيد الكربون المنطلق من هذه الأنسجة يكون مختلط المصدر فى هذه التركيزات المنخفضة من الأكسجين فتكون بعضه ناتجاً عن التنفس الهوائى وبعضه الآخر ناتجاً عن التنفس اللاهوائى .

وعلى العموم يوضح الشكل أن سرعة التنفس تقل كلما قل تركيز الأكسجين عن ٢٠% ويكون هذا النقص حاداً عندما تصل نسبة الأكسجين الى أقل من ٥% فى الجو المحيط بالنبات .

٣ - تركيز ثانى أكسيد الكربون :

تنخفض سرعة التنفس فى النبات بزيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الجو المحيط به كلما تؤدى هذه الزيادة الى نقص قيمة معامل التنفس حيث يتأثر خروج ثانى أكسيد الكربون بدرجة أكبر من الأكسجين الممتص · وقد استخلصت النتائج التى حصل عليها الباحثون من دراسة تأثير الأكسجين وثانى أكسيد الكربون فى الجو استغلالا اقتصاديا فى حفظ الفواكه والخضروات فقد ثبت أن حفظ ثمار التفاح فى جو يحتوى على ٥% ك أ٢ ، ٣% أكسجين . ٠,٩٢ر نتروجين عند درجة حرارة ٤-٥ م يؤدى الى انخفاض معدل التنفس وغيره من التحويلات لدرجة ان الثمار تحتفظ بجودتها مدة طويلة تصل الى ٨ أشهر ·

٤ - تركيز مادة التنفس :

تتأثر سرعة التنفس الى حد كبير بتركيز المادة الذائبة المستعملة فى التنفس فقد لاحظ كثير من الباحثين أن تنفس الأنسجة النباتية يزداد عند عمرها فى محاليل السكريات المختلفة وخاصة السكروز والجلوكوز والفركتوز والمالتوز · ويزداد كذلك تنفس الأوراق الخضراء فى الظلام عقب تعرضها للضوء مدة كافية وذلك لزيادة محتواها السكرى نتيجة قيامها بعملية البناء الضوئى ·

٥ - المحتوى المائى للأنسجة :

يتضح تأثير الماء فى التنفس من التجارب التى أجريت على البذور المختلفة وجد أنه فى حدود معينة يؤثر المحتوى المائى تأثيرا كبيرا فى معدل التنفس ، فزيادة المحتوى المائى من ١٢% الى ١٦% يؤثر تأثيرا ضئيلا على معدل التنفس ولكن زيادة المحتوى من ١٦% - أدى الى ارتفاع كبير فى معدل التنفس·

عندما يكون المحتوى المائى قليلا فان معظم الماء يكون فى صورة مرتبطة لاتلائم عمليات التحليل المائى للمواد العضوية المدخرة الى مواد بسيطة تستعمل فى التنفس ٠

وبزيادة نسبة الماء تصلح كمية منه كوسط للتفاعلات التحليلية وغيرها مما يؤدى الى زيادة التنفس ٠

أما الأنسجة التى تحتوى على نسبة عالية من الماء مثل الأوراق والثمار والدرنات فإن معدل تنفسها لايكاد يتأثر بالتغيرات العادية فى محتو ها المائى وذلك لأن قدرا كبيرا من الماء يكون فى حالة حرة ٠

٦ – الضوء :

بينت نتائج دراسات كثير من الباحثين أن الضوء لايؤثر تأثيرا مباشرا على تنفس الفطريات والنباتات الشاحبة والأنسجة الخالية من الكلوروفيل أما فى الأنسجة الخضراء فيكون تأثير الضوء فى التنفس غير مباشر إذ أن الزيادة فيه تعزى الى مايتكون من مادة التنفس فى أثناء البناء الضوئى ٠

وللضوء تأثيرا غير مباشر على التنفس ذلك لأنه يؤثر على اتساع فتحات الثغور التى يحدث خلالها تبادل الغازات كما أنه يرفع درجة حرارة الأنسجة وينتج عن هذه التأثيرات رفع سرعة التنفس ٠

٧ – تأثير اضافة بعض المواد الكيميائية :

تؤثر بعض المواد تأثيرا كبيرا فى التنفس إذا أضيفت الى الوسط الذى توجد فيه الخلايا وقد تبين أن تأثير هذه المواد مختلف باختلاف المادة المضافة وتركيزها ونوع النسيج المستعمل وكذلك فترة التعرض لهذه المادة ٠

ونظرا لأشتمال عملية التنفس على تفاعلات انزيمية متعددة فأن المواد المثبطة لنشاط انزيمات التنفس تؤدى الى انخفاض معدل التنفس اذا استعملت بتركيزات عالية أما التركيزات المنخفضة فإنها تحدث ارتفاعا مفاجئا فى سرعة التنفس لا يلبث أن يهبط مع مضى الوقت · ومن أمثلة هذه المواد المثبطة حامض الأيدروسيانيك HCN والأزايد Azide وأول اكسيد الكربون والفلوريدات وأيودو الخلات وكل منها يؤثر فى تفاعل انزيمى أو اكثر ·

٨ – تأثير الجروح والمؤثرات الميكانيكية :

ظهر أن احداث الجروح فى الأنسجة النباتية يزيد معدل تنفسها زيادة مؤقته فاذا قطعت درنة بطاطس مثلا الى نصفين فإن معدل تنفس هذين النصفين يصبح أعلى بكثير من معدل تنفس الدرنة السليمة وتصل الزيادة فى التنفس غالبا الى نهايتها القصوى خلال يومين من القطع · وهذه الزيادة تعزى الى انطلاق ثانى أكسيد الكربون المتجمع فى المسافات البينية والى ازدياد تنفس الخلايا عند تعرضها للجو نتيجة لازدياد محتواها السكرى ·

وقد لوحظ أن مجرد حك أوراق بعض النباتات أو ثنيها ينشط تنفسها فيرتفع ارتفاعا كبيرا ثم تثبت السرعة لعدة ساعات تعود بعدها الى الهبوط تدريجيا حتى تصل الى السرعة الأصلية ·

٩ – العناصر الغذائية :

لوحظ من التفاعلات السابق ذكرها بالنسبة للتنفس اللاهوائي والهوائي أن أغلب الإنزيمات المتحكمه فى هذه التفاعلات يلزم لها مساعدات انزيمية من بعض العناصر المعدنية مثل Mn ، Mg، Cl، Fe وغيرها · فالمغنسيوم يلزم لتفاعلات الفسفرة وتفاعل نزع ك أ٢ في حيث البوتاسيوم يعمل كمساعد انزيمي في تفاعل انتاج حمض البيروفيك في حين ان الحديد يقوم بنفس العمل في تفاعل تحول حمض الستريك الي

الايزوستريك في التنفس الهوائي بل ويقوم المنجنيز كعامل مساعد للانزيم المتحكم في انتاج حمض الاوكسال سكسينيك ٠

وهناك أنواع أخرى من البكتريا تقوم بعمليات أكسدة من نوع خاص تؤدى وظيفة تنفسية إذ تنطلق فى أثنائها الطاقة ، وتشمل هذه العمليات على أكسدة مواد غير عضوية ٠ ومن أمثلة هذه البكريا بكتريا النيترة (النيتروسوموناس والنيتروباكتر) التى تؤكسد النشادر الى النيتريت ثم النيترات ، وبكتريا الكبريت التى تؤكسد كبريتيد الأيدروجين الى الكبريت مم الكبريتات ، وبكتريا الحديد التى تؤكسد الحديدوز(ح $^{++}$) الى الحديديك (ح $^{+++}$) ثم بكتريا الأيدروجين التى تؤكسد الأيدروجين الى ماء والطاقة المنطلقة من هذه التفاعلات تستغلها الخلايا البكتيرية فى بناء المواد الكربوايدراتية من ثانى أكسيد الكربون والماء وهى العملية التى يطلق عليها اسم البناء الكيميائى ٠

النسبة التنفسية (معامل التنفس) Respiratory Quotient : هى نسبة حجم ثانى أكسيد الكربون المتصاعد الى حجم الأكسجين الممتص فى أثناء التنفس :

$$\frac{\text{حجم ثانى كسيد الكربون المتصاعد}}{\text{حجم الأوكسجين المتصاعد}}$$

وتتوقف هذه النسبة على عدة عوامل منها نوع مادة الاستهلاك فإذا كانت مادة التنفس مادة كربوايدراية وكانت الأكسدة تامة فإن معامل التنفس يساوى الوحدة ٠

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + E$$

أى أن المعامل = $\frac{6}{6} = 1$

أما إذا أستخدمت فى التنفس مدة دهنية فانها تتطلب قدرا كبيرا من الأكسجين لكى يتم تأكسدها الى ثانى اكسيد الكربون والماء وذلك لأن نسبة الاكسجين فى أقل من نسبته فى جزئ المادة إلسكرية فمثلا

$$C_{57}H_{104}O_6 + 80O_2 \rightarrow 57CO_2 + 52H_2O + E$$

وعلى ذلك فإن معامل التنفس عندما تكون المادة المستعملة دهناً يقل عن الوحدة وتأكسد المواد الدهنية لايكون فى الحقيقة تأكسداً مباشراً بل إنها تتحلل أولا الى أحماض دهنية وجليسرين وكثير من الباحثين يعتقد أنها تتحول بعد ذلك الى سكرات بسطية تستهلك مباشرة فى التنفس وفى هذه التفاعلات تستهلك كمية كبيرة من الأكسجين لايقابلها خروج قدر من ثانى أكسيد الكربون أما اذا كانت مادة الاستهلاك التى من الكربوايدرات بالنسبة للأكسجين كما فى الأحماض العضوية فإن الاكسجين المستهلك يكون أقل من ثانى أكسيد الكربون الناتج وهذا مايحدث فى بعض النباتات وخصة ذات الطبيعة العصيرية ٠

$$2\ \begin{matrix}COOH\\|\\COOH\end{matrix} + O_2 \longrightarrow 4\,CO_2 + 2H_2O + E$$

(oxalic acid)

٨

معامل التنفس = ١ر٦

$$2\ \begin{matrix}CH\text{-}OH\text{-}COOH\\|\\CH\text{-}OH\text{-}COOH\end{matrix} + 5O_2 \longrightarrow 8CO_2 + 6H_2O + E$$

وقد يحدث لا تتأكسد مادة الاستهلاك أكسدة تامة الى ثانى أكسيد الكربون وماء بل تتحول الى أحماض عضوية تتراكم فى الخلايا ففى الفصيلة الصبارية يتكون حامض الماليك وتمثل المعادلة الآتية تكون حامض الماليك من السكر ٠

$$2C_6H_{12}O_6 + 3O_2 \rightarrow 3\ \begin{matrix}CHOHCOOH\\|\\CH_2COOH\end{matrix} + 3H_2O + E$$

وفى هذه الحالة لايصحبه الأكسجين الممتص خروج أية قدر من ثانى أكسيد الكربون وبذلك تنخفض قيمة معامل التنفس بدرجة كبيرة فقد بلغت قيمة المعامل فى أحدى التجارب التى أجريت على نبات التين الشوكى ٠٫٠٣ ٠

وبالاضافة الى العوامل الداخلية تؤثر بعض العوامل الخارجية كذلك فى قيمة معامل التنفس ٠ فارتفاع درجة الحرارة مثلا فى حدود معينة يرفع من قيمة هذا المعامل بالقدر الذىتتأثر به سرعة عمليات التأكسد ٠ ففى حالة النباتات العصيرية التى سبق ذكرها يساعد ارتفاع درجة الحرارة على تأكسد الأحماض العضوية التى تراكمت فى درجات الحرارة المنخفضة ، ومن ثم يزيد معامل التنفس ٠ كذلك يؤدى انخفاض تركيز الاكسجين فى الجو المحيط بالنبات عن نسبة معينة – تختلف باختلاف النبات المستعمل – الى ارتفاع معامل التنفس وذلك لاحتمال خروج كمية من ثانى أكسيد الكربون من عمليات لاهوائية لاتتطلب امتصاص الاكسجين ولزيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الجو المحيط بالنبات تأثير ملحوظ فى خفض معدل التنفس ولما كان النقص فى ثانى أكسيد الكربون المتصاعد أكبر منه بالنسبة للأكسجين الممتص فإن معامل التنفس ينخفض هو الآخر ٠

طرق تقدير معدل التنفس :

يستخدم فى قياس معدل التنفس عدة طرق أساسها تقدير الأكسجين الممتص أو ثانى أكسيد الكربون المتصاعد أو كليهما معا والأخيرة المستخدمة لذلك كثيرة مثل طريقة التيار الهوائى المستمر ، مقياس جانونج للتنفس Ganong's Respirometer والطرق المانومترية ٠

ويجب عندما يراد قياس سرعة التنفس لنبات أخضر أن يحجب عنه الضوء حتى لايتعرض التبادل الغازى لتعقيدات مصدرها حدوث البناء الضوئى جنباً الى جنب مع

التنفس إذ المعروف أن ما يمتص فى العملية الأولى يتصاعد أثناء العملية الثانية والعكس بالعكس ٠

obeikan.com

مراجع مختارة :

1- Brand, M. D. (1994) : The stoichiometry of proton pumping and ATP synthesis in mitochondria . Biochem. 16(4):20-24 .

2- Bruhn, D., Mikkelsen, T. N. and Atkin, O. K. (2002) : Does the direct effect of atmospheric CO_2 concentration on leaf respiration vary with temperature ? Responses in two species of Plantago that differ in relative growth rate . Physiol. Plant. 114: 57-64 .

3- Budde, R. J. A. and Randall, D. D. (1990) : Pea leaf mitochondrial pyruvate dehydrogenase complex is inactivated in vivo in a light-dependent manner . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87:673-676 .

4- Dennis, D. T. and Blakely, S. D. (2000) : Carbohydrate metabolism . In Biochemistry and Molecular Biology of Plants, B. Buchanan, W. Gruissem, and R. Jones, eds., American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, pp. 630-674 .

5- Dennis, D. T.; Huang, Y. and Negri, F. B. (1997) : Glycolysis, the pentose phosphate pathway and anaerobic respiration . In Plant Metabolism, 2nd ed., D. T. Dennis, D. H. Turpin, D. D. Lefebvre, and D. B. Layvell, eds., Longman, Singapore, pp. 105-123 .

6- Drake, B. G.; Azcon-Bieto, J.; Berry, J.; Bunce, J.; Dijkstra, P.; Farrar, J.; Gifford, R. M.; Gonzalez-Meler, M. A.; Koch, G.; Lambers, H.; Siedow, J. and Wullschleger, S. (1999) : Does elevated atmospheric CO_2 concentration inhibit mitochondrial respiration in green plants? . Plant Cell Environ. 22: 649-657 .

7- Givan, C. V. (1999) : Evolving concepts in plant glycolysis . Two centuries of progress . Biol. Rev. 74:227-309 .

8- Griffin, K. L.; Anderson, O. R.; Gastrich, M. D.; Lewis, J. D.; Lin, G.; Schuster, W.; Seemann, J. R.; Tissue, D. T.; Turnbull,

M. H. and Whitehead, D. (2001) : Plant growth in elevated CO_2 alters mitochondrial number and chloroplast fine structure . Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:2473-2478 .

9- Hoefnagel, M. H. N., Atkin, O. K. and Wiskich, J. T. (1998) : Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark . Biochem. Biophys. Acta. 1366: 235-255 .

10- Jahnke, S. (2001) : Atmospheric CO_2 concentration does not directly affect leaf respiration in bean or poplar . Plant Cell Environ. 24: 1139-1151 .

11- Kruger, N. J. (1997) : Carbohydrate synthesis and degradation . In Plant Metabolism, 2nd ed., D. T. Dennis, D. H. Turpin, D. D. Lefebvre, and D. B. Layzell, eds., Longman, Singapore, pp. 83-104 .

12- Leon, P., Arroyo, A. and Mackenzie, S. (1998) : Nuclear control of plastid and mitochondrial development in higher plants . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49:453-480 .

13- Marienfeld, J., Unseld, M. and Brennicke, A., (1999) : The mitochondrial genome of Arabidopsis is composed of both native and immigrant information . Trends Plant Sci. 4:495-502 .

14- McCabe, T. C.; Daley, D. and Whelan, J. (2000) : Regulatory, developmental and tissue aspects of mitochondrial biogenesis in plants . Plant Biol. 2:121-135 .

15- Møller, I. M. (2001) : Plant mitochondrial and oxidative stress . Electron transport, NADPH turnover and metabolism of reactive oxygen species . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 561-591 .

16- Møller, I. M. and Rasmusson, A. G. (1998) : The role of NADP in the mitochondrial matrix . Trends Plant Sci. 3:21-27

17- Nicholls, D. G. and Ferguson, S J. (2002) : Bioenergetics 3, 3rd ed. Academic Press, San Diego, CA.

18- Noctor , G. and Foyer, C. H. (1998) : A re-evolution of the ATP-NADPH budget during C_3 photosynthesis : A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity . J. Exp. Bot. 49:1895-1908 .

19- Sachs, M. M., Subbaiah, C.C. and Saab, I. N. (1996) : Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize . J. Exp. Bot. 47:1-15 .

20- Schroeder, J. I.; Allen, G. J.; Hugouvieux, V.; Kwak, J. M. and Waner, D. (2001) : Guard cell signal transduction . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.52: 627-658.

21- Vanlerberghe, G. C. and McIntosh, L. (1997) : Alternative oxidase : From gene to function . Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48:703-734 .

22- Vedel, F., Lalanne, É., Sabar, M., Chétrit, P. and De Paepe, R. (1999) : The mitochondrial respiratory chain and ATP synthase complexes : Composition, structure, and mutational studies . Plant Physiol. Biochem. 37:629-643 .