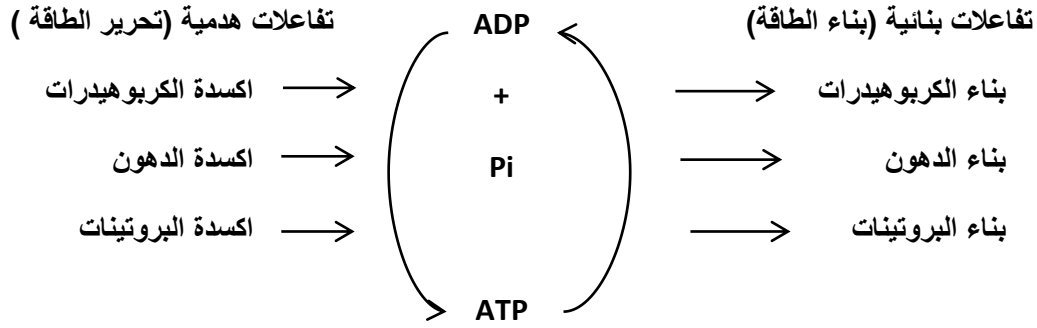
التنفس والتحولات الداخلية الكيميائية Respiration and chemical interconversions

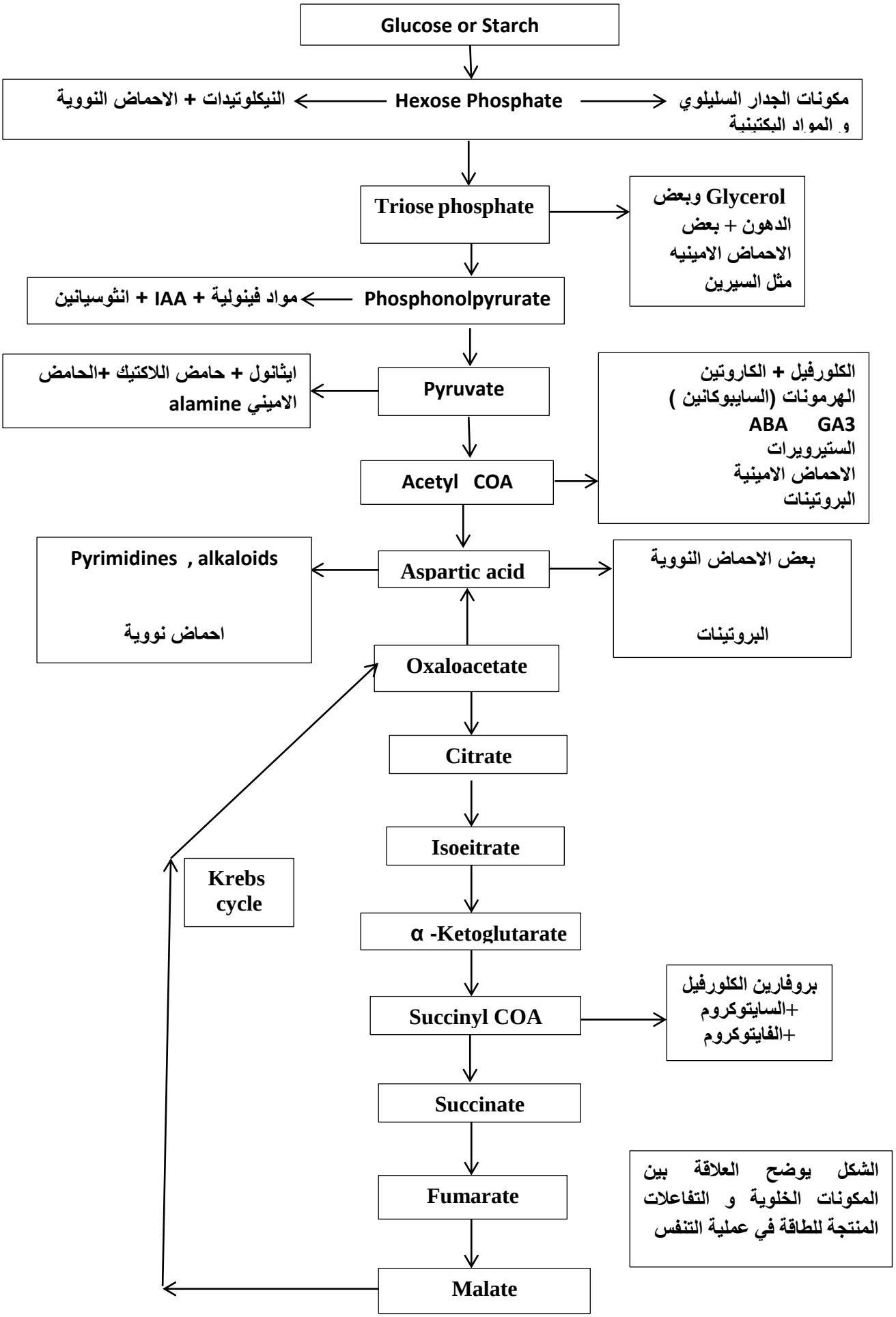
ان المركبات الكربوهيدرتية التي تنتج في عملية البناء الضوئي وهي ذات اهمية ايضية لنباتات اذ توصف بوصفها مواد بادئة في انتاج ATP والقوة الاختزالية بهيئة المرافق الانزيمي مثل NADHوNADPH وتسمى سلسلة تفاعلات الاكسدة والاختزال بعملية التنفس ويمكن تلخيص هذه العملية بالمعادلة

$$C_6H_{12}O_6+6O_2+38ADP+38PI\rightarrow 6CO_2+6H_2O+38ATP$$

جزيئة واحدة من الكلوكوز وست جزيئات من الاوكسجين الجزيئي وثمانية وثلاثون جزيئة من الفسفور غير العضوي (Pi) تعطي ست جزيئات من ثاني اوكسيد الكاربون وست جزيئات من الماء وثمانية وثلاثون جزئية من ATP. ادناه شكل يوضح نظرة عامة للعلاقة مابين المكونات الخلوية والتفاعلات المنتجة للطاقة في عملية التفس .



مخطط يوضح دور جزئ ATPكمركب وسيط ناقل للطاقة


Glucose or Starch
Hexose Phosphate
النيكلوتيدات + الاحماض النووية
مكونات الجدار السليلوي و المواد البكتينية
Triose phosphate
Glycerol وبعض الدهون + بعض الاحماض الامينيه مثل السيرين
Phosphonolpyrurate
مواد فينولية + IAA + انثوسيانين
Pyruvate
ايثانول + حامض اللاكتيك +الحامض الاميني alamine
الكلورفيل + الكاروتين
الهرمونات (السايبوكانين)
ABA GA3
الستيرويرات
الاحماض الامينية
البروتينات
Acetyl COA
Pyrimidines , alkaloids
احماض نووية
Aspartic acid
بعض الاحماض النووية
البروتينات
Oxaloacetate
Citrate
Isoeitrate
Krebs cycle
α -Ketoglutarate
بروفارين الكلورفيل +السايتوكروم +الفايتوكروم
Succinyl COA
Succinate
الشكل يوضح العلاقة بين المكونات الخلوية و التفاعلات المنتجة للطاقة في عملية التنفس
Fumarate
Malate

ان التنفس هو تحرير الطاقة وسوف نستعمل مصطلحات هي Oxidationالاكسدة وهي تعني ازالة الالكترونات من المركب وهذه العملية يرافقها عادة ازالة هيدروجين والاختزال reduction يعني اضافة الالكترونات للمركب وهذه العملية يرافقها اضافة هيدروجين .

هناك نوعين من التنفس :

1- التنفس الهوائي : ويحدث بوجود الاوكسجين لاكسدة مادة التفاعل اكسدة تامة وتحويله الى ماء وثاني اوكسيد الكاربون وتحرر كمية كبيرة من الطاقة تخزن بشكل ATP.

يشمل التفس الهوائي

1-مسلك امبدين – مايرهوف –بارناس Embden Myerof –parnas (EMP) او يسمى الانشطار السكري

يؤدي مسلك EMPالى تحويل جزئ كلوكوز الى جزئتين من حامض البايروفك وان عملية الانشطار السكري هي سلسة من التفاعلات التي تؤدي في النهاية الى تكوين البايروفيت وهذه التفاعلات تحدث في السايتوبلازم ولا تتطلب وجود الاوكسجين وهي تقسم الى مرحلتين رئيستين هما:

1- تحويل الكلوكوز الى Fructose -1,6-diphosphate

2- تجزئة المركب الاخير الى مركبين ثلاثي الكاربون يتحولان الى البايروفيت ،ويعد هذا المسلك الذي يشار اليه كذلك بمسلك الهكسوز ثنائي الفوسفات hexose diphosphate pathway

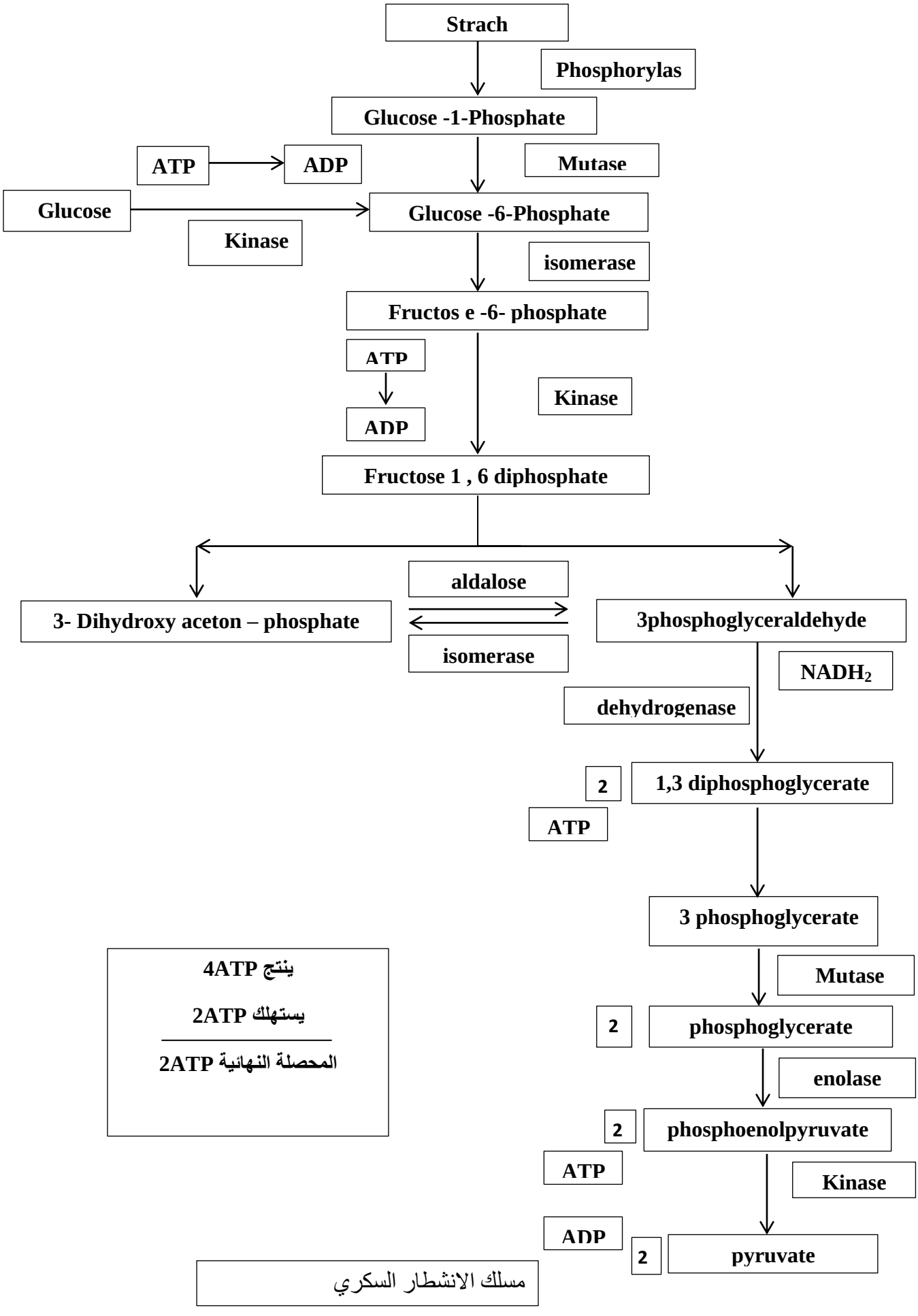
وهو يعد المسلك الرئيس الذي يتحول فيه الكلوكوز او المركبات الوسطية الى حامض البايروفك ويتكون فيه ATP,NADHويمكن تلخيص سلسلة التفاعل الكلي لمسلك EMP

$$1Glucose+4ADP+2ATP+2NAD\rightarrow 2Pyruvate+2ADP+2ATP+2NADH$$

ويكون تفاعل الاتزان كالاتي :

$$1Glucose+4ADP+2Pi+2ATP+2NAD\rightarrow 2Pyruvate+2ADP+2ATP+2NADH$$

في المرحلة الاولى التي تشمل تحول الكلوكوز الى fructose -1,6-diphosphate لايحدث كسب طاقة وان جزيئتان من ATPلكل جزئية كلوكوز تتفسفر ,لكن في المرحلة الثانية اي تحول fructose -1,6-diphosphate الى جزيئتين من البيروفات يؤدي الى تكوين اربع جزئيات من ATP وان تحول جزئية واحدة من الكلوكوز الى جزيئتين من البيروفات يعطي جزيئتين من ATPوجزيئين من NADH وان مسلك الانشطار السكري يعد ذا اهمية كبيرة في الكائنات الحية التي تتنفس هوائيا .


Strach
Phosphorylas
Glucose -1-Phosphate
ATP
ADP
Mutase
Glucose
Glucose -6-Phosphate
Kinase
isomerase
Fructos e -6- phosphate
ATP
ADP
Kinase
Fructose 1 , 6 diphosphate
aldalose
3- Dihydroxy aceton – phosphate
isomerase
3phosphoglyceraldehyde
NADH2
dehydrogenase
2
1,3 diphosphoglycerate
ATP
3 phosphoglycerate
Mutase
2
phosphoglycerate
enolase
2
phosphoenolpyruvate
ATP
Kinase
ADP
2
pyruvate
4ATP ينتج
2ATP يستهلك
2ATP المحصلة النهائية
مسلك الانشطار السكري

عمل الانزيمات :

- Phosphorylase يحول النشأ الى Glucose
- Enolase يطرح H_2O
- Dehydrogenase يزيح H و يكون $NADH_2$
- Kinase يحول ATP الى ADD و بالعكس
- Mutase يغير الموقع
- Isomerase يغير من مادة الى اخرى

تكوين خلات المرافق الانزيمي Formation of acetyl Coenzyme

ان عملية تحويل الكربوهيدرات تحت الظروف اللاهوائية عبر مسلك EMPتنتهي بتكوين حامض البايروفك لذا يمثل انتاج البيروفيت نهاية مسلك الانشطار السكري ,عند توفر الاوكسجين الكافي تحدث لحامض البايروفك عملية اكسدة ونزع مجموعة كربوكسيل لتكوين خلات المرافق الانزيمي acetylcoenzymeA.

ويمكن تلخيص الخطوات التي يتكون فيها بهذه المعادلة

$$Pyruvate + COA + NAD^- \rightarrow AcetylCoA + Co_2 + NADH + H^+$$

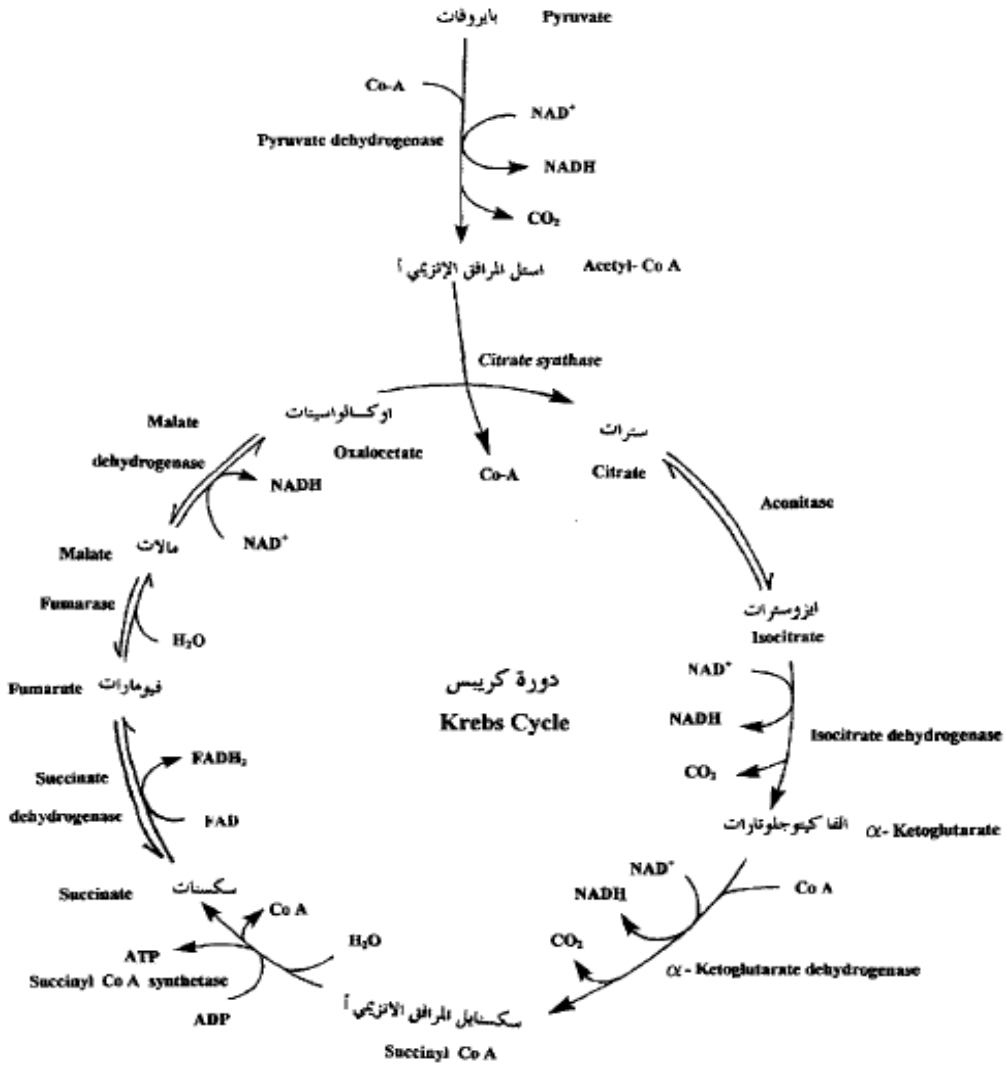
دورة كربس (دورة حامض الستريك او دورة الحامض الثلاثي الكربوكسيلي)

بعد تكوين المرافق الانزيمي AcetylCoAالذي يعد الوصلة الرابطة بين الانشطار السكري ودورة كربس سميت بهذا الاسم بسبب الطريقة الدائرية التي يعاد فيها تجديد تكوين مركب البدء وهو Oxaloacetateوسميت بدورة كربس نسبة الى عالم الكيمياء الحياتية الانكليزي krebsالذي لعب دورا رئيسا في اكتشافها وعن طريق دورة كربس ونظام نقل الالكتروني ETSيتم اكسدة البايروفيت الى H_2OوCO_2 وان الاكسدة التامة للكلوكوز الى ماء وثاني اوكسيد الكاربون تحدث في عملية الانشطار السكري ودورة كربس ونظام النقل الالكتروني حيث هناك ارتباط بين دورة كربس ونظام النقل الالكتروني ,وان الاكسدة التي تتم خلال دورة كربس تؤدي الى تكوين 24جزيئة من ATPلذلك تعد دورة كربس اكثر فعالية في تحرير الطاقة مقارنة بالانشطار السكري او التخمر وان تفاعلات دورة كربس ونظام النقل الالكتروني تتطلب وجود O_2 وتحدث في المايتوكندريا .

التفاعل الاول في دورة كربس يتضمن تكثيف ال acetylCOA مع Oxaloacetate لتكوين حامض الستريك cirtic acidوتحرير COA هذا التفاعل يحفز بوساطة انزيم مكثف هي تحويل حامض رباعي الكاربون ثنائي الكربوكسيل الى حامض سداسي الكاربون ثلاثي الكربوكسيل ،ومن خلال سلسلة من التفاعلات المتضمنة اربع مراحل تاكسدية واستعمال ثلاث جزيئات ،جزي واحد من الثلاثة يستعمل في تفاعل التكثيف يتجدد بناء حامض اوكزالوخليك من حامض الستريك وفي خلال هذه العملية يتحرر جزيئان من co_2 وثماني ذرات H .

وبوجود انزيم ازاحة الهيدروجين من حامض isocitric acid يتحول الى α-ketoglutarateالذي يعد مركبا اساسيا لا غنى عنه في ايض النبات ,وهو يلعب دورا مهما في بناء وانحلال الحوامض الامينية فضلا عن اشتراكه في ايض الكربوهيدرات والدهون ومن ثم يتحول الى Succinyl coAوبوجود انزيم Kinanseيتحول الى succinate وتكوين GTP(ATP)(ثلاثي فوسفات الكوانوسين ثم يتاكسد حامض Succinateالى fumarate وتتكون FAD بعد ازالة H_2ثم تكوين الماليت Malate,بوجود انزيم succinate dehy ferriflavoprotein

وتكوين $NADH_2$ ويتم بعدها اعادة الدورة من جديد



مخطط يوضح دورة كريبس (TCA cycle)

اهمية دورة كريبس

1- يتكون فيها $4NADH_2$ و $1\ FADH_2$
2- تكون فيها مركبات الطاقة مثل GTP
3- تتكون كل المركبات المهمه الاساسية التي تدخل في تكوين المركبات المهمه في النبات .

نواتج دورة كريبس

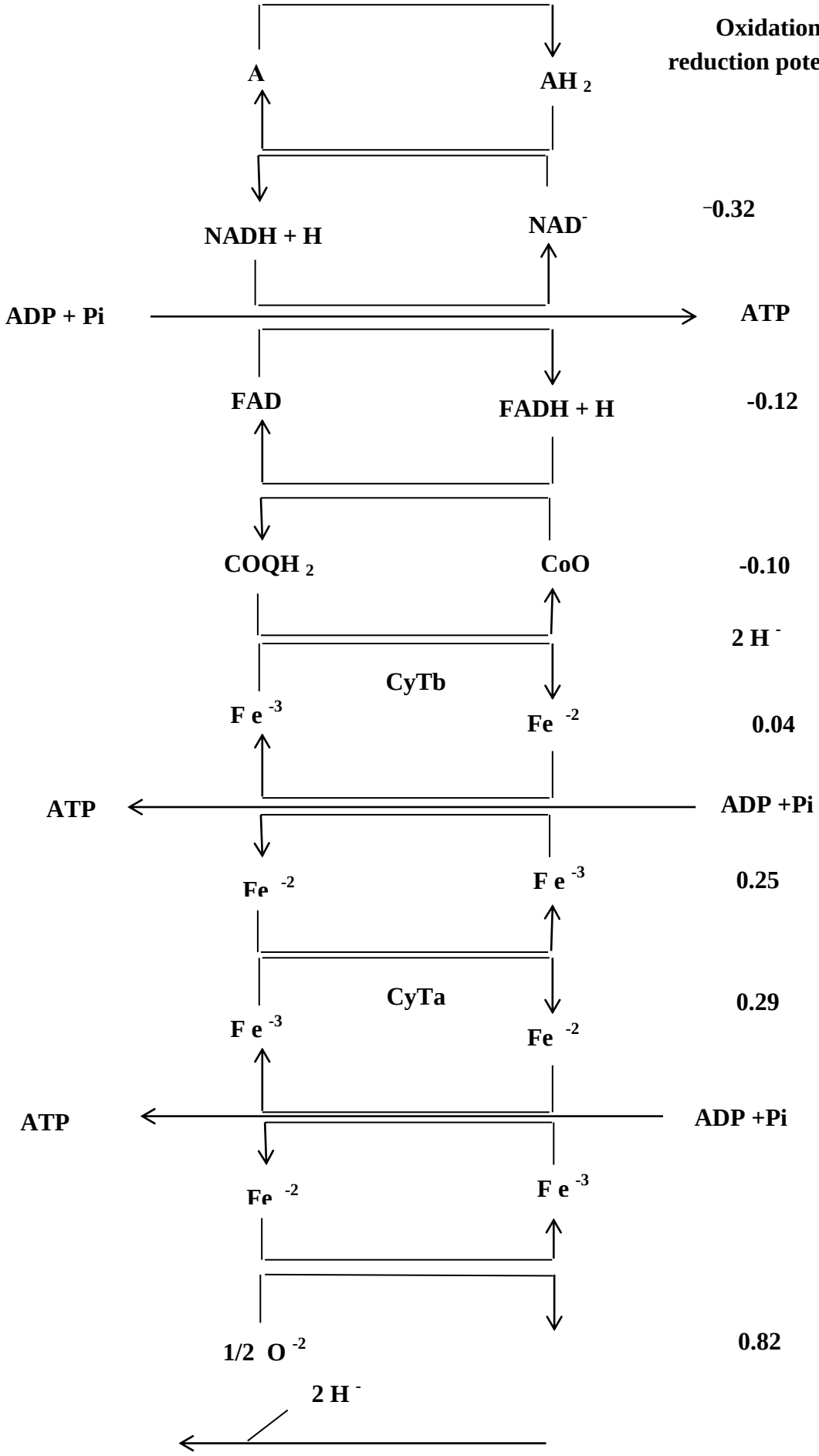
$4NADH_2$	$3CO_2$
$1\ FADH_2$	1 GTP = 1ATP

نظام النقل الالكتروني والفسفرة

Electron Transport System and Phosphorylation

سريان الالكترون خلال ETSبستعمال الاوكسجين كمستقبل نهائي يعرف بالفسفرة التاكسدية Oxidative phosphorylationوهذه العملية تحدث في المايتوكوندريا ، وان نظام النقل الالكتروني يتالف من سلسلة من الحوامل هي NAD,FADوالمرافق الانزيمي COQوالسايتوكرومات (cytb,c,a and a_3) وان الشي الاكثر اهمية للنباتات الحية ان كل خطوة من خطوات هذا النظام تقل في مستوى طاقتها عن الخطوة السابقة بعبارة اخرى ان الالكترون يسري من مستوى عال للطاقة الى مستوى اقل للطاقة ,لذلك في كل خطوة من خطوات النظام تقل طاقة الالكترون عن الخطوة السابقة وان الفرق بالطاقة يحول الى طاقة مخزونة في رابطة

الفسفور عن طريق تحويل مركب ADPالى ATPوان ايونات الهيدروجين تتحرر في حالة اكسدة المرافق الانزيمي المختزل COQوتلعب ايونات الهيدروجين المتحررة هذه دورا مهما في انتاج ATPوان الالكترونات تمر فقط عبر سلسلة السايتوكرومات ,وان كل زوج من الالكترونات يمر عبر نظام النقل الالكتروني يؤدي الى تكوين ثلاث جزيئات من ATPويحدث بناء جزيئات ATPعند اكسدة NADHوعند اكسدة زوج من سايتوكرومات cytbوعند اكسدة زوج من سايتوكروم cyta,وتمر الالكترونات من سايتوكروم a_3 الى الاوكسجين وبذلك ينشط الاوكسجين ويستقبل ايونات الهيدروجين الحرة ليكون الماء. الشكل ادناه يوضح نظام نقل الالكترون و قد دونت جهود الاكسدة و الاختزال لتوضيح القوة الاختزالية النسبة لكل مركب في النظام من بداية NADH حتى الاوكسجين الجزيئي .


Oxidation
reduction potential
A
AH 2
NADH + H
NAD-
−0.32
ADP + Pi
ATP
FAD
FADH + H
-0.12
COQH 2
CoO
-0.10
2 H -
CyTb
F e -3
Fe -2
0.04
ATP
ADP +Pi
Fe -2
F e -3
0.25
CyTa
0.29
F e -3
Fe -2
ATP
ADP +Pi
Fe -2
F e -3
1/2 O -2
0.82
2 H -

جدول يبين علاقة الطاقة الكلية بمسلك EMPودورة كريبس بالنسبة لاكسدة جزئ كلوكوز اكسدة تامة في وجود الاوكسجين

Pathway	NADH (3ATP)	FADH (2ATP)	ATP	Total ATP
EMP	2×3=6	0	2	8
Pyurvic acid toacetyle COA	2×3=6	0	0	6
Krebs cycle	6(3×2)×3=18	2×2=4	GTP2	24
	30	4	4	38

تتكون جزيتين من حامض البايروفيك لكل جزئ كلوكوز اي دورتين من دورة كريبس لكل جزئ كلوكوز .

كل $NADH_2$ تعطي 3ATP

كل $FADH_2$تعطي 2ATP

وتقدر قيمة الطاقة المخزونة في جزيئة ATPبحوالي 10 كيلو سعرة اي ان

10×38=380كيلو سعرة حرارية

673-380=293 كيلو سعرة تنفذ بشكل حرارة اي ان كفاءة التنفس الهوائي 40%.

التنفس الهوائي التخمر fermentation: يكون التفاعل الكلي للتخمر كالاتي

$C_6H_{12}O_2$--------→2CH2—CH2OH+2CO2

ايثانول

اي ان جزي واحد من الكلوكوز يتحول الى جزيئين من الايثانول وجزيئتين من CO2والتخمر عبارة عن سلسلة متتالية من التفاعلات التي تحدث في غياب الاوكسجين وهناك اختلاف بسيط فيما بين عملية التخمر وعملية الانشطار السكري وكما يحدث في الانشطار السكري يتحول الكلوكوز الى البيروفيت في اثناء عملية التخمر ولكن في عملية التخمر تتقدم التفاعلات خطوة اخرى الى الامام ويتحول البيروفيت الى الايثانول وغاز CO_2، او يتحول الى حامض اللاكتيك lactic acidاو الى احد الحوامض العضوية الاخرى تبعا لنوع الكائن الحي (مثلا انواع مختلفة من البكتريا)

Pyruvate-----→acetaldehyde-----→ethanol

وان الانزيمات التي تسرع خطوات تفاعل التخمر هما انزيم carboxylaseوانزيم alcohol dehydrogenaseوان عملية التخمر تكون مماثلة لعملية الانشطار السكري وان المحصلة النهائية لجزيئات ATPلكل جزئ كلوكوز يتخمر تكون جزيئين من ATPوان التخمر ليس بعملية طبيعية في تنفس النباتات فهو يحدث فقط تحت ظروف خاصة وان نواتج التخمر مثل الايثانول وحامض اللاكتيك تحتوي ايضا على كمية كبيرة من الطاقة الاان النبات لا يستفيد من هذه الطاقة غير المتحررة وهذا يعد دليلا على ان التنفس اللاهوائي عملية غير فعالة نسبا وان عدد جزئيات ATPالمتكونة في عملية التخمر هي 2 وعند ضرب 2*10=20كيلو سعرة وهي قيمة الطاقة في التنفس اللا هوائي وان التخمر هو الوسيلة الوحيدة والرئيسية لانتاج الطاقة في الخمائر وبعض الاحياء المجهرية لذلك تسمى بالكائنات اللاهوائية .

التنفس المقاوم للسيانيد – المسلك البديل Cyanid-resistant respiration –the alternative pathway

يبدو ان التنفس المقاوم لفعل السيانيد شائع في انسجة النباتات الراقية وتبعا لذلك ان المايتوكوندريا في مثل هذه الانسجة تكون كذلك مقاومة لفعل السيانيد وترجع هذه المقاومة الى نقطة فرعية (مسلك فرعي)branching point في نظام النقل الكتروني تسبق في موقعها حوامل السايتوكرومات الحساسة جدا لفعل السيانيد .اما في الانسجة النباتية التي تفتقر الى هذه النقطة الفرعية او المسلك البديل ان السايند يوقف نشاط السايتوكرومات وبالتالي يثبط سريان الكترون ،ويتوقف نظام النقل الالكتروني بالكامل ونتيجة لذلك تثبط دورة كريبس ،وقد وجد الباحثين الي وجود ما يسمى انزيم الاوكسيديز البديل والمقاوم للسيانيد ،يحدث ا نتاج ATPفي الموقع الاول المرتبط بالمرافق NAD^+ويستمر التحويل الجزئي للطاقة مادامت تسري خلال المسلك البديل الى O_2 ويضمن هذا استمرار عمل دورة كريبس حتى لو كانت الطاقة منخفضة ،اما الاهمية الفسلجة للمسلك البديل فان له اهمية عند ذروة التنفس وتكون في اثناء نضج التمار ويؤدي هذا المسلك الى انتاج بيروكسيد الهيدروجين و superoxideوالذي يؤدي الى زيادة الاكسدة وتحطيم الاغشية وهي عملية ضرورية لنضج الثمار .

تحويلة (دورة)الهسكوز احادي الفوسفات Hexos Monophosphate Shunt(HMS) وتسمى دورة فرسفات الببنتوز Pentose phosphate cycle او تسمى مسلك الاكسدة المباشر direct oxidation :pathwayوهو مسلك اخر يوجد في كثير من الكائنات تحدث في السايتوبلازم ويحتاج الى توفر الاوكسجين .

وفي هذا المسلك يحصل اختزال NADPالذي يشارك في تكوين حامض 6-Phosphogluconic acidوسكر ribulose-5-p،وان اكسدة جزئ واحد من الكلكوز اكسدة تامة الى H_2O co_2 عن طريق هذا المسلك الدائري (تحدث ست دورات لهذا المسلك حتى يتاكسد الكلوكوز)يتكون جزئ من NADPHبوجود انزيم Transhydrogenaseوان الهيدروجين الخاص بالمرافق NADPHينتقل الى NADفيكون NADPHوان تكوين جزئ من NADPH عن طريق هذه الدورة يؤدي في النهاية الى بناء 36 جزيئة من ATP.

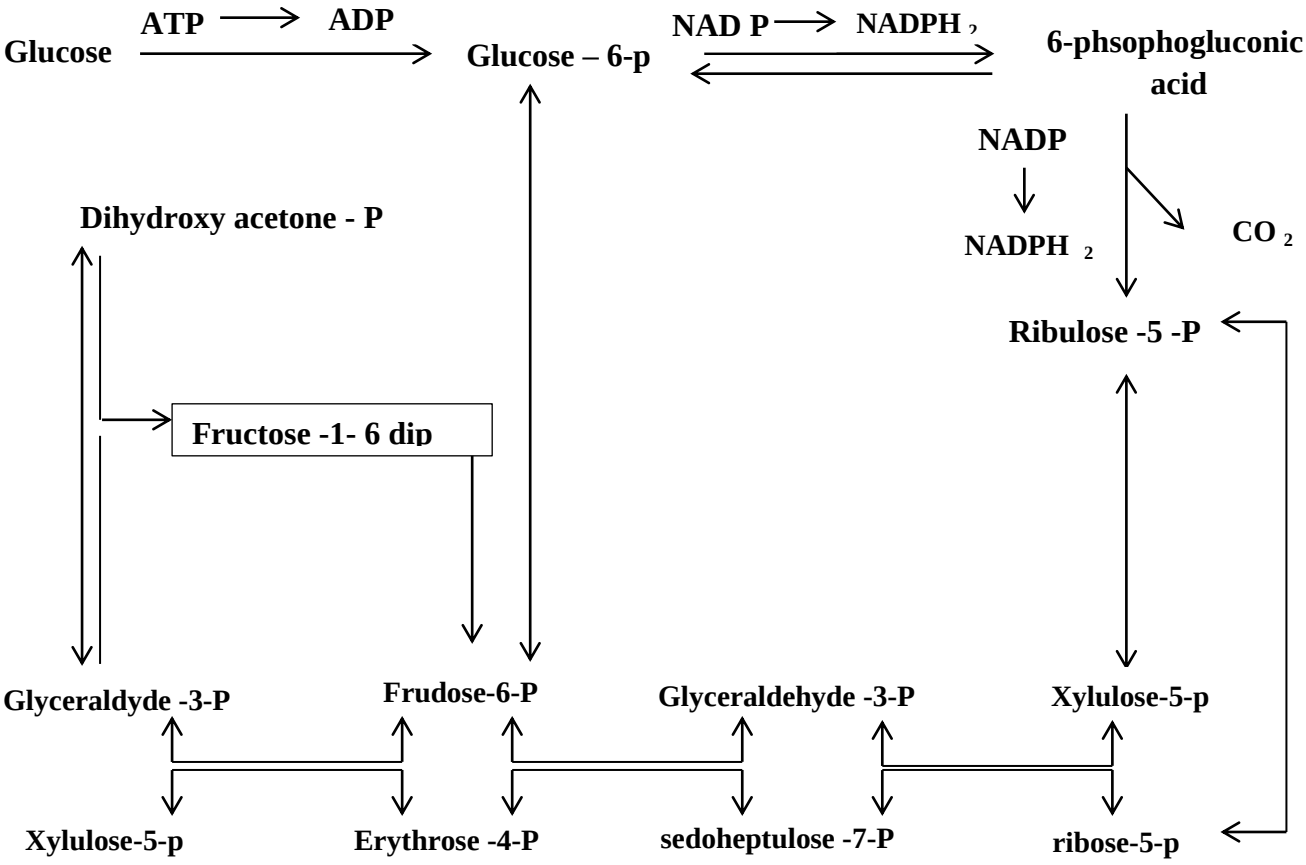
تتض

من هذه الدورة تفاعلين هما :

1- المرحلة التاكسدية الاولى:تبداء من اكسدة Glucose -6-phosphate وينتهي بتكوين Ribulose -5-phosphate يرافقه تكون $NADPH_2$وco_2.
2- وهي اعادة ترتيب الذرات فقط وتنتهي بتكوين glucose -6-phosphate وبصوره عامة يتم تكوين (12)جزيئة من $NADPH_2$ وستة جزيئات من CO_2لكل 6 جزيئات من Glucose -6- phosphate

اهمية هذا المسلك :

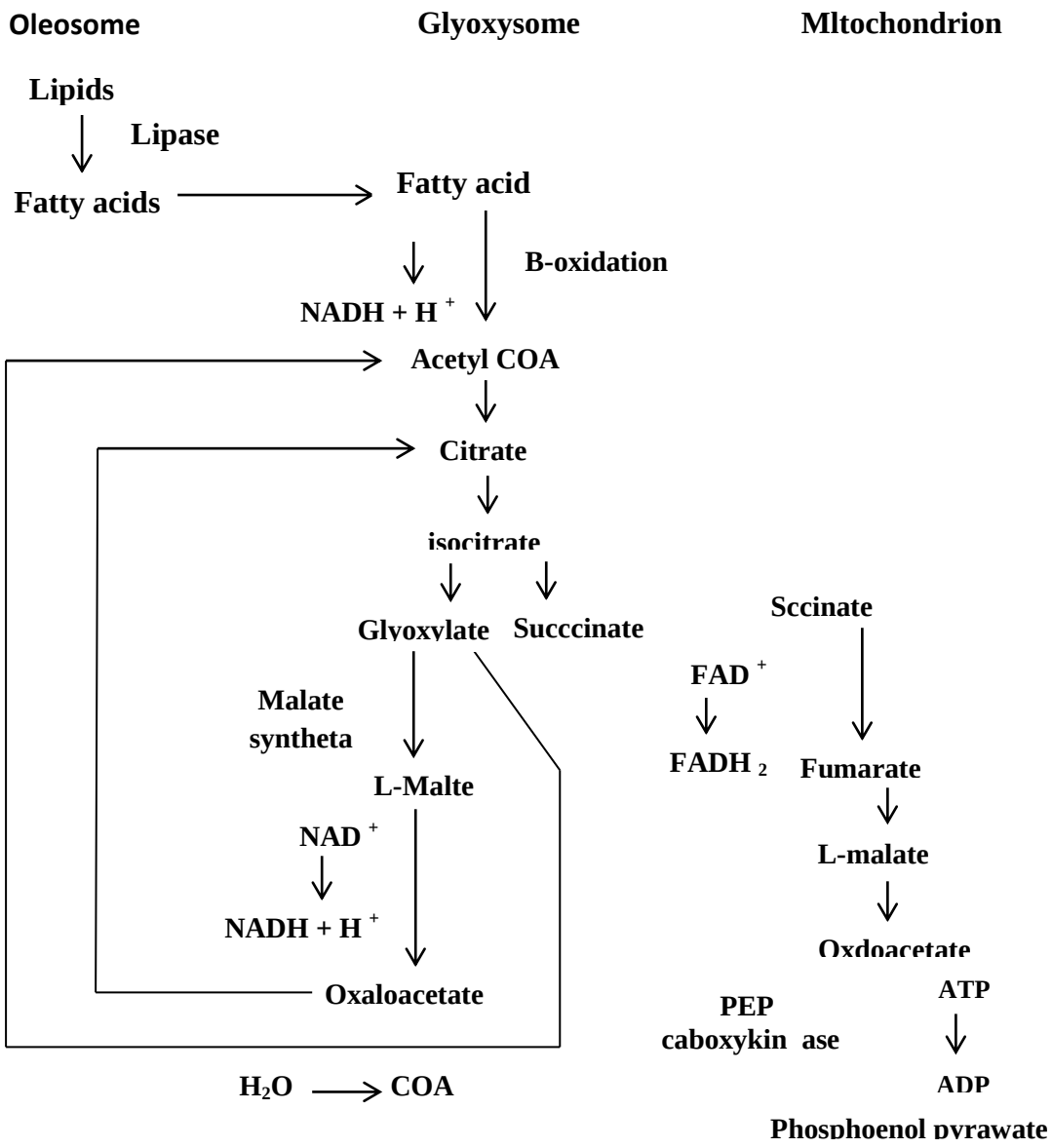
1- انتاج الطاقة ATP
2- انتاج المرافق المختزل $NADP^+$ وهو من القوى الاختزالية الضرورية لتفاعلات البناء .
3- يعد المسلك الرئيس لانتاج سكر الرايبوز riboseوسكر الرايبوز المنقوص الاوكسجين deoxyriboseالضروريان للبناء الحياتي للنيوكليوتيدات والاحماض النووية.
4- انتاج 36ATP
5- تكوين احماض امينة العطرية مثل Tryptophanالذي يعد الاصل لتكوين اندول حامض الخليك IAA.



دورة الكلايوكسليت Glyoxylate Cycle

ان البذور الغنية بالدهون المخزونة تحول هذه الدهون الى الكاربوهيدرات في اثناء الانبات ،اكتشفت في بكتريا *pseudomonas* وبعد ذلك اكتشفت تفاعلات وانزيمات β-oxidation للاحماض الدهنية وتحويل مجاميع الخلات في المرافق الانزيمي acetylcoA الى الكلايوكسليت والماليت وتحدث هذه العملية في اجسام دقيقة هي الكلايوكسيسومات Glyoxysomes وانها تحتوي على جميع الانزيمات اللازمة لاكسدة بيتا للاحماض الدهنية حتى acetyl coAوتحويل مجاميع الخلات الى حامض الماليت وحامض السكسينيت،ولا توجد هذه الدورة في البذور الخازنة للنشا ،وتتوقف هذه الدورة في البذور النابتة عندما يتم استهلاك احتياطي الدهون .

اهمية هذه الدورة :لانبات ونمو بادرات البذور الزيتية لانها تمدها في هذه المراحل بالكربوهيدرات المتمثلة من الليبيدات.



قياس التنفس :معامل التنفس

Measurement of Respiration :Respiratory Quotent

تتضمن اغلب الطرق المستخدمة لقياس معدل التنفس تقديرات كمية لغاز co_2 المنبعث او الاوكسجين المستهلك .ان احدى الطرائق البسيطة تتضمن امرار co_2 في محلول هيدروكسيد الباريوم Ba(OH)ووزن كربونات الباريوم المتكون ($Baco_3$) وعند قياس التنفس يجب قياس كلا من O_2 المستهلك وco_2المنبعث وتسمى النسبة بين co_2المنبعث وo_2المستهلك بمعامل التنفس Respiratory quotient(RQ)

فعند استعمال الكربوهيدرات في عملية التنفس فان معامل التنفس يساوي واحد ،اما حوامض دورة كربس فان معامل تنفسها يكون اكبر من واحد بينما المواد المختزلة نسبيا مثل الدهون تعطي معامل تنفس اقل من الواحد .

$$\mathbf{R.Q} = \frac{CO\,2}{O2}$$

وقد درس معامل التفس في كثير من الخلايا والانسجة النباتية فمثلا في البذور الغنية بالكربوهيدرات كحبوب الحنطة والشعير يلاحظ ان

RQ=6⁄6=1

اما البذور الغنية بالدهون كبذور السمسم والكتان فان **RQ=18 / 25.5=0.71**

اما في الانسجة الخازنة للبروتينات كالباقلاء والفاصوليا فان**RQ=5/ 6=0.83**

وفي الانسجة الخازنة للاحماض الموكسدة مثل حوامض دورة كربس تكون**RQ=6 /4=1.3**

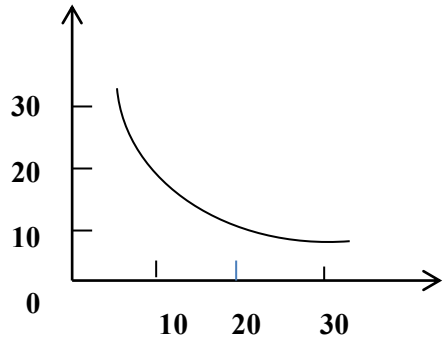
العوامل المؤثرة في معدل التنفس

Factors Affecting rate of respiration

درجة الحرارةTemperatur :كما هو الحال في كل التفاعلات الكيميائية فان التفاعلات الكيميائية للتنفس تكون حساسة للتغيرات في درجة الحرارة ولان تفاعلات التنفس تكون خاضعة لسيطرة الانزيمات ،لذافان المدى الحراري الذي تحدث فيه يكون منخفظا جدا وبرفع درجة الحرارة فان معدل التنفس يزداد حتى تصل درجة الحرارة الى المستوى المحطم للنشاط الانزيمي و اقصى معدل للتنفس يمكن الحصول عليه يكون في مجال حراري يقع بين 35-45م˚

الاوكسجين Oxygen:يعد الاوكسجين ضروريا لحدوث تفاعلات دورة كربس فضلا عن كونه المستقبل النهائي للالكترونات في نظام النقل الالكتروني (ETS)ان معدل التنفس يكون حساسا للتغيرات في تركيز O_2 عند التراكيز المنخفضة للاوكسجين فان كلا من التنفس الهوائي واللاهوائي يتوقع حدوثهما في النبات .

تاثير CO_2:ان زيادة تركيز CO_2 يثبط عملية التنفس ،وان هذا التاثير المثبط هو تاثير غير مباشر حيث ان زيادة CO_2 تسبب غلق الثغور وبذلك يتوقف التبادل الغازي وهذا يؤدي الى رفع التركيز الداخلي لco_2 ويحد بذلك من التنفس ،كما يوضح الشكل التالي تثبيط معدل التنفس بذور الخردل الابيض التي هي في طور الانبات كنتيجة لزيادة تركيز co_2.



الاملاح غير العضوية Inorganic Salts:

ان معدل التنفس يزداد اذا نقل النبات او النسيج من الماء الى المحلول الملحي وان كمية الزيادة في معدل التنفس يسمى بالتنفس الملحي Salt respiration.

التحفيز (الحث)الالي **Mechanical stimulation** : ان معدل تنفس الاوراق يزداد بلمس الاوراق باليد اوضربها او ثنيها ففي اوراق الكرز ربما تبلغ الزيادة في معدل التنفس بسبب اللمس باليد حوالي 18.3% وفي حالة تكرار المعاملة لمدة فان الزيادة في معدل التنفس تقل (بصفة عامةا ي تقل الاستجابة)

القطع (الجرح)wounding: ان جرح الاعضاء النباتية يحفز التنفس وان الجروح تسبب حدوث نشاط مرستيمي في منطقة القطع وتكون النتيجة هي تكوين كالس الجروح.