الفيزيولوجيا النباتية/1/
(الاستقلاب التنفسي)
الجزء النظري

السنة: الرابعة

القسم: علم الحياة النباتية- العلوم الحيوية الكيميائية

منشورات جامعة دمشق
كلية العلوم

الفيزيولوجيا النباتية/1/

الاستقلاب التنفسي

"الجزء النظري"

الدكتور
عبد الجبار الضحاك
أستاذ في قسم علم الحياة النباتية

جامعة دمشق
1431-1432هـ
2010-2011م

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

المحتوى

الموضوع	الصفحة
المقدمة	11
ملاحظات خاصة بالتسميات وطرق الكتابة	11
الفصل الأول: المدخل Introduction	13
الفصل الثاني: الاستقلاب الهدمي Catabolisme	17
2-1 تعريف الاستقلاب الهدمي	17
2-2 الدور المزدوج للاستقلاب الهدمي	18
2-3 تسلسل (متواليات) عمليات الاستقلاب الهدمي	20
الفصل الثالث: التخمر الكحولي La Fermentation Alcoolique	21
3-1 سمات التخمر الكحولي Caractéres de la F.A.	21
3-2 آلية التخمر الكحولي Mecanisme de la F.A.	25
3-2-1 طرق الدراسة	25
3-2-2 مراحل الاستقلاب الهدمي الأولى	26
أ- المراحل السابقة للغليكوليز	27
1- دور الخمائر والانزيمات التي تقوم بذلك	28
ب- مرحلة الغليكوليز Glycolyse	35
ج- نهاية التخمر	39
3-2-3 الحصيلة النهائية للتخمر Bilan	42
3-3 حالة نقص الأكسجين Hypoxie أو إنعدامه Anoxie	43
3-4 البراهين على حقيقة تسلسل EMP في التحليل الغليكوزي	46
- في الخلاصات In Extracts	46

- في الجسم الحي In vivo	49
الفصل الرابع: التنفس La Respiration	55
4-1 سمات التنفس Caractéres	55
4-2 العلاقة بين المعادل التنفسي وطبيعة المداد المستهلك	58
4-3 قيم المبادلات الغازية في حالة التنفس وتغيراتها	60
4-4 تأثير العوامل الخارجية في شدة التنفس	63
4-4-1 أثر نسبة الأكسجين في التنفس	63
4-4-2 تأثير نسبة CO2 في التنفس	64
4-4-3 تأثير الحرارة في التنفس	65
4-4-4 تأثير الضوء في التنفس	66
4-4-5 تأثير بعض مكونات الخلية النباتية في التنفس	66
4-5 آليات الإهتدام التنفسي Mecanismes du catabolisme respiratoire	68
أ- ممر HMP وحلقة السكاكر الخماسية المفسفرة	72
- الأنزيمات الضرورية لتفاعلات ممر البنتوز فوسفات	76
- ممر البنتوزفوسفات في الجسم الحي In vivo	80
- أهمية ممر البنتوزفوسفات في التحطيم التنفسي للغليكوز	82
ب- حلقة الحموض ثلاثية الكربوكسيل T.C.A (حلقة كريبس)	84
- تسلسل تفاعلات حلقة كريبس	84
- محصلة حلقة كريبس	89
- بعض البدائل لاستمرار دوران حلقة كريبس	90
- أدلة أكسدة البيروفات عن طريق حلقة كريبس	92
- تجارب المثبطات	95
الفصل الخامس: النقل الإلكتروني وجمل الأكسيداز	101
[illegible] Oxydation Terminale	101

103	5-2 جمل الأكسيداز الفينولية Phenol oxydases
106	5-3 أكسيداز حمض الإسكوربي Ascorbic Acid oxydase
107	5-4 أنزيمات الأكسدة التي تتدخل فيها الغلوتاتيون G – SH
108	5-5 أكسيداز حمض الغليكولي Glycolic oxydase
110	5-6 البيروكسيداز والكاتالاز peroxydase et catalase
112	5-7 جهاز السيتوكروم أكسيداز Cytochrome oxydase system
114	5-8 الأكسدة النهائية Oxidation terminale
115	- ممر السيتوكرومات voie des cytochromes
120	- الممر المقاوم للسيانور voie resistante au cyanure
122	5-9 ممرات أكسدة أخرى Autre voie d` oxidation
123	5-10 الفسفرة التأكسدية phosphorylation oxidative
123	- تركيب الـ ATP
125	- اقتران الأكسدة والإرجاع بالفسفرة
132	- مردود الفسفرة التأكسدية Rendement de la phosphorylation oxidative
135	5-11 بعض خصوصيات عمل الأكسدة النهائية
137	5-12 الاستقلاب الهدمي للشحوم والبروتيدات
142	5-13 عمليات استقلاب المنتجات التحتية Metabolisme des sous – produits
142	أ- التركيب الحيوي للحموض الأمينية
142	- الأمينة المرجعة Amination reductrice
144	- ممر الغلوتامين
146	- عملية نقل جذر أميني Transamination
148	ب- التركيب الحيوي للشحوم Biosynthese des lipides
153	الفصل السادس: قدرية التنفس Energetique de la respiration

6-1 بعض المؤشرات حول قدورية التنفس	153
6-2 أكسدة الـ NADH والـ FADH2	155
الفصل السابع: علاقة التنفس بنقل المواد المنحلة	163
7-1 علاقة التنفس بامتصاص المواد المنحلة	163
- النقل الفعال	164
- النقل الفعال الثانوي	167
7-2 الإقتران الكيمياحلولي	170
- تفاعلات الأكسدة والإرجاع ومضخات البروتونات	170
7-3 علاقة امتصاص الأملاح بالتنفس	173
الفصل الثامن: التنظيم الداخلي لمعدلات التنفس	181
8-1 العلاقة بين التنظيم الداخلي لمعدلات التنفس وتحولات الـ ATP و الـ NADH	181
8-2 دور العوامل المفككة للإقتران Decouplage في ضبط معدلات التنفس	188
الفصل التاسع: الاستقلاب المشارك Metabolisme associes	191
9-1 الشيكيمات والمركبات الأروماتية	193
- ممر الشيكيمات voie du shikimate	193
- الفينيل بروبانوئيدات والفلافونوئيدات phenylpropanoides et flavonoides	196
أ- الفينيل بروبانوئيدات	196
ب- أشباه الفلافون أو الفلافونوئيدات	198
9-2 حمض أميني ليفولينيك والبورفيرينات	203
- التركيب الحيوي للنواة البيرولية	203
9-3 المركبات الايزوبرينيه المتعددة	204

أ- الايزوبنتيل ثنائي الفوسفات ومشتقاته	204
ب- الراتنجات والسيترولات والكاروتينوئيدات	208
- الراتنجات Terpenes	208
- اللبن النباتي latex	208
- الصموغ Résines	209
- السيسكيتربينات sesquiterpenes	210
- الستيرولات sterols	211
- أشباه الجزرين (كاروتينوئيد)	212
ج- مركبات أخرى	214
- السكاكر غير المتجانسة Hétérosides	215
- السكاكر غير المتجانسة الأكسجينية O- Hétérosides	215
- السكاكر غير المتجانسة الكبريتية S- Hétérosides	220
4-9 القلويدات les alcaloides	223
المراجع	227
قائمة المصطلحات	229

Damascus University

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

المقدمـــــــة

سبق لأستاذنا الدكتور بشارة حزي رحمه الله أن قام بترجمة كتاب مـشهور لأستاذ الفيزيولوجيا النباتية في جامعة بيرديو هاري بيفرز يحمل عنوان " بيوكيميـاء التنفس النباتي "والذي كان معداً لتلبية حاجة الطلاب الجامعيين من فئتي مرتبة الشرف والمتخرجين، كما جاء في مقدمة المؤلف لعـام 1960 ولهـذا لـم يعـالج الكتـاب موضوعات الاستقلاب التنفسي من وجوهها كافة، بل قدم عوضاً عن ذلـك عرضـاً للحوادث البيوكيميائية التي تجري في النباتات الراقية والتي يرى المؤلف أنهـا تهـم الباحثين في مجال التنفس النباتي. وقد بقي ذلك الكتاب مرجعاً للباحثين والقائمين على تدريس الاستقلاب التنفسي في النباتات.

وعلى الرغم من نفاد الكتاب الأصلي وإعادة طباعته لمرات عديدة تجـاوزت الـست طبعات. فقد كان ذلك الكتاب أحد المصادر الرئيسية التي اعتمدها الأسـتاذ الـدكتور بشارة حزي طيلة فترة تدريسه لموضوعات الاستقلاب التنفسي وقد أكـد ذلـك فـي المقدمة التي وضعها لتلك الترجمة في كانون الثاني 1980.

ولما كنت من طلاب الأستاذ بشارة حزي قبل سفري إلى فرنسا للتخصص وزميلاً له بعد عودتي من الإيفاد وأعرف حق المعرفة أنه قد قام بترجمة هـذا الكتـاب ليكـون مرجعاً باللغة العربية لأساتذة وطلاب العلوم الحيوية على حد سواء، لينهلوا منـه مـا يحتاجونه لفهم آليات وتسلسلات عملية التنفس التي تتحقق في النباتات الراقية ولم يقـم بعمل ذلك كي يكون كتاب بيفرز بديلاً عن محاضراته التي كان يتناول مـن خلالهـا عملية الاستقلاب التنفسي. ولهذا فقد عمدت في هذا الكتاب إلى اعتماد كتاب متخصص آخر في الفيزيولوجيا النباتية للأستاذ رينيه هللر بروفسور شرف لمادة الفيزيولوجيـا النباتية في جامعة باريس السابعة (بعد أن عمل في جامعة الصوريون حتـى إحالتـه على التقاعد)، وكل من روبرت اسنولت R .Asnault بروفسور شـرف لمـادة الفيزيولوجيا النباتية في جامعة باريس السابعة وكلود لانس C . Lance بروفـسور

DUNOD للنشر عام 1998 بطبعته السادسة والمنقحة. الأمر الذي شجعني لاعتماده في إختيار الموضوعات التي تهم طلاب السنة الرابعة في كلية العلوم شعبة العلوم الحيوية الكيميائية ليكون الكتاب الذي يغطي مفردات منهاج المقرر المعتمدة من المجالس المختصة مع الاستفادة – حين الضرورة – من كتاب هاري بيفرز وبخاصة فيما يتعلق بالمعطيات التي مازالت صحيحة من الناحية العلمية على الرغم من مرور تلك السنوات على ظهور الكتاب لأول مرة.

أرجو أن أكون قد وفقت في معالجة مفردات مقرر الفيزيولوجيا النباتية (1)(الاستقلاب التنفسي) لطلاب السنة الرابعة علوم الشعبة الحيوية الكيميائية بالشكل الذي يؤهلهم للعمل مستقبلاً في مجالات البحث العلمي أو التدريس أو غيرها من مجالات العلوم البيوكيميائية التطبيقية ذات العلاقة بالتنفس الأكسجيني واللاأكسجيني (التخمر) بأنواعه المختلفة والله الموفق.

المؤلف

الأستاذ الدكتور

عبد الجبار الضحاك

الفصـــــل الأول

المـــدخـــــل

في النباتات، كما هي الحال في المتعضيات الأخرى، ينطوي التنفس على هدم تأكسدي لمواد عضوية معينة توجد عادة في الخلايا.

عندما تكون الخلايا على صلة بالهواء (توفر الأوكسجين) فإن عملية التـنفس تتمثل عندئذ بامتصاص الأوكسجين (**O2**) وإطلاق غاز ثاني أكسيد الكربون(**CO2**). وعلى هذا الأساس يصبح من السهل وضع تعريف لعملية التنفس مادامـت دراسـته تقتصر على متابعة المبادلات الغازية ولا تتعرض للحوادث الداخلية.

بينت التجارب أن السكاروز أو مركباته من السكاكر السداسية (هكـسوزات)، أي السكاكر الحرة في النباتات،تشكل في معظم الخلايا النباتية الأمـددة (**substrats**) المعتادة للتنفس.

إن عملية هدم السكر وتحويله إلى (**CO2**) ومـاء (**H2O**) تمثـل البدايـة والنهاية للعملية التنفسية وسيتم خلال الدروس القادمة شرح الآليات التي تحول السكر إلى (**CO2**) وماء في النباتات إضافة إلى العلاقات التي تربط بـين هـذه الظـاهرة والعمليات الفيزيولوجية الأخرى التي تتحقق في الخلايا النباتية وفقاً لما هو موضح في مفردات المنهاج لهذا المقرر.

إن قدراً متزايداً من المعلومـات قـد تـوافر حـول الحـوادث الديناميكيـة البيوكيميائية المتصلة بتنفس النباتات خلال النصف الثاني من القرن العشرين ومع ذلك فما زال هناك بعض الجوانب التي يكتنفها الإبهام نظراً لتشابكات العمليات الاستقلابية وتعدد نقاط التماس والتبادل لدرجة يمكن التساؤل معها عما إذا كان هنالك من مبـرر حقاً لإجتزاء جزء من مجموع الآلية الخلوية لإسناد دور تنفسي له، بعزله عن البقيـة الباقية من هذه الآلية.

إن تشعبات عملية الهدم التأكسدي للسكاكر السداسية (هكسوزات) تجعل من غير الممكن النظر إلى الممرات الهدمية على أنها تقود لا محالة إلى (CO2)وإنما يمكن للمتتاليات التخريبية أن تقود إلى طلائع مواد خلوية تسهم في عمليات النمو كما هو موضح في بعض فصول هذا الكتاب، ولهذا يصعب إعطاء تعريف دقيق للتنفس يرضي جميع العاملين في مجال فيزيولوجيا النبات. أما ما يتعلق بالتخمر أو ما يسمى أحياناً (بالتنفس اللاهوائي) حيث يؤدي هدم الأمددة إلى ظهور مركبات عضوية غنية بالطاقة كالكحول الايتيلي التي يتعذر على النسج استخدامها مباشرة. فيمكن لهذا النوع من التخريب أن يتحقق في شروط غير شروط الحياة اللاهوائية لإنتاج كمية من الطاقة يمكن الإنتفاع بها كما سنرى لاحقاً.

هنالك الكثير من المعطيات التجريبية حول معدلات التنفس، لأجزاء نباتية مختلفة وفي شروط مختلفة من حيث درجات الحرارة والرطوبة وطبيعة الأغذية العضوية وعمليات التجويع ومعالجات أخرى عديدة.

وقد تم اللجوء إلى استخدام التحليل الغازي بواسطة الأشعة تحت الحمراء (IR) لغاز (CO2) وأجهزة معايرة (O2) الذاتية التسجيل، وكذلك قياس الناقلية الكهربائية وتبدلاتها أو رقم الحموضة PH لمحلول قلوي، يمر فيه هواء غرفة تنفسية بهدف الحصول على معلومات دقيقة عن التنفس، إضافة إلى استخدام الطرائق الاستقطابية في معايرة الأوكسجين O2 حتى عندما يكون بتراكيز ضئيلة جداً إضافة إلى استخدام الطرق المانومترية التي أعطت نتائج واضحة ومقبولة من غالبية الباحثين وسيتم التعرف إليها في الفصول القادمة.

وأخيراً تجدر الإشارة إلى أن تطور استخدام النظائر المشعة (Isotopes Radioactives) وبخاصة تلك الموسومة بالكربون 14 (C^{14}) قد أوضحت بكل جلاء أن مواد منوعة ذات قرابة بالمركبات الانتقالية التنفسية يتحقق فعلاً استقلابها، وإنها لا تلعب دوراً منشطاً للتسلسل التنفسي وحسب دون أن تستهلك هي ذاتها في العملية، حيث أظهر توماس Thomas 1957 أن استخدام الغليسيرول والبيروفات والحموض ثلاثية الكاربوكسيل التي تدخل في حلقة T.C.A (حلقة

كريبس) في الإستقلاب التنفسي وكذلك الحال بالنسبة للغليكونات وبعض البنتوزات. أما التحليل التأكسدي لبعض المركبات كالخلات والغلوتامات والآلانين فهو يتم بسهولة لتتحول إلى مواد انتقالية تنفسية . وذلك يعني أن مسالك عمليات الهدم التأكسدي للمركبات الادخارية (بروتينات وليبيدات) قد تكون بالذات تلك التي تستخدم – جزئياً – في أثناء هدم السكاكر بعملية التنفس.

في الدراسات الأولى على الأمددة التنفسية أعطيت أهمية كبيرة للمعادل التنفسية R.Q (Respiratory Quotient)، ذلك أن طبيعة المداد هي التي تحدد عادة قيمة هذا المعادل وقد أظهرت العديد من التجارب أن قيمة هذا المعادل قريبة جداً من الواحد.. كما سنرى.. مما يدل على مساهمة السكاكر كمداد تنفسي في النسج النباتية، غير أن الدراسات الحديثة قد بينت أن المعادل التنفسي R.Q يمكن ألا يساوي الواحد في قيمته على الرغم من استخدام السكاكر كمداد تنفسي وذلك نظراً لتشابكات الحوادث الخلوية والتي نذكر منها على سبيل المثال:

1 – الأكسدة غير الكاملة للسكر بسبب خروج بعض المركبات الانتقالية التنفسية عن طريقها ودخولها في عمليات التركيب مع مستويات أكسدة مغايرة لما هي عليه في المداد الأصلي.

2 – عمليات الإرجاع: كإرجاع الكبريتات والنترات وعمليات التركيب الإرجاعية (حيث يحل NO3 محل O2 كقابل الكتروني مما يقلل من امتصاص O2 دون أن يؤثر ذلك على كمية CO2 المنطلقة).

3 – عمليات الأكسدة وانتزاع الكربوكسيل Decarboxylation غير المتصلة بالتنفس نفسه.

4 – احتباس CO2 التنفسي في الموائع النسيجية.

5 – تفاعلات الكربوكسلة Carboxylation اللا ضوئية المؤدية إلى ارتكام الحموض العضوية كما في العديد من النباتات العصارية . وقد بينت التجارب التي تم فيها وسم CO2 بالـ (C^{14}) على أن تفاعلات الكربوكسلة واسعة الانتشار في النباتات

العصارية (الشحمية) كما تتحقق في بعض النسج النباتية الأخرى غير العصارية (كما في حالة البادرات المنتشه الغنية بالشحوم والجذور في بعض المحاليل الملحيـــة كمـــا سنرى لاحقاً).

6 – استمرار التخمر في بعض النسج، كما في الثمار بعد النضج، يتسبب بدوره فـــي ارتفاع قيمة المعادل التنفسي **R.Q**

وأخيراً لا بد من الإشارة إلى أن التقدم في عمليات عزل وتصنيف ودراســـة الأنزيمات قد سهل عمليات الكشف عن الأنزيمات التنفـسية وأمـــاكن وجودهـــا فـــي العضيات الخلوية المختلفة والتعرف إلى آلية عملها كما أن استخدام طـــرق التـــسجيل الصباغي Chromatographie الذي جعل فصل المركبـــات الانتقاليـــة والعوامـــل المساعدة Cofactors ورصدها وقياسها أموراً ممكنة وبخاصة بمزاوجتها بعملية استخدام النظائر المشعة وفي مقدمتها الكربون 14 (C^{14}) والتـــي ســـمحت بـــإجراء تفاعلات في الزجاج (In vitro) وفي الحي (In vivo) على حد سواء.

الفصل الثاني

الاستقلاب الهدمي (Catabolisme)

إن الوظائف التي سيتم بحثها في هذا الجزء من الفيزيولوجيا النباتية (1) لا تعتبر وقفاً على النباتات ولهذا فإننا لن ندخل في تفاصيل الإستقلاب الهدمي بكل دقائقه وسنكتفي ببعض المفاهيم الأساسية حيث سنركز الاهتمام على عملية التخمر الكحولي (Fermentation Alcoolique) التي تعد العملية الأكثر تمثيلاً للمملكة النباتية ، وعلى عملية التنفس(Respiration) وسنختتم هذه الدراسة بإعطاء لمحة عن عمليات التركيب الحيوي (Biosynthéses) الرئيسية والمرتبطة بعمليات الإستقلاب الهدمي وفق منهاج المقرر المعتمد.

تعريف الاستقلاب الهدمي:

على الرغم من صعوبة إعطاء تعريف دقيق ومقبول للاستقلاب الهدمي، كما سبق وأشرنا في المدخل فإن الفيزيولوجيين النباتيين قد اتفقوا على بعض الخطوط العريضة لتعريف الاستقلاب الهدمي والمتمثلة بمجموعة التفاعلات التي تؤدي إلى تحطم Degradation أو هدم لجزيئات عضوية يترافق مع تناقص الأنتالبية الحرة enthalpie libre للنظم الكيميائية الخلوية Systemes Chimiqu , Cellulaires

وتتحقق هذه التفاعلات على حساب مواد معقدة تسمى المستقلبات Metabolites توجد في الغذاء أو يتم تركيبها عن طريق عمليات الاستقلاب البنائي أو(الابتناء)

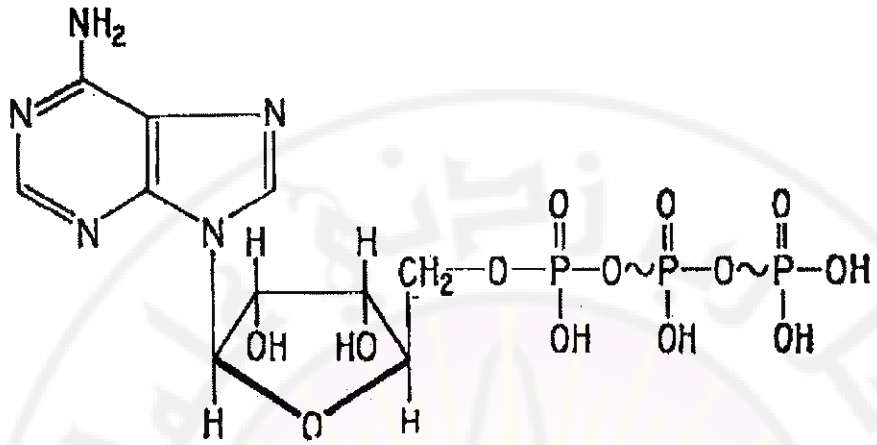
Anabolisme والتي تعاكس تفاعلات الإستقلاب الهدمي وتؤدي لدى النباتـــات دوراً مضاعفاً.

الدور المزدوج للإستقلاب الهدمي :

1- يقدم الاستقلاب الهدمي المواد الضرورية لعمليات التركيب وخير مثال على ذلك هدم السكاكر الذي يقود إلى تشكيل الحموض السيتونية والتي تتحول عن طريق الارتباط بجذور آمينية (عملية أمينة Amination)، إلى حموض آمينية لـــديها المقدرة على التكاثف فيما بينها لإعطاء الببتيدات المتعـــددة (PolyPeptides) والبروتينات (Proteines).

2- يحرر الاستقلاب الهدمي الطاقة الكامنة فـــي المـــستقلبات Metabolites (أي المركبات التي تدخل في العمليات الاستقلابية) وتحول هذه الطاقة إلى تفاعلات ماصة أو خافية للطاقة Endergoniques (وهي عكس التفـــاعلات الناشـــرة للطاقة Exergoniques) ويمكن أن يتحقـــق نـــوع مـــن الارتبـــاط (تـــزاوج) Couplage مع تفاعل من طبيعة ابتنائية Anabolique . غير أن هذا التزاوج سيحقق نقل الطاقة إلى مركب قادر على تحريرها (أي الطاقة) في وقت لاحـــق حين الطلب. والحالة الأكثر شيوعاً لمثل هذا الاستقلاب الهدمي الطـــاقي إنمـــا يتمثل بتشكيل مركبات تحوي روابط ذات طاقة عالية كما هي الحـــال بالنـــسبة للأدينوزين ثلاثي الفوسفات ATP .

$$ATP = Adénosine—Ⓟ \sim Ⓟ \sim Ⓟ$$



إن خلق هذا النوع من الروابط – مع الأخذ بنظر الاعتبار عملية فقدان جزء من الطاقة يتطلب تفاعلات استقلاب هدمي ناشرة للطاقة بشكل قوي C. Exergonique وكما هو معروف فإن الإستقلاب الهدمي الطاقي C. Energetique يستدعي عمليات أكسدة وإرجاع Oxydoreduction أي نقل للإلكترونات Transferts d'electrons باتجاه كمون أكسدة وإرجاع Potentiels d' oxydoreductions متزايد. إن الأمددة Substrats الأكثر استخداماً هي السكاكر (Les Glucides) والتي تزود الخلايا الحية بمستقلبات Metabolites وسطية Intermediaires عاطية للإلكترونات، والتي تستطيع أن تتابع طريقها عبر مسالك استقلابية متباينة من حيث التعقيد لتتحول إما إلى مركبات عضوية كما هي الحال في عمليات التخمر الكحولي Fermentation Alcoolique وإما إلى الأكسجين كمتقبل نهائي كما في عمليات التنفس Respiration. وعندما يكون هناك خلل في المدخرات السكرية يمكن للنباتات أن تستخدم المواد الدسمة أو الليبيدات Lipides إلا أن ذلك نادراً ما يحدث في النباتات

الفقيرة بالشحوم، وفيما عدا البذور الزيتية فإن الليبيدات تتحول في أغلب الأحيان إلى سكاكر بعمليات مولدة للسكاكر من جديد (Gluconéogenése).

تسلسل(أو متواليات)عمليات الاستقلاب الهدمي:

Les Séquences Catabolique

ويقصد بذلك التعرف إلى منبع المركبات الوسطية والطاقة في أثناء عمليات الاستقلاب الهدمي، وقد تبين أنهما (أي المركبات الوسطية والطاقة) ينتميان إلى نموذجين وذلك بحسب كون الخلايا تحيا حياة هوائية Aerobiose أو أنها تحيا حياة لا هوائية Anaerobiose .

- ففي حالة الحياة الهوائية فإن عمليات الهدم أوDegradation تكون كاملة مع خروج كامل الكربون على هيئة غاز ثاني أكسيد الكربون CO_2 أما الإلكترونات المنطلقة خلال عمليات الأكسدة والإرجاع المتتالية فإنها تنتقل إلى الأوكسجين O_2 مشكلة الماء أي أن الخلية قد قامت بعملية تنفس Respiration
- أما في حالة الحياة اللاهوائية Anaerobiose فإن عمليات الهدم تكون غير تامة (جزئية) وتنتقل الإلكترونات إلى متقبلات Accepteurs من طبيعة عضوية Organiques وتدعى العملية في هذه الحالة تخمر Fermentation وهناك عدة أنماط من التخمرات تختلف فيما بينها من حيث طبيعة المواد التي تنطلق منها والمركبات المتشكلة. وسنكتفي في دروسنا الحالية بالتعرف على التخمر الكحولي نظراً لكونه الأوسع انتشاراً في المملكة النباتية أما بقية التخمرات فيمكن معالجتها ضمن موضوعات فيزيولوجيا الكائنات الدقيقة.

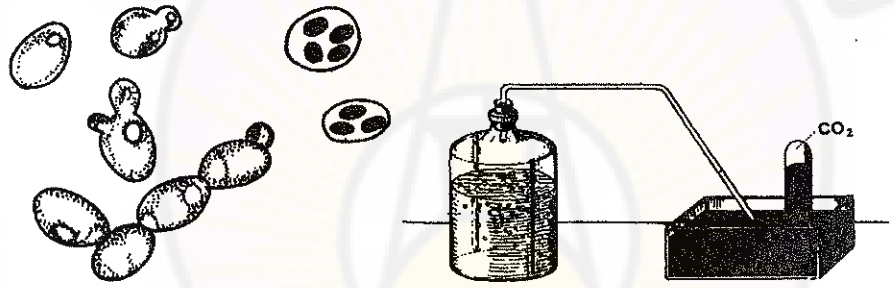
الفـصـــل الثـــالـــث

التخمر الكحولي

La FERMENTATION ALCOOLIQUE

سمات التخمر الكحولي: Les Caracteres de la F.A

لقد كان للعالم الفرنسي باستور Pasteur 1857 أول من تعرف على خميـرة الجعة Saccaromyces Cerevisiae شكل (1:3)



Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiae*) et fermentation alcoolique.
À gauche, cellules en bourgeonnement; *en haut*, asques avec ascopores.

الشكل (1:3) خميرة الجعة (البيرة): إلى اليسار خلايا في مرحلة التبرعم وزقاق مع أبواغ زقية وإلى اليمين عملية التخمر الكحولي

وهي عبارة عن فطر زقي Ascomycete تـزرع علـى سـطح محلـول غليكوزي مهوى بشكل جيد تتكاثر خلايا الخميرة بغزارة نتيجة امتصاصها للأوكسجين O_2 وطرحها لغاز ثاني أكسيد الكربون CO_2 تتناسب هذه المبادلات مع كمية الغليكوز المؤكسدة وهذا يعني أن الخلية تتنفس بوجود الهواء.

أما في حال زراعة الخميرة في وعاء مغلق شكل (1:3) فإن الخميرة وبعد أن تستهلك كمية الأوكسجين المحددة والمتوافرة في الوسط فإنها تبدأ بعملية غليان Ferment (من اللاتيني Fervere) وتطرح فقاعات وتدعى هذه العملية بالتخمر Fermentation والتي تترجم بطرح CO_2 الذي يترافق مع ظهور الكحول الإيتيلي (Ethanol) والذي يمكن التعرف عليه بسهولة من رائحته الخاصة. يطلق على المعادلة الإجمالية للتخمر الكحولي معادلة غي لوساك Gay Lussac (1815) وهي التالية:

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2 + \triangle G^{o\prime}$$

كيلو جول $\triangle G^{o\prime} = -235$ أو (56) كيلو كالوري

أما معادلة التنفس الإجمالية فهي التالية:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \triangle G^{o\prime}$$

كيلو جول $\triangle G^{o\prime} = -2870$ أو (686) كيلو كالوري

وقد لاحظ باستور أن الخميرة تتضاعف سواء خلال عمليات التخمر أو في حالة التنفس غير أن نسبة التضاعف بالنسبة لكمية محددة من سكر الغلكوز المستهلك يبين أن النمو يكون أقل بكثير في حالة التخمر حيث أن الخميرة تصنع 250 mg من المادة النباتية الغضة لكل غرام مستهلك من الغلكوز بوجود O_2 (الهواء) في حين لا تصنع سوى 10 mg في غياب O_2 أي أن النمو أقل بـ 25 مرة في حالة التخمر عنه في حالة التنفس، وإن هذه النسبة 1/25 هي أقل بكثير من نسبة $\triangle G^{o\prime}$ في الحالتين والتي تساوي تقريباً(1/12) الأمر الذي يعني أن المردود في حالة التخمر أقل بكثير مما هو عليه في حالة التنفس.

- في العام 1897 قام الأخوة بوخنر Buchner بعزل جزء من طبيعة بروتينية من الخميرة أطلقوا عليها اسم زيماس Zymase والتي تبين فيما بعد أنها عبارة عن مجموعة أنزيمات Enzymes: كيناز Kinases وديهيدروجيناز Deshydrogenases وإيزو ميراز Isomerases وكاربوكسيلاز Carboxylases ....الخ وشوارد معدنية مثل ($H_2PO_4^-$ و Mg^{+2}) ويمكن لهذه الخلاصة (زيماس) أن تحقق تجريبياً عملية التخمر دون وجود خميرة الجعة، غير أن المردود في هذه الحالة زهيد جداً ولا يتجاوز الـ (1%) من المردود الذي تم الحصول عليه بوجود الخميرة الحية، مما يؤكد أن لا غنى أبداً عن البنية الخلوية لتنظيم وإنجاز التفاعلات البيوكيميائية الخاصة بالتخمر.
- إن السكاكر القابلة للتخمر هي الهكسوزات Hexoses – كما أشرنا سابقاً– وبخاصة سكري الغليكوز Glucose والفريكتوز Fructose وسكر المانوز Mannose. أما السكاروز فإنه يتعرض إلى عملية حلمأة في الوسط وبتدخل أنزيمة السكاراز Saccarase التي تنتجها الخميرة. تجدر الإشارة هنا إلى أن أغلب أنواع الخميرة غير قادرة على إفراز أنزيمة الأميلاز Amylase ولهذا فإنها لا تتمكن من تخمير النشاء Amidon الأمر الذي يشرح ما يحدث في عمليات صناعة البيرة حيث يستخدم الشعير المنتش L' orge germée أو (المالت Malt)الناتج عن حلمأة Hydrolyse النشاء والسكاكر المتعددة بأنزيمات البذور المنتشة نفسها.
- تتوقف عملية التخمر عندما تبلغ نسبة الكحول في الوسط الـ (9-18 %) بحسب سلالة الخميرة.

تستخدم مصانع تخمير العنب هذه الخاصية للحصول على الخمور المعتدلة (الحلوة) عن طريق إيقاف التخمر باضافة كمية من الكحول.

إن المرور من التنفس إلى التخمر قابل للعودة Reversible ذلك إن وضع الخميرة على تماس مع الهواء يجعلها تتنفس من جديد، تؤدي هذه الإمكانية إلى ما يسمى بأثر باستور Effet Pasteur حيث تبين أن التخمر لا يعبر عن ظاهرة مرتبطة بموت الخلايا أو انحلالها. ذلك أن التخمر الكحولي يمثل وظيفة عامة Fonction Trés generale تتحقق في جميع الأنسجة النباتية الغنية بالمدخرات السكرية والموضوعة في شروط لا هوائية، وإن ما يحدث هو التخمر بكل معنى الكلمة والذي يتحقق على حساب المواد الموجودة في النسج النباتية وليس على مواد مغذية قادمة من الوسط المغذي وقد تمكن لوشارتيه Lechartier وبلامي Bellamy عام 1869 أن يظهرا الحقيقة تجريبياً الشكل (2:3).

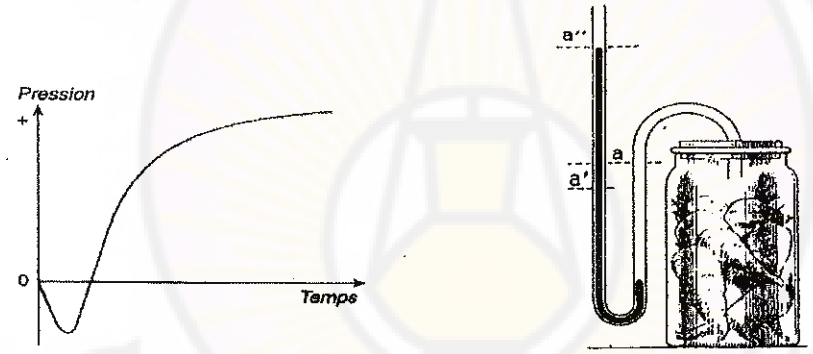


Figure 14-2. Expérience de Lechartier et Bellamy.
a, niveau initial du mercure; a', niveau à la fin de la première phase (épuisement du reste d'oxygène, dissolution du CO_2 dégagé dans les vacuoles); a'', niveau final au terme de la fermentation propre (d'après GUILLERMOND et MANGENOT, 1946, modifié).

الشكل (2:3) تجربة لوشارتيه وبلامي

إلى اليمين a: المستوى الأصلي للزئبق. á: مستوى الزئبق في نهاية الطور الأول (استهلاك ما تبقى من أكسجين وانحلال CO_2 المنطلق في الفجوات). a': المستوى النهائي بعد انتهاء عملية التخمر الخاص.

إلى اليسار: منحني يوضح تبدلات الضغط داخل الوعاء مع الزمن.

حيث تم وضع أجزاء من درنات الشمندر أو من غلف الثمار الماوية Pericarpes des fruits charnus في وعاء مغلق ومجهز بمقياس ضغط أو مانومتر Manométre فلاحظ انخفاض مؤقت للضغط يمكن تفسيره باستمرار عملية التنفس (أي امتصاص O_2) بينما يتم انحلال CO_2 في الفجوات ويكون هذا الانخفاض متبوعاً بارتفاع للضغط داخل الوعاء نتيجة انطلاق غاز CO_2 وظهور الكحول الإيتيلي.

أعيدت التجربة السابقة من قبل ماتروشو Matruchot ومولیار Molliard عام 1903 في وسط عقيم كلياً وبوجود جذور الفجل التي ظهر أنها قادرة على تحقيق عملية التخمر واستمرار العملية لعدة أيام كرد فعل طبيعي من قبل الأنسجة النباتية لمقاومة الاختناق Resistance à L'asphyxie، غير أن العملية تبقى أقل بروزاً مما هي عليه بوجود الخميرة، ذلك أن التخمر في الحالة السابقة يؤمن استمرار الحياة إنما دون أن يكون مترافقاً بالنمو La Croissance.

آلية التخمر الكحولي .Mecanisme de la F.A:

أ- طرق الدراسة :

لدراسة المراحل المختلفة للتخمر، ولمعرفة المركبات الوسطية الناتجة عن هدم جزيئة السكر، حتى تصل إلى مرحلة الكحول الإيتيلي وغاز CO_2 تم اعتماد مبدأين صنعيين:

1 - إيقاف عملية التخمر بإضافة مادة معقمة Anticeptique مناسبة مثل (كلور الزئبق أو كلور التوتياء أو الكلور أو الكلوروفورم أو الفورمول .....الخ) ويتم تحليل المركبات الموجودة في لحظة التوقف.

2 - يمتص أو يتم إيقاف تفاعلات مركب يفترض أن يلعب دوراً في التخمر، بـــإجراء تفاعلات كيميائية خاصة ويراقب التخمر، فإذا لم يحدث أي تبـــدل، فهـــذا يعنـــي أن المركب المذكور لا يتدخل أبداً في سلسلة التفاعلات، أما إذا تبدلت عمليـــة التخمـــر أو توقفت فهذا يعني أن المركب المذكور هو أحد النواتج المرحلية (الوسطية).

ملاحظة: (إن أغلب هذه التجارب لم تكن تجري على الخميرة نفـــسها وإنمـــا علـــى الأنزيمات الموجودة فيها).

ب- مراحل الاستقلاب الهدمي الأولي:

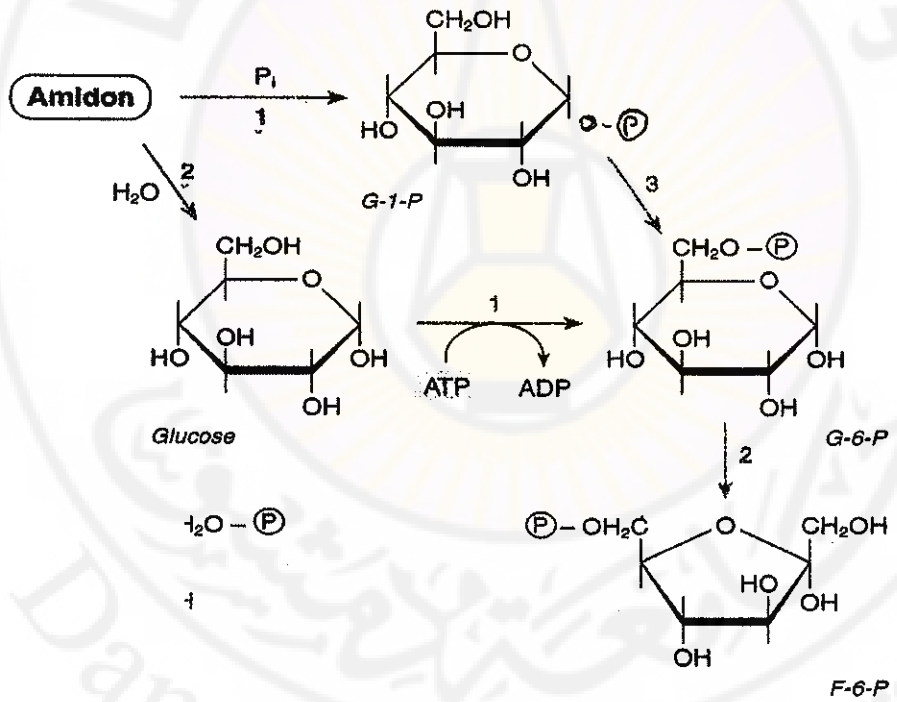
لقد أظهر هاردن Harden ويونغ Young منذ عام 1905 أن الزيماس Zymase تحتوي على الفوسفات المعدنية والتي لا غنى للتخمر عنها. وجاءت بعد ذلك سلـــسلة من الأبحاث التي كان على رأس القائمين بها روبنسون Robinson (1912) ونوبرغ Neuberg (1912) و امبـــــدن Embden ومـــــايرهوف Meyerhof مـــــابين (1920-1930) وقد توصل هؤلاء مجتمعين إلى وضع المخطط الحالي للتخمر والذي وضعه فعلياً بارناس Parnas عام 1933 وأصبح هذا التسلسل معروفاً باسم (EMP) أو تسلسل إمبدن – مليرهوف – بارناس ويتم خلال هذا التسلسل تحول الغليكوز إلـــى جزيئتين من البيروفات Pyruvate (أو حمض الحـــصرم) محققـــة بـــذلك مـــايعرف بالغليكوليز Glycuolyse أو التحليل الغليكوزي.

إن عملية التحليل الغليكوزي ليست وقفاً على التخمرالكحولي إذ أنها تتحقـــق في أثناءعمليات التخمراللبني F.Lactique والتخمرالزبدي F.Butyrique .....الـــخ والتي لا تختلف عن التخمر الكحولي إلا من حيث المركبات التي تعرضت لعمليـــات الهدم والنواتج النهائية وإن الإختلاف يبدأ اعتباراً من البيروفات Pyruvate كما نجـــد تسلسل EMP في أحد الممرات التحليلية الرئيسة لعملية التنفس Respiration ويمكن

القول إن التخمر الكحولي يتضمن ثلاث مجموعات من التفاعلات البيوكيميائية وفق مايلي:

1- المراحل السابقة للغليكوليز: Etapes Preliminaire

تبدأ المراحل الأولية الممهدة للغليكوليز – في أغلب الأحيان- بحلمأة المدخرات السكرية (كالنشاء والسكاروز والإينولين وغيرها) وتتبع هذه العملية (أي الحلمأة) بعمليات تماكب Isomerisations غير أن السكر الإدخاري الأكثر شيوعاً في النباتات هو النشاء Amidon وإن تحرير الغليكوز من النشاء يمكن أن يتحقق بطريقتين مختلفتين وفق مايلي:



Phosphorylation du glucose et glycolyse.
Enzymes impliquées: *1'*, phosphorylase; *2'*, amylases; *3'*, phosphoglucomutase. Glycolyse: *1*, hexokinase; *2*, phosphoglucoisomérase

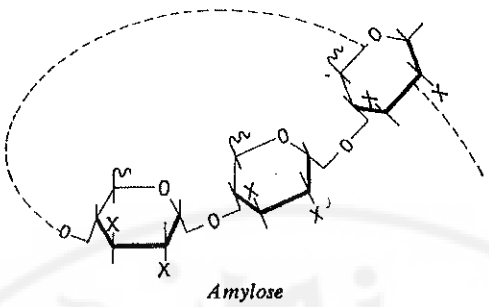
1-1: هدم النشاء والأنزيمات التي تقوم بذلك:

نظراً لتجمع نواتج عملية التركيب الضوئي في أغلب الخلايا النباتية على هيئة نشاء Amidon لذا يجب على الخلية أن تقوم بهدم هذه المادة وتحويلها إلى سكر الغليكوز _ باعتباره المكون للنشاء _ والذي سيستخدم في عمليات التنفس الهوائية منها وغير الهوائية، يتكون النشاء من مزيج يضم نوعين من السكاكر المتعددة Polysaccharides هما:

أ- الأميلوز Amylose والذي يمثل 30 % من مادة النشا ويتألف من سلسلة طويلة من بقايا الغليكوز ألفا (2000 – 3000 ∝ غليكوز) ترتبط فيما بينها بالرابطة (1-4).

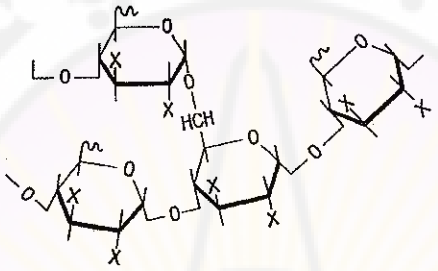
ب- الأميلوبكتين Amylopectine الذي يتكون من سلاسل متفرعة من الغليكوز ألفا يمكن أن يصل عددها إلى ما يزيد عن /10000/ بقية ترتبط بالموقعين (1-4) مع تفرعات بعد كل /25/ بقية غليكوز نتيجة ارتباط بقايا الغليكوز ألفا عن طريق الكربونين (1-6) حسب الشكل (3:3).

ت- يتوضع النشاء عادة داخل الصانعات Plastids على شكل حبيبات غير قابلة للانحلال في الماء ولا يتحقق هدم هذا النشاء إلا بتدخل مجموعة أنزيمات الحلمأة Hydrolyses وفي مقدمتها الألفا أميلاز والبيتا أميلاز وبعض الديكستريناز والغليكوزيداز.



Amylose

L'amylopectine, formée de plus de 1 000 restes glucose est, elle **aussi**, constituée d'une chaîne hélicoïdale principale, mais ramifiée (tous les 25 glucoses environ) par une liaison supplémentaire $1 \rightarrow 6$:

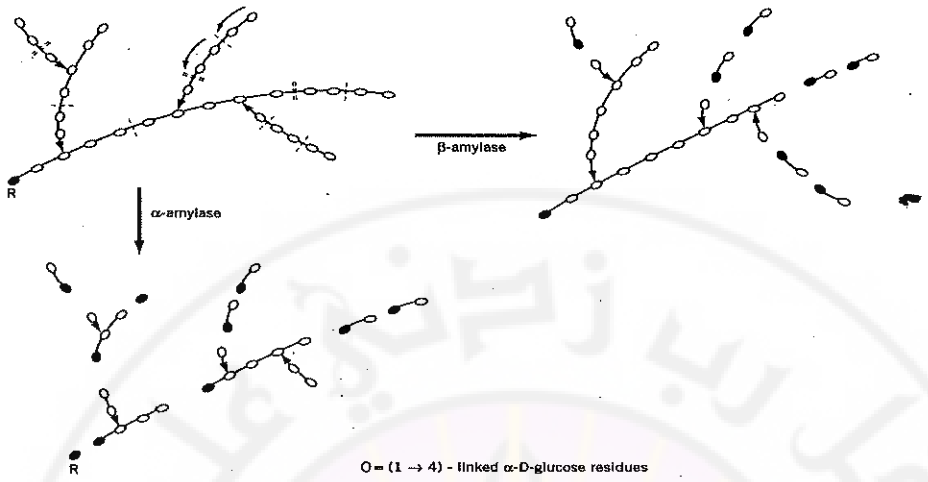


Amylopectine

الشكل 3:3

1-1-1-1. الألفا أميلاز Amylase - α :

تتمكن الألفا أميلاز عشوائياً من هدم الرابطة بين الكربونين (1-4) في البقايا الغليكوزيدية سواء أكانت في سلاسل الأميلوز أو سلاسل الأميلوبكتين المتفرعة شكل (4:3).



الشكل رقم (4:3)

ومع ذلك فإن الألفا أميلاز لا تؤثر في الرابطة الغليكوزيدية بين الكربونين (1-6) للأميلوبكتين كما هو موضح في الشكل السابق كما لا تؤثر في الروابط (1-4) في منطقة التفرع مباشرة.

ونتيجة لما سبق فإن 90% من السكاكر الناتجة عن حلمأة الأميلوز والأميلوبكتين إنما تتم بفعل الألفا أميلاز لإعطاء سكر ثنائي هو المالتوز maltose (1-4) ∝ {– D. glycosyl Glycose} وبعض الديكسترينات المحدودة (limit dextrine) التي تتضمن بقايا غليكوزيل يتراوح عددها ما بين (4 – 10) ويتضمن بصورة أساسية مناطق التفرعات على سلاسل الأميلوبكتين. وتجدر الإشارة إلى أن أنزيمة الألفا أميلاز ليست وقفاً على النباتات بل إنها منتشرة في الطبيعة في أغلب الكائنات الحية بما في ذلك الجراثيم والثدييات ولعاب الإنسان. وتلعب الألفا أميلاز دوراً بارزاً في بداية إنتاش البذور لتأمين الأمددة القدورية القابلة للتمثل من قبل أجنة البذور تمهيداً لإعطاء البادرات.

1-1-2- البيتا أميلاز β – Amylase

تقوم البيتا أميلاز بتحطيم الأميلوز بشكل اصطفائي محلمأة بذلك الرابطة الثانية بادئة بالطرف غير المرجع من السلسلة. وبذلك فإن البيتا أميلاز ستحول سلاسل الأميلوز إلى سكر المالتوز (سكر الشعير) كما يمكن للبيتا أميلاز أن تحطم السلاسل المتفرعة للأميلوبكتين كما هو موضح في الشكل السابق. وبما أن الأنزيمة لا تعمل إلا على الطرف غير المرجع من الجزيئة وعدم مقدرتها على فك الرابطة بين الكربونين(6- 1) في منطقة التفرع. ومما يعني أن البيتا أميلاز تفكك السلاسل القصيرة تاركة الجزء الداخلي للفروع كما هي دون أن تتفكك.

1-1-3 – أنزيمة الديكستيريناز المحدودة limit Dextrinase

وهي الأنزيمة المتخصصة بتفكيك مناطق التفرعات الناتجة عن ارتباط الكربونين (6-1) لبقايا الغليكوزيلات مما يسمح بتفكيك كامل النشاء بوجود هذه الأنزيمة إضافة إلى الألفا أميلاز والبيتا أميلاز محولة إياه إلى مالتوز (سكر شعير).

1-1-4 – أنزيمة α غليكوزيداز:

وهي التي تتكفل بالمرحلة النهائية من حلمأة النشاء محولة سكر الشعير(مالتوز) إلى جزيئتي سكر غليكوز بفضل هذه الأنزيمة التي كانت تسمى (مالتاز) وأصبحت α غليكوزيداز.

1 – 2 فسفرة النشاء بأنزيم الفوسفوريلاز Phosphorylase :

إن الأنزيمات التي سبق ودرسناها فإنها تسهم في حلمأة النشاء وتحويله إلى سكاكر بسيطة (غليكوز). وذلك عن طريق إضافة جزيئة ماء إلى الروابط القائمة بين

بقايا الغليكوزيل ومع ذلك فقد تبين أنه في حالة توفر الفوسفات المعدنية بكميات معتبرة (تزيد عن 1 m M) فإن تحطم النشاء يترافق بتشكل سكاكر مفسفرة. ويعود ذلك إلى تدخل أنزيمة فوسفوريلاز phosphorylase والتي تتوسط عملية فسفرة النشاء وفق المعادلة التالية:

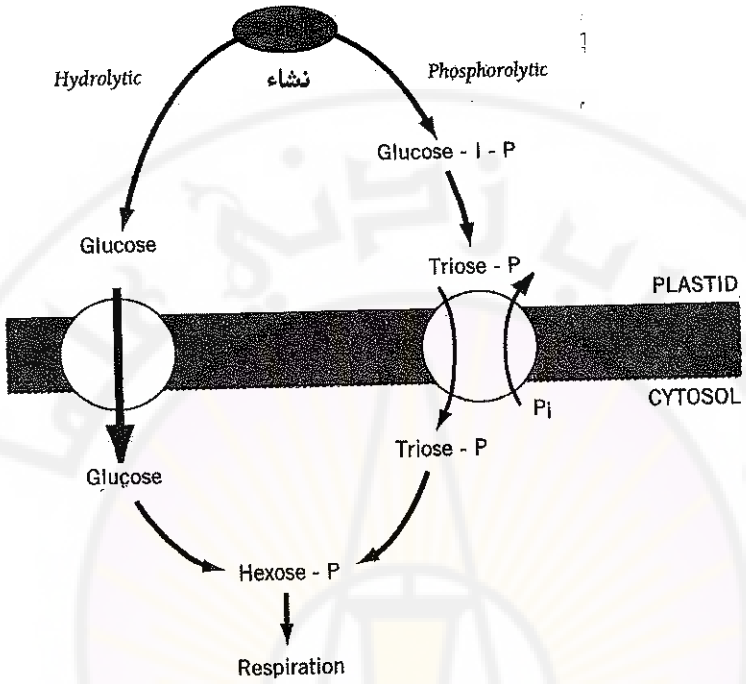
$$\text{نشاء} + n\ pi \rightleftharpoons (\text{Glycose -1- phosphate})_n$$

سوف نعود إلى دراسة هذه النقطة فيما بعد، غير أنه لا بد من الإشارة إلى أن النواتج النهائية هي الغليكوز-1- فوسفات وليس السكاكر الحرة أي أن وجود أنزيمة الفوسفوريلاز تؤمن لجزيئة الغليكوز نوعاً من التنشيط الطاقي الضروري للدخول في العمليات الاستقلابية ولا تعمل الفوسفوريلاز منفردة وذلك لأنها عاجزة عن تفكيك النشاء وعملها شبيه بعمل البيتا أميلاز من حيث تفكيك الفروع الخارجية لجزيئات الأميلوبكتين. وبالتالي فإن الفوسفوريلاز تعمل فقط بالتعاون مع أنزيمة الألفا أميلاز والتي تبدأ بتفكيك حبات النشاء غير المنحلة ثم تعمل أنزيمات فكفكة الفروع مما يضع غليكوزيلات السلاسل الداخلية على صلة بأنزيمة الفوسفوريلاز.

إن الأهمية النسبية لأنزيمة الفوسفوريلاز بالنسبة للكائن الحي (In vivo) غير معروفة أما في المختبر فقد بينت التجارب أن الفوسفوريلاز مسؤولة عن هدم ما يقارب نصف كمية نشاء البطاطا المستخدمة في تلك التجارب. أما البقية فتتفكك بالألفا والبيتا أميلاز.

تخزن حبات النشاء وتحطم داخل الصانعات plastids (سواء منها الصانعات الخضراء chloroplasts أو الصانعات النشوية amyloplasts A غير أن المراحل الأولى Initial stages للتنفس الخلوي إنما يتحقق داخل السيتوسول cytosol. أما

نواتج هدم النشاء فإنها تتحرك لتمر عبر الغشاء الصانعي بمساعدة نوعين من الجمل الناقلة Transporter systems متوضعة على مستوى غلاف الصانعة شكل(5:3).

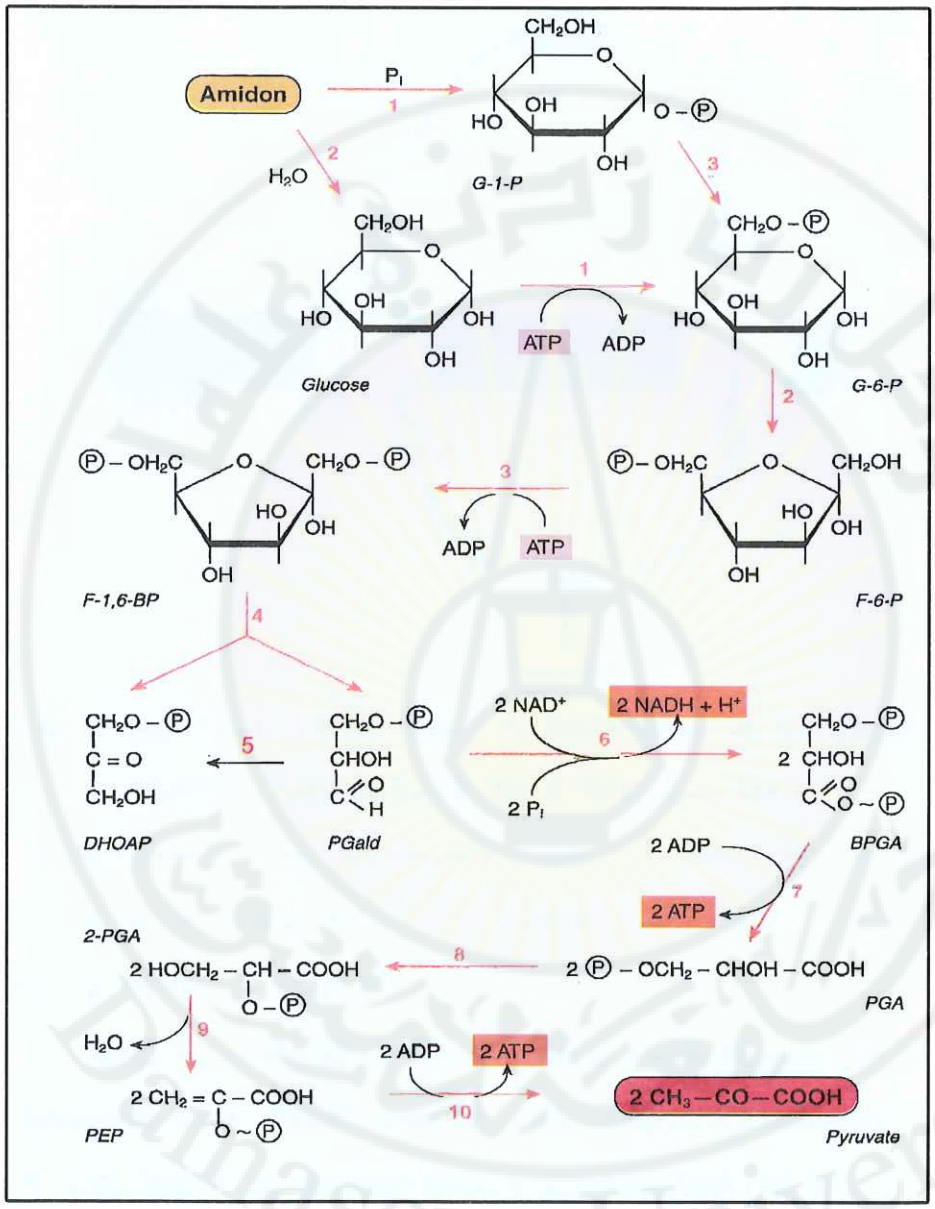


شكل 5:3 تحرك النشاء من الصانعة الخضراء إلى الحالة البلاسمية بعد هدمه وتحويله بالحلمأة أو الفسفرة إلى تريوزفوسفات أو غليكوز (حسب الحال)

إن النواتج المفسفرة لعملية هدم النشا ممثلة بالغليكوز -1- فوسفات تكون جاهزة للدخول في مرحلة الغليكوليز كما هو موضح بمخطط فسفرة الغليكوز والتحليل الغليكوزي الموضح باللوحة رقم (1).

ويتبين من المخطط أن أول التفاعلات يتحقق بتدخل أنزيمات الحلمأة Hydrolases المختلفة كالأميلاز Amylase والألفا غليكوزيداز Glucosidases- والتي أهمها المالتاز Maltase المستخدمة في صناعة الجعة والتي تؤدي إلى تحرر الغليكوز في نهاية المطاف أما الطريقة الثانية لتفكك النشاء فإنها تتحقق بتدخل

أنزيمات الفوسفوريلاز phosphorylases والتي تتمكن بوجود الفوسفات المعدنية pi (أو اللاعضوية) أن تحول سلاسل النشاء إلى غليكوز -1- فوسفات(G -1- P).

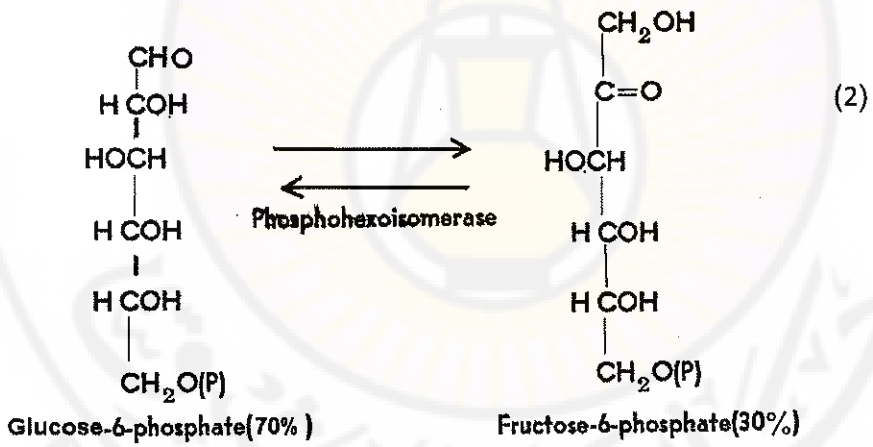


لوحة فسفرة الغليكوز والغليكوليز

2- مرحلة الغليكوليز Glycolyse:

2-1: فسفرة الغليكوز وتحويله إلى فريكتوز -1، 6 ثنائي فوسفات:

يتم التفاعل الأول بوساطة أنزيمة من نمط Kinase تـدعى Hexokinase (هكـزو كيناز) وتعتمد على الـ(ATP) لتحول الغليكوز الناتج عن حلمأة النشاء إلى غليكوز - 6 - فوسفات (G-6-P) كما هو موضح في المخطط السابق التفاعل رقم (1) وهـو تفاعل يتطلب توفر شوارد المغنزيوم Mg^{++} في الوسط وهو تفاعـل ناشـر للطاقـة. يتعرض الغليكوز-6- فوسفات لتأثير أنزيمة تماكب تدعى فوسفو- هكزوايزوميـراز Phosphohexoisomerase بحيث يتم تحول الـ(G-6-P) إلى فريكتـوز - 6 - فوسفات مع إبقاء على نوع من التوازن بين السكرين المفسفرين (التفاعـل رقـم 2) ويمكن تمثيله بالصيغ المفتوحة التالية:



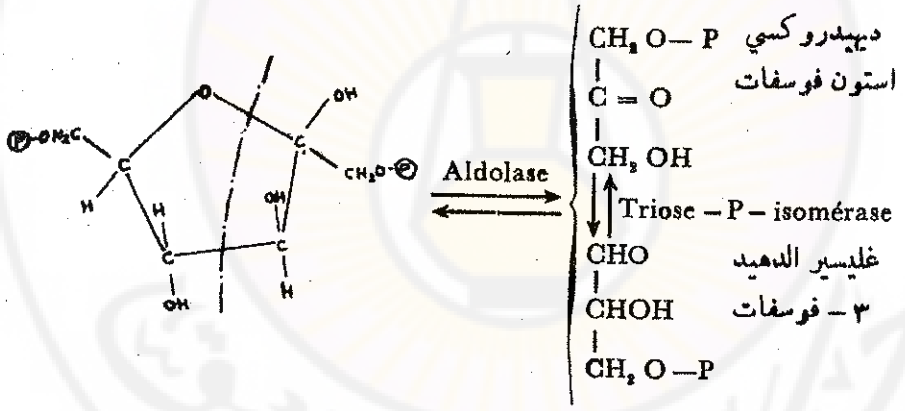
(2)

أما تحويل الفريكتوز - 6- فوسفات إلى فريكتوز-1،6 ثنائي الفوسفات فيتطلـب تدخل أنزيمة نوعية Specifique من الكيناز إضافة إلى جزيئـة (ATP) (التفاعـل رقم 3-) ويكون التفاعل هنا لصالح المركب ثنائي الفوسفات من حيث التوازن وتدعى

الأنزيمة التي تحقق التفاعل بـــ(فوسفو فريكتـــو كينـــاز Phospho fructo kinase) وبذلك يتم أسترة وظيفتين كحوليتين (غوليتين) في الموقعين1– 6 بجزئيتين من حمض الفسفور المقدم من الإدينوزين ثلاثية الفوسفات(A.T.P) كما سبق ورأينا. بعـــد ذلـــك تأتي الخطوة الثانية والمتمثلة بـــــ:

2–2– إنقسام الفريكتوز –1 ،6 ثنائي الفوسفات إلى جزئيتي تريوزفوسفات:

ينقسم سكر الفريكتوز –1 ،6 ثنائي الفوسفات فور تشكله ليعطي جزئيتي سكر ثلاثي أحادي الفوسفات Triose Phosphate بواسطة إحدى أنزيمات الألدولاز Aldolase والتي تقسم جزيئة الفريكتوز –1 ،6 ثنائي الفوسفات إلى جزيئـــة مـــن ديهيدروكـــسي أستون فوسفات Dihydroxy aceton phosphate وجزيئة مـــن ألدهيـــد الفوســـفو غليسيريك حسب التفاعل(رقم 4).



تبقى هاتان الجزئيتان (PGald , DHOAP) في حالة توازن بفضل أنزيمة التريوز فوسفات ايزو ميراز لأن هذه الأنزيمة تحقق التحول السابق في الاتجاهين، إلا أن الشكل القابل للتحول – فيما بعد – إلى حمض البيروفي هو الألدهيد فقط وهذا يعني أن جميع التريوزات التي تنتج عن الفريكتوز –1 ،6 ثنائي الفوسفات ســـتمر بمرحلـــة

الفوسفو غليسيرألدهيد. علماً أن نسبة هذا الألدهيد وفي حالة غياب الأنزيمات الأخرى، لا تزيد عن نسبة 3% و 97% للتريوز فوسفات الأستوني(DHOAP).

2-3- أكسدة الغليسير ألدهيد فوسفات إلى الحمض الغليسيري ثنائي الفوسفات:

تتدخل أنزيمة الغليسيرألدهيد فوسفات ديهيدروجيناز (أو التريوز فوسفات ديهيدروجيناز Glyceraldehyde phosphate deshydrogenase)(تفاعل رقم 6) لأكسدة الألدهيد إلى الحمض المقابل وفق التفاعلرقم /6/ و /7/ في المخطط الخاص بالغليكوليز ص (34).

يتطلب هذا التفاعل توفر الكوأنزيمة NAD(النيكوتين أميد أدنين ثنائي النواتيدة) التي تعمل كناقل للهيدروجين ويكون التفاعل مصحوباً بتركيب رابطة فسفورية غنية بالطاقة اعتباراً من PO_4H_3 المعدني وجزيئة ADP حسب التفاعل :



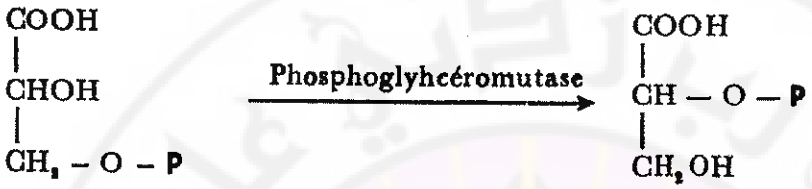
Phosphoglycéraldéhyde **Acide 3 phosphoglycérique**

أي أن التفاعل رقم (7) قد تم كما هو موضح أعلاه.

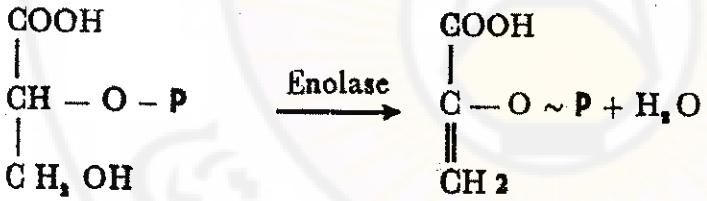
وقد تمكن Axelrod وBandurski عام 1953 من عزل هذه الأنزيمة من نبات البازيلياء.

2-4- تحول حمض الفوسفو غليسيريك إلى حمض البيروفي:

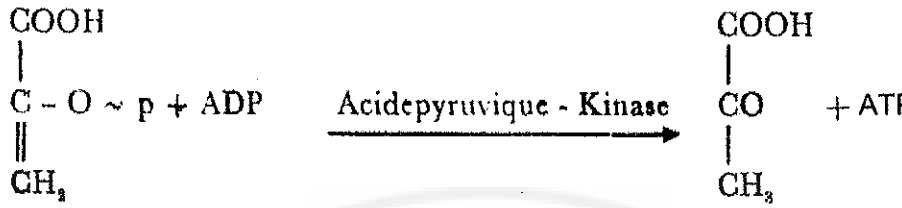
يتحقق هذا التفاعل بفضل أنزيم الفوسفو غليسروموتاز Phospho glycero mutase (تفاعل رقم 8) التي تحول حمض 3 ثلاثي فوسفو غليسيريك إلى حمض 2 فوسفو غليسيريك وفق المعادلة:



يتعرض حمض 2 - فوسفو غليسيريك بعد ذلك لتأثير أنزيم الأينولاز Enolase (التفاعل رقم9) حيث يتم نزع الهدروجين من الحمض 2- فوسفو غليسيريك وتشكل وظيفة إينولية غير مستقرة ويتم الحصول نتيجة هذا التفاعل على حمض الفوسفو اينول بيروفيك (PEP) وفق المعادلة التالية:



وذلك أن نزع الماء يؤدي إلى رفع سوية الطاقة للرابطة الفوسفورية ولهذا يتخلى حمض الفوسفواينول بيروفيك عن فوسفاته إلى جزئية ADP ويشكل حمض البيروفيك و ATP (التفاعل رقم 10).



حمض البيروفيك

علماً أن أنزيمة البيروفات كيناز تتطلب لإنجازهذا التفاعل توافر شوارد الـ (K^+ وMg^{++}) إضافة إلى الـ (ADP) وتنشط هذه الأنزيمة بأملاح الفلوريد Fluoride.

برهن ميللر وايفانز Miller and Evans عام 1957 بصورة مباشرة على تحقيق هذا التفاعل الذي تتوسط فيه أنزيمة الكيناز البيروفية وذلك في خلاصات نباتات منوعة بما فيها البازاليا وقد تبين أن هناك حاجة قصوى للكاتيونات الثنائية التكافؤ (Mg^{++}،Mn^{++}) وأحادية التكافؤ(K^+،Rb^+،$NH4^+$) ويمكن إجمال التفاعلات العشرة السابقة (10 – 1) بالشكل التالي:

GLUCOSE + 2NAD + 2ADP + 2PI ⟶ 2PYRUVATE + 2ATP+2NADH

يمكن – بوجود الهواء – أن يتأكسد (NADH) في الخنيدرات لإعطاء ثلاث جزيئات من ATP كحد أقصى وبذلك تصبح حصيلة التحليل الغليكوزي من ATP (في حدود استطاعتها القصوى وحين يكون سكر الغليكوز هو نقطة الإنطلاق) يساوي (8) جزيئات ATP لكل جزيئتين من البيروفات ناتجتين عن التحليل الغليكوزي Glycolyse أما في غياب (الهواء) كما هي الحال بالنسبة للتخمر الكحولي الذي نحن بصدده فإن المرحلة النهائية تتمثل بتحول البيروفات إلى كحول إيتيلي كما يلي:

3– نهاية التخمر :

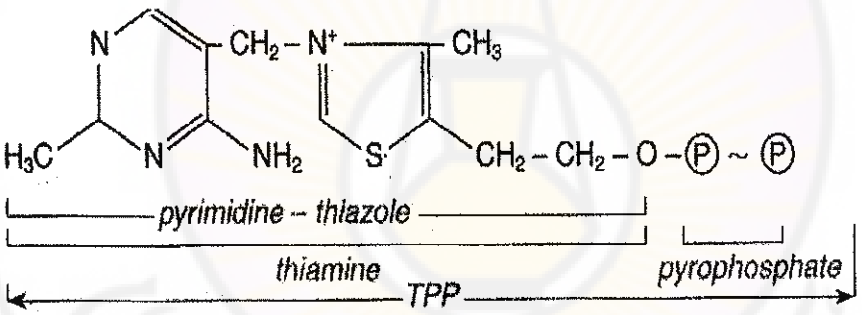
من حمض البيروفيك (بيروفات) إلى الكحول الإيتيلي:

بعد تشكل البيروفات نتيجة لعملية التحليل الغليكوزي Glycoyse كما وسبق ورأينا (انظر اللوحة رقم (1) والتي تبين فسفرة الغليكوز والغليكوليز مع أسماء الأنزيمات التي تتدخل في التفاعلات 1 – 3 الخاصة بالفسفرة والتفاعلات 1 – 10 الخاصة بالغليكوليز) تتحول البيروفات إلى أسيت ألدهيد Acetaldehyde بتدخل أنزيمة ديكاربوكسيلاز وفق التفاعل:

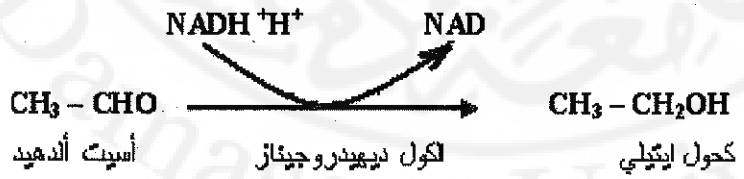
$$CH_3 - CO - \overset{1}{C}OOH \longrightarrow CH_3COH + CO_2$$

علماً أن أنزيمة الـ Decarboxylase تحتاج إلى التيامين بيروفوسفات(Tpp) الذي يقوم بدور كوأنزيمة Coezyme لعملية نزع CO_2 من الجذر الكربوكسيلي.

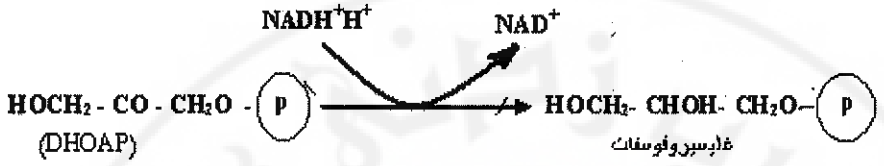
ويتكون التيامين أو الفيتامين B1 من البيريميدين والتيازول كما هو موضح في الصيغة التالية:



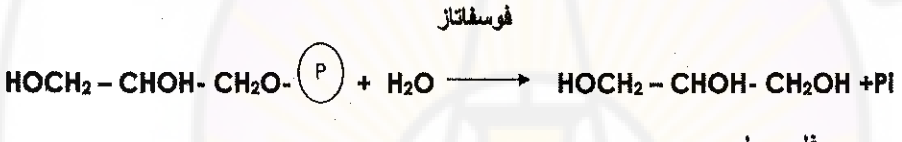
بعد ذلك يتم إرجاع الأسيت ألدهيد إلى كحول إيتيلي(ايتانول) بفضل NADH وأنزيمة الكول ديهيدروجيناز Alcool deshydrogenase وفق التفاعل التالي



غير أن هناك بعض التفاعلات الملحقة Accessoires والتي تتحقق إنما بنسب مئوية محدودة جداً من عملية التخمر ولعل المثال الأوضح في هذه الحالة هو تحول (DHOAP) الديهيدروكسي أستون فوسفات إلى غليسروفوسفات وفق التفاعل:

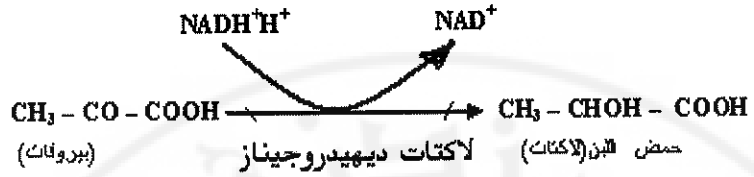


وبتدخل أنزيمة فوسفاتاز Phosphotase تتخلص الغليسيروفوسفات من(Pi) وتتحول إلى غليسيرول:



وبالفعل فقد كان باستور قد لاحظ وجود آثار من الغليسيرول بين نواتج عملية التخمر(بحدود 6 % من الكحول المتشكل) ويتشكل الغليسيرول في بداية التفاعل عندما لا يكون هناك كميات كافية من الأسيت ألدهيد وأن الـ NADH جاهزة لتفاعلات ملحقة (أو طفيلية Parasites) كما أن إيقاف التخمر بإضافة سلفيت الصوديوم (الذي يتحول إلى ثنائي السلفيت Bisulfite مع الأسيت ألدهيد) يؤدي إلى ارتفاع نسبة الغليسيرول. من جهة ثانية فقد تبين أن هناك آثاراً من حمض اللبن Acide lactique (من رتبة 1 % من الكحول الناتج عن التخمر الخاص بدرنات البطاطا) وينتج هذا الحمض عن إرجاع مباشر للبيروفات تماماً كما هي الحال في العضلات

ويتحقق هذا التفاعل بتدخل أنزيمة لاكتات ديهيدروجيناز(Lactate deshydrogenase).



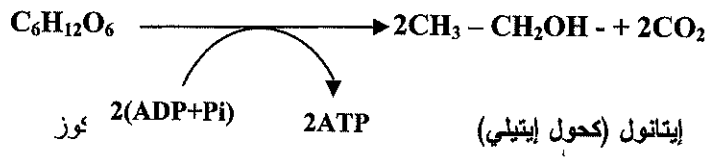
إن تشكل الإيتانول يكون على درجة كبيرة من الأهمية لدى استمرار الخلايا النباتية بمرحلة الحياة اللاهوائية Anaerobiose غير أنه يمكن ملاحظة تشكل المالات Malate نتيجة لإرجاع الأوكزالواستات Oxaloacetate المتشكلة في جذور النباتات التي تعيش في المستنقعات.

4- <u>الحصيلة النهائية للتخمر Bilan :</u>

إذا وضعنا التفاعلات الملحقة (الطفيلية) جانباً فإن محصلة التخمر هي: اعتباراً من جزيئة واحدة من الغليكوز تستهلك في أثناء عملية التخمر يتم تصنيع 4ATP, 2NADH في عملية الغليكوليز (انظر اللوحة رقم /1/ السابقة)غير أن الـ 2NADHتم استخدامها في التفاعلات النهائية

ومن جهة أخرى فإن هناك حاجة إلى 2ATP (عندما تنطلق من الغليكوز) من أجل الفسفرة الأساسية أي أن الربح الطاقي الصافي هو تشكل 2ATP

إن عمليات الفسفرة هذه والمرتبطة بالمداد Substrat لأنها تتعلق بتفاعلات كيميائية تتم على أمددة محددة (التفاعلات 7 , 10 في اللوحة السابقة) ولا تتعلق بنقل الإلكترونات كما سنرى في حالة التركيب الضوئي وهكذا تصبح المعادلة الإجمالية الممثلة للتخمر وفق مايلي:



إن المرور من جزيئة غليكوز إلى جزيئتي كحول إيتيلي يتوافق مع انخفاض الإنتالبية الحرة يساوي (235) كيلو جول وتستقبل الخلية (2ATP) أو (58) كيلو جول في الشروط النظامية (وأكثر من ذلك في الظروف العادية) أي أن المردود الطاقي هو من رتبة 25% ومقارنة بانخفاض الإنتالبية الحرة في حالة الأكسدة التامة (هدم كلي للغليكوز بوجود الأكسجين) وتحول كل من الكربون إلى CO_2 والهيدروجين إلى H_2O أو مايعادل (2870) كيلو جول فإن مردود التخمر الكحولي (هدم غير كامل) يكون ضعيفاً جداً 58/2870 = 2% وهو من الصفات المميزة لتفاعلات التخمر التي تجعل من الكائنات الحية (المتعضيات)، التي تستمد طاقتها من تفاعلات مماثلة، تحطم كميات كبيرة جداً من المداد ولهذا تتمتع هذه المتعضيات بمقدرتها على لعب دور المفككات Decomposeurs والتي تلعب دوراً أساسياً في دورة العناصر الحيوية cycles Bioloqiques في الطبيعة.

حالة نقص الأكسجين Hypoxie أو انعدامه Anoxie :

من المعروف ومنذ أعمال العالم باستور أن عمليات التخمر الكحولي التي تقوم بها خميرة الجعة، وبعض التخمرات الخاصة الأخرى التي سبق الإشارة إليها إنما هي وسائل لمقاومة الإختناق Moyen de resistance à L'asphyxie ولهذه الظاهرة أبعاد أكبر، فالنباتات الراقية Les végétaux superieurs يمكن أن تتواجد في ظروف طارئة Occasionelles (تربة غارقة بالماء مثلاً) أو حالات بنيوية Structurelles خاصة (كالبنى التي تحد من المبادلات الغازية والتي نجدها في العديد

من الثمار أو الغلاف الصلب المحيط ببعض البذور) أو في شروط لا يتوافر فيها الأكسجين بشكل كاف (Hypoxie) أو غياب كامل للأكسجين (Anoxie).

يؤثر نقص الـ O_2 في النبات بصفة عامة ويؤدي إلى تبدلات استقلابية على مستوى النبات ككل أو بعض الأعضاء المعنية بهذا النقص، حيث يتوقف التنفس وتبدأ عمليات التخمر ويتم تنشيط اللاكتات ديهيدروجيناز Lactate deshydrogénase التي تتوسط عملية تحويل البيروفات إلى لاكتات كما سبق ورأينا مؤدية إلى تراكم اللاكتات التي تؤدي إلى انخفاض الـ PH في الحلالة البلاسمية Cytosol وهذا يعني أن لها تأثيراً مضاعفاً، فمن جهة تنشط التخمر الكحولي F.Alcoolique من خلال تنشيط البيروفات كاربوكسيلاز (والتي تكون خاملة في الـ PH المعتدل) ولكنها تثبط أنزيمة اللاكتات ديهيدروجيناز (والتي تبلغ نشاطها الأقصى في وسط قلوي)

يشرح هذا التأثير كيف أن النبات لا يشكل اللاكتات Lactate إلا بصورة محدودة ومرحلية تتم في الدقائق الأولى من وضع النبات في شروط نقص أو انعدام الأكسجين، غير أن زيادة حموضة الحلالة البلاسمية Sytosol في وقت لاحق إنما تعود لأسباب أخرى غير تشكل اللاكتات (غير معروفة المصدر بشكل جيد) وهي التي تؤدي إلى موت الخلايا في النباتات غير القادرة على تحمل نقص أو انعدام الأكسجين وتستمر حياة الخلايا لفترة أطول في النباتات المتحملة لنقص الأكسجين.

لقد تم العثور على ثلاثة أنواع من المركبات الكيميائية في النباتات الراقية المعرضة لشروط نقص أو انعدام الأكسجين وهذه المركبات هي الإيتانول (كحول إيتيلي) واللاكتات والألانين وكلها مشتقة من البيروفات علماً أن تركيز الإيتانول هو الأكثر بروزاً ويمكن أن يصل إلى (2 – 50 mM)

يؤثر نقص أو انعدام الأكسجين على التعبير الوراثي Expression génique للنباتات حيث تتأثر عملية تركيب البروتينات نتيجة لتشكل سلاسل جديدة من الببتيدات المتعددة Polypeptides (هناك حوالي 20 ببتيد متعدد تسمى ببتيدات الإجهاد المرافق لـنقص الأكـسجين) Anaerobic stress proteins أو(ASP) أو أيـضاً Anaerobic polypeptides أو (ANP) حيث يتم توقف كامل لترجمة الرسائل التي تصل فـي الشروط الهوائية aerobiose غير أن عمليات النسخ تستمر ويتم إدخال عمليات نسخ لتلك المشفرة من أجل(ASP) وإن من بين البروتينات الخاصة بـ (ASP) تم العثور على عدد من الأنزيمات التي تلعب دوراً فاعلاً في استقلاب السكاروز – مثل سكاروز سـنتاز – (Saccharose Synthase) و (α amylase) وفـي الغليكـوليز Glycolyse مثل الألدولاز Aldolase واينولاز Enolase وغليسر ألدهيد 3 فوسفو غليـسير ألدهيـد ديهيـدروجيناز 3- p Glyceraldehyde deshydrogénase والغليكـوز فوسـفوايزوميراز Glucose – p – Isomerase والبيروفـات ديكاربوكسيلاز Pyruvate decarboxylase والألكـول ديهيـدروجيناز Alcool deshydrogenase كما عثر على الألانين أمينـو ترانـسفراز Alanine amino transferase الذي يتدخل من أجل اصطناع الألانين. إن وضع هذه الأنزيمات بالعمل في غياب O_2 يؤمن تشكيل كمية محدودة من الـ ATP عن طريق عمليـة التحليـل السكري أو إعادة تدوير Recyclage الـ NAD الناتجة عن التخمر.

أخيراً وبصفة عامة، فلا يمكن للنباتات أن تحيا في غياب O_2 أو نقصه الـشديد إلا لفترات محدودة تتراوح بين بضع ساعات إلى بضعة أيام، غيـر أن بعـض الأنـواع النباتية قد طورت استراتيجيات خاصة بها تسمح لها بتجنب حالـة المـرور بالحيـاة

اللاهوائية من خلال تصنيع أنزيمات مفيدة للاستقلاب اللاهوائي كما في حالة جـذور نبات الرز (أو بعض أنواع الرز المزروعة) حيث تقوم الأجزاء الهوائية من النبـات والظاهرة فوق المنطقة المغمورة بإيصال الأكسجين إلى الأجزاء المغمورة بالماء عن طريق نسيج هوائي خاص Aerenchyme كما أن الإنتاش في وسط غيـر مهـوى يحتاج إلى تكيف استقلابي خاص بحالات نقص الأكسجين أو انعدامه

وبالفعل فإن المقدرة على تشكيل أنزيمات الأميلاز وأنزيمات الغليكوليز(أوالتخمر) تسمح بالإبقاء على الاستقلاب التخمري لفترة كامنة ريثما تتشكل البادرة التي ترتفـع فوق سطح الماء مخترقة الكوليوبتيل

يبدو أن الألكول ديهيـدروجيناز Alcool deshydrogénase هـي الأنزيمـة الأساسية لتحقيق هذه الآلية الخاصة بتحمل نقص الأكسجين Hypoxie فهي تسهم في إعادة أكسدة reoxydation الـ (NADH) الناتجة عن الغليكوليز متجنبـة تـراكم الأسيت ألدهيد Acetaldehyde (الذي يعد من المركبات السامة) وتسهم في أكـسدة الـ (NADH) بتنشيط عمل اللاكتات ديهيدروجيناز Lactate deshydrogénase وهذه إن لم يتم التحكم بها تؤدي إلى موت النبات وتحلله بالحموضـة أو مـا يـسمى Acidolyse غير أن هذه الآليات لا ترتبط بعامل واحد تشريحي أو استقلابي وإنمـا هي محصلة عدد من العوامل وذلك حسب النوع النباتي أو العضو المدروس من نبات ما.

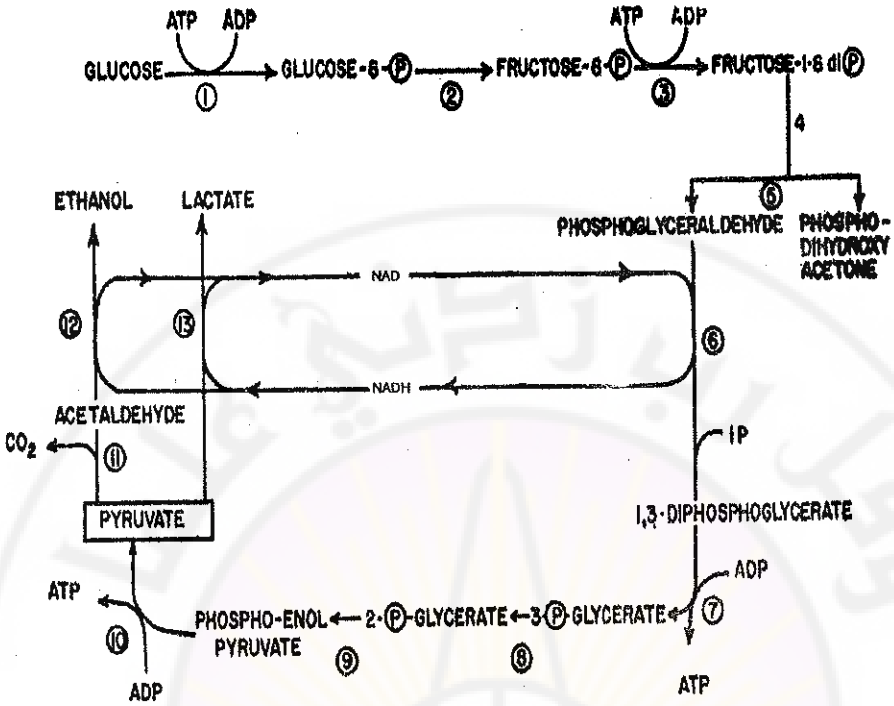
البراهين على حقيقة تسلسل EMP في التحليل الغليكوزي :

1. **<u>في الخلاصات In extracts:</u>**

لقد تبين في كثير من التحريات الأولى المؤدية إلى فصل إفرادي للأنزيمات التـي سبق ذكرها، إن أجزاء من التسلسل تقوم فعلاً بالعمل وإن الآثار التثبيطيـة لأمـلاح

الفلور قد تمت ملاحظتها. أضف إلى ذلك ما عرف منذ أعمـــال نـــوبرج وغاتـــشولك Neuberg and Gattschalk عام 1925 من أن هريسة البازيلياء وغيرها تستطيع أن تعمل على تشكل كميات كشوفة من الكحول الإيتيلي وذلك اعتباراً من السكاكر وإن توافر المركبات الإنتقالية المفسفرة والعوامل المساعدة Cofacteurs قـــد مكـــن مـــن إجراء تجارب مقنعة أكثر في الأربعينات من القرن الماضي (جيمس James ورفاقـــه عام 1953).

أما الخلاصات المائية أو المساحيق الخلونبة المستحضرة من مواد نباتية فليس باستطاعتها أن تحرض على أكسدة البيروفات نظراً لتخرب الجهاز الكوندري الحساس فيها إلا أن ديكاربوكسيلاز حمض البيروفي والألكول ديهيدروجيناز تبقيان على درجة كافية من النشاط بحيث لا تتجمع البيروفات عادة في مثل هذه المستحضرات بل تتحول إلى كحول حتى بوجود الهواء (التفاعلات 11 و12) ومع ذلك فقد استطاع جيمس ورفاقه عام 1941 أن يبينوا أن البيروفات تنتج عن الفركتوز ثنائي الفوسفات في خلاصات أوراق الشعير. كما أظهر Stumpf (1950) في تقصيه المفصل عن تفاعلات الغليكوليز أن الزرنيخات Arsenate تثير إنتاج CO_2 من الفريكتوز ثنائي الفوسفات في خلاصات بذور البازيلياء وكان واضحاً من تجارب التثبيط أن ممر الغليكوليز هو الذي كان يتبع وأن CO_2 انطلق عن البيروفات Pyruvate شكل (4:3).



شكل رقم 4:3 تفاعلات تسلسل (EMP) (امدن ما يرهوف يارناس)

وعلى الرغم من أن هذه الأدلة الكيفية تنسجم بدقة مع التفاعلات الملخصة أعلاه فقد جاءت مساهمة من قبل هاتش وتورنر Hatch and Turner (1958) بعنصر كمي إضافي مرض جداً يثبت دون أي شك سلامة صحة الموقف القائل بأن التفاعلات الإفرادية المنوعة إنما تتم في الواقع ضمن تسلسل محبوك ومترابط استخدم هذان الباحثان معلقة مجددة من الراسب الناتج عن معالجة خلاصة بذور البازيلياء بكبريتات الأمونيوم: فحين تقوى هذه الخلاصة المعلقة بالنواتيدات المناسبة و Mg^{++} يتم تحويل كمي للهكسوز (وكذلك للنشاء والهكزوفوسفات) إلى CO_2 وإيتانول حسب الجدول التالي:

جدول رقم /1/ التحليل الغليكوزي الكمي بواسطة جملة أنزيمية من البازيلياء التي تشتمل على مزيج من ATP و NAD و ++Mg في محلول صيانة (بفر) فسفاتي إضافة للأنزيمة والأمددة كما ذكرت في الجدول:

المداد المضاف		المحصول المسترد بالميكرومول		
		CO_2	Ethanol	Pi
21 ميكرومول فريكتوز 2.5+ ميكرومول فريكتوز 6.1 ثنائي فوسفات	المتوقع بالحساب	47	47	5.0
	الفعلي	40	41	5.7
25.2 ميكرومول غليكوز -1- فوسفات	المتوقع بالحساب	50.4	50.4	25.2
	الفعلي	46	49	23.4
25 ميكرومول فريكتوز 6.1 ثنائي فوسفات	المتوقع بالحساب	50	50	50
	الفعلي	41	44	43.0

عدا عن ذلك فقد تبين أن متطلبات التفاعل الإجمالي الأخرى قد تأمنت حيث تم تركيب الـATP واقترب المردود من قيمته النظرية أي جزيئتان من ATP لكل جزيئة من CO_2 أو الكحول وثبت أيضاً أن NAD تتعرض لعملية أكسدة وإرجاع دورية وأن أملاح الفلور واليود استات تثبط العملية تثبيطاً يكاد يكون كلياً.

2. **<u>في الجسم الحي In vivo :</u>**

لقد أصبح من المؤكد اليوم أن لتسلسل EMP في التحليل الغليكوزي أهمية في التخريب الهوائي للسكاكر في النسج النباتية ومع ذلك فإن أوضح دليل على تدخله الفعلي إنما جاء من تجارب أجريت بمعزل عن O_2 ففي هذه الشروط تتحول البيروفات Pyruvate إلى إيتانول (كحول إيتيلي)أو – في ظروف خاصة – إلى لاكتات Lactate علماً أن الإنتاج النظري للإيتانول وco_2 بكميات جزيئية متكافئة لم يلاحظ دائماً ذلك أن بعض القيم المنخفضة لمعدلات الكحول/ CO_2 إنما حدثت بعد

ساعات عديدة من حرمان الخلايا من الأكسجين إلا أن مزيداً من CO_2 قد ينتج لفترات أقصر عن عمليات نزع للكاربوكسيل Decarboxylation غير مرتبطة مباشرة بإنتاج الكحول ومع ذلك فقد أعطى عدد كاف من النسج قيماً قريبة جداً من الواحد بحيث أصبح إنتاج الكحول وco_2 وفق التفاعلات (12 – 1) إحتمالاً مقبولاً. وقد بين كل من جيمس وريتشي Games and Ritchie عام 1955 من خلال تجارب على جذر الجزر، والتي كان من المعروف أن معدل $\frac{\text{الكحول}}{co2}$ عندها يقارب الواحد، فقد بينا أن ما تخسره نسج الجزر من السكر خلال مدة معينة في جو من N_2 يمكن أن نجده في الكحول وco_2 الناتجين وفقاً لمعادلة غي لوساك أي:

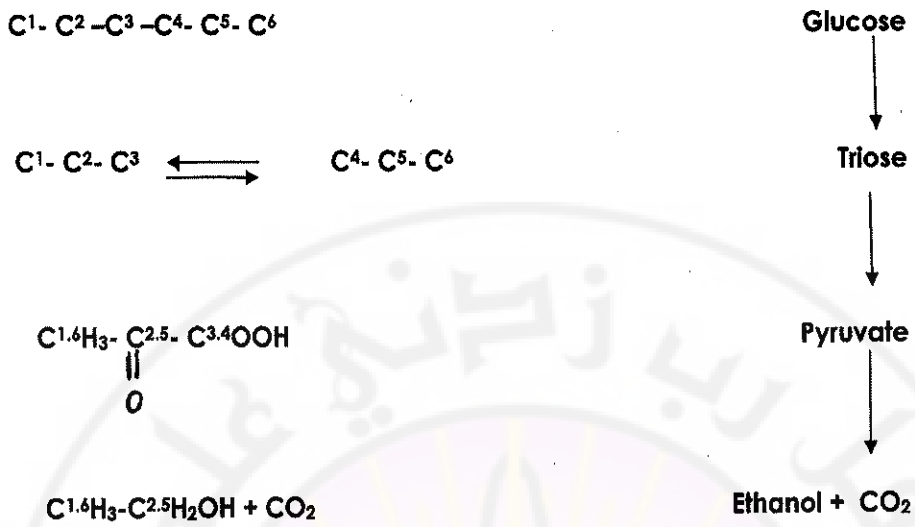
$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2$$

وأن نتائج التجارب قد أكدت ذلك بدقة وفق الجدول التالي :

التجربة	السكر في البدء	السكر في النهاية	السكر المستهلك	الكحول المتشكل	CO_2المنطلق
A	1.812	1.434	0.378	0.220	0.115
B	1.054	0.426	0.628	0.405	0.203

جدول رقم/2/ الانتفاع اللاهوائي من السكر في الجزر وتشيرالأرقام أعلاه إلى كمية الكربون بالغرام لكل 100 غرام من الوزن الغض لنسج الجزرأما A وB فهما تجربتان منفصلتان والقيم المبينة هي متوسط قيم 6 قياسات.

كما بين استخدام الغليكوز الموسوم بالكربون 14 (^{14}C)(Glucose - 1- ^{14}C) والمقدم لنهايات جذور الذرة الصفراء من قبل العالمين بيفرزوجيبس Gibbs 1954 حيث قدرا ظهور النشاط الإشعاعي فيCO_2 وذرات الكربون الأخرى في الكحول الإيتيلي فتبين كما هو متوقع من تسلسل تفاعلات EMP مايلي :



إن الزمرة CH_3 فقط الداخلة في تركيب الكحول هي التي تحوي النظير ^{14}C فلم يكن مشعاً إلا عندما كان المداد ^{14}C Glucose 3.4 وأن الكربون المرتبط بالوظيفة الغولية في الإيتانول قد اشتمل على C^{14} حين كان المداد من C^{14} Glucose 2 تجسد الزرنيخت Arsenite الخطوات الأولى في إزالة البيروفات بوجود الهواء غير أنها تحرض – في الوقت نفسه – على التشكل الهوائي للإيتانول (حسب بيفرز وجيبس 1954 وريس Rees وبيفرز 1960) مما يدل أن تفاعلات الغليكوليز تحدث في الهواء وأنه في حالة تقديم غليكوز موسوم وسماً نوعياً يظهر توزع C^{14} في الإيتانول إنه قد جاء من ذرات كربون الغليكوز المرتقبة كما هو موضح في الجدول رقم/3/ :

جدول (3) : موضع ^{14}C في الإيتانول الناتج عن التخمر الهوائي المحرض بالأرسينيت في قمة جذور الذرة الصفراء حسب بيفرز وجيبس 1954

المداد	النسبة المئوية للكربون في الإيتانول	
	في CH_2OH	في CH_3
Glucose 1 - ^{14}C	2.5	97.5
Glucose 2 - ^{14}C	97.2	2.8
Glucose 3.4 - ^{14}C	0	0

إن المثبطات الأخرى كالمالونات والفلوراستات و CO التي تتدخل في الخطوات المتأخرة من أكسدة البيروفات كذلك مثبطات النقل النهائي للإلكترون كلها تبعث على التخمر الهوائي جدول (4):

جدول /4/ أثر KCN وقلة O_2 و CO في المعادل التنفسي لحبوب طلع ملوعة

النبات	Control	0.001 MKCN	95% N_2 + 5% O_2	95% CO + 5% O_2
	$\frac{QCO_2}{QO_2}$ RQ	$\frac{QCO_2}{QO_2}$ RQ	$\frac{QCO_2}{QO_2}$ RQ	$\frac{QCO_2}{QO_2}$ RQ
Lilium Longiflorum	$\frac{9.81}{9.70}$ 1.01	$\frac{10.83}{4.5}$ 2.41	$\frac{9.63}{7.78}$ 1.24	$\frac{12.54}{5.42}$ 2.3
Camillia Japanica	$\frac{6.88}{6.74}$ 1.02	$\frac{7.60}{0.57}$ 13.3	$\frac{12.69}{8.35}$ 1.52	$\frac{9.56}{1.66}$ 5.7
Camillia Sansangua	$\frac{4.49}{4.38}$ 1.03	$\frac{6.08}{1.95}$ 3.12	$\frac{2.08}{1.97}$ 1.06	$\frac{2.13}{0.70}$ 3.0

وأخيراً تجدر الإشارة إلى أن إنتاج الإيتانول في النسج النباتية يتناقص تدريجياً مع زيادة محتوى الجو الغازي بالأكسجين اعتباراً من الصفر ليتفق مع ازدياد انحراف

البيروفات عن إنتاج الإيتانول إلى مسالك الأكسدة وأن مستويات عالية جداً من O_2 قد يتطلبها الإنعدام الكلي لإنتاج الإيتانول في بعض النسج.

كما لا بد من الإشارة إلى أنه وعلى الرغم من كل ما ذكر عن كون إنتاج البيروفات إنما يتم عن طريق EMP فإن من غير المستبعد إمكانية إنتاج البيروفات بطرق أخرى مختلفة ولا تتدخل فيها الألدولاز وسيتم التعرف على هذه الطرق في الدروس القادمة ومن خلال دراسة التنفس والممر الخاص بالسكاكر الخماسية المفسفرة أو ما يعرف بحلقة البنتوزات المفسفرة Cycle des pentoses phosphate .


وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

الفصـــل الرابـــــع

التنفس La respiration

سمات التنفس Caractéres :

لقد تم تعريف التنفس، ولفترة طويلة، من خلال صـــفاته الخارجيـــة والمتمثلـــة بامتصاص الأكسجين وطرح غاز ثاني أكسيد الكربون CO_2، ويبقى هـــذا التعريـــف المتعلق بالظاهرة الصرفة للتنفس مقبولاً حتى يومنا هذا. غير أن معرفة عملية التنفس على مستوى الخلية قد بـــين أن التـــنفس عبـــارة عـــن عمليـــة اســـتقلاب هـــدمي Processus Catabolique ناشرة للطاقة وتتحقق بتخريب (هدم) كامل للأمـــددة العضوية وتحويلها إلى مركبات معدنية صرفة، وأن المتقبل النهـــائي Accepteur Terminal للإلكترونات المنقولة خلال عمليات الأكسدة والإرجاع هو الأكسجين وإن الصفتين الأخيرتين تميزان التنفس عن عملية التخمر.

يتم التنفس في جميع الخلايا الحية تقريباً طوال فترة وجودها، سواء أكانـــت هـــذه الخلايا حيوانية أم نباتية ويتحقق التنفس بوجود الأكسجين بنسب كافية في الوسط. ففي النباتات الكاملة فإن الأكسجين ينفذ حتى النسج الداخلية كما يطرح CO_2 مـــن هـــذه النسج في الوسط الخارجي ويتم ذلـــك عـــادةً بطـــريقتين مختلفتـــين همـــا: الانتشـــار Diffusion والانحلال Dissolution في المـــاء. ذلـــك أن للنبـــات جـــواً داخليـــاً Atmosphére interne والذي لا يتجاوز الـــ (1 – 2%) من الحجـــم الكلـــي لدرنات البطاطا، إلا أنه يمكن أن يزيد عن الـــ (20%) في الأوراق وقد يصل إلـــى 70% أو أكثر في أوراق وسوق بعض النباتات المائيـــة Plantes aquatiques

كالنيلوفر Nénufar الذي يحوي برنشيماً هوائياً aerenchyme غنياً جداً بالفراغات. وتتم عملية الانتشار تماماً كما في حالة بخار الماء، من خلال المسام Stomates بصفة عامة ومن خلال القشيرة Cuticule في بعض الأحيان، وذلك بحسب سماكة هذه الأخيرة، ويتحقق مرور الأكسجين بكامله بهذه الطريقة (أي الانتشار) نظراً لأن الأكسجين قليل الانحلال في الماء ولا يمر بالحالة المنحلة إلا داخل النسج الخلوية ويمر إلى الحالة الغازية وينطلق في الجو الداخلي لتلك النسج كلما أمكن له ذلك.

أما بالنسبة لـ CO_2 فإنه على العكس من الأكسجين، شديد الإنحلال في الماء مما يمكنه من الانتقال بالحالة السائلة وبخاصة أنه يتحول بمجرد دخوله الورقة من الحالة الجزيئية إلى حالة شوارد وفق المعادلة التالية:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons HCO^-_3\ H^+$$

مكوناً بذلك شاردة الكربونات الحامضية أو البيكاربونات Bicarbonate:

- إن التفاعل السابق بطيء جداً بالشكل التلقائي ، إلا أنه ينشط داخل النسج النباتية بأنزيمة انهيدراز كاربونيك Anhydrase Carbonique، وهي أنزيمة نشطة جداً (يساوي نشاطها الجزيئي النوعي مليون جزيئة في الثانية) وتستخدم الزنك Zn ككو أنزيمة Coenzyme وتزيد بشكل واضح كميات CO_2 الجاهزة في الخلايا، وبالفعل فإن الـ CO_2 أشد انحلالاً من الأكسجين بـ 30 مرة (0.878 مل/ مل ماء في درجة 6 =PH وبالدرجة 25°م بينما هي 0.031 مل/ مل ماء بالنسبة للأكسجين) ومع ذلك فإن وجود CO_2 في الماء إنما يكون بتراكيز أقل بعشرين مرة من تراكيز الأكسجين (0.3 مل/ مل ماء مقابل 5.9 مل O_2 / مل ماء) ويعود ذلك إلى نسبة

وجودهما في الجو حيث إن الأكسجين يمثل 19% بينما لا يتجاوز وجود CO_2 الـــ 0.034 % .

إن وضع التفاعل السابق بالشكل :

$$[HCO^-_3]\,[H^+] \quad = \quad K\,[CO2]\,[H2O]$$

يبين أنه بدرجة PH= 7 فإن تركيز CO_2 في الماء (علـــى هيئـــة كاربونـــات حامضية) أكبر بـــ 10 مرات من أجل نفس الضغط الجزئي P.Partielle في الجو، عما هو عليه في PH= 6 و100 مرة أكبر مما هو عليه في PH= 8 ومـــن هنـــا تأتي أهمية كون الـــ PH الحيوي ينشط عمل أنزيمة الأنهيدراز كاربونيـــك لتحقيـــق التفاعل السابق.

يترافق التنفس باستهلاك الأمددة التنفسية، وهو الأمر الذي يمكن التأكد منه فـــي أثناء عملية إنتاش البذور والدرنات أو بالتجارب التي أجريت على الأوراق المعزولـــة عن النبات الأم كما هو موضح في الشكل (1:4).

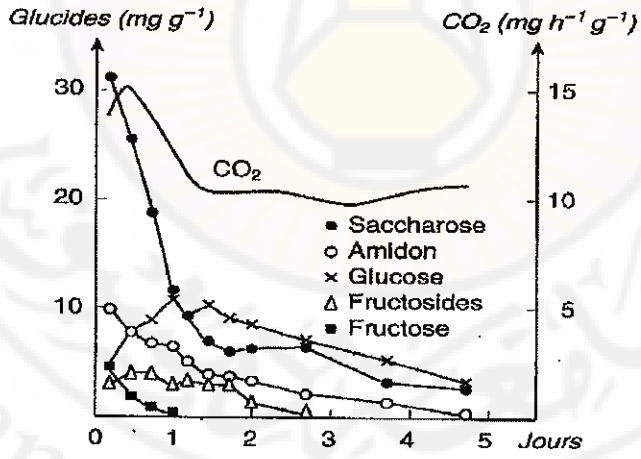


Figure 14-4. Dégagement de CO_2 et évolution des teneurs en glucides de feuilles d'Orge détachées et maintenues à l'obscurité (d'après YEMM, 1934).

شكل (1:4) انطلاق CO2 وتطور محتوى السكاكر في أوراق الشعير المفصولة في غياب الضوء

إن الأمددة التنفسية المفضلة هي السكاكر وبخاصة الهكسوزات منها وفق المعادلة الإجمالية:

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

$$\triangle G^{o\backslash} = -2870 \text{ KJ mol}^{-1}$$

غير أنه بإمكان النبات استهلاك الحموض الآمينية في حالة نقص السكاكر وكذلك بالنسبة لاستهلاك الحموض الدسمة Acides gras (كما في البذور الزيتية) والحموض العضوية (في النباتات العصارية وفي الثمار).

- **العلاقة بين المعادل التنفسي وطبيعة المداد المستهلك :**

إن دراسة قيم المعادل التنفسي QR توضح لنا طبيعة الأمددة المستهلكة في أثناء التنفس، ذلك أن المعادل التنفسي إنما يمثل بالعلاقة ما بين حجم CO_2 الذي يطرحه النبات وحجم الـ O_2 الممتص ($QR = CO_2 / O_2$).

غير أنه من الصعب جداً أن نحدد وبدقة العلاقة مابين المعادل التنفسي والأمددة المستهلكة في التنفس وذلك لأن السكريات تصنع داخل الخلايا نفسها بفعل التركيب الضوئي . أما في النباتات غير ذاتية الإغتذاء التي تأخذ موادها الغذائية من الوسط المغذي فإن هذه العملية ستكون أكثر سهولة وقد أجريت العديد من التجارب على فطر إسبرجيلوس الذي لا تحوي أبواغه الكونيدية على مدخرات تذكر ولدى زراعة هذا الفطر على الأوساط تبين مايلي :

إن المعادل التنفسي يساوي الواحد عندما يكون المداد هو الغليكوز حسب المعادلة الموضوعة أعلاه حيث : $CO_2 / O_2 = \frac{6}{6} = 1$

وهذه القيمة هي الأكثر مصادفة في النباتات وذلك لأن التنفس يتحقق اعتباراً من السكاكر الناتجة عن عملية التركيب الضوئي في الأوراق أو المدخرات السكرية (كما في البذور والدرنات النشوية) أما في حالة الشحوم (البذور الزيتية) فإن المعادل التنفسي أقل من الواحد فهو 0.5 في زيت الكتان و 0.7 في حمض الشمع وذلك نظراً لإحتواء الحموض الدسمة كميات أكبر نسبياً من (H) مقارنة بالسكاكر وبالتالي فإنها تحتاج إلى كميات أكبر من الـ O_2 لأكسدتها كما هو موضح بالمعادلة الخاصة بحمض الشمع:

$$CH_{17}H_{35}COOH + 26O_2 \longrightarrow 18H_2O + 18CO_2$$

حيث $QR = 18 / 26 = 0.7$ تقريباً

أما إذا كان المداد أكثر غنىً بالأكسجين من الغليكوز كما في حالة الحموض العضوية (حمض ماليك مثلاً) فإن QR تكون أكبر من الواحد وفق المعادلة :

$$COOH - CH_2 - CHOH - COOH + 3O_2 \longrightarrow 4CO_2 + 3H_2O$$

وبالتالي فإن $QR = 4 / 3 = 1.33$

وهكذا يسمح قياس QR لنبات ما أو لعضو بالتكهن بطبيعة المادة المستهلكة في أثناء التنفس، بقي أن نشير أن عمليات التنفس تتمخض – كما سنرى – عن تشكل الـ ATP وإن التفاعلات التنفسية تكون مصحوبة بفقدان حراري مما يؤدي إلى تسخين الوسط المحيط بالأعضاء التي تتنفس وبخاصة في حالة البذور الموضوعة في حالة إنتاش أو داخل قمع زهرة اللوف Arum شكل(2:4).

حيث يحمي القمع ازهراراً ضخماً وتصل درجة الحرارة داخل القمع إلى 50 ℃ في الوقت الذي تكون فيه الحرارة في الجو المحيط بالزهرة لا تتجاوز الـ 15 درجة مئوية.

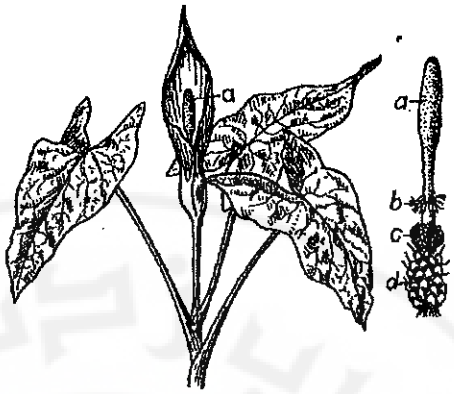


Figure 14-5. Spathe et inflorescence d'*Arum maculatum*.
a, massue terminale; *b*, appendices stériles; *c*, fleurs mâles; *d*, fleurs femelles (d'après BELZUNG, 1900).

شكل (2:4) قمع وازهرار اللوف

a – دبوس قمي **b** – زوائد عقيمة **c** – أزهار مذكرة **d** – أزهار مؤنثة

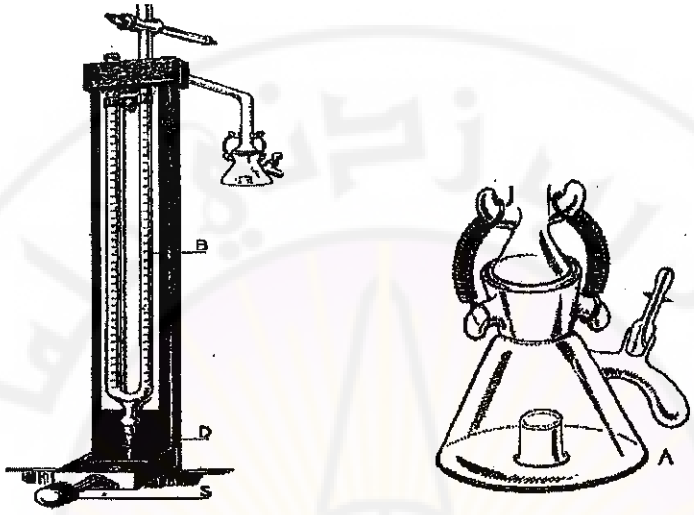
قيم المبادلات الغازية في حالة التنفس وتغيراتها :

تتمثل المبادلات الغازية التنفسية بإمتصاص الأكسجين وطرح غاز CO_2 وتتم دراسة هذه المبادلات بالطرق المانومترية والتي تعد الأنسب لدراسة المبادلات الغازية المحدودة من حيث الكمية. وقد وضع أسس هذه الطريقة الفيزيولوجي الألماني Warburg وجعل منها الطريقة المثلى لقياس المبادلات الغازية في حالتي التنفس والتركيب الضوئي.

توضع العينة في قارورة خاصة (قارورة واربورغ) متصلة بمقياس ضغط (مانومتر) في محلول صيانة Tampon أو (بفر) من (K_2CO_3 + KH CO_3) الذي يحافظ على نسبة CO_2 ثابتة داخل الجهاز.

إن قراءة الفرق الملاحظ – خلال زمن محدد – ما بين ذراعي المانومتر تسمح بمعرفة حجم الأكسجين الممتص أو الذي يطرح (حسب الحال تنفس أو تركيب ضوئي) كما تتم قياسات ثانية بدون استخدام محلول الصيانة لمعرفة حجم CO_2. يمكن

وضع ورقة ترشيح مبللة بمحلول KOH لإقتناص CO_2 التنفسي والفرق الذي نلاحظه عندئذ – في وقت محدد – بين ذراعي المانومتر يسمح بمعرفة حجم الأكسجين الممتص من قبل العينة النباتية شكل (3:4).



شكل(3:4)

A قارورة واربورغ B مانومتر D خزان لسائل برودي S حامل

كما أن استخدام الأكسجين الثقيل $O_2{}^{18}$ أو(O^{16}+ O^{18}) يسمح بمعرفة الكميات الممتصة من الأكسجين في حالة التنفس، كما يمكن استخدام التجهيزات الخاصة بقياس كميات CO_2 المطروحة عن طريق امتصاصها للأشعة تحت الحمراء IR وبحيث تكون قمة الامتصاص للموجات ذات الأطوال المساوية لـ (4.20 µm).

لقد أظهرت طرق القياس السابقة في الأعضاء النباتية الفتية التي تمر بمرحلة نمو نشطة (كالبادرات الفتية وقمم السوق) أن شدة التنفس تصل إلى 1.5 مل من O_2 الممتص أو CO_2 المطروح في الساعة لكل 1 غرام من المادة النباتية الجافة، أي ما يعادل 10% فقط من القيم التي تم الحصول عليها بالنسبة للتركيب الضوئي في

شروطه المثلى، وترتفع قيمة الشدة التنفسية لتصل إلى 50 مل في الساعة / لكل غرام من المادة الجافة في بعض الأحياء الدقيقة Microorganismes كالخميرة مثلاً عندما تكون في قمة نشاطها الانقسامي. وتنخفض هذه الشدة لتصل 0.05 مل / ساعة / غ م ن ج في النسج الهرمة (سوق) أما في البذور في حالة الراحة فإن الشدة التنفسية تكاد لا تذكر فهي من رتبة 0.2 إلى 0.8 مل /Kg شعير/ يوم أي من رتبة 10^{-4} مل / ساعة / غ م ن ج . إن القيم المسجلة في الحالات العامة تشبه مثيلاتها في عالم الحيوان وبخاصة الكائنات ذوات الدم البارد Poikilothermes وتكون شدة التنفس أكبر في الكائنات ذوات الدم الحار Homéothermes.

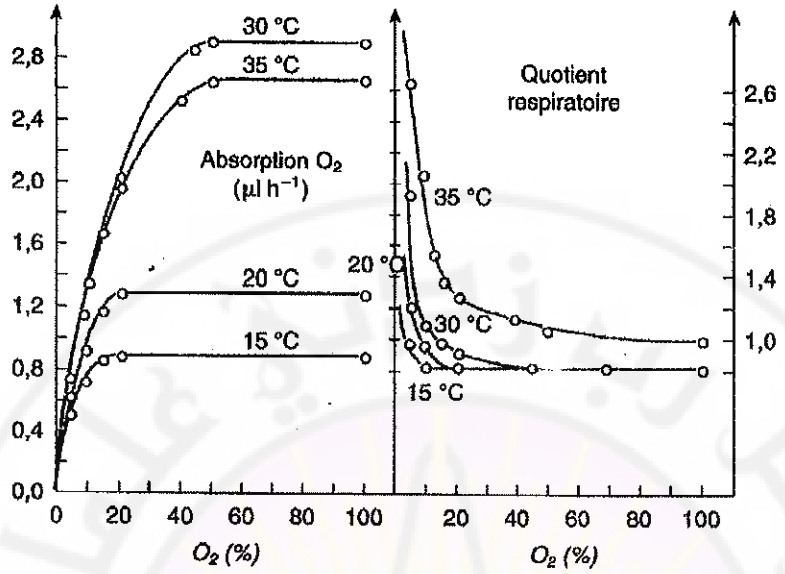
تتبدل الشدة التنفسية خلال مراحل حياة النبات. فهي ضعيفة جداً – كما هو مبين أعلاه – في البذور حيث لا تتم إلا لتأمين الطاقة الضرورية للحفاظ على بنية البذور وترتفع بسرعة في أثناء الإنتاش وتتضاعف آلاف المرات خلال أيام قليلة وتبقى على درجة من الأهمية في أثناء النمو الإعاشي ثم تتناقص هذه الشدة في بقية أجزاء النبات مع استمرارها بنفس الشدة في النسج المريستيمية (القسومة) ثم تعود لترتفع في أثناء الإزهار Floraison ثم تنخفض مرة أخرى لترتفع إلى حد ما في أثناء نضج الثمار. وتكون الشدة التنفسية مرتفعة جداً في أزهار اللوف Arum في مرحلة النشاط الحراري Thermogénése حيث تصل إلى 40 أو 50 مل / ساعة / غ م ن ج (أي مساوية للشدة التنفسية في الخميرة) مما يجعلها تستهلك خلال بضع ساعات، المدخرات النشوية للدبوس La massue أو قمة المخروط شكل (3:4) وأخيراً تجدر الإشارة إلى أن الجروح التي تصيب النبات تتبع عادة بارتفاع في الشدة التنفسية تترافق والتئام الجروح.

- **تأثير العوامل الخارجية في شدة التنفس:**

1 . أثر نسبة الأكسجين في التنفس :

تزداد شدة التنفس بارتفاع نسبة الأكسجين شكل (4:4) حتى قيمة قريبة من تلك التي يوجد بها الأكسجين في الجو الطبيعي أي (21%) أما بعد ذلك فتبقى شدة التنفس مستقرة مع ميل طفيف إلى الانخفاض في التراكيز المرتفعة، وفي الحقيقة فإن نسبة الـ O_2 تصبح عاملاً محدداً Facteur Limitant عندما تنخفض لتصبح من رتبة 8 – 10% بالنسبة للأجزاء الهوائية و 5% للجذور في الأراضي المغمورة بالمستنقعات والتي لا تحوي جواً داخلياً تخلق شروطاً خانقة للجذور وتعطي الفرصة لتشكيلات قادرة على التكيف (كالجذور الهوائية Phizophore والـ Pneumatophores (تفرعات عمودية للجذور تظهر على سطح التربة كما في نبات ابن سينا Avicennia) أما جذور الرز فتتلقى الأكسجين من الفروع (الأجزاء الهوائية) الناقلة للغاز. وإن حراثة الأرض تؤمن التهوية المناسبة للأجزاء النامية تحت سطح التربة، وفي الزراعات المائية فلا بد من تهوية ميكانيكية لأوساط الزراعة، كما أن تكرار السقاية يتطلب أخذ حاجة النبات للتهوية بنظر الإعتبار ومباعدة فترات السقاية منعاً للاختناق.

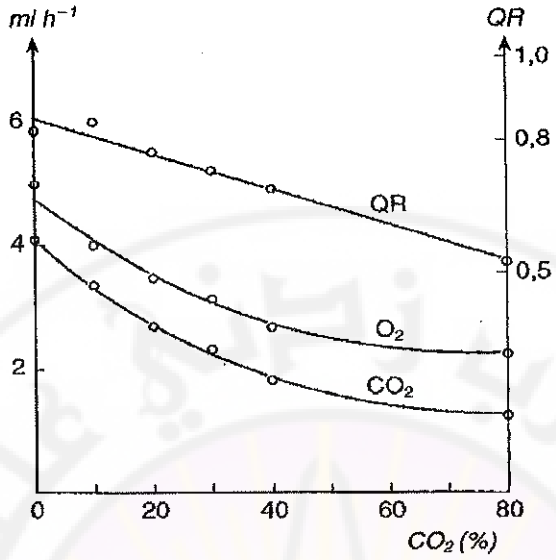
وفي الضغوط المنخفضة من الأكسجين فإن التنفس يتحول إلى تخمر كحولي (كما سبق ورأينا) ومن أجل الكمية نفسها من الغليكوز المحطم فإن كمية O_2 الممتصة تنخفض (ذلك أن التخمر لا يتطلب الأكسجين) في حين ترتفع كمية CO_2 كما يزداد المعادل التنفسي وهذا ما أكدته التجارب العملية والموضحة بالشكل(4:4).



شكل (4:4) أثر ضغط الأكسجين والحرارة في التنفس في قمم جذور البصل الفتية حسب Berry و Norris (1949).

2. تأثير نسبة CO_2 في التنفس :

إن زيادة نسبة CO_2 في الجو تؤثر سلباً في شدة التنفس بصفة عامة غير أن هـذا التأثير ضعيف إلى حد ما إلا في حالة القيم المرتفعة جـداً شـكل (5:4) ويتنـاقص المعادل التنفسي (QR) بشكل واضح ذلك أن زيادة نسبة CO_2 تنشط في الوقت نفـسه انحلال CO_2 في النسج وتفاعلات الكربوكسلة Carboxylation ويكون هذا التـأثير متعارضاً ومعرقلاً بأثر إيجابي على التركيب الضوئي مما يؤدي إلى زيادة الـسكلكر وبالتالي زيادة شدة التنفس.



شكل (5:4)

أثر تركيز CO2 في التنفس في بذور الخردل Moutarde حسب KIDD 1915

3 . تأثير الحرارة في التنفس :

إن أثر الحرارة في التنفس شكل (4:4) ص (64) مشابه للحالات التي نصادفها عادة لدى دراسة الظاهرات الإستقلابية Phénoménes metaboliques مع تزايد واضح ومتوافق مع قانون ارينيوس Arrhenius ($I = Ke^{-E/RT}$) ما بين الدرجة 0 ℃ إلى الدرجة 40 ℃ أو 50 ℃ أحياناً، ويتبع ذلك هبوط مفاجئ ناتج عن تخرب البروتينات ولدى دراسة التنفس في درجات الحرارة المتوسطة تبين أن الـ Q_{10} (وهي العلاقة بين قيمتين لسرعة تفاعل – هنا شدة التنفس – في درجتي حرارة الفرق بينهما 10 ℃) يكون من رتبة 2.0 – 2.5 . ويتوقف التنفس تقريباً في الدرجة صفر مئوية غير أنه في بعض الحالات (درنات البطاطا) يلاحظ زيادة شدة التنفس في

درجات الحرارة المنخفضة، ويعود ذلك إلى زيادة نشاط أنزيمات الفوسفوريلاز Phosphorylases مما يزيد من محتوى السكاكر المنحلة الجاهزة لتحسين التنفس.

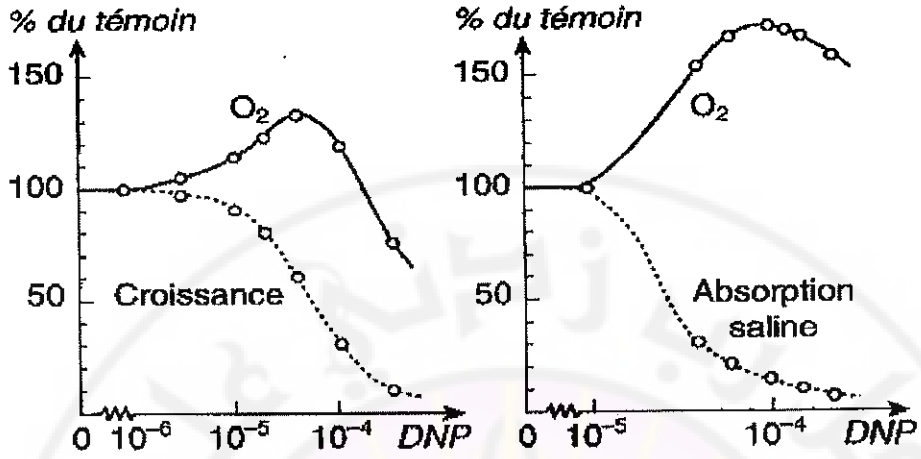
4 . تأثير الضوء في التنفس :

يمكن للضوء أن يؤثر في شدة التنفس إنما بشكل غير مباشر، فمن جهة تعمل الأشعة على تسخين الأعضاء النباتية مما يحسن تنفسها وفيما يتعلق بالنسج اليخضورية فإن زيادة الضوء تؤدي إلى زيادة السكاكر المنحلة الأمر الذي يترافق مع زيادة شدة التنفس. أما الأثر المباشر للضوء فمحدود للغاية ويتعلق بنوع النبات والشروط المحيطة به.

وتجدر الإشارة هنا إلى أن الخلايا التي تقوم بعملية التركيب الضوئي فإنها تبدي في الوقت نفسه ظاهرة استقلاب هدمي معروفة باسم التنفس الضوئي – Photorespiration – أو (PR) وهي تختلف جوهرياً عن ظاهرة التنفس الخاصة بالميتوكوندري (الخنيدرات) ويرمز لها بـ (RM) وسندرس الـ (PR) مع موضوعات التركيب الضوئي.

5 .تأثير بعض مكونات الخلية النباتية في التنفس :

هناك بعض المواد التي تؤثر في التنفس فالسكريات والشوارد المعدنية تزيد من شدة التنفس في حين يتثبط التنفس بوجود المثبطات الاستقلابية Inhibiteurs métaboliques فالـ (DNP) ثنائي نترو الفينول يحسن التنفس عندما يقدم بتراكيز ضعيفة جداً 10^{-5} M حتى 10^{-4} M شكل (6:4).



شكل (6:4) أثر DNP (بالتركيز الجزيئي) على استهلاك الأكسجين
إلى اليسار : كوليوبتيل القمح حسب فرنش وبيفرز 1951 ، إلى اليمين : شرائح من درنات الجزر حسب روبرتسون 1951

ذلك أن الـ DNP يؤدي إلى فـك المزاوجـة (أو اقتـران) Decouplages de phosphorylation بحيث يحول دون حدوث الفسفرة أثنـاء عمليـات الأكسدة والإرجاع Oxydoréductions نظراً لكـون الـ DNA حامـل شـوارد وناقـل للبروتونات (H^+) Protonophores وتلغي فـرق الـ PH بـين الـ matrice والمسافة بين الغشائية في الخنيدرة وبين اللومن والسردة في تيلاكوئيـدات الـصانعة الخضراء Thylacoides مما يحول دون حدوث تحول الـ ADP إلى ATP مما يزيد من تسارع نقل الإلكترون إنما لا يكون لهذا الأمر أي أثر طاقي.

أما المخدرات (كلوروفورم ، ايتر وغيرها) والمطبقة على هيئة بخار سوائل ممددة (4 – 7 %) فإنها تحسن بشكل مؤقت الشدة التنفسية ويتعلق الأمر هنا بتـأثير غيـر

فيزيولوجي Paraphysiologique ناتج عن تبدلات في مستوى بنية الأغشية الخلوية مما يسهل عمليات الأكسدة الخلوية.

آليات الاهتدام التنفسي Mecanismes du catabolisme,respiratoire

يمكن لعملية الاستقلاب الهدمي(الاهتدام التنفسي) Catabolisme respiratoire أن تسلك ممرين deux voies:

الممر الأول – وهو الرئيسي – يمكن أن يتحقق اعتباراً من السكريات أو الليبدات أو البروتيدات. فعندما تنطلق العملية من السكريات Glucides (وهي الحالة الأكثر شيوعاً) فإن التنفس يسلك ممر التحليل الغليكوزي Glycolyse (انظر الصفحة 34) والتي تتم داخل الحلالة البلاسمية Cytosol تماماً كما في حالة التخمر الكحولي وتنتهي بتشكل البيروفات Pyruvate.

أما بقية التفاعلات فإنها تتم داخل الخنيدرات Mitochondries وبوجود جملة أنزيمات خاصة كالديهيدروجيناز التي تتطلب وجود الـ NAD والكاربوكسيلاز التي تتطلب التيامين بيروفوسفات (TPP) وبوجود الكوأنزيم A (Coenzyme A) تتعرض البيروفات إلى عملية ديكاربوكسله تأكسدية Decarboxylation oxidative حيث تتحول إلى الاستيل كوأنزيم A والتي يتم فيها الارتباط بين بقية جذر الاستيل والـ $\overline{COA}$ برابطة كبريتية مؤسترة Thioester ذات طاقة عالية وفق التفاعل:

$$CH3—CO—COOH + HS—\overline{COA} + NAD^{+} \longrightarrow CH3—CO\sim S—\overline{COA} + NADH + H^{+} + CO2$$

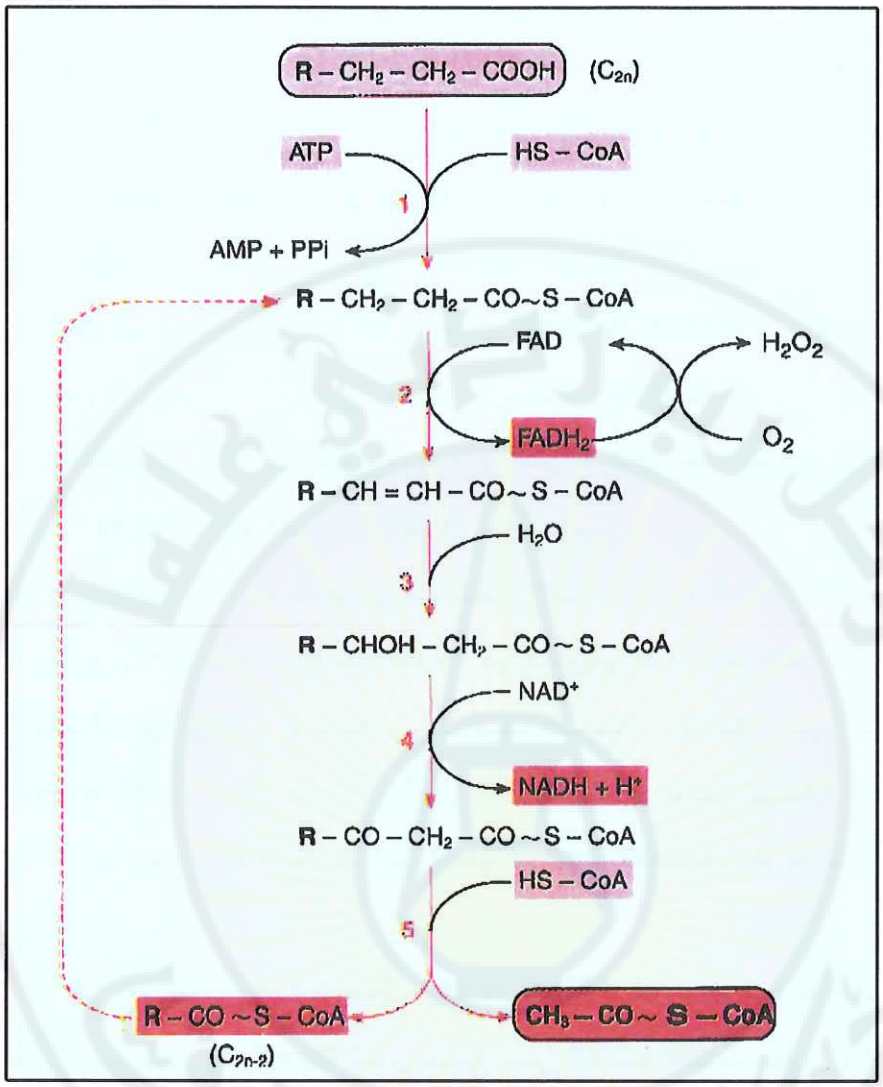
تتكفل عندئذ أنزيمة السيترات سنتاز Citrate synthase بربط الاستيل كـوأنزيم A بالاوكزالواسيتات Oxaloacetate محولة إياه إلى سيترات Citrate (أوليمونـات

شكل 12:4 ص 88) ويعد هذا التفاعل نقطة الانطلاق لحلقة من التفاعلات تسمى بحلقة كريبس Cycle de krebs أو حلقة الحموض ثلاثية الكاربوكسيل Cycle des acides tricarboxylique ويرمز لها بالأحرف (T.C.A) والتي ستخصص لها فقرة مستقلة. وسنكتفي هنا بالإشارة إلى حدوث عمليات ديكاربوكسله (نزع CO_2 من جذور الكاربوكسيل إضافة إلى عمليات أكسدة وإرجاع Oxydoreduction ينتج عنها مواد مرجعة مثل NADH و $FADH^2$ في أثناء دوران تفاعلات هذه الحلقة.

أما عملية تحطيم (أو هدم) البروتينات فإنها تؤدي إلى تشكيل حموض سيتونيه (أو خلونية Acides Cetoniques) تدخل في حلقة كريبس.

- أما تحطيم الليبدات Lipides فيؤدي إلى تشكيل الاستيل كوأنزيم A (أكسدة في الموقع β) أو (β-oxydation) التي تتعرض لها الحموض الدسمة التي تتحرر من حلمأة الليبدات. في البذور الزيتية، وتتم هذه العملية – عادة – في الـ glyoxysomes حيث يمكن للأستيل كوأنزيم A أن ينتج ليس فقط اعتباراً من البيروفات كما سبق ورأينا وإنما أيضاً من تحطيم الحموض الدسمة كما هو موضح في الشكل (7:4).

غير أن هذا الأستيل كوأنزيم A لا يدخل مباشرة في حلقة كريبس وإنما يحقق ذلك بواسطة السوكسينات Succinate التي تنتج عن الحلقة الغليوكسيلية Cycle glyoxylique شكل (8:4) التي تتم في غليوكسيزوم البذور الزيتية:



شكل (7:4) الأكسدة في الموقع β للحموض الدسمة

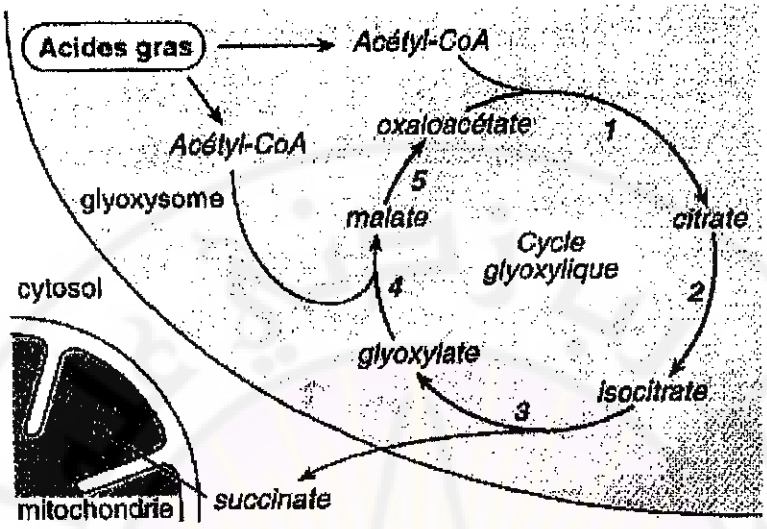
والأنزيمات التي تتدخل هي : 1- أستيل كوأنزيم سنتاز

2- أستيل كوأنزيم أكسيداز

3- اينويل كوأنزيم A هيدراتاز Enoyl – co A

4- بيتاهيدروكسي أسيل كوأنزيم A ديهيدروجيناز

5- بيتاسيتوأسيل كوأنزيم A تيولاز انظر الشكل 7:4



شكل (8:4) الحلقة الغليوكسيلية في غليوكسيزوم البذور الزيتية

1 . سيترات سنتاز / 2 . أكونيتاز / 3 . ايزوسيترات لياز / 4 . مالات سنتاز / 5 . مالات ديهيدروجيناز

– أما الممر الثاني – وهو الأقل حدوثاً – فإن عملية الاستقلاب التنفسي لا تتم إلا انطلاقاً من الهكسوزات Hexoses وعلى العكس مما رأيناه في الممر الأول، حيث يتم هدم جزيئة من المداد بشكل تدريجي Progressive مع تحرير متتابع لـ CO_2 و 2H ($2H^+ + 2e^-$)، فإن ست جزيئات هكسوز تهدم على التوازي Parallelement – وفق الممر الثاني – متحولة إلى CO_2 و 24H (تنجبل لتشكيل $NADPH+H^+$) وست جزيئات سكاكر خماسية (بنتوزات Pentoses) تتحول بدورها لإعطاء خمس جزيئات Hexoses ويطلق على هذا الممر اسم: Voie de Hexoses monophosphates أو اختصاراً ممر (HMP) أي ممر الهكسوزات أحادية الفوسفات وتتحقق هذه العمليات داخل الحلالة البلاسمية Cytosol كما هو موضح أدناه.

ممر HMP وحلقة السكاكر الخماسية المفسفرة :

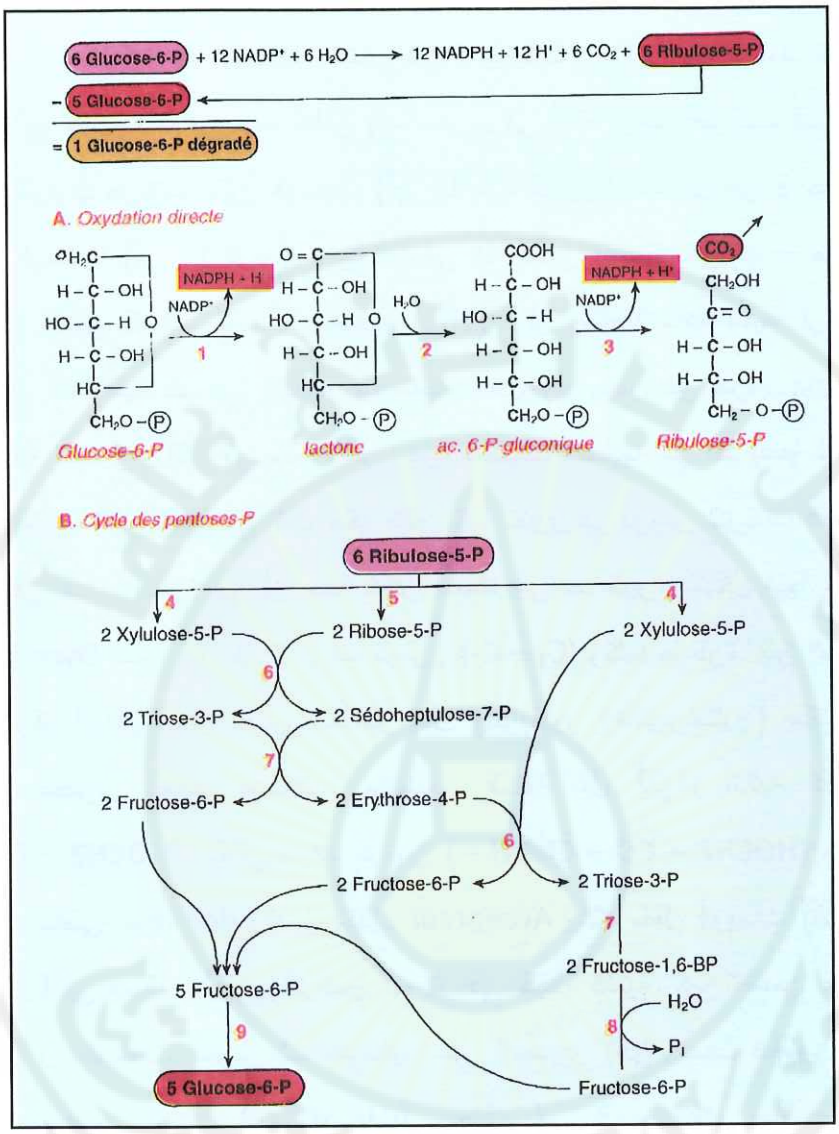
لا يستخدم هذا الممر كمصدر للـ ATP وإنما كوسيلة للحصول على النيكوتين أميد أدنين ثنائي النواتيدة المفسفرة والمرجع NADPH، الضروري لعمليات التركيب المرجعة Synthese reductrice (ليبيدات على سبيل المثال)، وكذلك الحصول على سكاكر خماسية (بنتوزات) نظراً لأهميتها بالنسبة للحموض النووية إضافة إلى بعض المستقلبات الأخرى الوسطية والتي يمكن أن تدخل في طرق الاستقلاب المعتادة ويتضمن ممر الـHMP جزأين متميزين بوضوح كامل أو طورين شكل (9:4).

- طور الأكسدة Une phase d' oxydation المباشرة ويتم خلاله تحول الغليكوز -6- فوسفات، وهو المركب الوسطي الذي ينشأ خلال عملية التحليل الغليكوزي Glycolyse وعن الممر حيث يمارس نوعاً من التنافس بين الممرين، إذن يتم أولاً تحول الـ G - 6 - P بالأكسدة المباشرة مع تحرير جزيئة CO2 من الكربون رقم /1/ للغليكوز مكوناً بنتوزفوسفات يدعى الريبولوز5- فوسفات -5- Ribulose phosphate وفي الوقت نفسه يتم إنتاج $2NADPH + 2H^+$ أي أن $\frac{1}{6}$ جزيئة الغليكوز قد تحطم في هذا الممر.

ومن أجل جزيئة غليكوز كاملة يجب تكرار العملية 6 مرات مما يحرر في النهاية: $6CO_2$ ويعطي 6 جزيئات ريبولوز 5- فوسفات، (p) – 5 – 6 ribulose و $12 NADPH^+ + 12H^+$.

- أما الطور الثاني La sconde phase فهو الذي يعرف باسم حلقة السكاكر الخماسية المفسفرة Cycle des pentoses phosphate فإنها ستعيد تشكيل

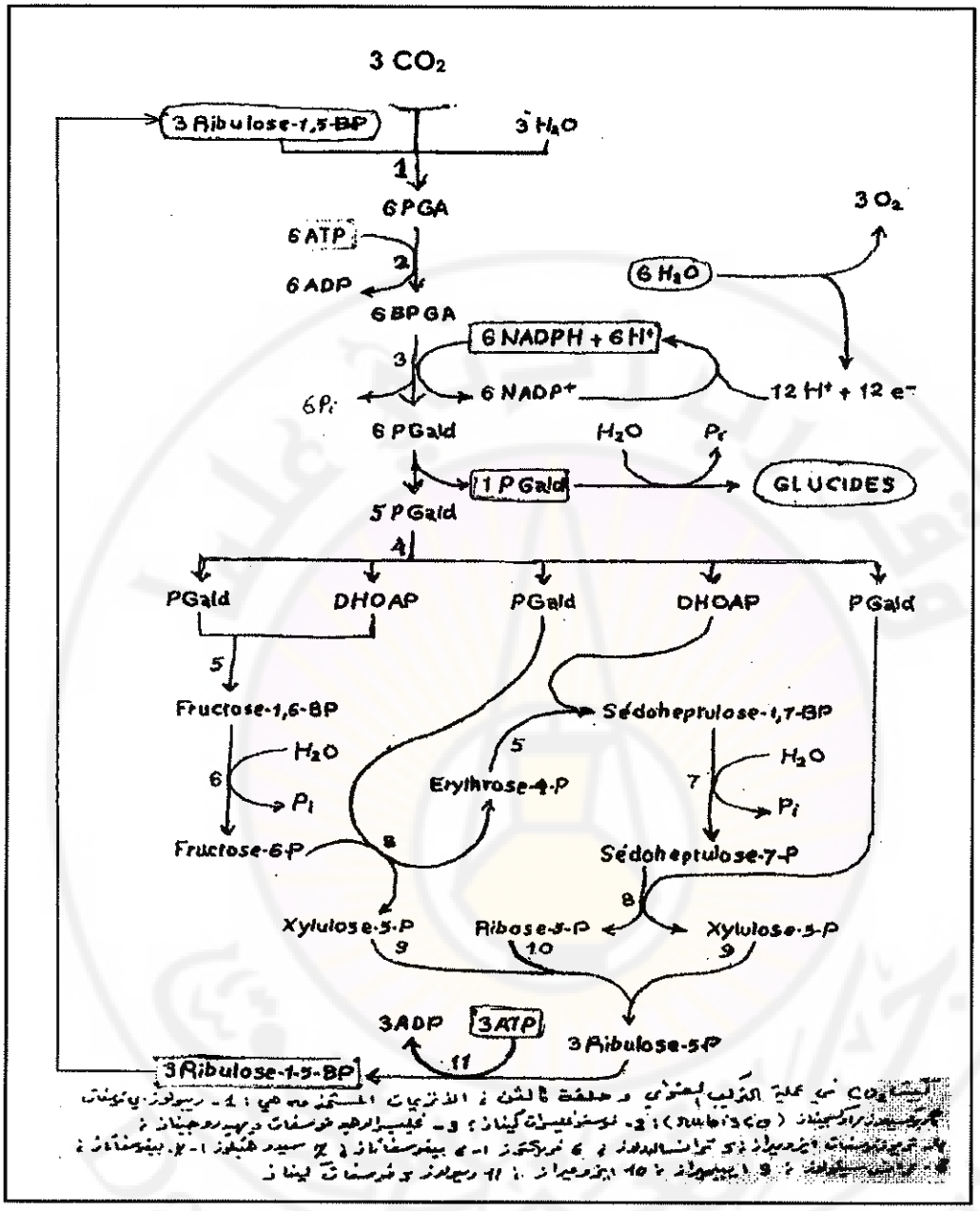
5 جزيئات غليكوز 6- فوسفات اعتباراً من 6 جزيئات ريبولوز 5- فوسفات ويذكر هذا الأمر بما يحدث في حلقة كالفن (كما سنرى في أثناء دراسة التركيب الضوئي) حيث تقوم 5 جزيئات بنتوز فوسفات (أي 15 ذرة كربون) بالتحول إلى 3 جزيئات بنتوز فوسفات (أي 15 ذرة كربون) أما في هذا الممر فإن 6 بنتوزات – مفسفرة (30C) تعطي 5 هكسوزات – مفسفرة (30C). ولو وضعنا جانباً حقيقة أن حلقة السكاكر الضوئية تتم في الحلالة البلاسمية Cytosol وليس في سردة Stroma الصانعة الخضراء (كما في حلقة كالفن) فإن العمليات متشابهة إلى حد يدعو للدهشة مع العمليات التي تتحقق في أثناء حلقة كالفن كما سنرى في دروس التركيب الضوئي وسنكتفي هنا بالإشارة إلى أن حلقة كالفن معقدة إلى حد كبير وتتدخل فيها سكاكر بسيطة Oses تحوي من 3 -7 ذرات كربون ($C_3 - C_7$) وكلها مفسفرة على الكربون ذي الرقم الأعلى، وإن بعض السكاكر مثل (الفريكتوز والسيدوهبتلوز) يمكنها أن ترتبط بجذري حمض فوسفاتي. وتتضمن الحلقة نقل أجزاء ثنائية الكربون (**HOCH2 – CO -**) وثلاثي ذرات كربون (**- HOCH2 – CO – CHOH**) ما بين سيتوز عاطي donneur والدوز متقبل Accepteur وذلك بفعل أنزيمات (الترانس سيتولاز) في الحالة الأولى والترانس الدولاز في الحالة الثانية. كما تتضمن عمليتي نزع جذر الفوسفات لتحرير الـــ الفوسفور غير العضوي (pi) وبحيث تنطلق من 5 جزيئات استر مفسفر (تريوزفوسفات) ونصل إلى 3 جزيئات استر مفسفر (3 بنتوزفوسفات). والمركب الذي يتجدد هو الريبولوز 5 فوسفات علماً أن القابل لـــ CO_2 هو الريبولوز 1 – 5 ثنائي فوسفات أي أن هناك عملية فسفرة جديدة تتطلب الـــ ATP في نهاية الحلقة شكل (10:4).



شكل (9:4)

ممر الهكسوزات أحادية الفوسفات وحلقة البنتوزات المفسفرة

في الأعلى: المحصلة الإجمالية لعمل الممر، في الأسفل: طوري الأكسدة المباشرة (A) وحلقة البنتوزات المفسفرة(B) والأنزيمات المنشطة هي: 1 . غليكوز 6 فوسفات ديهيدروجيناز، 2 . لاكتوناز، 3. فوسفو غليكونات ديهيدروجيناز، 4 . فوسفو بنتوز ايبيميراز، 5 . فوسفو بنتوز ايزو ميراز، 6 . ترانس سيتولاز، 7.ترانس الدولاز، 8 . فوسفاتاز، 9 . غليكوزفوسفات ايزوميراز.



شكل (10:4)

كما أن الأنزيمات التي تتدخل هي من النمط نفسه أو (isoenzymes) لعمليات التماكب أو نقل الأجزاء ثنائية أو ثلاثية الكربون من سيتوز إلى السدوز والمركبات

الوسطية المفسفرة نفسها ($C_3 - C_7$) فقط وحدها معطيات المسألة مختلفة، فحلقة كالفن تدخل في عمليات تركيب هكسوز اعتباراً من CO_2 بينما في حلقة البنتوزات يتم تحطيم هكسوز لتحرير CO2.

- وأخيراً فإن عوامل الإرجاع المتشكلة (FADH2 , NADH ,NADPH) يمكن أن تستخدم في عمليات التركيب الحيوي Biosynthése وتفاعلات أخرى تتطلب عمليات إرجاع. غير أنها يمكن أن تؤكسد من جديد reoxydes بواسطة الأكسجين في أحد مراحل الأكسدة النهائية oxidations teminales (كما سنرى فيما بعد). مؤدية إلى تشكل الـATP بالفسفرة التأكسدية Phosphorylation oxidative (والتي ستخصص لها فقرة خاصة).

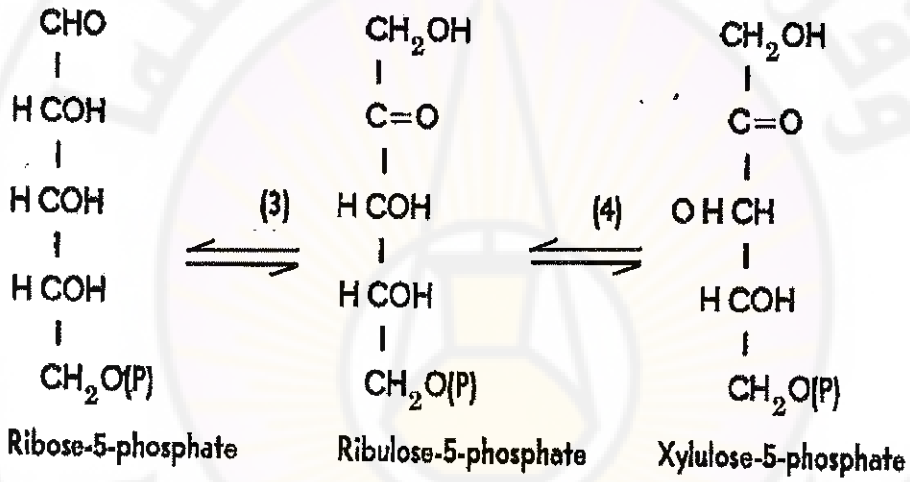
وبالفعل فإن الممر الأول (أي الغليكوليز وحلقة كريبس) يلعب وحده الدور الأهم في هذا المجال، وذلك لأن ممر الـ (HMP) لا ينتج إلا كمية محدودة جداً من الـ ATP وأن دوره الذي يؤديه بامتياز إنما يقتصر على توفير الـ (NADPH) لعمليات الإرجاع المختلفة.

إن المركبات الوسطية، وبخاصة الحموض السيتونية acides cetoniques (أو الخلونية) في الممر الأول والبنتوزات (Pentoses) في الممر الثاني فإنها تستخدم في عمليات التركيب الحيوي Biosynthéses.

الأنزيمات الضرورية لتفاعلات ممر البنتوزفوسفات :

لقد تم العثور على الأنزيمات المطلوبة لتفاعلات ممر البنتوزفوسفات في المواد النباتية وبخاصة في خلاصات أوراق السبانخ وذلك من قبل أكسلرود ورفاقه Axelrod et al عام 1953 حيث أقيم البرهان على تشكل الهكسوز اعتباراً من وحدات من البنتوز بواسطة تفاعلات كان السيدوهبتلوز والتريوز فسفات مركبين

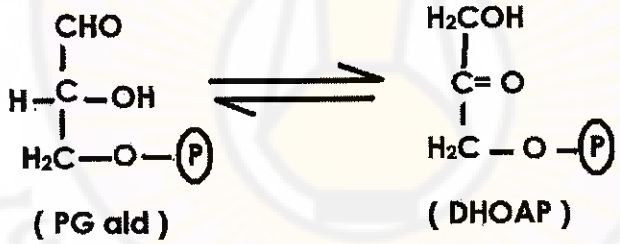
انتقاليين فيها. كما تمكن Gibbs ورفاقه عام 1954 من عزل غليكوز فوسفات مشع اعتباراً من محضرات من البازاليا كانت قد زودت ببنتوز فسفات موسومة وسماً نوعياً. كما تم التأكد من وجود أنزيمات منوعة تعمل على إجراء تبدلات تماكبية في البنتوزات الفسفاتية وإن عمل هذه الأنزيمات شرط ضروري مسبق لتخريب البنتوز ، فالفوسفوريبو إيزوميراز هي واحدة منها وتحقق تفاعل تحول الريبوز 5 فوسفات إلى ريبولوز –5– فوسفات وهو معادل للتفاعلات التي تحققها ايزوميراز الهكزوز فوسفات والتريوز فوسفات.



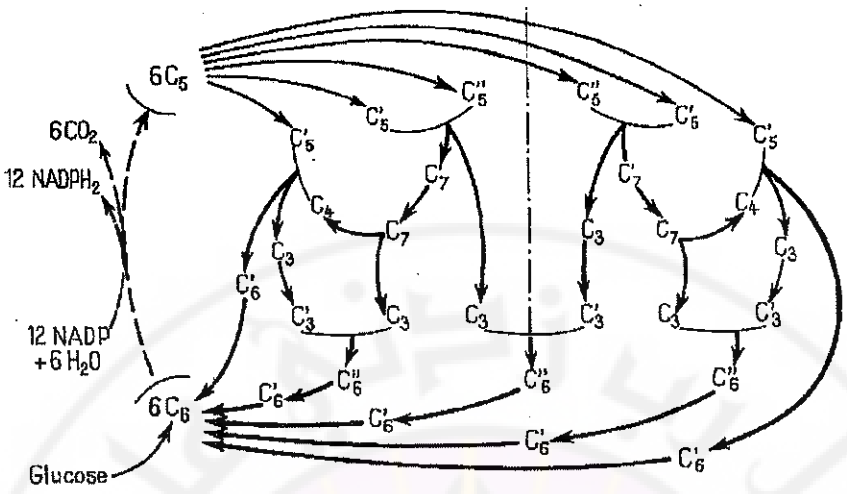
أما أنزيمة الترانس سيتولاز (أو الترانس كيتولاز) فإنها تحقق بوجود التيامين بيرو فوسفات (TPP) وشوارد Mg^{++} فصل ذرتي كربون من الكسيللوز – 5 – فوسفات إلى الريبولوز –5– فوسفات لإنتاج السيدوهبتولوز فوسفات والتريوز فوسفات (التفاعل رقم6 يسار الشكل9:4) وقد تمت تنقية هذه الأنزيمة بشكل رفيع اعتباراً من أوراق السبانخ من قبل Horecker ورفاقه عام 1953.

يتعرض السيدوهبتلوز الناتج عن التفاعل رقم 6 إلى تأثير أنزيمة الترانس الدولاز Transaldolase المتطلبة هي الأخرى لتأمين بيروفوسفات TPP حيث تقوم بنقل

وحدة ثلاثة الكربون C_3 (دي هيدروكسي استون فوسفات DHDAP) إلى الفوسفو غليسر ألدهيد لإعطاء الإريتروز 4 فوسفات والفريكتوز –6 – فوسفات (التفاعل رقم 7). أما الإريتوز –4– فوسفات الناتجة عن التفاعل رقم /7/ فتقوم بدور المتقبل في تفاعل الترانس سيتولاز والكسيللوز –5– فوسفات بدور العاطي للجزيئة الثنائية الكربون C_2 وتكون النواتج من الفريكتوز –6– فوسفات والـ 3 فوسفو غليسر ألدهيد (التفاعل رقم 6 يمين الشكل 9:4) والحصيلة الصافية للتفاعلات السابقة هي أن ثلاث جزيئات من البنتوز فوسفات قد تحولت إلى جزيئتين من الهكسوز فوسفات وجزيئة واحدة من التريوز فوسفات. فإذا ما دخلت ست جزيئات من الغليكوز –6– فوسفات ممر البنتوز فسفات تنتج عنها ست جزيئات من CO_2 (تأتي فقط من الكربون رقم واحد C_1) و12 جزيئة NADPH وأربع جزيئات من الهكسوز فوسفات وجزيئتان من التريوز فوسفات ايزوميراز يتحقق التفاعل.



وبوجود أنزيمة الألدولاز Aldolase (أو الترانس الدولاز) تفاعل رقم /7/ يمين الشكل (9:4) ص(74) يمكن لجزيئتي التريوز فوسفات إعطاء وحدة إضافية من الهكسوز وهكذا يمكن وضع التفاعلات في حلقة تدخلها (6) جزيئات من الهكسوز فوسفات وتعطي ست جزيئات CO_2 شكل (11:4).



شكل (11:4)

حلقة البنتوزات المفسفرة مختصرة بدون أية إشارة إلى تثبيت أو نزع الماء أو جذر الفوسفات PO_3H_2

وتبين كيف أن بالإمكان تشكيل 5 جزيئات هكسوز إعتباراً من 6 جزيئات بنتـــوز فسفات . وهذه الجزيئات الست تشكلت إعتباراً من أكسدة 6 جزيئات هكسوز (5 مـــن الداخل وجزيئة واحدة من خارج الحلقة) حيث:

C5 : ريبولوز 5 فوسفات

C6 : غليكوز – 6 – فوسفات

C6 : فريكتوز 1 – 6 ثنائي فوسفات

C3 : 3 فوسفو غليسير ألدهيد

C3 : DHOAP

C4 : اريتروز 4 فوسفات

C5 : ريبوز 5 فوسفات

C5 : كسيللوز 5 فوسفات

C7 : سيدوهبتلوز 1 – 7 ثنائي فوسفات

C7 : سيدو هبتلوز 7 فوسفات

– تختلط الهكسوفوسفات الناتجة عن الدورة الواحدة للحلقة مع مجمع الهكسوزات الأصلي مما يعرضها لدخول الحلقة مرات عديدة كما أنه بإمكان التريوز فوسفات الناتجة أن تدخل طريق التحليل الغليكوزي متحولة إلى بيروفات.

لم يجر التحري في المواد النباتية كلاً بمفردها عن وجود أنزيمات ممر البنتوز فوسفات جميعها غير أن الانتشار الواسع لأنزيمات الأكسدة في النباتات المدروسة واكتشاف التسلسل بأكمله في بعض الخلاصات النباتية وعزل الترانس سيتولاز والترانس الدولاز وأنزيمات الإيزو ميراز الضرورية بشكل نقي تؤكد أن ممر البنتوز فوسفات هو أحد الممرات – إلى جانب الممرات المعروفة الأخرى – التي يتم خلالها تخريب السكاكر.

ممر البنتوز فوسفات في الجسم الحي In vivo :

يمكن اعتبار ممر البنتوز فوسفات بأنه انحراف لوحدات الهكسوز عن ممر التحليل الغليكوزي التقليدي أو أنه بعبارة أخرى طريق مختصرة حول مرحلة الألدولاز على الطريق الممتد بين الهكسوز والبيروفات. وعلى نحو آخر إذا سد الطريق بتحول التريوز فوسفات إلى هكسوز ، كانت الحلقة وحدة متكاملة مستقلة يمكن للغليكوز – 6 – فوسفات أن يتأكسد بواسطتها أكسدة كاملة. فلو كان لأكسدة NADPH أن تقترن بإنتاج ATP إذن لكان الممر من حيث قدرويته مجدياً. غير أن استجرارات الـ NADPH الأخرى كالأكسدة بواسطة جمل الأكسيداز المنحلة والاستخدام في العمليات الإرجاعية الهامة في الخلية تستحق هي أيضاً أن تؤخذ بعين الاعتبار.

يعرف عن بعض النسج كما في سلاميات البازيلياء والكوليوبتيل أنها تشتمل على الأنزيمات الرئيسية لممري EMP والبنتوز فوسفات كليهما حسب Gibbs ورفاقه عام 1959 وأن هذه الأنزيمات إنما توجد في الطور المنحل من البروتو بلاسمى.

أما السؤال عمن يحدد مبلغ إنعطاف الغليكوز – 6 – فوسفات إلى ممر البنتوز فوسفات فإنه يصبح حرجاً مادام الموضوع ليس في ظاهره مجرد تنافس أنزيمي على مداد مشترك. وفي الوقت الحاضر يمكن اعتبار مظهرين لهذا الإشراف:

أ- شدة إعادة أكسدة NADPH التي يمكن أن تحدد حقاً انحراف الغليكوز نحو تسلسل البنتوز فوسفات.

ب- والآثار المثبطة لمركبات تسلسل البنتوز فسفات الانتقالية مثل (6– فسفو غليكونات اريتروز –4– فوسفات) على إيزوميراز الغليكوز 6 فوسفات وقد جاء البرهان على اشتراك ممر البنتوز فوسفات في استقلاب النبات من تجارب الوسم بالكربون 14(C^{14}) والتي يمكن أن تلخص على النحو التالي:

وجود السكاكر الفوسفاتية الثلاثية C3 والرباعية C4 والخماسية C5 والسداسية C6 والسباعية C7 الكربون في النبات : وأن اشتراك هذه المركبات في عمليات التركيب الضوئي في أوراق النبات قد أصبح واضحاً من خلال استخدام $C^{14}O_2$ (حسب Benson ورفاقه 1952) أما إن السكاكر الخماسية C5 والسباعية C7 الكربون تستقلب بنشاط في الظلام وفي نسج نباتية غير خضراء فقد جاء إثباته في وقت متأخر نسبياً حيث بين KrotKov ورفاقه عام 1955 قابلية التحول المتبادل بين الهكسوزات والبنتوزات كما أظهر Zill and Tolbert 1954باستخدام (السيدو هبتلوز C^{14}_7) إنه يمكن تحويل كربونه في الظلام إلى مركبات منوعة تتضمن حموضاً أمينية (A.A.) وسكاكر رباعية الكربون (C4) وخماسية (C5) وسداسية الكربون (C6).

وهكذا يمكن القول إن بعض الخلايا النباتية على الأقل تملك الجهاز اللازم لتحقيق تفاعلات ممر البنتوز فوسفات وإنه بالإمكان إظهار قدرة هذا الجهاز على العمل فعلاً في الجسم الحي (In vivo).

أهمية ممر البنتوز فوسفات في التحطيم التنفسي للغليكوز:

إن تحطيم جزيئة الغليكوز الكامل عن طريق أي من الممرات يؤدي في نهاية الأمر إلى ظهور كربوناتها بأجمعها على شكل CO_2 إلا أن ظهور بعض ذرات الكربون في الجزيئة الواحدة بشكل CO_2 قد يأتي مبكراً بالنسبة لبعضها الآخر وذلك تبعاً للممر المتخذ وبينما تتم الأجزاء المتبقية من جزيئته التفاعلات المختلفة وتجتاز مجامع المركبات الانتقالية تظهر الفحوم المتبقية بصورة متتالية والفارق الهام في هذا الموضوع بين الممرين الذين نملك الدليل على صحتهما هو التالي:

بالنسبة لجزيئات الغليكوز التي تتخرب حصراً بواسطة تسلسل EMP (انشطار إلى جزيئتين متكافئتين من البيروفات) فإن ذرات الكربون الأولى التي تظهر في CO_2 هي التي تحتل المقامين 3 و 4 أما ذرات الكربون رقم 2 و 5 فتظهر بعد أن تدور الوحدة الاستقلابية المتبعة دورة كاملة في حلقة كريبس وأخيراً تظهر ذرات الكربون 1 و 6 دون تمييز بعد دورات متتالية.

أما جزيئات الغليكوز الأخرى التي تدخل ممر البنتوز فوسفات فعلى العكس من ذلك فإن ذرة الكربون رقم /1/ هي التي تظهر أولاً ولا يترافق ذلك مع C6 لأن تحويل C6 إلى CO_2 إنما يتحدد بمصير التريوز الناتج عن ممر البنتوز فوسفات. هل سينقلب إلى بيروفات أم أنه سيعود فيدخل في الحلقة من جديد . وفي كلتا الحالتين لن يأتي ظهورها بالمقارنة مع ظهور ذرة الكربون 1(C1) إلا متأخراً جداً ويبين الجدول التالي بعض النتائج التي تظهر مدى مساهمة ذرات كربون جزيئة الغليكوز كل بمفرده في CO_2 التنفسي.

ومع ذلك فإن هناك صعوبة في تقدير مساهمة ممر البنتوز الخماسي في عمليات هدم السكاكر بشكل دقيق غير أن التجارب السابقة إضافة إلى دراسات أخرى عديدة

تؤكد أن عمليات الهدم عن طريق تسلسل البنتوز فوسفات يتعهد بإنجاز هدم ثلث جزيئات الهكسوز المستخدمة في التنفس وأن العامل الحاسم في هذا المجال إنما هو معدل استخدام الـــ NADPH الناتج عن أكسدة الغليكوز – 6 – فوسفات في العمليات التركيبية والإرجاعية. وأن هذا الاستخدام هو الذي يتحكم حسب ديكنز ورفاقه Dickens et al عام 1959 بشدة المرور عبر تسلسل البنتوز فوسفات وكل عامل يساهم في تنشيط أكسدة الـــ NADPH يساهم بالتالي في تفعيل ممر البنتوزات المفسفرة في نسج النباتات كما يؤكد Rees و Beevers وغيرهما.

(جدول /5/ مساهمة ذرات كربون جزيئة الغليكوز كل بمفرده في CO_2 التنفسي)

النسج والمدة بالساعات	النسبة المئوية لـــ CO2 المتنفس اعتباراً من ذرات الكربون الفردية						البـــاحثون
	1	2	3	4	5	6	
قمة جذور الذرة (6)	11	8	32	32	8	10	Butt and Beevers1960
ثمرة البندورة (2)	16	6	32	32	6	7	Barbour etal (1958)
ثمرة الفليفلة (10)	20	13	24	24	13	7	Doyle and Wang 1958
شرائح الجزر الغضة (6)	19	10	27	27	10	6	Rees and Beevers 1960
شرائح الجزر المغسوله (3)	28	12	20	20	12	9	Rees and Beevers 1960
شرائح البطاطا المغسولة (6)	25	15	18	18	15	9	Rees and Beevers 1960

حلقة الحموض ثلاثية الكربوكسيل T.C.A أو ما يعرف بحلقة كريبس (Le cycle de krebs)

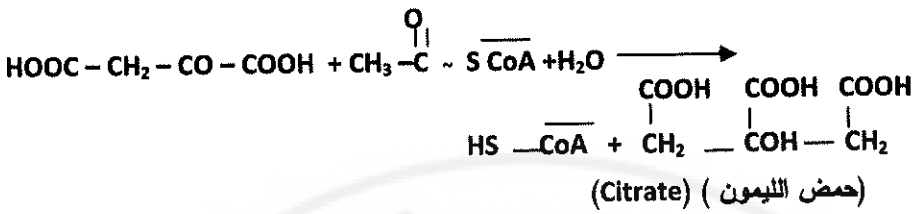
ا- تسلسل تفاعلات حلقة كريبس :

يطلق على حلقة الحموض ثلاثية الكربوكسيل T.C.A اسم العالم الإنكليزي Krebs الذي اكتشفها وبين مراحلها عام 1937 هذه الحلقة التي يتم خلالها تحطيم كامل للأستيل Acetyl الناتج عن البيروفات التي تشكلت بنهاية عملية التحليل الغليكوزي Glycolyse(كما سبق ورأينا ص 39) وتحوله (أي الأستيل) إلى CO_2 و 2H أي ($2H^+ + 2e^-$ =) الذي يتم اقتناصها من قبل الكوأنزيمة NAD والكوأنزيمة FAD فالأستيل بصيغته الفعالة (النشطة)، أستيل كوأنزيم A تتكفل به جزيئة حمض الحماض الخلي (Oxaloacetate) ليتم التحطيم بشكل تدريجي وفي الوقت نفسه يتم إعادة تركيب حمض الحماض الخلي أو الأكزالواستات. ويوضح الشكل (12:4) مراحل حلقة كريبس والتي يمكن تلخيصها بالخطوات التالية:

إن الجسم (C2) المتشكل نتيجة نزع CO_2 من حمض البيروفي هو الأستيل كوأنزيم A (كما سبق وأشرنا) والتفاعل هو الآتي:



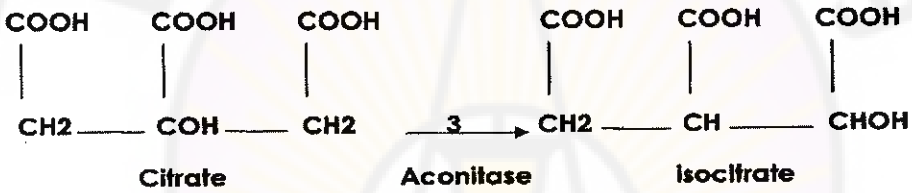
يتحد الأستيل كوأنزيمة A التي تحوي على رابطة غنية بالطاقة مع حمض الحماض الخلي بفضل أنزيمة تكاثفية هي السيترات سنتاز لإعطاء الليمونات (Citrate).



(حمض الليمون) (Citrate)

يحوي حمض الليمون (أو الليمونات) ست ذرات كربون (C6) وثلاث وظائف كربوكسيلية (ومن هنا تسمية حلقة T . C. A)

تتعرض السيترات إلى عملية تماكب Isomerisation بوجود أنزيمة الأكونتياز Aconitase لإعطاء الأيزو سيترات.



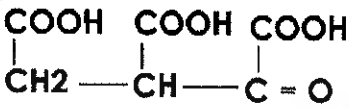
علماً أن هذا المرور من السيترات إلى الأيزو سيترات لا يتم بشكل مباشر وإنما يمر بمرحلة وسيطة يتشكل فيها حمض السيس اكونتيك أو السيس اكونيتات ذات الصيغة:



As . cis Aconitique

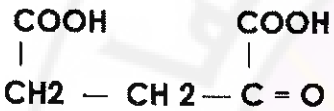
الناتجة عن فقدان السيترات لجزيئة ماء H2O تستعيدها لدى تشكيل الأيزو سيترات.

تتعرض جزيئة الأيزو سيترات إلى عملية نزع للهيدروجين متحولة إلى مركب مرحلي هو حمض اوكزالوسوكسينات وهو سداسي ذرات الكربون (C6) وصيغته هي:



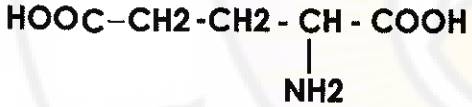
اكزالوسوكسينات

تتعرض الأكزالوسوكسينات إلى عملية نزع CO_2 من أحد جذور الكاربوكسيل لإعطاء مركب خماسي ذرات الكربون (C5) هو حمض α سيتو غلوتاريك وصيغته هي التالية :

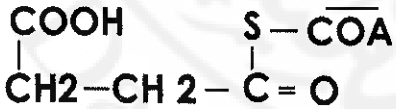


سيتو غلوتارات α

والـ α سيتوغلوتارات مركب على درجة كبيرة من الأهمية نظراً لكونه يتحد بسهولة مع النشادر لإعطاء حمض أميني هو حمض الغلوتاميك أو الغلوتامات Glutamate.

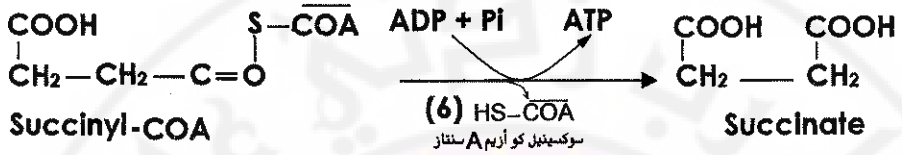


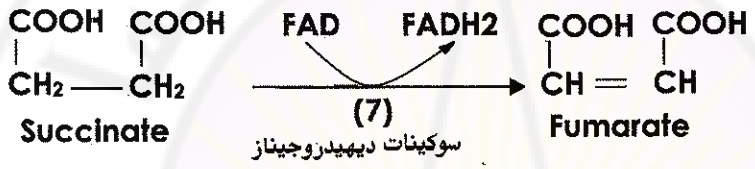
يتحول حمض α سيتو غلوتاريك بعملية ديكاربوكسلة (نزع CO_2) جديدة وبوجود الكوأنزيمة A إلى السوكسينيل كوأنزيم A ذي الصيغة:



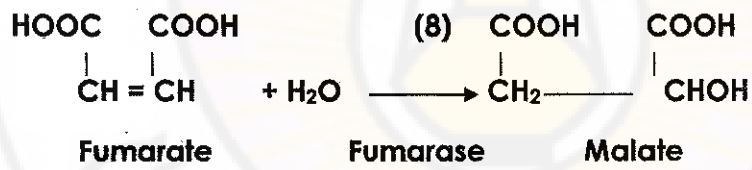
ويترافق هذا التفاعل بفقدان الهيدروجين كذلك، أي أن هناك تدخلاً لأنزيمة ديهيدروجيناز إلى جانب الديكاربوكسيلاز تفاعل رقم /5/. يتحول السوكسينيل كوأنزيم A إلى السوكينات Succinate ويحول الرابطة الغنية بالطاقة التي يتمتع بها إلى الـ

ADP و Pi محولاً إياهما إلى ATP (تفاعل 6) تتعرض السوكسينات بعد ذلك لعملية أكسدة بواسطة بروتين بضم الـــ FAD (هـــي عبـــارة عـــن أنزيمـــة Succinate deshydrogenase) وتتحول (أي السوكسينات) إلى فومـــارات Fumarate وفـــق التفاعل رقم (7):

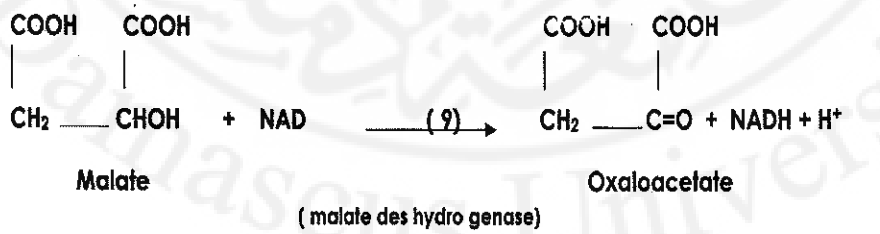




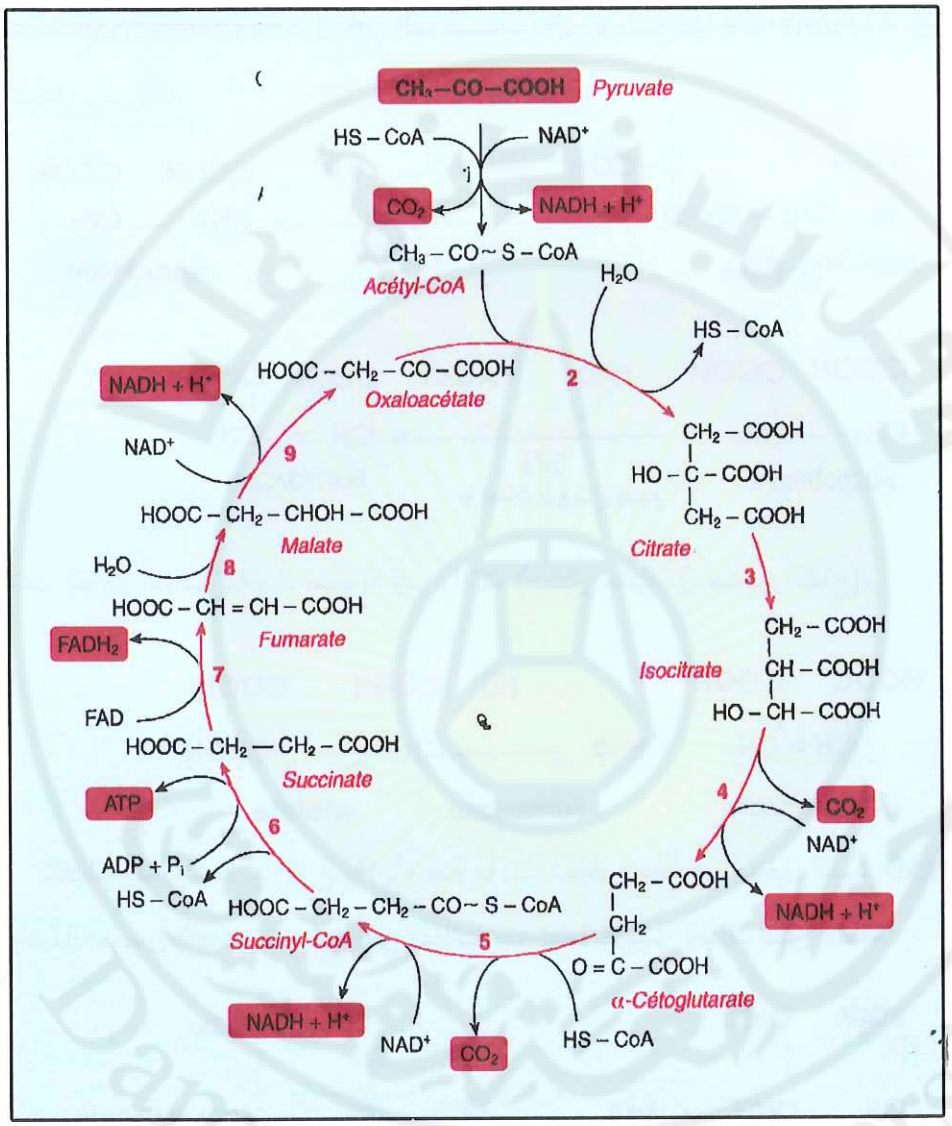
تثبت الفومارات جزيئة ماء متحولة إلى مالات (حمض ماليك أو حمض التفاح).



تتأكسد المالات بعملية نزع H_2 بأنزيمة مالات ديهيدروجيناز وتـــدخل الـــ NAD لإعطاء حمض الحماض الخلي الذي انطلقت منه حلقة كريبس وبذلك تغلق الحلقة.



وتكون الأكزالواستات متوفرة لتقبل جزيئة جديدة من الأستيل كوأنزيم A مما يسمح لحلقة كريبس بالاستمرار في الدوران.



شكل (12:4)

حلقة كريبس

محصلة حلقة كريبس:

إذن، واعتباراً من حمض البيروفيك (البيروفات) فقد حصلنا على ثلاث جزيئات CO_2 (اثنتان داخل الحلقة وجزيئة في أثناء تشكيل الأستيل كوأنزيم A وخمس جزيئات من H_2 واحدة منها في أثناء تشكيل الأستيل كوأنزيم A وإذا تجاوزنا كتابة صيغة حمض البيروفي غير الشاردية تكون لدينا المحصلة وفق المعادلة التالية:

$$CH_3 - CO - COOH + 4NAD^+ + FAD + ADP + PI + 2H_2O \longrightarrow 3CO_2 + 4\ NADH + 4H^+ + FADH_2 + ATP$$

ومن أجل توازن المعادلة من حيث عدد ذرات الهيدروجين والأكسجين (في طرفي المعادلة) لا بد من الأخذ بعين الاعتبار أن: $ADP + Pi = ATP + H_2O$

أي أن التفاعل السابق (محصلة حلقة كريبس) يصبح معادلاً لما يلي:

$$CH_3 - CO - COOH + 3H_2O \longrightarrow 3CO_2 + 10\ H$$

وهي متوازنة بالنسبة لجميع الذرات الداخلة في تفاعلات الحلقة.

أما ما يتعلق بالمحصلة الطاقية Energetique الإجمالية لهدم سكر ما عبر التحليل الغليكوزي (Glycolyse) وحلقة (T.C.A) أو حلقة كريبس فقد تم احتسابها من خلال عدد جزيئات الـ ATP التي تشكلت فعلاً خلال عمليات الهدم (أي عمليات الفسفرة المرتبطة بالمداد Phosphorylation Liée au substrat وجزيئات ATP التي تنتج عن عمليات أكسدة المرجعات المتشكلة (أو الفسفرة التأكسدية Phosphorylation Oxydatives فمن أجل جزيئة بيروفات متشكلة يتم هدمها لاحقاً، تتحقق عمليتا فسفرة مرتبطة بالمداد عبر ممر الغليكوليز (التحليل الغليكوزي) وثالثه خلال حلقة كريبس وهذا يقابل بالنسبة لجزيئة غليكوز (أي :2 بيروفات = دورتين لحلقة كريبس) تشكل 6 جزيئات ATP غير أنه لا بد هنا من الإشارة إلى أن الخلية تستخدم جزيئتي ATP

من أجل تشكيل الغليكوز – 6 – فوسفات والفريكتوز 1 – 6– ثنائي الفوسفات وبالتالي فإن الربح الصافي لهذه الفسفرة المرتبطة بالمداد إنما هو (4 ATP) وليس ست جزيئات. أما فيما يتعلق بالفسفرة التأكسدية حيث إن أكسدة جزيئة من الـ NADH بالأكسجين O_2 تسمح – كما سنرى – بتشكيل (3 ATP) وأن أكسدة الـ $FADH_2$ تسمح بتشكيل 2 ATP وبما أن تحطيم جزيئة غليكوز تؤدي، عبر حلقة كريبس إلى تشكيل 8 NADH و 2 FADH2 أو ما يعادل طاقة كامنة = 28 ATP أي (3×8) +(2×2) = 28 ATP وهناك إمكانية لإضافة كميات الـ ATP التي يمكن أن تتشكل نتيجة أكسدة الـ 2NADH المتشكلتان خلال ممر التحليل الغليكوزي. وفي كل الأحوال فإن جزيئات الـ NADHهذه تتشكل داخل الحلالة البلاسمية Cytosol وإن إمكانية إعادة أكسدتهما تتم داخل الخنيدرات mitochondries بأسلوب أكسدة خاص يكلف 1 ATP لكل NADH(كما سنرى لاحقاً) وبالتالي فإن الربح ليس إلا: **2 × 2 = 4 ATP**

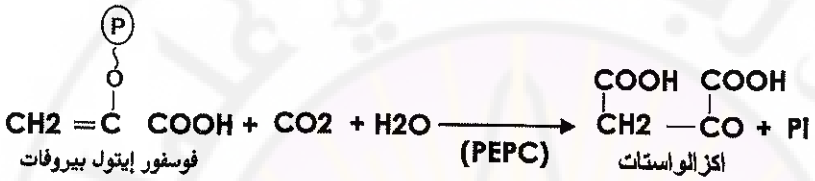
ويكون لدينا بالإجمال ربح طاقي صافي = (36 ATP) لكل جزيئة ose مهدمة أو مايعادل 1055 KJ في الشروط النظامية وهذا يعني مقارنة بالـ 2870 كيلو جول التي تنتج عن هدم الغليكوز (انظر المعادلة ص22) أن المردود هو 37% وهو مردود يفوق بكثير المردود في حالة التخمر الكحولي كما سبق ورأينا.

بعض البدائل Variantes لاستمرار دوران حلقة كريبس :

يبدو أن مستوى مركبات حلقة كريبس (T. C.A) الانتقالية في الخنيدرات لدى أكسدتها للبيروفات في الجسم الحي (In vivo) يبقى منخفضاً على العموم. ولذلك فإن أي استنزاف للمركبات الانتقالية سيكون له أثر آني في تجديد الأكزالواستات متقبل

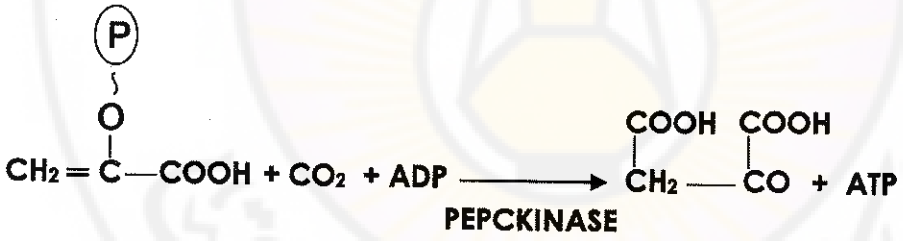
Accepteur الجزيئات ثنائية الكربون (الأستيل كوأنزيم A) فالتفاعلات التي تعبأ بواسطتها الأكزالواستات أو الحموض الرباعية ذرات الكربون المتصلة بها تصبح عندئذ ذات أهمية حيوية لأجل استمرار حلقة T.C.A في العمل. وهناك ثلاثة بدائل (أو طرق) لتحقيق التعبئة المذكورة بتثبيت CO_2 وهذه الطريق هي:

أ- إنتاج الأكزالواستات بواسطة تفاعل كربوكسيلاز الفسفواينول بيروفات (PEP) وفق التفاعل:

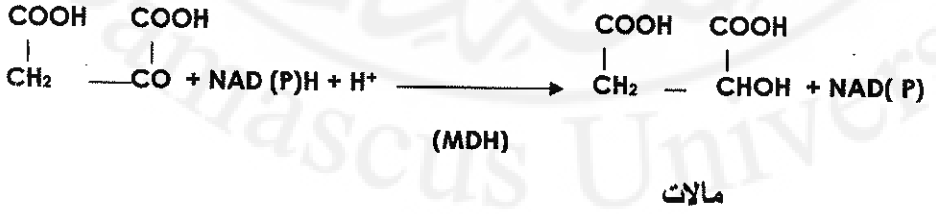


وتؤمن الطاقة اللازمة لتثبيت CO_2 من الرابطة الغنية بالطاقة (~) للـ (PEP).

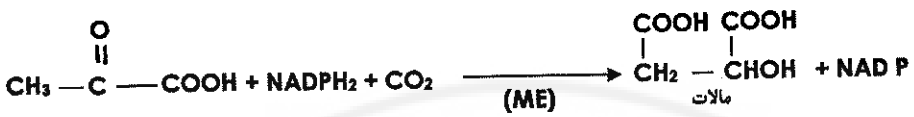
ب- إنتاج الأكزالواستات بواسطة أنزيمة كربوكسي كيناز الفوسفواينول بيروفات (PEP).



ج- إنتاج المالات بواسطة الأنزيمة التفاحية النازعة للهيدروجين Malate deshydrogenase أو(MDH) وذلك اعتباراً من الأكزالواستات وفق التفاعل:



كما يمكن إنتاج المالات بواسطة الأنزيمة التفاحية (Malate Enzyme) اعتبـــاراً من البيروفات.



يطلق على هذه الممرات التي تزود حلقة (T . C . A) بالمالات والأكزالواســتات شكل (13:4) اسم (Anaplerotique) وهي كلمة إغريقية تعني التعبئة مجدداً أمـــا حلقة الغليوكسيل شكل (8:4) فإنها هامة، كما سبق ورأينا بصورة خاصة في البذور الزيتية وفيها لا يتشكل الأستيل كوأنزيم A من البيروفات وحسب وإنمـــا أيـــضاً مـــن تحطيم الحموض الدسمة داخل الغليوكسي زوم.

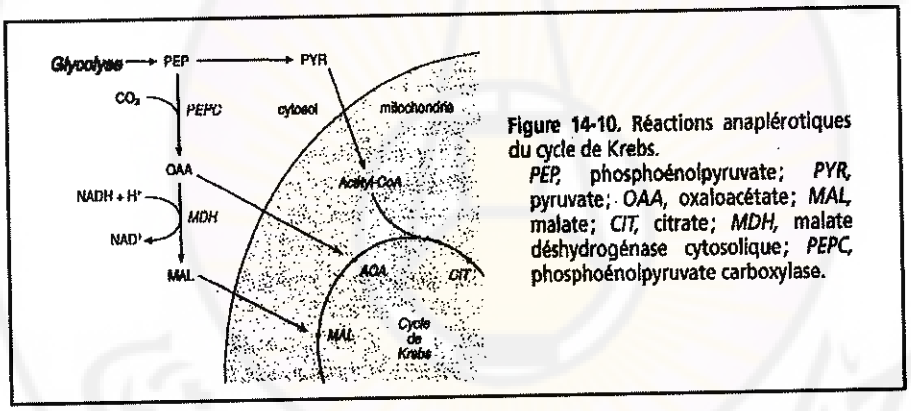


Figure 14-10. Réactions anaplérotiques du cycle de Krebs.
PEP, phosphoénolpyruvate; *PYR*, pyruvate; *OAA*, oxaloacétate; *MAL*, malate; *CIT*, citrate; *MDH*, malate déshydrogénase cytosolique; *PEPC*, phosphoénolpyruvate carboxylase.

شكل (13:4) تفاعلات التعبئة لحلقة كريبس

أدلة أكسدة البيروفات عن طريق حلقة كريبس:

أ- ظهور حموض حلقة كريبس وتحول بعضها إلى بعض:

لقد أقيم الدليل على وجود حموض حلقة TCA في جميع النسج التي درست بإعتناء، كما تم إثبات تحول الحموض لبعضها بعضاً وعلى نطاق واسع كتشكل

السيترات من المالات والسيترات من السوكسينات والفومارات مما يؤكد **حقيقة** تفاعلات حلقة TCA.

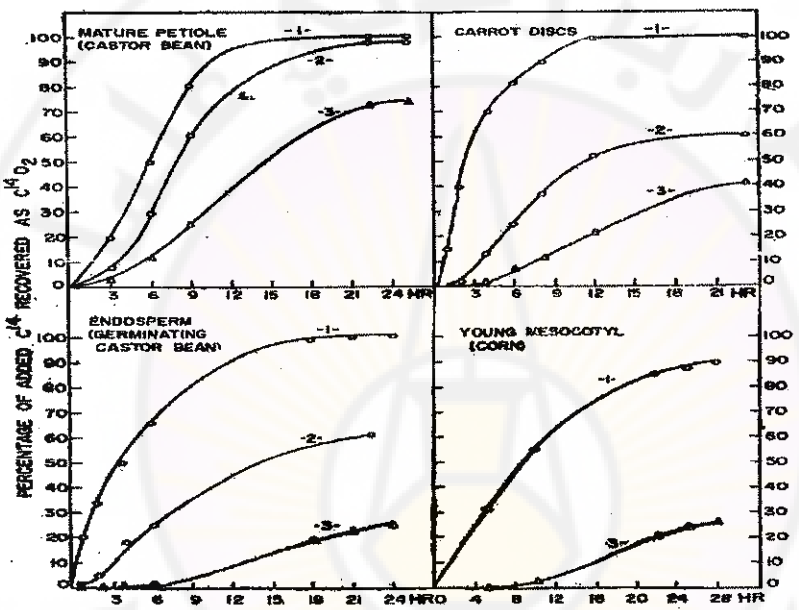
ب- زيادة امتصاص الأكسجين O_2 بعد إضافة حموض حلقة TCA كالمالات والسيترات لبعض النسج النباتية، وقد اعتبر ذلك دليلاً على تولي حلقة TCA عملية التنفس، غير أن هذا الاستنتاج غير دقيق إذ إن بإمكان الحمض أن يتأكسد جزئياً (وبأنزيمات من خارج الخنيدرة) مما يؤدي إلى زيادة O_2 الممتص دون زيادة حتمية في الأكزالواستات ودون التحريض بالتالي على رفع معدلات أكسدة البروفات في حلقة TCA.

ج- تجارب الحموض الموسومة بالكربون C^{14} :

يتوافر حالياً قدر كبير من المعلومات المأخوذة من تجارب زودت النسج النباتية فيها بكميات قليلة نسبياً من الحموض أو الأمددة الأخرى الموسومة فجاء ظهور الكربون C^{14} في الأعضاء الأخرى من الحلقة فقد أجرى بوريس Burris ورفاقه تحريات رائدة في هذا الإتجاه فوصفوا تضمين C^{14} السريع اعتباراً من المالات والفومارات والغليكولات. وأكد بوريس ورفاقه أن بالإمكان تأويل معطياتهم بالإعتماد على حلقة TCA فاعلة إلى جانب تفاعلات مساعدة ومع ذلك ساورهم الشك بسبب عدم تساوي النشاط النوعي للحموض المختلفة حتى بعد تعريض طويل للمركبات الطليعية الموسومة بالكربون C^{14}.

أما الدليل على قيام حلقة TCA بالعمل إنما أتى من التجارب التي كانت تزود النسج النباتية فيها بالبيروفات الموسومة وسماً نوعياً. فقد برهن بوهلر ورفاقه 1956 Buhler et al باستخدام البيروفات الموسومة في الكربون رقم 2 ($Pyruvate - 2 - C^{14}$) من قبل ثمار البندورة فكان بين النواتج المالات (حيث يشغل

C^{14} في معظمه الوظيفة الكربوكسيلية) والسيترات. كما أجرى نيـل وبيفـرز Neal and Beevers 1960 مقارنة بين استخدام كل من البيروفات الموسومة في الكربون رقم (1) والكربون رقم (2) والكربون رقم (3) من قبل نسج نباتيـة منوعـة فكـان الترتيب في ظهور ذرات الكربون كلاً بمفرده فـي CO_2 المتـنفس النقطـة الأولـى الجديرة بالإهتمام شكل (14:4).



شكل (14:4)

استخدام البيروفات الموسومة من قبل نسج نباتية مختلفة حضنت نماذج متساوية من النسج المذكورة مع نماذج متساوية من البيروفات الموسومة في ذرات الكربون رقم C^{14} ,1-,2-,3- ثم جرت معايرة C^{14} في CO2 المتنفس (حسب نيل وبيفرز 1960)

ففي النسج العديدة المدروسة يبدأ كربون البيروفات رقم – 1 – بالظهور في CO_2 بصورة آنية ويستمر انطلاقه بمعدل مرتفع إلى أن يستوفي بكامل كميته ثم يعقبه على

الترتيب C – 2 والكربون C – 3 فلا يأتي ظهورهما في بعض النسج إلا بعد فترة تأخر غير قصيرة.

ويفهم من الشكل (12:4) أن كربون البيروفات الأصلية رقم C-2 لا يبدأ بالظهور بحالة CO_2 إلا بعد خطوة الإيزوسيتريك ديهيدروجيناز Isocitric deshydrogenase في الدورة الثانية للحلقة وإنه لا بد من اكتمال دورة تالية قبل أن يظهر أي قدر من الكربون C-3 بشكل CO_2 . فالمساهمة المتبدلة للفحوم المختلفة مع الزمن كما تظهر في الشكل (14:4) أعلاه تبدو إذن منسجمة انسجاماً واضحاً مع حدوث انتزاع تأكسدي أولي لـ CO_2 ينشأ عنه استيل كوأنزيم A يعقبه دخول في حلقة TCA.

- **تجارب المثبطات :**

يبدو أن استخدام المالونات (Malonic acid) – وهو المثبط التقليدي للسوكسينات ديهيدروجيناز Succinate deshydrogenase (تفاعل رقم 7 في حلقة TCA ص (88) يشكل أداة ملائمة بصورة خاصة للبت فيما إذا كان تسلسل TCA يعمل حقاً في تنفس نسيج من النسج النباتية ومع ذلك فإن التجارب الأولى لاستخدام هذا المثبط في النسج النباتية قادت إلى استنتاجات متضاربة يعود بعضها إلى درجات الـ PH المستخدمة (مرتفعة) مما يحول دون دخول المثبط . ومع ذلك تم الوصول في العديد من النسج إلى تثبيط O_2 الممتص تثبيطاً ملموساً يمكن رده بصورة معقولة إلى عرقلة عمل السوكسينات ديهيدروجيناز وتراكم السوكسينات في بعض هذه النسج لانعدام إمكانية تحوله إلى فومارات Fumarate. وتزداد هذه العملية أهمية إذا قدمنا إلى النسج النباتية في التجربة حمض الليمون (سيترات) أو الإيزوسيترات أو السيتو

غلوتارات Cetoglutarate ..... الخ ذلك أن هذه الحموض تؤدي إلى تشكل حمض السوكسيني (حمض الكهرباء أو السوكسينات) . كما أن هذا المثبط (أي المالونات) سيؤدي في النهاية إلى عدم تشكل حمض الحماض الخلي (الاكزالواستات) وبالتالي فإن نواتج البيروفات سوف لا تجد جسماً متقبلاً تتحد معه. مما يؤدي إلى تجميع البيروفات والخلات في النسج، أما إذا أضفنا إلى الوسط الفومارات أو المالات أو الاكزالواستات فإن البيروفات ستتأكسد من جديد ولا يتجمع سوى السوكسينات.

أما الأرسينيت (الزرنيخيت) التي تعرقل أكسدة الحموض الكيتونية (أو السيتونية) في الخنيدرات فإنها تعمل على تثبيط امتصاص الأكسجين تثبيطاً شديداً في النسج السليمة (حسب بيفرز وجيبس 1960)

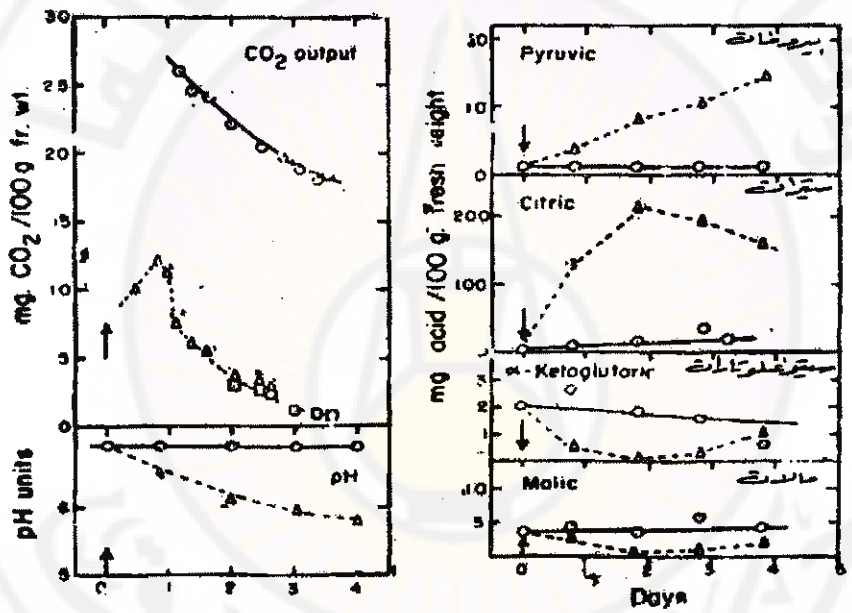
وكذلك فإن الفلوراستات والتي تشبه من حيث المظهر ، الأستات إلى درجة تمكنها من أن تحل محلها في الجمل الأنزيمية المنشطة والمكثفة ، فإنها مثبط آخر لحلقة T.C.A وتعمل بالتالي على تثبيط امتصاص O_2 في بعض النسج النباتية.

هناك معالجتان لهما أثر غير مباشر في حلقة T.C.A وهما:

التعريض لضغط مرتفع من الأكسجين (5 ضغوط جوية مثلاً) وتراكيز مرتفعة جداً من CO_2 (تفوق الـ 50%) حيث تتراكم السيترات والبيروفات بينما تنخفض مستويات الألفا سيتو غلوتارات والمالات والاكزالواستات (في البازيلياء والتفاح) انظر الشكل (15:4).

وقد أشار الباحثون إلى ظهور آثار من الكحول الإيتيلي في التفاح واللاكتات في البطاطا. وقد فسروا ذلك بحدوث استعصاء O_2 بين السيترات والـ α سيتو غلوتارات ناتج عن تأثر أنزيمة الأكونيتاز Aconitase وبالمجموع فإن كل ذلك يدل دلالة واضحة على وجود حلقة T.C.A عاملة في النسج السليمة، ذلك أن تثبيط

امتصاص O_2 المحرض من قبل العوامل المختلفة المذكورة آنفاً ينسجم مع مـــا هـــو معروف عن تأثيرها في أنزيمات حلقة TCA. والنقطة الثانية ذات الأهمية في إثبـــات أن الحلقة هي الطريقة الرئيسة في أكسدة البيروفات هي الآثار المترافقـــة مـــع CO_2 المنطلق. فمن الواضح أنه يتناقص تجديد الأكزالواستات إذا ما تعرضت حلقـــة TCA للتباطؤ تحت تأثير مثبط نوعي وعندئذ لن يكون باستطاعة أكسدة البيروفات اللحـــاق بإنتاجها. وفي هذه الشروط يمكن التنبؤ باحتمال حدوث انعطاف باتجـــاه الإيتـــانول و CO_2 حتى ولو كان الأكسجين موجوداً وجمل الاكسيداز ناشطة (جدول رقم 6).



شكل (15:4) أثر الضغوط العالية من الـــ O2 في حلقة T.C.A

(نقلت البازيلياء إلى 5 ضغوط جوية من الأكسجين في اللحظة المشار إليها بسهم، لاحـــظ الانخفاض في انطلاق CO_2 وفي رقم الـــ PH الناتجين عن المعالجة والآثار النوعية على الحموض الفردية (بيروفات، سيترات ∝ سيتو غلوتارات ومالات).(عن تـــورنر ورفاقـــه 1956).

جدول (6) التحريض التجريبي على التخمر الهوائي

تراكم الأست الدهيد	مقر التأثير	الكاشف
منخفض	الأكسيداز النهائية Terminal Oxydases	KCN
منخفض	الأكسيداز النهائية Terminal Oxydases	CO
منخفض	الأكسيداز النهائية Terminal Oxydases	H_2S
مرتفع	سوكسينات ديهيدروجيناز	Malonate
مرتفع	Keto acid ∝ oxidation	Arsenite
ـــــــــ	Jamming at citrate تجمد في مرحلة السترات	Fluroacetate
مرتفع	Succinic oxidase	CO2 (> 50%)
ـــــــــ	تخريب السترات Citrate break down	O2 (>1 atm)
مرتفع	انتاج ATP في الفسفرة التأكسدية (منبه غير مباشر للغليكوليز)	DNP

كما لوحظ ارتفاع قيم المعادل التنفسي QR لدى إضافة الفلوراستات والمالونات والأرسنيت بمستويات ملائمة إلى النسج النباتية. ويفسر ذلك عملية التحريض على التخمر الكحولي الهوائي مادام تجمع الإيتانول يمكن أن يحدث بوجود المالونات (بيفرز 1952) والأرسنيت (بيفرز وجيبس 1954) وأن المستويات العالية من CO_2 و O_2 تحرض بدورها على تراكم الإيتانول ومن خواص التخمر المحرض بهذه المثبطات

لحلقة TCA (التي تميزه عن التخمر المحرض بإيقاف نشاط الأكسيداز النهائية) ظهور الأسيت الدهيد بكميات قابلة للمعايرة. أما الإرجاع غير المكتمل للأسيت الدهيد فيمكن رده إلى أن الآلية الهوائية لأكسدة الـ NADH بقيت سليمة في تلك الشروط.

إن حرمان النسج النباتية من الـ O_2 يؤدي إلى توقف عملية النقل الإلكتروني وبالتالي أكسدة البيروفات مما يؤدي إلى الإنعطاف نحو الإيتانول و CO_2 وهذا ما يحدث لدى تثبيط جمل الأكسيداز بالسيانيد أو CO أو H_2S كما هو موضح في الجدول السابق.

تحتوي معظم النسج النباتية على ديكاربوكسيلاز حمض البيروفي ومع ذلك يستبد جهاز الأكسدة الهوائية في الحالة النظامية بكل البيروفات. ويمكن التغلب على التوازن القائم بإضعاف جهاز الأكسدة بواحدة من عدة طرق. وإن الإنعطاف نحو الإيتانول و CO_2 يتم لدى بلوغ جهاز الأكسدة حد الإشباع. ويمكن تحقيق ذلك بتقديم المزيد من البيروفات من الخارج أو بحض الخلايا على إنتاج كميات كبيرة من البيروفات أكبر مما يمكن صرفه بالأكسدة.

وقل رب زدني علما
Damascus University

الفصـــــل الخـــامـــــس

النقل الإلكتروني وجمل الأكسيداز

(عمليات الأكسدة النهائية Les Oxydation Terminales)

تمتص معظم الخلايا الأكسجين باستمرار ما دامت على قيـد الحيـاة ، علمـاً أن الأكسجين لا يشارك فـي التـنفس إلا كمتقبـل نهـائي للإلكترونـات Accepteur Terminale d' electons أي أن الأمددة التنفسية والمركبات الانتقاليـة لا تتفاعـل مباشرة مع الأكسجين وإنما الإلكترونات التي انتزعت لدى أكسدتها هي التي يجـري نقلها عبر سلاسل من النواقل إلى مركب يستطيع في الشروط المناسـبة إيـداع هـذه الإلكترونات الأكسجين مع تشكل الماء وأحياناً الماء الأكسجيني H_2O_2، وللعلـم فـإن هذه الميزة الخاصة بالتنفس يغفلها التفاعل الإجمالي لتحطيم الغليكوز والـذي يكتـب كما يلي:

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

وللتأكيد على أن المصير الوحيد للأكسجين هو الإرجاع إلى الماء لا بـد مـن كتابـة التفاعل بالشكل التالي:

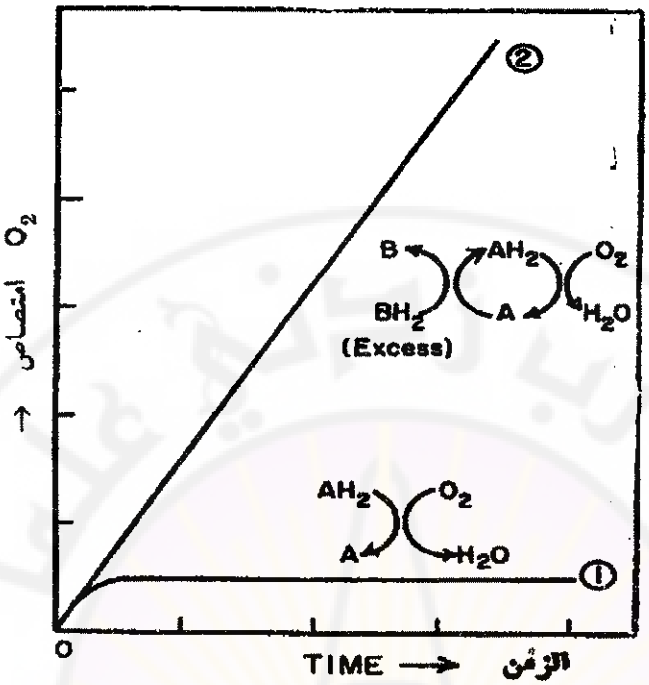
$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O \longrightarrow 6CO_2 + 12H_2O$$

هذا وإن عمليات نقل الإلكترونات تعتمد على القدرات الوساطية لأنزيمات متفاوتة في نوعيتها يطلق عليها اسم الأكـسيداز Oxydase أو الأكـسيداز النهائيـة Ox. Terminales وتسمى نهائية نظراً لأن كلمة Oxydase لا تقتصر على تفاعلات نقل الإلكترونات من مداد محدد إلى الأكسجين O_2 كما هي حال أكسيداز الـــ NADH

والأكسيداز السوكسينية ولهذا استمر العلماء باستخدام مصطلح الأكسيداز النهائية الأكثر نوعية على الأنزيمة المسؤولة في معقدها المعهود على التفاعل النهائي الذي يتم فيه إرجاع O_2 وتحويله إلى ماء.

لقد تم البرهان على وجود الأنزيمات القادرة على أكسدة أمددة بواسطة الأكسجين الجوي في عصارات نباتية منذ عشرينات القرن الماضي. كما جرى البرهان على أكسدة الفينولات Phenoles في النباتات في نهاية القرن التاسع عشر (Bertrand 1895).

ثم جاء اكتشاف أكسيداز الحمض الأسكوربي فوجه الاهتمام نحو القدرات التأكسدية للخلاصات الصافية. وإن شدة القدرة الوساطية لهذه الجمل تذكر بالدور الهام الذي تؤديه بالنسبة لعملية التنفس في النباتات. وكان (Keilin 1925) قد أثبت أن الخلايا النباتية تشتمل على السيتوكرومات – تماماً كالخلايا الحيوانية – وقد تأكد العلماء منذ خمسينات القرن الماضي أن جملة الأكسيداز السيتوكرومية هي الصلة الأهم بين مركبات التنفس الإنتقالية والـ O_2 الجوي وسنقوم فيما يلي بدراسة الأكسيداز النهائية المختلفة وعلاقة كلٌ منها بامتصاص الـ O_2 التنفسي وعلاقة ذلك بالأجهزة العاطية للهيدروجين (الناتجة عن التفاعلات التي سبق وتناولناها في الفصل السابق مثل $FADH_2$, NADH .... الخ) ومقدرتها على إرجاع ناتج فعل الأكسيداز النهائية وذلك بغية تحقيق الاستمرار في امتصاص الـ O_2 الذي تتأكسد معه المركبات الإنتقالية التنفسية بينما يقوم مداد الأكسيداز النهائية بالدور الوساطي شكل (1:5).



الشكل (1:5) تمثيل تخطيطي للأكسجين الممتص في حالة

1-إضافة كمية وساطية من المداد (AH2) لأكسيداز نهائية

2-إضافة للوسط السابق المزيد من جملة مرجعة معينة (BH2).

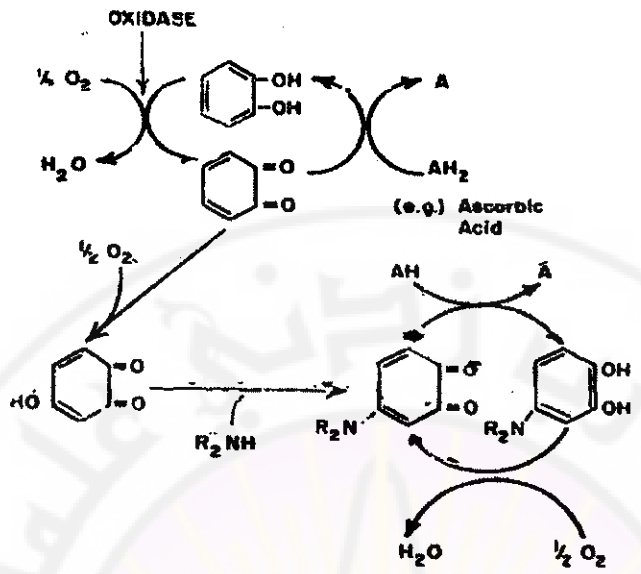
جمل الأكسيداز الفينولية Phenol Oxidases:

يلاحظ – في كثير من الأحيان – لدى تخريب الخلايا النباتية مع تعريضها للهواء، ظهور أصبغة سمراء ويشتد هذا اللون لدى إضافة بعض المركبات الفينولية مثل الكاتيكول (Catechol) ويعود الإسمرار إلى أكسدة فينولات الخلية وتحولها إلى كينونات quinones تتفاعل بدورها مع مكونات الخلية الأخرى لإعطاء نواتج تكشف ملونة منوعة، ويعود الفضل في حدوث ذلك إلى أنزيمات الأكسيداز الفينولية التي تتضمن النحاس.

توحي الأكسدة السريعة للفينولات الأصلية أثر العطب بأن الأنزيمات ليست وثيقة التماس مع أمددتها في الخلايا السليمة، أو أن نواتج الأكسدة تبقى على شكلها المرجع بفضل أجهزة عاطية للهيدروجين، وإما أن يكون السبب في عدم تلون النسج السليمة هو تعذر وصول الأكسجين إليها ويمكن الحصول على الأكسيداز الفينولية بشكلها المنحل كما يمكن إظهار نشاطها بالطرق المانومترية وتعتبر خلاصات البطاطا مصدراً جيداً للأنزيمة.

لقيت الأكسيداز الفينولية اهتماماً جدياً باعتبارها أكسيداز نهائية نظراً لأن الكينونات الناتجة لدى أكسدتها تستطيع أن تتقبل الإلكترونات من مواد منوعة، فالحمض الإسكوربي (ASA) أو (Vit.c)، مثلاً الذي لا يعد المداد الطبيعي للأنزيمة، يتأكسد بسرعة بواسطة الكينون ويمكن للأنزيمة أن تعمل على مواصلة أكسدة الأسكوربات بوجود كمية وساطية من الكاتيكول شكل (1:5) وشكل (2:5) .

فبوجود العوامل المرجعة لا تتعدى أكسدة الفينول المرحلة الكينونية (عديمة اللون) شكل (2:5) وفي حالة غياب هذه العوامل المرجعة – فقط – تتم عمليات الأكسدة الثانوية التي تؤدي إلى تشكل البوليميرات Polymers الملونة وقد كان Kubowitz 1937 قد بين أن مسألة النقل الإلكتروني التي تتم في أثناء التنفس، إنما هي نتيجة أكسدة النواتيدات المرجعة بالكينونات.

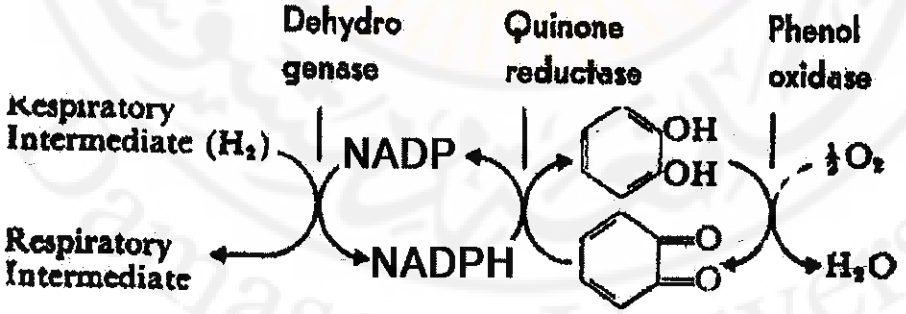


شكل (2:5)

أكسدة اقتران أو مزاوجة بتأثير الأكسيداز الفينولية مع الكاتيكول كمداد. AH_2 عامل إرجاع.

R2NH أمين ثانوي كثنائي المتيل أمين (Dimethylamine).

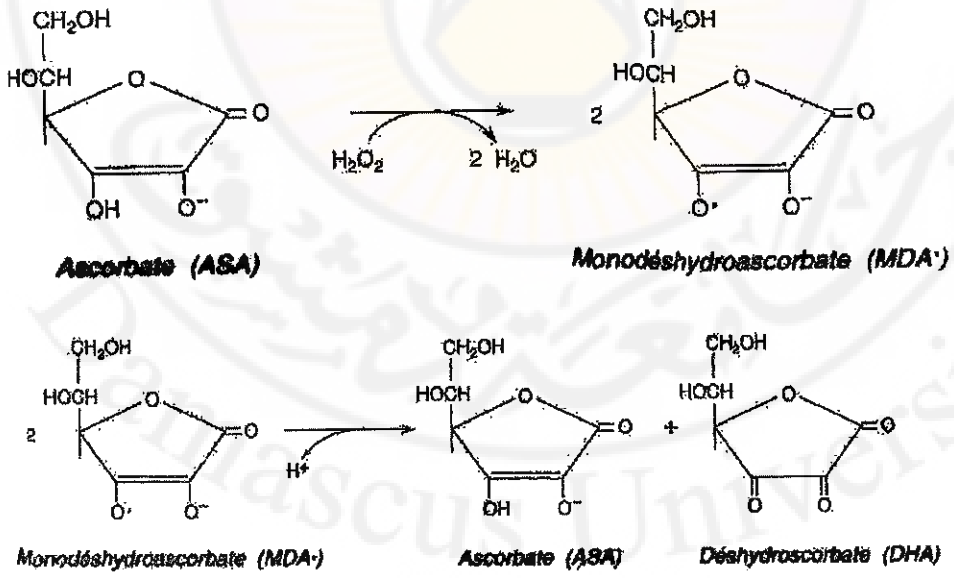
وأن الأنزيمة التي تسهل ذلك التفاعل هي: أنزيمة الكينون ريدوكتاز Quinone reductase (حسب Wosilait ورفاقه 1954) وذلك وفق المخطط التالي:

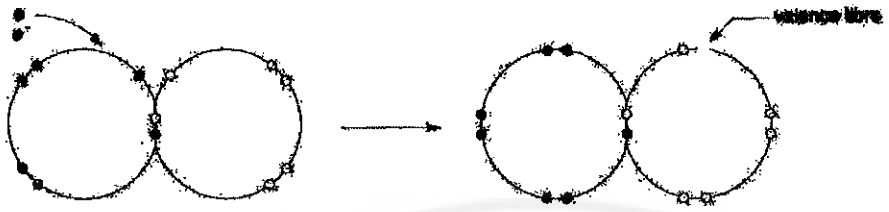


لاحظ Bonner 1955 و 1956 أن الأكسيداز الفينولية تكون مرتبطة بالخنيدرات (في الفاصولياء وغيرها من النباتات) إذ تقوم في الجسم الحي (in vivo) بوظيفة نقل الإلكترونات من مدادها وإنما ليس إلى الـ O_2 الجوي بل إلى مركب سيتوكرومي آخر كما عثر على الأكسيداز الفينولية في الصانعات الخضر وبعض العضيات الخلوية الأخرى. كما تم اكتشاف الكوأنزيمة Q (Ubiquinone) Q 275 التي تلعب دوراً بارزاً في عمليات النقل الإلكتروني الخاص بالأكسيداز السوكسينية كما سنرى.

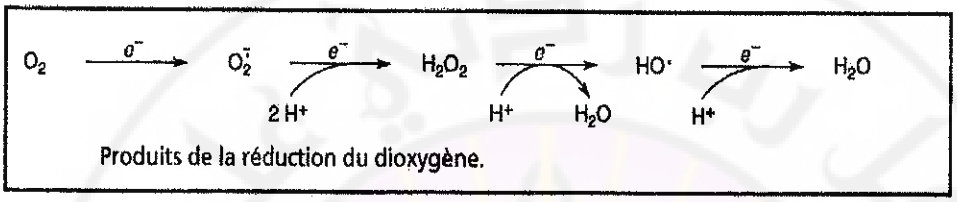
أكسيداز حمض الإسكوربي Ascorbic Acid Oxidase :

عثر على هذه الأنزيمة في الملفوف عام 1931 وتتوسط أكسدة الحمض الإسكوربي (vit.c) وتحويله إلى الحمض الإسكوربي منقوص الهيدروجين Dehydro Ascorbic Acid مع تشكل ناتج أكسدة نصف كينوني Semiquinone كمركب انتقالي ويدعى Mono dehydro ascorbic acid.





$$O_2 + e^- \rightarrow O_2^- \qquad (11.12)$$



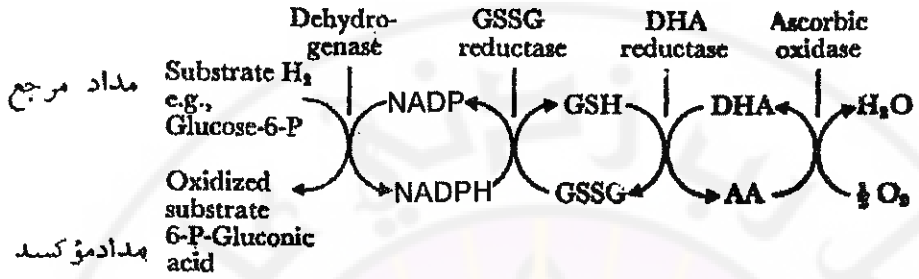
Produits de la réduction du dioxygène.

أنزيمات الأكسدة التي تتدخل فيها الغلوتاتيون G – SH :

منذ أن عرف أن خلاصات نباتية عديدة تشمل على أنزيمة ديهيدرو أسكوربات ريدوكتاز (DHAR) Dehydro ascorbate reductase تقوم بنقل الهدروجين من الغلوتاتيون(G – SH) إلى الحمض الإسكوربي منقوص الهدروجين (DHA) أصبحت العلاقة بين البيتيد الثلاثي (الغلوتاتيون) وجهاز الأسكوربات أكثر وضوحاً.

ففي مزيج من الأكسيداز الأسكوربية وردوكتاز الأسكوربات منقوصة الهدروجين والغلوتاتيون والأسكوربات تبقى الإسكوربات على شكلها المرجع حتى نفاذ الغلوتاتيون(G – SH)، وقد كان لاكتشاف الأنزيمة المرجعة للمعقد (NADP – G – SH) دور كبير في فهم طبيعة عمل هذه الأنزيمة في حال توافر مداد مناسب والأنزيمة النازعة للهيدروجين الخاصة بالمداد. يمكن أن تتبع عملية انتقال الإلكترونات عبر التسلسل المبين أدناه لتصل (أي الإلكترونات) إلى الـ O_2 الجوي

بإشراف الأكسيداز الأسكوربية كأنزيمة نهائية، أي أن أكسيداز حمض الإسكوربي هي الخطوة النهائية في عملية النقل الإلكتروني كما هو موضح في المخطط التالي:



أكسيداز حمض الغليكولي Glycolic acid oxidase :

تتوسط أنزيمة أكسيداز الحمض الغليكولي بدورها عملية الأكسدة المباشرة لمدادها بالأكسجين الجزيئي O_2، وقد تم التحقق من خلال استخدام بعض الخلاصات الخامية لنسج خضراء منوعة إمكانية أكسدة حمض الغليكولي وحمض اللبن. ولم يعثر على الأنزيمة في جذور النباتات وما وجد منها في بعض النباتات الهائجة (أي التي نمت في الظلام ولم يتشكل فيها اليخضور) إنما كان بمقادير صغيرة جداً ولدى تعريض هذه النسج غير الخضراء للنور كان ظهور الأكسيداز الغليكولية متوافقاً مع اخضرار هذه النسج وقيامها بعملية التركيب الضوئي (Tulbert and Burris 1950) و(Noll and Burris 1945) وإن ناتج أكسدة الغليكولات هو الغليوكسيلات وفق التفاعل التالي:

$$\underset{\text{غليكولات}}{COOH - CH_2OH} + O_2 \longrightarrow \underset{\text{غليوكسيلات}}{CHO - COOH} + \underset{\text{ماء أكسجيني}}{H_2O_2} \qquad (1)$$

ويتفكك الماء الأكسجيني H_2O_2 إلى ماء وأكسجين:

$$H_2O_2 \xrightarrow{\text{Catalase}} H_2O + 1/2\ O_2 \qquad (2)$$

وبجمع المعادلتين السابقتين يكون لدينا:

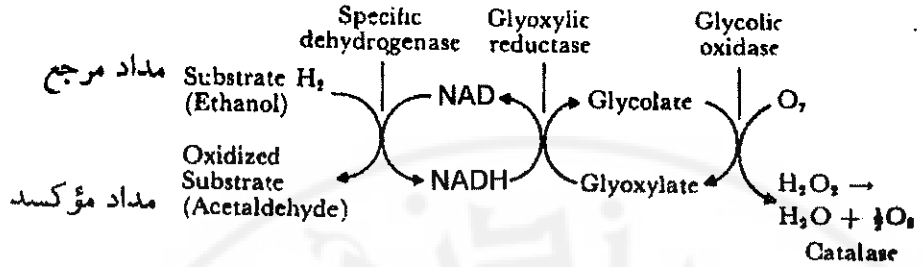
$$COOH - CH_2OH + 1/2\ O_2 \xrightarrow[\text{àFAD}]{\text{Glycolate oxydase}} CHO - COOH + H_2O \qquad (3)$$

Glycolate — glyoxylate

تتأكسد الغليوكسيلات فيما بعد، أما إذا كان المداد من اللاكتات Lactate فإن معدل الأكسدة ينخفض إلى ثلث قيمته مع الغليكولات ويكون الناتج من البيروفات Pyruvate

<u>ملاحظة:</u> (في حال عدم توافر الكاتالاز وبقاء H_2O_2 في الوسط فإنه يتسبب في أكسدة الغليوكسيلات أكسدة لا أنزيمية إلى فورمات و CO_2).

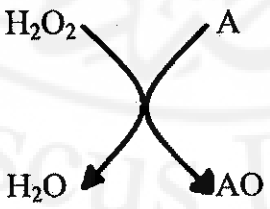
تمكن بعض الباحثين من عزل جمل أنزيمية قادرة على إرجاع الغليوكسيلات مما يفسر مواصلة امتصاص O_2 في الأجهزة الخامية. وقد عزلت ريدوكتاز حمض الغليوكسيلي Glyoxylate reductase القادرة على نقل الإلكترونات من العامل المساعد المرجع NADH إلى الحمض الغليوكسيلي وإذا ما تم استخدام أمددة مناسبة مع الأنزيمات النازعة للهيدروجين الملائمة يمكن حدوث تسلسل مترابط تتأكسد فيه مركبات انتقالية تنفسية بالأكسجين الجوي وفق مايلي:



يبدو أن أكسيداز الحمض الغليكولي لا تتثبط بالسيانيد وبالتالي لا يتأثر امتصاص الـ O2 بهذا المثبط مما دفعهم إلى القول باحتمال أن يكون جهاز أكسيداز حمض الغليكولي – ريدوكتاز الحمض الغليوكسيلي – مسؤولاً عن المرحلة الأخيرة في النقل الإلكتروني إلى O_2.

البيروكسيداز والكاتالاز Peroxidase et Catalase :

توجد البيروكسيداز (حيث إن الزمرة المنضمة هي الـ Hémines حيث Fe^{+2}) في النباتات الراقية كما بين (Theorell عام 1951)، وإن الأنزيمة المنحلة تحض على أكسدة فينولات وأمينوفينولات متنوعة والتريبتوفان وبعض الحموض الدسمة لدى تزويدها بالماء الأكسجيني H_2O_2 كمتقبل إلكتروني. وفيما يتعلق بتنفس النباتات فإن البيروكسيداز تستخدم الـ H_2O_2 (الناتج عن الأكسيداز الفلافوبروتينية) في أكسدة محرضة لمستقبلات خلوية أخرى.



أما الكاتالاز فينظر إليها عادة على أنها عامل مزيل لسمية H_2O_2 نظراً لوجودها الشامل في المتعضيات الهوائية وفاعليتها الخارقة في تخريب مدادها إلى H_2O و O_2 وكثيراً ما تستخدم قدرة الكاتالاز المضافة للحيلولة دون أكسدة أنزيمية كدليل على تدخل أنزيمة من البيروكسيداز.

ففي التفاعلين:

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{Catalase}} 2H_2O + O_2 \qquad (1)$$

$$AH_2 + H_2O_2 \xrightarrow{\text{Peroxidase}} 2H_2O + A \qquad (2)$$

وبما أن الكاتالاز (التفاعل 1) تخرب مداد البيروكسيداز (التفاعل 2) يمكن أن يذهب التفكير إلى أن نشاط البيروكسيداز في خلية مجهزة بكلتا الأنزيمتين المنحلتين لن يكون ممكناً والشعور السائد اليوم أن النشاط " البيروكسيدي " للكاتالاز (التفاعل 2) دون نشاطها " الكاتالي " (التفاعل 1) قد يكون هو الأهم في الجسم الحي (in vivo) ولو أن قدرتها الكامنة على إزالة التسمم لا سبيل لإنكارها.

– يمكن بوجود H_2O_2، سواء أكان مضافاً من الخارج أم مولداً من الداخل بواسطة أكسيداز حمض الغليكولي مع مدادها – تحقيق أكسدات منوعة في العصارات النباتية الحاوية على البيروكسيداز. وإن التفاعلات القائمة على وساطة البيروكسيداز (مع عدم تزويدها بـ H_2O_2 وعدم وجود الفلافوبروتين) تظهر نشاطاً تأكسدياً خالصاً مقترناً بامتصاص مستمر للأكسجين O_2. وفق التفاعل (3)، إذ كانت أكسدة حمض الفوماريك ثنائي الهيدروكسيل (dihydroxy fumaric Acid) حسب (Theorell 1951) المثال الأول عليها:

$$AH_2 + 1/2\,O_2 \xrightarrow[Mn{+}{+}\ phenol]{Pyroxidase} A + H_2O \qquad (3)$$

حيث يمثل AH_2 حمض الفوماريك (فومارات) ثنائي الهيدروكسيل أو حمض الحماض الخلي OAA أو حمض الأندول الخلي (IAA) ..... الخ

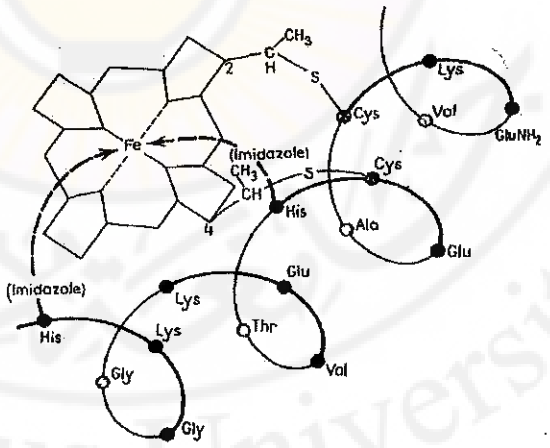
جهاز السيتوكروم أكسيداز Le systéme de chrome oxidase:

السيتوكرومات زمرة من البروتينات المتقاربة التي ترتبط بها بشدة زمر متممة (prosthetic groups) من حديد البورفيرين. فحين يتحول الحديد من البورفيرين إلى الشكل المرجع Fe^{++}. تظهر السيتوكرومات زيادة مميزة في امتصاص بعض موجات الضوء المرئي. وهذه الميزة مكنت العلماء من التعرف عليها في عدد كبير من أنماط الخلايا منذ 1885 (Mac Munn) معتقداً أنها من مشتقات الهيموغلوبين وبشكل أوضح من قبل (Keillin 1925) في جامعة كامبردج وهو الذي أطلق عليها اسم سيتوكرومات Cytochromes وبفضل الطيف الامتصاصي المميز لهذه المركبات بعصاباته الأربع التي تشاهد بعد تعريض الخلايا الحية (الهوائية aerobies) لمادة مرجعة وإلى البرودة لزيادة شدة العصابات. وكان العالم الألماني Warburg قد دهش للتشابه في تأثير CO المثبط على الهيموغلوبين (نواقل الأكسجين) وتأثيره (أي أول أكسيد الكربون) في التنفس مما دفعه لافتراض وجود خميرة تنفسية دعاها " الخميرة الحمراء Ferment rouge " لديها المقدرة على تنشيط (activer) الأكسجين وتحتوي – كالهيموغلوبين – على الحديد Fe وتتأثر بالمثبطات نفسها ولها طيف امتصاص مشابه للكاربوكسي هيموغلوبين وأكد واربورغ أن الصبغ التنفسي هو عبارة عن سيتوكروم خاص جداً هو الـ Cytochrome Oxydase تسمح بأكسدة بقية

السيتوكرومات بالأكسجين أما من حيث بنية السيتوكرومات فقد تم التمييز بين /3/ أنماط من السيتوكرومات الأساسية وتتميز هذه الأنماط بوجود ثلاث عصابات امتصاص (عصابتين فقط في حالة السيتوكروم a) يطلق عليها ∝ و β و ϒ إذ تكون القمة قليلة التأثر بالجزء البروتيني المرتبط بالسيتوكروم وفق ما هو موضح بالجدول التالي:

pics	∝	β	ϒ
Cytochrome a (a + a_3)	604	–	450
Cytochrome b	559-560	525-529	425-430
Cytochrome C	549-555	520-526	415-422

يكون للسيتو كروم C زمرة هيم متممة (héme) تشبه الـ protohéme الخاصة بالهيموغلوبين مع فارق هو وجود جذور إيتيل على الكربون 2 و 4 جذور إيتيل بدلاً من الـ vinyle مرتبطتين برابطة كبريتية بالسيستئين الخاص بالبروتين كما هو موضح بالشكل /3:5/.



Structure du cytochrome c. La séquence de la chaîne polypeptidique peut varier légèrement selon l'origine du cytochrome. La structure indiquée ici est celle du cytochrome du muscle cardiaque du Cheval.

شكل (3:5) بنية السيتوكروم c

يمكن للسلسلة الببتيدية أن تتميز بعض الشئ حسب أصل السيتوكروم. والبنية هنا مأخوذة من سيتوكروم العضلة القلبية للحصان وإن الرابطة Fe - Imidazole تؤمن نوعاً من الاستقرار للسيتوكروم C (وزنه الجزيئي 12400) بينما Cyt C1 تحوي خمس زمر هيم و Cyt f وزنه الجزيئي (110000) بينما هيم السيتوكروم b الذي تم عزله من الخميرة مشابه للبروتوهيم وفيه جذري Vinyles في الموقعين 2 و 4 تماماً كالهيموغلوبين. أما الرابطة بين الهيم وبقية الجزيئة فضعيفة جداً ويصل الوزن الجزيئي للسيتوكروم b_2 المعزولة من الخميرة إلى (150000).

توجد السيتوكرومات في خلايا النباتات التي تحيا حياة هوائية بتراكيز ضعيفة جداً Oligodynamiques ولهذا لا تتلون هذه الخلايا باللون الوردي غير أن هذه السيتوكرومات تتدخل في الأكسدة النهائية كما هو موضح في الفقرة التالية:

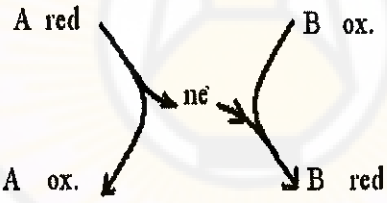
الأكسدة النهائية Les Oxidations terminales :

رأينا كيف تتشكل بعض المرجعات Reducteurs في أثناء عمليات الأكسدة والإرجاع Oxidoreduction الاستقلابية الهدمية Cataboliques مثل NADH أو FADH2، وأن بالامكان أكسدتها خلال عملية التنفس بمساعدة أكسجين الهواء الذي يرجع متحولاً إلى ماء H_2O وتتحقق هذه الأكسدة على مراحل والممر الأكثر تواتراً هو طريق السيتوكرومات Voie des cytochromes. مكان الفسفرة التأكسدية phosphorylation oxidative التي تؤمن – بشكل أساسي – إمداد الخلايا غير اليخضورية بالـ ATP.

ممر السيتوكرومات Voie des cytochromes :

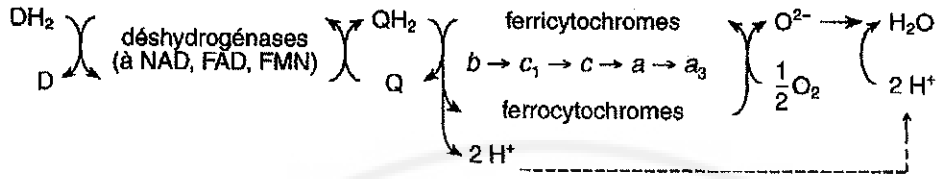
لقد تم الكشف عن هذا الممر في الخلايا الحيوانية أولاً بعد ذلك تم التعرف على هذا الممر في النباتات إذ تتم عمليات النقل داخل الخنيدرات mitochondries وعلى مستوى الغشاء الداخلي membrane interne بصورة أدق.

تم ترتيب المراحل باستخدام الطرق المألوفة: من خلال تحديد المكونات الموجودة في الأجزاء الخلوية (التي تم الحصول عليها بالسحق أو بالمعالجة بالموجات فوق الصوتية Ultrasons والتثفيل الفائق Ultracentrifugation .... الخ) ودراسة التفاعلات البيوكيميائية التي تؤدي إلى تلك المكونات مع الأخذ بنظر الاعتبار تبدلات طيف الامتصاص للمواد الناقلة للألكترونات، والتي تتميز – بصفة عامة – بطيف مختلف حسب ما تكون بالشكل المؤكسد أو المرجع، كما تم أخذ كمون الأكسدة والإرجاع بالاعتبار Potentiels d' Oxydoreduction ($E^{o\backslash}$) والذي يمثل بالمزاوجة التالية:



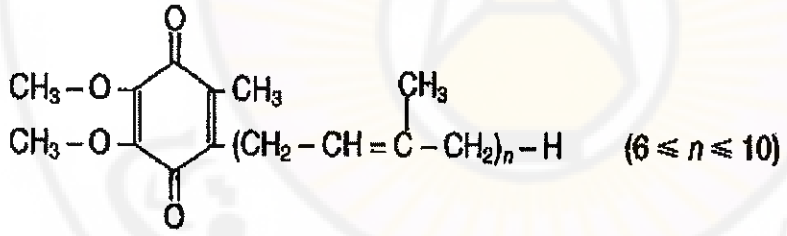
التي تربط ما بين أكسدة المركب A وإرجاع المركب B وبحيث يكون A أشد إرجاعاً من B مما يجعل الألكترونات تتحرك من A إلى B كما هو مبين أعلاه.

وعلى هذا الأساس يمكن اختصار ممر السيتوكرومات بالشكل التالي:



وهذه المحصلة هي عبارة عن سلسلة لجمل أكسدة وإرجاع حيث ($E^{o\backslash}$) تتزايد تدريجياً من (0.32 v - إلى 0.81 v +) وتتضمن ما يلي:

* مداد تنفسي، DH2 ، عاطي للألكترونات.
* مجموعة أنزيمات نازعة للهيدروجين Deshydrogénases تعمل بمساعدة NAD أو FAD أو FMN
* الأوبيكينون أو الكوأنزيم Q الشديد الشبه بالبلاستوكينون PQ (الذي يلعب دوراً هاماً في عملية التركيب الضوئي) والذي يشكل أيضاً مجمعاً Pool لجزيئات تتحرك داخل الغشاء وله الصيغة التالية:



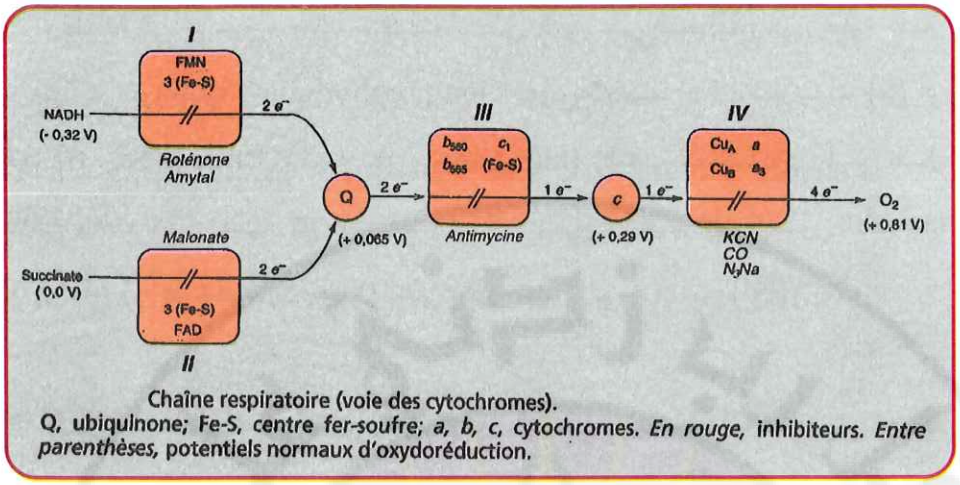
- مجموعة السيتوكرومات Cytochromes (وهي كما رأينا بروتينات صباغية) والزمرة المتممة عبارة عن بورفيرين porphyrine (أي نواة رباعية البيرول) تتمخلب مع ذرة Fe بروابط تمخلب Chelations تسمح لهذا العنصر بتغيير تكافئه وفق التفاعل:

$$Fe^{+2} \rightleftharpoons Fe^{+3} + e^-$$

* وإضافة إلى ما سبق، هناك مركبات لم يشر إليها على المخطط وهي عبارة عن بروتينات لابورفيريه Non porphyrique تحوي الحديد Fe والكبريت (S) أي أنها (Centre – Fe – S) شبيه بالفرودوكسين (Fd) (التي تلعب دوراً في نقل الألكترونات خلال عملية التركيب الضوئي كما سنرى)غير أن كمون الأكسدة والإرجاع ($E^{o\backslash}$) للـ (Fe – S) أعلى بكثير من $E^{o\backslash}$) للـ (Fd).

* تشغل هذه السلسلة حيزاً كبيراً من الغشاء الداخلي للخنيدرة ولها تعضي محدد (أو تنظيم Organisation) (تماماً كما في حالة سلاسل نقل الألكترونات الخاصة بالتركيب الضوئي). وقد تمكن العلماء من تبديل هذا التنظيم بطرق غير عنيفة (كاستخدام المنظفات Detergents والموجات فوق الصوتية) والتعرف على مكوناته الإفرادية سواء أكان ذلك في خنيدرات نباتية أو حيوانية وتبين لهم أن هناك أربعة معقدات Complexes ذات أوزان جزيئية مرتفعة جداً. وتتشكل هذه المعقدات من نواقل للألكترونات والبروتينات المرتبطة بها وتتمحور حول مركبين صغيرين نسبياً ومتحركين mobiles الأول أليف للشحوم Lipophile هو الأوبيكينون (Q) أما الثاني فهو أليف للماء hydrophile هو السيتوكروم C (Cyt . C) ووزنه الجزيئي (13 KDa).

• وبناء على ما سبق فإن المخطط المبين في الصفحة (116) والذي يعد مقاربة أولية ، فإنه بحاجة إلى إجراء تعديلات عليه واستكماله بحيث يصبح كما هو مبين في الشكل (4:5).



Chaîne respiratoire (voie des cytochromes).
Q, ubiquinone; Fe-S, centre fer-soufre; *a, b, c*, cytochromes. *En rouge*, inhibiteurs. *Entre parenthèses*, potentiels normaux d'oxydoréduction.

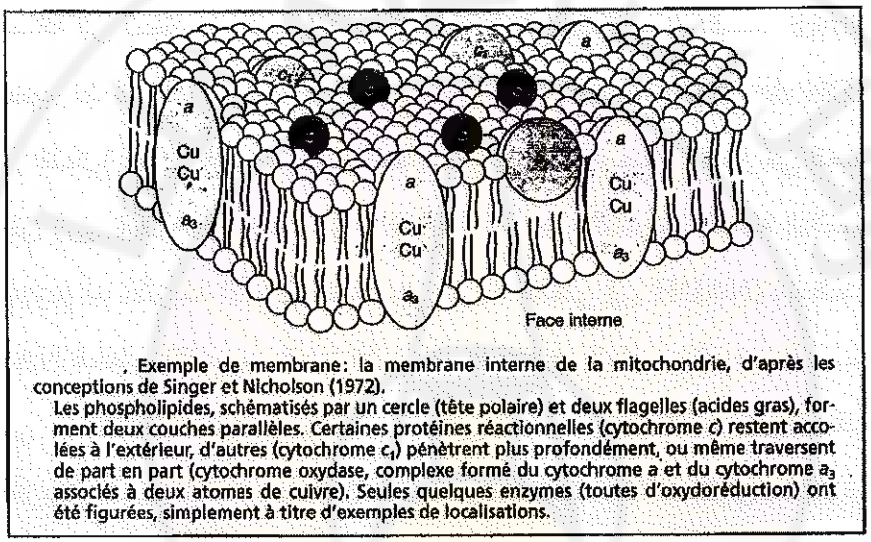
شكل (4:5) سلسلة تنفسية (ممر السيتوكرومات)

يتضمن المعقدات الأربع ويحدد أماكن وجودها وهذه المعقدات هي :

- **المعقد I** (NADH – Ubiquinon reductase) التي تنقل الألكترونات من NADH – (الناتجة عن عدد من الأنزيمات النازعة للهيدروجين ذات الـ NAD) – إلى الأوبيكينون (Q).
- **المعقد II** (Succinate – Ubiquinon reductase) ينقل الألكترونات من السوكسينات – (التي تؤكسد إلى فومارات Fumarate) (انظر شكل حلقة كريبس التفاعل رقم 7) – إلى الاوبيكينون (Q).
- **المعقد III** (Ubiquinon – Cytochrome C reductase) وينقل الألكترونات من الأوبيكينون المرجع (أوبيكينول) إلى السيتوكروم C (Cyt . C) يطلق على هذا المعقد أيضاً اسم (bc1) وهو يشبه من حيث البنية والوظيفة للمعقد (b6f) الذي يوجد في الصانعة الخضراء ويضم شكلين من السيتوكروم b هما (b560 , b565) ويتدخلان مع مجمع pool الأوبيكينون (حلقة الأوبيكينون cycle Q).

• **المعقد IV** (Cytochrome C Oxydase) والذي يتضمن بصورة أساسية جزيئة سيتوكروم a وجزيئة سيتوكروم a_3 وترتبط كل منها بذرة نحاس cu شكل (5:5).

ملاحظة : (لم يرمز في الشكل إلى جميع الأنزيمات وإنما تم الاكتفاء ببعض أنزيمات الأكسدة والإرجاع على سبيل المثال ولأهميتها في ممر السيتوكرومات).



. Exemple de membrane: la membrane interne de la mitochondrie, d'après les conceptions de Singer et Nicholson (1972).
Les phospholipides, schématisés par un cercle (tête polaire) et deux flagelles (acides gras), forment deux couches parallèles. Certaines protéines réactionnelles (cytochrome *c*) restent accolées à l'extérieur, d'autres (cytochrome c_1) pénètrent plus profondément, ou même traversent de part en part (cytochrome oxydase, complexe formé du cytochrome *a* et du cytochrome a_3 associés à deux atomes de cuivre). Seules quelques enzymes (toutes d'oxydoréduction) ont été figurées, simplement à titre d'exemples de localisations.

شكل (5:5)

نموذج غشاء؛ الغشاء الداخلي للخنيدرة حسب سينغر ونيكولسون 1972

– لكل من هذه المعقدات الأربعة سليسلة تنفسية صغرى Minichaine تؤمن نقل الألكترونات ما بين مكوناته. وعلى مستوى كل معقد هناك مثبطات نوعية قادرة على قطع عملية نقل الألكترونات. فالمعقد I حساس جداً لمركب الروتينون Rotinone ولمركب Amytal (un barbiturique) (مثل المالونيل يوريا mallonyluree وغيرها من المركبات التي تدخل في الأدوية المنومة وأدوية الصرع أو داء النقطة (Insomnie et Epilepsie). ويتأثر المعقد II بالمالونات.

أما المعقد III فيتأثر بالأنتي مايسين antimycine (وهو عبارة عن مضاد حيوي) أما المعقد IV فيتأثر بالسيانور(KCN) وآزوت الصوديوم (Azoture de Sodium NaN_3) كما يتثبط بأول أكسيد الكربون (CO) ويتحقق التأثير الأخير في الظلام فقط ويكون الأثر قابلاً للعكس بوجود الضوء وتسمح هذه الخاصية بمعرفة فيما إذا كانت عملية تنفسية ما تمر أو لا تمر عبر " ممر السيتوكرومات".

- إضافة إلى المعقد I الذي يؤكسد الـ NADH المتشكل داخل الـ matrice، فإن خنيدرات النباتات تتضمن أنزيمتين من نمط NADH deshydrogenases (انظر الشكل(9:5) الذي سندرسه لاحقاً). الأولى على الوجه الخارجي للغشاء الداخلي ($NADH_{ext}$) تؤكسد الـ NADH الخارجي (القادم من الحلالة البلاسمية cytosol) أما الأنزيمة الأخرى فتوجد على الوجه الداخلي ($NADH_{int}$) وتؤكسد الـ NADH الداخلي (القادم من المادة الأساسية matrice للخنيدرة) وتعمل بشكل تنافسي En competition مع المعقد I وعلى العكس من هذا الأخير (أي المعقد I) فإن أنزيمتي الديهدروجيناز هذه (الداخلية والخارجية) لا تتأثران بالروتينون Rotinone، ومن ناحية أخرى فإنهما أقل نوعية Specifiques لأنهما قادرتان على أكسدة الـ NADPH.

الممر المقاوم للسيانور Voie resistante au cyanure:

لقد رأينا سابقاً كيف أن بإمكان بعض الأعضاء النباتية " المقاومة " البقاء لفترة طويلة نسبياً بدون أكسجين O_2، كما تتميز هذه الأعضاء بإظهار عمليات تنفس مقاومة جزئياً أو كلياً للسيانور KCN ولأول أكسيد الكربون CO، اللذان يوقفان – كما أشرنا في الفقرة السابقة – عملية نقل الألكترونات على مستوى المعقد IV (أو السيتوكروم

أكسيداز Cytochrome Oxydase). وبالفعل فإن لدى النباتات طريقة نوعية هي عبارة عن ممر ثان une seconde voie لنقل الألكترونات يسمى الممر المقاوم للسيانور (voie resistante au cyanure) كما يسمى أحياناً الممر البديل (voie alternative) وهذا الممر لا يتأثر بهذه المثبطات.

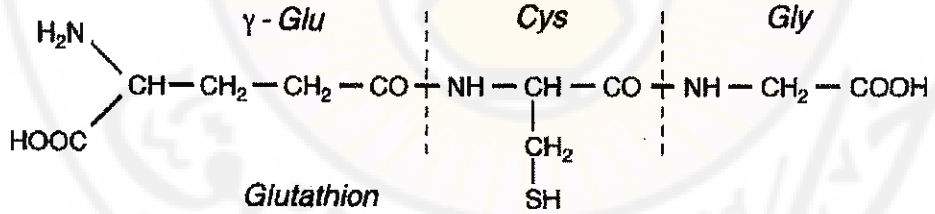
إن هذا الممر (انظر الشكل 9:5) البسيط نسبياً والذي لا يترافق مع عملية فسفرة phosphorylation إنما هو عبارة عن انحراف للسلسلة الأساسية (أي سلسلة السيتوكرومات)، وعلى مستوى مجمع الأوبيكينون (Q) (وهذا الممر مقاوم أيضاً للأنتي مايسين Antimycine التي تعد المثبط النوعي للمعقد III) ولا تحوي سوى عنصر واحد ممثلاً بأنزيمة أكسيداز نهائية غالباً ما يطلق عليها اسم الأكسيداز البديلة Oxydase alternative (AOX) والتي تنقل الالكترونات من الأوبيكينون المرجع (Ubiquinol) إلى الأكسجين O_2 مع تشكيل الماء (وليس الماء الأكسجيني H_2O_2) هذه الأكسيداز أصبحت حالياً معروفة جيداً فهي حساسة لبعض المثبطات النوعية مثل حمض ساليسيل هيدروكساميك Acide Salicylhydroxamique (SHAM) وبروبيل غالات Propylgallate والـ Disulfiram ..... الخ

- إن وجود هذين الممرين الخاصين بنقل الألكترونات في الخنيدرات النباتية يؤدي إلى جعل التثبيط الكامل لهذا الفعل - ولامتصاص الـ O_2 - لا يتحقق إلا إذا تم استخدام المثبطات النوعية لكل من الممرين السابقين في نفس الوقت (أي SHAM + KCN) وإن ظهور تيار الألكترونات بين الممرين منظم بطريقة معقدة جداً. غير أن هذا الممر البديل لا يعمل – بصفة عامة – إلا عندما يتم اشباع ممر السيتوكرومات.

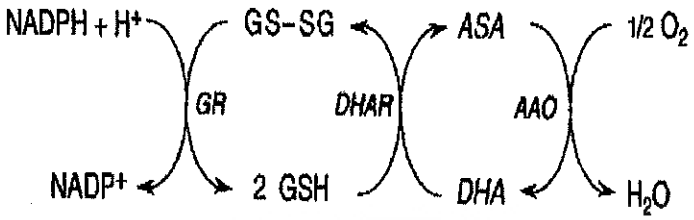
ممرات أكسدة أخرى Autres voies d' oxidation:

هناك ممرات أخرى محدودة ولا تترافق بعمليات فسفرة Phosphorylation يمكن أن تتدخل أيضاً في عملية امتصاص الأكسجين من قبل النسج النباتية.

- ففي البيروكسي زوم Peroxysomes (التي تتدخل في عملية التنفس الضوئي Photorespiration) والغليوكسي زوم Glyoxysomes (إذ يتم تحطيم الحموض الدسمة) فإن بعض مراحل الأكسدة تستدعي تدخل فلافوبروتينات قابلة للأكسدة ذاتياً auto oxydables مثل الأكسيداز الغليكولية التي أشرنا إليها في بداية هذا الفصل والتي تستهلك الأكسجين لتشكيل الماء الأكسجيني H_2O_2 الذي يتفكك بأنزيمة كاتالاز Catalase كما سبق وذكرنا.
- وهناك ممران آخران تأكسديان ويتطلبان تدخل الأكسجين دون أن يكون لهما أي دور في عملية التنفس، الأول شائع في النباتات ويقوم بإرجاع الأكسجين عبر سلسلة أكسدة وإرجاع تتضمن الـ NADPH والفلوتاتيون (GSH) ذات الصيغة:



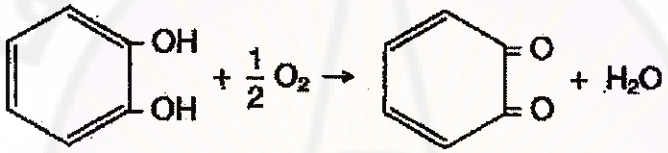
والـ couple أسكوربات / ديهيدرواسكوربات (ASA/DHA) انظر صفحة (106) وبحيث يمكن وضع تسلسل العمليات بالشكل المختصر التالي:



(GR : غلوتاتيون ريدوكتاز ، DHAR ديهيدرواسكوربات ريدوكتاز ،

AAO,AC.AS.Oxydase اسكوربات اكسيداز)*

أما الثانية فتتم عن طريق تدخل الأكسيداز الفينولية Phenol oxydases (التي تحتوي على النحاس cu) والتي – كما هو حال اللاكاز laccase – تسمح بأكسدة أحاديات أو ثنائيات الفينول إلى كينونات:



وهي التي تؤدي إلى اسمرار النسج النباتية المعطوبة لأنها تؤمن الصلة بين الأمددة substrats(التي توجد غالباً داخل الفجوات) مع أكسجين الهواء كما سبق ورأينا ص(103).

الفسفرة التأكسدية La Phosphorylation Oxydative

أ – تركيب الـــ ATP :

لدى دراسة الخنيدرات المزودة بالـــ ADP ومداد تنفسي كالمالات malate التي تؤمن تشكل الـــ (NADH) (كما رأينا لدى دراسة حلقة كريبس) وقياس نسبة $\frac{P}{O}$ (أي عدد ذرات الفوسفور التي تدخل في تركيب الـــ ATP إلى عدد ذرات

الأكسجين المستهلكة نجد أن الرقم قريب من (3).

ولدى استخدام السوكسينات Succinate كمداد تنفسي والتي يتشكل بنتيجتها الـــ $FADH_2$ ذات المستوى الأدنى في السلسلة التنفسية شكل (4:5) فإن النسبة $\frac{P}{O}$ تنخفض إلى ما يقارب (2)، هناك إذاً اقتران Couplage بين عملية نقل الالكترونات (الممثلة بعمليات الأكسدة والإرجاع Oxydoreduction) وبين تركيب الـــ ATP (أو الفسفرة phosphorylation) وأن هذا الاقتران هو أساس ما يسمى بالفسفرة التأكسدية phosphorylation oxydative.

- يتوقف تركيب الـــ ATP بوجود عوامل فك الاقتران (Agents Decouplants) والمثال النموذجي هنا هو الـــ DNP (ثنائي نتروفينول) وكما هو واضح من الاسم – ديكوبلان – فإن هذه العوامل تفك dissocient أو تفرق ما بين عملية نقل الألكترونات وما بين الفسفرة علماً أن التراكيز الضعيفة من الـــ DNP (10^{-4} M – 10^{-5}) تحسن إلى حد ما عملية نقل الألكترونات إلا أن ذلك لا يترافق بأي أثر طاقي energetique.

- يعتقد بأن العمليات البيوكيميائية التي تؤدي إلى تركيب الـــ ATP إنما تتم على بعض الأجزاء المميزة من السلسلة التنفسية والتي يمكن تحديدها بسهولة، إذ من المعروف أن صعود $2e^-$ لفارق في كمون الأكسدة والإرجاع قدره (1v) يؤدي إلى انخفاض قيمة الطاقة الحرة بما يعادل ($2 \times 96.5 = 193KJ$) أو (46) كيلو كالوري (1ev تحتاج 23 كيلو كالوري) وهكذا يمكن حساب ($\triangle G^{o\prime}$) المتوافقة مع مرور $2e^-$ من المعقدات (I و II و III و IV) للسلسلة التنفسية (انظر الشكل /4:5/) والقيم التي تم الحصول عليها موضحة في الجدول التالي:

جدول رقم (7) الطاقات القابلة للاستخدام والناتجة عن نقل الكترون على طول السلسلة التنفسية

(وقد أخذت قيم $E^{0'}$ من الشكل 4:5)

Traversée des complexes	I	II	III	IV
$\Delta E^{0'}$ (V)	0,385	0,065	0,225	0,52
$\Delta G^{0'}$ (kJ)	-74	-12,5	-43	-100

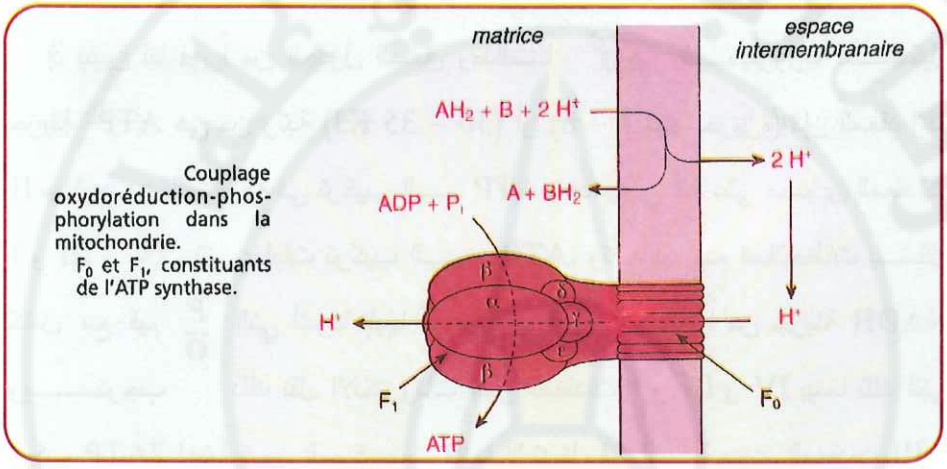
إذ يتبين لنا فوراً من الجدول السابق وطالما $\Delta G^{0'}$ الضرورية لتشكيل جزيئة ATP هي من رتبة (30 – 35 KJ) أو (7 – 8 كيلو حريرة) فإن المعقد رقم II مستبعد من المشاركة في تركيب الـ ATP وهذا يعني أنه على مستوى المعقدات I و III و IV ستتم عمليات تركيب الـ ATP. وتتناسب هذه الملاحظات بشكل كامل مع قيم $\frac{P}{O}$ التي أشرنا إليها أي تركيب 3ATP اعتباراً من جزيئة NADH ويستوجب ذلك نقل الالكترونات عبر المعقدات I و III و IV بينما تلك التي تركب 2ATP اعتباراً من السوكسينات فإنها لا تدخل في العملية سوى المعقدين III و IV (شكل 9:4) وقد أدى ذلك إلى تطوير نظرية ما يسمى "مواقع الفسفرة " أو (Sites de phosphorylation) والتي تم التخلي عنها فيما بعد.

ب- اقتران الأكسدة والإرجاع / بالفسفرة :

Couplage Oxydoreduction / Phosphorylation

إن هذا الاقتران الذي تخيله العالم ميتشيل Mitchell عام 1961 يشبه الاقتران الخاص بالتركيب الضوئي، كما سنرى، ويتحقق الاقتران بتدخل تيار من البروتونات وهي النظرية التي لاقت قبولاً عالمياً في أيامنا هذه، وتتلخص العملية بالشكل (6:5)

حيث إن عمليات الأكسدة والإرجاع التي تتم داخل الخنيدرات تؤدي إلى تولد تيار نشط من H^+ يمر من المادة الأساسية matrice نحو الفضاء بين الغشائي Espace intermembranaire إذ تتراكم في هذا الفضاء شوارد H^+ ويتشكل تيار انتشاري Flux diffusife de retour عائد باتجاه المادة الأساسية. ويمر هذا التيار عبر الـ ATP Synthases (الأنزيمات المركبة للـ ATP وبالتالي المسؤولة عن عملية الفسفرة التي تنشط بهذا الشكل:



شكل (6:5)

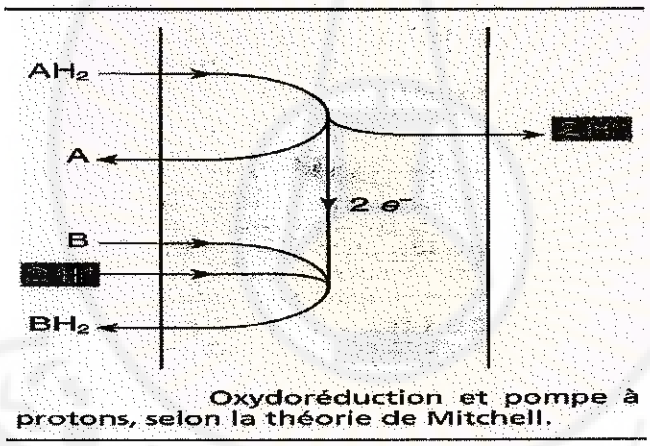
اقتران الأكسدة والإرجاع بالفسفرة في الخنيدرة F_0 و F_1 مكونات الـ ATP Synthases

وكان ميتشل اقترح عام 1961 النموذج التالي لشرح آلية ارتباط عمليات الأكسدة والإرجاع Oxydoreduction بعملية ضخ البروتونات (أو ما أسماه مضخات البروتونات Pompes a protons) فلو افترضنا أن عملية الأكسدة والإرجاع قد تمت على أحد الأعراف cretes الموجودة داخل الخنيدرة (والذي يمثل طيه في الغشاء الداخلي: أما الغشاء الخارجي M. Externe فإنه لا يلعب أي دور في هذه الظاهرة:

$AH_2 \longrightarrow A+2H^+ + 2e^-$ (a)

$B + 2H^+ + 2e^- \longrightarrow BH_2$ (b)

يمكن أن نتخيل أن التفاعل (a) يتحقق كما يحدث في الشكل (7:5) بالنسبة للـ AH_2 المأخوذة من الحجرة الداخلية للخنيدرة وفي هذه الحالة فإن (A) وحده يعود إلى هذه الحجرة بينما يتم طرح $2H^+$ على الجهة الخارجية. ثم تؤخذ (B) بدورها من الحجرة الداخلية (Compartiment interne) إضافة إلى $2H^+$ مما يؤمن حدوث التفاعل الثاني (b) بعد أسر $2e^-$ محررين من (A) واللذين يحققان عملية الاقتران ما بين التفاعلين (a) و (b) أو الطورين من التفاعلات، وتكون النتيجة لهذا الأمر نقل H^+ بشكل فعال actif.



Oxydoréduction et pompe à protons, selon la théorie de Mitchell.

شكل (7:5) أكسدة وإرجاع ومضخة بروتونات حسب نظرية ميتشيل.

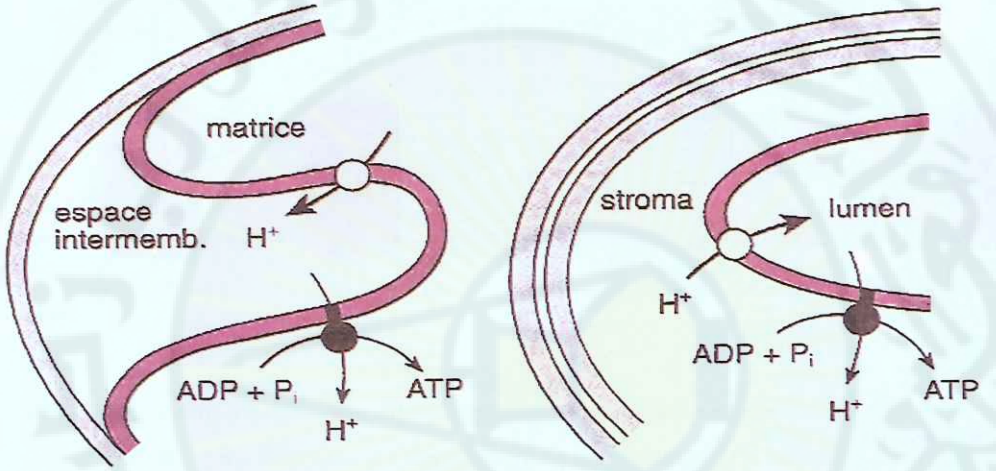
وهكذا فإن الأحداث (les evenements) التي تؤدي إلى هذه الفسفرة هي:

1- حركة البروتونات عبر الغشاء وعلى مستوى معقدات السلسلة التنفسية (شكل9:5).

2- خلق قوة محركة للبروتونات Force proton – motrice (Δ p) ما بين المـــادة الأساسية matrice والفضاء ما بين الأغشية Espace intermembranaire

3- تيار من البروتونات الراجع إلى المادة الأساسية عبر الـــــ ATP – Synthase (انظر الشكلين 6:5 و 9:5).

- أما حركة البروتونات على مستوى السلسلة التنفسية فإنها تتم من المادة الأساســية إلى الفضاء ما بين الأغشيةإذ يستبعد المعقد رقم II .

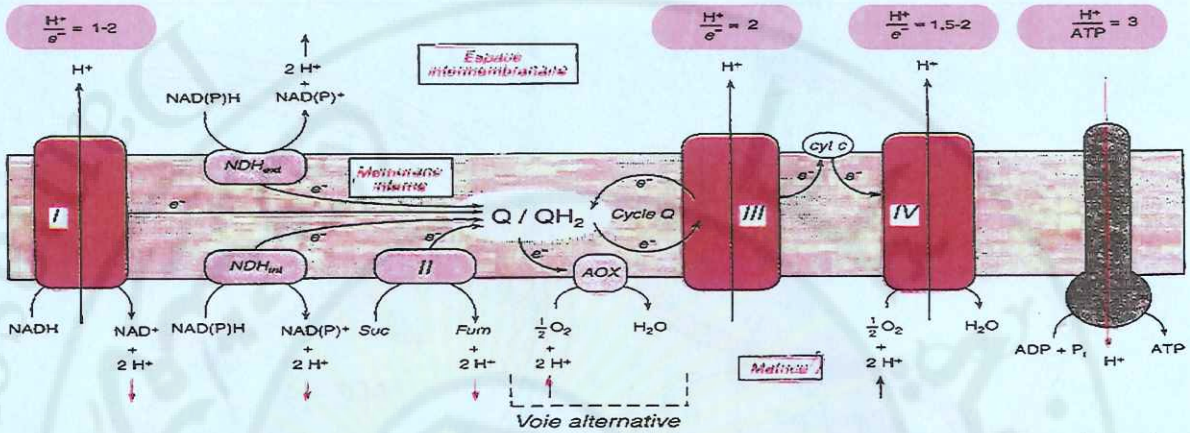


Flux de protons et phosphorylations dans les mitochondries (*à gauche*) et les chloroplastes.

Les proportions ne sont évidemment pas respectées. Cercles blancs : systèmes transporteurs d'e^- équivalents à des pompes à protons; cercles noirs : ATP synthases.

شكل (8:5)

تيار البروتونات والفسفرة في الخنيدرة (يسار الشكل) والصانعات الخضر(يمين الشكل) O دائرة بيضاء: جملة ناقلة للـــ e^- (مضخة للبروتونات) ● دائرة سوداء ATP synthase



. Fonctionnement de la chaîne respiratoire dans la membrane interne des mitochondries végétales.
Les complexes associés à l'éjection des protons sont représentés en rose foncé, les autres éléments de la chaîne en rose clair. En blanc, les éléments mobiles; en grisé foncé, l'ATP synthase. Voir le texte pour les abréviations.

شكل (9:5): عمل السلسلة التنفسية في الغشاء الداخلي للخنيدرات النباتية

تم تمثيل المعقدات المشاركة في إطلاق البروتونات بأشكال منقطة بالأحمر الغامق . أما بقية عناصر السلسلة فتم تمثيلها بالوردي، أما العناصر المتحركة فمثلت باللون الأبيض وبالرمادي الغامق الـــ ATP سنتاز (أما بقية التسميات فإنها مشروحة في النص.

* إن القوة المحركة للبروتونات ΔP تساوي ($\Delta P = \Delta\Psi - 60\ \Delta PH$) أي أنها تتراوح بين 200 – 220 ميلي فولت (mv). وهي أكثر من كافية من أجل تركيب جزيئة (ATP)(حيث إن ΔP تتألف من $\Delta\Psi$ حوالي 200 ميلي فولت (تعادل 20 كيلو جول / $2H^+$ منقولة) و ΔPH ضئيلة للغاية نظراً لأن الغشاء (أو الأغشية) الميتوكوندرية في النباتِ تتضمن ما يسمى نقل باتجاهين متعاكسين antiport لـــ H^+ / K^+ فعال جداً،الأمر الذي يسبب تحطيم الـ ΔPH وتحويله إلى $\Delta\mu K^+$ (بينما في الصانعات الخضراء فإن ΔP ممثل فقط بـــ ΔPH.

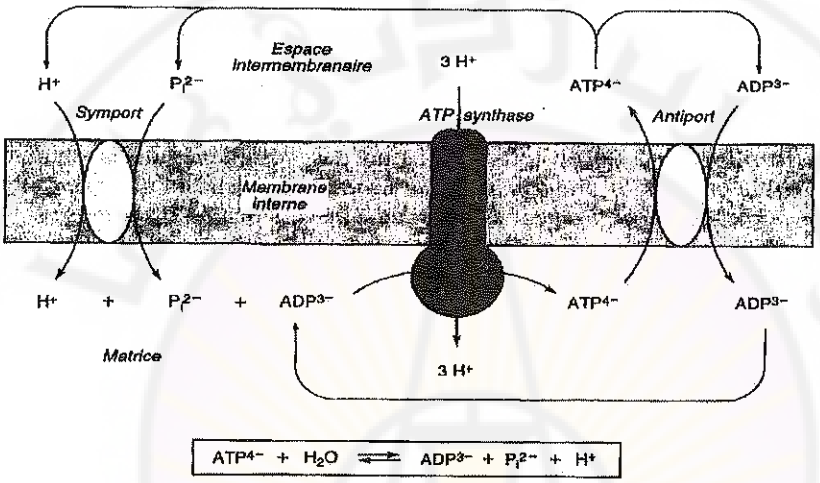
[يؤدي النقل الفعال لـــ H^+ إلى خلق فرق في قيمة PH على طرفي الغشاء ΔPH كما أن هذا النقل يؤدي إلى فصل الشحنات : الذي يترجم بفرق في الكمون الكهربائي يساوي $\Delta\Psi$. وقد لوحظ في حالة الخنيدرة أن Δ PH = 1.4 (لأن PH الخنيدرة 8.4 بينما يكون الـ PH في الـ cytosol 7) والـــ $\Delta\Psi$ سالبة في الداخل وتساوي 140 ميلي فولت أو أكثر].

* إن الـــ ATP Synthases شكل(8:5) ص(129) تكون مستقطبة بطريقة معينة بحيث أن دخول البروتونات إلى الـــ Matrice يحرض على تركيب الـــ ATP في هذا الجزء من الخنيدرة.

* إن هذه الـــ ATP التي ستستخدم في تفاعلات تدور في الحلالة البلاسمية Cytosol فإنها ستصل إلى ذلك الحيز بفضل antiport ATP/ADP (أي تبادل أمكنة يتم خلالها تبادل جزيئة ADP من مصدر سيتوبلاسمي cytosolique أي من الحلالة البلاسمية بجزيئة ATP ماتريسيال (أي من أصل مادة أساسية matrice) شكل(10:5) والـ (pi) الضروري لفسفرة الـ (ADP) يدخل إلى المادة الأساسية

matrice بآلية معاكسة cotransport أو تنقل بنفس الاتجاه (Symport P/H^+) وهو أسلوب لايوجد ما يماثله في الصانعات الخضراء كما سنرى.

ملاحظة : (في الصانعات الخضراء يوضع الـــ ATP مباشرة تحت تصرف الجهة أو الحجرة المستخدمة للـــ ATP أي السردة Stroma).



Fonctionnement de l'ATP synthase mitochondriale.

شكل (10:5) عمل الـــ ATP Synthase الخنيدرية.

ج- مـــردود الفـــسفرة التأكـــسدية Rendement de la phosphorylation oxidative:

يتعلق مردود الفسفرة التأكسدية – كما هو الحال في الفسفرة الضوئية photophosphorylation – بفاعلية قذف Ejection البروتونات في أثناء نقل الإلكترونات (أي العلاقة (H^+ / e^-) وكذلك بدخول البروتونات من أجل تركيب (أو تصنيع) الـــ ATP (أي العلاقة H^+/ATP) شكل(9:5).

* ومقياسية العناصر H^+/ATP أو H^+/ATP للـــ la Stoechiometrie ATP سنتاز ATP synthase الخنيدرية هي نفسها لنظيرتها في الصانعة الخـضراء ولهـا قيمة وسطية = (3).

وهكذا نرى أن كل بروتون يجب أن ينتج محصلة عمل من 30 – 35 كيلو جـول /3 أي 10 – 12 كيلو جول لكل مساهمة في تصنيع جزيئة ATP الأمر الذي يتطلب أن يكون موضوعاً تحت قوة بروتونات محركة ΔP تتراوح بين 100 – 120 ميلـي فولت تقريباً ($\Delta G = nf\Delta P$) وهي شروط سهلة التحقيق. (حيث f ثابت فـاراداي = 96485 C/mol^{-1}) حيث: C (كولومب) = AS = أمبير ثانية وعليه فإن:

$$\Delta P = \frac{\Delta \mu H^+}{F} = Z\,\Delta\Psi - 2.303\,\frac{RT}{F}\,\Delta PH$$

وبالدرجة 27 ℃ (300 كالفن) و Z=1 نحصل على $\Delta P = \Delta\Psi - 60\,\Delta PH$

* أما قيم مقياسية العناصر H^+/e^- أو H^+/e^- Stoechiometries فقد تـم قياسـها بالعزل لتفاعلات كل معقد من المعقدات الأربعة باللجوء إلى شروط تجربـة خاصـة (أمددة ، مثبطات، PH ..... الخ) وقد تم الحصول بصفة عامة على القيم التالية:

- **المعقد I:** والذي يحرك $2e^-$ ناتجين عن NADH وتترافق عملية نقل الـــ $2e^-$ مع طرح 2-4 بروتونات H^+ (أي أن $H^+ / e^- = 1\text{-}2$) حسب المواد المستخدمة.
- **المعقد III (أو bc_1):** الذي يستقبل الإلكترونات واحداً واحداً (فرادى) وينقلها إلـى السيتوكروم c (cyt c) (الذي يعمل كالمعقد b6 f الخاص بالصانعات الخـضراء، بالاشتراك مع حلقة Q تضع في العمل الأوبيكينون Ubiquinone ومقياسية العناصر لعمله $H^+/e^- = 2$.
- **بينما بالنسبة للمعقد IV** : الذي يتلقى الإلكترونات واحداً واحداً من الـسيتوكروم c (cyt c) فإنه يصدر هذه الإلكترونات على شكل مجموعات من $4e^-$ من أجل إرجاع

الأكسجين وتشكيل جزيئة ماء (أي عكس ما يحدث على مستوى المعقد Z الخاص بالـ PS II كما سنرى) ويتصرف كمضخة للبروتونات مع مقياسية عناصر لـ H^+ /e^- = 1.5-2.

– وإذا لم نأخذ بنظر الاعتبار سوى ممر السيتوكرومات (شكل 4:5) ص (118) فإن محصلة النقل لـ $2e^-$ من NADH نحو الأكسجين O_2 عبر المعقدات النوعية الثلاثة I و III و IV تؤمن إذاً 9-12 H^+ مقذوف Ejectés من المادة الأساسية matrice الأمر الذي يسمح بتركيب 3-4 جزيئات ATP وينسجم هذا مع قيم $\frac{P}{O}$ = 3 التي تم قياسها تجريبياً ، وكذلك فإن الـ $2e^-$ الناتجين عن السوكسينات (المعقد رقم II) المنقولين عبر المعقدين III و IV سيشاركان في قذف 7-8 بروتونات H^+ وهذا يكفي تماماً من أجل تركيب جزيئتين من ATP وهو منسجم مع القيمة $\frac{P}{O}$ =2

– يضاف إلى الإلكترونات المنقولة عبر الغشاء بالطرق السابقة عمليات تحرير أو استخدام بروتونات مرتبطة بحدوث بعض التفاعلات، وتتداخل هذه بشكل محدود نسبياً، ففي الشكل(9:5) مثلاً فإن فمثلاً البروتونين $2H^+$ المحررين في الـ matrice نتيجة لأكسدة NADH (أو السوكسينات) فإنهما من ناحية مقياسية العناصر Stoechiometriquement، يستخدمان مجدداً من أجل إرجاع جزيئة O_2 لإعطاء جزيئة ماء عن طريق السيتوكروم أكسيداز Cytochrome Oxydase أو الأكسيداز البديلة (AOX) في حين نرى أن بقية أنزيمات نزع الهيدروجين Deshydrogenases(مثل NADH interne أو NADH externe) فإن مساهمتها من الناحية الكمية محدودة.

* وكذلك في حالة الـــ ATP سنتاز (ATP Synthase) التي تستهلك في الواقـــع $4H^+$ من أجل تركيب جزيئة ATP، فإن البروتون الرابـــع (Symport H^+ / Pi) يستهلك داخل الـــ matrice في أثناء تركيب جزيئة الـــ ATP ويعـــاد تـــشكيله restitué في الحلالة البلاسمية Cytosol في أثنـــاء عمليـــة الحلمـــأة Hydrolyse المرتبطة بعملية تدوير Recyclage الـــ ATP وإعادة تصنيعه شكل(10:5).

د- بعض خصوصيات عمل الأكسيداز النهائية :

تنتج هذه الخصوصية عن وجود عدد من أنزيمات الـــ NADH ديهيدروجيناز و الأكسيداز البديلة) Oxydase alternative (AOX شكل /9:5/).

* عندما تتأكسد الـــ NAD(P) H بالـــ NADH deshydrogenase الداخليـــة interne أو الخارجية Externe فإن المعقد I يمثل دارة قـــصيرة court – circuit. وسيتأثر المردود من حيث عدد جزيئات الـــ ATP حيث تتشكل جزيئتان بدلاً مـــن ثلاث جزيئات (انظر الفقرة الخاصة بمحصلة حلقة كريبس ص 89).

* أما أثر الأكسيداز البديلة (AOX) فهو أشد وضوحاً وأهم من الناحية الكمية، ذلـــك أنها تضع المعقدين الأخيرين III و IV خارج الدارة وهكذا، في حالة إلكترونات قادمة من NADH المؤكسدة بالمعقد I فإن المردود بالـــ ATP يمر مـــن (3) إلـــى (1) وفي حالة السوكسينات (أو NADH المؤكسدة بالـــ NADH ديهيدروجيناز الداخلية أو الخارجية) فإن عدد جزيئات ATP يمر من (2) إلى (صفر).

إن مشاركة هذه الأكسدة تنقص إذاً وبشكل ملموس مـــردود الفـــسفرة التأكـــسدية Phosphorylation.oxidative ومع ذلك، يمكن اعتبار أن هذه الأكـــسيداز تلعـــب دوراً منظماً وهاماً عندما تكون الخلية النباتية في حالة زيادة مفرطة Exces بالمقدرة

الإرجاعية Pouvoir reducteur. وتنتج هذه الزيادة عادة من إشباع ممر السيتوكرومات تحت تأثير تيار الأمددة المختلفة أو نتيجة إشباع التفاعلات الخاصة بالتركيب الحيوي Biosynthese (إذ يتم استهلاك كميات كبيرة من القدرات الإرجاعية والـ ATP). ويلاحظ عندئذ زيادة في الشحنة الطاقية charge energetique (CE)* للخلية والتي تترجم بزيادة المحتوى من ATP، فالخلية النباتية غالباً ما تواجه حالات زيادة Surplus في الطاقة أكثر منها في حالات عجز الطاقة deficits d' energie.

هذه المخاطر من زيادة المقدرة الإرجاعية وبالـ ATP هي أكبر بكثير في النباتات مما هي عليه عند الحيوانات نظراً لوجود التركيب الضوئي Photosynthese وبالتعويض En compensation، فإن الممر البديل غير المفسفر هو حالة تخص فقط الخلايا النباتية التي تتصرف على أنها مليئة جداً مما يسمح بإزاحة الزيادة في المقدرة الإرجاعية دون زيادة الشحنة الطاقية (CE) أي أنها تعمل بشكل ثابت إلى حد ما في النسج الورقية والجذرية، أي أمكنة التجميع المؤقت أو الدائم للمدخرات السكرية glucides.

(C E) : هو المؤشر الذي يسمح بقياس مدى غنى نسيج ما بالروابط الفوسفاتية الغنية بالطاقة والمعادلة الخاصة بها هي (ATP + ADP + AMP) / (ATP + 0.5 ADP) = C E وتتبدل ما بين الصفر (0) عندما يكون مجمع Pool النيكليوتيدات الأدنيلية (ATP + ADP + AMP) بكامله بصفة (AMP) و ATP= 0 و ADP = 0) وله القيمة 1 عندما يكون بكامله تمت الصيغة (ATP) و ADP= 0 و AMP= 0) وفي الحالة التي تكون فيها الخلية بحالة ممتازة فيزيولوجياً قيمة CE = (0.85 - 0.9)

وهناك نتيجة هامة يمكن استخلاصها من المشاركة في هذا الممـــر وهـــي أن طاقـــة الأكسدة لا يتم التقاطها على شكل كيميائي (أي تركيب ATP) ولهذا فإنها (أي الطاقة) تنتشر على هيئة حرارة وهذا ما نلاحظه عندما يكون الاستقلاب فعالاً كما في البـــذور المنتشة والحالة المشهدية الخاصة للإزهرار في أنـــواع النباتـــات الـــشبيهة بـــاللوف Aroidees، حيث التنفس شديد للغاية ويأخذ الممر البديل دوراً هاماً حتى إن عمليات الأكسدة والإرجاع ينفصم اقترانها كلياً بعمليات الفـــسفرة phosphorylations ممـــا يرفع درجات الحرارة بشكل كبير (انظر الصفحة 59).

الاستقلاب الهدمي للشحوم والبروتيدات :

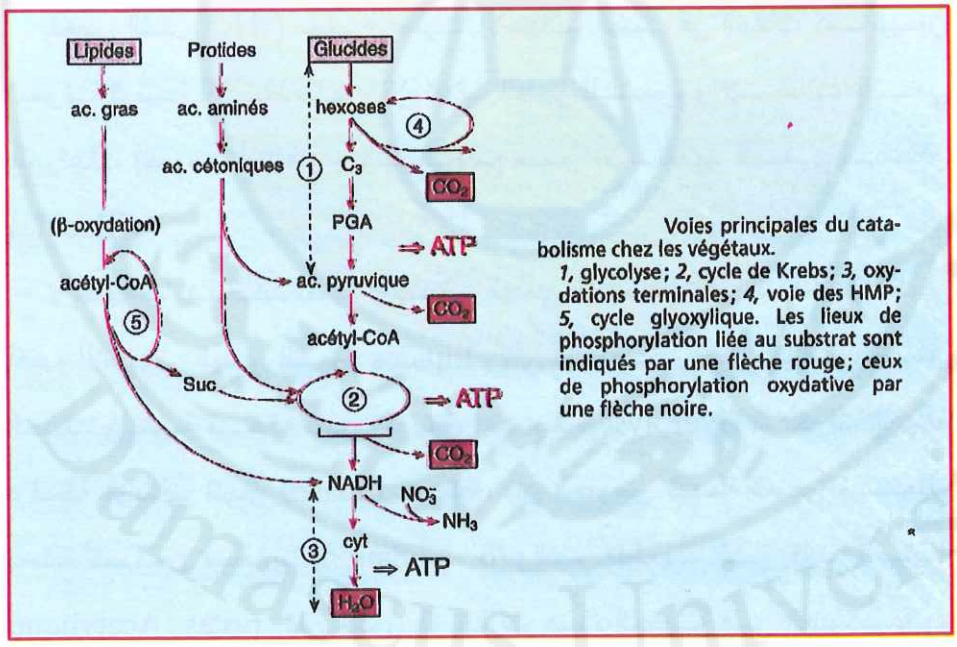
Catabolisme des lipides et des protides

يلخص الشكل(11:5) مجموع عمليات الاستقلاب الهدمي في النباتات كمـــا يبـــين الممرات الرئيسة للإرتباط ما بين الإستقلاب الهدمي للـــشحوم والاســـتقلاب الهـــدمي للبروتينات (حموض أمينية و بروتيئينات) مع ممـــر الاســـتقلاب الهـــدمي للـــسكاكر Glucides.

لا حاجة بنا هنا لتأكيد أهمية الاستقلاب الهدمي الغلوسيدي غير أننا سنركز علـــى أهمية الاستقلاب الهدمي للشحوم Lipides والتي تعد مصدراً جوهريـــاً فـــي بعـــض الحالات وبخاصة في حالة البذور الزيتية، فبعد حلمأة Hydrolyse المدخرات الليبيدية بواسطة أنزيمات الليباز Lipases المختلفة، فإن الحموض الدسمة المتحررة تـــتحطم بعملية أكسدة من النمط بيتا (β oxidation) والتـــي تقطعهـــا إلـــى بقايـــا أســـتيلية restes Acetylique ففي البذور الزيتية تتم هـــذه العمليـــة فـــي الغليوكـــسيزوم

Glyoxysomes شكل(8:4) ص(71)، أما في بقية النسج وبخاصة الأوراق فـــإن العملية تتم داخل البيروكسيزوم Peroxysomes.

فالحموض الدسمة (شكل 12:5) تهيأ بشكل Acyl – COA (وهو مركب يحوي رابطة استركبريتي Liaison Thioester ذات طاقة عالية) ويتم ذلك على حساب جزيئة ATP التي تنشطر إلى AMP و PPi والحلمأة المؤدية لتشكل PPi هي التي تشجع تشكل الـــ Acyl – COA. ويتعرض هذا الأخير إلى عملية أكسدة بوجود فلافو بروتين هي (Acyl – COA Oxydase) التي تعطي الـــ $FADH_2$ وإن إعادة الأكسدة تؤدي إلى تشكيل الماء الأكسجيني H_2O_2 والذي يتفكك بأنزيمة كاتالاز Catalase فيما بعد (كما سبق ورأينا) وبعد إماهة الرابطة الإيتيلينية المتشكلة (رابطة مضاعفة =) تتحقق عملية أكسدة ثانية تؤدي إلى إنتاج (NADH)(والتي تؤكسد مجدداً reoxyde داخل الخنيدرة).



Voies principales du catabolisme chez les végétaux.
1, glycolyse; *2*, cycle de Krebs; *3*, oxydations terminales; *4*, voie des HMP; *5*, cycle glyoxylique. Les lieux de phosphorylation liée au substrat sont indiqués par une flèche rouge; ceux de phosphorylation oxydative par une flèche noire.

شكل (11:5) الممرات الرئيسية للإستقلاب الهدمي عند النباتات

1- غليكوز 2- حلقة كريبس 3- أكسدة نهائية 4- ممر HMP 5- حلقة غليوكسيلية، وقد تم الإشارة إلى أماكن حدوث الفسفرة المرتبطة بالمواد بسهم أحمر أما الفسفرة التأكسدية فأشير إليها بأسهم سود.

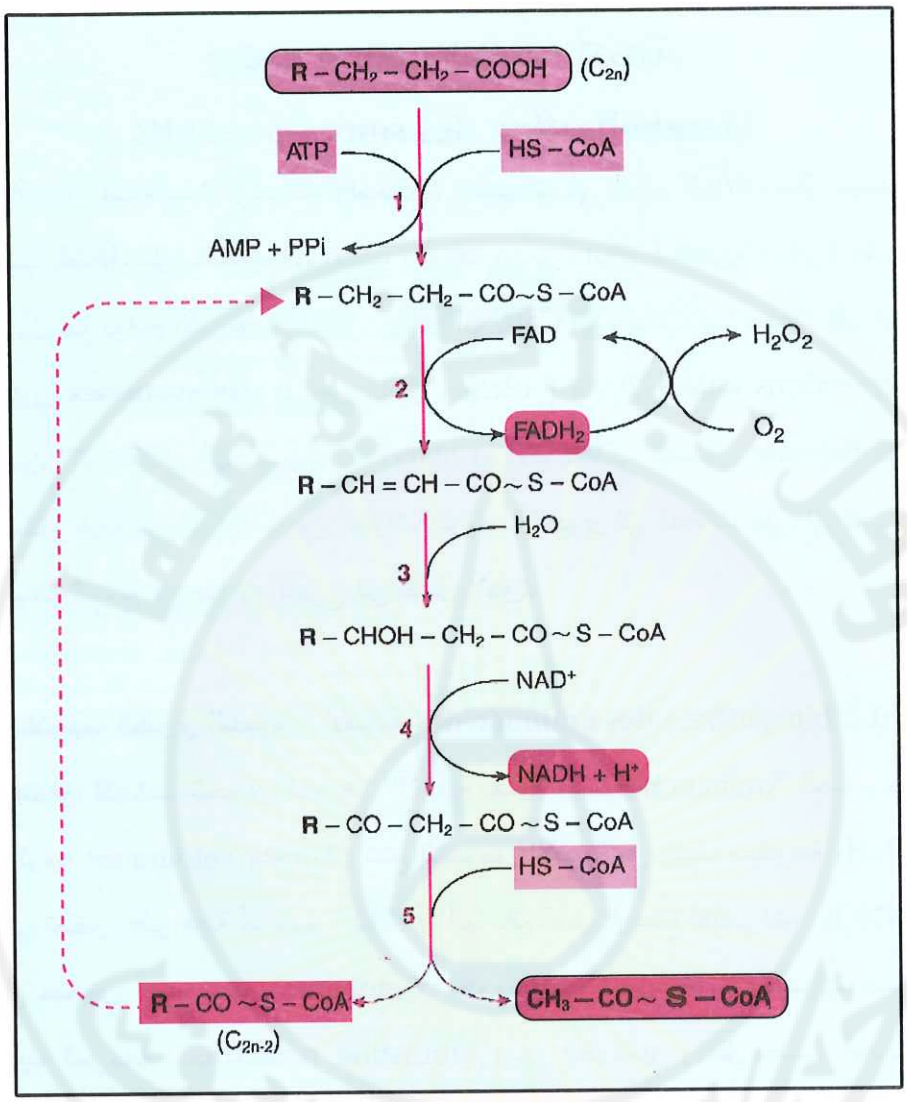
أما الـــ - β Cetoacyl – COA الناتج عن التفاعل رقم (4) فيهاجم من قبل جزيئة كوأنزيم A (تفاعل رقم 5) مؤدياً إلى تحرير Acetyl COA إضافة إلى جزيئة جديدة من ACYL – COA (أي أقصر من الجزيئة السابقة بذرتي كربون 2n–2C والتي تعاني بدورها من المراحل السابقة ذاتها مؤدية إلى أن الحمض الدسم الذي انطلقنا منه (2nC) يتحول بكامله - بعمليات تحطيم مشابهة لما سبق – إلى أجزاء ثنائية ذرات الكربون (Acetyl – COA) يدخل الأستيل كوأنزيمة A عندئذ في الحلقة الغليوكسيلية شكل (8:4) ص(71) التي تؤدي إلى تشكل السوكسينات Succinate التي تشحن نحو الخنيدرة لتدخل هناك في حلقة كريبس وهكذا فإن تحطم الليبيدات يؤدي إلى تدخل نوعين من العضيات Organites على التوالي وهما : الغليوكسيزوم (أو البيروكسيزوم) والخنيدرة mitochodrie.

<u>ملاحظة :</u> (لا نرى مثل هذا الممر في الخلايا الحيوانية ،إذ يؤخذ الحمض الدسم من قبل أمين رباعي (حمض) هو الـــ الكارنيتين Carnitine الذي يحوله إلى الخنيدرة حيث تدور عمليات التحطيم).

إضافة إلى ما سبق فإن أكسدة الأستيل كوأنزيم a (التفاعل رقم 2) (شكل 12:5) داخل الخنيدرة بأنزيمة الأستيل كوأنزيم A ديهيدروجيناز يؤدي لإنتاج الـــ $FADH_2$ التي ستكون مصدراً لتركيب 2ATP أما في الغليوكسيزوم (حيث الـــ Acyl – COA Oxydase) فإن هذه الطاقة لا يمكن التقاطها أو استرجاعها.(يمكن أن يفسر ذلك كون الليبيدات هي الشكل النموذجي للمدخرات الضرورية عند الحيوانات

بينما تمثل السكاكر النموذج الأفضل للمدخرات الضرورية في النباتات بإستثناء بعض الحالات الخاصة كالبذور الزيتية).

لا يعد تحطيم الحموض الأمينية مصدراً للطاقة بالنسبة للخلية النباتية غير أن هـذا لا يمنع من حدوث عمليات هدم لهذه الحموض عن طريق نزع الوظيفة الأمينية Des amination والتحول إلى حموض سيتونية (خلوية) acides cetoniques التي تدخل في حلقة كريبس. إن عمليات نزع الوظيفة الأمينية هي عكس تفاعلات الأمينة التـي تتحقق في أثناء عمليات التركيب الحيوي Biosynthese للحمـوض الأمينيـة كمـا سنرى.



شكل (12:5) الأكسدة البيتائية β oxidation للحموض الدسمة ac . gras

1- أنزيمة أسيل كوأنزيم A سنتاز 2- أسيل كوأنزيم أكسيداز 3- اينوئيل كوأنزيم A هيدراتاز Enoyl- COA hyratase 4- β هيدروكسي أسيل كوأنزيم A ديهيدروجيناز 5- β سيتو أسيل كوأنزيم A تيولاز.

عمليات استقلاب المنتجات التحتية:

Metabolisation des sous – produits

إذا كان استقلاب الغلوسيدات (السكاكر) والليبيدات في بعض الحالات يمثل مصدراً أساسياً للطاقة، فإن عمليات الاستقلاب هذه تعد مصدراً لمواد أساسية قادرة على الدخول مع نواتج الاستقلاب الهدمي Catabolisme للبروتيدات في عمليات التركيب الحيوي Biosyntheses ، يلخص الشكل (13:5) هذه الارتباطات Connexions ما بين الاستقلاب الهدمي Catabolisme والاستقلاب البنائي Anabolisme وسنكتفي فيما يلي بدراسة بعض عمليات التركيب الحيوي في النباتات على أن تترك عمليات التوسع في هذا الموضوع إلى فصل لاحق.

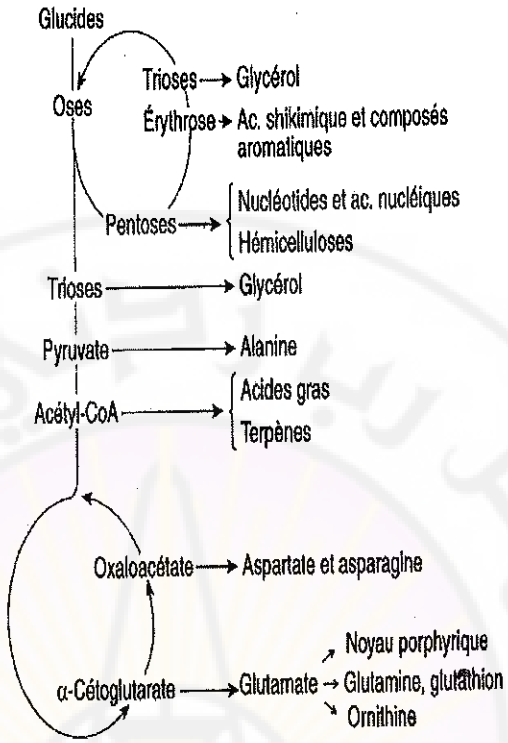
- **التركيب الحيوي للحموض الأمينية La biosynthese des aminoacides:**

يتحقق التركيب الحيوي للحموض الأمينية بعملية أمينة Amination للحموض السيتونية Acides cetoniques. تنتج الحموض الأمينية من تثبيت مجموعة NH_3 – (التي تمتص على هيئة أمونيوم NH_4^+ أو أنها ناتجة عن إرجاع النترات NO_3^-) – على حموض ألفا سيتونية Cetoniques α، وتتم هذه العملية بطرق ثلاث هي الأمينة المرجعة Amination reductrice وممر الغلوتامين والنقل لجذر أميني Transamination.

أ- **الأمينة المرجعة Amination reductrice:**

وتفاعلها الإجمالي هو:

$$R-CO-COOH + [2H]^+ + NH_3 \longrightarrow R-\underset{\displaystyle NH_2}{\underset{|}{CH}}-COOH + H_2O$$



Métabolites intermédiaires fournis par la respiration.

Le schéma indique les principaux métabolites apparus au cours des dégradations respiratoires et susceptibles d'être repris pour des synthèses (en plus de l'ATP ou des réducteurs).

شكل (13:5) مستقلبات وسطية مقدمة من قبل التنفس

ويوضح المخطط المستقلبات الرئيسة التي ظهرت خلال عمليات التحطيم التنفسي ويمكنها الدخول في عمليات التركيب(بإضافة الـ ATP وبعض المرجعات).

ويتحقق ذلك التفاعل في الخنيدرة اعتباراً من حموض سيتونية ناتجة عن حلقة كريبس ولا تصادف إلا في الفطريات Champignons وفي حالة وجود زيادة من شوارد NH_4^+ في الوسط. وبهذه الطريقة يتشكل الحمض الغلوتامي Glutamate:

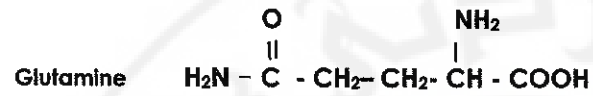
$HOOC - CH_2 - CH_2 - CH(NH_2) - COOH$

(α - Cétoglutarate) سيتو غلوتاريك α اعتباراً من (حمض)

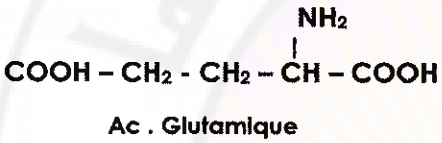
$HOOC - CH_2 - CH_2 - CO - COOH$

بتدخل أنزيمة الغلوتامات ديهيـــدروجيناز Glutamate deshydrogenase (GDH) خنيدرية. إنما هنا تجدر الإشارة أنه فيما عدا حالة الفطريات فإن هذا الممر لتركيـــب الحموض الأمينية يعد أقل استخداماً من الممر التالي:

ب- **ممر الغلوتامين** : الغلوتامين ذو الصيغة:

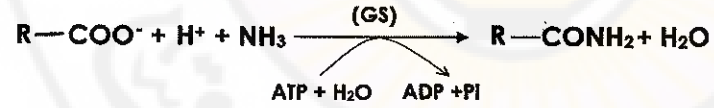


هو أميد amide حمض الغلوتاميك:



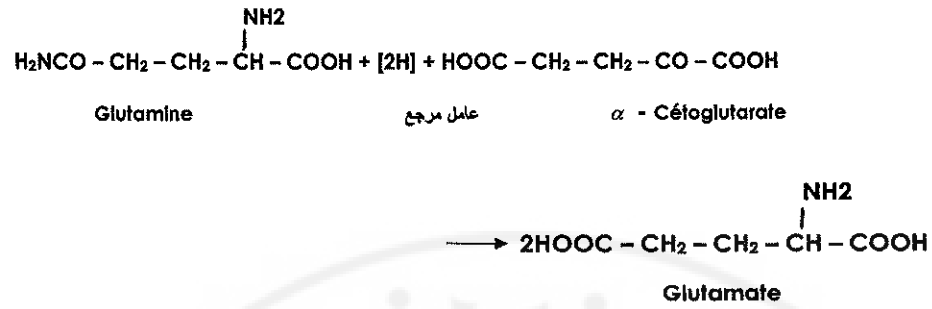
ويوجد بكثرة كمواد ادخاري في البذور والدرنات غيـــر أنـــه مركـــب وســـيطي Intermediaire هام في عملية أنجيال incorporation الـــ NH_3.

ويتم التركيب اعتباراً من الغلوتامات وتتطلب العمليـــة تـــوافر الـــــ ATP وفـــق المعادلة:



أما الأنزيمة التي تتوسط هذا التفاعل فهي:

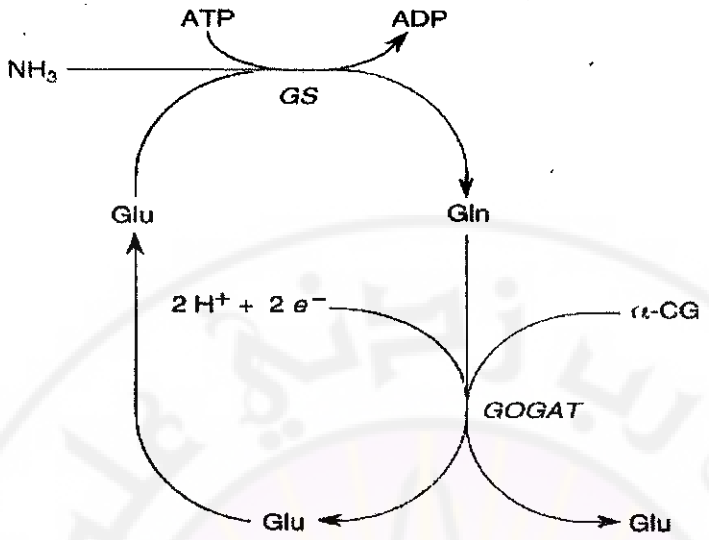
الغلوتامات سنتيتاز glutamate Synthetase (G S) واعتباراً من الغلوتامين وبوجود أنزيمة الغلوتامات سنتاز Glutamate Synthase نحصل على الغلوتامات بوجود عامل مرجع (NADPH) أو (فرودوكسين Ferrodoxine) حيث تنتقل NH_2 إلى الـــــ ∝ سيتو غلوتارات Cetoglutarate – ∝ وفق التفاعل :



أما الأنزيمة Glutamate Synthase فلها اسم علمي آخر هو:

Glutamine – α - Cetoglutarate amino transferase (غلوتـــامين ∝ – سيتو غلوتارات أمينو ترانسفيراز) أو (GOGAT). وهكذا نرى أن التفاعل يؤدي إلى إنتاج جزيئتين من حمض الغلوتامي (غلوتامات) وكما في حالة تركيب الغلوتامين الذي تطلب جزيئة (ATP) (انظر ص) فإن مجموع GS + GOGAT يقود في النهاية إلى انجيال جذر NH_3 في الغلوتامات وفق الشكل (14:5).

على الرغم من أن الجملة التي تستخدم الـــ GS مكلفة أكثر (تحتاج ATP كمـــا رأينا) غير أن ممر تصنيع الحموض الأمينية يفضل المرور عن طريق GS أكثر من ممر GDH، ويعود السبب في ذلك إلى تعشق GS الزائد للـــ NH_3 مقارنة بالـــ GDH. إضافة إلى أن GS و GOGAT يحتلان مواقع متميزة داخـــل الخليـــة، حيث إن نصف الـــ GS في الحلالة البلاسمية Cytosol وهو المكان الذي ترجع فيه النترات والنصف الآخر في الصانعة (الصانعة الخضراء في الورقة وطليعة الصانعة في الجذور) و GOGAT تقع بكاملها داخل الصانعات بينما الـــ GDH عبارة عن أنزيمة خنيدرية. والصانعة غنية بالمرجعات والـــ ATP ويمكن إعادة تمثـــل NH_3 الناتج عن إرجاع النترات في عملية التنفس الضوئي.



. Voie de la glutamine.
Glu, glutamate : α-*CG*, α-cétoglutarate; *Gln*, glutamine; *GS*, glutamine synthétase; *GOGAT*, glutamine-α-cétoglutarate aminotransférase (= glutamate synthase).

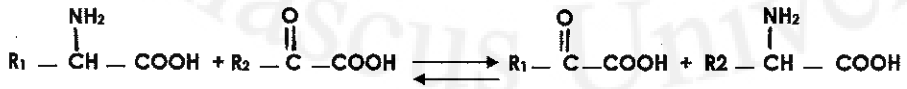
GS غلوتامين سنتيتاز Gln غلوتامين α-CG ألفا سيتوغلوتارات GlU حيث غلوتامات

GOGAT غلوتامين – α سيتوغلوتارات أمينو ترانسفيراز (= غلوتامات سنتاز)

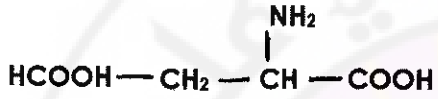
شكل (14:5) ممر الغلوتامين

ج- عملية نقل جذر أميني Transamination:

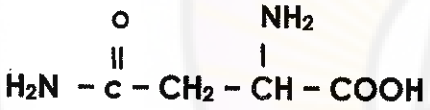
وهي طريقة واسعة الانتشار في عالم الحيوان، وهي تنطلق – كما في حالة الأمينة المرجعة – من حموض سيتونية مع فارق أساسي وهو أن الجذر الأميني لا يأتي من NH_3 وإنما من حمض أميني آخر إذ تتم مبادلته مقابل الأكسجين السيتوني وفق المعادلة:



والأنزيمات التي تدخل لإنجاز هذا النمط من التفاعل هي أنزيمات الترانس أميناز Trans aminases حيث تحقق تبادل NH_2 – ولها كزمرة منضمة (متممة) البريدوكسال فوسفات Pyridoxal phosphate (أو $VitB_6$). والغلوتامات هي العاطي الرئيسي للـ NH_2 وعن طريقه يتم حقيقة إدخال الآزوت المرجع في جميع الجزيئات العضوية الآزوتية ويتحقق عن طريق نقل الجذر الأميني تشكيل عدد من الحموض الأمينية وفي مقدمتها الحمض الأميني الأسبارتي (اسبارتات Aspartate).



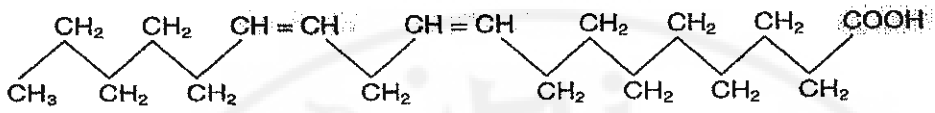
اعتباراً من الأكزالواستات OAA. وأهمية الأسبارتات أنها تعطي الأميد المسمى أسباراجين Asparagine الذي يساهم في نقل وتخزين المدخرات الآزوتية الأكثر شيوعاً (في درنات البطاطا:(1.4 مغ /غ من المادة الغضة) وصيغة الاسباراجين هي:



ويتم إنتاج الحموض الأمينية في قسمه الأكبر إذ يتم إرجاع النترات (أي الجذور والأوراق) ومع ذلك يمكن أن يوجد في كل النسج تقريباً وبخاصة في الخنيدرات والصانعات الخضراء وهي العضيات التي تضع تحت تصرف هذه المركبات الحموض السيتونية وعوامل الإرجاع (NADH , NADPH) ومصدر الطاقة أي الـ ATP الضرورية لإنجاز تلك التفاعلات.

*** – التركيب الحيوي للشحوم La biosynthese de lipides:**

الليبدات هي مشتقات للحموض الدسمة Acides gras والحموض الدسمة عبـــارة عن حموض عضوية ذات سلاسل طويلة مشبعة أو غير مشبعة:



حمض زيت الكتان acid linoléique

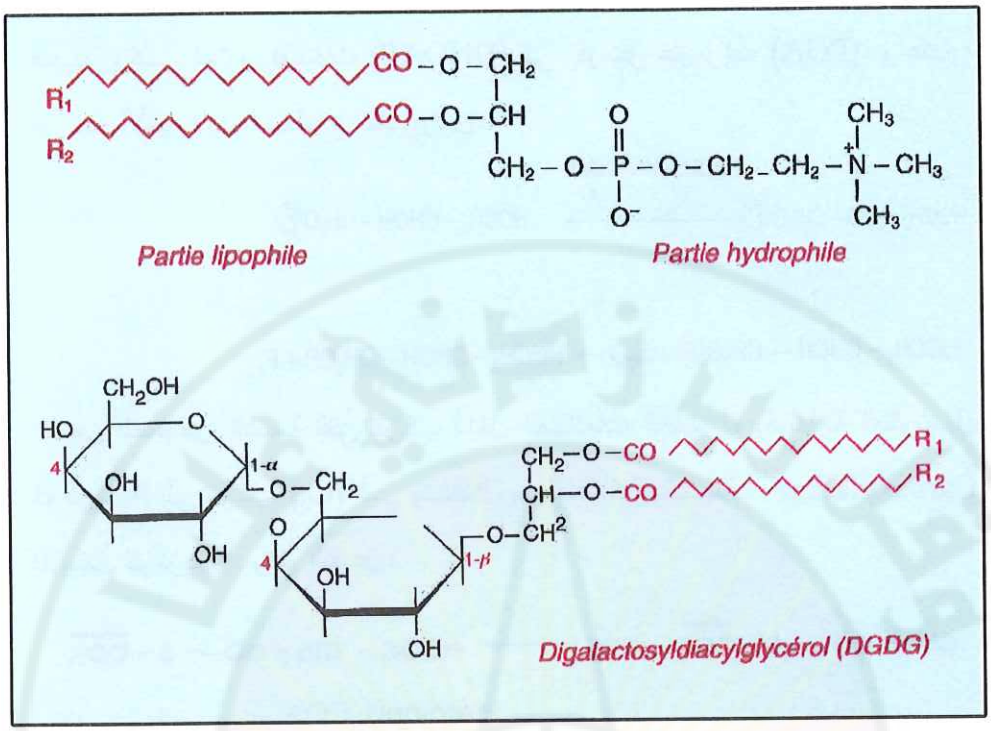
والليبدات البسيطة Lipides simples عبارة عن استرات الحموض الدسمة وأكثرها شيوعاً مركبات الترياسيل غليسيرول Triacylglycerol وهو ما كان يعرف ســـابقاً باسم (Triglycerides) غليسيردات ثلاثية. وصيغتها هي:

$$\begin{array}{l} CH_2-O-CO-R_1 \\ | \\ CH-O-CO-R_2 \\ | \\ CH_2-O-CO-R_3 \end{array}$$

وهي غير ذوابة في الماء وتوجد إما على هيئة قطرات في السيتوبلاسمى الخلوية وإما على هيئة مدخرات كما في البذور الزيتية.

أما السيريدات Cerides فهي أسترات حموض دسمة مع كحول ذي سلسلة طويلة مفتوحة – وهي مواد غير نفوذة – (كالشمع ويدخل في تركيب الـــ cutine المكون للقشيرة cuticule التي تحيط بالبشرة والسوبرين Suberine الذي يوجد في الفلـــين liège) suber).

- وهنـــاك ليبـــدات غيـــر متجانـــسة كالفوســـفوأمينوليبدات والغالاكتوليبـــدات phospholipides et galactolipides التي تدخل في تركيب العديد مـــن الأغـــشية الخلوية وأغشية العضيات الخلوية كالخنيدرات والصانعات الخضراء وغيرها.



● هناك مركبات قريبة من الليبدات يطلق عليها متعددات الايزوبرين:

$$n\ H_2C=\underset{\displaystyle CH_3}{\underset{|}{C}}-CH=CH_2 \rightarrow \left[\ H_2C-\underset{\displaystyle CH_3}{\underset{|}{C}}=CH-CH_2\ \right]_n$$

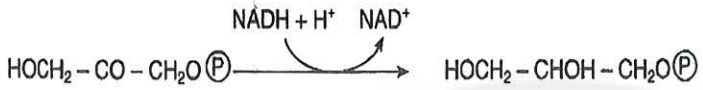
وأهمها الجزرين Carotènes وأشباه الجزرين Carotènoides والـــ terpénes

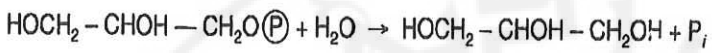
(بما في ذلك الزيوت الطيارة والهرمونات)

ويتم اصطناع المركبات السابقة وفق ما يلي:

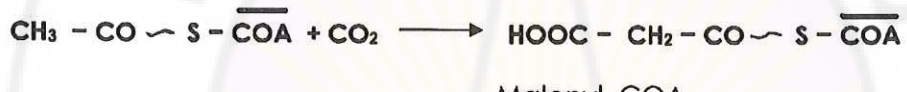
* اعتباراً من الغليسيرول Glycerol الذي يتشكل في أثناء التخمـــر اعتبـــاراً مـــن السكاكر ثلاثية ذرات الكربون (تريوزات Trioses) (انظر ص 36) حيـــث يتحـــول

الديهيدروكسي استون فوسفات (DHOAP) إلى فوسفو غليسرات (PGA)، واعتباراً من هذه الأخيرة يتم اصطناع الغليسيرول:





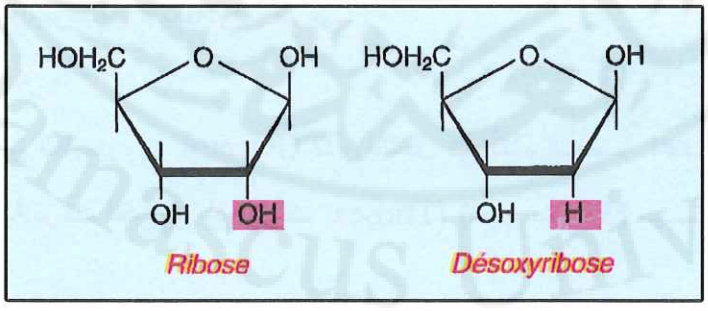
* من الحموض الدسمة التي تتركب داخل الصانعات الخضراء باستطالة المالونيل كوأنزيم A إلى مركب (C_3) الذي يتشكل بعملية كربوكسلة Carbaxylation للاستيل كوأنزيم A وفق التفاعل:

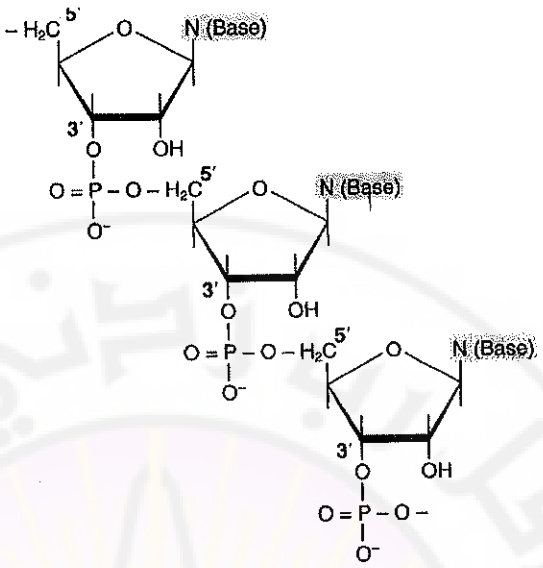


Malonyl COA

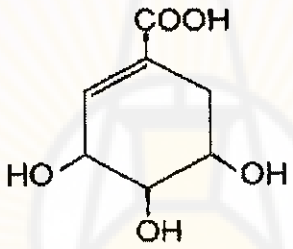
ويلتحم المالونيل كوأنزيم A مع بقية استيل في كل مرحلة من الاستطالة ويتم عملية Decarboxylation (نزع CO2).

* وأخيراً فإن البنتوزات Pentoses (المتشكلة خلال حلقة البنتوزات المفسفرة) تدخل في تركيب الحموض النووية nucleiques . ac، ففي الـ RNA فإن السكر هو الريبوز وفي الـ DNA فإن السكر هو الريبوز منقوص الأكسجين (أو الريبوز المرجع).





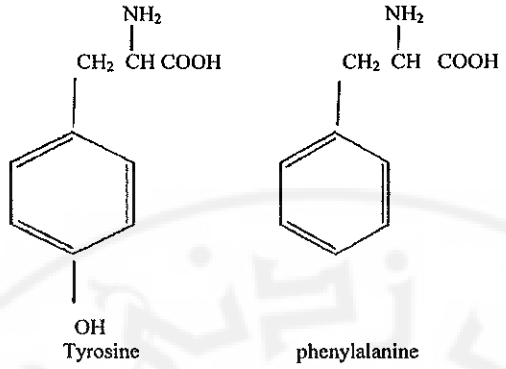
Structure des acides ribonucléiques.
Les nucléotides forment une chaîne linéaire, les groupements phosphate qui relient les nucléosides étant attachés à un carbone-3′ d'un côté et à un carbone-5′ de l'autre (les chiffres marqués « prime » désignent les atomes de ribose, ceux sans accent étant réservés aux bases).



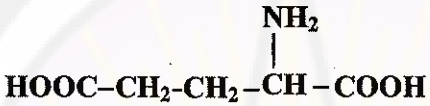
صيغة حمض الشيكيميكي

كما تدخل السكاكر الخماسية في الهيميسيللوز Hemicelluloses.

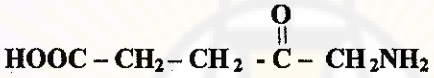
أما السكاكر رباعية ذرات الكربون (C_4) كالأريتروز Erythrose فإنها ترتبط مع تريوز لتشكيل مركب حلقي مكون من (7) ذرات كربون (C_7) هو حمض الشيكيميكي Acide shikimique وهو نقطة انطلاق تركيب المركبات الأروماتية مثل التيروزين والفينيل الأنين وحتى الأكثر تعقيداً كالخشب lignine.



وأخيراً فإن الغلوتامات



هي التي تعطي (بتفاعلات سندرسها لاحقاً) حمض أمينوليفولينيك (ALA).



والذي تتكاثف جزيئتان منه لإعطاء نواة بيرولية وبالتالي تركيب نوى رباعية البيرول مفتوحة كما في (البروتينات الصفراوية) أو مغلقة كما في نوى البوروفيرين كما في اليخضور والسيتوكرومات.

الفصـــــل الســـــادس

قدروية التنفس

Energetique de La Respiration

سبق ودرسنا في الفصل السابق عمليات النقل الإلكتروني وجمل الأكسيداز المختلفة كما درسنا مردود الفسفرة التأكسدية وكيف أن انتقال كل بروتون ينتج عملاً يتـــراوح بين (10 – 12) كيلو جول وأن هذه الطاقة تسهم في تصنيع الـــــــ ATP كما أشرنا إلى ضياع جزء من الطاقة على هيئة حرارة وبخاصة في البذور المنتشة وأزهار نبات اللوف.

كما درسنا في الفصل الرابع آليات التنفس وبخاصة ما يتعلق منها بحلقة الحموض ثلاثية الكربوكسيل (أو حلقة كريبس) ورأينا أنه من أجل جزيئة بيروفات متشكلة يـــتم هدمها لاحقاً تتحقق عمليتي فسفرة مرتبطة بالمداد عبر ممر الغليكوليز وثالثة خـــلال حلقة كريبس وهذا يقابل بالنسبة لجزيئة غليكوز (أي 2 بيروفات = دورتـــين لحلقـــة كريبس) تشكل 6 جزيئات ATP يستهلك منها جزيئتان من أجل تـــشكيل الغليكـــوز – 6 – فوسفات والفريكتوز 1– 6 – ثنائي الفوسفات وبالتالي فإن الربح الصافي لهذه الفسفرة المرتبطة بالمداد إنما هو (4 ATP) وليس ست جزيئات أما ما يتعلق بالفسفرة التأكسدية للـــــ NADH بالأكسجين فإنها تسمح بتشكيل 3 جزيئات ATP أما أكسدة الـــــ $FADH_2$ فتسمح بتشكيل 2 ATP، وبما أن تحطيم جزيئة الغليكـــوز تـــؤدي – عبر حلقة كريبس – إلى تشكيل 8 NADH و 2 $FADH_2$ أي ما يـــساوي طاقـــة كامنة تعادل 28 ATP وإذا أخذنا نتائج أكسدة الـــــــ 2NADH التي تتشكل داخل

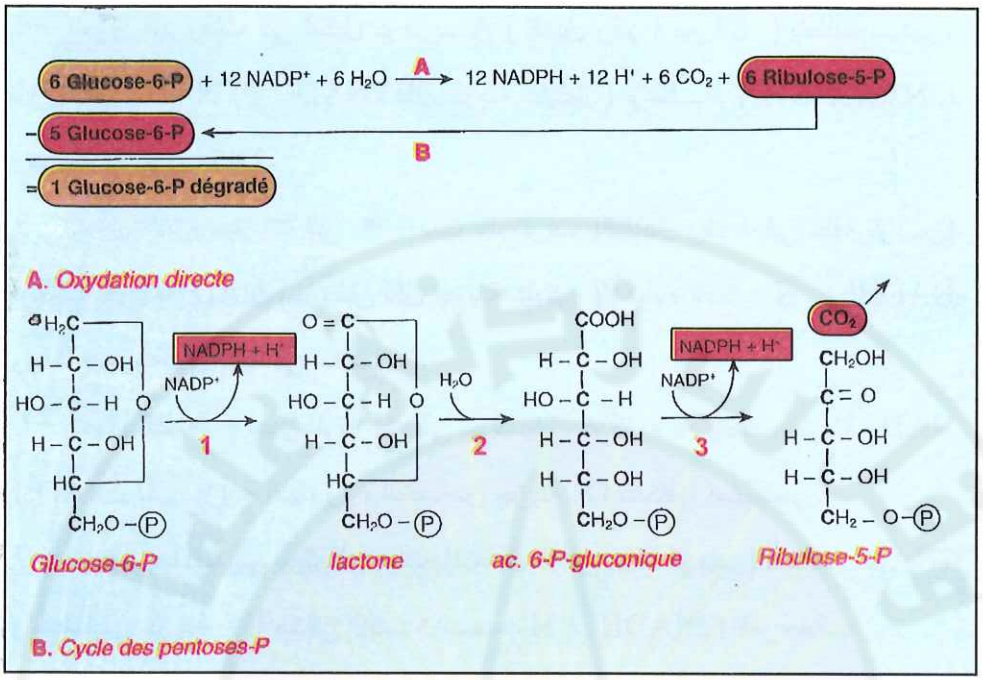
الحلالة البلاسمية Cytosol فإن إمكانية إعادة أكسدتهما تتم داخل الخنيدرات بأسلوب أكسدة خاص يكلف 1ATP لكل NADH وبالتالي فإن الربح الصافي ليس إلا 4ATP لكل جزيئة NADH مما يعطي ربحاً صافياً إجمالياً = 28 + 8 ATP

ATP = ATP 36 لكل جزيئة سكر ose محطمة أو ما يعادل 1055 KJ في الشروط النظامية بمردود = 37 % وهو مردود يفوق بكثير المردود في حالة التخمر الكحولي كما سبق ورأينا. غير أن تلك الدراسة لم تعط المؤشر الحقيقي حول قدورية التنفس من كل جوانبها الأمر الذي استدعى إفراد هذا الفصل لهذه الغاية.

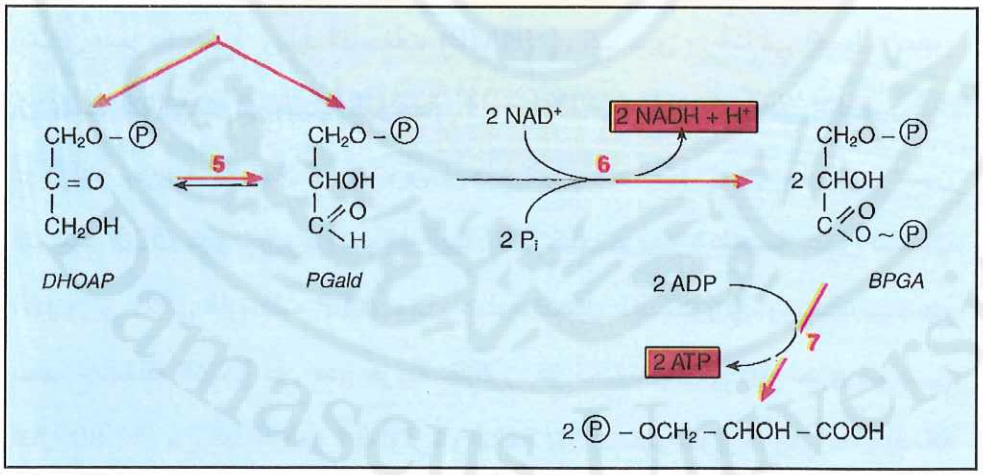
يتبين من دراسة الخطوات التأكسدية التي تتحقق من خلال تسلسل آمبدن مايرهوف بارناس (EMP) وحلقة السكاكر الخماسية المفسفرة (PP) وحلقة كريبس (T.C.A) التي تم شرحها في الدروس السابقة إلى قاسم مشترك لهذه الخطوات تتمثل بنقل الإلكترونات إلى الـ NAD(P)H والتي تتطلب لدى أكسدتها إلى H_2O بالطرق المناسبة خمساً من جزيئات O_2 الست الممتصة. أما المكافئات المرجعة المحولة مباشرة إلى الجهاز السيتوكرومي بواسطة أنزيمة السوكسينوديهيدروجيناز فإنها تستوفي الجزيئة السادسة من الأكسجين O_2 الممتص كما هو موضح فيما يلي:

1- تحول جزيئة الغليكوز -6- فوسفات إلى 6- فوسفوغليكونات عبر تحوله إلى لاكتون كمرحلة انتقالية إذ تحتاج كما هو موضح في المعادلة التالية إلى جزيئة $NADP^+$ لإعطاء النواتيد المرجع $(NADPH + H^+)$ مع استهلاك $1/2\ O_2$ ، H_2O.

2- تحول حمض الـ 6 فوسفوغليكوني إلى سكر خماسي (الريبولوز – 5- فوسفات) (RUBP) وانطلاق جزيئة CO_2 يحتاج بدوره لجزيئة $NADP^+$ لإرجاعها إلى $(NADPH + H^+)$ (التفاعل رقم 3) وإلى 1/2 جزيئة O_2 كمكافئ امتصاص.



3- أما التفاعل الثالث الذي يتطلب تدخل جزيئتين من النواتيدة البريميدية المفسفرة $2NADP^+$ فهو تحول الفوسفو غليسر ألدهيد PGald إلى حمض الفوسفو غليسيريك (PGA).وهذا يتطلب امتصاص جزيئة O_2 (كمكافئ امتصاص).



4- تحول البيروفات إلى أستيل كوأنزيم A (تفاعل رقم 1 ص88) يتطلب بـدوره جزيئة من NAD^+ (أي $2NAD^+$ لكل جزيئة غليكوز) لإعطـاء ($2NADH + H^+$) وجزيئة أكسجين مكافئة.

5- تحول الايزوسيترات إلى ∝ – سيتوغلوتارات (التفاعل رقم 4 في حلقة كريبس) فيتطلب جزيئة NAD^+ (جزيئتان لكل جزيئة غليكوز)لإعطاء الـــ $NADH + H^+$ ويحتاج جزيئة O_2 كمكافئ امتصاص.

6- تحول الـ ∝ – سيتوغلوتارات إلى سوكسينيل كوأنزيم A يتطلب جزيئة NAD^+ ($2NAD^+$ لكل جزيئة غليكوز) وامتصاص جزيئة O_2 كمكافئ امتصاص.

7- تحول المالات إلى أوكزالواستات (التفاعل 9 في حلقة كريبس) يتطلب $2NAD^+$ وامتصاص جزيئة O_2 مكافئ لأكسدة الـــ ($2NADH^- + H^+$) المرجعة.

8- وأخيراً فإن تحول السوكسينات إلى فومارات يتطلـب جزيئـة مـن الـــFAD ($2FAD$ لكل جزيئة غليكوز) وامتصاص جزيئة من O_2 كمكافئ امتصاص.

وبذلك يكون مجموع عدد النواتيدات المرجعة لجزيئة غليكـوز واحـدة هـو 10 جزيئات $2\ FADH_2 + NADH + H^+$ { وذلك نظراً لأن التفاعلين الأول والثـاني يتعلقان بممر الهكسوز وحيد الفوسفات (HMP) }. كما سبق ورأينا في الفصل السابق أن أكسدة النواتيدات البريميدية المرجعة $NADH + H^+$ تحرر كمية من الطاقة بحدود /52/كيلو حريرة للجزيئة الواحدة وأن إرجاع الجزيئات العشر يحرر ما يقارب مـن الـــــ /520/ كيلو حريرة ويضاف إليها /20/ كيلو حريـرة ناتجـة عـن تـشكل الادينوزين ثلاثي الفوسفات ATP خلال عملية التحليل الغليكـوزي. وبـذلك يـصبح مجموع الطاقة الناتجة عن هدم جزيئة غليكوز هو بحدود /540/ كيلو حريرة وهـي تمثل 80 % من الطاقة الحرة المتوفرة والبالغة /674/ كيلو حريرة. وفي حال إضافة

الطاقة الناتجة عن أكسدة الحمض السوكسيني وهي بحدود /70/ كيلو حريرة لكل جزيئة غليكوز والطاقة المخزنة في الرابطة الكبريتية الأستيرية Theo Ester في السوكسينيل كوأنزيمة A والبالغة /20/ كيلو حريرة لوصلت الطاقة الحرة المتوافرة بالأشكال السابقة إلى ما يقارب الـ 90 % وأن 10 % من الطاقة تضيع على شكل حرارة وفق المبدأ الثاني لقوانين الترموديناميك. غير أن هذه الحسابات تبقى صحيحة من الناحية النظرية فقط وذلك لأن ما يحدث عملياً داخل الخلايا يختلف قليلاً أو كثيراً عن الصورة المبينة أعلاه وذلك للأسباب التالية:

1- أن التفاعلات التي تتم داخل الخلايا النباتية لا تتحقق جميعها داخل الخنيدرات، حيث إن التفاعلات التي تتم داخل الخنيدرات هي تلك الخاصة بحلقة كريبس (T.C.A) أي التفاعلات من (4 – 8) المبينة أعلاه. أما التفاعلات (1 – 3) فإنها تتم داخل الحلالة السيتو بلاسمية Cytosol وهناك فروق جوهرية فيما يخص أكسدة الـ (NADH) في الخنيدرات والتي تتم عبر الجهاز السيتوكرومي بما يتضمن من أنزيمات السيتوكروم أكسيداز وهو الأمر الذي لا يتحقق داخل الحلالة البلاسمية Cytosol.

2- يمكن للنواتيدات المرجعة (NADH) أياً كان مصدرها (داخل أو خارج الخنيدرات) أن تدخل في طريق الاستقلاب البنائي Anabolisme التي تحتاج إلى تقديم الطاقة مما يحرفها عن الممرات الخاصة بالتنفس والناشرة للطاقة . وهكذا تستهلك كميات كبيرة من الـ (NADH) لإرجاع النترات والكبريتات ومن عمليات التركيب الحيوي الخاصة بالحموض الدسمة والتربينات اعتباراً من وحدات الأستيل كوأنزيم A (Acetyl –COA) كما سبق ورأينا. كما يمكن أن تستخدم بعض التريوزات الناتجة عن عمليات هدم السكاكر لإعادة تركيب السكاكر السداسية البسيطة

(Hexoses) وذلك لأن ممرات الاستقلاب الهدمي Catabolisme تتلاقى مع ممرات الاستقلاب البنائي Anabolisme في عدد من المركبات الوسطية التي تظهر عبر الممرين المتعاكسين وبحيث تدخل بعض نواتج الاستقلاب الهدمي في عمليات البناء كما يمكن لبعض المركبات الوسطية الناتجة عن عمليات البناء أن تدخل في ممرات الاستقلاب الهدمي كما هو حال البيروفات والفوسفو غليسيرات والبنتوزات وغيرها (الشكل 13:5) ص (143).

* هناك احتمال آخر لا يمكن استبعاده وهو أكسدة الـ (NADH) الذي يتشكل خارج الخنيدرة ببعض الأنزيمات المتخصصة بالنقل الإلكتروني والأكسيداز مما يؤدي إلى ضياع كمية من الطاقة على شكل حرارة وذلك لأن عمليات الأكسدة تلك لا تترافق بتشكل الأدينوزين ثلاثي الفوسفات كما سبق وأشرنا. ومع ذلك فقد تأكد للباحثين أن أكسدة الـ (NADH) داخل الخنيدرات إنما تتبع الممر العام والموضح في الشكل (4:5) ص (118) والمتمثل بالمرور عبر المعقد الأول (I) والمكون من الـ (FMN) ويمر منها إلى المعقد رقم (III) (أي السيتوكروم b) ثم إلى المعقد رقم (IV) (أي السيتوكروم $a_1 + a_3$) عبر السيتوكروم c. على حين أن أكسدة السوكسينات تمر عبر المعقد II لتصل إلى المعقد III لتتابع أكسدتها تماماً كما هي الحال بالنسبة للـ NADH. وإن نظرة متفحصة لقيم كمون الأكسدة والإرجاع لكل مركب من المركبات الانتقالية والمبينة في الشكل السابق توضح ما يلي:

أن $\Delta E^{o\prime}$ للـ NADH = - 0.32 V

أما الـ $\Delta E^{o\prime}$ لليوبيكينون Ubiquinone (Q) فهي = - 0.065 V

أي أن نقل $2e^-$ من الهيدروجين الموجود في الـ (NADH) إلى اليوبيكينون (Q) سيؤدي إلى انطلاق كمية من الطاقة تقدر بـ

$$2 \times (-0.032) - (-0.065) = -0.255 \text{ V}$$

$$\text{أي} \quad 2 \times -0.255 \times 23 = 11.73 \text{ K.cal}$$

أما انتقال الـــ $2e^-$ من الـــ (Q) إلى (السيتوكروم $a_1 + a_3$)عبر السيتوكروم c فـــإن فرق الكمون هو:

$$2\times (-0.065 \text{ v}) - (+0.29 \text{ v}) \times 23 = \quad 2\times -0.315\times 23 = 14.49 \text{ K.cal}$$

أما كمية الطاقة المتحررة من إيصال الـــ $2e^-$ إلى الأكسجين ذي كمـــون الأكـــسدة والإرجاع $\Delta E^{o\backslash}$ = $+0.81$ V فهي تساوي= $2 \times (+0.29) - (+0.81) \times 23$

$$2 \times -0.52 \times 23 = 23.92 \text{ K.cal}$$

وبما أن تشكيل ATP يتطلب كمية من الطاقة بحدود (10– 11) كيلو حريرة لربط جزيئة ADP مع Pi مما يدل أن الخطوات السابقة كافية بكل مراحلها لتشكيل الـــــ ATP (أي أن هناك إمكانية تشكيل 3 جزيئات ATP) تحتاج إلـــى (30– 33) كيلـــو حريرة وهذه الكمية من الطاقة المحررة تعادل ما يقارب الـــــ

$$\%66-60 = \frac{(33-30)}{50.2} = \frac{(33-30)}{11.7+14.5+24}$$

من مجمل الطاقة المتحررة من أكسدة الـــ NADH التي تتحول إلى ATP.

وفيما يتعلق باقتران عمليات الأكسدة والإرجاع بالفسفرة Phosphorylation فقد سبق وعالجنا هذا الأمر. وبالعودة إلى نظرية ميتشل والشكل (9:4) تتبين طبيعـــة هـــذا الاقتران والعلاقة بين كميات الأكسجين الممتصة في أثناء عمليـــات التـــنفس وعـــدد جزيئات الأدينوزين ثلاثي الفوسفات الناتجة عن ذلك أو العلاقة ما بين $\frac{P}{O}$ وهي النسبة بين عدد الميكرو جزيئات من الفوســـفور غيرالعـــضوي(IP) المؤســـتر (والمرتبط مع الـــــ ADP لإعطاء الـــــ ATP) وعدد ميكـــرو ذرات الأكـــسجين الممتصة وأن المداد

الأكثر استخداماً لإجراء مثل هذه القياسات إنما هو الألفا سيتو غلوتارات Cetoglutarate– α حيث تصل قيمة($\frac{p}{o}$) إلى ما يقارب (4)، إذ تتشكل ميكرو جزيئة واحدة من ATP على مستوى المداد ناتجة عن السوكسينيل كوأنزيم A وثلاثة ميكرو جزيئات ناتجة عن أكسدة الـ (NADH) (انظر حلقة T.C.A وبخاصة الشكل رقم (12:4). كما أدى استخدام حموض حلقة كريبس الأخرى (كبديل عن الألفا سوكسينيل كوأنزيم A) إلى قيم قريبة جداً من القيم المتوقعة فيما إذا كان سير النواتيدات موجهاً باتجاه تسلسل مماثل كما هو مبين في الجدول التالي:

الفسفرة التأكسدية بواسطة خنيدرات بعض الأجزاء النباتية		
النسبة P/O	نوع المداد	الأجزاء النباتية المستخدمة
1.4	سوكسينات	براعم القرنبيط (حسب Laties 1953)
2.4	α – سيتو غلوتارات	
1.5	سوكسينات	سوق البازاليا (Smillie 1955)
3.1	α – سيتو غلوتارات	
1.6	سوكسينات	أوراق البازاليا Smillie 1956
2.9	α – سيتو غلوتارات	
2.8	ايزو سيترات	
2.5	سترات	
1.7	سوكسينات	بادرات الترمس الهائجة Conn and young 1957
1.5	α – سيتو غلوتارات	
3.6	α – سيتو غلوتارات + مالونات	
3.8	α – سيتو غلوتارات	الملفوف Freebairn و Remmert 1957
2.2	أوكزالواسئات	
2.3	فومارات	
2.3	سوكسينات	
1.5	α – سيتو غلوتارات	ثمار الأفوكادو Biale et al . 1957
2.0	α – سيتو غلوتارات + مالونات	

وتجدر الإشارة إلى أن إضافة المالونات في بعض التجارب الموضحة في الجدول أعلاه إنما هي لجعل عملية أكسدة الألفا سيتوغلوتارات تتحقق بخطوة واحـــدة ومنـــع استمرار الأكسدة لما بعد ذلك. وتدل قـــيم $\frac{P}{O}$ الموضحة في الجدول الـــسابق إلا أن تركيب الـــــ ATP المقترن بالأكسدة لا يترافق تماماً مع كمية الأكسجين الممتصة وذلك لأن أي عطب يطرأ على الخنيدرات خلال عملية اســـتخدامها يـــؤثر بـــدرجات متفاوتة في قدرة تلك الخنيدرات على القيام بالفسفرة مما يؤدي إلى خفض قيم النسبة $\frac{P}{O}$ وكلما كانت نسبة $\frac{P}{O}$ أقرب إلى القيمة المثالية كان ذلك دليلاً على صـــحة الخنيدرة وسلامة استخراجها.


وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

الفصـــــل السابـــع

علاقة التنفس بنقل المواد المنحلة

ترتبط حياة الخلايا النباتية بصفة خاصة والنباتات بصفة عامة بالوسط الذي تحيـا فيه فهي تأخذ نه العناصر الضرورية لبقائها وتطرح فيه الفضلات ، ويتألف الوسـط المحيط بخلية حية من غازات وماء ومواد منحلة في الماء لن ندخل هنا فـي دراسـة آليات نفوذ الغازات والماء وإنما سنقتصر في هذا الفصل على دراسة علاقة التـنفس بنقل الماء والمواد المنحلة فيه إلى داخل النبات.

1- علاقة التنفس بامتصاص المواد المنحلة:

أظهرت الدراسات الخاصة بفيزيولوجيا التغذية والنمو كيف أن امتصاص المـاء إنما يتم جزئياً عن طريق الحلول Osmosis، غير أن القسم الآخر من المـاء فإنـه يمتص بشكل فعال نتيجة لتدخل أفعال الاستقلاب التنفسي، ذلك أن الجذور لا تمـتص الماء بشكل صحيح وبكميات كافية للنبات إلا إذا كانت مهواة فالعلاقة إذن وثيقة ما بين الامتصاص والتنفس كما أن قوانين الحلول تقف عاجزة أمام بعض الحالات الخاصـة كمرور الماء عبر الأدمة الباطنة إلى النسج الناقلة على الـرغم مـن كـون الكمـون الحلولي لهذه الأخيرة أكبر من الكمون الحلولي لخلايا البرنشيم القشري، أما فيما يتعلق بحركة الأملاح فإن عدم كفاية قوانين الحلول أشد وضوحاً ذلك أن حركة الأملاح تـتم في نفس اتجاه حركة الماء الأمر الذي يؤكد عدم كفاية قوانين الحلول والتي يجب بناءً عليها انتقال الأملاح بشكل معاكس تماماً لحركة الماء.

كما أن قوانين الحلول لا تأخذ بعين الاعتبار عدداً من الصفات الخاصة للنفوذ الخلوي والمتمثلة بالإبقاء على الخلايا النباتية في حالة انتباج Turgescence خفيف بصورة دائمة مما يكسب الخلايا النباتية نوعاً من المقاومة للتبدلات الخارجية. وكذلك حالات الارتكام Accumulation أو التجميع، إذ تتمكن الخلايا النباتية من امتصاص بعض العناصر بكميات تجعل تركيز تلك العناصر في نهاية الأمر داخل العصارة الفجوية يفوق تركيز تلك العناصر في الوسط الخارجي كما في حالة بعض الطحالب البحرية التي تجمع عنصر اليود والذي يوجد في نهاية المطاف بتركيز مرتفع في العصارة الفجوية لتلك الخلايا وبحيث يبلغ 10^{-3} غ/مل من العصارة بينما لا يوجد هذا العنصر في ماء البحر إلا بحالة أثر(2×10^{-6} غ/مل). وكذلك الأمر فيما يخص الاصطفاء Selectivité تلك الخاصية التي تسمح للخلية بالاختيار من بين العناصر المختلفة الموجودة في الوسط أو تمتصها بنسبة ضئيلة. فطحلب الفالونيا الذي يعيش في ماء البحر يصطفي شوارد البوتاسيوم ويمتصها بحيث تحوي عصارته الفجوية على تلك الشوارد بتركيز يفوق 40 مرة تركيزها في ماء البحر بينما لا يمتص من شوارد الصوديوم إلا ما يعادل لـ 18 % من تركيز تلك الشاردة في ماء البحر.

النقل الفعال Le transport Actif :

تتطلب عمليات النقل الفعال تقديم الطاقة أي أنها ماصة للطاقة Endergoniques (أو خافية لها) وتتم باتجاه الكمونات الكهروكيميائية المتزايدة Les potentiels croissants éléctrochimique ويتطلب ذلك تدخل معقدات أنزيمية غشائية تقوم بدور مضخات شاردية pompes Ioniques لتؤمن اقتران Couplage تلك التفاعلات مع تفاعلات كيماوية ناشرة للطاقة من نمط الاقتران الكيميـاحلولي

Chimiosmotique، كما سنرى لاحقاً إن افتراض وجود نقل فعال بالنسبة لـبعض الشوارد قد تم بناءً على ملاحظات عديدة أهمها:

آ- حساسية عمليات النقل للحرارة والتي تكون أكبر بكثير مما هي عليه في حالة الانتثار، ذلك أن الانتثار مرتبط بدرجة الحرارة المطلقة T أو ما يسمى درجة كالفن.

ب – دراسة النقل في غياب الأكسجين.

ج – دراسة النقل بوجود المثبطات الاستقلابية .... الخ

وقد اعتمدت الدراسات الحديثة على حالات التوازن Situations d' equilibres (وقياس الكمونات الكهروكيميائية) وعلى حالة النظام (قياس التدفق أوالانسياب Flux) بالنسبة لطحالب أو جذور معزولة أو على زراعات نسيجية وخلوية الأمر الذي سمح بالتأكد عموماً من وجود:

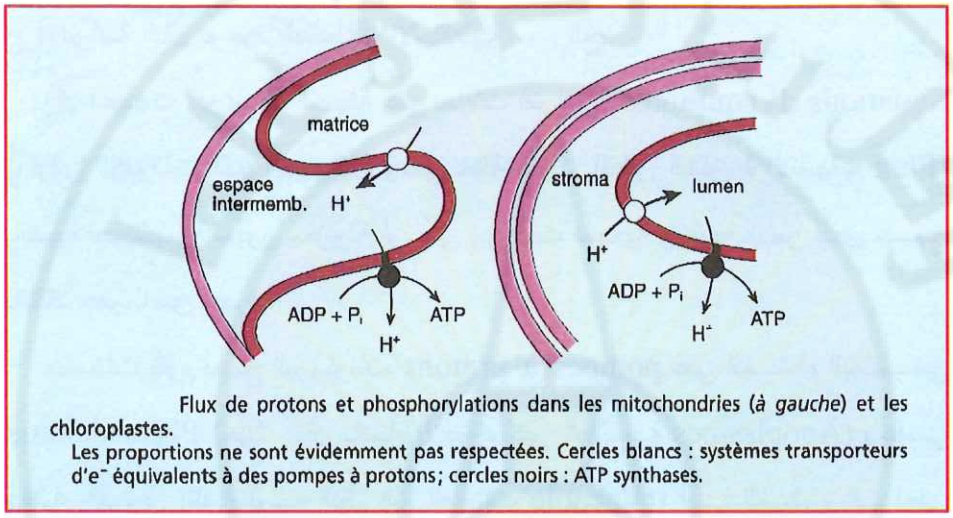
- مضخات تقوم بضخ البروتونات pompes à protons على الغشاء البلاسمي Plasmalemme (حيث النقل باتجاه الأجزاء غير البلاسمية Apoplasmes) وعلى الغشاء الفجوي (الذي يوجه النقل إلى الفجوات Vacuole)، أما الغشاء الداخلي للخنيدرات (فينقل خارج المادة الأساسية matrice) كما في الشكل (1:7 ، يسار) أما غشاء التيلاكوئيد أو الحويصل القرصي (فيؤمن النقل نحو اللومن Lumen شكل (1:7 ، يمين).

- مضخات لشوارد الصوديوم على الغشاء البلاسمي (نحو الابوبلاسم apoplasme وعلى الغشاء الفجوي تضخ نحو الفجوات).

- ومضخة للكالسيوم Ca^{+2} على الغشاء البلاسمي (نحو الابوبلاسم) وغشاء الشبكة البلاسمية الداخلة Reticulum interne (نحو اللومن) وغشاء الفجوة (نحو الفجوة).

وهذه المضخات تحمي الحلالة البلاسمية Cytosol وأنزيماتها من زيادة شوارد الصوديوم Na^{+} أو الكالسيوم Ca^{+2}.

هناك مضخات مختلفة للأنيونات: Cl^{-} و No_3^{-} و $H_2PO_4^{-}$ ... الخ، الأمر الذي يفسر مقدرة هذه الشوارد على النفوذ إلى داخل الحلالة البلاسمية Cytosol ، إذ يكون الكمون الكهربائي سالباً مقارنة بكمون الوسط.

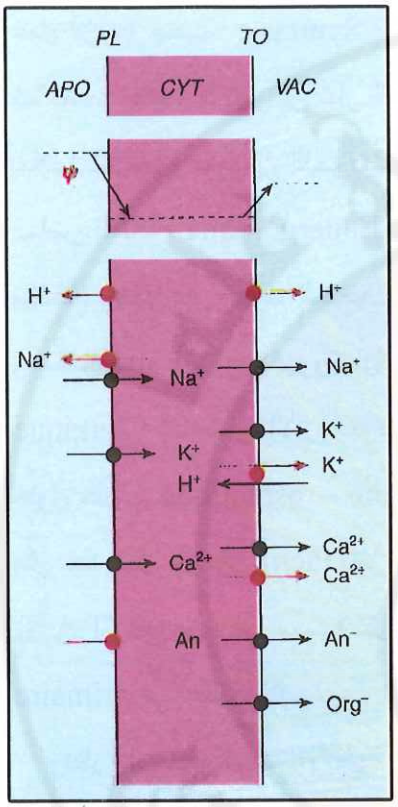


Flux de protons et phosphorylations dans les mitochondries (*à gauche*) et les chloroplastes.
Les proportions ne sont évidemment pas respectées. Cercles blancs : systèmes transporteurs d'e^{-} équivalents à des pompes à protons; cercles noirs : ATP synthases.

شكل (1:7)

– كما يوجد مضخة أيضاً لشوارد البوتاسيوم، وهي تؤمن بصفة عامة التبادل مع شوارد الهيدروجين H^{+} (H^{+}/K^{-} – ATPase) أو مع شوارد الصوديوم (ATPase Na^{+}/K^{+}–). غير أن هاتين المضختين ضئيلتا الفعالية عند النباتات ذلك أن شوارد البوتاسيوم تنقل نتيجة عملية تضاد نقل contre Transport مع البروتونات أو تضاد نقل مع الأنيونات.

– وفي مضخات التبادل التي تؤمن في الوقت نفسه نقل شاردة من اتجاه أو شاردة أخرى لها نفس الاشارة في الاتجاه المعاكس، والعلاقة الستيكيومترية هي 1/1 (H^+/K^+ – ATPase) أي شاردة $1H^+$ تخرج بينما تدخل شاردة $1K^+$ كما هو موضح في الشكل (2:7).



شكل (2:7)

حيث لا يوجد في هذه الحالة تبدلات في توزع الشحنات الكهربائية فالمضخة متعادلة كهربائياً electroneutre. يمكن أيضاً أن تكون مختلفة وتساوي 3/2 في حالة (Na^+/K^+ – ATPase) الفاعلة جداً في الخلايا الحيوانية ولكنها لا تعمل أبداً في المملكة النباتية إلا في بعض الطحالب البحرية Algues marines حيث تعمل المضخة على خلق نوع من عدم التوازن للشحنات الكهربائية ما بين الحجرتين (الداخلية والخارجية) أي أنها مضخة مولدة للكهرباء électrogéne.

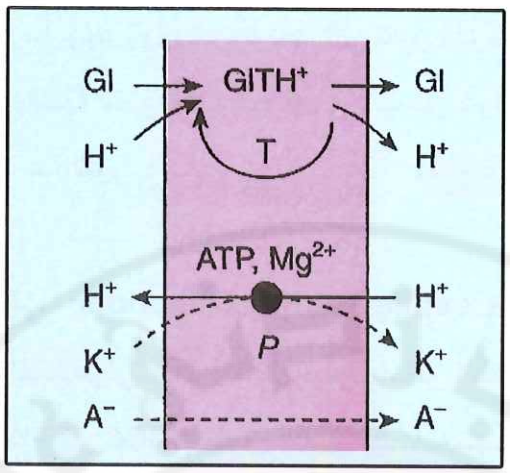
النقل الفعال الثانوي Transport actif secondaires:

اعتباراً من عام 1961 قام الانكليزي بيتر ميتشل بالبحث عن آلية الإقتران في الخنيدرة ما بين عمليات الأكسدة والإرجاع التنفسية واصطناع الأدينوزين ثلاثي الفوسفات (ATP). وقد صاغ نظريته بالشكل (6:5) والتي تشير إلى أن الاقتران يمر عن طريق تحرير بروتونات ناجمة عن عمليات الأكسدة والإرجاع بحيث تؤدي إلى

تراكم تلك البروتونات H^+ في الفضاء بين الغشائي Espace intermembranaire للخنيدرة ، إذ يتشكل تيار انتشاري راجع Flux diffusif de retour للبروتونات إلى المادة الأساسية للخنيدرة Matrice وهذا التيار ناشر للطاقة Exergonique ينشط عمل أنزيمة الـ ATP Synthase. وقد تم التأكد من هذا التصور من خلال ملاحظات عديدة إذ تبين أن تيار العودة للبروتونات H^+ (أياً كان مصدر ارتكامها) يمكنها تحريض عدد من التحولات الأخرى غير تصنيع الـ ATP وخاصة النقل الماص للطاقة Endergonique لبعض المواد المنحلة Solutés (شوارد أو جزيئات معتدلة) وهكذا فإن المواد المنحلة (S) يمكن أن تحقق عملية نقل ماص للطاقة ومعاكس لسلم الكمون الكهروكيميائي potentielle electrochimique أو كيميائي Chimique (إذا تعلق الأمر بجزيئات معتدلة) وذلك بفضل عملية اقتران Couplage حلول حلولي Osmo – osmotique مع نقل ناشر للطاقة لشاردة هيدروجين H^+. إن مثل هذا النقل (الفعال actif) نظراً لكونه ماصاً للطاقة يسمى نقل فعال ثانوي (T.A.S) لأنه يزج في العملية نقل فعال لـ H^+ وهو النقل الأولي Transport primaire في عملية الاقتران.

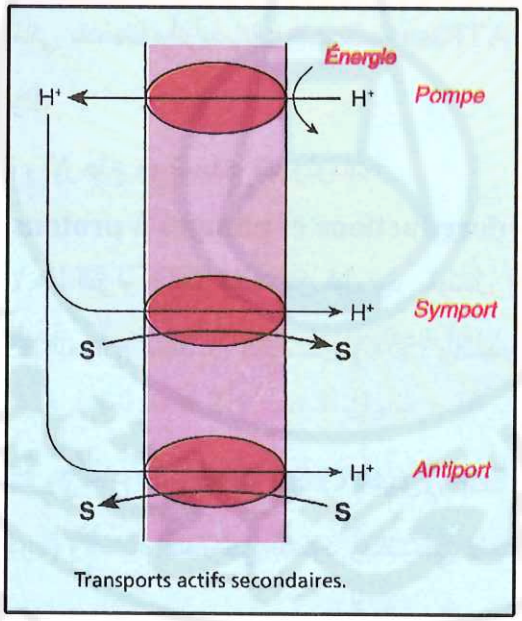
ونظراً لضعف نفوذية الأغشية للشوارد الأليفة للماء Hydrophiles فإن الانتشار يصبح سهلاً عن طريق آلية تدعى Symport إذا كان هناك نقل مساعد Cotransport للـ H^+ والـ (S) كما في حالة H^+/glucides شكل (3:7) .

وأنزيمة نقل T تشكل مع الغلوسيد المعقد القابل للانتثار $GLTH^+$. وإن تيارات الـ H^+ تتحقق بواسطة مضخة للبروتونات (P) والعمل عن طريق التبادل مع K^+ (والمرافق بشاردة سالبة A^- anicn خلال امتصاصه).



شكل (3:7) امتصاص غلوسيد (GL) بأسلوب Symport مع H^+.

وإما أن يتم النقل بطريقة الأنتي بورت antiport في حال وجود نقل مضاد للـــ H^+ والـــ S كما في الشكل التالي:

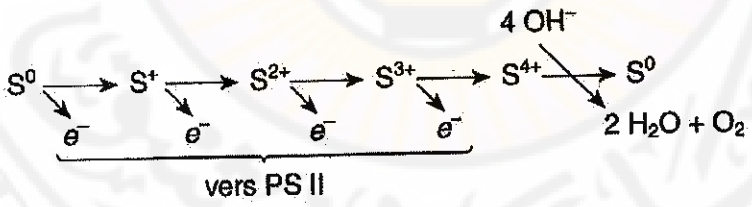


شكل (4:7)

أي أن هناك نقلاً فعالاً للبروتون H^+.والآلية التي تم شرحها هنا إنما تعتمد على كون تفاعل الأكسدة والإرجاع إنما يتحقق بتحويل 2H إلى ($2H^+ + 2e^-$) كما هي الحال – على سبيل المثال – في عملية مرور الألكترونات عبر المعقد السيتوكرومي I للسلسلة التنفسية (انظر الشكل 4:5). أو أنها ترجع في أثناء نقل الالكترونات كما في حالة الجملة الضوئية الثانية PS II حيث إن جذر الهيدروكسيل لا يعطي الالكترونات والماء والأكسجين كما كان يعتقد وفقاً للمعادلة :

$$4OH^- \longrightarrow 2H_2O + O_2 + 4e^-$$

وإنما لا بد لإرجاع الجملة الضوئية الثانية PS II من وجود جملة (S) تدعى المعقد (Z) أو المعقد المطلق للأكسجين Oxygen evolving complex (OEC) والتي تتم على أربع مراحل وفقاً لتجربة Bouges – Bocquet 1974 التي استخدم فيها أشعة ضوئية على هيئة ومضات سريعة (3 ميكرو ثانية وبتواتر 0.3 ثانية) فتبين له أن انطلاق الأكسجين يكون دورياً ويصل حده الأعظمي عند إطلاق الوميض رقم 3 و 7 و 11 مما دعاه للقول إن الجملة S تمر بأربع درجات من الأكسدة وفق المخطط التالي:



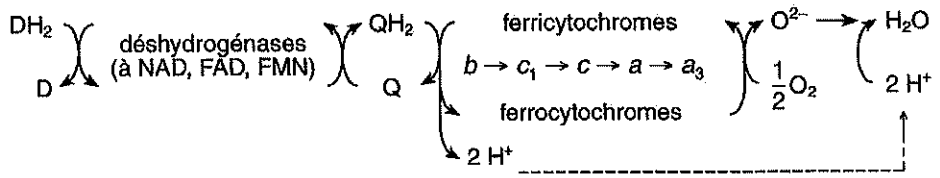
(حيث إن S^+ يكون المسيطر في الظلام طالما أن الدورية تبدأ اعتباراً من الوميض الثالث) وتبدلات درجات الأكسدة إنما تعود على ما يبدو أن تبدلات مكافئات المنغنيز مابين(Mn^{IV} , Mn^{III} , Mn^{II}) وقد دعمت هذه النظرية نتيجة لحقيقة وجود 4 ذرات Mn لمركز تفاعل PS II.

وفي مثل هذه الحالة يفترض أن تبدلات بنيوية conformationelle dissymétrique في الجمل الأنزيماتية هي التي تؤدي إلى أسر البروتون H^+ من جهة (بروتنة الببتيدات المتعددة Protonation) ومن ثم تحريره من جهة أخرى. والنقل في التيلاكوئيدات (أو الحويصلات القرصية) مشابه لما يحدث في الخنيدرات وإنما بشكل معكوس، الأمر الذي ينسجم وحقيقة كون الغشاء التيلاكوئيدي له توجيه معاكس للأغشية الموجودة في الخنيدرات (انظر الشكل 1:7) فالمضخة تعمل على إدخال البروتون إلى اللومن حيث الـ PH أقل في الداخل (PH = 4) ومع ($\Delta \Psi$) مع القطب + في الداخل وبالفعل فإن هذه الـ $\Delta \Psi$ تكون مرتفعة في بعض الشروط التجريبية وتصل إلى 200 ميلي فولت وتنخفض بتيار شوارد الـ Cl^- التي يعتبر غشاء التيلاكوئيد نفوذاً لها. ويلاحظ هنا أن حموضة التيلاكوئيد لا تؤثر في التفاعلات الأنزيمية للتركيب الضوئي والتي تدور داخل السردة Stroma.

علاقة امتصاص الأملاح بالتنفس:

لقد كان لاندغارد Lundegardh من أوائل الباحثين في مجال علاقة الامتصاص بأفعال الاستقلاب التنفسي وذلك عندما لاحظ العلاقة الوثيقة الموجودة بين الامتصاص والسيتوكرومات وكيف أن مثبطات السيتوكرومات مثل : KCN وبتركيز 0.1 mM تثبط الامتصاص أيضاً.

ومعروف أن السيتوكرومات تؤمن نقل الالكترونات من هيدروجين الـ NADPH أو السوكسينات إلى الأكسجين وفق المخطط:



حيث إن نقل الألكترونات إنما يتحقق بتبدل المكافئ ما بين سيتوكروم الحديدي وسيتوكروم الحديد:

$$Cyt.Fe^{++} \rightleftharpoons Cyt.Fe^{+++} + e^- \qquad (1)$$

وكان لاندغارد قد لاحظ – تجريبياً – أن بإمكان سيتوكروم الحديد أن يثبت الأنيونات:

$$Cyt.Fe^{+++} + A^- \rightleftharpoons Cyt.Fe^{++}.A^- \qquad (2)$$

وبوجود أنيون فإن التفاعلين (1) و (2) يمكن أن يقترنا معاً ونحصل بالنتيجة على ما يلي:

$$Cyt.Fe^{++} + A^- \rightleftharpoons Cyt.Fe^{+++}.A^- + e^-$$

أي أن هناك تبادلاً مع السيتوكروم ما بين الإلكترون والأنيون بحيث تمر من الشكل($Cyt.Fe^{++}$) الذي يقابل الشكل ($Cyt.Fe^{+++}.e^-$) إلى الشكل ($Cyt.Fe^{+++}.A^-$) أو العكس.

وهكذا تسمح سلسلة السيتوكرومات بنقل الألكترونات عن طريق شحن السيتوكرومات ثم تفريغ الشحنات على التوالي مما يسمح بنقل الأنيونات في الوقت نفسه باتجاه معاكس.

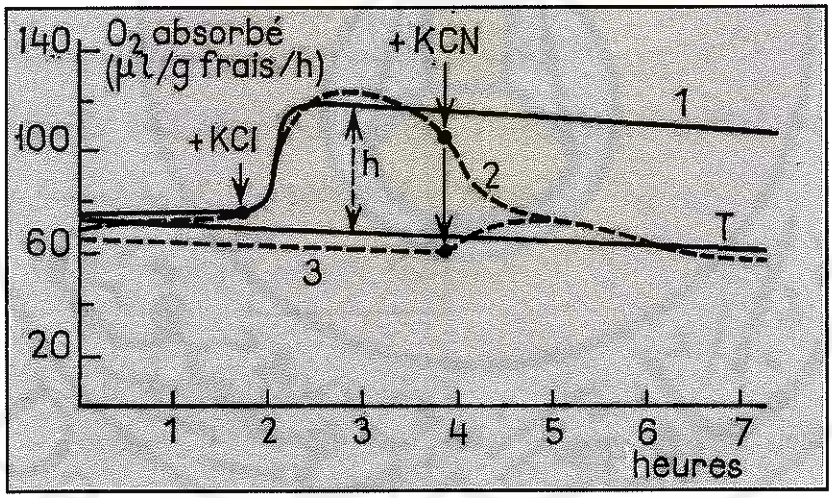
– لقد لاقت نظرية لاندغارد هذه إنتقادات كثيرة أهمها أنه إذا كانت جميع مثبطات التنفس تثبط الامتصاص فإن العكس ليس صحيحاً دائماً. وهكذا نجد أن ثنائي نترو الفينول DNP يثبط الامتصاص بينما لا يؤثر في التنفس علماً أن التنفس لم يأخذ ممراً

أخرغير ممر السيتوكرومات (ذلك أن التنفس يبقى حساساً لغاز أول أكسيد الكربـــون الذي يعد مثبطاً نوعياً للسيتوكروم أوكسيداز Cytochrome Oxydase.

وهذا ما دعا لاندغارد للقول بأن كل التنفس حتى عندما يتبع ممر الـــسيتوكرومات لا يرتبط بالضرورة بالامتصاص إذ أن هناك التنفس الأنيوني وهو وحده الذي يتم وفـــق المخطط السابق ، وهكذا لدينا إذاً:

Respiration
- *Respiration anionique* . . . (= liée aux sels, salt resp.) → voie des cytochromes
- *Respiration de base* . . . . (ground respiration) → autres voies (acide ascorbique, etc.)

ويدعم لاندغارد نظريته عن طريق إضافة أملاح إلى نسج أو أعـــضاء معزولـــة ومزروعة في الزجاج Invitro والتي تؤدي إلى زيادة تنفسها بـــشكل واضـــح وفـــق الشكل التالي:



شكل (6:7) تنفس مرتبط بالأملاح

T: شاهد بدون KCL أو KCN، العينة 1و2 تلقتا KCL والعينة 2و3 تلقتا KCN

وليشرح تدخل الاستقلاب في أفعال الامتصاص بأشكال مختلفة دون أن يكون هنـــاك علاقة ظاهرة مع التنفس فإن لاندغارد يعتقد أن الاتحـــاد مـــا بـــين الـــسيتوكرومات والأنيونات يتم سواء كانت الأنيونات معدنية تؤخذ من الوسط الخـــارجي أو عـــضوية ناتجة عن أفعال الاستقلاب ويمكن أن نمثل ذلك بالشكل التالي :

$$Cyt.Fe^{++} + A^{-} \rightleftharpoons Cyt.Fe^{+++}.A^{-} + e^{-}$$

$$Cyt.Fe^{++} + crg^{-} \rightleftharpoons Cyt.Fe^{+++}.crg^{-} + e^{-}$$

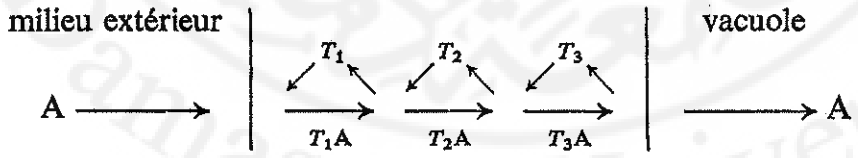
لذا فإن من الممكن وجود تنافس بين الأنيونات الناتجة عن الاستقلاب وتلك المقدمـــة مع الوسط المغذي ويتحكم الاستقلاب بهذا التنافس من خلال تركيب وتحطيم الأنيونات العضوية.

ومع ذلك لم يتخلص لاندغارد من النقد، ذلك أنه من غير المعقول أن يكون هنـــاك نوع واحد فقط من النواقل من أجل جميع الأنيونات إضافة إلى تدخل الكاتيونات فـــي عملية الامتصاص الملحي ومن هنا ولدت نظرية النواقل.

نظرية النواقل: تنطلق نظرية النواقل من أفكار لاندغارد فيما يخص الاتحاد المؤقـــت للشوارد الممتصة مع ناقل Transporteur أو Carrier .

$$A + T \rightleftharpoons TA \rightleftharpoons T + A \qquad (1)$$

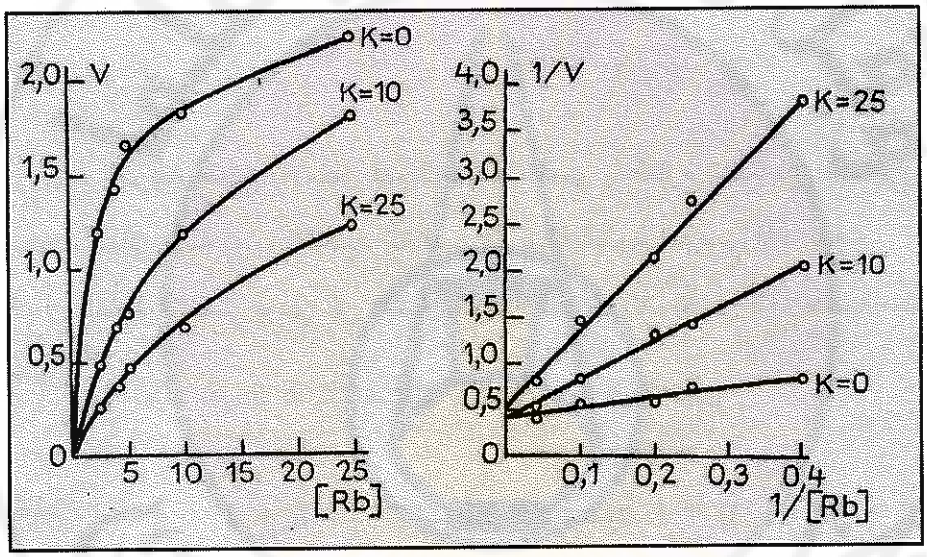
مع سلسلة من النواقل تتصل كما في المخطط :



حيث A عبارة عن كاتيون أو أنيون:

والفرق بينها وبين نظرية لاندغارد هو أن الآلية متشابهة للأنيونات والكاتيونات مع إمكانية وجود نماذج عديدة من النواقل دون تحديد لطبيعة هذه النواقل.

وقدم أبشتين Epstein و هاغن Hgen 1952 الدلائل الأكثر دعماً لهذه النظرية إذ قاما بتشبيه التفاعل (1) بتفاعل أنزيمي وذلك بعد استخدام النظائر المشعة ودراسة منحنيات سرعة الامتصاص Lavitesse (V) لشاردة ما بتأثير تركيز هذه الشاردة [A] في الوسط. وقد وجد هذان العالمان أن شكل المنحنيات يشبه تماماً منحنيات سرعة التفاعل الأنزيمي بتأثير تركيز المداد Substrat شكل (7:7).



شكل (7:7)

وعليه فقد كتب أبشتين وهاغن التفاعل بشكل يأخذ بعين الاعتبار عدم عكوسية النقل بالشكل التالي:

$$\acute{A}T + A \rightleftharpoons TA \longrightarrow T +$$

على اعتبار Á هي الشاردة الممتصة وشبه هذا التفاعل بالتفاعل الأنزيمي:

$$E + S \rightleftharpoons ES \longrightarrow E + P$$

واعتبار من ذلك أصبح بالإمكان إدخال الثابت Km (ثابت ميكـــائيليس ومـــانتين) عندما يكون تركيز النواقل المحملة ثابتاً بالشكل التالي:

$$V = V_{max} \frac{[A]}{Km + [A]}$$

حيث V_{max}هي السرعة القصوى . ويمكن كتابة المعادلة بالشكل :

$$\frac{1}{V} = \frac{1}{Vmax} + \frac{Km}{Vmax} \frac{1}{[A]}$$

كما يدل على أن $\frac{1}{V}$ هي علاقة خطية لـــ $\frac{1}{A}$ وفق الشكل (7:7).

وبهذه الطريقة أصبح بالامكان فهم التضاد التنافسي باعتباره تنافساً بين الـــشوارد لاستخدام الناقل نفسه تماماً كالتضاد التنافسي في حالة التثبيط التنافسي للأنزيمات.

ذلك أن المثبط التنافسي يؤدي إلى نقصان سرعة التفاعل الأنزيمـــي بتعارضـــه مـــع التفاعل:

$$E + S \rightleftharpoons ES \rightleftharpoons E + \acute{S}$$

بالتفاعل :

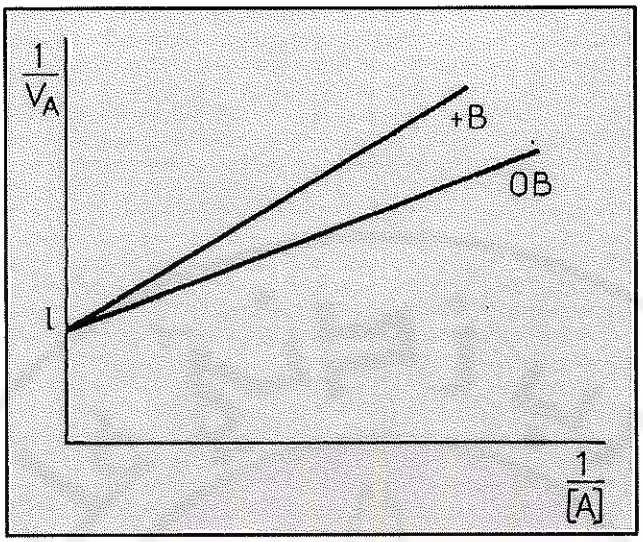
$$E + I \rightleftharpoons EI \rightleftharpoons E + \acute{I}$$

وكذلك فإن الشاردة B ستعيق نفوذ الشاردة A بدخولها في التفاعل:

$$T + A \rightleftharpoons TA \longrightarrow T + \acute{A}$$

$$T + B \rightleftharpoons TB \longrightarrow T + \acute{B}$$

وللتأكد نقوم بتخطيط المنحني $\frac{1}{V}$ بتأثير $\frac{1}{[A]}$ بدون B وبوجـــود B فـــإذا كـــان التضاد تنافسياً شكل (8:7).



شكل (8:7)

فإننا سنحصل على مستقيم يقع فوق المستقيم السابق (لأن V_A تتناقص إذاً $\frac{1}{V_A}$ يزداد) ويمر هذا المستقيم من النقطة (I) نفسها على محور العينات (لأن السرعة القصوى تقابل قيمة لانهائية من A) هي واحدة، أما إذا لم يكن التضاد تنافسياً فإننا نحصل على مستقيم يمر بـــ I أو أن نحصل منحى ما لا على التعيين، أما ما يتعلق بطبيعة النواقل فما زالت غير معروفة جيداً، وأياً كانت طبيعة هذه النواقل بروتيدات أو مركبات فوسفورية غنية بالطاقة أو سيتوكرومات ... الخ فإنها تدل على أهمية التنفس لامتصاص الأملاح بشكل فاعل.

Damascus University


وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

الفصـــــل الثـــامـــــن

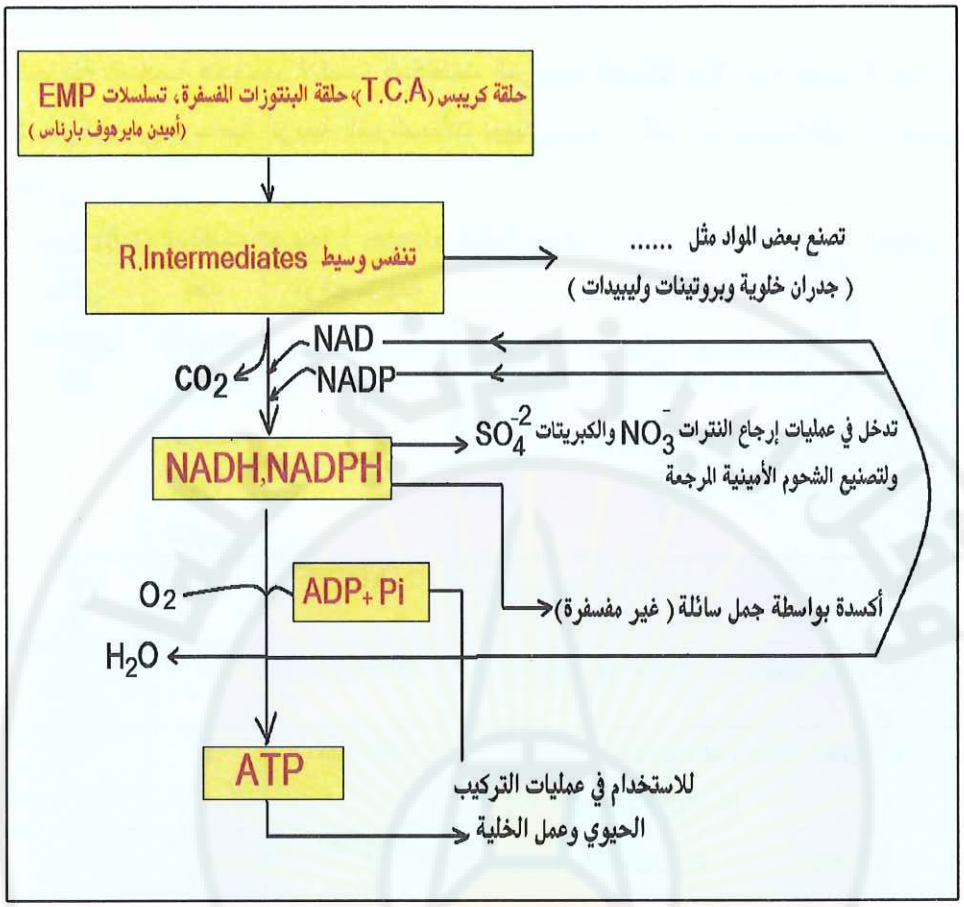
التنظيم الداخلي لمعدلات التنفس

بعد أن تم التعرف _ في الفـصول الـسابقة _ علـى أهـم ممـرات التفـاعلات البيوكيميائية التي تتحقق في أثناء عملية التنفس في النبات، والأدلة المتوافرة التي تؤكد وجود مثل تلك التَسلسلات البيوكيميائية وآليات تشكيل الأدينوزين ثلاثـي الفوسـفات ATP والنيوكتين أميد أدنين ثنائي النواتيـدة المرجـع بـشكله العـادي والمفـسفر ($NADPH_2$ و $NADH_2$) والمركبات الطليعية الضرورية للعمليات التركيبية الحيوية Biosynthèse وذلك أن الجانب الطاقي (أو القدروي) لعملية التنفس تبقـى موضـع اهتمام الباحثين والعلاقة التي تتحقق ما بين تفاعلات الاستقلاب الهدمي الناشرة للطاقة وتفاعلات الاستقلاب البنائي الماصة للطاقة وكيفية تأثير الطاقة الناجمة عن التنفس في تحقيق كل ما يتعلق بالتفاعلات التي تحتاج إلى تلك الطاقة، سواءً من أجل امتـصاص العناصر المعدنية الضرورية لنمو النبات وتناميه أو تركيب الشحوم والبروتينات وبقية المكونات العضوية على مختلف مستوياتها، ويهمنا هنا – في هذا الفصل – أن نتعرف إلى الطرق التي يتحقق من خلالها التنظيم الداخلي لمعدلات التـنفس تبعـاً لمراحـل التفاعلات المختلفة الماصة للطاقة.

8-1: العلاقة بين التنظيم الداخلي لمعدلات التنفس وتحـولات الـ ATP والـ NADH :

رأينا كيف أن معدلات التنفس تتأثر ببعض العوامـل الخارجـة كتبـدلات درجـة الحَرارة ونسبة الأكسجين في الهواء وتوافر المداد المناسب ... الخ، وأن وضع النبات في الشروط الفضلى من حيث الحرارة والأكسجين والمداد سيحقق – نظرياً – المعدل

الأعلى من التنفس معتمداً في ذلك على أنزيماته الداخلية التي يفترض أن تعمل للوصول بالمعدلات التنفسية إلى حدودها القصوى. غير أن هذا الأمر غير دقيق؛ إذ تبين – ومنذ منتصف القرن العشرين– أنه حتى في حالة توفر أفضل الشروط فإن بالإمكان إجراء زيادة فورية في معدلات التنفس عن طريق إضافة بعض أملاح ومنظمات النمو وعوامل أخرى إلى بعض النسج النباتية المنتقاة وأن أهم هذه المواد التي جرى اختبارها في هذا المجال إنما هي تلك التي تؤدي إلى فك الاقتران أو التزاوج Couplage القائم بين عمليتي الأكسدة والإرجاع من جهة وتشكيل الـ ATP من جهة أخرى. وخير مثال على ذلك مركب ثنائي نتروفينول (DNP). والذي تؤدي إضافة كمية ضئيلة منه (بحدود $10^{-4}M$) وفي درجة حموضة PH=5 إلى نسج نباتية ملائمة إلى زيادة فورية في معدلات التنفس قد تبلغ عدة أضعاف الشدة التنفسية التي تتحقق في غياب هذه المادة حسبما أظهرت تجارب بيفرز Beavers 1953 و هارلي ورفاقه Harley et al 1956. ومن جهة ثانية تمكن باحثون آخرون من وضع قيود داخلية على تقدم تفاعلات التسلسلات البيوكيميائية المختلفة بحيث جاءت معدلات التنفس أقل بكثير من المستويات التي وصلتها في غياب تلك القيود. ويبين الشكل التالي بعضاً من هذه الإمكانيات في ضبط المعدلات التنفسية.



شكل (1:8) ضبط معدلات التنفس بوساطة تقلب الكوأنزيمات والـ ATP

يبين الشكل السابق كيف أن تحطيم جزيئة غليكوز (سواء تم عن طريق الغليكـوليز أي تسلسلات امدن مايرهوف بارناس (EMP) أو عن طريق ممر السكاكر الخماسية المفسفرة P.P.Cycle أو عن طريق حلقة كريبس T.C.A) فإن الأمر المشترك بين جميع هذه التسلسلات إنما هو نقل أشفاع الإلكترونات إلى النواتيدات البيريدينية بصفة خاصة. وبالفعل فإن تحطيم جزيئة غرامية واحدة من الغليكوز بواسطة هذه التفاعلات يسمح لنا بتحديد منشأ عشر جزيئات من النواتيدات المرجعة NADPH التـي تتـابع أكسدتها لتتحول بالطرق المناسبة إلى H_2O و NADP وتحتاج لتحقيق ذلك إلى خمس جزيئات أكسجين (O_2) من جزيئات الأكسجين الست الممتصة في أثناء التنفس. أمـا

الجزيئة السادسة فتستخدم لأكسدة المكافئات المرجعة المحولة مباشـــرة إلـــى الجهـــاز السيتوكرومي بوساطة أنزيمة السوكسينات ديهيدروجيناز كما هو موضح في الجـــدول التالي:

جدول (1:8) المكافئات المرجعة (Qeduling Equivalentes) المتكونة أثناء أكسدة الغليكوز

خطوة الأكسدة	نواتج مرجعة	عدد الجزيئات للجزيئة الواحدة من الغليكوز	مكافئ امتصاص O_2
1- Glucose-6-p ⟶ 6- p - Gluconate	NADPH	1	$\frac{1}{2}$
2- 6- p- Gluconate ⟶ pentose – p + CO_2	NADPH	1	$\frac{1}{2}$
3- Phospho glycer aldehyde ⟶ Phospho glyceric Acid	NADH	2	1
4- Pyruvate ⟶ Acetyl- CoA	NADH	2	1
5- Isocitrate ⟶ ∝ - Cetoglutarate	NADH (NADPH)	2	1
6- ∝ - Cetoglutarate ⟶ Succinyl – CoA	NADH	2	1
7- Malate - Oxalocetate	NADH	2	1
8- Succinate ⟶ Fumarate	Cyt.b(Fe^{++})	2	1

ولابد لنا من التمييز ما بين مصير الـــ NADH النـــاتج عـــن تفـــاعلات خـــارج الخنيدرات (التفاعلات 3-1 في الجدول السابق) والـــ NADH الناتج عن تفاعلات حلقة كريبس (TCA). حيث إن الـــ NADH الداخلي في الخنيدرات يتأكسد علـــى

ما يبدو من خلال الجهاز السيتوكرومي الذي تتضمنه تلك العضيات في حين أن هـذا الممر لا يتوافر مباشرة للـــ NADH المتشكل خارج الخنيدرات.

غير أن الـــ NADH أياً كان مصدره فإن بإمكانه الدخول في عمليات التركيب الحيوي وكذلك عمليات إرجاعية مما يؤهله للعب دور رابط بين التفـاعلات الماصـة للطاقة وتفاعلات التنفس الناشرة لها. وهكذا تستهلك كميـات كبيـرة مـن NADH لإرجاع النترات NO_3^- والكبريتات SO_4^{-2} وفي اصـطناع الـشحوم اعتبـاراً مـن الوحدات الاستيليه كما يمكن اصطناع السكاكر السداسية اعتباراً من التريوزات (C_3) كما يمكنها التدخل في تركيب الغلوتامات والكحول كما هو موضح في الشكل السابق.

وهناك إمكانية لضبط خطى مسلسلة تفاعلية معينة بتبديل مستويات مركب انتقالي مـا في مسلسلة تفاعلية أخرى. ففي حلقة البنتوزات المفسفرة على سبيل المثال نـرى أن جزيئة الغليكوز تتحول أولاً بتأثير أنزيمة ديهيدروجيناز وبوجود الـــ NADP إلـى NADPH ولاكتان الذي يعطي بالحلمأة 6- فوسفوغليكونات بتدخل أنزيمة لاكتوناز، ومن ثم يتم نزع هيدروجين مصحوباً بعملية كربوكسله لإعطاء الـ ريبولـوز – 5- فوسفات. ولإعادة تركيب السكاكر السداسية اعتباراً من هذا الـسكر الخماسـي فـإن المتسلسلة التفاعلية تمر بمركب انتقالي ذي أهمية خاصة هو الأريتروز –4- فوسفات ويمكن القول إن إعادة 5 جزيئات هكسوز اعتباراً من 6 جزيئات بنتوز إنما تمر حكماً من خلال هذا المركب الذي يعد نقطة ضبط للمتسلسلة. وكذلك فإن إرجاع الكوأنزيمات وبخاصة NADP في أثناء تفاعلات السلسلة يتوقف على إعادة أكسدة المركب النـاتج أي $NADPH + H^+$ كما يمكن للشوارد المعدنية الضرورية لعمل الأنزيمات الخاصة بالمسلسلة التي تلعب دوراً في ضبط تلك المسلسلة كما هي الحـال بالنـسبة لـشاردة المغنزيوم Mg^{+2} غير أن أكثر نقاط الضبط فاعلية وأهمية على مايبدو هي تلك الممثلة بجهاز الفسفرة

$$ADP + Pi \longrightarrow ATP$$

ويعود المبدأ في هذا التنظيم إلى ضرورة توافر الـــ ADP والفوسفات غير العضوية (Pi) معاً كمركبين متفاعلين في سلسلة التحليل الغليكوزي (Glycolyse) وفي الفسفرة التأكسدية Phosphorylation Oxydative على حد سواء.

فلكل جزيئة غرامية من البيروفات الناتجة عن الفركتوز 1-6- ثنائي الفوسفات يجب تقديم جزيئتين (2 moles) من الـــ ADP كمداد مصاحب ولكل زوجين من الألكترونات المنقولة من NADPH إلى الأكسجين O_2بالأكسدة الخنيدرية لا بد من إضافة 3 جزيئات من ADP والفوسفات غير العضوية (Pi) التي قد تستهلك إضافة إليها. وعلى الرغم من توافر الفوسفات غير العضوية بشكل كبير فإن كمية الـADP تبقى محدودة وإن تحول كامل الـ ADP إلى ATP سيؤدي إلى توقف عملية الغليكوليز.

هذا من الناحية النظرية أما عملياً فإن هناك تفاعلات تؤدي إلى تفكك الـــ ATP من أجل القيام بأفعال التركيب الحيوي المختلفة وتحقيق نمو النبات والمساهمة في الامتصاص الفعال لعدد من العناصر المعدنية الأمر الذي يسمح بتوافر كميات إضافية من الـــ ADP التي تساهم في إعادة عملية التحليل الغليكوزي Glycolyse. وهكذا نرى أن سرعة تحول الـــ ATP هي التي تحدد بالتالي معدلات التنفس.

في حال عدم توافر الأكسجين فإن الفسفرة التأكسدية تتوقف ويصبح كل ما ينتج عن تحولات الـــ ATP من الأدينوزين ثنائي الفوسفات ADP متوافراً لتحقيق الغليموليز التي تصبح أشد نشاطاً في شروط الحياة اللاهوائية منها في شروط الحياة الهوائية.

أما في حالة زيادة الأكسجين الجزيئي بشكل تدريجي حول نسيج نباتي ما فإنّ نواتج التخمر وبخاصة البيروفات فإنها تبدأ بالتراجع بشكل متناسب مع زيادة الأكسجين حتى نقطة محددة تدعى بنقطة الانطفاء Extinction يتوقف عندها تحول أي جزء من هذه البيروفات نحو الكحول الإيتيلي و CO_2. ويمكن لتأثير الأكسجين (O2) أن يجاوز في عدد من النسج النباتية الراقية لهذا الانعطاف البسيط فقد تبين أنه في نفس الوقت الذي يحدث فيه هذا الانعطاف ينخفض معدل هدم السكاكر تدريجياً مع

تحقيق وفر في الكربون نتيجة لتوافر الأكسجين وهذا ما يعرف بأثر باستور Pasteur Effect. ذلك أن المرور من التنفس إلى التخمر عملية قابلة للعكس وفي مثال خميرة الجعة الذي تناولناه لدى دراسته التخمر Fermentation انظر الصفحة (22) حيث أشرنا إلى أن الخميرة التي كانت تحيا حياة لاهوائية ثم وضعت من جديد في جو من الهواء الغني بالأكسجين قد جعلت الخميرة تتحول إلى التنفس وهو ما أطلق عليه أثر باستور والذي يعني بكل بساطة أن التخمر ليست ظاهرة مرتبطة بموت الخميرة أو تدهور حالة الخلايا وإنما هي فعل طبيعي تقوم به الخميرة وبعض الخلايا إذا نقلت من شروط الحياة اللاهوائية إلى شروط الحياة الهوائية.

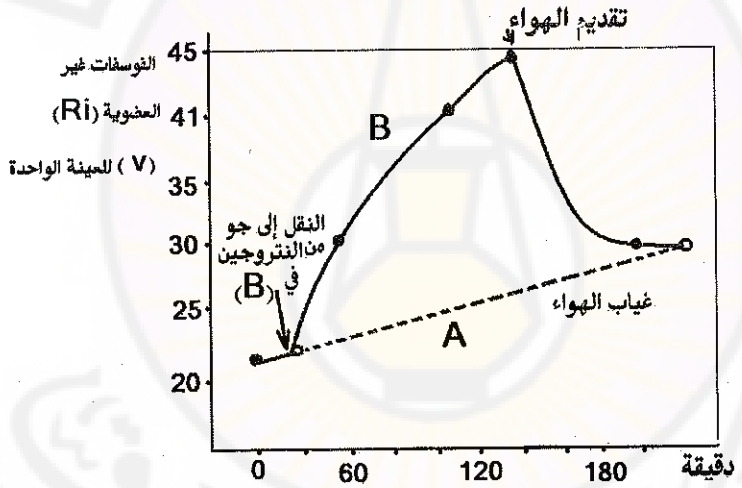
ولابد هنا من الإشارة إلى أن الأرقام التي تعطى حول كميات السكاكر المستخدمة من قبل الخلايا النباتية والتي تشكل أساس الحكم على مدى تدخل أثر باستور فإنها لا تحسب نتيجة لعمليات تحليل فعلية لمعرفة كمية السكاكر المستخدمة وإنما يتم تقديرها بناء على كميات (CO_2) المنطلقة عن نشاط الخلية في جو من الآزوت مع ماتحمله هذه الطريقة في القياس من أخطاء.

وفي كل الأحوال وإذا قبلنا أن هناك تنافساً على الأدينوزين ثنائي الفوسفات ADP ما بين تفاعلات الغليكوليز وتفاعلات الفسفرة التأكسدية فإن النسبة ما بين الـ ADP و الـ ATP والـ Pi بوجود الأكسجين أو غيابه يمكن اعتبارها الدليل المباشر على قيام هذا الجهاز بضبط عملية التنفس وقد تمكن Rowen ورفاقه عام 1956 من تبيان أن نقل بذور البازيلياء من جو من الأكسجين O_2 إلى جو N_2 يؤدي إلى هبوط كميات الـ ATP وتزايد الفوسفات غير العضوية (Pi) مما يعني ارتفاع نسبة ADP/ATP في كل التجارب الأربع التي قاموا بها كما هو موضح في الجدول التالي:

جدول (2:8): نسبة ADP/ATP في بذور البازيلياء الناضجة والموضوعة في جو من O_2 أو N_2 (حسب Rowan ورفاقه 1956)

التجربة	O_2	N_2
1	0.4	1.4
2	1.2	2.3
3	7.6	18.2
4	1.3	4.0

كما لوحظت تبدلات عكوسة في مستويات الفوسفات غير العضوية (Pi) تتماشى ودور الفسفرة في عملية ضبط التنفس لدى نقل قطع سوق البازيلياء ووضعها في جو من النتروجين كما هو موضح في الشكل (2:8).



شكل (2:8) تبدلات محتوى قطع البازيلياء من الفوسفات غير العضوية (Ip) أثناء تجربة في شروط الحياة اللاهوائية حسب (Beevers).

وهناك تجارب أخرى تمت للكشف عن عملية التنظيم التي تتحقق في أثناء التنفس بالاعتماد على استخدام العوامل المفككة للاقتران (Decouplage) والتي تحول دون فسفرة الأدينوزين ثنائي الفوسفات (ADP) في أثناء الفسفرة التأكسدية كما هي الحال

بالنسبة لـــ ثنائي نتروفينول Dinitrophenol - 4 , 2 (DNP) التي تمنع الاقتران بين عمليات الأكسدة والفسفرة وذلك نظراً لمقدرة الـــ DNP على تخريب مركب فوسفاتي انتقالي يحوي رابطة غنية بالطاقة (P ~) بحيث يجعل التسلسل (كما في الجدول التالي) عاجزاً عن التزود بالـــ ADP ويحول دون إنتاج الـــ ATP ولهذا فإن هذه التفاعلات تؤثر بشدة في النمو وعدد من التفاعلات البيوكيميائية الماصة للطاقة. كما ينشط امتصاص الأكسجين.

جدول (3:8): مخطط الفسفرة التأكسدية أثناء النقل الإلكتروني

مرجع	ناقل مؤكسد	مؤكسِد	ناقل مُرجَع

$$Carrier\ (red) + X + Oxidant \longrightarrow Carrier(OX) \sim X + reductant$$

$$Carrier(OX) \sim X + Ip \longrightarrow Carrier(OX) + P \sim X$$

$$P \sim X + ADP \longrightarrow ATP + X$$

والمجموع:

$$\text{ناقل (مؤكسد)} + ATP + \text{مرجع} \longrightarrow \text{مؤكسد} + ADP + IP + \text{ناقل (مرجع)}$$

<u>ملاحظة:</u> إن النواقل المرجعة هي الـــ NADH والسيتوكروم b (Fe^{++}) والسيتوكروم a (Fe^{++}) أما المؤكسدات فهي الفلافين (OX) والسيتوكروم c (Fe^{+++}) والسيتوكروم a_3 (Fe^{+++}) والتي ترجع فيما بعد أما (x) فهو عبارة عن أنزيمة إضافية.

إضافة إلى ما سبق فإن تراكم الـــ ADP قد ينشط عمليات التحليل الغليكوزي Glycolyse بشكل يؤدي إلى زيادة في كمية البيروفات المتشكلة مما يحول دون إمكانية أكسدة تلك البيروفات عن طريق الخنيدرات وهو الأمر الذي يجعلها تنحرف باتجاه التخمر الكحولي وطرح CO_2 كما بين Beevers 1956.


وقل رب زدني علما
Damascus University

الفصـــــل التـــاســـــع

الاستقلاب المشارك MÉTABOLISMES ASSOCIÉS

سبق وأشرنا إلى ممرات الاستقلاب التي تقود إلى تشكيل عدد من المركبـــات ذات الوجود الدائم في الكائنات الحيـــة (كالـــسكاكر glucides و البروتيـــدات Protides والليبيدات Lipides والحموض النووية acides Nucléiques) إضافة إلى عدد من الممرات المشتقة Dirivées التي تقود إلى مركبات ذات أهمية أقل من الناحية الكمية quantitative وتوزع غير ظاهر (خفي) وغالباً ما تلحق هذه المواد بدراسة أفعـــال الاستقلاب البنائي Anabolisme.

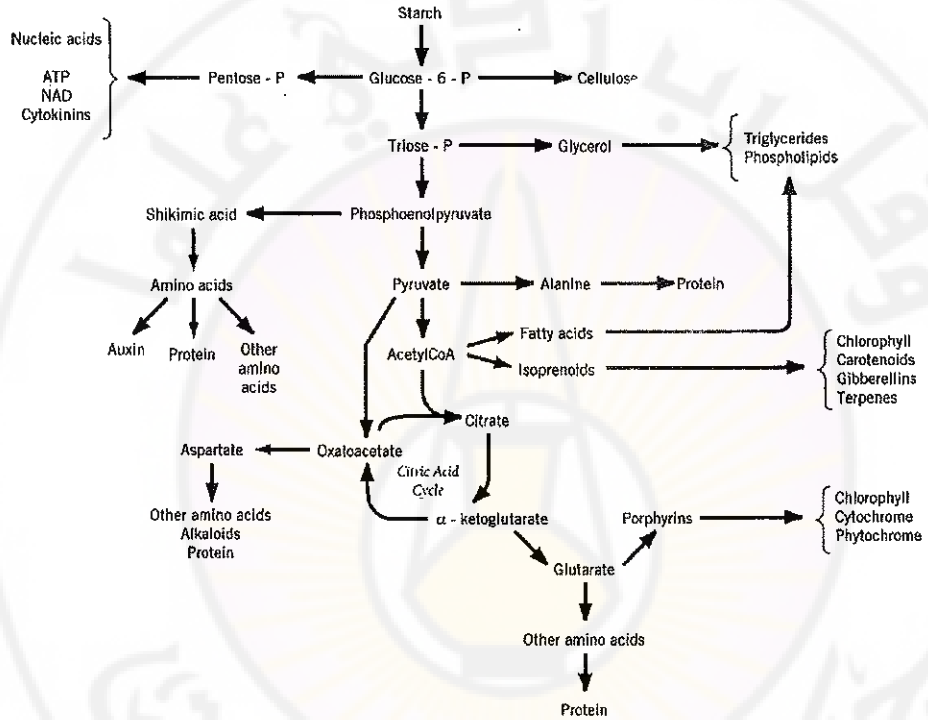
إن عدداً من هذه المركبات المتشكلة تعد مركبات لا غنـــى عنهـــا Indispensables لقيام النبات بوظائفه الحيوية. كما في حالة اليخضور والهرمونات النباتية والفيتامينات ... الخ. وهناك مركبات توصف بأنها مستقلبات ثانوية

métabolites Secondaires وقد تم تجاهل دورها لفترات طويلة علماً أن لهـــا تأثير فيزيولوجي خفي إلى حد ما plus discret غير أنه جوهري نظراً لما تقوم بـــه هذه المواد من دور في تنظيم الوظائف الخلوية أو عوامل حماية ودفاع عن المتعضية ككل. ومن هنا تأتي أهمية الصناعات الدوائية. وأن دراسة آلية تصنيع هذه المواد من قبل النباتات مبررة أكثر بكثير من تصنيعها في عالم الحيوان نظراً لعدم إمكانية هـــذه الأخيرة من تصنيع تلك المركبات وهي تفتش عنها في عالم النبات من خلال اعتمادها في الغذاء على هذه الأخيرة أي أنها (أي الحيوانات) خارجية التغذية Auxotrophe.

سوف تقتصر دراستنا هنا على ثلاث مجموعات تم اختبارها نظراً لكونها تمثل بجلاء هذا النوع من المستقلبات وهذه المجموعات هي:

- مشتقات حمض الشيكيمي أو (الشيكيمات Shikimate)

- المركبات الأروماتية (أو العطرية) (ومنها بعض الحموض الأمينيـــة والأصـــبغة الزهرية والأكسينات auxines وهرمونات النمو والخشبين Lignine ... الخ).
- مـــــشتقات حمـــــض الأمينـــــو ليفـــــوليني Ac.Aminolévolinique والبورفيرينات Porphyrines (مثل اليخضور والذي سندرس تفككه أيضاً) شكل (1:9).



شكل (1:9)

وكـــذلك المركبـــات متعـــددات الايزوبـــرين Composés polyisoprèniques كالتربينات Terpénes (ومنها الجبريللين gibbérelline وحمض الأبسيسي acide abscissique) والستيرولات Sterols وأشـــباه الكـــاروتين Caroténoïdes. كمـــا سنتعرف إلى مجموعتين تنتميان إلـــى صـــفين deux classe أكثـــر تباينـــاً Plus Hétérogenes أو من طبيعة مختلفة إلا أنهما مهمان جـــداً وهمـــا الـــسكاكر غيـــر

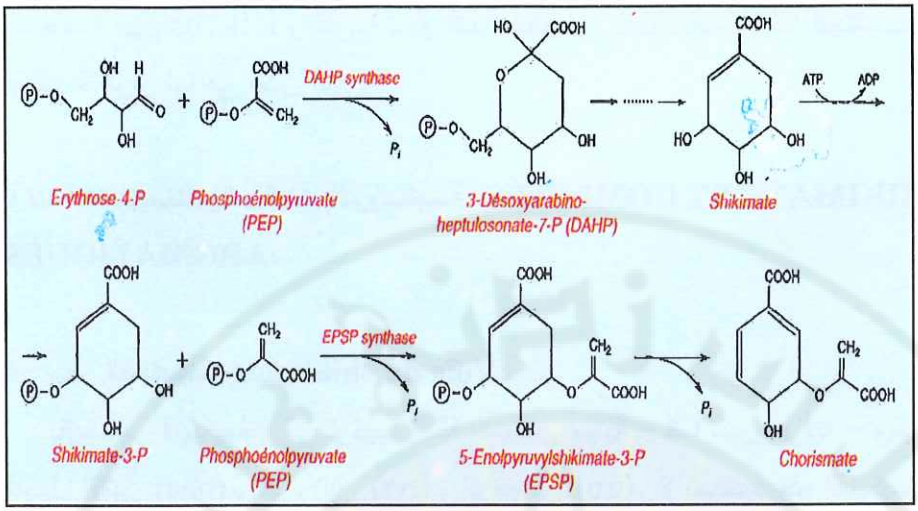
المتجانسة Hétérosides والقلويدات أو أشباه القلويات Alcaloides أما الفيتامينات فيمكن التطرق لها في مكان آخر.

أولاً – الشيكيمات والمركبات الآروماتية SHIKIMATE ET COMPOSÉS AROMATIQUES:

1- ممر الشيكيمات Voie du shikimate:

يقود ممر الشيكيمات إلى تركيب ثلاثة حموض أمينية – كما سبق ورأينا – وهي: الفينيل ألانين (phe) والتيروزين (tyr) والتربتوفان (trp). لا تستخدم هذه المركبات فقط من أجل اصطناع البروتينات وإنما أيضاً كطلائع لعدد كبير من الجزيئات الأخرى الصباغية (كالانتوسيانيدينات anthocyanidines) ومستقلبات تتدخل في عمليات الدفاع وصد العوامل الممرضة أو الآثار الضارة للأشعة فوق البنفسجية، كما تدخل في عمليات اصطناع الخشبين Lignine والأكسينات Auxine. إن الأهمية الكمية quantitative لهذا الممر تظهر بوضوح من خلال حقيقة تحول 20% من الكربون المثبت من قبل النبات بالمرور عبر ممر الشيكيمات غير أن هناك فروقاً معتبرة في هذا المجال، وبخاصة ما يتعلق منها بنوع النبات وجنسه والفصيلة التي ينتمي إليها والشروط الفيزيولوجية المحيطة به مما يحدد كمية المركبات الناتجة عن هذا الممر.

ويوضح الشكل (2:9) ممر الشيكيمات الذي يبدأ بتكاثف سكر رباعي هو الاريتروز – 4- فوسفات (الذي ينتج عن ممر البنتوزات) وجزيئة فوسفواينول بيروفات (PEP) الناتجة عن عملية التحلل الغلوزيدي Glycolyse إذ يتشكل عن هذا التكاثف مركب ذو حلقة غير متجانسة يحوي 7 ذرات كربون ويدعى :3- ديزوكسي –D أرابينو هبتلوزونات 7 فوسفات (DAHP) والذي يتحول بعد نزع جذر الفوسفوريل ونزع الماء بعملية Deshydrotation متبوعة بالإرجاع Reduction إلى الشيكيمات.



شكل (2:9) ممر الشيكيمات والاصطناع الحيوي للكوريزمات

- تتالى بعد ذلك جملة من التفاعلات لتحقيق ربط سلسلة جانبية وخلق رابطة مضاعفة جديدة على الحلقة البنزينية ويتم الحصول على الكوريزمات كما هو موضح أعلاه.
- جميع التفاعلات السابقة والتي يتطلب بعضها توافر الـ ATP ، إنما تتم بوساطة مجموعة أنزيمات التركيب Synthases. وسوف نقتصر على ذكر أنزيمين من هذه الأنزيمات وهما:
  - الديزوكسي آرابينو هيبتلوز فوسفات سنتاز أو DAHPsynthase وهي الأولى في هذه المجموعة وهي أنزيمة Homodimérique تتنشط بشوارد المنغنيز Mn^{+2} و التريبتوفان غير أنها وخلافاً للأنزيمات الجرثومية لا تتثبط بالنواتج النهائية (كالفينيل الأنين والتيروزين والتريبتوفان). وبعد تعاقب الحموض الأمينية (La Séquence en A .A.)، يستنبط نوع من استنساخ Clonage للـ c DNA الذي يشفر أو يرمز للـ (DAHP) ويبدو أن هناك ببتيد يمثل حالة عبور أو ترانزيت ويعتقد بوجوده داخل الصانعات الخضراء.

- وفي نهاية المطاف هناك أنزيمة الاينول بيروفيل شيكمات فوسفات سنتاز EPSP synthase لا بد من الإشارة إليها نظراً لأنها الهدف لأحد مبيدات الأعشاب الأكثر استخداماً والمعروف باسم الغليفوزات (Le Glyphosate). وقد أدت كل المعطيات المأخوذة من عزل البروتينات أو تعاقب سلاسل الـ DNA إلى افتراض وجود مجموع عناصر ممر الشيكمات داخل الصانعة الخضراء Le Chloroplaste.

❖ تحول الكوريزمات إلى مركبات عطرية (آروماتية):

يمكن أن تتشكل العديد من المركبات العطرية (الآروماتية) اعتباراً من الكوريزمات ، كما هي الحال بالنسبة للحموض الأمينية التي سبق ذكرها ؛ أي الفينيل الانين (phe) والتيروزين (Tyr) والتربيتوفان (Trp) وأن عملية الاصطناع هذه تمر بعدة مراحل (من 3-5 مراحل)، وكذلك فإنها تتطلب بعض المستقلبات الأخرى مثل الفوسفوهيدروكسي بنزوات p-Hydroxybenzoate والفوسفو أمينوبنزوات p-aminobenzoate. أما البداية فإنها تتم انطلاقاً من الكينونات (كالبلاستوكينون واليوبيكينون Ubiquinone التي تلعب دوراً في عمليات الأكسدة والإرجاع Oxydoreductions) ثم حمض الفوليك Ac. Folique (وهو عامل متيلة méthylation) كما يمكن ذكر مجموعة الفينولات المتعددة Polyphenol باعتبارها الأمددة لأنزيمات البولي فينول أكسيداز Polyphenol Oxydases – حيث تتم الأكسدة بوجود الأكسجين O_2 وهذه الأنزيمات هي التي تؤدي إلى اسمرار النسج النباتية التي تتعرض للهواء نتيجة إصابتها بجرح أو ما شابه ذلك.

وسوف نقتصر هنا على دراسة صنفين هما:

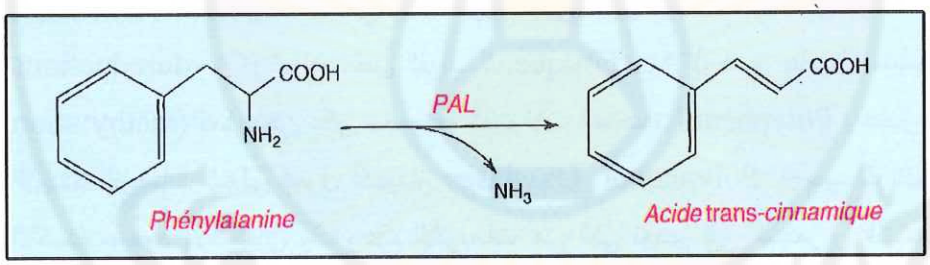
الفينيل بروبانوئيدات Phénylpropanoïdes والفلافونوئيدات Flavonoïdes ؛

2- الفينيل بروبانوئيدات والفلافونوئيدات Phénylpropanoïdes et Flavonoïdes :

يعتبر الفينيل الأنين نقطة الانطلاق لصف هام من المركبات التي يطلق عليها الفينيل بروبانوئيدات والتي تحتوي، كما هي حال الفينيل الأنين ، على نواة هيكلية C_6-C_3 من نمط فينيل بروبان. وهناك صف Classe آخر مكون من مشتقات الفينيل بروبوئيدات ويستحق اهتماماً خاصاً؛ إنه صف الفلافونوئيدات Flavonoïdes.

أ- الفينيل بروبارنوئيدات Phénylpropanoïdes :

يستند اصطناع هذه المركبات على فعل أنزيمة الفينيل ألانين – أمونياك لياز Phyéylalanine – ammoniac Lyase (PAL) وهي الأنزيمة المفتاح في استقلاب المركبات الآرومانية (العطرية). وهي تقود عن طريق نزع الجذر الأميني Desamination إلى تشكيل حمض الترانس – سينامك ac. Trans- Cinnamique وفق المعادلة:

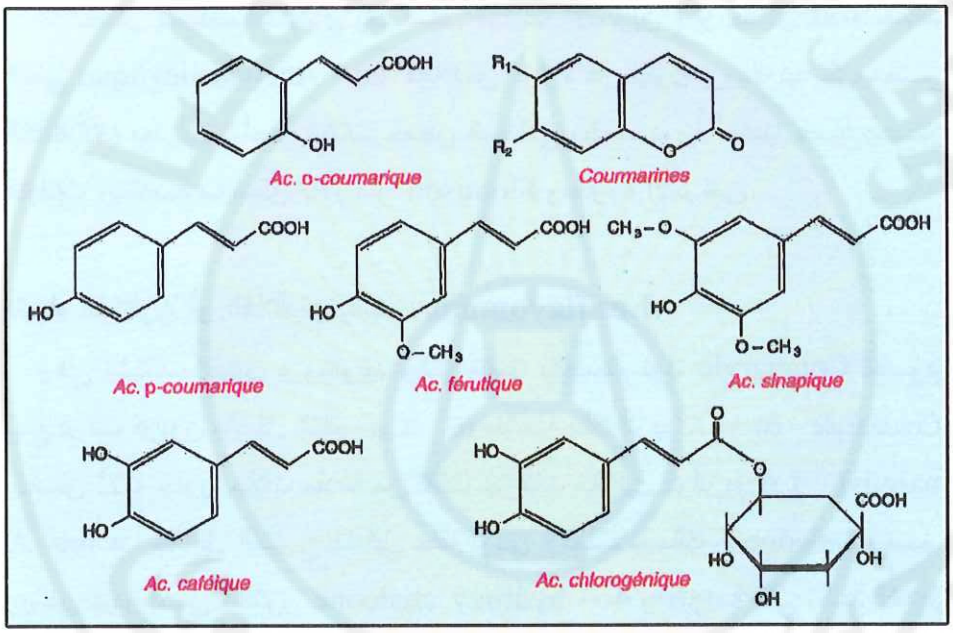


يشتق حمض السينامك (ac. Cinnamique) اعتباراً من حمض الترانس سينامك بعملية ربط جذر Hydroxylation – OH ثم جذر ميتيل بعملية متيلة Méthylation ونزع ماء Déshydratation عدة مركبات والتي تحتوي جميعها على نواة سيناموئيل Noyau cinnamoyle (مشتقة من حمض سينامك) كما هو مبين في الشكل (3:9).

- وبخاصة : حمض أورتوكوماريك Ac. O-coumarique = (وهو عبارة عن أورتوهيدروكسي سيناميك).

- وحمض بارا- كوماريك Ac. p-coumarique (وهو عبارة عن باراهيدروكسي سيناميك).

ويشتق من هذا الأخير حمض الفيروليك Ac. Férolique ويسمى أيضاً (ac.coniférique) حمض الكونيفيريك وحمض السينابيك Ac. Sinapique (ويسمى أيضاً ac.Syringique) وحمض الكافئيك Ac. Caféique ... الخ



شكل (3:9)

نادراً ما تصادف هذه الحموض بالحالة الحرة وإنما توجد بالصيغ المرتبطة الأخرى حيث يمكن للحمض أن يرتبط كزمرة منضمة غير سكرية Aglycone ترتبط مع السكاريدات الحرة Saccharides libres أو المرتبطة Pariétaux كما يمكن أن ترتبط مع حموض على هيئة استرات ، كما في حالة حمض الكلوروجيني Acide chlorogénique (استر حمض الكيني Ac. Qninéque).

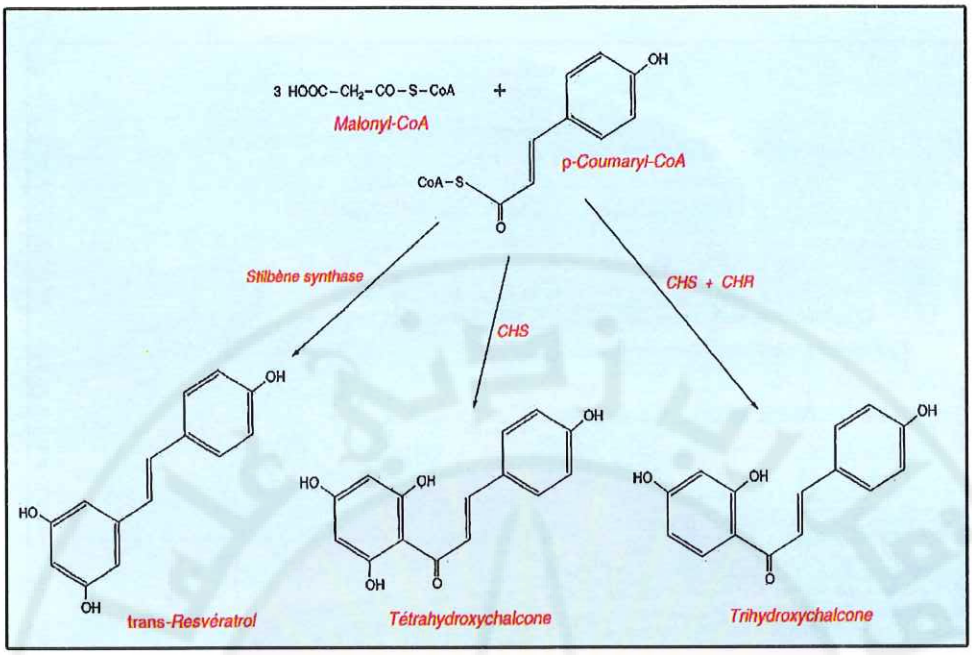
غالباً ما تكون هذه المركبات على هيئة أحاديات الفينول (أي أن هنـــاك OH واحـــدة على الحلقة البنزينية) أو ثنائية الفينول (مع جذري OH) والذي يصادف في عمليات التنامي Developpment علـــى هيئـــة مثبطـــات الإنتـــاش Inhibiteurs de la germination.

أما الليغنينات (مكونات الخشبين Legnines) فإنها عبارة عن بوليميرات معقـــدة من أغوال (كحولات) كالبـــارا كومارياليـــك P- coumarylique وألكونيفيريليـــك Coniférylique والسيرينجيليك Syringylique .

- أما حمض الصفصاف (الذي يعد أساس صناعة الأسبرين) أو حمض الصفـــصاف الخلي ac. Acétylsalicylique فإنه ليس عبارة عن فينول بروبانوئيد بكل معنـــى الكلمة لأنه يعد أيضاً أحد مشتقات حمض السينامي ويلعب دوراً أساسياً عنـــد بعـــض النباتات وبخاصة ما يتعلق بالإزهار Floraison ومقاومة الأمراض.

أشباه الفلافون أو الفلافونوئيدات Les flavonoïdes:

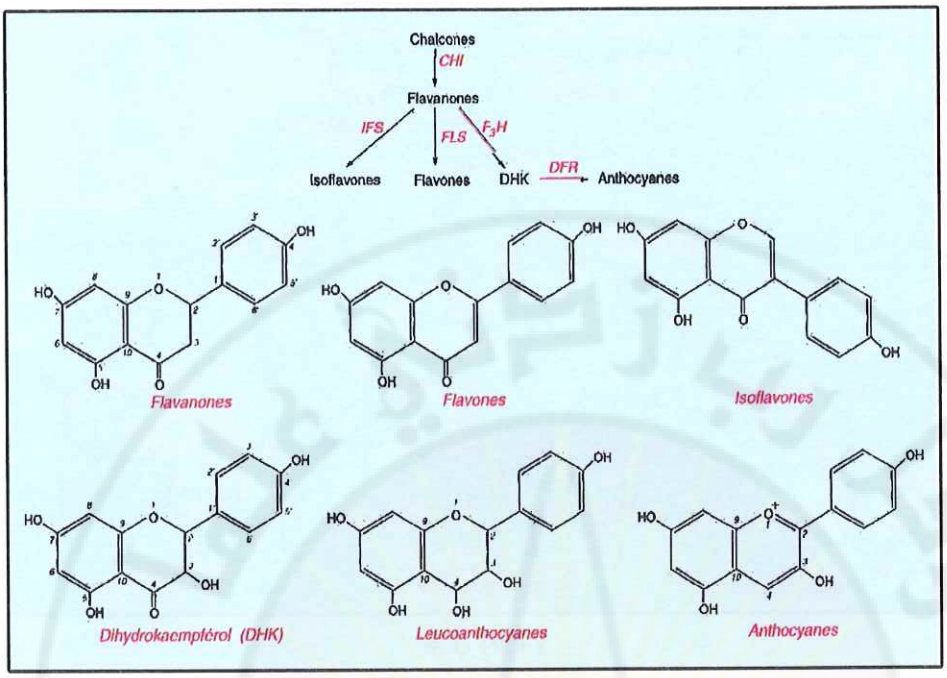
وهي مشتقات الفينيل بروبانوئيد والتي تتميز بانضمام نواة Coumaryle تحـــوي تسع ذرات كربون بالشكل التالي ($C_6 - C_3$) منشطة بالكوأنزيم A (Coumaryle – co A) يتضمن ثلاثة جذور خلات مقدمة من ثلاث جزيئات مالونيل كوأنزيم A (malonyl – co A) هذا التفاعل المتبوع بتشكيل حلقة يؤدي لإعطاء شـــالكون Chalcone هـــو: رباعي هيدروكسي شالكون 4 – hydroxy chalcone والأنزيمة التي تنشط التفاعل هي أنزيمـــة شـــالكون ســـنتاز chalcone synthase (CHS) والنباتـــات البقوليـــة Legemineuse تحتوي إضـــافة لـــذلك أنزيمـــة شـــالكون ريـــدوكتاز chalcone Reductase (CHR) التي تتعاون مع الـــ (CHS) لتـــشكل ثلاثـــي هيدروكـــسي شالكون Tri hydroxy chalcone كما في الشكل (4:9).



شكل (4:9)

إن هذا النمط من التكاثف ما بين الكوماريل – COA والمالونيل كوأنزيم A ليس الوحيد ففي الصنوبر على سبيل المثال كما في الكرمة والفستق السوداني يؤدي إلى مركب يدعى ترانس رسفيراترول Transś – Resvératrol وهو المركب الأول من عائلةالـ Stilbénes أو (Diphénylethyléne) ومشتقاته وتتم عملية التكاثف هذه بواسطة أنزيمة الستيلبين سنتاز Stilbéne sythase (وهي عبارة عن بروتين متماثل Homologue بنسبة (80%) ولكنه مختلف عن أنزيمة الشالكون ريدوكتاز (CHR).

تطرأ تبدلات مختلفة عندئذ تؤدي إلى تشكيل أكثر من 4000 مركب تصنف تحت مسميات عدة وسوف ولن نذكر إلا الأساسية منها كما هو موضح في الشكل (5:9).



شكل (5:9) ممرات التصنع

ممرات تصنع ونوى العائلات الأساسية من أشباه الفلافونونات

- الشالكونات Chalcones وتحتفظ ببنية رباعي أو ثلاثي هيدروكسي شالكون.
- الفلافانونات les Flavanone وهي مشتقة من الشالكونات بعملية تحلق (تشكيل حلقة) في مركز الهيكل حيث تتشكل حلقة غير متجانسة وتتحقق بتدخل أنزيمة تماكب هي: شالكون ايزوميراز chalcon – isomérase (CHI).

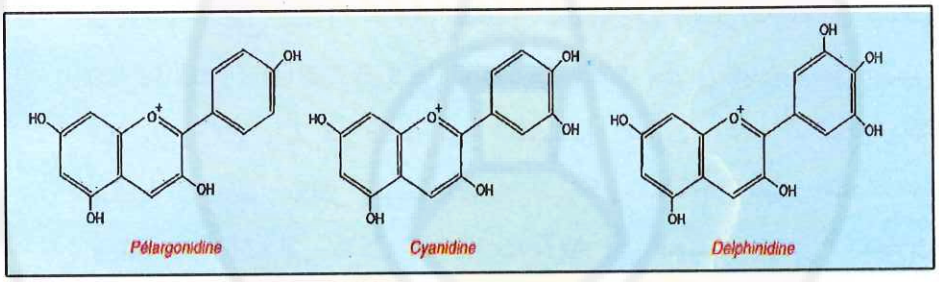
1. **الفلافونات Flavones** والتي توجد بكثرة في البقوليات (الرتبة الفولية Fabales) حيث إن هذه المركبات مشتقة من الفلافانونات بعملية أكسدة التي تؤدي إلى تشكل رابطة مضاعفة ثانية في الحلقة غير المتجانسة أما الفلافونولات فتختلف عن الفلافونات بوجود جذر هيدروكسيل OH – على الـ C_3.

2. **الايزوفلافونات Isoflavones:** تشتق هي الأخرى من الفلافانونات ولكن بالإضافة للأكسدة المركزية هناك نقل موضعي للحلقة الجانبية من الكربون C_2 إلى الكربون C_4 في الحلقة غير المتجانسة.
3. **الأصبغة الأنتوسيانية enthocyanes:** والتي تتشكل بدورها من الفلافانونات وإنما بالارجاع Réduction الذي يتحقق بفضل أنزيمة الـ الفلافون -3- هيدروكسيلاز (F_3H) إلى ثنائي هيدروكامفيرول dihydrokaempherol (وهو عبارة عن ثنائي هيدروكسي فلافونول DihydroxyFlavonol) مع عملية إرجاع ثانية تتحقق بفعل أنزيمة ثنائي هيدروفلافونول ريدوكتاز Dihydro flavonol réductase (DFR) إذ يتم الحصول عندئذ على Leucoanthocyanes وهي أنتوسيانات مازالت غير ملونة ، وأخيراً فإن انتقال OH – من الكربون C_4 في النواة غير المتجانسة يؤدي إلى خلق شحنة موجبة (+) على الـ 1 – O والكاتيون المتشكل بهذه الطريقة يتعادل عادة بشاردة الكلور Cl^- المتوافرة في الوسط بينمايتثبت جذري هيدروكسيل على الكربون C_3 أو C_5 في الحلقة غير المتجانسة . غير أن أغلب الفلافونئيدات يمكنها الارتباط بسكاكر بسيطة Oses لتشكيل سكاكر غير متجانسة Hétérosides والتي تشكل الـ AGlycone (أي الجزء غير السكري للسكاكر غير المتجانسة) وبهذا الشكل تعطي الأنتوسيانات أصبغة الأنتوسيانيدين Anthocyanidines بارتباط جزيئة غليكوز على الكربون C-3 والسكاكر غير المتجانسة المتشكلة بهذه الطريقة تذهب لتستقر في الفجوات Vacuoles.

يمكن تتبع تلك المركبات عبر دراسة المسار التطوري للنباتات على سطح الأرض حيث تبين أن الشالكونات والفلافونات والفلافونولات Flavonols قد ظهرت في أجداد النباتات البريوية Bryophytes (أي منذ ما يقارب الـ 500 مليون سنة). أما طلائع الأنتوسيانيدينات Protoanthocyanidinés فلم يتم العثور عليها إلا في الأنواع الأولية من النباتات الراقية الوعائية (أي السراخس Filicinée أو

Fougéres قبل 375 مليون سنة) بينما لم تظهر الأنتوسيانيدينات إلا بعد ظهور النباتات الزهرية قبل حوالي (120 مليون سنة) وهي الفترة التي تشكلت فيها الأنزيمات المسؤولة عن تصنيع الفلافونوئيدات.

والحقيقة أن ألوان الأجزاء الزهرية كالبتلات وكذلك ألوان الثمار وبعض أوراق الأشجار التي تأخذ ألواناً جميلة في الخريف إنما تعود أساساً إلى الفلافونوئيدات إضافة إلى أشباه الجزرين أو الـــ Caroténoïdes فالشالكونات والفلافونات صفراء اللون (وهي مأخوذة من الكلمة اللاتينية Flav أي أصفر) أما الأنتوسيانات فهي حمراء أو بنفسجية أو زرقاء فالبيلارغونيدين Pélargonidine (يحمل جذر OH – واحد) وله لون أحمر آجري بينما السيانيدين Cyanidine (جذري OH –) فيكون لونه أحمر مائلاً إلى البنفسجي القاتم (خمري) أما الدلفينيدين Delphénidine (ثلاثة جذور OH–) فهو أزرق بنفسجي:



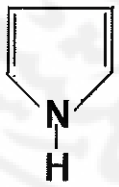
– في وسط حمضي أو معتدل فإن الأنتوسيانيدينات تشكل كاتيونات (شوارد موجبة) تعدل بشاردة الكلور Cl^- بينما في الوسط القلوي فإن عملية التشرد Ionisation أو التأين تتراجع مما يؤدي إلى تبدل لون الأصبغة ،كما أن عمليات التمخلب Chelation مع معادن يمكن أن تؤدي إلى تبدل لون الأصبغة وهو مايشرح كيف أن أصبغة البيلارغونيوم Pelargoniums (أو الجيرانيوم كما يسميها باعة الازهار) تكون حمراء في الحالة العادية وتتحول إلى زرقاء في تربة (PH > 7) أو غنية بعنصر الألمنيوم.

إضافة إلى ما سبق فإن العديد من النباتات تركم accumulent فلافانونات أو فلافونولات والتي على الرغم من كونها غير ملونة إلا أنها تغير لون الأزهار بتشكيل معقدات مع الأنتوسيانيدين والشوارد المعدنية وتسمى هذه الظاهرة Cobigmentation أو التصبيغ المساعد.

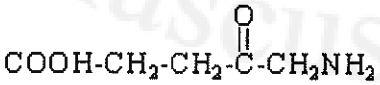
ثانياً- حمض أمينو ليفولينيك والبورفيرينات:
Acide Amino Lévuliniques et porphyrines

1- التركيب الحيوي للنواة البيرولية (Biosynthése des Noyau pyrole):

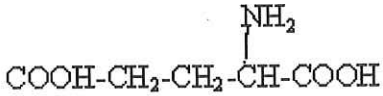
تعد عملية التركيب الحيوي للنواة البيرولية من العمليات فائقة الأهمية نظراً لأن اليخضور a واليخضور b يتألفان أساساً من نواة رباعية البيرول كما أن الأصبغة البيليبروتينية biliproteines كالفيكوسيانين phycocyanines الذي يميز الطحالب الزرقاء والفيكوايرترين phycoérytirines الذي يميز الطحالب السمراء إنما تتألف بدوره من ارتباط نوى بيرولية، كما أن صبغ الفيتوكروم phytochrome الذي يلعب دوراً هاماً في عمليات النمو والإزهار وتشكيل أنزيمة الروبسكو Rubesco المسؤولة الأولى عن عملية التركيب الضوئي من حيث تثبيت CO_2 وإرجاعه، ولهذا كله فقد عولج هذا الموضوع (التركيب الحيوي لنواة البيرول) في الجزء المخصص لمقرر الفيزيولوجيا النباتية 3 (التركيب الضوئي) فيرجى الاطلاع على آليات تركيب هذه النواة الأزوتية غير المتجانسة ذات الصيغة:



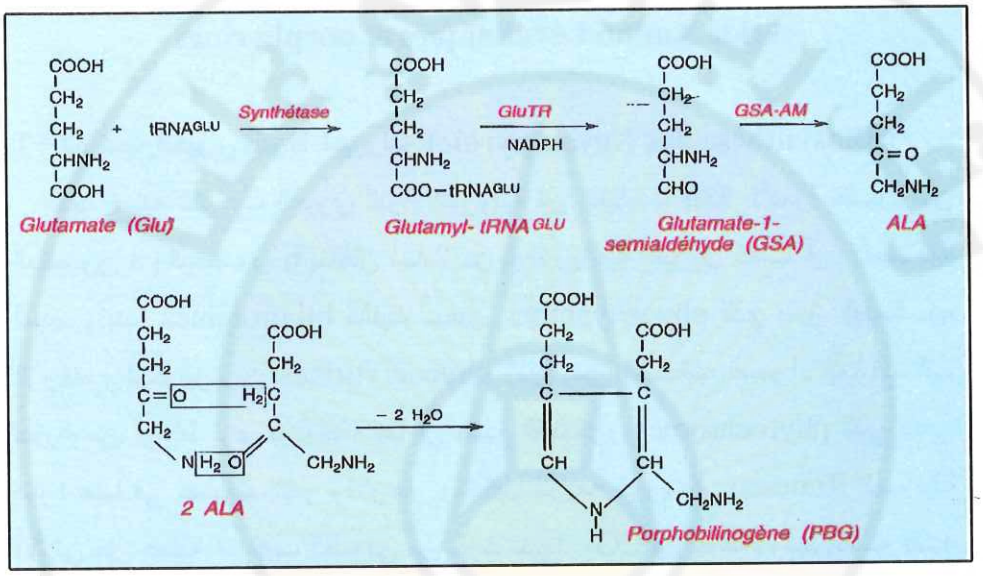
اعتباراً من الحمض الأميني المسمى حمض ليفولينيك ذي الصيغة البسيطة:



والذي يـتم الحـصول عليـه اعتبـاراً مـن الغلوتامـات أو الحمـض الغلوتـامي (Ac. Glutamique) ذي الصيغة:



بفضل أنزيمة تركيب Synthetase وتوافر الحمض الريبي النووي الناقل RNA de trunsfert أو t RNA. كما هو موضح بالشكل (6:9).

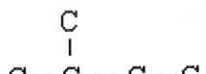


شكل (6:9)

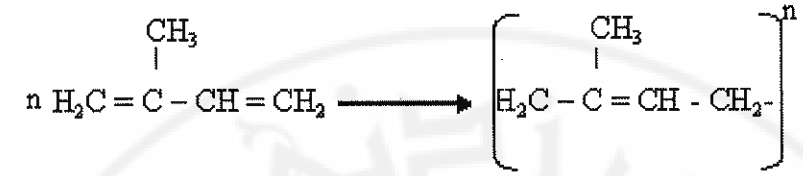
ثالثاً – المركبات الايزوبرينية المتعددة: Composés poly isopreniques

1- الايزوبنتينيل ثنائي الفوسـفات ومـشتقاته Iso penténylдiphosphate et derivés:

تعد المركبات الأيزوبرينية المتعددة polyisoprèniques : مركبات قريبة مـن الليبيدات ويطلق عليها أحياناً أشباه الليبيدات Lipoïdes أي أنها تشاركها في بعـض الخواص الأساسية، كنفورها من الماء hydrophobicité كما أن هذه المركبات – تعد من الناحية الكيميائية – بوليميرات polymeres للإيزوبرين Isopréne التي تتضمن خمس ذرات كربونية متوضعة بالشكل التالي:

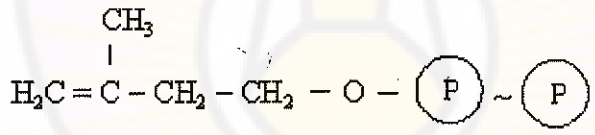


وأن هذه المركبات تعطي بالبلمرة عدداً من المشتقات الايزوبرينية التي يمكن أن تمثل بالمعادلة التالية:

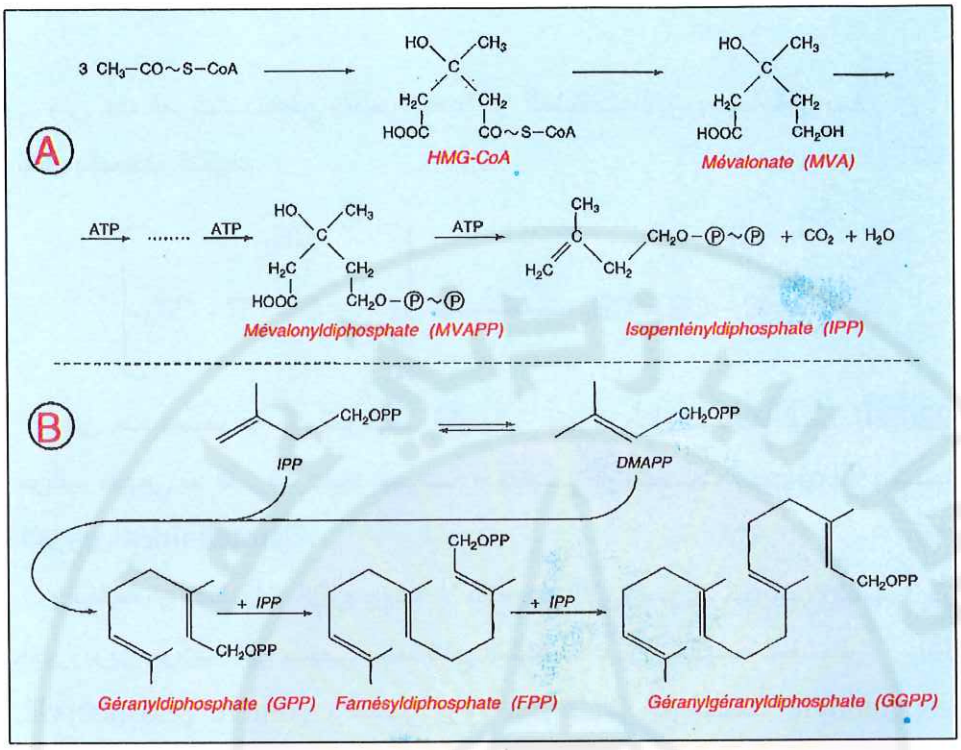


ومن هذه المجموعة من المركبات الكيميائية التي يصل عددها إلى /22000/ مركب طبيعي تم التعرف عليها جميعاً – تنتمي الراتنجات Terpénes وأشباه الجزرين Caroténoïdes.

والحقيقة أن المشتقات الإيزوبرينية لا تنتج عن الإيزوبرين كجزيئة نظراً لأن الإيزوبرين مركب غير طبيعي وإنما تنتج المشتقات عن مماكبه المفسفر Son isomere phosphorylé والمسمى إيزوبنتينيل ثنائي الفوسفات Isopentenyle diphosphate أو اختصاراً (IPP) الذي يعد الإيزوبرين الفعال:



إن اصطناع الـ IPP (شكل7:9) يبدأ في الحلالة البلاسمية Cytosol بتكاثف ثلاث جزيئات استيل كوأنزيم A (acetyl – $\overline{COA}$) يؤدي إلى تشكيل مركب من ست ذرات كربون (C_6) هو الـ 3 هيدروكسي 3 ميتيل غلوتاريل – كوأنزيم A (HMG – $\overline{COA}$) وإن إرجاع هذا الأخير بواسطة أنزيم الهيدروكسي ميتيل غلوتاريل – كوأنزيم A ريدوكتاز (HMG – $\overline{COA}$ Réductase) يعطي الميفالونات mévalonate (MVA).



شكل (7:9)
المراحل الأولى من عملية التركيب الحيوي للمركبات الأيزوبرينية المتعددة

تتعرض الميفالونات عندئذ لعمليتي فسفرة على التوالي بواسطة تدخل أنزيمة كيناز متميزة مما يسمح باعطاء ميفالونات منشطة (ميفالونيل ثنائي الفوسفات) (MAVPP). هذا الأخير يتلقى الطاقة من جزيئة ATP كما تتحقق له عملية كربوكسلة بفعل أنزيمة (MAVPP) ديكاربوكسيلاز لتحوله إلى IPP.

يمكن لهذا الـ IPP قليل النشاط أن يتماكب بواسطة أنزيمة IPP isomerase ليتحول إلى ثنائي ميتيل أليل ثنائي فوسفات diméthylallyldiphosphate (DMAPP).

إضافة إلى ما سبق، وفي داخل الصانعات الخضراء للنباتات الراقية والطحالب الخضراء والجراثيم، فإن الـ (DMAPP) يصنع بيولوجيا اعتباراً من الغليسر الدهيد

– 3 فوسفات والبيروفات بواسطة تفاعل من نمط ترانس سيتولاز Transcétolase (أي من النمط الذي يتحقق في أثناء حلقة كالفن عندما يتحول الفوسفو غليسر الدهيد (PG ald) إلى ثنائي هيدروكسي أستون فوسفات (DHOAP) بواسطة أنزيمة ترانس سيتولاز باتجاه أو ترانس الدولاز باتجاه آخر).

أما هنا فالناتج هو مركب وسطي يحوي خمس ذرات كربون هو الديزوكسي كزيلوز 1- désoxylose.

ويتم التركيب الحيوي للمشتقات الإيزوبرينية عن طريق ارتباط متتابع للـ (IPP) أو الإيزوبنتيل ثنائي فوسفات (مع خروج بيروفوسفات في كل مرة) مما يؤدي إلى بوليميرات ذات أوزان أكبر فأكبر وهكذا نحصل على الكتل أو البلوكات الثلاث الرئيسة والتي ستكون أساس تشكل البوليميرات الأعلى وهذه الكتل Blocs الثلاث هي:

1. الجيرانيل ثنائي فوسفات Géranyldiphosphate (GPP) وينتج عن (IPP + DMAPP) ويحوي عشر ذرات كربون أي (C_{10}).
2. الفارنيزيل ثنائي فوسفات FarnésylDiphosphate (FPP) وينتج عن (IPP + GPP) ويحوي (C_{15}).
3. الجيرانيل جيرانيل ثنائي فوسفات (GGPP) وينتج عن (IPP + FPP) ويحوي (C_{20}).

ويتحقق ذلك الاصطناع بتدخل أنزيمات اصطناع Syntases خاصة.

– إن تدخل البيرينيل ترانسفيراز (ذلك أن الجذر الايزوبريني يدعى برينيل Prényl) يسمح بتكاثف تلك الكتل الأساسية لإعطاء المشتقات الايزوبرينية المتعددة Polyisoprèniques ذات الأوزان الجزيئية الكبيرة.

وفيما عدا بعض الحالات النادرة (كما في اللبن النباتي Latex ذو البنية المفتوحة) فإن التكاثف يترافق بتبدلات في البنية، كما في حالة تشكل حلقات أو حالات أكسدة

أو إرجاع أو تماكب ... الخ مما يحقق ذلك التنوع الواسع في المشتقات غير أننا سنكتفي فيما يلي، بإعطاء بعض الأمثلة:

2- الراتنجيات والسيترولات والكاروتينوئيدات:

(Terpénes , Stérols,Caroténoides)

غالباً ما توضع هذه المجموعات الثلاث في خانة واحدة هي أشباه الراتنجات Terpénoïdes أو Terpénes بكل بساطة وبكل مالهذه التسمية من أبعاد.

ذلك أن القاسم المشترك لهذه المركبات هو أنها تتمتع ببنية الإيزوبرينات المتعددة كما شرحناها سابقاً. ولها طرق الاصطناع نفسها غير أن دلالاتها البيولوجية مختلفة كلياً.

فعائلة الراتنجيات تضم مركبات أخرى: مثل الفيتول phytol (أحد مكونات اليخضور) والفيتامين A فهما عبارة عن راتنجيات تضم عشرين ذرة كربون C_{20}. وحمض الأبسيسيك (C_{15}) والجبريللين (C_{20}) هي هرمونات نباتية ذات أهمية خاصة جداً إلا أنها تشكل جزءاً من "تربينات أو الراتنجيات.

2-1 الراتنجيات Terpénes:

هي المكونات الرئيسة للمتضمنات الزيتية التي تصادف في بعض النسج العصارية. تتميز هذه الزيوت الخفيفة الكاسرة للضوء بكونها أجساماً طيارة Volatiles وتعطى لدى تبخرها الأرواح الطيارة التي تضفي على بعض النباتات رائحتها المميزة كما في نباتات الفصيلة الشفوية كالنعنع Menthe والزعتر Thym والزعتر البري Serpoletوبعض نباتات الفصيلة الباذنجانية كالبندورة وبعض نباتات الفصيلة السذابيه Rutacées مثل البرتقال والليمون والكباد ولهذا يطلق اسم الزيوت العطرية (Huilles essentielles) على تلك المواد الخاصة والمميزة لبعض الفصائل النباتية.

2-1-1: اللبن النباتي Latex: الذي تفرزه نباتات الفصيلة الافوريبة Euphorbiacéés (كالحلاب Euphorpe وشجر المطاط Hévéa) وأكثر من 2000 نوع آخر تعطي هذا اللبن النباتي فإنها تحوي كمكون رئيسي متعددات التربين Polyterpénes (راتنجيات متعددة) متبلمرة جداً وهذه المواد تصبح مرنة عندما

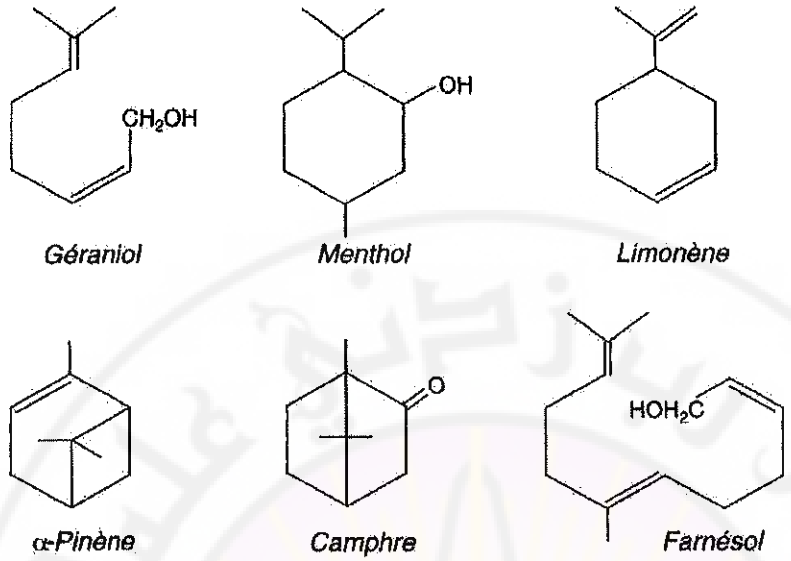
تتخثر كما في حالة الكاوتشوك Caoutchouc (Hévea Brasiliensis) أو الـ (Gutta-percha) (نوع آخر قريب من الكاوتشوك) المأخوذة من شجر (Pallaquium gutta).

2-1-2:الصموغ Résines التي تكونها الصنوبريات هي مركبات ناتجة عن أكسدة الراتنجيات المتعددة فالتربنتينات Térépenténes وغيرها من الصمغيات Oléorésines إنما هي محاليل لزجة لأصماغ في الزيوت العطرية. تستخدم هذه العصارات النباتية بشكل واسع في الصناعة ذات العلاقة بالإنسان أما الأرواح الطيارة فإنها تعمل على جذب بعض الحشرات كما أنها تصد في الوقت نفسه الكائنات المفترسة لتلك الحشرات غير أن دورها المباشر في حياة النبات مازالت مجهولة حتى الآن.

وتصنف التربينات بحسب درجة بلمرتها وفقاً لما يلي:

2-1-2-1: أحاديات التربين وتحوي عشر ذرات كربون (C_{10}) وهي مشتقات الجيرانيل ثنائي فوسفات (GPP). نذكر منها على سبيل المثال مادة الجيرانيول التي تميز نبات الـ Citronelle (وهو نبات عطري له رائحة الليمون) والجيرانيول (غير حلقي) أما المنتول menthol الخاص بنبات النعناع Menthe (فهو حلقي) والليمونين Limonéne الخاص بالحمضيات (حلقي أيضاً) والبينين Pinéne الخاص بالصنوبر pin (ثنائي الحلقة) ... الخ حيث تم تعداد أكثر من مائة مركب أحادي التربين في صمغ الزيوت العطرية والصموغ النباتية.

أما الكافور Camphre فهو céton أحادي التربين يستخرج من شجيرة أسيوية تدعى شجرة الكافور camphrier (من الفصيلة الغاريه Laurantacées).



Géraniol *Menthol* *Limonène*

α-Pinène *Camphre* *Farnésol*

أحاديات التربين

2-1-3- السيسكيتربينات: Les Sesquiterpénes: وهي التي تحوي خمس عشرة ذرة كربون (C_{15}) وهي مشتقات الفارنيزيل ثنائي الفوسفات (FPP) تشكل حلقات مختلفة وتصادف في الزيوت العطرية كما في الفارنيزول Farnésol (عطر البابونج Camomille) كما أن حمض الإبسيسيك (حمض القطع والذي يلعب دوراً في عمليات النمو) هو أيضاً من السبسكيتيربينات.

2-1-4: التربينات الثنائية Les diterpénes وفيها (C_{20}) ويمثلها الجبريللين وجذر الفيتول والفيتامين A.

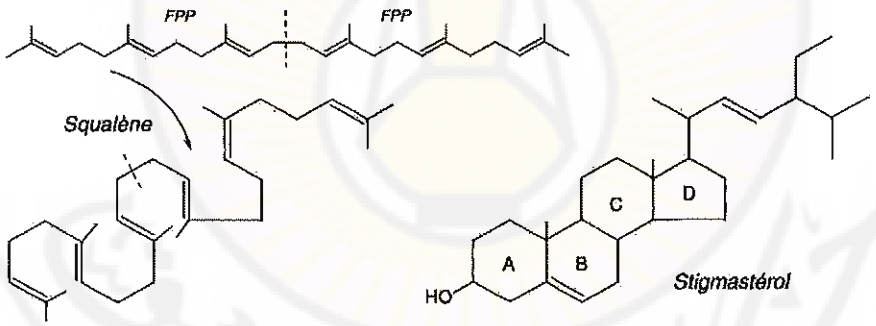
أما التربينات الثلاثية (C_{30}) Triterpénes كما في السيترولات فهي تشتق من نواة سكالين Squaléne (كما سنرى لاحقاً) والتربينات الرباعية Tétraterpénes (C_{40}) كما في أشباه الجزرين Caroténoides.

2-1-5 التربينات المتعددة Polyterpénes (C_{40} <): يمكن أن تحوي حتى /100/ ذرة كربون وأكثر من ذلك في اللبن النباتي (الذي يضم 100000 وحدة ايزوبرين) كما في الكاوتشوك.

وتصنع بعض هذه التربينات في الحلالة البلاسمية Cytosol والشبكة البلاسمية الداخلية بينما يصنع بعضها الآخر داخل الصانعات الخضراء أو كما في حالة البلاستوكينون أما الاوبيكينون فيصنع في الجهاز الكوندري.

3- الستيرولات Stérols :

هي كحولات تربينية (تحوي C_{30}) والنموذج الممثل لها هو الـ Squaléne (سمي كذلك لأنه عزل لأول مرة من كبد القرش وهو ينتج عن تكاثف متعاكس en opposition لجزيئي فارنيزيل ثنائي فوسفات (FPP) (يحوي C_{15}) وتبدأ عملية الاصطناع الحيوي عادة بعملية أكسدة للـ Squaléne بتدخل أنزيمة (monooxygénase) التي – تمنحه جذر هيدروكسيل OH – متبوع بـ 4 أو 5 عمليات تحلق (تشكيل حلقات) متبوعة بتبدلات مألوفة كالتكاثف والأكسدة والمركب الأكثر شيوعاً في النباتات هو الستيغما ستيرول Stigmastérol.



والستيرولات هي من مكونات الأغشية (كما هي الحال عند الحيوانات) وكذلك في الشمع بعض الستيرولات النباتية Phytostérols هي طلائع البراسينو ستيروئيدات brassinostéroides والتي تعد من عوامل النمو الأساسية لعدد من الأعضاء النباتية كما أن بعض الستيرولات النباتية تعد طليعة ستيرولات حيوانية هامة جداً يشتق منها عدد من الهرمونات مثل (Corticostérone الذي تفرزه غدة

قشرة الكظر والأندروستيرون androstéron والأوسترون Oestrone والبروجستيرون الـ Progestérone ... الخ

للتذكير نشير أن الأرغوستيرول ergostérol (ذو البنية القريبة من الستيغما ستيرول) هو طليعة الأرغو كالسيفيرول ergocalciférol (أو Vit D_2) المضاد للكساح من خلال فتح الحلقة B بتأثير الأشعة فوق البنفسجية UV.

من جهة أخرى فإن الكثير من القلويدات Alcaloïdes هي عبارة عن غليكوزيدات غير متجانسة بحيث يكون الأغليكون (الجسم غير السكري) هو عبارة عن ستيرول وتتميز القلويدات بخواصها العلاجية لذا تستخدم في صناعة الدواء.

4- أشباه الجزرين Caroténoïdes :

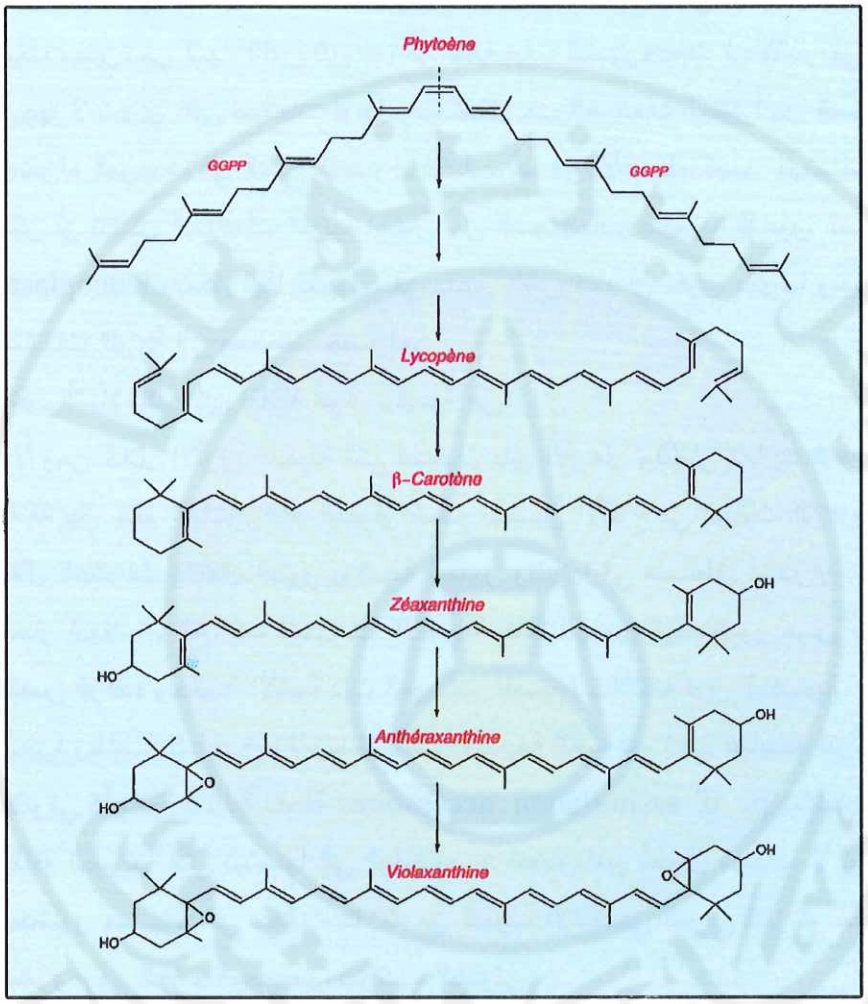
تعد أشباه الجزرين من المركبات الخاصة ذات الأهمية الكبيرة جداً نظراً لطبيعتها أولاً كأصبغة Pigments مسؤولة عن تلوين الأزهار والثمار (بالأصفر والبرتقالي والأحمر) وكذلك لأنها تمثل أصبغة ملحقة Accessoires . p في عملية التركيب الضوئي . وتضم المجموعة أصبغة الجزرين LesCaroténes رباعية التربين C_{40} (أو ثمانية وحدات إيزوبرين) بسلسلة مستقيمة (ما عدا في الأطراف) واليصفورات Les xanthophylles وهي مشتقات مؤكسدة.

ينطلق اصطناع هذه المركبات حيوياً اعتباراً من تكاثف جزيئي جيرانيل جيرانيل ثنائي فوسفات (GGPP) الذي يحوي (C_{20}) شكل(8:9).

وتصل من خلال بعض المركبات الوسيطة Intermediaire إلى الفيتوين Phytoéne عديم اللون.

يتبع ذلك عدة عمليات إزالة الإشباع désaturation متتابعة بأنزيمة (Phytoéne désaturase) فيتوين دي ساتوراز (وهي بروتين كامل Integrale للأغشية الصانعية الخضراء) مؤدية، نتيجة تشكل الروابط المضاعفة des doubles liaisons conjuguées الموصولة لإعطاء مركبات ذات لون أصفر ثم برتقالي

وأخيراً أحمر ، الليكوبين Lycopéne. ويتحقق التحلق في هذا الأخير بأنزيمة ليكوبين سيكلاز Lycopéne cyclase يقود إلى البيتاكاروتين β- caroténe.



شكل (8:9) التركيب الحيوي لأشباه الكاروتين

اليصفورات Les xanthophylles تشتق من الكاروتينات بعملية هيدروكسله Hydroxylation (أي تثبت جذر OH–) و Époxydation (تشكيل ايتر داخلي – O–) اعتباراً من β- caroténe حيث نحصل هكذا على الزياكزانتين Zeaxanthine

بعملية (hydroxylation) ثم نحصل على الفيولاكزانتين violaxanthine (بعملية Epoxydation) كما في الشكل السابق.

- الكروموبلاستيدات أو الصانعات اللونية Chromoplastes هي صانعات ركمت كميات معتبرة من أشباه الكاروتين كما في حالة نبات البندورة حيث إن الثمار في بداية نضجها لا تحوي على صانعات لونية ويتم تشكل هذه الصانعات اعتباراً من الصانعات الخضراء الموجودة في النسج الخضراء للثمار، أما في الأعضاء غير اليخضورية فيمكن أن تتشكل الصانعات اللونية اعتباراً من الصانعات عديمة اللون المسماة leucoplastes ويمكن لهذا التحول، في بعض الظروف، أن يكون عكوساً وتتحول الصانعات اللونية إلى صانعات خضراء.

- تقوم أشباه الكاروتين بثلاثة أدوار رئيسية هي:

أولاً ومن خلال الألوان الجميلة التي تضفيها على الأزهار والثمار مما ينشط قيام علاقة بين عالم النبات وعالم الحيوان تسمح بتحسين الألقاح في النباتات الزهرية من خلال الحشرات وانتقال البذور بواسطة الطيور ونموها في مناطق أخرى تؤمن انتشار النبات... الخ. كما تشكل هذه الأصبغة حاجزاً يحمي اليخضور من أشعة الشمس الزائدة وخاصة الأشعة ذات الموجات القصيرة كالأشعة فوق البنفسجية.

وأخيراً وخاصة كما سبق وأشرنا فإن هذه الأصبغة تلعب دوراً في عملية التركيب الضوئي كأصبغة تمثيلية ملحقة p. d' assimilation accessoires يمكنها تحويل الطاقة الضوئية التي تمتصها إلى اليخضور a اعتباراً من أطوال موجات لا يمتصها اليخضور مما يزيد في مجال استفادته من الطيف الإشعاعي المرئي كما هو معروف ومشروح في الجزء المخصص للتركيب الضوئي.

5- مركبات أخرى Autres composés:

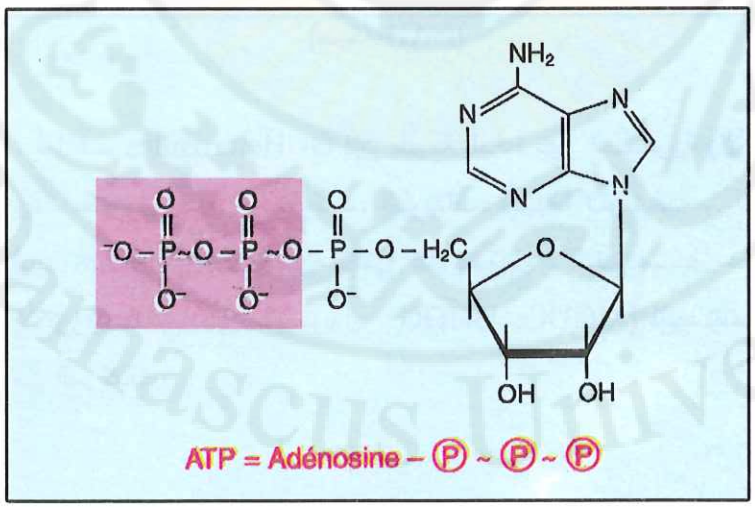
بعيداً عن العائلات الكبرى للمواد المستقلبة والتي ندرسها في الاستقلاب الهدمي والابتنائي فإن هناك العديد من المركبات الأخرى التي لا بد من الإشارة إليها نظراً

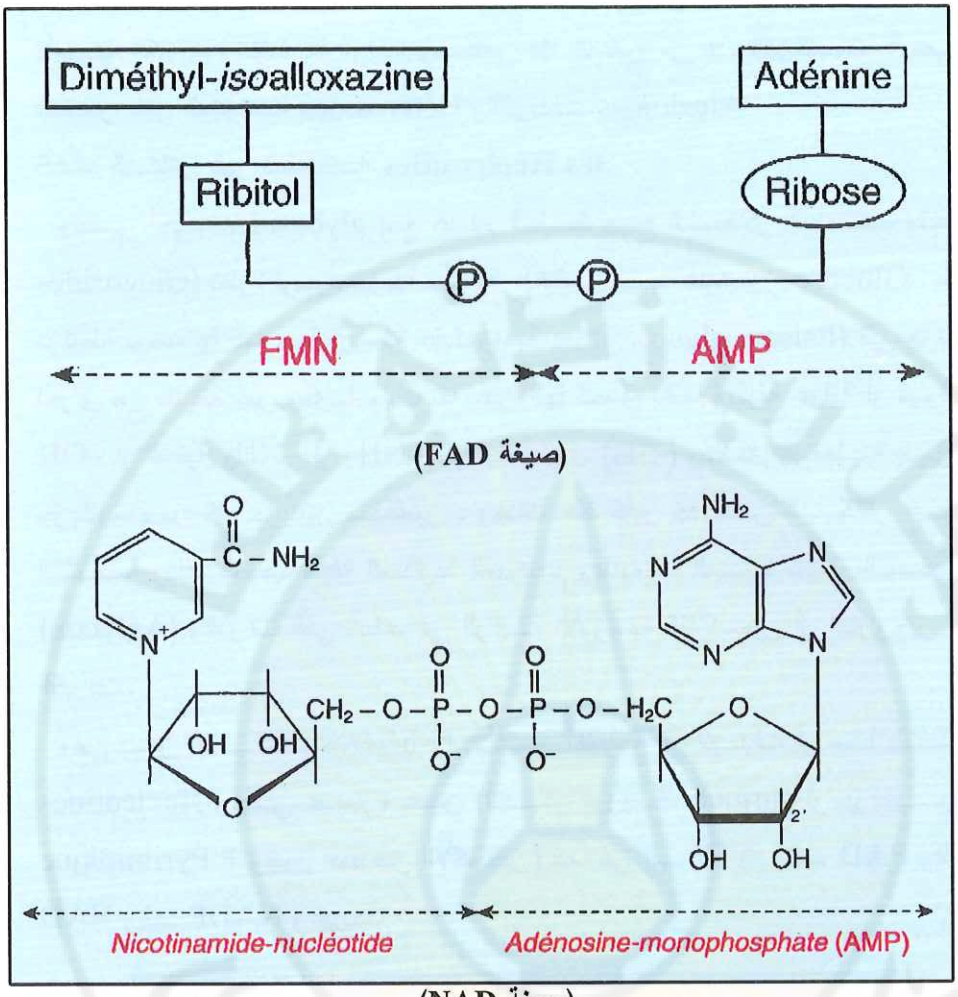
لأهميتها الكبرى وانتشارها الواسع وسنكتفي هنا بنوعين من هذه المركبات ، هما السكاكر غير المتجانسة Hétérosides والقلويدات Alcaloïdes

1-5: السكاكر غير المتجانسة les Hétérosides:

وتسمى أحياناً glycosides (مع عدم الخلط مع السكاكر المتعددة مثل Glucosides) نظراً لوجود جزيئة سكرية ،(غالباً بيتا غليكوز β- Glucose) مرتبطة بوظيفتها المرجعة (رابطة غليكوزيدية liaison glycosidique) إلى جزيئة أخرى من طبيعة غير سكرية ومتنوعة غير أنها تحوي دائماً وظيفة غولية أو فينولية OH– أو أمينية NH_2– أو -NH– أو جذر تيول (-SH) وتتشكل الرابطة بنزع جزيئة ماء من كل جزيئتين متكاثفتين . وهناك عدد كبير جداً من السكاكر غير المتجانسة وذلك بحسب طبقة السكاريد المستخدم وطبيعة المادة غير السكرية (Aglycon) والذرات التي تساهم في الرابطة الأوزيدية كالأكسجين أو النتروجين أو الكبريت.

ومن بين الـ N-hétérosides الأكثر أهمية النواتيدات أو ما يسمى Nucléotides وهي عبارة عن (أساس بوريك purique أو بيريميديك Pyrimidique + ريبوز منقوص الأكسجين) كما في الـ ATP والـ FAD والـ NAD والـ NADP وغيرها.


NH2
N
N
N
N
O
O
O



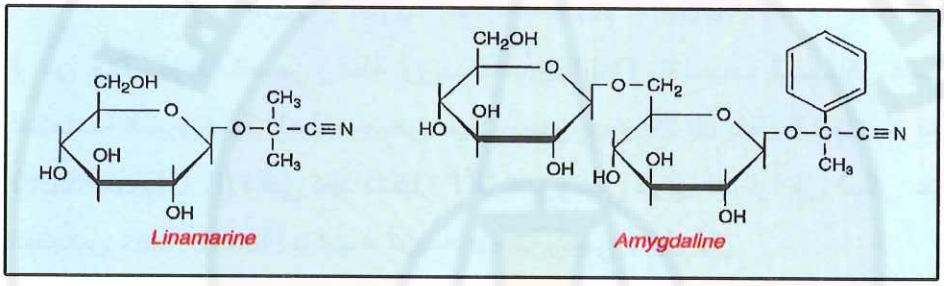
(صيغة FAD)

(صيغة NAD)

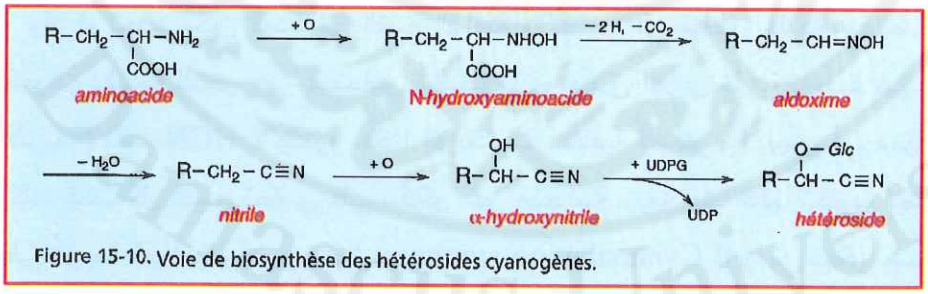
1-1-5: أما الـ O- Hetérosides فإن طبيعة المادة غير السكرية (الأغليكون) متنوعة جداً، ستيرول، فينول، فلافونات، القلويدات، أصبغة انتوسيانية .. الخ) وكذلك الغالاكتوليبيد galactolipides مثل (ثنائي غالاكتوزيل ، ثنائي اسيل غليسيرول وأحادي لاكتوزيل ثنائي اسيل غليسيرول , MGDG, DGDG) فإنها تنتمي إلى هذا الصنف من المركبات.

وهناك مجموعة هامة جداً هي: السكاكر غير المتجانسة المولـدة لحمـض سـيان الهيدروجين Hétérosides cyanogenes والتي تتميز بوجود وظيفة نيتريلية (- C ≡ N).

يمكن إحصاء عدة آلاف مركب تتوزع في بعض الفصائل النباتية وبخاصة الفولية (Fabacées) والنجيليـة (Poacécs) والمركبـة (Astéracées) والورديـة (Rosacées) إن طلائع هذه السكاكر غير المتجانسة عبارة عـن حمـوض أمينيـة كالفالين Valine بالنسبة للـ Linamarine du Manioc والكتـان lin والفينيـل الانين phenylalanine بالنسبة للـ Amygdaline الذي يعطي الطعم المر الخاص باللوز المر.



أما الوظيفة النتيريلية Nitrile القادمة من بعض الحموض الأمينية مثـل (الفـالين واللوسين والتيروزين والفينول الانين) فيمكنها أن تكون أساس المادة غير الـسكرية (Aglycon) في السلسلة الخاصة بالتركيب الحيـوي للـسكاكر غيـر المتجانـسة والمختصرة في الشكل(9:9).



شكل (9:9) ممر التركيب الحيوي للسكاكر غير المتجانسة السيانوجينيه

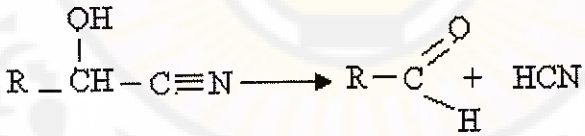
يتم تثبيت الغليكوز (غالباً β – غليكوز) اعتباراً من صيغة نشطة Active (فعالة) هي اليوريدين ثنائي فوسفو غليكوز (UDPG) التي تنتج عن تفاعل من هذا النمط:



بتدخل أنزيمة هي الـ UDPG phosphorylase يوردين ثلاثي الفوسفات حيث يرتبط الـ UDPG عندئذ بالفريكتوز لإعطاء السكاروز والـ UDP الذي يعيد تشكيل UTP الذي انطلقنا منه باستخدام جزيئة الـ ATP:

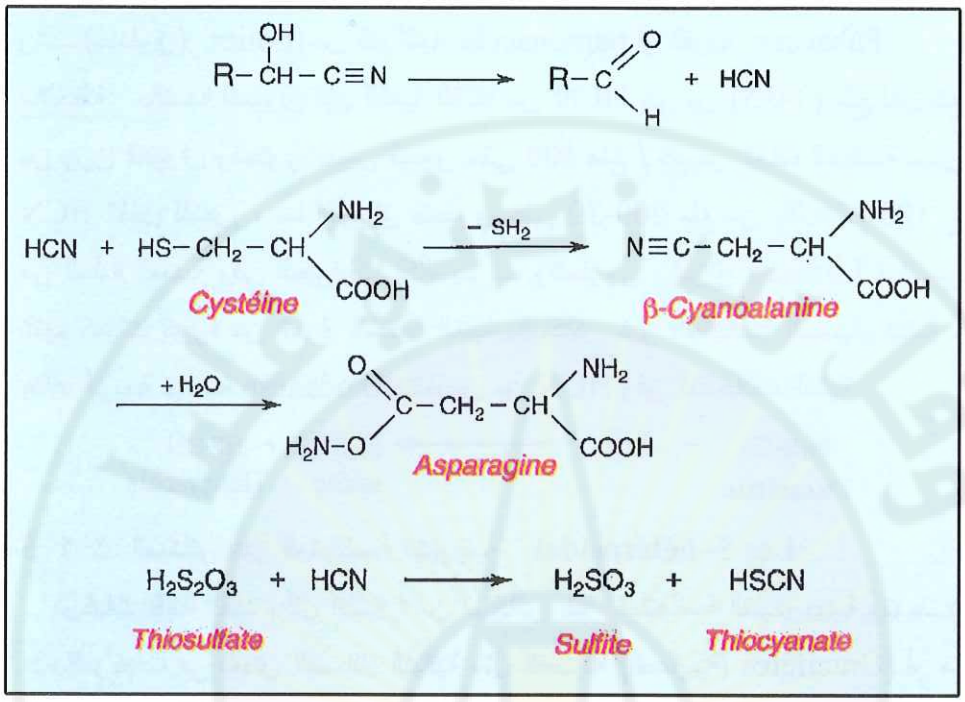
$$UDP + ATP \longrightarrow UTP + ADP$$

أو من خلال جزيئة تتضمن رابطة أوزيدية Osidique وتتصف السكاكر غير المتجانسة السيانوجينية بإعطاء حمض سيان الهيدروجين HCN بفعل الحلمأة بأنزيمة (β Glycosidase) والتي تعيد تشكيل الألفا هيدروكسي نتريل اعتباراً من السكر غير المتجانس Héterosides بواسطة أنزيمة α هيدروكسي نتريل لياز α- Hydroxynitrileliase مؤدية إلى إعطاء الدهيد وحمض سيان الهيدروجين ac .Cyanohydrique وفق المعادلة:



وقد تم تحديد مكان المداد في النسج السليمة والأنزيمة في مناطق خلوية منفصلة (فجوات بالنسبة للسكر غير المتجانس والسيترول ومناطق أخرى خلوية توجد فيها الأنزيمة) فالـ HCN لا يتحرر هكذا إلا بكميات متناهية الصغر ولا يبدي أي سمية. وكلما كانت كل النسج تحتوي على سكاكر غير متجانسة سيانوجينية فإنها تحتوي أيضاً على أنزيمة البيتاسيانوالانين سنتاز β Cyanoalanine synthase والتي تتمكن من

التخلص من HCN بتحويله إلى اسباراجين يدخل في طرق الاستقلاب العامة حسب تسلسل التفاعلات:



وهكذا تسهم السكاكر غير المتجانسة السيانوجينية في عملية تنظيم الاستقلاب الآزوتي (حيث تمثل مخزون آزوتي قابل للاستخدام) وعلى العكس عندما تكون الخلايا غير سليمة نتيجة تعرضها لجروح بتأثير عمل ميكانيكي (طحن الحبوب أو الدرنات أو التهام الأوراق من قبل المجترات) فإن أنزيمة الهيدرولاز ومدادها يصبحان على تماس مباشر وتتحرر كمية كبيرة من HCN الذي يعد من المثبطات القوية للسيتوكروم أكسيداز وبخاصة المعقد رقم IV كما سبق ورأينا. والممر التنفسي المقاوم للسيانور (أو الممر البديل Voie alternative) حيث لا يبدو أنه قادر على إعاقة Contrecarrer ذلك التأثير السمي مما يفسح المجال للقول إن هذا الممر غير موجود عند الحيوانات . وهكذا فإن بعض المنتجات النباتية والتي تستهلك بكثرة بإمكانها أن تكون سامة للإنسان كما في نبات شجرة النشا أو المانيوق Manioc من الفصيلة

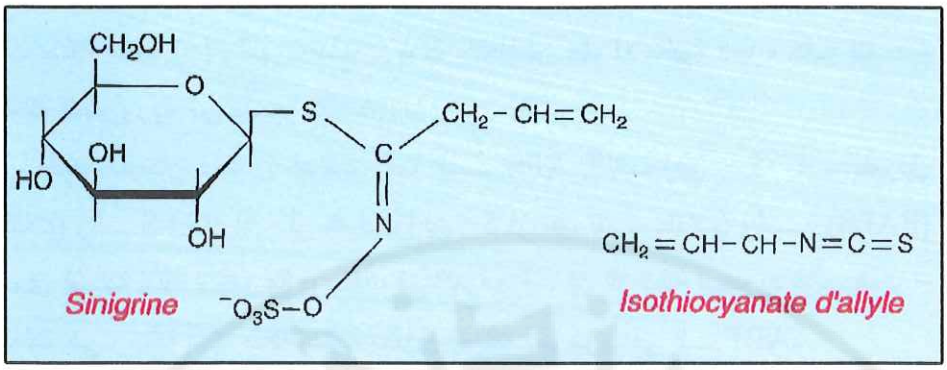
الأفوربية Euphorbiacéec والذي تستخدم جذوره لإعطاء دقيق أو تفل Fecule التابيوكا Tapioca الذي يستخدم لصنع حساء خاص أو للحيوان كنبات برسيم(Trefle والـ (حندقوق) Lotier) من الفراشيه papionaccés أو الفولية Fabacées

ملاحظة: بالنسبة للحيوان فإن الكمية القاتلة من HCN هي من (3-0.5) ملغ لكل كغ من وزن الحيوان وتحتوي بعض البذور حتى 500 ملغ / كغ من المادة الجافة من HCN القابل للتحرر، أما الأوراق فتحتوي على 30-200 ملغ من HCN / 100 غ من المادة الغضة وفي الحيوانات (كالمجترات والحلزون والبزاق Limaces) التي تلتهم كميات كبيرة من المواد المغذية الغنية بالسكاكر غير المتجانسة السيانوجينية ، هناك أنزيمة خاصة Rhodanese تتخلص من HCN وفق التفاعلات التالية :

$$\underset{\text{Thiosulfate}}{H_2S_2O_3} + HCN \longrightarrow \underset{\text{sulfite}}{H_2SO_3} + \underset{\text{Thiocyanate}}{HSCN}$$

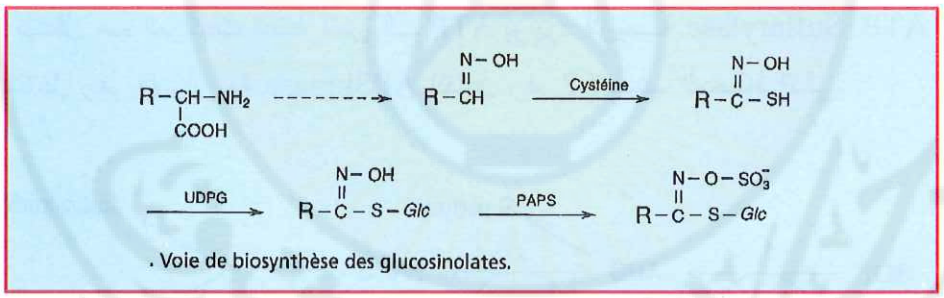
2-1-5: السكاكر غير المتجانسة الكبريتية Les S- hétérosides:

مركبات قليلة العدد وأقل انتشاراً من السكاكر غير المتجانسة السيانوجينية وتوجد هذه المركبات في بعض الفصائل النباتية مثل الفصيلة (الصليبية) Cruciféres) أو ما يسمى حالياً الفصيلة الملفوفية (Brassicacées) والقبارية capparidacées والـ Tropeolacées (أو ماكان يعرف بالبلارغونياسي) غير أن نمطي السكاكر غير المتجانسة (S- etcyanogenes) لا يوجدان معاً في النوع النباتي نفسه تقريبا على الرغم من أن طرق تركيبها حيوياً يسلك الممرات نفسها تقريباً. وأهم هذه المركبات الغليكوزينولات glucosinolates . والتي تتوافق مع صيغة واحدة عامة (Thioglucoside) والذي يعطي بالحلماة Hydrolyse بيتا غليكوز β – Glucose وسلفات ومشتقات أخرى مختلفة ومنها الإيزوتيوسيانات Isothiocyanate وتيوسيانات ونتيريلات Nitriles .



أو السينيغروزيد (Sinigroside) الذي يوجد في الخردل والملفوف يطلق أيضاً إيزوتيوسيانات الأليل Iso Thiocyanate d'allyle الذي يعطي الزيت العطري الطيار للسينيفولات Sénévols وهي مجموعة مواد لها رائحة قوية نفاذة وطعم لاذع (طعم المستردة Moutarde).

وتشتق مركبات الغليكوزينولات Glucosinolates جميعها من الحموض الأمينية المكونة للبروتينات أو غير ذلك وذلك حسب المخطط المبين في الشكل (10:9) سالكاً طريقاً مشتركاً مع تلك الخاصة بالسكاكر غير المتجانسة السيانوجينية.

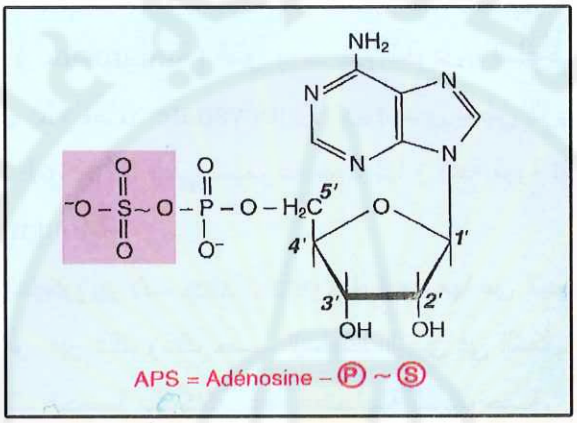


شكل (10:9) ممر التركيب الحيوي للغليكوزينولات

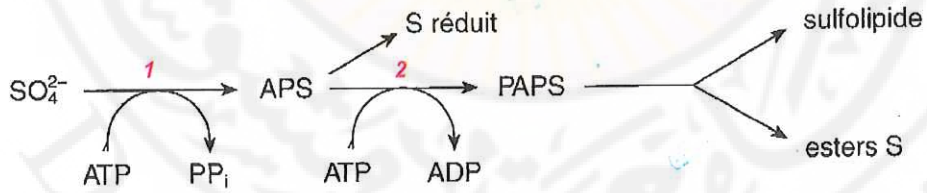
إن الأشكال الفعالة للغليكوز هي (UDPG) كما أشرنا سابقاً وكذلك السلفات الفعالة Actif (Sulfate مثل PAPS و APS) المستخدمة خلال هذه التفاعلات. حيث تكون صيغة السلفات الفعالة $R\sim SO_3^-$ أو $-SO_3^-$ مرتبطة مع بقية الجزيئة برابطة

ذات طاقة عالية (~) والتي تنقطع بسهولة بانخفاض هام للأنتالبية الحرة كاف لتقديم الطاقة الضرورية إلى متابعة التفاعل.

وهناك صيغتان فعالتان للسلفات هما الـ APS (أدينوزين – 5– فوسفوريل سلفات) والـ PAPS (3– فوسفوادينوزين –5 فوسفوريل سلفات) والـ (PAPS) تحوي إضافة لذلك مجموعة فوسفات في الموقع 3 . إن الرابطة انهيدريد فوسفات – سلفات هي رابطة ذات طاقة عالية وتفوق الطاقة الموجودة في الـ ADP.



تتشكل هذه المركبات اعتباراً من الـ ATP بوجود أنزيمة ATP Suflurylase (التفاعل رقم 1) وأنزيمة APSkinase (تفاعل رقم 2) حسب المخطط التالي:



فالتفاعل (1) يشكل البيروفوسفات والتي تحرر pi بعد ذلك والطاقة المحررة من عملية الحلمأة هذه تقود التفاعل 1 باتجاه تشكيل الـ APS . وفي النباتات الراقية فإن الـ APS هو نقطة الانطلاق لعملية الإرجاع اللاحقة للسلفات . وليس الـ PAPS

التي تكون أكثر نوعية Spécifique والتس تستخدم لتركيب الاستر المكبرت وإعطاء السلفولبيد الخاص بغشاء الحويصلات القرصية أو مايعرف بالتيلاكوئيدات Thylacoïdes.

والأنزيمة التي تتدخل في عملية هدم الغليكوزينولات هي البيتا غليكوزيداز المعروفة باسم Myrosinase . وهي التي تحرر السينيفولات Sénévol (العطور الطيارة المعروفة في الخردل أو مايعرف بالمستردة) وتلعب هذه المركبات دوراً في حماية ووقاية الحيوانات المجترة (أي أنها رادعة Phagodéterranls وأصلها رادع Deterrent).

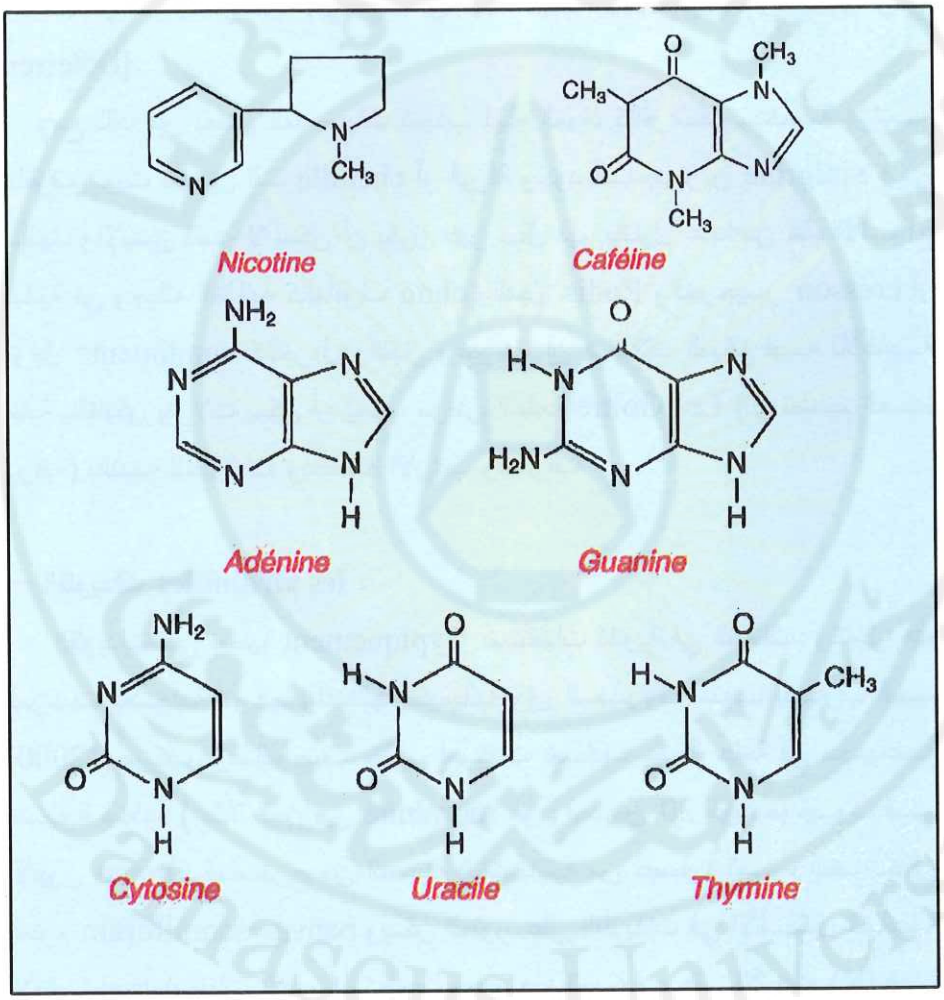
ومع ذلك فإن بعض المتعضيات تنجذب لهذه المواد كالفراشات وبخاصة فراشة الملفوف، حيث تفرض الـ chenille أو اليرقة وجود السينيغرين Sinigrine في غذاتها. والإنسان نفسه لا يمكن أن يكون غير مبال فهو يتناول عدداً من هذه الأنواع النباتية في وجباته الغذائية كالملفوف chou والفجل Radis والجرجير cresson أو كتوابل condiments كالخردل والقبار وغيرها، إن استهلاك المبالغ فيه للأغذية الغنية بالغليكوزينولات يمكن أن يسبب مرض السلعة Le Goitre (أي تضخم الغدة الدرقية) بالنسبة للحيوانات وبخاصة الأرانب والخراف .

6- القلويدات les alcaloïdes :

القلويدات هي نمطياً Typiquement مستقلبات ثانوية في النباتات. وتتميز هذه المركبات بضخامة تنوعها وأشكالها الكيميائية وإن المعروف منها يقارب الـ (12000) مركب. وهناك صف خاص لمركبات تصادف بصفة عامة في مجموعة تصنيفية محددة (مثلاً المورفين morphine هو واحد من 30 قلويد موجودة في الأفيون Opium المستخرج من الفصيلة الخشخاشية من عصارة ثمرة الخشخاش المنوم papver somniforum ويمكن العثور على القلويدات في الأشكال النباتية الأكثر تطوراً (مغلفات البذور) وتحتوي جميع هذه المركبات على الآزوت (N) في

جزيئاتها (وغالباً ما يكون منجبلاً Incorporé في حلقات غير متجانسة) ويظهر عموماً تفاعلاً قلوياً (ومن هنا جاءت التسمية).

تضم بعض القلويدات نوى غير متجانسة وقد سبق التعرف على بعضها ومن مكوناتها الأساسية الحلقة البيريدينية Pyridine في النيكوتين Nicotine (مثل الـNAD) وحلقة purine في الكافئين والتيوفيلين والتيوبرومين Théobromine (انظر صيغ الادنين والغوانين).



وطلائع هذه المركبات في غالبيتها عبارة عن حموض أمينية تحمل ذرة آزوت والقلويدات عبارة عن جزيئات ذات بنية كيميائية معقدة غالباً وهناك صعوبة في معرفة طرق تصنيع هذه المود حيوياً . وتتميز بخواصها الطبيعية والصيدلانية الدينامية Pharmacodynamiques الواضحة مما جعلها تستخدم في الصناعات الدوائية كدواء بكل بساطة أو مادة أساسية في الصناعة الدوائية.

تعد القلويدات – بالنسبة للنباتات – من نواتج مفرزات الاستقلاب الآزوتي . وتلعب دوراً مماثلاً للبولة وحمض البول بالنسبة للحيوانات . لذا فإن القلويدات سامة في أغلب الأحيان حتى بالنسبة للنبات الذي ينتجها . لذا يتم تجميعها وتخزينها في مناطق خلوية خاصة (فجوات ، أوعية لبنية ، Laticiferes) بعيداً عن التفاعلات الاستقلابية العامة والتي يمكن أن تتأثر وتصاب بالخلل إذا وجدت على تماس مباشر مع هذه المفرزات.

وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University

المراجع الأجنبية

1 . Binet , p , et Brunel , J. P
Physiologie végétale
Tome I 1967 Tome II et III 1968 .
E dition Dion - Deren et Cie.

2 . Callen , J , C. 1999 .
Biologie Cellulaire pp (476)
(Des molecules aux organisms) .
Dunod.

3 . Heller . R 1969.
Précis des sciences Biologique – Biologie végétale .
Tome II (Nutrition et Metabolisme) pp 572 .
Masson et Cie Editeurs – Paris.

4 . Hell ER .R , Esnault , R. et Lance , c. 1998
physiologie végétale .
I- Nutrition .
Dunod (6^0 edition).

5 . Hopkins , W .G . 1999 .
Introduction to plant physiology .
second . Edition .
J , Wiley and sons Inc.

6 . Mazliak , F 1981
Physiolojie Végétale , Nutrition et metabolisme.
Hermann collection – paris.

المراجع العربية

1- بشارة حزي الإستقلاب التنفسي في النباتات تأليف هاري بيفر (الطبعة الـسادسة) كتاب جامعي تمت ترجمته عام 1979 – 1980 (275) صفحة

Damascus University

المصطلحـــات العـــلميـــة		
A		
فرنسي	إنكليزي	عربي
Absorption	Absorption	امتصاص
Accepteur	Acceptor	متقبل
A . Terminale	Terminal A .	متقبل نهائي
Accessoires	Accessories	ملحقه
Accumulation	Accumulation	ارتكام
Acide - Acétique	Acetic – Acid	حمض الخل
A. Aconitique	Aconitic A .	حمض الأكونيتي
A. Adenylique	Adenylic A .	حمض الأدنيلي
A. Amines	Amino – Acids	حموض أمينة
A. Amino lévulinique	Amino levulinic A .	حمض أمينوليفولينيك
A. Ascorbique	Ascorbic A .	حمض الأسكوربي
A. Ascorbique deshydrogenase	Ascorbic A.deshydrogenase	أنزيمة ديهيدروجيناز حمض الأسكوربي
A. Aspartique	Aspartic A .	حمض الأسبارتي
A. Benzoique	Benzoic A .	حمض بنزويك
A. Butyrique	Butyric A .	حمض الزبدة

A. Cafeique	Cafeic A .	حمض القهوة (كافئيك)
A. Carbonique	Carbonic A .	حمض الكربون
A. α Cétoglutarique	α . Ketoglutaric A	α حمض السيتوغلوتاريك
A . α Cetonique	α . Cetonic A	α حمض سيتوني
A. Cinnamique	.Cinnamic A	حمض السينامايك
A. Citrique	Citric .A	حمض الليمون
A. Conifirique	.Conifiric A	حمض الكونيفيريك
A. Cysteique	.Cysteic A	حمض السيستيئيك
A. deshydroshikimique	.deshydroshikimic A	ديهيدروكسي حمض الشيكيمي
A. deshydroxyascorbique	.Deshydroxyascorbic A	ديهيدروكسي حمض الأسكوربي
A. dichlorophenoxyacetique (2 . 4 D)	Dichlorophenoxyacetic.A (2 . 4 D)	ثنائي كلور فينوكسي حمض الخل أو مايعرف بـ (2 .4 D)
A.diphosphoglycérique	Diphosphoglyceric A .	حمض ثنائي فوسفوغليسريك
A . folique	Folic A .	حمض فوليك
A.Formique	Formic A .	حمض النمل
A . Succinique	Succinic A .	حمض الكهرباء

		(السوكسيني)
A . trichloro phénoxy acétique (2,4 .5.T)	Trichloro phenoxy acetic A. (2,4.5 . T)	ثلاثي كلورو فينوكسي حمض الخل
A . Urique	Uric A .	حمض البولة
A . uronique	Uronique A .	حمض أوروني
Acidolyse	Acidolyse	تحلل بالحموض
Actif , (Ive)	Active	نشط ، فعّال
ADP	ADP	أدينوزين ثنائي الفوسفات
Aerenchyme	Aerenchym	بارانشيم هوائي
Aerobiose	Aerobiose	حياة هوائية
Agent	Agent	عامل
Aglycon	Aglycon	غير سكري (أغليكون)
AIA	IAA	حمض الأندول الخلي (الأكسين)
Alcaloides	Alcaloids	قلويدات (أشباه قلويات)
Algue	Algae	طحلب
Algues marines	Marine Algaes	طحالب بحرية
Amidon	Starch	نشاء
Amination	Amination	أمينة

AMP	AMP	أدينوزين مونوفوسفات (أحادي الفوسفات)
Amylase	Amylase	أنزيمة الأميلاز
Amylose	Amylose	أميلوز
Amylopectine	Amylopectin	أميلوبكتين
Anabolique	Anabolic	إبتنائي
Anabolisme	Anabolism	إبتناء (استقلاب بنائي)
Anaerobiose	Anaerobiosis	حياة لا هوائية
Anaerobique	Anaerobic	لا هوائي
Anaplerotique	Anaplerotic	التعبئة مجدداً
Anoxie	Anoxia	نقص الأوكسجين
Antiport	Antiport	نقل باتجاهين مختلفين
Anticeptique	Anticeptic	مادة معقمة
Apoplasme	Apoplasm	أبوبلاسم
Arum	Arum	اللوف
Aroideés	Aroidaes	أشباه اللوف (اللوفيات)
Ascomycéte	Ascomycet	فطر زقي
ASP	ASP (Anaerobic stress proteins	بروتينات الإجهاد اللاهوائي

Asphyxie	Asphyxia	اختناق
Asteraceés	Asteraceés	الفصيلة المركبة (تسمية حديثة)
Atmosphere	Atmosphere	جو
ATP	ATP	أدينوزين ثلاثي الفوسفات
Auxotrophie	Auxotrophy	خارجة التغذي
Avicennia	Avicennia	نبات ابن سينا
B		
Bilan	Balance- sheet	محصلة
Biosynthese	Biosynthesis	تركيب حيوي
β oxydation	β oxydation	أكسدة بيتائية
Brassica jencea	Brassica jencea	خردل (مستردة)
Brassicacees	Brassicacaes	الفصيلة الملفوفية (الصليبية سابقاً)
Butyrique	Butyric	زبدي
C		
Campher	Camphor	كافور
Campherier	Camphor tree	شجرة كافور
Carboxylation	Carboxylation	كربوكسلة
Carboxylase	Carboxylase	أنزيمة كاربوكسيلاز
Carotene	Caroten	كاروتين(جزرين)

Carotenoides	Carotenoids	أشباه الكاروتين (جزرينيدات)
Transporteur	Carrier	ناقل
Caoutchouque	Caoutchouc	شجر الكاوتشوك
Catabolisme	Catabolism	اهتدام (استقلاب هدمي)
Catechol	Catechol	كاتيكول
Cellulaire	Cellular	خلوي
Cerides	Cerids	سيريدات (شموع)
Champignons	Mushrooms	فطريات
Charge energetique	(energetic Charge)	شحنة طاقية
Chelation	Chelation	تمخلب (تكلب)
Chenille	Larva	يرقة (دعموصة)
Chloroplastes	Chloroplasts	صانعات خضراء
Chimique	Chimic	كيميائي
Chimosmotique	Chimosmotic	حلول كيميائي
Chromatographie	Chromatography	كروماتوغرافيا (صباغي)
Chromoplastes	Chromoplasts	صانعات لونية
Citronelle	Citronella	سيترونل
Cobigmentation	Copigmentation	تصبيغ مساعد
Coenzyme	Coenzyme	كوأنزيمة

Cofacteur	Cofactor	عامل مساعد
Compartiment interne	Internal compartiment	حجرة داخلية
Competition	Competition	تنافس
Complex	Complex	معقد (مركب)
Cotransport	Cotransport	نقل مساعد
Court - circuit	Short - circuit	دارة قصيرة
Connection	Connection	ارتباط (علاقة)
Couplage	Coupling	مزاوجة (اقتران)
Couple	Couple	زوجان
Croissance	Growth	نمو
Cruciferes	Cruciferes	الفصيلة الصليبية
Cuticule	Cuticle	قشيرة
Cutine	Cutin	كيوتين (قشيرين)
Cycle de Krebs	Krebs cycle	حلقة كريبس
Cytochrome	Cytochrome	سيتوكروم
Cytosol	Sytosol	حلالة بلاسمية

D

Decarboxylase	Decarboxylase	أنزيم ديكاربوكسيلاز
Decarboxylation	Decarboxylation	نزع CO2 من جذر كربوكسيل
Decomposeurs	Decomposers	مفككات
Decouplage	Decoupling	فك الإقتران

Deficite	Deficit	نقص (عجز)
Degradation	Degradation	تحطيم (هدم)
Dehydrogenases	Dehydrogenases	أنزيمات نزع الهيدروجين
Derivées	by - product	مشتقات
Desaturation	Desaturation	إزالة الإشباع
Developpment	Developpment	تنامي
Dissolution	Disoolving	انحلال
Diffusion	Diffusion	انتشار
DNA	DNA	الحمض الريبي منقـــــوص الأكسجين (دنا)
DNP	DNP	ثنـــائي نتـــرو فينول
Donneurs	Donnors	عاطيات
DPD	DPD	العجـــز فـــي الـــــضغط الانتشاري
E		
Ecologique	Ecologic	بيئي
Effect Pasteur	Pasteur Effect	أثر باستور
Electrogénes	Electrogenic	مولدة للكهرباء
Endergoniques	Endergonics	تفاعلات خافية للطاقة
Energétique	Energetic	طاقي
Enthalpie libre	Free Enthalpy	الإنتالبية الحرة

Enthocyanes	Enthocyans	أصبغة أنتوسيانية
Enzymes	Enzymes	أنزيمات
Epilepsie	Epilepsy	داء النقطة
Equilibre	Equilibria	توازن
Espace intermembranaire	Intermembran space	فضاء بين غشائي
Euphorbe	Euphorbe	نبات الأفوربيا
Euphorbiaceés	Euphorbiaceae	الفصيلة الأفوربيه
Exergoniques	Exergonics	تفاعلا ناشرة للطاقة
Expression génique	Génic Expression	تعبير وراثي
Externe	Extern	خارجي
Extinction	Extinction	إنطفاء
Extraits	Extracts	خلاصات
F		
Fabale	Fabale	الفصيلة الفولية
Facteurs limitants	limitant Factors	عوامل محددة
Fecule	Fecula (Flor)	(دقيق)
Fermentation	Fermentation	تخمر
Fermentation Alcoolique	Alcoolic Fermentation	تخمر كحولي
Fermentation Butirique	Butiric Fermentation	تخمر زبدي
Fermentation Lactique	Lactic Fermentation	تخمر لبني
Floraison	Flowering	إزهار
Flux diffusif	diffusive Flow	تيار إنتشاري

		(تدفق)
Force proton motrice	proton motor Force	قـــوة محركـــة للبروتونات
Fougére	Filicis (Fern)	سراخس
G		
Germination	Germination	إنتاش
Gluconeogenese	Gluconeogenesis	اصطناع مجدد للسكاكر
Glycolyse	Glycolyse	غليكوليز (تحلل سكري)
Glyoxysome	Glyoxysom	غليوكسي زوم
H		
Heterosides	Heterosids	ســـكاكر غيـــر متجانسة
Hevea	Hevea	شجرة المطاط
H.Brasiliensis	H.Brasiliensis	شـــجر مطـــاط الكاوتشوك
Hexoses	Hexsoses	سكاكر سداسية (هكسوزات)
Homeothermes	Homeotherms	ذوات الـــــدم الحار
Homologue	Homologous	مشابه (نظير)
Huilles/ Essentielles	Essentiel oils	زيوت عطرية
Hydrolyse	Hydrolyse	حلمأة
Hydrolases	Hydrolases	أنزيمات الحلمأة
Hydrophile	Hydrophile	أليفة للماء
Hypoxie	Hypoxie	نقص الأكسجين

I		
Indispensable	Indispensable	لا غنى عنه
Infra rouge (IR)	Infra red (IR)	أشعة تحت حمراء
Inhibiteurs	Inhibitors	مثبطات
Inhibitors metabolique	metabolic Inhibitors	مثبطات استقلابية
Insomnie	Insomnia	دواء منوم
Intermediaire	Intermediate	مركب وسيط
Interne	Internal	داخلي
Integrale	Integral	كامل
In vitro	In vitro	في الزجاج
In vivo	In vivo	في الحي
Ionisation	Ionisation	تأين
Isoenzyme	Isoenzyme	أنزيمات مماثلة
Isomerases	Isomerases	أنزيمات التماكب
Isomerisation	Isomerisation	تماكبية
K . L		
Kinases	Kinases	أنزيمات كيناز
Lactiferes	Lactiferous	أوعية لبنية
Laurantacées	Laurantacaes	الفصيلة الغارية
Lignine	Lignin	خشبين
Legumineuse	Legumineuse	الفصيلة القرنية
Leucoplast	Leucoplast	صانعة عديمة اللون
Lin	Linen	كتان

Lipides	Lipides	ليبيدات
Lipophile	Lipophil	أليف للشحوم
Lotier	Lotier	حندقوق
Lumen	Lumen	لومن
M		
Matrice (Matrix)	Matrix	سرده
Massue	Massue	دبوس زهرة اللوف
Mecanismes	Mecanisms	آليات
Membrane	Membrane	غشاء
Menthe	Mint	نبات النعناع
Menthol	Menthol	مانتول
Metabolites	Metabolits	مستقلبات
Microorganismes	Microorganisms	متعضيات دقيقة
Minichaine	Minichain	سلسلة صغيرة
Mitochondries	Mitochondria	ميتوكوندري (خنيدرات)
Mobile	Mobile	متحرك
Moutarde	Mustard	خردل
Mutases	Mutases	أنزيمات الموتاز
N		
NAD	NAD	نبكوتين أميد أدنين ثنائي النواتيدة
NADP	NADP	نبكوتين أميد أدنين ثنائي

		النواتيـــــــدة المفسفر
NADPH	NADPH	نبكوتين أميـد أدنـــين ثنـــائي النواتيـــــــدة المفـــــــسفر والمرجع
Nenuphar	Nenuphar	نبات النيلوفر
	O	
(OEC)	Oxygen evolving complex	معقد اصـــدار الأكسجين
Oléoresines	Oleoresins	أصماغ زيتية
Oligodynamique	Oligodynamic	تؤثر بكميـــات قليلة
Organique	Organic	عضوي
Organisation	Organizing	تعضي
Osmose	Osmosis	حلول
β Oxydation	β Oxydation	أكسدة بتائية
Oxydoreduction	Oxydoreduction	أكسدة وإرجاع
	P	
Papilionacaes	Papilionacaes	الفـــــــصيلة الفراشية
Paraphysiologique	Paraphysiologic	بارافيزيولوجي
Parasites	Parasits	طفيليات
Pericarpe	Pericarp	قشرة ثمرة

PGA	Phospho Glyceric Acid	حمـــــــــض فوسفوغليسيريك
Partielle	Partial	جزئي
Pentoses	Pentoses	بنتوزات
Phenomene	Phenomenon	ظاهرة
Phosphorylation	Phosphorylation	فسفرة
photometre de Flamme	Flam photometer	مطياف لهب
Photosynthése	Photosynthesis	تركيب ضوئي
Photophosphorylation	Photophosphorylation	فسفرة ضوئية
Plasmalemme	Plasmalemma	غشاء بلاسمي
Plastids	Plastids	صانعات
Poacées	Poacaes	الفصيلة النجيلية
Poikilothermes	Poikilothermes	ذوات الـــــدم البارد
Polymers	Polymers	بوليميرات
Polypeptides	Polypeptids	متعدد الببتيد
Pomp à protons	Protons pumps	مـــــــضخة بروتونات
pouvoire Reductrice	Reducing power	قدرة إرجاعية
potentiel	potential	كمون
Pression	Pressure	ضغط
Progression	Progression	تقدم
Proteines	Proteins	بروتينات
Protonophore	Protonophore	حامل بروتونات
Pyroxydases	Pyroxydases	أنزيمـــــــات البيروكسيداز

Q		
quantitative	quantitative	كمي
quotient respiratoire	Respiratory quotient	معادل تنفسي
R		
Recyclage	recycling	إعادة تدوير
Radio active	Radio active	مشع
Reducteurs	Reducing	مرجعات
Rendement	Produce (Efficient)	مردود
Resistance a l 'asphyxie	Resistance to Asphyxia	مقاومة الإختناق
Reoxydation	Reoxydation	إعادة أكسدة
Resines	Resins	صموغ
Respiration	Respiration	تنفس
Reversible	Reversible	قابل للعودة
Reticulum Interne	Internal Reticulum	شبكة داخلية
Rhizophore	Rhizophore	حامل جذور
RNA	RNA	الحمض الريبي النووي
Rosacées	Rosacaes	الفصيلة الوردية
(RQ)	Respiratory quotient	معادل تنفسي
Rutacées	Rutacaes	الفصيلة السذابية
S		
Saccaromyces cerevisiae	Saccaromyces cerevisiae	خميرة الجعة
saccharose	Saccharose	سكاروز (سكر القصب)
selectivité	Selectivity	اصطفائية
sequences catabolique	Catabolic Sequences	تسلسل

		استقلابي
serpolet	wild thyme	زعتر بري
sites de phosphorylation	phosphorylation sites	مواقع الفسفرة
Sous - produit	Sub - product	منتجات ثانوية
Specifique	Specific	نوعي
Stoechiometrie	Stoechiometrie	قياسية (ستيكومترية)
Stomates	Stomata	مسام
Structure	Structure	بنية
Substrat	Substrat	مداد
Symport	Symport	نقل بنفس الاتجاه
Systeme	System	نظام
T		
Tampon	buffer	محلول صيانة
Terpentenes	Terpens	تربنتينات
Thermogenese	Thermogenesis	مولد للحرارة
Transfert d' electrons	Electrons transfer	نقل إلكترونات
Transport	Transport	نقل
Transport - Actif	Actif - Transport	نقل فعال (نشط)
Transporteus	Transportor = carrier	ناقل
Turgescence	Turgor	إنتباج
Thylacoides	Thylacoids	حويصل قرحي
Thym	Thyme	زعتر
U , V ,X , Z		
ultracentrifugation	ultracentrifugation	تثفيل فائق

ultrason	ultrason	فوق صوتي
vegetaux supperieures	supperiors plants	نباتات راقية
voie de pentoses phosphate	pentoses phosphat way	ممر السكاكر الخماسية المفسفرة
Xantho phylles	Xantho phylles	(زانتوفيل) يصفور
Zymase	Zymase	زيماس

Damascus University

التدقيق اللغوي

الدكتور خليل موسى

حقوق الطبع والترجمة والنشر محفوظة لمديرية الكتب والمطبوعات


وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University


وقل رب زدني علما
جامعة دمشق
Damascus University