

فصل ۵

تنفس

ذخیره و مصرف انرژی

انرژی شیمیایی موجود در ترکیبات آلی که حالت دگرگون شده انرژی خورشیدی است، در ساختار پیوندی آنها ذخیره می‌شود و معمولاً در عمل اکسیداسیون که پیوندهای مزبور می‌شکند، آزاد می‌گردد. وقتی یک ماده آلی مانند چوب می‌سوزد (اکسیده می‌شود)، همه انرژی در یک زمان پس داده می‌شود که عمدتاً به صورت حرارت است. در مورد گیاه آزاد نمودن چنین مقادیر زیاد انرژی در یک زمان، یک امر اتلافی به شمار می‌آید، زیرا نمی‌توان از آن در فرایندهای سازندگی که مرتب و مرحله به مرحله انجام می‌گیرد، استفاده نمود. موجودات زنده با انجام اکسیداسیون طی مراحل متوالی که در هر مرحله انرژی به مقدار کم تولید شده و بلافاصله در فرایندهای دیگر به مصرف می‌رسد، موفق به استفاده از انرژی پیوند شیمیایی می‌باشند. انرژی آزاد شده در تشکیل پیوندهای شیمیایی پرا انرژی جدید مصرف می‌شود که معمولاً به صورت مولکول ATP (واحد رایج انرژی) می‌باشد. به طور کلی، انرژی آزاد شده در اثر اکسید شدن قندها، در موارد زیر برای فعالیت و حیات سلول لازم است:

- ۱- واکنش‌های متابولیکی جهت حفظ نظم و سازمان سلول
- ۲- جابه‌جایی متابولیت‌ها در سلول
- ۳- رشد و نمو و تکامل گیاه
- ۴- حفظ تراوایی غشاءها.

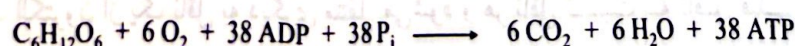
یکی از فرم‌های عمده اکسیداسیون مرحله‌ای، زنجیره انتقال الکترون میتوکندری است. در این فرایند، یک الکترون از یک ناقل به دیگری منتقل می‌شود و هر ناقل نسبت به ناقل قبلی در سطح

انرژی پایین‌تری است. الکترون طی جریان در سراسیمی، یعنی از ماده‌ای تا حدودی احیاء شده (قند) تا الحاق نهایی به اکسیژن، در هر مرحله مقدار کمی از انرژی خود را آزاد می‌کند و مقداری از این انرژی در نهایت در ATP ذخیره می‌شود. در فتوسنتز دو زنجیر انتقال الکترون مورد بحث قرار گرفت: یکی برای فسفوریلاسون نوری چرخه‌ای در فتوسیستم I و دیگری برای فسفوریلاسون نوری غیرچرخه‌ای میان فتوسیستم‌های I و II. در این دو فتوسیستم ATP و نیروی احیائی NADPH تولید می‌شود که در تثبیت گاز کربنیک و تبدیل آن به قند به کار می‌رود. ولی ATP لازم برای بخش عمده سایر واکنش‌هایی که در سلول انجام می‌گیرد، از طریق فسفوریلاسون اکسیداسیونی تولید می‌شود. این فرایند در تنفس انجام می‌گیرد و زنجیره انتقال الکترون دیگری در آن به کار می‌رود، که مورد بحث قرار خواهد گرفت.

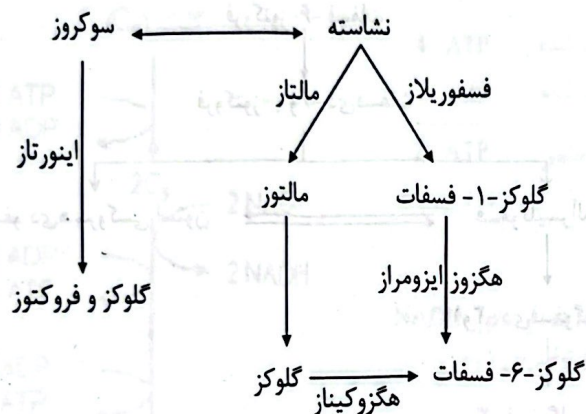
نه تنها تجزیه مولکول‌های آلی باید طی مراحل تدریجی انجام گیرد تا انرژی به طور مؤثری تولید شده و به مصرف برسد، بلکه مولکول‌های پیچیده‌ای از قبیل پروتئین، اسید نوکلئیک، لیپید یا پلی‌ساکارید نیز طی مراحل متعددی ساخته می‌شود. در اکثر موارد مولکول‌های ساده‌ای که مولکول‌های بزرگ را می‌سازند، باید فعال گردند تا انرژی کافی برای دادن واکنش را داشته باشند. بنابراین، درمی‌یابیم که ساخته شدن مولکول در مسیری انجام می‌گیرد که پیچیده‌تر از مسیر تجزیه آن است.

بیوشیمی تنفس

طی تنفس که کربوهیدرات به CO_2 و H_2O اکسیده می‌شود، انرژی ذخیره شده در مولکول کربوهیدرات برای فعالیت‌های انرژی خواه سلول مورد بهره‌برداری قرار می‌گیرد. در عین حال، فرآورده‌های حد واسط بسیاری که تولید می‌شود، به عنوان قطعات ساختاری برای استفاده همه مولکول‌های دیگر، اختصاص می‌یابد. اکسیداسیون قند هگزوز به CO_2 و H_2O در یک مرحله انجام نمی‌پذیرد، بلکه متضمن حضور اندامک‌های مختلف سلولی و واکنش‌های بی‌شماری است که توسط آنزیم‌های مختلف کاتالیز می‌گردد. انرژی در تعدادی از مراحل فوق قبل از آنکه در ساخته شدن ATP از ADP و P_i مصرف شود، در حین انتقال دگرگون می‌شود. از اکسیداسیون کامل یک مولکول قند هگزوز ۳۸ مولکول ATP به دست می‌آید. واکنش کلی به قرار زیر است:



هر چند گلوکز سوسترای اصلی در تنفس هوازی است، این ترکیب شکل ذخیره قند در گیاه نیست، بلکه نشاسته که پلیمری از گلوکز است، کربوهیدرات ذخیره اصلی می‌باشد. برای اینکه نشاسته مورد استفاده قرار گیرد، ابتدا به کمک آنزیم‌های آمیلاز و مالتاز به گلوکز هیدرولیز می‌شود. تبدیل نشاسته به سوکروز و تبدیل سوکروز به قندهای ساده‌تر نیز در بسیاری از بافت‌های گیاهی امکان‌پذیر است. شکل ۵-۱ نمای کلی تبدیل هیدرات‌های کربن ذخیره را به قندهای ساده‌تر نشان می‌دهد.



شکل ۵-۱: تبدیل هیدرات‌های کربن ذخیره به قندهای ساده به کمک آنزیم‌ها

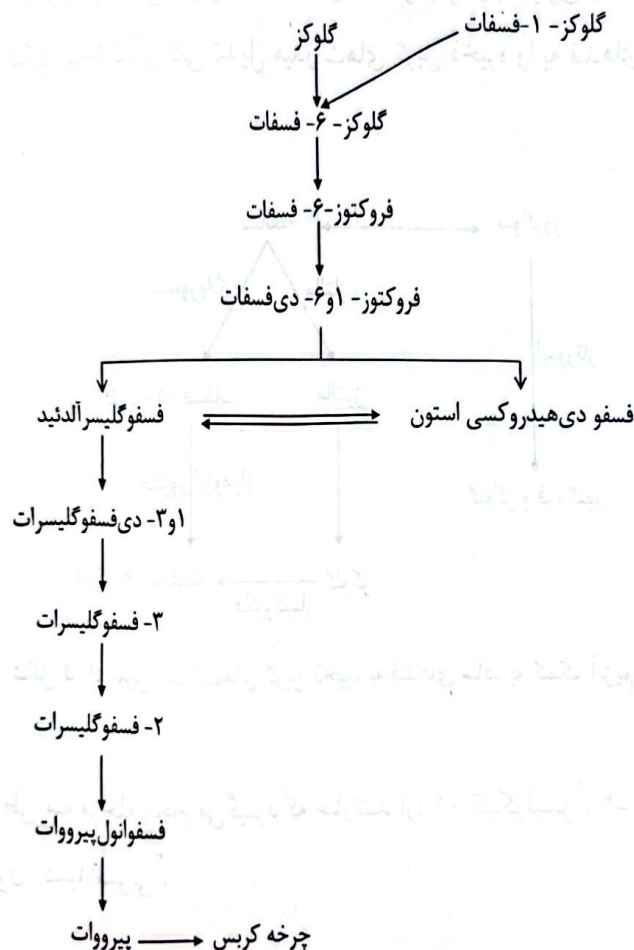
فرایند تنفس طی سه مرحله انجام می‌گیرد که عبارتند از: ۱- گلیکولیز^۱، ۲- چرخه کربس^۲ و ۳- فسفوریلاسیون اکسیداتیو^۳.

۱- گلیکولیز

اولین مرحله فرایند تنفس شامل یک سری واکنش‌های غیرهوازی به نام گلیکولیز یا مسیر امبدن-مایرهاف-پارناز^۴ (EMP) است که در سیتوپلاسم روی می‌دهد و طی آن قند هگزوز به طور جزئی تجزیه شده، به اسید آلی^۵ کربنی یعنی اسید پیروویک^۵ که معمولاً به صورت یونیزه شده (یون

1. glycolysis
2. Krebs cycle
3. oxidative phosphorylation
4. Embden-Meyerhof-Parnas
5. pyruvic acid

پیروات^۱ وجود دارد، اکسیده می‌شود (شکل ۵-۲). چون قندهای هگزوز مولکول‌های نسبتاً پایداری هستند، انرژی متابولیکی باید در فعال ساختن فعل و انفعالات مقدماتی در گلیکوز مصرف شود.

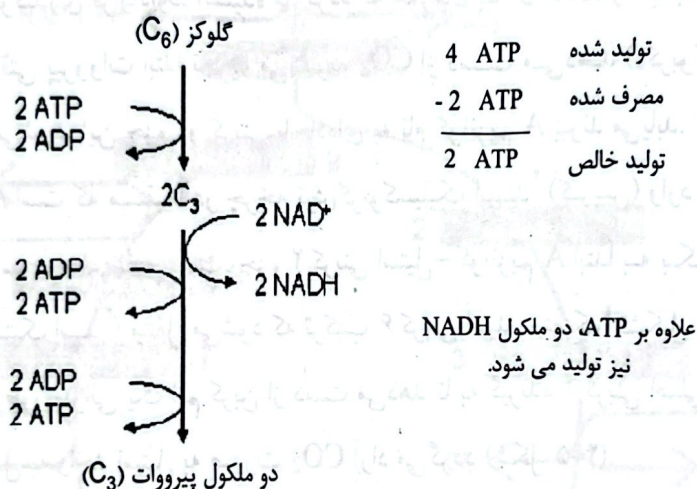


شکل ۵-۲: واکنش‌های مربوط به مرحله گلیکولیز

دو مولکول ATP در تبدیل قند هگزوز به هگزوز دی‌فسفات مصرف می‌گردد. هگزوز فسفوریله شده سپس به دو تریوز فسفات تجزیه می‌شود که آنها نیز به نوبه خود طی یک رشته واکنش‌های واسطه به پیروات اکسیده می‌گردند. طی فعل و انفعالات اخیر، چهار مولکول ATP ساخته می‌شود، که بدین ترتیب در مجموع دو مولکول ATP در گلیکولیز به دست می‌آید. علاوه بر تولید مستقیم ATP، مقداری از انرژی آزاد شده در گلیکولیز برای احیای کوفاکتور نیکوتین آمید آدنین

1. pyruvate

دی‌نوکلئوتید^۱ (NAD^+) مصرف می‌شود که به صورت احیائی یعنی NADH درمی‌آید (شکل ۵-۳). این انرژی بعداً طی یک زنجیره انتقال الکترون در فسفوریلاسیون اکسیداسیونی به ATP تبدیل می‌شود. هر ملکول NADH تولید شده در این مرحله به دو ملکول ATP تبدیل می‌شود (بر خلاف گلیکولیز، NADH حاصل از چرخه کربس، در زنجیره انتقال الکترون سه ملکول ATP تولید می‌نماید). بنابراین، مجموع انرژی که از تبدیل یک ملکول گلوکز به پیرووات به دست می‌آید، ۶ ملکول ATP است.



شکل ۵-۳: بازدهی تولید انرژی در مرحله گلیکولیز

لازم به ذکر است، در برخی محصولات مثل موز، گلیکولیز می‌تواند در دو جهت حرکت نماید:

- ۱- مسیر گلیکولیتیک^۲، که طی آن گلوکز به پیرووات تجزیه می‌شود و نتیجه آن آزاد شدن انرژی ذخیره‌ای در ملکول قند است،
- ۲- مسیر گلیکونئوژنز^۳، که نتیجه آن تولید مجدد قند و شیرین شدن میوه می‌باشد.

در میوه موز، کربن می‌تواند به طور همزمان وارد هر دو مسیر شود. مثلاً، هنگامی که این میوه رسیده می‌شود، نشاسته ذخیره شده در آمیلوپلاست‌های آن به ترکیبات سه کربنه (تریوز فسفات) می‌شکند، که در اواسط مسیر گلیکولیز وارد می‌شوند. تعدادی از این کربن‌ها برای حصول انرژی

1. nicotinamide adenine dinucleotide (NAD^+)

2. glycolytic pathway

3. glyconeogenic pathway

مصرف می‌شوند (مسیر اول)، اما بسیاری از آنها تبدیل به قند می‌شوند (مسیر دوم) و این امر به شیرین شدن میوه در هنگام رسیدن آن منجر می‌شود.

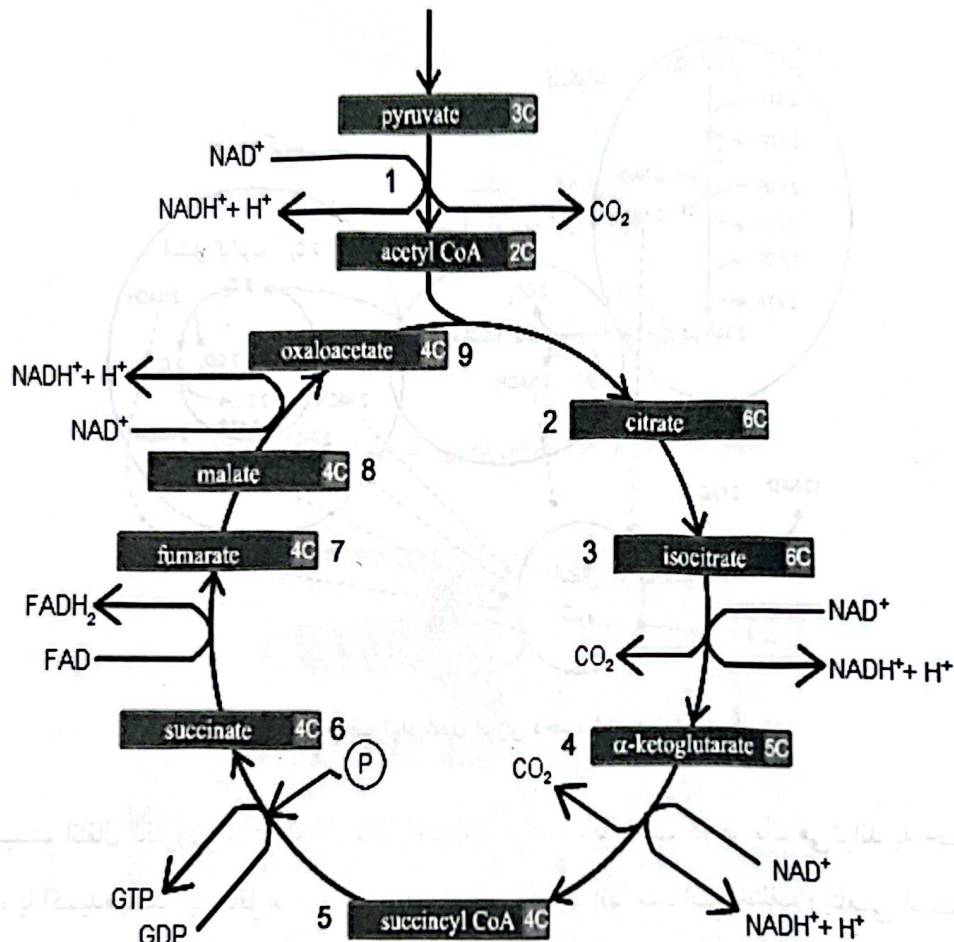
۲- چرخه کربس

آنزیم‌هایی که اکسیداسیون پیرووات به CO_2 را کاتالیز می‌کنند، در بخش درونی میتوکندری جای دارند. در مقابل، کوفاکتورهای احیاء شده‌ای که در این فرایند تولید می‌شود، توسط آنزیم‌هایی که در غشای درونی میتوکندری قرار دارد، اکسیده می‌گردد که همزمان با آن ATP و آب به طور مؤثری تولید می‌گردد. وقتی پیرووات ابتدا تجزیه می‌شود، CO_2 از دست می‌دهد (دکربوکسیلاسیون) و استات^۱ تشکیل می‌شود. این جزء دو کربنی با ماده‌ای به نام کوآنزیم A پیوند می‌یابد. ترکیب حاصل استیل کوآنزیم A است که مستقیماً در چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید^۲ (کربس) وارد می‌گردد که دومین مرحله از سه مرحله تنفس است. جزء ۲ کربنی استیل - کوآنزیم A ابتدا به یک اسید آلی^۳ کربنی (اکسالو استیک اسید^۴) منتقل می‌شود که ترکیب ۶ کربنی اسید سیتریک^۵ تشکیل می‌گردد. این اسید ۶ کربنی به طور متوالی یک اتم کربن از دست می‌دهد تا به گیرنده ۴ کربنی اصلی تبدیل شود و دو اتم کربن متصل به واحد استیل به صورت CO_2 آزاد می‌گردد (شکل ۴-۵).

انرژی موجود در ملکول قند هگروز طی چندین مرحله دگرگونی آزاد می‌گردد (شکل ۵-۵). این انرژی یا به طور مستقیم در ساخته شدن ATP درون سیستم‌های غشاءدار مصرف می‌شود و یا برای احیای ناقل‌های تنفسی به کار می‌رود. از جمله این ناقل‌ها، NAD^+ و FAD (فلاوین آدنین دی‌نوکلئوتید^۶) می‌باشند که به ترتیب، به NADH و FADH_2 احیاء می‌شوند. در این فرایندهای احیائی، پروتون و الکترون از همان اتم هیدروژن در مولکول سوبسترا^۶ گرفته می‌شود. در برخی فرایندهای احیائی دیگر که در بقیه زنجیر انتقال الکترون صورت می‌گیرد، فقط الکترون‌ها انتقال می‌یابند. هرگاه لازم باشد، H^+ از آب سلول که در آن H^+ به میزان فراوان است، گرفته شده یا به آن پس داده می‌شود.

1. acetate
2. tricarboxylic acid
3. oxaloacetic acid
4. citric acid
5. flavin adenine dinucleotide
6. substrate

بنابراین، نتیجه کلی چرخه کربس این است که هر واحد استیل ۲ کربنی که از پیرووات ۳ کربنی به وجود می‌آید، به CO_2 تجزیه می‌شود و در حین جریان، برخی از ناقل‌های الکترون (NAD^+ و FAD) احیاء شده، ATP نیز تولید می‌گردد.

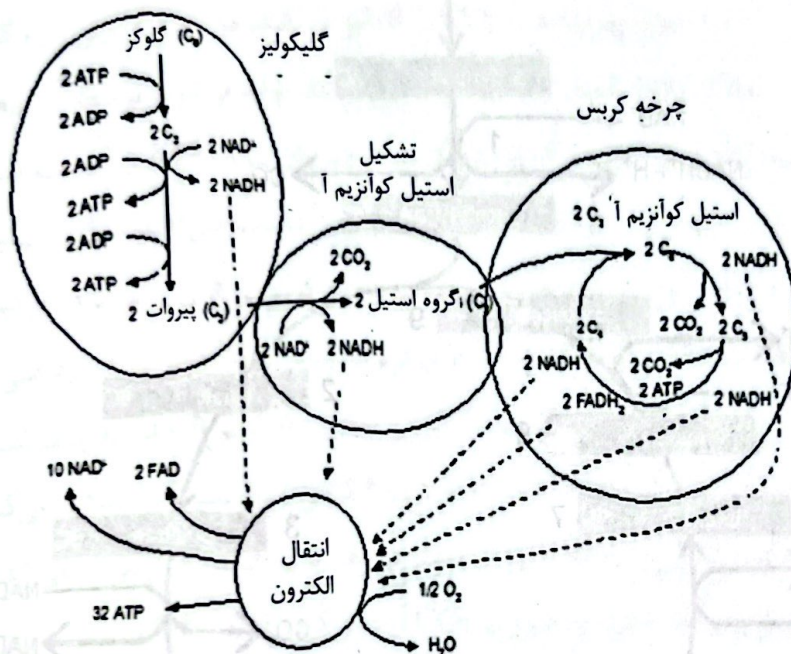
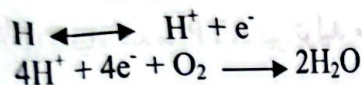


شکل ۵-۴: چرخه کربس

۳- فسفوریلاسیون اکسیداسیونی

همان طور که گفته شد، انرژی ذخیره شده در ملکول هگزوز طی مراحل مختلف چرخه کربس به صورت ناقل‌های احیاء شده NADH و FADH_2 در می‌آید. این انرژی در مرحله سوم تنفس وقتی این ناقل‌ها با انتقال الکترون‌های خود به اکسیژن آزاد مجدداً اکسید می‌شوند، آزاد می‌گردد. چون مقادیر زیادی انرژی در این کوفاکتورهای احیاء شده گرفتار است، مجدداً باید طی مراحل، با انتقال الکترون از این کوفاکتورها به یک رشته ناقل‌های الکترون مقید به پروتئین (که به ترتیب مکانی در یک زنجیر انتقال الکترون قرار دارد) رها گردد. هر یک از این ناقل‌های اخیر به طور متوالی در سطح

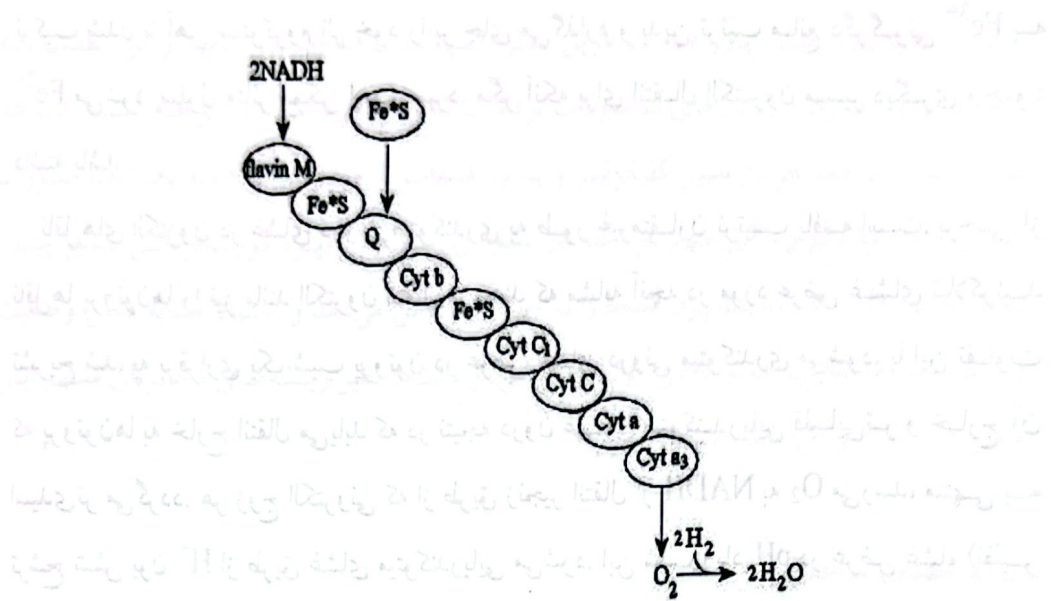
احیائی پایین‌تری قرار دارد و بنابراین، حاوی انرژی کمتری است. گیرنده نهایی الکترون اکسیژن مولکولی است که با H^+ حاصل از محیط آبی اطراف، مولکول آب دیگری را تشکیل می‌دهد:



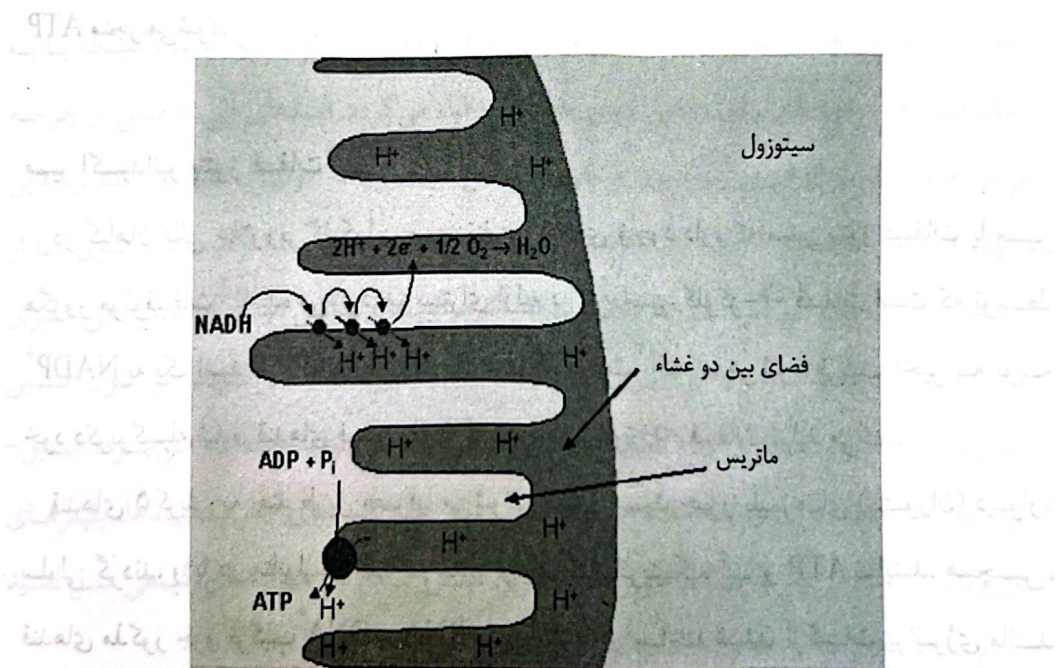
شکل ۵-۵: مراحل مختلف آزاد شدن انرژی ذخیره شده در ملکول گلوکز

سیستم انتقال الکترون (شکل ۵-۶)، شامل چندین ترکیب ناقل است که هر یک می‌تواند به حال احیاء یا اکسیده باشد. این ناقل‌ها آنزیم‌هایی هستند که کوآنزیم آنها مشتقات مختلف ویتامینی است و بسیار شبیه ناقل‌های الکترون در فتوسنتز (که روی تیلاکوئید کلروپلاست قرار گرفته‌اند) در غشای درونی میتوکندری جای گرفته‌اند. ناقل‌های نهایی سیتوکروم‌های هم‌دار است که در این ناقل‌ها، الکترون آهن را از حالت فریک (Fe^{3+}) به حالت فرو (Fe^{2+}) احیاء می‌کند و سپس به اکسیژن منتقل می‌گردد.

در چندین مرحله از زنجیره انتقال الکترون، انرژی آزاد شده صرف ساختن ATP از ADP و P_i می‌شود. تصور می‌شود که هر NADH که الکترون خود را به زنجیره می‌دهد، منجر به تولید سه ATP می‌گردد، ولی از هر $FADH_2$ دو ATP به وجود می‌آید. چون ATP از اکسیداسیون هر ناقل قبلی تولید می‌گردد و چون الکترون‌ها در نهایت به اکسیژن داده می‌شود، این فرایند فسفوریلاسیون اکسیداسیونی نامیده می‌شود (شکل ۵-۷).



شکل ۵-۶: ترتیب قرار گرفتن ناقلین الکترون در غشای میتوکندری



شکل ۵-۷: تصویر شماتیک نحوه عمل زنجیره انتقال الکترون و ATP سینتاز در غشای میتوکندری

زنجیره انتقال الکترون سیستم پیچیده‌ای است که در آن هر آنزیم باید طوری قرار بگیرد که یک سوبسترا دریافت نموده، محصول خود را به آنزیم دیگر در خط بدهد. ممانعت از انجام هر یک از مراحل، انتقال الکترون را متوقف می‌سازد. مثلاً، سموم تنفسی مانند سیانور و مونوکسید کربن با

ترکیب شدن با آهن سیتوکروم اثر خود را بر جای می‌گذارد و بدین ترتیب مانع دگرگونی Fe^{3+} به Fe^{2+} می‌شود. سلول متأثر ممکن است بمیرد، مگر آنکه برای انتقال الکترون مسیر دیگری وجود داشته باشد.

ناقل‌های الکترون در غشای درونی میتوکندری به طور غیرمستقیم ترتیب یافته است. برخی از ناقل‌ها پروتون‌ها را نیز مانند الکترون انتقال می‌دهند که مشابه آنچه در مورد عرض غشای تیلاکوئید تشریح شد، به برقراری یک شیب پروتون در عرض غشای درونی میتوکندری می‌شود، با این تفاوت که پروتون‌ها به خارج انتقال می‌یابند که در نتیجه درون غشای میتوکندریایی قلبیایی تر و خارج آن اسیدی تر می‌گردد. هر زوج الکترونی که از طریق زنجیر انتقال از NADH به O_2 می‌رسد، منتهی به ترشح شش یون H^+ از طریق غشای میتوکندریایی می‌شود. این شیب زیاد pH در عرض غشاء (نظیر مورد فتوسنتز) منبع بالقوه انرژی است. انرژی آزاد شده در نتیجه برگشت پروتون به درون میتوکندری از طریق مجاری مخصوص در گره‌های دنباله‌دار توسط عامل جفت کننده، به ساخته شدن ATP منجر می‌شود.

مسیر اکسیداتیو پنتوز فسفات^۱

در گیاهان عالی علاوه بر گلیکولیز، مسیر تنفسی دیگری وجود دارد که مسیر پنتوز فسفات یا مسیر هگزوز مونوفسفات^۲ نامیده می‌شود. سوسترای اولیه در این مسیر گلوکز-۶- فسفات است که توسط $NADP^+$ به یک اسید کربوکسیله شده به نام فسفوجلوکونات^۳ اکسیده می‌شود. ترکیب اخیر به نوبه خود دکربوکسیله شده، قندهای فسفوریله ۵ کربنی مانند ریبوز-۵- فسفات تولید می‌کند.

قندهای ۵ کربنی به چند طریق مصرف می‌شوند: ممکن است جزو پلیمرهای (پنتوزان) دیواره سلولی گردند، و یا در متابولیسم مصرف شده، تولید گاز کربنیک، آب و ATP نمایند. همچنین، قندهای مذکور جزو ترکیب DNA و RNA درمی‌آیند یا در ساخته شدن ترکیبات پرانرژی مانند ATP مصرف می‌شوند. مسیر پنتوز فسفات وقتی برتری دارد که مقادیر زیادی قند ۵ کربنی مورد نیاز باشد و همچنین NADPH به جای NADH به عنوان منبع انرژی برای فعالیت‌های ترکیب‌سازی لازم باشد.

1. oxidative pentose phosphate pathway (OPPP)
2. hexose monophosphate shunt
3. phosphogluconate

با توجه به اینکه مسیر پنتوز فسفات طریق دیگر اکسیداسیون قندهاست، آگاهی از این مطلب که کدام مسیر در هر یک از بافت‌های محصولات برداشت شده رخ می‌دهد، مورد توجه است. شواهد موجود نشان می‌دهد هر دو مسیر گلیکولیز و پنتوز فسفات تا حدودی در همه بافت‌ها صورت می‌گیرد، اما اندازه‌گیری دقیق سهم هر یک کار دشواری است. در میوه گوجه‌فرنگی مسیر پنتوز فسفات تنها ۱۶٪ کل اکسیداسیون قندها را به خود اختصاص می‌دهد و احتمالاً مشابه همین وضعیت در اکثر بافت‌ها متداول است. با این حال، در برخی از بافت‌ها نظیر ریشه‌های ذخیره‌ای سهم این مسیر ۵۰-۲۵٪ برآورد شده است.

تولید قطعات ساختاری

کربوهیدرات‌ها اعم از اینکه از طریق گلیکولیز یا مسیر پنتوز فسفات در متابولیسم مصرف شوند، قبل از اکسیداسیون کامل به CO_2 و آب، فرآورده‌های میانی متعدد (با تعداد کربن متفاوت) از آنها به دست می‌آید. در فقدان اکسیژن (شرایط بی‌هوازی) اسید پیروویک می‌تواند به اسید لاکتیک یا به استالدهید احیاء شود که ترکیب اخیر سپس به اتانول احیاء می‌گردد. اسیدهای آلی حاصل از چرخه کربس ممکن است از طریق آمیناسیون مستقیم یا ترانس آمیناسیون به آمونیاک ملحق شده و بدین ترتیب در سنتز اسیدهای آمینه و سرانجام پروتئین‌ها مصرف شوند. از جمله ترکیبات دیگری که از اسیدهای آمینه منشاء می‌گیرد، فنل‌ها، فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها و لیگنین است که همگی طی مسیری تشکیل می‌شود که با حذف عامل آمینی اسید آمینه فیل آلانین آغاز می‌گردد. هورمون اکسین (ایندول-۳-استیک اسید) و انواع آلکالوئیدها از اسید آمینه تریپتوفان ساخته می‌شود. استیل-کوآنزیم A (حاصل از پرووات) نقطه سرآغاز مهمی برای سنتز اسیدهای چرب لیپیدها، پلیمرهای ایزوپرن (C_2H_8) از قبیل لاستیک، ترپن‌های فرار، استروئیدها، هورمون‌های گیاهی مثل اسید آبسازیک و جیبرلین و بخشی از سایتوکینین می‌باشد.

تخمیر^۱

اگر اکسیژن به مقدار کافی در محیط موجود باشد، پرووات تشکیل شده در گلیکولیز، وارد مرحله دوم تنفس می‌گردد که ضمن تشکیل مولکول‌های ATP دیگر، به CO_2 و H_2O اکسیده می‌شود. اگر

اکسیژن فراهم نباشد، پیرووات در فعل و انفعالات تخمیری وارد می‌گردد که ATP به میزان زیادی ساخته نمی‌شود. تنفس هوازی که در حضور اکسیژن صورت می‌گیرد، به علت بازدهی بالا و تولید ترکیبات بی‌اثر، برای تأمین انرژی لازم و ادامه حیات میوه‌ها و سبزی‌ها اهمیت زیادی دارد. هوای معمولی دارای اکسیژن کافی برای تأمین اکسیژن بافت داخلی گیاه و انجام تنفس هوازی است. در بعضی شرایط نگهداری (در اثر بسته‌بندی و تهویه نادرست)، مقدار اکسیژن محیط محدود بوده، برای تنفس هوازی کافی نیست. در این شرایط، مرحله اول تنفس (گلیکولیز) آغاز و طی آن گلوکز به پیرووات و NADH تبدیل می‌شود، ولی به علت کمبود اکسیژن، تنفس بی‌هوازی^۱ یا تخمیر صورت می‌گیرد. حاصل این عمل تولید استالدهید و اتانول می‌باشد. در جانوران و باکتری‌ها در اثر تنفس بی‌هوازی اسید لاکتیک تولید می‌شود.

غلظت اکسیژن برای شروع تنفس بی‌هوازی، غلظت بحرانی یا نقطه خاموشی^۲ نام دارد و مقدار آن بستگی به عواملی مثل نوع محصول، میزان رسیدگی و دما دارد. مقدار انرژی به دست آمده از تنفس بی‌هوازی، خیلی کمتر از انرژی حاصل از تنفس هوازی و تنها دو ملکول ATP (در مقایسه با ۳۶ ملکول در تنفس هوازی) می‌باشد. علاوه بر بازدهی پایین انرژی، تنفس بی‌هوازی از برخی جهات دیگر نیز نامطلوب است و باید از انجام آن در محصولات انبار شده جلوگیری نمود:

- ۱- تولید بوی نامطلوب در اثر به وجود آمدن ترکیبات فرار، مثل اسید استیک، استالدهید، اتانول و اسید لاکتیک

- ۲- مسمومیت، فساد و مرگ سلول در اثر تولید و انباشتن مواد سمی، مانند استالدهید

البته اگر مدت زمان قرارگیری گیاه در شرایط بی‌هوازی کوتاه باشد، این حالت تنها منجر به تولید طعم نامطبوع در محصول می‌شود که با برگشت به شرایط هوازی و در طول انبارداری مناسب، این مواد ممکن است از بین بروند.

سوبستراهای تنفسی^۳

تنفس به وجود مواد ذخیره‌ای نیازمند است. در بسیاری از بافت‌ها این سوبسترا فرم ذخیره‌ای کربوهیدرات می‌باشد، نظیر نشاسته در سیب‌زمینی، و اینولین (پلیمر فروکتوز) در آرتیشو. این

1. anaerobic respiration
2. extinction point
3. respiratory substrates

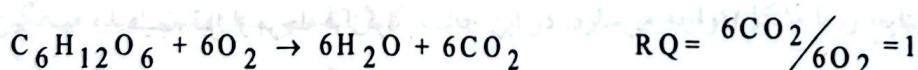
ملکول‌های پیچیده طی تنفس شکسته شده و انرژی تولید می‌کنند. در برخی محصولات ممکن است کربن مورد استفاده به صورت چربی ذخیره شود، مثل آووکادو، گردو و پکان که به ترتیب محتوی ۱۶، ۶۴ و ۷۴ درصد چربی هستند.

اسیدهای آلی و پروتئین‌ها نیز می‌توانند به عنوان سوسترای تنفسی مورد استفاده قرار گیرند، اگر چه تولید آنها برای این منظور نیست. در شرایطی که بافت‌ها از ذخایر کربوهیدرات یا چربی تهی شوند، این سوسترهای ثانویه مورد مصرف قرار می‌گیرند، مثلاً در برگ‌ها و اجزای گل که ذخیره کربوهیدراتی ناچیزی دارند.

هنگامی که این سوسترها به طور کامل اکسید شوند، مقادیر متفاوتی از اکسیژن در ارتباط با مقادیر تولید شده گاز کربنیک جذب می‌شود. بنابراین، با توجه به این مطلب می‌توان شاخص کسر تنفسی را محاسبه نمود.

کسر تنفسی (RQ)^۱

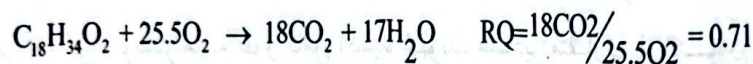
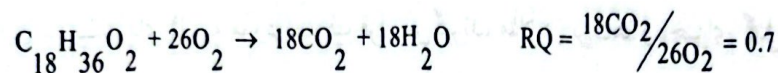
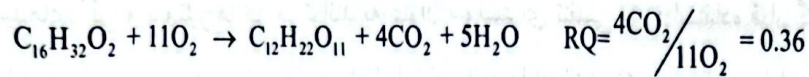
در اکسیداسیون یک سوستر به CO_2 و آب طی تنفس، نسبت CO_2 تولید شده به O_2 جذب شده کسر تنفسی نامیده می‌شود. جدول ۵-۱ مقادیر کسر تنفسی برخی از بافت‌ها و اندام‌های گیاهی جدا شده را نشان می‌دهد. آگاهی از شاخص کسر تنفسی می‌تواند تا اندازه‌ای نوع سوستر مصرف شده در تنفس را مشخص نماید. مثلاً وقتی قندها به عنوان سوستر تنفسی به طور کامل اکسید شده، حجم اکسیژن مصرفی با حجم CO_2 تولید شده برابر خواهد بود و لذا کسر تنفسی برابر ۱ است:



از این رو، برگ بسیاری از گیاهان، دانه‌های غلات در حال رویش و بسیاری از حبوبات مانند نخود و لوبیا، که بیشتر از ذخیره نشاسته در تنفس استفاده می‌کنند، دارای کسر تنفسی نزدیک به ۱ می‌باشد.

از سوی دیگر، وقتی لیپیدها (اسیدهای چرب)، پروتئین‌ها و یا دیگر ترکیبات بسیار احیاء شده سوسترای تنفسی باشند، کسر تنفسی کمتر از ۱ خواهد بود. به عنوان مثال، کسر تنفسی پروتئین‌ها در حدود ۰/۸-۰/۹ می‌باشد. همچنین، دانه‌هایی که دارای مقادیر زیادی چربی هستند، $\text{RQ} < 1$ خواهند

داشت، که علت آن نیاز به اکسیژن بیشتر برای اکسیداسیون اسیدهای چرب می‌باشد. مقدار عددی کسر تنفسی برای اسید پالمیتیک، اسید استئاریک و اسید اولئیک به ترتیب برابر ۰/۳۶، ۰/۷ و ۰/۷۱ می‌باشد:

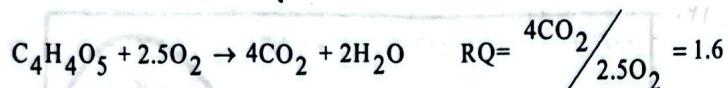
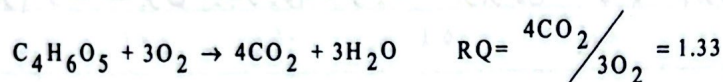


جدول ۵-۱: کسر تنفسی برخی از بافت‌ها و اندام‌های گیاهی جدا شده (میدانی و هاشمی، ۱۳۷۶)

کسر تنفسی	بافت یا اندام
۱/۰۰	برگ‌های غنی از کربوهیدرات
۱/۰۰	بذور نشاسته‌ای جوانه‌زده
۰/۹۵	دانه‌ال گندم، در ۲۰-۵٪ اکسیژن
۳/۳۴	دانه‌ال گندم، در ۳٪ اکسیژن
۰/۶۴	بذر جوانه‌زده کتان
۰/۴۸	بذر جوانه‌زده گندم سیاه ^۱
۱/۲۲	گیاه بالغ کتان
۱/۰۰	سیب، قبل از مرحله فرازگرا
۱/۵۰	سیب، در مرحله فرازگرا
۱/۳۰	سیب، بعد از مرحله فرازگرا
۲/۰۰	سیب، تیمار شده با سیانید هیدروژن (HCN)
۰/۲۵	سیب، تیمار شده با بخار CHO_3

در واکنش بسیاری از محصولات، اسیدهای آلی به میزان زیادی ذخیره شده‌اند که در هنگام نیاز به میتوکندری منتقل شده و به عنوان سوبسترای تنفسی مورد استفاده قرار می‌گیرد. در اکسایش کامل یک ملکول اسید آلی (که کمتر از قند به حالت احیائی است) مقدار CO_2 تولید شده بیش از O_2

مصرف شده می‌باشد، لذا کسر تنفسی آنها بیشتر از ۱ است. به عنوان مثال، کسر تنفسی اسید مالیک و اسید اکسالو استیک، به ترتیب برابر ۱/۳۳ و ۱/۶ است:



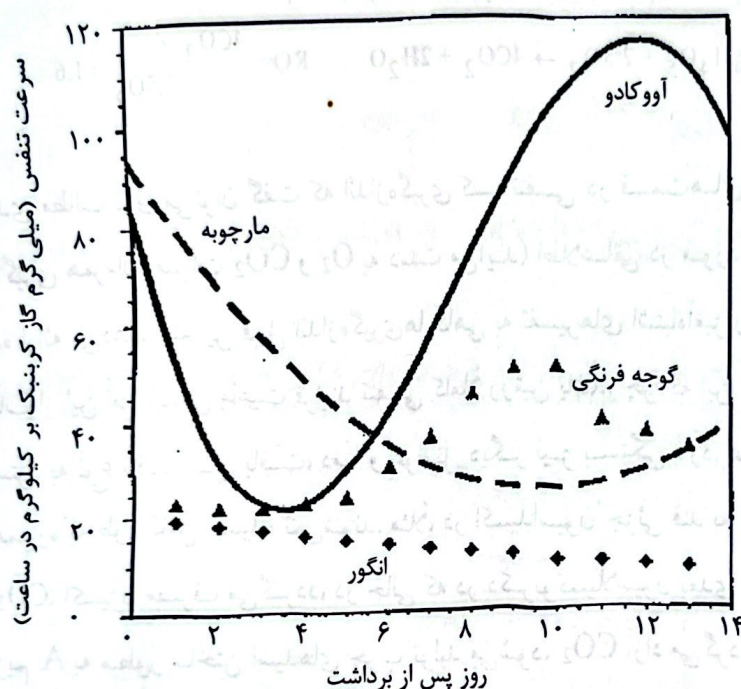
با جمع‌بندی مطالب فوق می‌توان گفت که اندازه‌گیری کسر تنفسی در قسمت‌های مختلف گیاه (که با اندازه‌گیری همزمان تغییرات CO_2 و O_2 به دست می‌آید) اطلاعاتی در مورد نوع ترکیبات اکسید شونده ارائه می‌دهد. البته این قبیل اندازه‌گیری‌ها گاهی به تفسیرهای اشتباه‌آمیز رهنمون می‌شود و برای اجتناب از این امر بایستی ماهیت فرایند تنفسی کاملاً روشن باشد. چرا که این موضوع علاوه بر نوع سوبسترا، به نوع بافت، سن بافت، دما و عوامل دیگر نیز بستگی دارد. علاوه بر این، سوبستراها همواره به طور کامل اکسیده نمی‌شوند. مثلاً، در اکسیداسیون جزئی قند به اسید پیروویک، بدون تولید CO_2 ، اکسیژن مصرف می‌گردد، در حالی که در دکربوکسیلاسیون بعدی که واحدهای استیل - کوآنزیم A به منظور ساختن اسیدهای چرب تولید می‌شود، CO_2 آزاد می‌گردد، بدون آنکه همزمان با آن جذب اکسیژن صورت گیرد. بنابراین، کسر تنفسی فقط هنگامی درباره ماهیت سوبسترا اطلاعاتی به دست می‌دهد که سوبسترا به طور کامل به آب و گاز کربنیک اکسیده می‌شود.

از سوی دیگر، فرم‌های متعددی از سوبسترا ممکن است به طور همزمان در سلول مصرف شود که تفسیر نتایج را با مشکل مواجه می‌سازد. در این حالت، کسر تنفسی به دست آمده میانگین کسر تنفسی این ترکیبات خواهد بود. همچنین، در شرایط کمبود اکسیژن که تنفس بی‌هوازی صورت می‌گیرد، اکسیژن کمتری در بافت مصرف شده و کسر تنفسی بیشتر از ۱ خواهد بود.

سرعت تنفس

سرعت تنفس محصولات گیاهی را که بلافاصله بعد از برداشت تا چند ساعت بعد از آن تعیین می‌شود، سرعت اولیه تنفس گویند. زمان اندازه‌گیری این سرعت تنفس بستگی به نوع محصول و درجه حرارت دارد. سرعت اولیه تنفس در محاسبه مقدار گرمایی که باید در سردخانه یا هنگام

خنک کردن اولیه^۱ از محصول گرفته شود، به کار می‌رود. سرعت اولیه تنفس در محصولات گیاهی مختلف بسیار متفاوت است (شکل ۵-۸). این تغییرات در دمای ۱۵ درجه از ۱۰ میلی گرم دی اکسید کربن بر کیلوگرم در ساعت برای سیب زمینی، تا نزدیک ۳۰ برابر این مقدار در کلم بروکلی است.



شکل ۵-۸: الگوی تنفسی ساقه (مارچوبه)، میوه‌های فرازگرا (آووکادو و گوجه‌فرنگی) و یک میوه نافرازگرا (انگور) در دوره پس از برداشت (Kader, ۲۰۰۲).

جدول ۵-۲ گرمای تولید شده را از راه تنفس برای سبزی‌های مختلف نشان می‌دهد و آنها را با هم مقایسه می‌نماید. گرمای تنفسی در دمای ۲۱ درجه از ۲۲۰۰ بی‌تی‌یو^۲ بر تن در روز برای سیر، تا ۵۰ برابر آن، یعنی ۱۱۰۰۰۰ بی‌تی‌یو بر تن در روز برای مارچوبه متغیر است. بی‌تی‌یو مقدار دمایی است که گرمای یک پوند آب را معادل یک درجه فارنهایت افزایش می‌دهد.

از این جدول می‌توان نتیجه گرفت که سرعت تنفس ربطی به میزان ذخیره غذایی گیاه ندارد. همان طور که دیده می‌شود، سرعت تنفس در سیب زمینی که دارای ذخیره نشاسته زیادی است، به مراتب کمتر از سرعت تنفس کاهو، با ذخیره ناچیز می‌باشد.

1. precooling
2. British Thermal Unit (BTU)

جدول ۵-۲: سرعت اولیه تنفس (گرمای تولید شده بر حسب بی تی یو بر تن در روز) در تعدادی از سبزی ها در دماهای مختلف (میدانی و هاشمی، ۱۳۷۶).

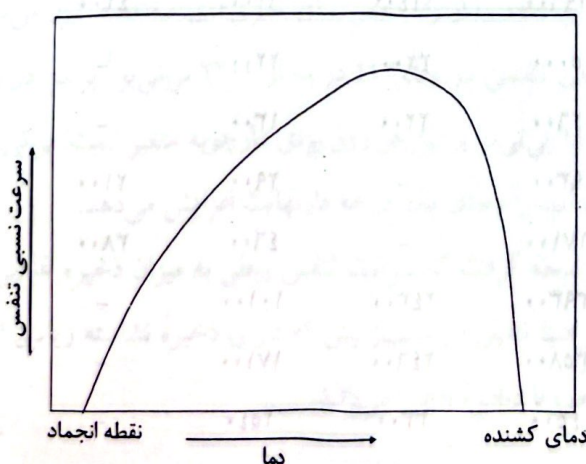
محصول	دما (درجه سانتی گراد)				
	۲۰	۱۵	۱۰	۴/۵	صفر
آرتیشو	۵۱۳۰۰	۳۱۹۰۰	۲۱۶۰۰	۱۳۲۰۰	۹۹۰۰
مارچوبه	۱۱۰۰۰۰	۷۲۰۰۰	۶۷۰۰۰	۳۰۰۰۰	۱۷۶۰۰
لوبیا سبز	۲۸۶۰۰	۲۰۵۰۰	۱۲۸۰۰	-	۴۴۰۰
چغندر قرمز	-	۵۱۰۰	۳۰۰۰	۲۱۰۰	۱۶۰۰
کلم بروکلی	-	۶۴۰۰۰	-	۱۶۰۰۰	-
کلم فندقی	-	۲۳۵۰۰	۱۸۶۰۰	۱۰۷۰۰	۵۳۰۰
هویج	۱۵۵۰۰۰	۸۷۰۰۰	۶۹۰۰۰	۴۳۰۰۰	-
کرفس	۱۴۲۰۰۰	۸۲۰۰۰	-	۲۴۰۰	۱۶۰۰
خیار	۱۰۶۰۰	۷۳۰۰	-	-	-
سیر	۲۲۰۰	۲۴۰۰۰	۲۰۰۰	۱۳۰۰	۶۶۰
کاهو پیچ	۱۳۲۰۰	۹۰۰۰	۸۸۰۰	۴۴۰۰	۳۷۰۰
کاهو باز	۲۲۱۰۰	۱۳۸۰۰	۸۶۰۰	۶۴۰۰	-
خریزه	۱۰۶۰۰	۷۹۰۰	۳۴۰۰	۲۰۰۰	-
بامیه	۵۷۴۰۰	۳۲۱۰۰	۱۹۹۰۰	-	-
پیاز (خشک)	۳۷۰۰	۲۴۰۰	۱۶۰۰	۷۵۰	-
پیازچه	۲۷۷۰۰	۱۹۶۰۰	۱۱۴۰۰	۶۲۰۰	۴۲۰۰
فلفل شیرین	۹۶۰۰	۵۰۰۰	۳۲۰۰	۲۲۰۰	-
سیب زمینی	۳۵۰۰	۲۶۰۰	۲۲۰۰	۱۳۰۰	-
تریچه، بدون برگ	۱۲۷۰۰	۹۳۰۰	-	۲۹۰۰	۲۱۰۰
تریچه، با برگ	۳۰۰۰۰	۱۷۱۰۰	-	۴۶۰۰	۳۸۰۰
اسفناج	۵۰۶۰۰	۳۹۳۰۰	۲۴۳۰۰	۱۰۱۰۰	-
ذرت شیرین	۶۳۴۰۰	۳۵۸۰۰	۲۴۶۰۰	۱۷۱۰۰	-
گوجه فرنگی، سبز	۷۶۰۰	۴۵۰۰	۳۳۰۰	۱۵۴۰	-
هندوانه	۴۷۰۰	-	۱۶۵۰	۸۰۰	-

اگر این محصولات بر اساس ساختمان گیاه‌شناسی طبقه‌بندی شوند، رابطه نزدیکی بین ساختمان و سرعت تنفس آنها مشاهده می‌شود. این طبقه‌بندی محصولات کشاورزی را در سه گروه با سرعت تنفس زیاد، کم و متوسط قرار می‌دهد: (۱) اندام‌های جوان مانند مارچوبه و گل‌های جوان مثل کلم بروکلی و دانه‌های در حال نمو مثل نخود سبز، و میوه‌های نارس مانند ذرت شیرین و بامیه، سرعت تنفس زیادی دارند، (۲) اندام‌های ذخیره‌ای مانند ریشه‌ها (سیب‌زمینی شیرین)، غده‌ها (سیب‌زمینی) و پیازها، دارای سرعت کم می‌باشند و (۳) میوه‌های نارس مانند خیار و بیشتر سبزی‌های برگ‌ی سرعت متوسط دارند. ناگفته نماند که سرعت تنفس در سبزی‌های برگ‌ی بسیار متفاوت است، به طوری که اسفناج بیشترین و کلم کمترین سرعت تنفس را در این گروه دارد.

میانگین سرعت تنفس را در طول نگهداری محصول سرعت میانگین گویند. برای تعیین آن سرعت تنفس را در چند نوبت و به فاصله زمانی معین معلوم می‌کنند. جمع این سرعت‌ها را بر تعداد دفعات تقسیم می‌کنند تا سرعت میانگین به دست آید.

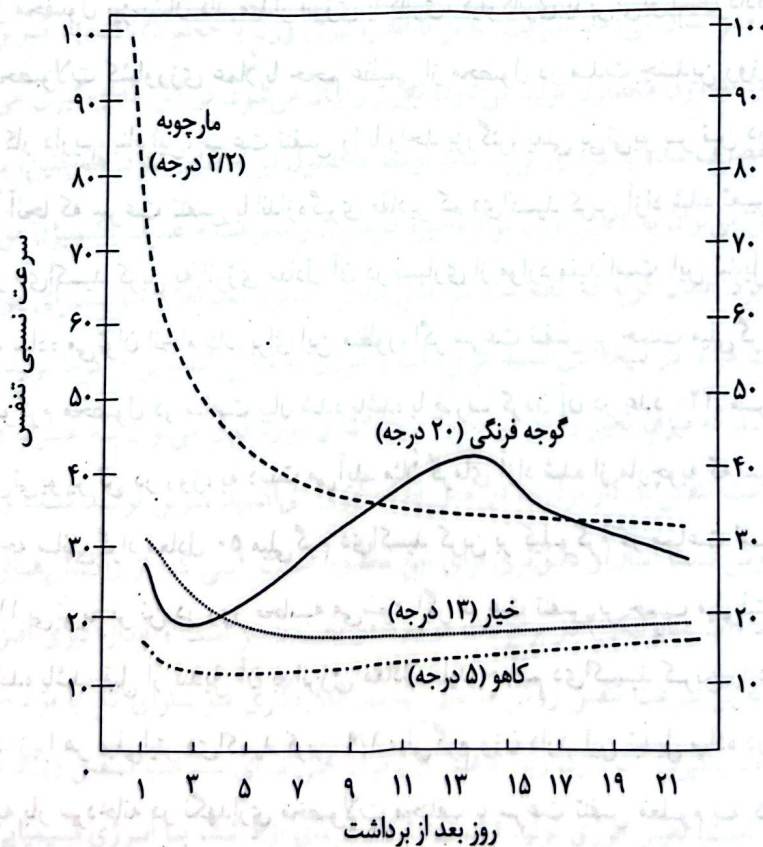
نوسانات تنفس

سرعت تنفس محصول با گذشت زمان تغییراتی می‌کند که آن را با نمودار نشان می‌دهند. روند این نوسانات ممکن است در هر زمان سرعت تنفس محصول را ثابت، در حال کاهش یا در حال افزایش نشان دهد. شکل ۵-۹ نوسانات سرعت تنفس را همراه با تغییر دما و شکل ۵-۱۰ این نوسانات را با گذشت زمان و بعد از برداشت برای محصولاتی که در مراحل مختلف تکامل برداشت می‌شوند، نشان می‌دهد.



شکل ۵-۹: تغییر سرعت تنفس با تغییر دما، از نقطه انجماد تا دمای کشنده (میدانی و هاشمی، ۱۳۷۶)

همان طور که در شکل ۵-۱۰ نشان داده شده است، میوه‌های در حال رسیدن مثل گوجه‌فرنگی دارای نمودار ویژه‌ای هستند که به نمودار فرازگرا^۱ معروف است. سرعت تنفس در این میوه‌ها قبل از مرحله فرازگرا به یک میزان حداقل می‌رسد و آنگاه با شروع رسیدن میوه افزایش یافته به بیشترین مقدار خود می‌رسد. در گوجه‌فرنگی این مرحله با ظاهر شدن رنگ صورتی کم‌رنگ همراه است و پس از آن سرعت تنفس رو به کاهش می‌گذارد. در شکل ۵-۱۰ نمودار تنفسی گوجه‌فرنگی با سبزی‌هایی که فاقد پدیده فرازگرا هستند، مقایسه شده است. بعضی میوه‌ها مثل خربزه مرحله فرازگرایی خود را مدتی قبل از برداشت پشت سر می‌گذارند. بنابراین، بعد از برداشت در توزیع و نگهداری این میوه‌ها مشکل فرازگرا وجود ندارد. این پدیده و اهمیت آن در فصل تکامل فیزیولوژیکی به طور مفصل بررسی شده است.



شکل ۵-۱۰: نمودار رفتار تنفسی سبزی‌ها (مارچوبه و کاهو) و میوه‌هایی که نارس (خیار) و یا رسیده (گوجه‌فرنگی) برداشت می‌شوند، در دماهای نگهداری آنها (فرجی، ۱۳۶۷)

محصول گیاهی بلافاصله بعد از برداشت بیشترین سرعت تنفس را دارد که به آن سرعت اولیه تنفس می‌گویند. این سرعت معمولاً ثابت نمی‌ماند و در شرایط و دمای ثابت به مرور زمان کاهش می‌یابد تا به مقدار ثابتی برسد که آن را سرعت تعادلی^۱ می‌گویند. زمان لازم برای رسیدن به سرعت تعادلی بستگی به نوع محصول و دمای نگهداری دارد. مثلاً برای مارچوبه در صفر درجه حدود ۲ هفته و در ۳۰ درجه حدود ۱۴ ساعت است.

واحدهای تنفسی

روش متداول برای اندازه‌گیری سرعت تنفس تعیین دی‌اکسید کربن تولید شده یا اکسیژن مصرف شده توسط محصول است. هنگامی که قند به عنوان سوبسترا در تنفس مصرف می‌شود، مقدار این گازها رابطه مستقیم با گرمای آزاد شده دارد، لذا می‌توان سرعت تنفس محصول را بر حسب انرژی آزاد شده از محصول نیز نشان داد. مقدار انرژی با کالری، کیلوکالری یا بی‌تی‌یو نشان داده می‌شود. در نگهداری محصولات کشاورزی عملاً با حجم عظیمی از محصول در مدت چندین روز تا چندین هفته سر و کار داریم، بنابراین، سرعت تنفس را با واحد بزرگتر، یعنی بی‌تی‌یو بر تن در روز نشان می‌دهند. از آنجا که سرعت تنفس با اندازه‌گیری مقادیر کم دی‌اکسید کربن آزاد شده تعیین می‌شود، تبدیل مقدار دی‌اکسید کربن به انرژی معادل آن در بسیاری از موارد مفید است. این تبدیل را با یک عمل ضرب ساده می‌توان انجام داد. برای این منظور، اگر سرعت تنفس بر حسب میلی گرم دی‌اکسید کربن بر کیلوگرم محصول در ساعت بیان شده باشد، با ضرب کردن آن در عدد ۲۲۰، سرعت تنفس بر حسب بی‌تی‌یو بر تن در روز، به دست می‌آید. مثلاً گرمای آزاد شده از مارچوبه که سرعت تنفس آن در ۲ درجه سانتی‌گراد معادل ۵۰ میلی گرم دی‌اکسید کربن بر کیلوگرم در ساعت است، با این روش ۱۱۰۰۰ بی‌تی‌یو بر تن در روز محاسبه می‌شود. اگر سرعت تنفس بر حسب میلی‌لیتر دی‌اکسید کربن بیان شده باشد، قبل از تبدیل آن به انرژی معادل، باید حجم دی‌اکسید کربن را در عدد ۱/۹ ضرب نمود. زیرا هر میلی‌لیتر دی‌اکسید کربن ۱/۹ میلی گرم وزن دارد. این تبدیل ساده در سردخانه‌ها برای محاسبه بار سردخانه در نگهداری محصولات مختلف با سرعت تنفس معلوم به کار می‌رود. عدد یا ضریب ۲۲۰ با توجه به فرمول ساده تنفس که در آن گلوکز مصرف و به ازای مصرف هر مولکول اکسیژن یک مولکول دی‌اکسید کربن تولید می‌شود، به دست می‌آید، اما اگر ترکیبات دیگری در تنفس به کار روند و در نتیجه به ازای مصرف هر مولکول اکسیژن، دی‌اکسید کربن بیشتری تولید

1. balance rate

شود، انرژی محاسبه شده از این راه بیشتر از مقدار واقعی خواهد بود. در موردی که مقدار زیادی از اسیدهای آلی، مانند اسید سیتریک و اسید مالیک در تنفس به کار روند، یا عمل تخمیر صورت گیرد، این خطا زیاد می‌باشد. البته، معمولاً در شرایط عادی خطای مربوط به اکسید شدن اسیدهای آلی برای بیشتر سبزی‌ها قابل چشم‌پوشی است. همچنین، اگر محصول در شرایط مناسب نگهداری شود، انجام عمل تخمیر نیز متنی است و بنابراین، در بیشتر کارهای عملی می‌توان از ضریب ۲۲۰ استفاده نمود.

اندازه‌گیری سرعت تنفس

سرعت تنفس نشانه سرعت فعالیت‌های متابولیکی و عمر نگهداری محصول است. بنابراین، اندازه‌گیری آن اهمیت زیادی دارد. به علاوه، این اندازه‌گیری میزان تغییراتی مثل تجزیه ویتامین‌ها، فساد ناشی از بیماری‌ها و تغییرات فیزیولوژیکی و تبدیل قند به نشاسته را در محصولاتی مانند ذرت شیرین و نخود سبز نشان می‌دهد. سرعت تنفس با اندازه‌گیری وزن یا حجم دی‌اکسید کربن که در واحد زمان از واحد وزن محصول تولید می‌شود، تعیین و بیان می‌شود. در این اندازه‌گیری می‌توان از مقدار اکسیژن مصرف شده یا گرمای تولید شده توسط محصول نیز استفاده نمود. همچنین، با توجه به سرعت تنفس می‌توان به کاهش وزن مواد ذخیره محصول و سرعت مصرف اکسیژن موجود در هوای انبار پی برد. همان گونه که گفته شد، در عمل تنفس اکسیژن محیط و سوبسترای موجود در محصول مصرف شده، در نتیجه دی‌اکسید کربن، آب و انرژی به شکل شیمیایی و گرما تولید می‌شود. به نظر می‌رسد که میزان تغییر را در هر یک از ترکیبات و موارد فوق می‌توان به عنوان وسیله‌ای برای تعیین سرعت تنفس به کار برد. اما در عمل اندازه‌گیری دی‌اکسید کربن تولید شده و اکسیژن مصرف شده روش نسبتاً آسان و دقیق‌تری برای این منظور است. آبی که از واکنش‌های تنفسی حاصل می‌شود (آب متابولیکی) در برابر آب موجود در بافت ناچیز است و اندازه‌گیری افزایش آب محصول برای تعیین سرعت تنفس روش مناسبی نیست. اندازه‌گیری سوبسترای کل یا مواد خشک نیز اشکالی مشابه اندازه‌گیری آب دارد، زیرا کاهش این مواد حتی برای سرعت تنفس زیاد در مدت کوتاه بسیار کم است. تعیین انرژی تولید شده (به شکل گرمای آزاد شده یا انرژی شیمیایی ذخیره شده) نیز کاری دشوار است و نارسایی مشابهی با دو مورد فوق دارد.

تعیین غلظت گازهای تنفسی

تکنیک‌های مختلفی برای جمع‌آوری نمونه گاز از محصولات و اندازه‌گیری میزان گازهای تنفسی وجود دارد:

۱- سیستم بسته^۱: در این روش محصول را در یک ظرف بسته قرار داده و با نمونه‌گیری از هوای داخل ظرف در چند نوبت و با فاصله زمانی معین، سرعت کاهش اکسیژن و یا افزایش گاز کربنیک را به دست می‌آورند. با توجه به تغییر غلظت گاز در واحد زمان و حجم فضای خالی ظرف و وزن محصول، سرعت تنفس را بر حسب وزن گاز اکسیژن مصرف شده یا گاز کربنیک تولید شده بر واحد وزن محصول در واحد زمان محاسبه می‌کنند. چون سرعت تنفس محصول تابع ترکیب هوای محیط است، اگر آزمایش در یک سیستم بسته انجام گیرد، پس از مدتی غلظت اکسیژن کاهش و غلظت گاز کربنیک افزایش می‌یابد و این تغییر باعث تغییر سرعت تنفس می‌شود. برای جلوگیری از این اشکال در این آزمایش‌ها غلظت دی‌اکسید کربن نباید از ۰/۵ درصد تجاوز کند.

۲- سیستم باز (تداومی)^۲: در این روش، نمونه را در ظرفی قرار می‌دهند که هوا با ترکیب و میزان مشخصی از آن می‌گذرد. برای محاسبه سرعت تنفس، اختلاف غلظت گاز اکسیژن با دی‌اکسید کربن را در هوای ورودی و خروجی تعیین می‌کنند. دانستن دبی‌ها و وزن نمونه نیز لازم است. دبی یا سرعت عبور هوا باید در حد مناسبی تنظیم شود. در دبی زیاد اختلاف غلظت گازها در هوای ورودی با خروجی ناچیز است و اندازه‌گیری دقیق آن دشوار می‌شود. از سوی دیگر، دبی کم تغییر زیادی در غلظت گازها به وجود می‌آورد و در نتیجه کاهش اکسیژن و افزایش گاز کربنیک اشکالی مشابه سیستم بسته تولید می‌کند که بر سرعت تنفس محصول تأثیر می‌گذارد. در هر دو روش، قبل از نمونه‌گیری از هوا باید مدتی صبر کرد تا سیستم به حال تعادل برسد.

غلظت گاز اکسیژن یا دی‌اکسید کربن در نمونه‌های هوا با دستگاه‌ها و روش‌های زیر به دست می‌آید:

کروماتوگراف گازی^۳ - دستگاه کروماتوگراف گازی که مجهز به دتکتور^۴ هدایت الکتریکی باشد، غلظت اکسیژن و دی‌اکسید کربن را در نمونه به دقت معلوم می‌کند. این دستگاه حساس مقدار گازها را حتی در یک نمونه کوچک‌تر از یک میلی‌لیتر تشخیص می‌دهد.

1. closed system
2. continuous system
3. gas chromatography (GC)
4. detector

آنالیزور مادون قرمز^۱ - مولکول دی اکسید کربن پرتو مادون قرمز را در طول موج معینی جذب می کند. با استفاده از این خاصیت و به وسیله دستگاه آنالیزور مادون قرمز، غلظت دی اکسید کربن به دقت معلوم می شود.

آنالیزور پارامغناطیس اکسیژن^۲ - مولکول اکسیژن دارای خاصیت پارامغناطیسی شدید است و چون سایر گازهای موجود در هوا فاقد این خاصیت هستند، غلظت اکسیژن را می توان با این دستگاه تعیین کرد. اکسیدهای نیتروژن نیز پارامغناطیس هستند، اما معمولاً غلظت آنها در هوا به قدری نیست که مزاحمتی به وجود آورند.

رنگ سنجی به روش تیتراسیون^۳ - در این روش جریان هوا را بعد از خروج از سیستم از ظرفی که حاوی سود یا پتاس است، عبور می دهند تا گاز کربنیک آن جذب شود. کاهش pH محلول قلیایی نشانه مقدار گاز جذب شده است که با دقت خوبی قابل اندازه گیری است. تغییر pH به روش رنگ سنجی (پس از افزودن آبی بروموتیمول^۴) به دست می آید.

تغییر حجم و فشار - در این روش نمونه را در ظرف بسته ای با حجم معین قرار می دهند. در این ظرف یکی از دو گاز اکسیژن و دی اکسید کربن توسط ماده مناسبی جذب می شود. در اثر جذب گاز فشار درون ظرف کاهش می یابد و این کاهش نشانه مقدار گاز جذب شده است. این روش مشابه روش رنگ سنجی و تیتراسیون است، ولی به جای اندازه گیری تغییر خواص ماده جاذب، تغییر فشار داخل ظرف را معلوم می کند. در نمونه ای از این دستگاه، برای جذب گاز کربنیک از محلول پتاس و برای جذب اکسیژن از محلول قلیایی پیروگالول^۵ یا کلرید مس (Cu_2Cl_2) استفاده می کنند. حجم نمونه هوای لازم برای این روش نسبتاً زیاد و حدود ۱۰۰ میلی لیتر و دقت آزمایش حدود ۰/۵ درصد است.

پولاروگرافی^۶ - در این روش با استفاده از دستگاه پولاروگراف و به کمک الکتروود مخصوص غلظت اکسیژن موجود در هوا را تعیین می کنند.

1. infrared gas analyzer (IRGA)
2. paramagnetic oxygen analyzer
3. titration calorimetry
4. bromothymol blue (dibromothymolsulfonephthalein, BTB)
5. pyrogallol
6. polarography

عوامل مؤثر بر سرعت تنفس

نظر به اینکه سرعت بالای تنفس در بسیاری از محصولات با کوتاه شدن عمر انباری رابطه نزدیک دارد، لذا مدیریت مناسب این عوامل جهت به حداکثر رساندن طول دوره انباری محصول امری ضروری است. تنفس یک فرایند آنزیمی است و هر عاملی که بر غلظت و فعالیت آنزیم‌ها تأثیر گذار باشد، سرعت فرایند تنفس را تحت تأثیر قرار می‌دهد. از جمله عوامل مؤثر بر فعالیت آنزیمی، غلظت آنزیم‌ها، سوبستراها و محصولات نهایی واکنش، کوفاکتورهای نظیر آهن و برخی از عوامل بازدارنده یا فعال کننده آنزیم‌ها هستند. سطوح NAD^+ ، ATP ، $NADP$ و مواد حاصل از احیای آنها در واکنش‌های آنزیمی تنفس تأثیر گذارند. مثلاً، غلظت بالای ATP از انجام برخی واکنش‌های آنزیمی ممانعت می‌کند. آنزیم‌های کلیدی کنترل کننده مسیرهای تنفسی، فسفوفروکتوکیناز و پیرووات کیناز هستند. آنزیم کلیدی در مسیر پنتوز فسفات، گلوکز-۶-فسفات دهیدروژناز است که با نسبت $NADPH$ به $NADP$ کنترل می‌شود. البته غلظت پایین اکسیژن و غلظت‌های بالای گاز کربنیک دارای اثراتی مشخص روی آنزیم‌های ویژه تنفسی هستند. مثلاً، غلظت بالای CO_2 بازدارنده تبدیل سوکسینات به مالات، و مالات به پیرووات در بافت میوه سیب شناخته شده است. در گیاهانی که از طریق فتوستیز کربوهیدرات تولید می‌کنند، تعادل معینی بین قندی که در تنفس به کار می‌رود و قندی که به شکل نشاسته یا ساکارز در گیاه ذخیره می‌شود، وجود دارد. عوامل بیوشیمیایی درونی و بیرونی (محیطی) متعددی در این تعادل نقش دارند. یکی از مکانیسم‌های مهم کنترل در آغاز گلیکولیز اعمال می‌شود، به این ترتیب که قند فسفات ۶ کربنی که باید در این مرحله تجزیه شود، می‌تواند در صورت لزوم برای تبدیل به ساکارز یا نشاسته وارد مسیر دیگری (گلیکونئوزنز) شود. مکانیسم دیگر برای این کنترل، نسبت ATP تولیدی به ADP و P_i موجود در بافت است. اگر مقدار ATP افزایش، یا مقدار ADP و P_i کاهش یابد، فعالیت آنزیم‌های سازنده ذخیره گیاه زیاد می‌شود. برعکس، در صورت کم شدن مقدار ATP ، آنزیم‌های سنتز ATP فعال می‌گردند. به‌طور کلی، واکنش‌های تنفسی محصولات گیاهی پس از برداشت تحت تأثیر تعدادی از عوامل درونی و بیرونی می‌باشند که به‌شرح زیرند:

۱- عوامل درونی

نوع گیاه و مرحله نمو آن

گیاهان علاوه بر این که از لحاظ مورفولوژیکی تنوع زیادی دارند، از جنبه فعالیت متابولیکی و سرعت تنفس نیز با هم اختلاف بسیاری نشان می‌دهند. این تفاوت در ارقام مختلف یک محصول نیز

مشاهده می شود، مثلاً، سرعت تنفسی در سیب رقم مک اینتاش^۱ حدوداً ۲ برابر رقم دلشز^۲ می باشد. البته همه ارقام بدین ترتیب نیستند. بین بخش های مختلف یک گیاه نیز از لحاظ سرعت تنفس تفاوت دیده می شود. مثلاً فعالیت تنفسی جنین گندم ۲۰ برابر آندوسپرم آن است. به طور کلی، سرعت تنفس که بر حسب مقدار گاز کربنیک تولید شده بر واحد وزن-زمان تعیین می شود، در موجودات ذره بینی، یعنی باکتری ها، قارچ ها و جلبک ها خیلی بالاتر از گیاهان عالی است. این امر بدان علت است که قسمت عمده وزن گیاهان عالی را سلول های مرده چوبی (که فاقد فعالیت متابولیکی هستند) تشکیل می دهد. بر این اساس، در گیاهان عالی نیز قسمت های جوان مثل نوک ریشه و ساقه و به طور کلی نواحی مریستمی سرعت تنفس و فعالیت متابولیکی بیشتری نسبت به اندام های مسن تر دارند. در تعدادی از گل ها، به طرف مراحل بلوغ، میزان و سرعت تنفس افزایش می یابد. به عنوان مثال، در گل میخک، غنچه باز نشده تنفس کمتری نسبت به گل کاملاً باز دارد. این مطلب در مورد همه گل ها صادق نبوده، در برخی از گل ها مثل داوودی عکس این حالت صادق است. اندام های مختلف گیاهی را بر اساس فعالیت متابولیکی به گروه های مختلف تقسیم می کنند که عبارتند از:

(۱) بافت های جوان و نابالغ که معمولاً دارای بیشترین سرعت تنفس هستند، مثل انتهای ساقه (مارچوبه)، جوانه گل (کلم بروکلی) و دانه ها و میوه های در حال رشد (نخود سبز).

(۲) میوه های در حال رسیدن، مثل گوجه فرنگی، سیب و توت فرنگی که سرعت تنفس نسبتاً بالایی دارند.

(۳) سبزیجات برگه ای، مانند کلم، کرفس و کاهو که سرعت تنفس متوسط دارند.

(۴) اندام های ذخیره و پر حجم، مانند شلغم، پیاز و سیب زمینی که دارای سرعت تنفس کم هستند. به طور کلی می توان گفت که رابطه ای بین ذخیره غذایی بافت و سرعت تنفس آن وجود ندارد و همان گونه که دیده می شود، در جوانه ها و گل ها، مثل مارچوبه و کلم بروکلی که ذخیره کمی دارند، سرعت تنفس زیاد و در سیب زمینی که مقدار زیادی ذخیره غذایی دارد، سرعت تنفس کم است.

میزان سوستر

سرعت تنفس به میزان سوسترای موجود در بافت بستگی دارد به طوری که در گیاهانی که ذخیره قندشان کم است، سرعت تنفس پایین است. به این دلیل، سرعت تنفس در برگ ها هنگام غروب

1. McIntosh

2. Delicious

آفتاب که مقدار قند زیاد است، به مراتب بیش از سرعت تنفس نسبت به ساعت‌های اول صبح می‌باشد. به دلیل مشابه، تنفس در برگ‌های پایین گیاه که اغلب در سایه قرار دارند، آهسته‌تر از برگ‌های بالایی گیاه است. در غیر این صورت، این برگ‌ها زودتر از برگ‌های بالایی ذخیره خود را از دست داده، از بین می‌رفتند. اگر کمبود قند در بافت شدید باشد، ممکن است پروتئین‌ها نیز اکسیده شوند. این ترکیبات ابتدا به اسیدهای آمینه هیدرولیز می‌شوند و سپس این اسیدها وارد چرخه کربس می‌گردند. با پیر شدن و زرد شدن برگ‌ها، معمولاً بیشتر پروتئین‌ها و ترکیبات نیتروژنی موجود در کلروپلاست شکسته شده، از بین می‌رود.

محتوای رطوبتی بافت

مقدار رطوبت محصول برداشت شده اثر مهمی در سرعت تنفس آن دارد. معمولاً با کاهش رطوبت سرعت تنفس و فعالیت‌های متابولیکی کم می‌شود. عوامل دیگری نیز در رابطه بین سرعت تنفس و میزان رطوبت دخالت دارند که عبارتند از: رقم، گونه، نوع اندام گیاهی و شرایط فیزیولوژیکی. تغییر سرعت تنفس ممکن است مربوط به تغییرات رطوبت محصول قبل از برداشت یا بعد از آن باشد. مثلاً، سرعت تنفس در سیب‌زمینی شیرین بعد از برداشت رابطه نزدیکی با درصد رطوبت ارقام مختلف دارد. در برگ گیاهان نیز سرعت تنفس با کم شدن رطوبت کاهش می‌یابد، اما در شرایط کمبود شدید آب گاهی یک افزایش سرعت موقت دیده می‌شود. در میوه‌های گوشتی تغییر در سرعت تنفس بعد از برداشت محصول تنها هنگامی به وجود می‌آید که آب محصول به میزان زیادی کاهش یابد. در بیشتر میوه‌ها و سبزی‌های آبدار و گوشتی، کاهش دادن رطوبت نسبی به منظور کاهش سرعت تنفس روش درستی نیست؛ زیرا در این محصولات کیفیت محصول رابطه نزدیکی با رطوبت آن دارد و از دست دادن آب به پلاسیدگی و پژمردگی آنها می‌انجامد. در سایر محصولات مثل غلات، بذرها، خرما و بیشتر فندق‌ها، بهترین راه کنترل تنفس و فعالیت‌های متابولیکی و در نتیجه افزایش عمر نگهداری کاهش رطوبت است.

نسبت سطح به حجم

سرعت تبادل گازهای درون بافت با محیط بستگی به سطح تماس محصول با فضای اطراف دارد. از این رو، نسبت سطح به حجم محصول در سرعت تنفس مؤثر می‌باشد. اگر اندازه جسمی بدون

اینکه تغییر شکل دهد، افزایش یابد، نسبت سطح به حجم آن کاهش خواهد یافت. بدین علت که حجم و در نتیجه افزایش آن تابع طول به توان سه و سطح و افزایش آن تابع طول به توان دو می باشد. بالا بودن نسبت سطح به حجم در محصولاتی مثل سبزی‌های برگی، امکان جذب اکسیژن از هوا و تولید و خارج ساختن گاز کربنیک را از بافت آنها آسان می‌سازد و سرعت تنفس را بالا می‌برد. بیشتر محصولات کشاورزی، مثل سبزی‌ها و گل‌ها، فاقد شکل کروی و گاهی دارای سطح خشن و ناهموارند. این ناهمواری و نداشتن شکل کروی باعث بالا بودن نسبت سطح به حجم و در نتیجه، افزایش سرعت تبادل گازها و تنفس در آنها می‌شود. در طول دوره داشت، با عملیاتی مثل هرس کردن (که بر اندازه میوه تأثیر دارد) می‌توان نسبت سطح به حجم را تغییر داد. روش مشابهی در دوره بعد از برداشت وجود ندارد، اما می‌توان شرایط محیط نگهداری را طوری تنظیم نمود (مثل کنترل ترکیب اتمسفر انبار) که تبادل سریع گازها را خنثی کند و از سرعت تنفس بکاهد.

پوشش سطح محصول

ترکیب گازهای درون بافت گیاهی اثر مهمی در سرعت تنفس آن دارد. دی‌اکسید کربن زیاد و یا اکسیژن کم، سرعت تنفس را کاهش می‌دهد. ترکیب گازهای داخل بافت به سرعت مصرف اکسیژن و تولید گاز کربنیک، اختلاف فشار نسبی این گازها با محیط خارج و نفوذپذیری بافت بستگی دارد. پوشش سطحی عامل مهمی در نفوذپذیری گازهاست و اختلاف فشار نسبی زیادی بین گازهای درون بافت و بیرون آن به وجود می‌آورد. این اختلاف می‌تواند تنفس سلول را مختل کند. در بافت‌های گیاهی معمولاً پوشش سطحی به علت نظم و فشردگی سلول‌های سطحی و ترکیباتی مثل کوتین و موم، مقاومتی بیش از بخش داخلی در برابر نفوذ گازها دارد. بنابراین، ساختمان این پوشش و عملیاتی مانند واکس زدن اثر مهمی بر سرعت تنفس می‌گذارد. ورود و خروج گازها از راه عدسک، روزنه، خراش و بریدگی سطحی، زخم و روزنه‌های دیگر بیش از سایر سطوح محصول است. پوشش طبیعی مومی یا کوتینی، از نفوذپذیری گازها و تعرق و پژمردگی جلوگیری می‌کند. پوشش مومی همیشه به اندازه‌ای نیست که نفوذپذیری را کنترل نماید، ولی اغلب این پوشش مقاومت خوبی دارد و غلظت اکسیژن داخل بافت را کاهش و دی‌اکسید کربن را افزایش می‌دهد. مثلاً، در یکی از ارقام سیب در دمای نگهداری ۷ درجه، غلظت اکسیژن به ۱۷٪ و غلظت دی‌اکسید

کربن به ۲٪ می‌رسد. در دمای ۲۹ درجه، غلظت اکسیژن ۲٪ و غلظت دی‌اکسید کربن ۱۷٪ است. در گوجه‌فرنگی تنها ۵٪ تبادل گازها از راه پوست و بقیه از محل اتصال میوه به بند آن صورت می‌گیرد. واکس زدن بعد از برداشت برای کنترل تنفس محصولاتی مانند سیب، خیار، روتاباگاس و نهال گل سرخ کار مفیدی است. این عمل، علاوه بر کاهش سرعت تنفس، تعرق و پژمردگی را نیز کنترل می‌کند و معمولاً با برق انداختن محصول جلوه بهتری به آن می‌دهد.

۲- عوامل بیرونی

ترکیب گازها

ترکیب گازی اتمسفری که محصول برداشت شده در معرض آن قرار می‌گیرد، هم بر روی سرعت تنفس و هم سرعت سایر واکنش‌های متابولیکی متداول محصول مؤثر است. اکسیژن، دی‌اکسید کربن و اتیلن مهم‌ترین ترکیبات گازی مؤثر در تنفس هستند. البته گازهایی نظیر دی‌اکسید سولفور (SO_2)، ازن (O_3) و پروپیلن که جزو گازهای آلاینده محسوب می‌گردند، در صورتی که غلظت آنها بیش از حد بالا برود، اثرات معنی‌داری روی تنفس خواهند داشت.

۱- اکسیژن

گاز اکسیژن از عوامل مهم در تنفس گیاه است، اما میزان تأثیر آن بستگی کامل به گونه و نوع اندام گیاهی دارد. نوسانات عادی اکسیژن در اتمسفر خیلی کمتر از آن است که بتواند روی تنفس برگ‌ها و ساقه‌ها اثر بگذارد. سرعت انتشار گاز اکسیژن درون این اندام‌ها به علت سطح تماس زیاد خیلی سریع است. به علاوه، تمایل آنزیم سیتوکروم اکسیداز به اکسیژن به قدری است که این آنزیم می‌تواند در غلظت‌های بسیار کم نیز به فعالیت خود ادامه دهد.

در بافت‌های حجیم، نسبت سطح به حجم به اندازه‌ای نیست که انتشار اکسیژن به آسانی صورت گیرد. بنابراین، به علت محدودیت اکسیژن درون بافت، سرعت تنفس ممکن است کاهش یابد.

اکسیژن موجود در فضاهای بین سلولی که از روزنه‌های برگ تا ریشه ادامه دارد، تنفس هوازی را در اندام‌های زیرزمینی مانند: شلغم، سیب‌زمینی و هویج ممکن می‌سازد. اگر این اکسیژن نمی‌بود، تنفس هوازی در این اندام‌ها به طور کامل صورت نمی‌گرفت. به همین دلیل است که گیاهانی که ساقه‌های توخالی دارند، مانند اکثر گونه‌های خانواده گندمیان، در مقابل غرقابی شدن پایداری بیشتری از خود نشان می‌دهند.

پاستور دریافت که وقتی غلظت اکسیژن در اطراف مخمرها و اکثر سلول‌های گیاهی رفته رفته کاهش یابد، از تولید گاز کربنیک حاصل از تنفس نیز کاسته می‌شود. این کاهش تا نقطه معینی ادامه می‌یابد و اگر غلظت اکسیژن باز هم کاهش یابد، از این نقطه به بعد تولید گاز کربنیک به سرعت بالا می‌رود. در واقع، هنگامی که غلظت اکسیژن از حد بحرانی کمتر است، تخمیر قند و تبدیل آن به اتانول و گاز کربنیک صورت می‌گیرد. در غلظت‌های بالای اکسیژن، چرخه کربس مجدداً تحریک شده، تولید گاز کربنیک افزایش می‌یابد. این پدیده اثر پاستور^۱ نام دارد و در واقع به همین دلیل است که سلول‌های مخمر در مجاورت هوا به سرعت رشد کرده، قند کمی مصرف و اتانول و دی‌اکسید کربن اندکی تولید می‌کنند. در شرایط بی‌هوازی این سلول‌ها رشد کمی دارند، اما قند بیشتری مصرف و گاز کربنیک و اتانول زیادی تولید می‌کنند.

در میوه‌های سبز مو، غلظت پایین اکسیژن مراحل آنزیمی بین اگزالوآستات و اسید سیتریک، و نیز مرحله تبدیل آلفا-کتوگلوئوتاریک اسید به سوکسینیک اسید را محدود می‌کند. اگرچه اثر پاستور در بسیاری از محصولات گزارش شده است، ولی همیشه عمومیت ندارد. به عنوان مثال، در آووکادو حتی در حالتی که غلظت اکسیژن به صفر برسد، میزان تنفس (بی‌هوازی) افزایش نخواهد یافت. ریشه‌هایی که در شرایط غرقابی قرار می‌گیرند، به خاطر اثر پاستور ذخیره کربوهیدرات خود را به سرعت از دست می‌دهند. اما ریشه‌ها و ریزوم‌های متورم که ذخیره قابل ملاحظه‌ای دارند، در این شرایط بویژه در دمای پایین که سرعت تنفس کم است، پایداری بیشتری از خود نشان می‌دهند. اثر پاستور در نگهداری میوه‌ها بسیار مهم است. هدف اصلی در انبار کردن میوه‌های فرازگرا مانند سیب، جلوگیری از کاهش قند و کنترل رسیدگی بیش از حد این میوه‌ها است. همان گونه که در فصل‌های بعد خواهد آمد، با کاهش غلظت اکسیژن تا حدی که سرعت تنفس هوازی به حداقل برسد، می‌توان به این هدف دست یافت. در انبارهای کنترل اتمسفر، با به حداقل رساندن غلظت اکسیژن، که برای اکثر محصولات ۱-۳٪ است، از سرعت تنفس می‌کاهند؛ البته استثناهای زیادی در این زمینه وجود دارد، برای مثال، در سیب زمینی شیرین زمانی که غلظت اکسیژن به ۷-۵٪ کاهش یابد، محصول وارد تنفس بی‌هوازی می‌شود.

علاوه بر کاهش غلظت اکسیژن، افزایش غلظت گاز کربنیک، کاهش دما و خارج کردن گاز اتیلن از انبار نیز در بالا بردن عمر نگهداری مؤثر می‌باشند که در مبحث انبارهای کنترل اتمسفر مطالعه خواهد شد.

۲- دی‌اکسید کربن

افزایش غلظت CO_2 در تعدادی از بافت‌های برداشت شده، از پیشرفت مسیرهای تنفسی جلوگیری می‌کند. اگرچه این اثر عمومیت ندارد، ولی در بسیاری از گیاهان سالم (بکر) و اندام‌های جدا شده از گیاه مادری (هم در شرایط هوایی و هم در شرایط بی‌هوایی) گزارش شده است. افزایش دی‌اکسید کربن، همانند کاهش اکسیژن، از عمل دکربوکسیلاسیون که در تنفس عادی و در چرخه کربس انجام می‌شود، جلوگیری می‌کند. بالا رفتن دی‌اکسید کربن سرعت تنفس هوایی را کاهش می‌دهد. اگر غلظت دی‌اکسید کربن از ۲۰٪ تجاوز کند، مقدار زیادی اتانول و استالید تولید و در بافت انباشته می‌شود. این امر باعث بروز اختلالات فیزیولوژیکی در بافت گیاهی شده، صدمات جبران ناپذیری به آن وارد می‌سازد. میزان این خسارت‌ها بستگی به دمای محیط، غلظت اکسیژن و دی‌اکسید کربن و مدت تماس محصول با شرایط نامساعد دارد. مکانیسم دقیق نحوه عمل CO_2 در کاهش فرایند تنفس هنوز شناخته نشده است، ولی این مطلب روشن شده است که اثر بازدارندگی CO_2 نمی‌تواند به واسطه صدمات دائمی ناشی از غلظت‌های بالای آن باشد؛ زیرا با برگشت به شرایط عادی، تنفس بافت محصول به حالت عادی برمی‌گردد. مشخص شده است که غلظت بالای CO_2 در دو نقطه از چرخه کربس تأثیر می‌گذارد: یکی، در مرحله تبدیل سوکسینات به مالات، و دیگری، تبدیل مالات به پیرووات. البته تأثیر غلظت‌های بالای CO_2 عمدتاً بر روی آنزیم سوکسینات دهیدروژناز می‌باشد. افزایش غلظت CO_2 در طول دوره انباری میزان تنفس را در همه بافت‌ها کاهش نمی‌دهد. مثلاً در ریشه‌های هویج غلظت بالای CO_2 تأثیری بر سرعت تنفس ندارد، و یا در محصولاتی مانند سیب‌زمینی، پیاز، غده‌های لاله، و چغندر افزایش گاز کربنیک نه تنها تنفس را کاهش نمی‌دهد، بلکه باعث افزایش آن نیز می‌شود.

مکانیسمی که از طریق آن غلظت بالای گاز کربنیک تنفس را در تعدادی از محصولات تحریک می‌کند، هنوز به خوبی شناخته نشده است، ولی ممکن است این اثر به علت تثبیت ملکول CO_2 به وسیله مالیک آنزیم یا فسفو انول پیرووات صورت گیرد. اولین محصولات تشکیل شده در بافت میوه

لیمو پس از قرارگیری آن در معرض CO_2 رادیواکتیو، اسید مالیک، اسید سیتریک و اسید آسپارتیک می‌باشند. لذا، غلظت بالای CO_2 ممکن است تشکیل ترکیبات حدواسط در چرخه کربس را تسهیل نموده و از این طریق موجب تحریک تنفس گردد. البته افزایش میزان گاز کربنیک موجب تغییرات pH در سیتوپلاسم نیز می‌شود و احتمالاً تغییر pH سیتوپلاسم دلیل واقعی تحریک تنفس است.

۳- اتیلن

سرعت تنفس تعدادی از محصولات تحت تأثیر هورمون اتیلن قرار می‌گیرد. این اثر در فیزیولوژی پس از برداشت اهمیت زیادی دارد؛ زیرا محصولات پس از برداشت اتیلن تولید می‌کنند که می‌تواند سرعت تنفس آنها را نیز تحت تأثیر قرار دهد. البته در بسیاری از حالات و در مقایسه با دیگر اثرات مهم اتیلن (از جمله: تسریع پیری، تحریک ریزش و از بین بردن کلروفیل)، افزایش سرعت تنفس محصول تنها یک ارتباط جزئی با اتیلن دارد. گاز اتیلن در تعداد نسبتاً زیادی از بافت‌های رویشی و زایشی موجب افزایش سرعت تنفس می‌شود و میزان این تغییر به تداوم حضور آن بستگی دارد. برخی از محصولات مانند بادام زمینی و توت‌فرنگی در برابر اتیلن واکنشی نشان نمی‌دهند.

دما

درجه حرارت محیط دارای اثری قطعی بر سرعت متابولیسم محصول از جمله تنفس می‌باشد. وقتی که دمای محیط و به تبع آن دمای محصول افزایش یابد، سرعت واکنش‌ها نیز زیاد می‌شود، اگرچه همه واکنش‌های درون سلول با سرعت یکسانی تغییر نمی‌کنند. مثلاً، دمای بهینه برای انجام فتوسنتز پایین‌تر از دمای بهینه تنفس است. ضریب دمایی^۱ (Q_{10}) شاخصی است که برای نشان دادن تغییر سرعت فعالیت‌های متابولیکی در اثر تغییرات دما به کار می‌رود. شاخص Q_{10} عبارت است از میزان افزایش سرعت انجام یک واکنش به ازای افزایش دما به میزان ۱۰ درجه سانتی‌گراد، و بر اساس رابطه زیر محاسبه می‌شود. ضریب دمایی اکثر واکنش‌ها در سیستم‌های زنده در دامنه دمایی ۱۰-۱۱ درجه سانتیگراد بیشترین مقدار، یعنی $Q_{10}=7$ می‌باشد، ولی مقدار آن معمولاً ۳-۲ می‌باشد. البته استثنائاتی هم وجود دارد. به عنوان مثال، در غده سیب‌زمینی با کاهش دما سرعت تنفس کاهش می‌یابد، اما میزان تشکیل قند از نشاسته در دماهای زیر ۱۰ درجه افزایش می‌یابد ($Q_{10} < 1$).

1. temperature coefficient

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

t_1 = دمای اولیه (درجه سانتی گراد)

$$10 + t_1 = t_2$$

R_1 = سرعت واکنش در دمای t_1

R_2 = سرعت واکنش در دمای t_2

به عنوان مثال، اگر سرعت تنفس (میلی گرم CO_2 تولید شده به ازای کیلوگرم محصول در ساعت) یک محصول در دمای ۱۵ درجه برابر ۵۴، و در دمای ۲۰ درجه برابر ۸۶ باشد، ضریب دمایی تنفس این محصول برابر ۲/۵۳ می باشد:

$$Q_{10} = \left(\frac{86}{54} \right)^{\frac{10}{20-15}} = (1.59)^2 = 2.53$$

به طور کلی، ضریب دمایی تنفس در دامنه دمایی ۵ تا ۲۵ درجه سانتی گراد برای اندام‌ها و گونه‌های مختلف گیاهی معمولاً بین ۲ تا ۲/۵ است. یعنی در این دامنه از درجه حرارت به ازای افزایش هر ۱۰ درجه سانتی گراد سرعت تنفس ۲ تا ۲/۵ برابر می شود. بنابراین، اگر هدف حفظ محصول در شرایطی مشابه با شرایط زمان برداشت باشد، استفاده از دماهای پایین تر به منظور کاهش تغییرات ناشی از متابولیسم محصول امری ضروری می باشد. در دماهای بالاتر یعنی ۳۰ تا ۳۵ درجه، روند افزایش تنفس کندتر می شود. یکی از دلایل این کندی محدود شدن سرعت نفوذ اکسیژن به داخل بافت‌ها از طریق کوتیکول (کاهش حلالیت اکسیژن در اثر افزایش دما) است. در دمای خیلی زیاد (بالاتر از ۳۵ درجه سانتی گراد) سرعت واکنش‌های تنفسی به شدت کاهش می یابد. این دماها باعث تجزیه یا تغییر شکل در سیستم‌های آنزیمی و اختلال در متابولیسم عادی بافت می شود.

دامنه حقیقی دما که در آن Q_{10} به صورت خطی افزایش می یابد، و نیز حداقل و حداکثر دما برای فرایندهای متابولیکی، بسته به نوع محصول و بافت متفاوت است. با بالا رفتن دما از حد بحرانی (۲۵ درجه سانتی گراد) میزان Q_{10} به تدریج کاهش می یابد تا به ۱ برسد. با تداوم افزایش دما Q_{10} کمتر از ۱ می شود و اصطلاحاً محصول به مرگ حرارتی می رسد.

زخم‌ها و صدمات مکانیکی

آسیب دیدن محصولات سرعت تنفس آنها را افزایش می‌دهد. به عنوان مثال، خراش یا بریدگی روی سیب‌زمینی تولید دی‌اکسید کربن را به شدت بالا می‌برد. افزایش سرعت تنفس در اندام صدمه دیده با توجه به عامل آن در دو گروه قرار می‌گیرد: در گروه اول، افزایش سرعت تنفس ناشی از صدمات مکانیکی است و در گروه دوم، این افزایش مربوط به عفونت باکتریایی، قارچی یا ویروسی می‌باشد. این دسته‌بندی را نباید همیشه دقیق و عمومی دانست، زیرا عوامل دیگری نیز در تولید زخم‌ها دخیلند که فراوانی کمتری دارند. اسپری‌های شیمیایی، نور و مواد آلاینده از آن جمله‌اند. به علاوه، گاهی ممکن است چند نوع زخم مختلف به طور همزمان روی یک بافت به وجود آیند. زخم‌های مکانیکی معمولاً توسط باد، باران، تگرگ، حشرات، حیوانات و ماشین‌ها و ابزار برداشت به وجود می‌آیند. زخم‌هایی را که در سطح محصول خراش یا بریدگی به وجود می‌آورند، باید از بقیه زخم‌ها متمایز دانست. این زخم‌ها راه تبادل گازها را هموار می‌کنند و با خروج دی‌اکسید کربن انباشته شده در بافت، سرعت تنفس را بالا می‌برند. لذا، ممکن است به دو علت متفاوت، یعنی آسان شدن نفوذ گازها یا تأثیر زخم، سرعت تنفس افزایش یابد و اگر اندازه‌گیری گاز کربنیک تولید شده برای تعیین سرعت تنفس به کار می‌رود، اغلب نمی‌توان عامل اصلی افزایش سرعت را معلوم کرد. دو الگوی مجزا در افزایش تنفس تحت تأثیر این آسیب‌ها مشاهده می‌شود که در هر دو حالت، افزایش سرعت تنفس با افزایش کاتابولیسم کربوهیدرات ذخیره و بالا رفتن قند محصول در بعضی بافت‌ها همراه است. لازم به ذکر است که در واکنش به این آسیب‌ها، هر دو مسیر گلیکولیز و اکسیداسیون پنتوز فسفات، به علت افزایش تقاضای بافت برای محصولات اولیه و ثانویه (به منظور ترمیم زخم‌ها یا انجام واکنش‌های دیگر) تحریک می‌شود. افزایش سرعت تنفس در واکنش به آسیب‌های نوع اول با فرایند التیام در ارتباط است. بافت گیاهی برای ترمیم زخم‌های مکانیکی به ترکیبات ویژه‌ای نیاز دارد و تولید این ترکیبات به نوبه خود مستلزم فعال شدن چرخه‌های گلیکولیز و پنتوز فسفات است. در این مورد، افزایش سرعت تنفس را به فرایند ترمیم زخم نسبت می‌دهند. پدیده ترمیم شامل تشکیل لیگنین، چوب‌پنبه (سوبرین) و گاهی کالوز^۱ (پلیمری از گلوکز با اتصال‌های ۳ و ۱-β) است. از این رو، افزایش تنفس تشکیل ترکیبات و کوفاکتورهایی را که در ساختن لایه‌های ترمیم زخم دخالت دارند، آسان می‌سازد. افزایش سرعت تنفس ناشی از عفونت

1. callose

مربوط به واکنش‌های دفاعی در برابر حمله پاتوژن‌هاست. مثلاً، در حمله قارچ‌ها مرگ سریع سلول‌ها باعث به وجود آمدن قسمت‌های نکروتیک شده، در نتیجه پیشرفت میسلیوم و توسعه عفونت را مهار می‌کند. تشکیل متابولیت‌های ثانویه، مثل فیتوالکسین^۱‌ها نیز می‌تواند عفونت را محدود سازد. این فعالیت‌های دفاعی نیز شبیه ترمیم صدمات مکانیکی به انرژی و ترکیباتی نیاز دارد که به افزایش سرعت تنفس منجر می‌شود.

عوامل قبل از برداشت

ترکیب شیمیایی محصول بعد از برداشت بستگی به تغذیه گیاه در هنگام داشت و چگونگی پرورش آن دارد. این عامل به علت اثری که در ترکیب شیمیایی محصول دارد، در تعیین سرعت تنفس مؤثر است. بافت‌های گیاهی که دچار پتاسیم و کلسیم هستند، اغلب سرعت تنفس بالایی دارند. به عنوان مثال، نمونه‌های سیب با کلسیم کم، در مقایسه با نمونه‌هایی با کلسیم زیاد، در مرحله فرازگرا و قبل و بعد از آن، سرعت تنفس بیشتری از خود نشان می‌دهند. نیتروژن زیاد بافت نیز در محصولاتی مانند سیب و توت‌فرنگی سرعت تنفس را بالا می‌برد. در مورد سیب، تأثیر نیتروژن زیاد در بالا بردن سرعت تنفس تنها هنگامی دیده می‌شود که غلظت کلسیم در میوه کم باشد.

عوامل دیگری مثل اسپری نمودن مواد شیمیایی قبل از برداشت، بی‌احتیاطی در جابه‌جایی، دمای باغ و مزرعه، نوسانات دمایی، تغییرات آب و هوایی و فصل و سال تولید نیز در سرعت تنفس محصول در مرحله بعد از برداشت مؤثرند.

اهمیت تنفس

دو وظیفه اولیه تنفس آزاد کردن انرژی ترکیبات ذخیره شده و تولید اسکلت‌های کربنی است که این دو عامل می‌توانند در واکنش‌های متعدد رشد و بقای گیاه مورد استفاده قرار گیرند. اثرات ثانویه تنفس شامل مصرف مواد ذخیره‌ای محصول، مصرف اکسیژن محیط، تولید گاز کربنیک و آب می‌باشد. بسیاری از این اثرات اساساً روش‌های دست‌ورزی، حمل و نقل و نگهداری محصولات را تحت تأثیر قرار می‌دهند، و در نتیجه در سطح تجاری حائز اهمیت هستند. از دست رفتن مواد ذخیره‌ای محصول موجب کاهش انرژی درون بافت می‌شود که این امر به نوبه خود عمر انباری

1. phytoalexin

محصول را کاهش می‌دهد. همچنین، کاهش ذخایر انرژی منجر به گرسنگی بافت و تسریع پیری آن می‌گردد، بخصوص در محصولاتی نظیر برگ‌ها و گل‌ها و دیگر ساختارهایی که نقش مکانی برای ذخیره انرژی ندارند. همچنین، تنفس ارزش غذایی محصول را کاهش می‌دهد (به دلیل اکسیداسیون مواد) و نیز موجب کاهش وزن محصول می‌شود. البته، کاهش ذخیره بافت گیاهی در اثر تنفس خیلی کم و حدود یک گرم برای هر گرم دی‌اکسید کربن تولید شده می‌باشد. در دمای معمولی، سرعت تنفس بیشتر سبزی‌ها کمتر از ۰/۱ گرم دی‌اکسید کربن بر کیلوگرم در ساعت است. از این رو، کاهش وزن (در اثر سوختن قند) حدود ۰/۰۱ درصد در ساعت یا کمتر از آن است. اگر سیب‌زمینی، پیاز و کلم (که سرعت تنفس کمتری دارند)، در دمای پایین نگهداری شوند، حتی پس از ۶ تا ۸ ماه کاهش وزن آنها کمتر از ۲ تا ۳ درصد خواهد بود.

اهمیت دیگر تنفس حذف اکسیژن از محیط انبار می‌باشد. اگر غلظت اکسیژن در انبار به میزان زیاد کاهش یابد، منجر به بروز شرایط بی‌هوایی و نهایتاً فساد محصول می‌گردد. لذا آگاهی از سرعت تنفس جهت تعیین میزان تهویه مورد نیاز، فرم بسته‌بندی محصولات و نیز پوشش‌های مصنوعی مورد استفاده مثل واکس‌ها (به عنوان مثال، در مرکبات) ضروری است. از طرفی، کاهش دادن میزان اکسیژن در انبار، با کاهش میزان تنفس، طول عمر انباری محصول را تحت تأثیر قرار می‌دهد.

افزایش سطوح گاز کربنیک ناشی از فرایند تنفس می‌تواند نقش بازدارنده و یا کند کننده روی تنفس داشته باشد، که البته این اثر بسته به حساسیت بافت‌های مختلف در محصولات مختلف متفاوت است. گاهی افزایش گاز کربنیک ناشی از تنفس در انبار باعث بروز خساراتی (مانند سوختگی و تخمیر) در برخی از محصولات مثل کاهو، گوجه‌فرنگی و فلفل می‌گردد. از این رو لازم است غلظت CO_2 را به وسیله تهویه یا جاذب‌های CO_2 در حد کنترل شده‌ای حفظ نمود.

انرژی تولید شده، به عنوان محصول نهایی فرایند تنفس، اثرات مهمی هم بر بقای محصول، و هم بر شرایط محیط انبار که محصول در آن نگهداری می‌شود، دارد. هر ملکول گلوکز طی اکسیداسیون ۶۸۶ کیلوکالری انرژی تولید می‌کند. در بافت‌های در حال رشد فعال، بخش عمده‌ای از این انرژی (۶۲٪) به صورت گرما آزاد می‌شود (البته این مقدار در بافت‌ها، اندام‌ها و گونه‌های گیاهی مختلف متفاوت است)، و بقیه به شکل ATP، به مصرف واکنش‌های انرژی‌خواه می‌رسد. آگاهی از میزان حرارت تولید شده، در مدیریت انبار (خنک کردن اولیه، فرم بسته‌بندی، نحوه چیدن محصول در انبار، تعیین ظرفیت دستگاه‌های مبرد، تعیین میزان تهویه مورد نیاز انبار) از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است.