

بخش سوم

گوناگونی مسیرهای زندگی



شارش انرژی در جانداران

چند برگ درخت ممکن است به نظر شما چندان خوشمزه نباشند، اما غذای عمده این گوزن برگ است. همه جانداران برای ادامه زندگی به انرژی نیاز دارند.

پیش نیازها

- پیش از مطالعه این فصل باید بتوانید :
- پیوندهای شیمیایی مولکول ها را شرح دهید،
- ترازهای انرژی را در یک اتم یا مولکول تعریف کنید،
- ویژگی های مواد آلی را نام ببرید،
- میتوکندری و کلروپلاست را با یک دیگر مقایسه کنید،
- انواع انتقال (ترابری) را از غشای سلولی بیان کنید.

فتوسنتز کنندگان از انرژی نور خورشید استفاده می کنند.

گیاهان، جلبک ها و بعضی باکتری ها حدود یک درصد از انرژی نور خورشید را که به زمین می رسد، به دام می اندازند و آن را در فرآیند فتوسنتز به انرژی شیمیایی تبدیل می کنند. در نگاهی کلی، فتوسنتز سه مرحله اصلی دارد (شکل ۱-۸ -ب):

مرحله ۱: انرژی نور خورشید به دام می افتد.

مرحله ۲: انرژی نوری به انرژی شیمیایی تبدیل می شود و به طور موقت در ATP^* و $NADPH^{**}$

ذخیره می شود.

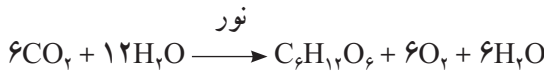
مرحله ۳: انرژی شیمیایی ذخیره شده در ATP و $NADPH$ تشکیل ترکیب های آلی را از

CO_2 ممکن می سازد.

محل انجام فتوسنتز در سلول های گیاهی و جلبک ها در کلروپلاست (شکل ۱-۸ -الف) و در

باکتری های فتوسنتز کننده، غشای سلولی است.

خلاصه فرآیند فتوسنتز به شکل موازنه زیر است:



گاز اکسیژن قند ۶ کربنی آب دی اکسید کربن

این موازنه چیزی از چگونگی فرآیند و رخداد فتوسنتز نشان نمی دهد، بلکه صرفاً نشان می دهد که چه موادی مصرف و چه موادی تولید می شوند. گیاهان از ترکیب های حاصل از فتوسنتز برای انجام فرآیندهای حیاتی خود استفاده می کنند. مثلاً بعضی از این قندها برای ساخت ترکیب های دیواره سلولی و بعضی برای ساخت نشاسته مصرف می شوند. گیاه در صورت نیاز، نشاسته ذخیره شده در ساقه، یا ریشه را تجزیه و از آن برای ساخت ATP مورد نیاز متابولیسم سلولی، استفاده می کند. همه پروتئین ها، اسیدهای نوکلئیک و دیگر مولکول هایی که در سلول هستند، حاصل تجمع و تغییر بخش هایی از قندهای

* آدنوزین تری فسفات

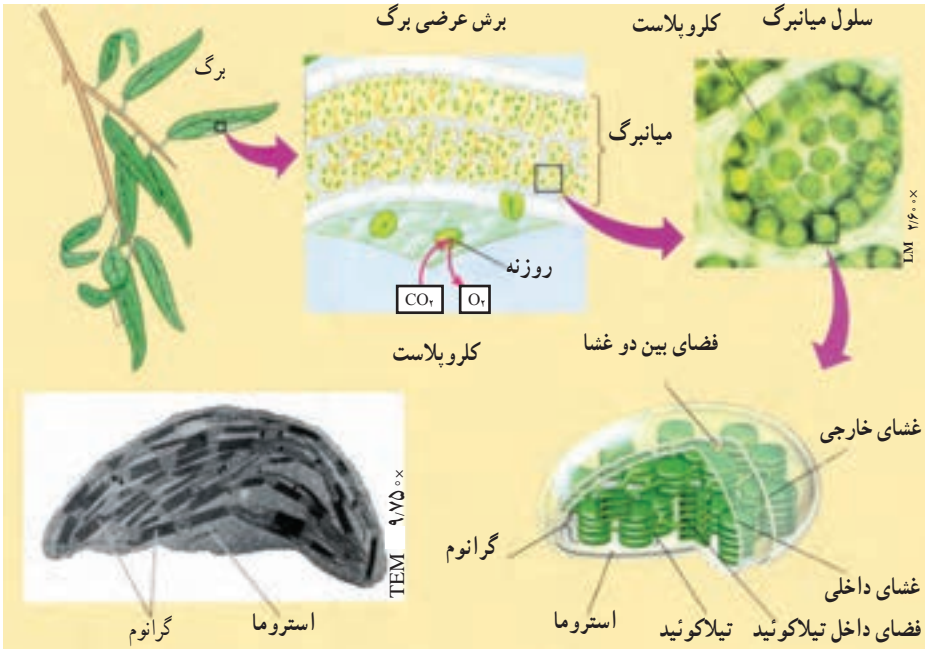
** نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید فسفات

ساخته شده در گیاه هستند.

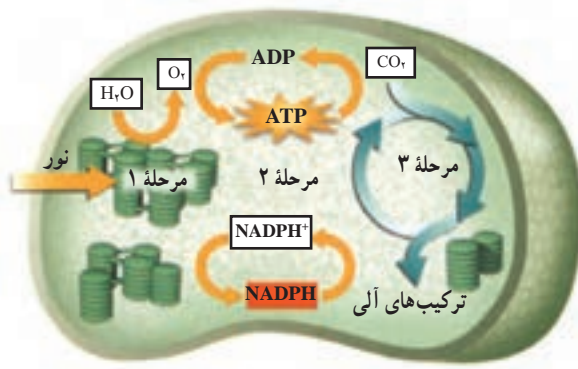
بیشتر بدانید



به موازنه فتوسنتز دقت کنید. اکسیژنی که در فتوسنتز تولید می‌شود از شکستن مولکول آب حاصل می‌شود یا CO_2 ? تا مدت‌ها دانشمندان تصور می‌کردند که اکسیژنی که در فتوسنتز آزاد می‌شود، از تجزیه دی‌اکسیدکربن به‌وجود می‌آید. گروهی از دانشمندان با انجام فتوسنتز در جلبک تک‌سلولی کلرلا، با استفاده از دی‌اکسیدکربن نشاندار شده با ایزوتوپ رادیواکتیو اکسیژن، مشخص کردند که اکسیژن تولیدی در فتوسنتز از تجزیه مولکول‌های آب حاصل می‌شود و نه دی‌اکسیدکربن. زیرا اتم‌های تشکیل‌دهنده گاز اکسیژن تولید شده در این آزمایش، نشاندار نبودند.



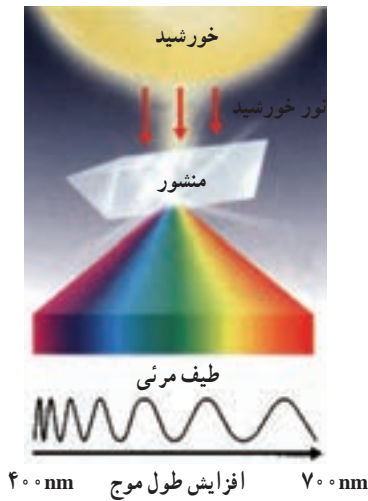
شکل ۸-۱ الف - موقعیت و ساختار کلروپلاست‌ها



شکل ۱- ۸ - ب - فتوسنتز - فرآیند فتوسنتز در ۳ مرحله انجام می‌شود.

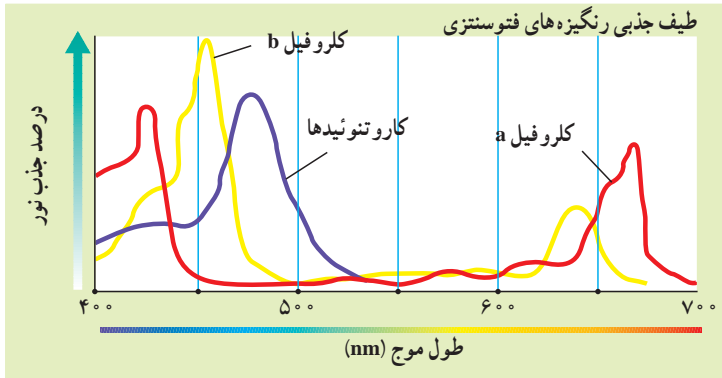
انرژی نوری در مرحله ۱ جذب می‌شود.

واکنش‌هایی که در مراحل ۱ و ۲ رخ می‌دهند، واکنش‌های نوری یا واکنش‌های وابسته به نور نامیده می‌شوند. این واکنش‌ها بدون نور انجام نمی‌شوند. پرتوهای نور خورشید از طول موج‌های مختلفی تشکیل شده‌اند. ما فقط قادر به دیدن طول موج‌های مرئی نور خورشید هستیم (شکل ۲ - ۸).



شکل ۲ - ۸ - طیف نور مرئی. نور خورشید همه طول موج‌های مرئی را دارد. اگر نور خورشید را از منشور عبور دهیم، به رنگ‌های مختلف تجزیه می‌شود.

رنگی‌ها طول موج‌های مختلف نور را جذب می‌کنند: چگونه چشم انسان و یا یک برگ، نور را جذب می‌کنند؟ این ساختارها موادی دارند که نور را جذب می‌کنند. به این مواد رنگی‌ها^۱ گفته می‌شود. رنگی‌ها بعضی از طول موج‌ها را جذب و بعضی دیگر را منعکس می‌کنند. کلروفیل که اولین رنگی‌ه مؤثر در فتوسنتز است، بخش اعظم نور آبی و قرمز را جذب و نور سبز و زرد را منعکس می‌کند. انعکاس نور سبز و زرد موجب می‌شود که گیاهان، به خصوص برگ‌های آنها، سبز دیده شوند. گیاهان و جلبک‌های سبز دو نوع کلروفیل دارند: کلروفیل a و کلروفیل b. هر دو نوع کلروفیل در فتوسنتز گیاه نقش مهمی دارند. کاروتنوئیدها گروهی دیگر از رنگی‌ها هستند که موجب پیدایش رنگ‌های زرد و نارنجی در برگ‌های پاییزی، میوه‌ها و گل‌ها می‌شوند. طول موج‌هایی که کاروتنوئیدها جذب می‌کنند با طول موج‌هایی که کلروفیل‌ها جذب می‌کنند متفاوت است؛ به همین علت استفاده از این دو گروه رنگی‌ه موجب می‌شود تا میزان جذب انرژی نوری هنگام فتوسنتز، توسط گیاه بیشتر شود. در شکل ۳-۸ طیف جذبی کلروفیل a و b و کاروتنوئیدها را در طول موج‌های مختلف نور مشاهده می‌کنید.



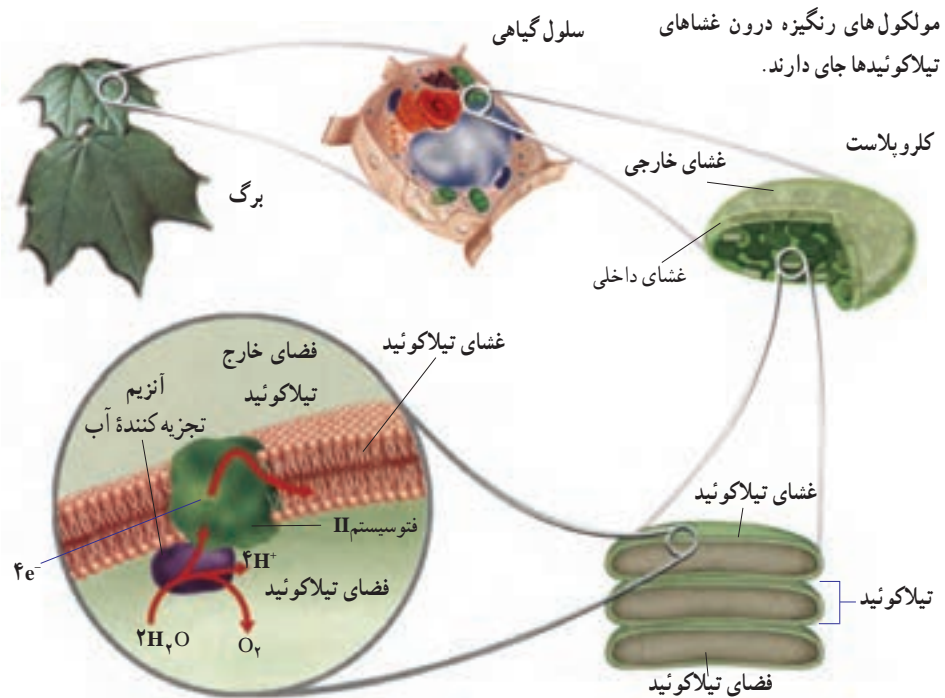
شکل ۳-۸ - نور هنگام فتوسنتز جذب می‌شود. کلروفیل‌ها نور قرمز و آبی و بنفش را بیشتر جذب می‌کنند. در حالی که کاروتنوئیدها نور آبی و سبز را بیشتر جذب می‌کنند.

رنگی‌ه‌های فتوسنتزی درون کلروپلاست قرار دارند: درون کلروپلاست ساختارهای کیسه‌ای شکل و پهنی به نام تیلاکوئید^۲ وجود دارند. تیلاکوئیدها در واقع ساختارهایی از جنس غشای سلولی‌اند. دسته‌های رنگی‌ه درون غشای تیلاکوئیدها جای گرفته‌اند (شکل ۴-۸). این رنگی‌ه‌ها به

۱- Pigment

۲- Thylakoid

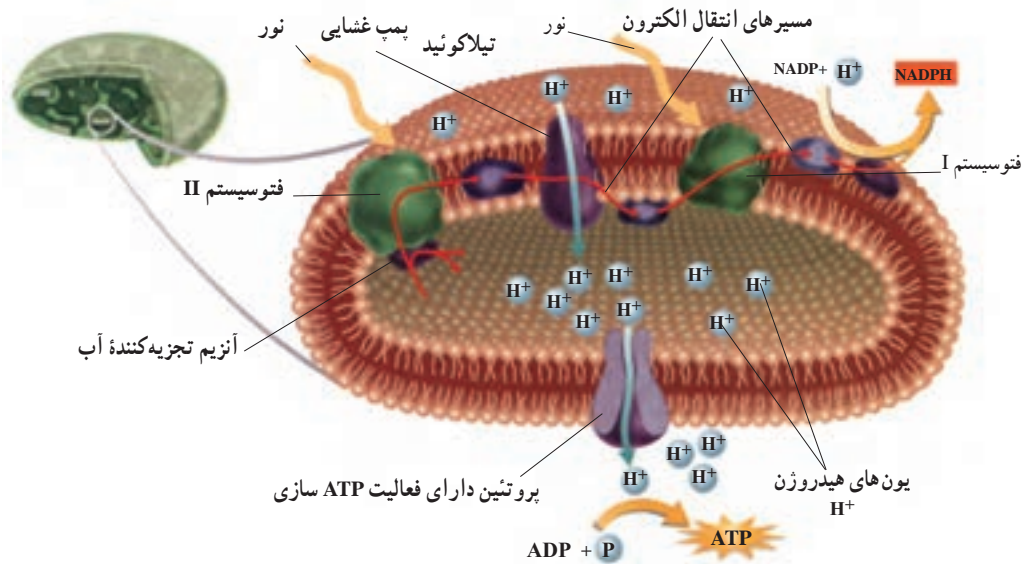
همراه تعدادی پروتئین دو گروه ساختاری به نام فتوسیستم I و II را درون غشای تیلاکوئید سازمان می دهند. در هر فتوسیستم نوع خاصی از کلروفیل a وجود دارد. حداکثر جذب نوری کلروفیل a در فتوسیستم I، 700nm و در فتوسیستم II، 680nm نانومتر است؛ به همین دلیل به این کلروفیل ها $P700$ و $P680$ گفته می شود. مولکول هایی به نام حامل الکترون دو فتوسیستم را به هم وصل می کنند. انرژی نوری که به تیلاکوئیدها برخورد کرده است با فعالیت هم زمان کلروفیل ها و رنگیزه های دیگر، جذب، متمرکز و به کلروفیل های $P700$ و $P680$ منتقل می شود. این انرژی، الکترون ها را به تراز بالاتر می برد. چنین الکترون هایی را که دارای انرژی اضافی شده اند، الکترون های برانگیخته می نامند. الکترون های برانگیخته کلروفیل $P700$ و $P680$ فتوسیستم ها را ترک می کنند. این فتوسیستم ها کمبود الکترونی خود را چگونه جبران می کنند؟ الکترون هایی که فتوسیستم I از دست می دهد با الکترون های خارج شده از فتوسیستم II و الکترون هایی که از فتوسیستم II خارج شده اند با الکترون های حاصل از تجزیه آب، جانشین می شوند. در واقع اتم های هیدروژن حاصل از تجزیه آب، الکترون های خود را به کلروفیل می دهند که نتیجه آن تشکیل یون های مثبت هیدروژن است. اکسیژن های حاصل نیز با هم ترکیب می شوند و گاز اکسیژن (O_2) را تولید می کنند.



شکل ۴-۸ - کلروپلاست درون سلول

در مرحله دوم، انرژی نوری به انرژی شیمیایی تبدیل می‌شود.

الکترون‌های برانگیخته که مولکول‌های کلروفیل را ترک کرده‌اند، صرف تولید مولکول‌هایی می‌شوند که انرژی را به طور موقت ذخیره می‌کنند (مانند ATP). الکترون برانگیخته در غشای تیلاکوئید از یک مولکول به مولکول مجاور می‌رود، در واقع الکترون برانگیخته، گروه‌های مولکولی واقع در غشای تیلاکوئید را یکی پس از دیگری پشت سر می‌گذارد. برای درک این مطلب در نظر بگیرید به همراه چند نفر از دوستانتان در یک ردیف ایستاده‌اید و تویی را دست به دست می‌کنید. در این مثال توپ نقش الکترون برانگیخته و هر یک از شما نقش مولکول‌هایی را بازی می‌کند که در غشای تیلاکوئید قرار دارند و الکترون برانگیخته را دریافت می‌کنند. این مولکول‌ها در غشای تیلاکوئید، زنجیره‌های انتقال الکترون را تشکیل می‌دهند. مسیر عبور الکترون‌های برانگیخته را در زنجیره انتقال الکترون در شکل ۵ - ۸ مشاهده می‌کنید.



شکل ۵ - ۸ - زنجیره‌های انتقال الکترون در فتوسنتز. زنجیره‌های انتقال الکترون انرژی نوری را به انرژی شیمیایی تبدیل می‌کنند.

عملکرد زنجیره‌های انتقال الکترون: چگونه از زنجیره‌های انتقال الکترون برای ایجاد مولکول‌های ذخیره‌کننده انرژی استفاده می‌شود؟ یکی از اجزای زنجیره‌های انتقال الکترون در غشای تیلاکوئیدی دارای پروتئینی است که همانند یک پمپ غشایی عمل می‌کند (شکل ۵ - ۸). الکترون‌های

برانگیخته از فتوسیستم II هنگام عبور از این پمپ مقداری از انرژی خود را از دست می‌دهند. این پمپ از انرژی الکترون‌ها برای تلمبه کردن یون‌های هیدروژن H^+ از استروما به درون تیلاکوئید استفاده می‌کند. به یاد دارید که هنگام شکستن مولکول آب نیز مقداری H^+ درون تیلاکوئید تولید می‌شود. با ادامه این روند تراکم یون‌های هیدروژن درون تیلاکوئید، نسبت به بیرون افزایش می‌یابد. در نتیجه یک شیب غلظت هیدروژن بین دو سوی غشای تیلاکوئید به وجود می‌آید. بنابراین یون‌های هیدروژن، بر اساس شیب غلظت خود، تمایل دارند به بیرون از تیلاکوئید انتشار یابند. هیدروژن‌ها از طریق پروتئین‌هایی که در غشای تیلاکوئید قرار دارند، از تیلاکوئید خارج می‌شوند. این پروتئین‌ها از این نظر که هم کانال یونی هستند و هم عمل آئزیمی دارند منحصر به فردند، یعنی در حال عبور دادن یون‌های هیدروژن از بخش کانال خود، به ADP گروه فسفات می‌افزایند و ATP تولید می‌کنند. به تولید ATP در فتوسنتز ساخته شدن نوری ATP می‌گویند، زیرا انرژی نور عامل اولیه روند تولید ATP در کلروپلاست هاست.

در حالی که یک زنجیره انتقال الکترون انرژی لازم برای ساخت ATP را فراهم می‌کند، زنجیره انتقال الکترون دیگری انرژی مورد نیاز برای ساخت NADPH را تأمین می‌کند. NADPH یک مولکول ناقل الکترون است که الکترون‌های پرانرژی را برای ساخت پیوندهای کربن-هیدروژن در مرحله سوم فتوسنتز، فراهم می‌کند. برای ساخت NADPH الکترون‌های برانگیخته در این زنجیره انتقال الکترون، به یون‌های هیدروژن می‌پیوندند و موجب تبدیل یک گیرنده الکترونی به نام $NADP^+$ به مولکول NADPH می‌شوند (شکل ۵-۸).

در مرحله سوم انرژی در ترکیب‌های آلی ذخیره می‌شود.

حاصل مرحله اول و دوم فتوسنتز تولید مولکول‌های ATP و NADPH است. این مولکول‌ها به طور موقت انرژی ذخیره می‌کنند. در مرحله سوم یا مرحله پایانی فتوسنتز از اتم‌های کربن گاز دی‌اکسید کربن جو برای ساخت ترکیب‌های آلی استفاده می‌شود. این ترکیب‌ها انرژی شیمیایی در خود ذخیره دارند. استفاده از دی‌اکسید کربن برای ساخت ترکیب‌های آلی، تثبیت دی‌اکسید کربن نامیده می‌شود. واکنش‌هایی را که منجر به تثبیت دی‌اکسید کربن می‌شوند، واکنش‌های تاریکی یا واکنش‌های مستقل از نور می‌نامند.

موجودات فتوسنتزکننده به چند روش دی‌اکسید کربن را تثبیت می‌کنند:

چرخه کالوین: چرخه کالوین رایج‌ترین روش تثبیت CO_2 در جانداران کلروفیل دار است. طی این چرخه مجموعه‌ای از واکنش‌های آئزیمی در نهایت منجر به تولید قند سه کربنی می‌شوند (شکل ۶-۸).

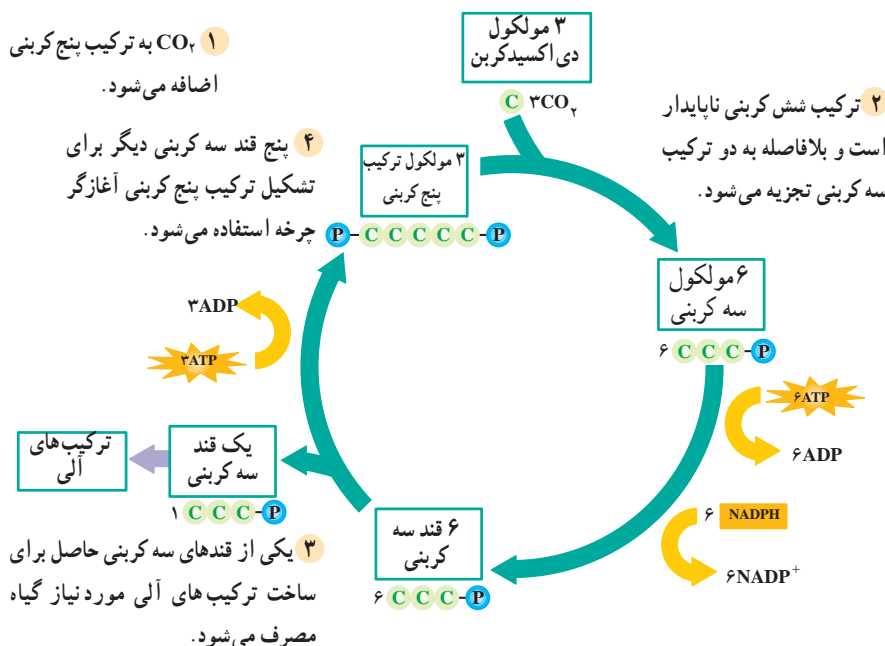
گام ۱: هر مولکول دی‌اکسیدکربن با کمک یک آنزیم به یک ترکیب پنج‌کربنی اضافه می‌شود و یک ترکیب شش‌کربنی ناپایدار تولید می‌کند.

گام ۲: ترکیب شش‌کربنی حاصل به دو ترکیب سه‌کربنی شکسته می‌شود. از افزودن انرژی گروه‌های فسفات ATP و الکترون‌های NADPH به این ترکیب‌ها قندهای سه‌کربنی تشکیل می‌شود.

گام ۳: تعدادی از قندهای سه‌کربنی حاصل برای ساخت ترکیب‌های آلی، مانند نشاسته و ساکارز، به مصرف می‌رسند.

گام ۴: از تعدادی دیگر از قندهای سه‌کربنی برای تولید مجدد ترکیب پنج‌کربنی اولیه، استفاده می‌شود. در نتیجه آن، چرخه یک بار دیگر آغاز می‌شود.

این واکنش‌ها به‌طور چرخه‌ای انجام می‌گیرند، زیرا ترکیب پنج‌کربنی را بازسازی می‌کنند. در مجموع برای تشکیل هر مولکول قند سه‌کربنی، سه مولکول دی‌اکسیدکربن وارد چرخه می‌شود، به عبارتی با سه چرخه کالوین یک قند سه‌کربنی ساخته می‌شود. ATP و NADPH حاصل از واکنش‌های نوری، انرژی و هیدروژن مورد نیاز چرخه کالوین را فراهم می‌کند.



شکل ۶-۸ - چرخه کالوین. چرخه کالوین رایج‌ترین روش تثبیت دی‌اکسیدکربن است.



چگونه چرخه کالوین کشف شد؟

در سال ۱۹۵۴ گروهی از پژوهشگران به سرپرستی «ملوین کالوین»، با استفاده از ایزوتوپ رادیواکتیو کربن در واکنش‌های فتوسنتزی به این نتیجه رسیدند که در کلروپلاست‌ها، دی‌اکسید کربن پس از انجام مجموعه‌ای از واکنش‌های آتزیمی چرخه‌ای به قند تبدیل می‌شود. آنان جلبک کلرلا را در معرض دی‌اکسید کربن نشاندار قرار دادند و با جداسازی و شناسایی ترکیب‌های حاصل، دریافتند که پس از حدود پنج ثانیه، یک ترکیب سه کربنی نشاندار در جلبک به وجود آمده است. با استفاده از این روش، پژوهشگران چرخه کالوین را کشف کردند.

عوامل مؤثر بر فتوسنتز: عوامل محیطی مختلفی بر فتوسنتز تأثیر می‌گذارند. محسوس‌ترین عامل نور است. به طور کلی سرعت فتوسنتز با افزایش شدت نور، تا حدی که همه رنگیزه‌ها مورد استفاده قرار گیرند، زیاد می‌شود. در این حالت فتوسنتز به نقطه اشباع خود می‌رسد، زیرا رنگیزه‌ها در این حالت نمی‌توانند نور بیشتری جذب کنند. افزایش تراکم گاز دی‌اکسید کربن تا حدی معین نیز موجب افزایش سرعت فتوسنتز می‌شود.

فتوسنتز مانند سایر فرآیندهای متابولیکی، مرتبط با بسیاری از واکنش‌های آتزیمی دیگر است. به یاد دارید که دامنه دمایی خاصی برای فعالیت آتزیم‌ها مناسب است. به همین دلیل فتوسنتز در دامنه‌ای خاص از دماهای محیطی، بیشتر انجام می‌شود. دماهای خارج از این دامنه ممکن است موجب غیرفعال شدن بعضی از این آتزیم‌ها شوند. سطح بهینه فتوسنتز هر گیاه خاص، به شدت نور، تراکم دی‌اکسید کربن و دما بستگی دارد.

تنفس نوری مانع فتوسنتز است: تنفس نوری فرآیندی وابسته به نور است که طی آن اکسیژن جذب و دی‌اکسید کربن آزاد می‌شود. این فرآیند در برخی گیاهان همراه با فتوسنتز انجام می‌شود. تنفس نوری مانع از وارد شدن دی‌اکسید کربن به چرخه کالوین می‌شود و به همین دلیل به عنوان فرآیندی مخالف با تولیدکنندگی فتوسنتز در نظر گرفته می‌شود. همان‌طور که قبلاً گفته شد هر مولکول دی‌اکسید کربن که وارد چرخه کالوین می‌شود ابتدا با یک مولکول ۵ کربنی ترکیب می‌شود. آتزیمی که این واکنش را کاتالیز می‌کند روویسکو نام دارد. در ادامه این واکنش نیز دو اسید سه کربنی تشکیل می‌شود. آتزیم روویسکو می‌تواند

با اکسیژن نیز واکنش دهد، به عبارتی این آنزیم نه تنها موجب کربو کسلیله شدن ترکیب ۵ کربنی (ترکیب آن با CO_2) می شود، بلکه واکنش اکسیژناسیون (ترکیب با O_2) آن را نیز کاتالیز می کند. به همین دلیل این آنزیم به روییسکو (ریبولوزیس فسفات کربو کسلیلاز- اکسیژناز) مشهور شده است. بنابراین مقادیر نسبتاً بالای CO_2 به نفع فرایند فتوسنتز و مقادیر نسبتاً بالای اکسیژن به نفع فرایند تنفس نوری است.

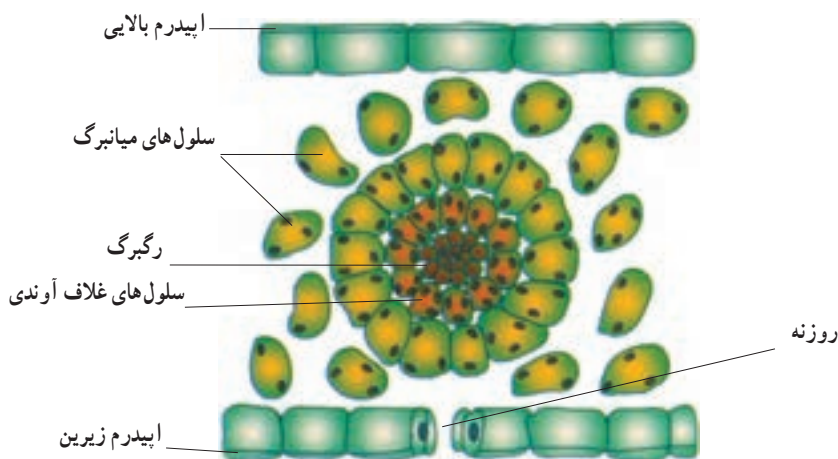
در تنفس نوری، مولکول ۵ کربنی که با اکسیژن ترکیب شده است، تجزیه و از آن یک مولکول ۳ کربنی و یک مولکول ۲ کربنی حاصل می شود. مولکول ۲ کربنی از کلروپلاست خارج و با واکنش هایی که بخشی از آنها در میتوکندری انجام می شود، مولکول CO_2 آزاد می کنند. توجه داشته باشید که در فرایند تنفس نوری برخلاف تنفس سلولی، مولکول ATP تولید نمی شود (فرایند تنفس سلولی را در ادامه این فصل می خوانید).

سازگاری های ویژه ای تنفس نوری را کاهش می دهند: هوای گرم و خشک، تعرق گیاه را افزایش می دهد. از طرفی افزایش تعرق باعث می شود تا گیاه آب را از راه روزنه ها از دست بدهد. به همین دلیل روزنه های بسیاری از گیاهان در هوای گرم و خشک بسته می شوند. بسته بودن روزنه ها ممکن است دی اکسید کربن برگ را به حدی پایین آورد که وضع را برای انجام تنفس نوری مناسب سازد، زیرا CO_2 نه فقط وارد برگ نمی شود، بلکه با انجام فتوسنتز مصرف نیز می شود. این وضع سبب کاهش نسبت CO_2 به O_2 در برگ و در نتیجه مناسب شدن شرایط لازم برای فعالیت اکسیژنازی آنزیم روییسکو می شود. برای مقابله با این وضع چه سازگاری هایی در گیاهان انجام شده است؟

گیاهان C_4

بیشتر گیاهان برای تثبیت دی اکسید کربن فقط از چرخه کالوین استفاده می کنند. به این گیاهان، گیاهان C_4 می گویند زیرا اولین مولکول پایداری که در آنها تشکیل می شود یک اسید ۳ کربنی است. در بعضی گیاهان، مانند نیشکر، ذرت و بعضی دیگر از گیاهان که نسبت به گرما مقاوم اند، قبل از چرخه کالوین واکنش های دیگری انجام می گیرد. حاصل تثبیت دی اکسید کربن در این واکنش ها یک اسید ۴ کربنی است. به همین دلیل این گیاهان را گیاهان C_4 می نامند. سلول های میانبرگ این گیاهان به دو شکل یافت می شوند:

۱- لایه ای از سلول های فشرده و کلروپلاست دار به نام سلول های غلاف آوندی که دور تا دور هر رگبرگ را احاطه می کند (شکل ۷-۸).



شکل ۷-۸ - آناتومی برگ یک گیاه C_۴

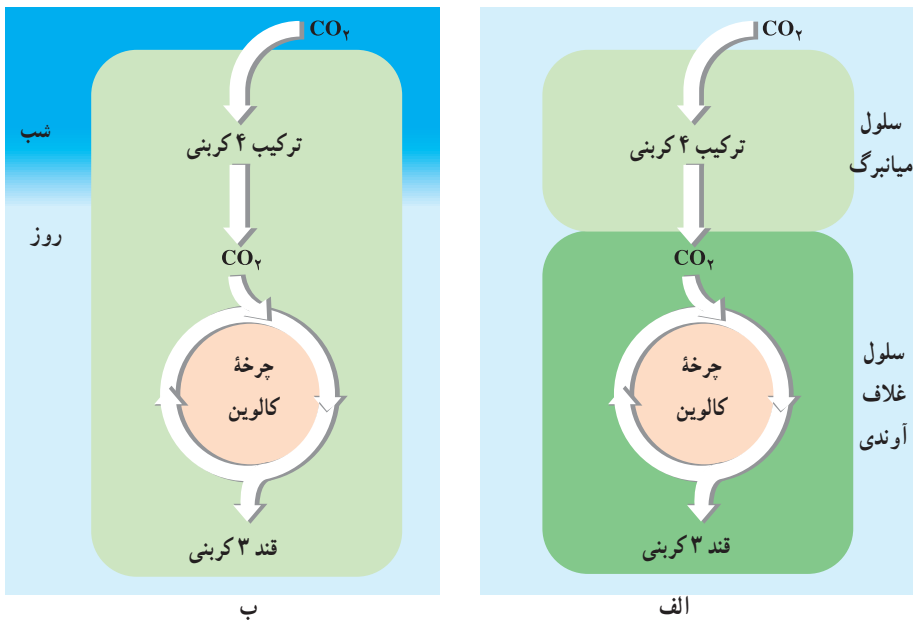
۲- سلول‌های میانبرگ که در تماس با فضاهای هوادار برگ هستند و در اطراف سلول‌های غلاف آوندی قرار دارند.

گیاهان C_۴ برای تثبیت CO_۲ از مسیری دو مرحله‌ای استفاده می‌کنند. در این مسیر دو سیستم آنزیمی متفاوت و مجزا درگیر هستند. اولین سیستم در سلول‌های میانبرگ عمل می‌کند. این سیستم آنزیمی در واکنش‌های مربوط به ترکیب دی‌اکسیدکربن با یک اسید ۳ کربنی شرکت می‌کند. اسید ۴ کربنی حاصل به سلول‌های غلاف آوندی منتقل می‌شود. دومین سیستم آنزیمی در سلول‌های غلاف آوندی عمل می‌کند. در این سلول‌ها دی‌اکسیدکربن از اسید ۴ کربنی آزاد و وارد چرخه کالوین می‌شود و همانند چرخه کالوین در گیاهان C_۳ قند سه کربنی را می‌سازد.

سیستم آنزیمی که در سلول‌های میانبرگ وجود دارد به طور مؤثری منجر به انتقال دی‌اکسیدکربن به درون سلول‌های غلاف آوندی می‌شود. بنابراین تراکم CO_۲ درون سلول‌های غلاف آوندی در مقایسه با جو بیشتر است. این حالت وضع را برای انجام فتوسنتز مناسب می‌کند و مانع از انجام تنفس نوری می‌شود. وجود تراکم بالای دی‌اکسیدکربن در اطراف آنزیم رویسکو در گیاهان C_۴ سبب شده است که حتی با وجود دماهای بالا و شدت‌های زیاد نور (عوامل مناسب برای تنفس نوری)، این گیاهان بر تنفس نوری غلبه کنند. بنابراین گیاهان C_۴ می‌توانند در حالی که روزنه‌های آنها تقریباً بسته است در دماهای بالا و شدت‌های زیاد نور با بیشترین کارایی عمل کنند و هم چنین مانع از افزایش دفع آب شوند. به همین دلیل گیاهان C_۴ در آب و هوای گرم سریع‌تر از گیاهان C_۳ رشد می‌کنند. کارایی گیاهان C_۴ در دمای بالا، شدت زیاد نور، یا کمبود آب تقریباً دو برابر گیاهان C_۳ است.

گیاهان CAM

نوعی دیگر از اختصاصی شدن فتوسنتز در گیاهان بیابانی، مانند کاکتوس وجود دارد. این نوع فتوسنتز را متابولیسم اسید کراسولاسه‌ای یا CAM^۱ می‌نامند. این نوع فتوسنتز، سازشی مهم برای گیاهان ساکن اکوسیستم‌های خشک، یا در وضعیت‌های بسیار خشک است. روزه‌های گیاهان CAM برخلاف گیاهان C_۳ و C_۴ در شب باز می‌شود. این گیاهان در شب دی‌اکسیدکربن را به صورت اسیدهای آلی تثبیت و سپس در واکنش ذخیره می‌کنند. طی روز که دما بالا و رطوبت کم است، روزه‌ها بسته‌اند، تا از انجام تعرق که می‌تواند برای گیاه مرگ‌آور باشد، ممانعت کنند. اسیدهای آلی که در شب تشکیل شده‌اند، در روز دی‌اکسیدکربن آزاد می‌کنند. دی‌اکسیدکربن به درون کلروپلاست‌ها انتشار می‌یابد و وارد چرخه کالوین می‌شود که مولکول‌های پرانرژی مورد نیاز خود را از واکنش‌های نوری فتوسنتز گرفته است. کارایی فتوسنتز نوع CAM چندان بالا نیست. گیاهانی که این نوع فتوسنتز را انجام می‌دهند، گرچه قادر به حفظ بقای خود در گرمای شدیدند، اما معمولاً به کندی رشد می‌کنند.



شکل ۸-۸ - تثبیت کربن در گیاهان C_۴ (الف) و CAM (ب)

۱ - Crassulacean acid metabolism

فعالیت

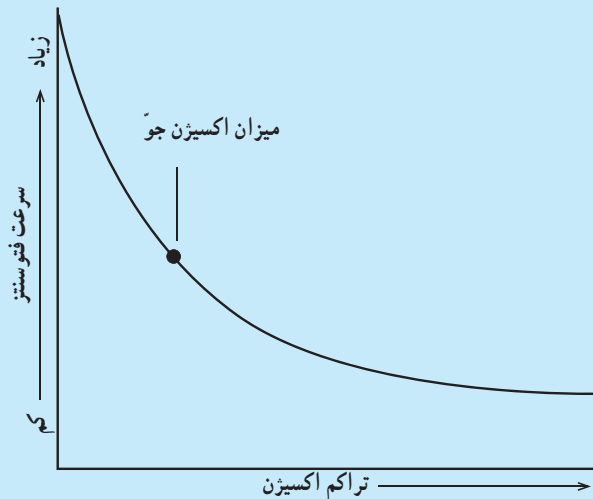


- ۱- بعضی گیاهان گلدانی در نور کم رشد می کنند، اما بعضی دیگر از آنها به نور شدید نیاز دارند. چند گونه از گیاهان گلدانی را که در گلخانه ها، یا گل فروشی ها موجودند از این نظر بررسی کنید. گیاهان گلدانی که در خانه ها نگهداری می شوند بیشتر در کدام دسته قرار می گیرند؟
- ۲- همان طور که در شکل ۷-۸ مشاهده می کنید، بین سلول های غلاف آوندی فضای سلولی یافت نمی شود و این سلول ها به هم فشرده اند. آیا می توانید دلیلی برای این به هم فشردگی سلول های غلاف آوندی ارائه دهید؟

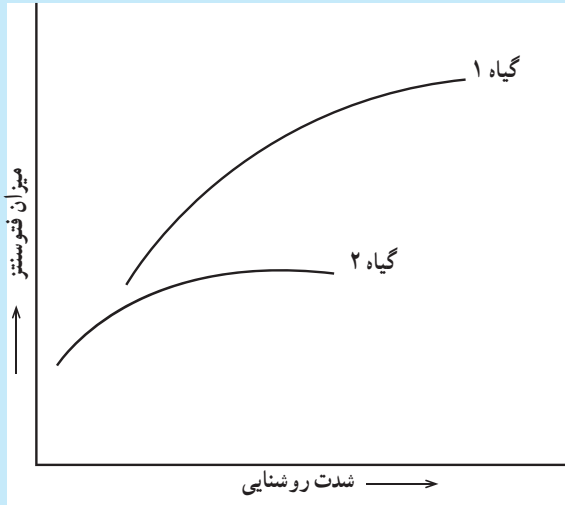
فعالیت



- ۱- نمودار زیر را تفسیر کنید.



۲- با توجه به نمودار زیر درباره نوع فتوسنتز گیاهان ۱ و ۲ بحث کنید.



فعالیت

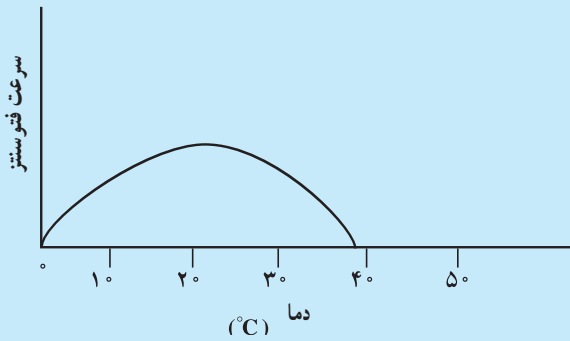


نمودار زیر اثر دما را بر سرعت فتوسنتز نشان می دهد. با توجه به نمودار به این سؤال ها پاسخ

دهید.

۱- اثر دماهای بالا و پایین را بر فتوسنتز شرح دهید.

۲- بهترین دامنه دمایی برای فتوسنتز کدام است؟



خودآزمایی



- ۱- تنفس نوری را توضیح دهید و تأثیر آن را بر فتوسنتز بنویسید.
- ۲- ویژگی فتوسنتز گیاهان CAM چیست؟
- ۳- به طور خلاصه بگویید که موجودات فتوسنتزکننده چگونه انرژی نور را به دام می‌اندازند؟
- ۴- نقش مولکول‌های آب و یون‌های هیدروژن را در زنجیره‌های انتقال الکترون مقایسه کنید.
- ۵- نقش چرخه کالوین را در سومین مرحله از فتوسنتز شرح دهید.
- ۶- نقش هر یک از موارد زیر را در فتوسنتز بیان کنید.
نور، آب، رنگیزه‌ها، ATP، NADPH و دی‌اکسیدکربن
- ۷- عوامل محیطی مؤثر بر فتوسنتز را نام ببرید.
- ۸- NADPH و ATP در چه بخشی از کلروپلاست تشکیل می‌شوند؟
- ۹- اکسیژن حاصل از فتوسنتز از چه واکنشی منشأ می‌گیرد؟

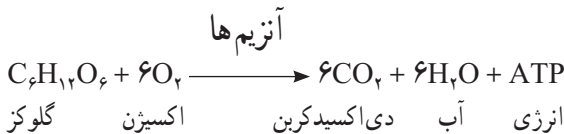
۲ تنفس سلولی

تنفس سلولی ATP تولید می کند.

غذاهایی که می خوریم دارای انرژی هستند. انرژی غذاها در بدن ما به ATP تبدیل می شود. سلول های بدن ما و بیشتر موجودات زنده از طریق فرآیندی به نام تنفس سلولی که مجموعه ای از واکنش های آنزیمی است، انرژی موجود در ترکیب های آلی، مخصوصاً قند را به ATP تبدیل می کنند. اکسیژن هوای تنفسی کارآیی تولید ATP را افزایش می دهد، البته بدون حضور اکسیژن نیز مقداری ATP ساخته می شود. فرآیندهای متابولیسمی را که نیازمند اکسیژن هستند، فرآیندهای هوازی^۱ می نامند. فرآیندهای متابولیسمی که نیاز به اکسیژن ندارند، فرآیندهای بی هوازی^۲ نام دارند.

تولید مولکول های ATP: ATP به دو راه در سلول ها تشکیل می شود. یک راه تولید ATP در سطح پیش ماده است. به این مفهوم که از انتقال یک گروه فسفات از مولکولی فسفات دار به ADP، مولکول ATP ساخته می شود (همان طور که خواهید دید مقداری از ATP حاصل از گلیکولیز به این شکل ساخته می شود). راه دیگر تشکیل ATP، زنجیره انتقال الکترون در میتوکندری هاست. ATP در این راه با استفاده از فسفات معدنی و انرژی حاصل از انتقال الکترون ها (از دهنده الکترون با سطح انرژی بالاتر به گیرنده الکترون با سطح انرژی پایین تر) ساخته می شود.

نگاهی کلی به تنفس سلولی: بخشی از انرژی ترکیب های آلی، به ویژه گلوکز، هنگام تنفس سلولی آزاد می شود. رابطه زیر خلاصه ای از مجموع واکنش های شکستن گلوکز را در تنفس سلولی نشان می دهد:



تنفس سلولی در دو مرحله کلی رخ می دهد (شکل ۹-۸):

مرحله ۱: گلوکز به پیرووات تبدیل و مقدار کمی ATP و NADH* تولید می شود. این مرحله

۱ - Aerobic

۲ - Anaerobic

* نیکوتین آمید آدنین دی نوکلئوتید

گلیکولیز نامیده می‌شود و مرحله بی‌هوازی تنفس را تشکیل می‌دهند.

مرحله ۲: در حضور اکسیژن، از پیرووات و گیرنده‌های الکترونی، مانند $NADH$ و $FADH_2^*$

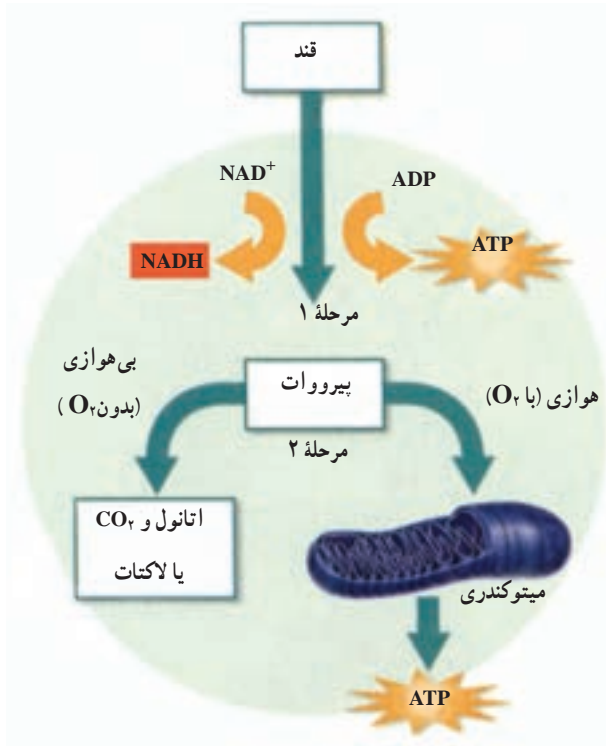
برای ساختن مقادیر فراوانی ATP استفاده می‌شود (مرحله هوازی تنفس). محل این مرحله از تنفس در سلول‌های یوکاریوتی، میتوکندری‌ها و در سلول‌های پروکاریوتی، غشای سلولی است. پیرووات در نبود اکسیژن به لاکتات یا اتانول و دی‌اکسیدکربن تبدیل می‌شود.

در مرحله ۱ گلوکز در فرآیند گلیکولیز شکسته می‌شود.

گلوکز سوخت اولیه برای تنفس سلولی است و از تجزیه قندهای پیچیده‌ای مانند نشاسته، حاصل

می‌شود. اگر میزان کربوهیدرات‌ها به قدری کم باشد که پاسخ‌گوی نیاز موجود زنده نباشد، آن‌گاه

مولکول‌های دیگری، مانند چربی‌ها شکسته می‌شوند و برای ساخت ATP به مصرف می‌رسند. پروتئین‌ها



شکل ۹-۸ - تنفس سلولی. فرآیند تنفس سلولی در دو مرحله انجام می‌شود.

۱- گلوکز در مرحله اول به پیرووات شکسته می‌شود. ۲- در مرحله دوم حضور

اکسیژن تعیین‌کننده ادامه فرآیند است که آیا هوازی باشد یا بی‌هوازی.

* فلاوین آدنین دی‌نوکلئوتید

و نوکلئیک اسیدها نیز برای ساخت ATP به کار می‌روند؛ گرچه سلول‌ها به‌طور معمول از آنها برای ساخت بخش‌های مهم خود استفاده می‌کنند. گلیکولیز اولین مرحلهٔ تنفس سلولی است. این فرآیند درون مادهٔ زمینهٔ سیتوپلاسم سلول رخ می‌دهد. گلوکز در این فرآیند به دو مولکول سه‌کربنی به نام پیرووات تبدیل می‌شود. پیرووات، شکل یونی یک اسیدسه‌کربنی آلی، به نام پیروویک اسید است (یون به مولکولی گفته می‌شود که الکترون گرفته یا از دست داده باشد).

در ضمن شکسته شدن گلوکز تعدادی از اتم‌های هیدروژن آن به یک گیرندهٔ الکترون به نام NAD^+ منتقل می‌شود. حاصل این واکنش تشکیل نوعی ناقل الکترون به نام NADH است. برای این که تنفس سلولی ادامه یابد، الکترون‌های NADH به دیگر ترکیبات آلی داده می‌شود که در نتیجهٔ آن گیرنده‌های الکترون یعنی NAD^+ تشکیل می‌شود. با گرفتن الکترون مجدداً به NADH تبدیل می‌شود. خلاصهٔ گلیکولیز را در شکل ۱۰-۸ مشاهده می‌کنید. گلیکولیز را می‌توان در چهار گام و به شرح زیر بیان کرد:

گام ۱: دو گروه فسفات از دو مولکول ATP به یک مولکول گلوکز منتقل می‌شوند.

گام ۲: ترکیب حاصل به دو مولکول ۳ کربنی فسفات‌دار شکسته می‌شود (هر مولکول سه‌کربنی یک گروه فسفات دارد).

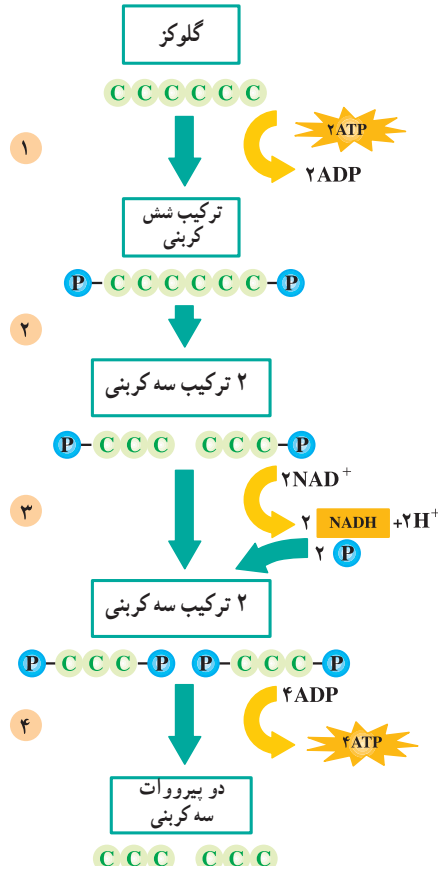
گام ۳: دو مولکول NADH حاصل می‌شود و به هر مولکول ۳ کربنی فسفات‌دار، یک گروه فسفات دیگر نیز منتقل می‌شود.

گام ۴: هر مولکول ۳ کربنی حاصل در گام ۳، به پیرووات تبدیل می‌شود. در این فرآیند ۴ مولکول ATP تولید می‌شود.

در آغاز مسیر گلیکولیز دو مولکول ATP به کار می‌رود و در پایان این مسیر ۴ مولکول ATP تولید می‌شود؛ بنابراین بازده خالص گلیکولیز دو مولکول ATP است؛ هم‌چنین با انجام واکنش‌هایی انرژی ذخیره شده در مولکول NADH آزاد و از آن برای تولید ATP بیشتر استفاده می‌شود.

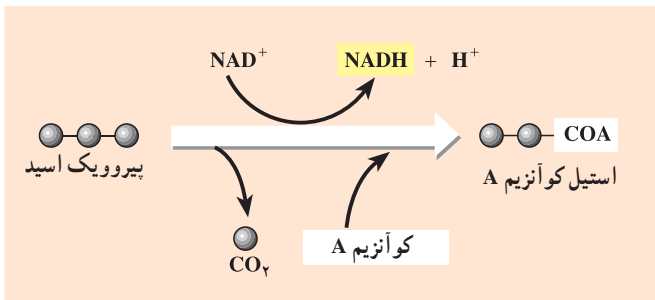
در دو مین مرحلهٔ تنفس سلولی، ATP بیشتری ساخته می‌شود.

پیرووات حاصل از گلیکولیز در صورت وجود اکسیژن وارد میتوکندری‌ها می‌شود و در آن‌جا به یک ترکیب دو کربنی به نام بنیان استیل تبدیل می‌شود. هم‌چنین در این واکنش یک مولکول دی‌اکسیدکربن و یک مولکول NADH نیز تولید می‌شود. بنیان استیل به مولکولی به نام کوآنزیم A (COA) می‌پیوندد



شکل ۱۰-۸ - گلیکولیز. در گلیکولیز به صورت مستقیم دو مولکول ATP تشکیل می شود.

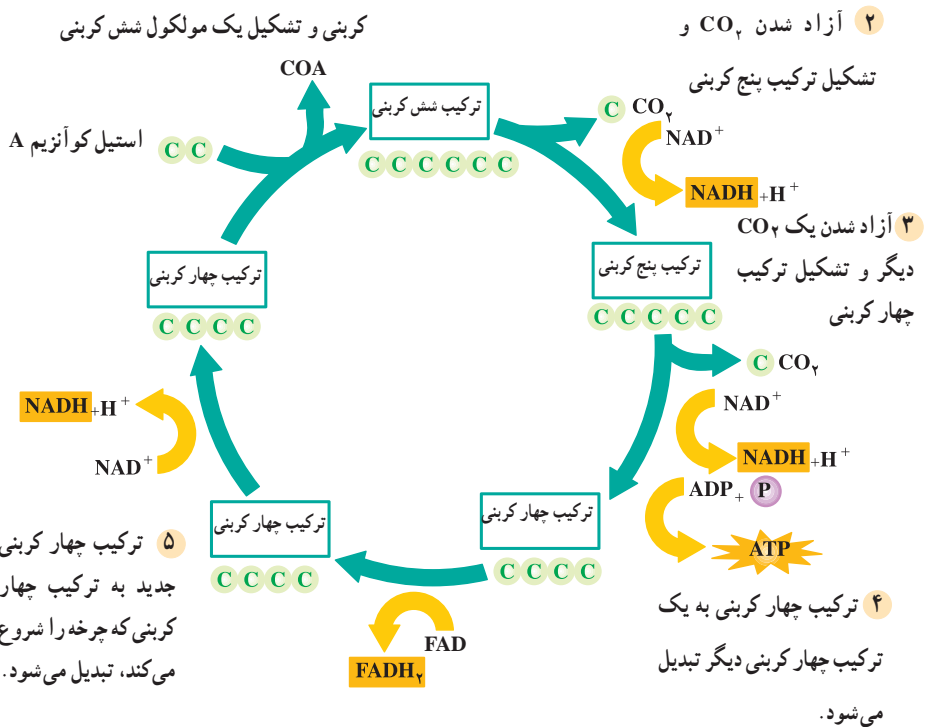
و ترکیبی به نام استیل کوآنزیم A را تشکیل می دهد. این ترکیب سپس وارد چرخه ای به نام چرخه کربس می شود.



شکل ۱۱-۸ - تشکیل استیل کوانزیم A

چرخه کربس : چرخه کربس با ترکیب استیل کوآنزیم A با یک مولکول ۴ کربنی، به نام اگزالوآستات شروع می‌شود. محصول این واکنش تشکیل مولکولی شش کربنی، به نام سیتریک اسید است. همراه با تشکیل سیتریک اسید، کوآنزیم A نیز جدا می‌شود. در ادامه چرخه کربس با انجام مجموعه‌ای از واکنش‌های آنزیمی و طی مراحل مختلف دو مولکول CO_2 آزاد می‌شوند. همچنین ATP و مولکول‌های پیرانژی NADH و FADH_2 تولید می‌شوند. با خروج دو مولکول CO_2 از چرخه، مجدداً مولکول چهار کربنی اگزالوآستات تشکیل می‌شود (شکل ۱۲-۸).

۱ ترکیب استیل کوآنزیم A با یک مولکول چهار



شکل ۱۲-۸ - چرخه کربس

همان‌طور که در شکل ۱۲-۸ می‌بینید، چرخه کربس در پنج گام به شرح زیر انجام می‌شود:

گام ۱: استیل کوآنزیم A به یک مولکول چهار کربنی می‌پیوندد و یک مولکول شش کربنی تولید می‌کند. کوآنزیم A نیز جدا می‌شود.

گام ۲: با جدا شدن از مولکول ۶ کربنی، یک مولکول ۵ کربنی تولید می‌شود. الکترون‌های

حاصل نیز به NAD^+ منتقل می‌شوند و مولکول NADH را می‌سازند.

گام ۳: با خروج CO_2 از مولکول پنج کربنی، مولکول چهار کربنی ساخته می‌شود؛ هم‌چنین یک مولکول ATP و یک مولکول NADH تولید می‌شود.

گام ۴: ترکیب چهار کربنی به مولکول چهار کربنی دیگری تبدیل می‌شود. الکترون‌های حاصل از این تبدیل به یک پذیرنده الکترونی به نام FAD منتقل می‌شوند و یک مولکول FADH_2 تولید می‌کنند. FADH_2 نوعی مولکول حامل الکترون است.

گام ۵: مولکول چهار کربنی حاصل از گام ۴ به اگرالواستات تبدیل و NADH دیگری نیز تولید می‌شود.

در چرخه کربس نه تنها مولکول‌های NADH و FADH_2 که پرانرژی هستند، ایجاد می‌شوند، بلکه مولکول آغازگر چرخه نیز مجدداً تولید می‌شود. چرخه با ورود یک مولکول دیگر استیل کوآنزیم A، مجدداً آغاز می‌شود.

تفکر نقادانه

آنزیمی که در تبدیل پرووات به استیل کوآنزیم A کمک می‌کند به ویتامین B_1 (تیامین) نیاز دارد. تیامین در بدن انسان ساخته نمی‌شود. بر این اساس چه استدلالی در مورد نیازهای تغذیه‌ای انسان می‌کنید؟ کمبود تیامین در سلول‌ها چگونه بر کار آنها تأثیر می‌گذارد؟

بیشتر بدانید



چگونه یک دانشمند موفق باشیم؟

قبلاً اشاره کردیم که در پدیده تنفس سلولی، گلوکز طی مجموعه‌ای از مراحل شیمیایی اکسید می‌شود. بسیاری از این مراحل را دانشمندی آلمانی، به نام «هانس کربس» کشف کرد و به همین دلیل نیز موفق به کسب جایزه نوبل در سال ۱۹۵۳ شد. او پیشنهادهای مفید و جالبی راجع به خصوصیات یک دانشمند موفق دارد که چند مورد از آنها را در این جا به اختصار می‌آوریم:

- از شرایط لازم برای موفقیت در کار علمی، دارا بودن مهارت‌های فنی و علمی است.
- مهارت‌های فنی و علمی شخص را یاری می‌دهند تا با امکانات موجود موفقیت بیشتری کسب کند.
- پژوهشگر باید در راه رسیدن به هدفش سختی‌ها را تحمل کند و نتایج به دست آمده را صریح و روشن بیان کند.

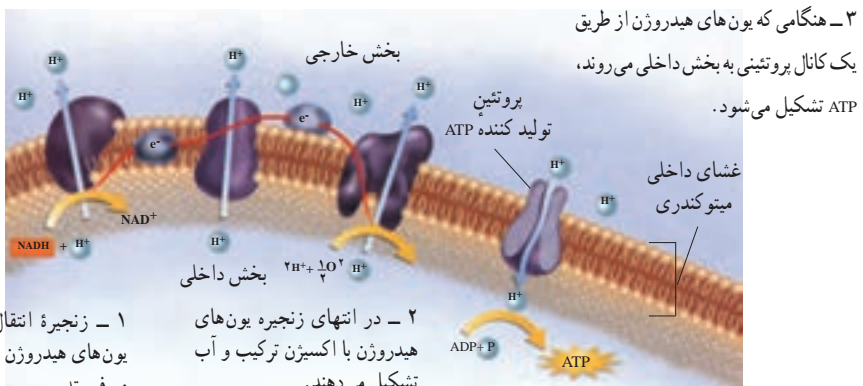
– شاید مهم ترین خصوصیت یک پژوهشگر، تواضع و فروتنی او باشد. این خصوصیت شخص را به استقلال در تفکر و تحلیل می‌رساند و او را در ادامه تحقیقاتش ثابت قدم می‌کند.

– هدف اولیه از تحقیق باید رسیدن به قوانین ارزشمند و اصول صحیح و بنیادی مطلب مورد مطالعه باشد.

علاوه بر ویژگی‌هایی که کریس برشمرده است، توجه به جنبه‌های اخلاقی و کاربرد درست یافته‌های علمی از موارد مهمی است که دانشمندان و پژوهشگران باید آن را در نظر داشته باشند. چنین ضرورتی سبب شده است تا دانشمندان و صاحب‌نظران با تلفیق علم و اخلاق، شاخه‌های جدیدی از علم مانند اخلاق زیستی، اخلاق پزشکی و اخلاق نانو فناوری را شکل دهند.

زنجیره انتقال الکترون: در تنفس هوازی الکترون‌های مولکول‌های NADH و FADH₂

از زنجیره انتقال الکترون می‌گذرند (شکل ۱۳-۸). زنجیره انتقال الکترون سلول‌های یوکاریوتی در غشای داخلی میتوکندری‌ها قرار دارد. انرژی الکترون‌هایی که از این زنجیره می‌گذرند، برای تلمبه کردن یون‌های هیدروژن از بخش داخلی میتوکندری به بخش خارجی آن (فضای بین دو غشای میتوکندری)، مصرف می‌شود. با تجمع یون‌های هیدروژن در بخش خارجی میتوکندری، یک شیب غلظت بین دو سوی غشای داخلی تولید می‌شود. به همین دلیل یون‌های هیدروژن تمایل دارند که وارد بخش درونی میتوکندری شوند. یون‌های هیدروژن از طریق نوعی پروتئین، به بخش درونی میتوکندری می‌روند. این پروتئین هنگام عبور یون‌های هیدروژن با افزودن گروه فسفات به ADP، مولکول ATP می‌سازد. در زنجیره نقل و انتقال الکترون‌ها به ازای هر مولکول NADH، سه مولکول ATP و به ازای هر مولکول



شکل ۱۳-۸- زنجیره انتقال الکترون در تنفس هوازی. زنجیره انتقال الکترون در غشای درونی میتوکندری ATP می‌سازد.

$FADH_2$ ، دو مولکول ATP تولید می‌شود. در انتهای زنجیره انتقال الکترون، یون‌های هیدروژن و الکترون‌ها به مولکول‌های اکسیژن می‌پیوندند و مولکول‌های آب تولید می‌کنند. بنابراین در زنجیره انتقال الکترون، اکسیژن نقش آخرین پذیرنده الکترون را دارد.

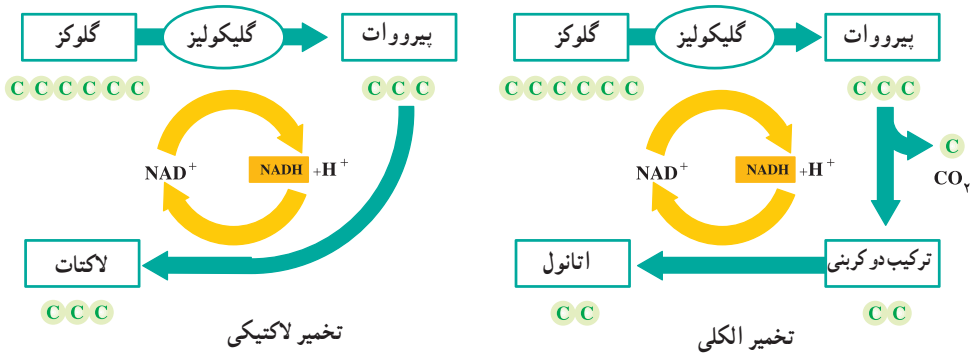
در نبود اکسیژن، تخمیر رخ می‌دهد: اگر اکسیژن کافی برای انجام تنفس هوازی نباشد چه اتفاقی رخ می‌دهد؟ چون آخرین پذیرنده الکترون یعنی اکسیژن وجود ندارد، زنجیره انتقال الکترون کارآمد نیست. بنابراین الکترون‌ها از NADH منتقل نمی‌شوند و NAD^+ بازسازی نمی‌شود. به همین علت وقتی اکسیژن نباشد NAD^+ به طریق دیگری بازسازی می‌شود. در تخمیر الکترون‌هایی که NADH حمل می‌کند به پرووات حاصل از گلیکولیز یا یک پذیرنده آلی دیگر منتقل می‌شوند و آن را احیا می‌کنند که در نتیجه NAD^+ نیز بازسازی می‌شود. این فرایند، یعنی بازسازی NAD^+ با استفاده از یک پذیرنده آلی هیدروژن، تخمیر نامیده می‌شود. به عبارت دیگر تخمیر تجزیه گلوکز در عدم حضور اکسیژن است. باکتری‌ها بیش از ۱۲ نوع تخمیر انجام می‌دهند و از پذیرنده‌های آلی مختلفی برای بازسازی NAD^+ استفاده می‌کنند. تخمیر لاکتیک اسید و تخمیر الکلی، دو نوع مهم تخمیر هستند. از تخمیر لاکتیک اسید که بعضی از باکتری‌ها و قارچ‌ها انجام می‌دهند، برای تولید ماست و انواعی از پنیرها استفاده می‌شود.

تخمیر لاکتیک/اسید: بعضی از موجودات زنده با استفاده از تخمیر لاکتیک اسید، پرووات ۳ کربنی را به لاکتات که آن نیز ۳ کربنی است، تبدیل می‌کنند (شکل ۱۴-۸). لاکتات یون لاکتیک اسید است. مثلاً هنگام ورزش شدید، پروواتی که در ماهیچه‌های ما وجود دارد، در صورت کمبود اکسیژن در سلول‌های ماهیچه‌ای، به لاکتات تبدیل می‌شود. تخمیر موجب می‌شود در صورت کمبود اکسیژن نیز تا موقعی که گلوکز در سلول وجود دارد، فرایند گلیکولیز انجام و ATP تولید شود. لاکتات اضافی با جریان خون از سلول‌های ماهیچه‌ای دور می‌شود. در صورتی که لاکتات از سلول‌های ماهیچه‌ای خارج نشود، مقدار آن افزایش می‌یابد و موجب درد ماهیچه‌ای می‌شود.

تخمیر الکلی: در جاندارانی که تخمیر الکلی رخ می‌دهد، پرووات سه کربنی به اتانول دو کربنی تبدیل می‌شود. در این فرایند CO_2 آزاد می‌شود. تخمیر الکلی یک فرایند دو مرحله‌ای است (شکل ۱۴-۸): نخست پرووات با آزاد شدن CO_2 به ترکیبی دو کربنی تبدیل می‌شود، سپس الکترون‌های یک مولکول NADH به این ترکیب دو کربنی منتقل و اتانول تولید می‌شود. در این نوع تخمیر نیز مولکول NAD^+ بازسازی می‌شود و بنابراین با انجام گلیکولیز تولید ATP ادامه می‌یابد.

پيرووات در تخمير الكلي به اتانول تبديل مي شود و گاز CO_2 توليد مي كند.

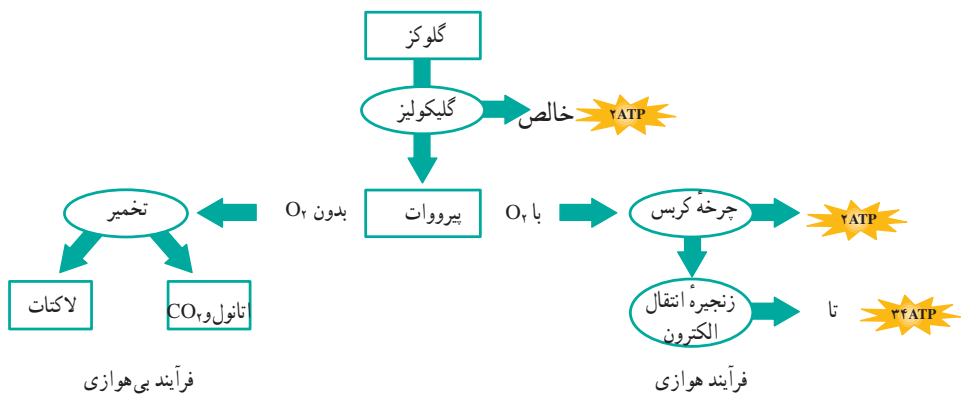
پيرووات در تخمير لاکتيک به لاکتات تبديل مي شود.



شکل ۱۴-۸ - دو نوع تخمير. در نبود اکسيژن با انجام تخمير NAD^+ بازسازي مي شود.

مخمرها از جاندارانی هستند که تخمير الكلي انجام مي دهند و در نانوايي کاربرد دارند. دي اکسيد کربن حاصل از عمل مخمرها موجب ور آمدن خمير مي شود. الکل براي مخمرها سمی و کشنده است. مخمرها تا غلظت حدود ۱۲ درصد الکل را مي توانند تحمل کنند.

مقایسه فرآیندهای تنفس بی هوازی با تنفس هوازی: مقدار کلي ATP که سلول مي تواند از مولکول قند وارد شده به گليکوليز برداشت کند، به وجود يا نبود اکسيژن بستگي دارد. سلول ها در حضور اکسيژن از بيشترين مقدار انرژی بهره مند مي شوند (شکل ۱۵-۸). گلوکز در اولين مرحله از تنفس سلولي (گليکوليز) به مولکول پيرووات شکسته مي شود. گليکوليز فرآيندي بی هوازی است. در اين مرحله بازده خالص ATP دو مولکول است. در مرحله دوم تنفس سلولي، پيرووات يا از مسير هوازی، يا از مسير بی هوازی (تخمير) عبور مي کند. وقتی اکسيژن موجود باشد، تنفس هوازی رخ مي دهد و اگر اکسيژن موجود نباشد تخمير صورت مي گيرد. NAD^+ که در تخمير توليد مي شود، توليد مداوم ATP را ممکن مي سازد. بنابراین در تخمير نيز مقدار کمی ATP توليد مي شود؛ اگرچه بيشترين مقدار ATP سلولي حاصل تنفس هوازی است. به ازای هر مولکول گلوکزي که شکسته مي شود ۲ مولکول ATP به طور مستقيم در چرخه کربس توليد مي شود و حدود ۳۴ مولکول ATP بعداً در زنجيره انتقال الکترون توليد مي شوند.



شکل ۱۵-۸- اثر اکسیژن بر تولید ATP

فعالیت



- ۱- تفاوت‌های اساسی بین تنفس هوازی و بی‌هوازی را شرح دهید.
- ۲- سرنوشت اتم‌های کربن حاصل از تنفس چیست؟
- ۳- توضیح دهید چرا تخمیر فقط تا مدت زمان مشخصی ادامه دارد؟
- ۴- در چه موقعیت‌هایی در گیاهان و سلول‌های جانوری به مدت کوتاهی تنفس بی‌هوازی رخ

می‌دهد؟

فعالیت



- ۱- درباره مواردی که در آنها از تخمیر برای تهیه غذا استفاده می‌کنند و میکروارگانیسم‌هایی که این کار را انجام می‌دهند، تحقیق کنید.
- ۲- درباره نقش تخمیر الکلی در تهیه نان تحقیق کنید.
- ۳- گزارشی از یافته‌های خود بنویسید و در کلاس ارائه دهید.

تفکر نقادانه

گلوکز اضافی خون در کبد به صورت گلیکوژن ذخیره می‌شود. بدن چگونه می‌فهمد که چه موقع باید گلوکز را به گلیکوژن و چه موقع گلیکوژن را به گلوکز تبدیل کند؟

خودآزمایی



- ۱- محصولات گلیکولیز را نام ببرید. نقش هریک از آنها در تنفس سلولی چیست؟
- ۲- نقش چرخه کربس و زنجیره‌های انتقال الکترون را در تنفس هوازی به طور خلاصه بیان کنید.
- ۳- نقش تخمیر را در دومین مرحله تنفس سلولی شرح دهید.
- ۴- تخمیر لاکتیک اسید و تخمیر الکلی را با هم مقایسه کنید.
- ۵- چرا تنفس سلولی با حضور اکسیژن کارایی بیشتری دارد؟