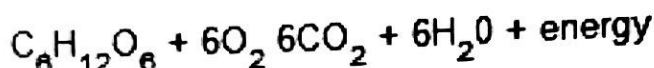


تنفس هوازی

تنفس هوازی^۱ یک فرآیند بیولوژیکی است که به وسیله آن ترکیبات آلی احیا شده به روش کنترل شده اکسیده می‌شوند. در طی تنفس آب، CO₂ و انرژی به شکل ATP تولید می‌شود.



گرچه گلوکز به عنوان ماده اولیه تنفس معرفی می‌گردد اما در یک سلول، کربن احیا شده از پلی‌مرهای گلوکز مثل نشاسته، دی‌ساکاریدهای ساکارز، پلی‌مرهای حاوی فروکتوز (فروکتوزان) و سایر قندها، چربی‌ها، اسیدهای آلی و در موارد ویژه از پروتئین‌ها تأمین می‌گردد. پروتئین‌ها جز در موارد خاص، بندرت در مرحله تنفس مورد استفاده قرار می‌گیرند. برای مثال در برگ‌های جدا شده از گیاه، تجزیه پروتئین‌ها همزمان با تجزیه کربوهیدرات‌ها انجام می‌گیرد. در ضمن تجزیه پروتئین‌ها طی مراحل اولیه جوانه‌زنی بذرهایی که ذخیره پروتئین دارند، مشاهده می‌شود که به عنوان ترکیب پروتئینی به کار برده می‌شوند. این ترکیبات ابتدا به اسیدهای آمینه تجزیه می‌شوند و سپس به مواد واسطه مختلف تنفس تبدیل می‌شوند. ماده اصلی (گهرمایه) تنفسی^۲ در بسیاری از بافت‌های ذخیره، کربوهیدرات است. برای مثال نشاسته در سیب زمینی و اینولین را در آرتیشو می‌توان ذکر نمود. واکنش‌های مربوط به تنفس شامل مراحل گلیکولیز^۳، چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید^۴ (TCA) و زنجیره انتقال الکترون است (شکل ۱-۳). مرحله گلیکولیز توسط برخی از آنزیم‌ها و در سیتوسول میتوکندری انجام می‌گیرد اما مرحله تری‌کربوکسیلیک اسید و زنجیره انتقال الکترون در میتوکندری^۵ به وقوع می‌پیوندد. تمامی کربن وارد شده به مسیر تنفس به صورت CO₂ در نمی‌آید و امکان تولید

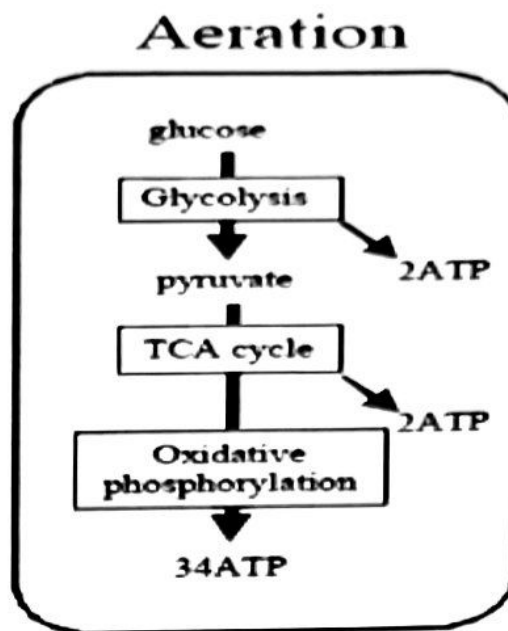
1 - Aerobic respiration

2 - Respiratory substrates

3 - Glycolysis

4 - Tricarboxylic Acid Cycle (TCA)

5 - Mitochondrion



شکل ۱-۳ مراحل عمده واکنش‌های تنفس. واکنش‌های مربوط به تنفس شامل مراحل گلیکولیز، چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید (TCA) و زنجیره انتقال الکترون است (اقتباس تصویر از کتاب فیزیولوژی تنفس‌های محیطی و مکانیسم‌های مقاومت در گیاهان باغی، جلد دوم).

ترکیبات حدواسط^۱ در مسیرهای گلیکولیز و چرخه TCA فراهم می‌گردد که می‌تواند نقاط شروع برای سنتز مواد دیگر باشد. از این ترکیبات حدواسط می‌توان به چندین اسیدآمین، پنتوزها که در دیواره سلولی و بیوسنتز نوکلئوتیدها به کار می‌روند، ترکیبات اولیه سازنده پورفیرین^۲، ترکیبات اولیه (استیل کوآنزیم A)^۳ مورد نیاز برای ساخت اسیدهای چرب و ترکیبات ایزوپرنوئید (کاروتنوئیدها، جیبرلین‌ها و اسید آبسیسیک) و غیره اشاره نمود.

مسیر گلیکولیز

اولین مرحله تنفس مسیر گلیکولیز است که آن را مسیر EMP^۴ نیز می‌نامند. در این مرحله نیاز به اکسیژن نیست. بنابراین فرآیند گلیکولیز می‌تواند روش مقدماتی برای تولید انرژی در بافت‌های

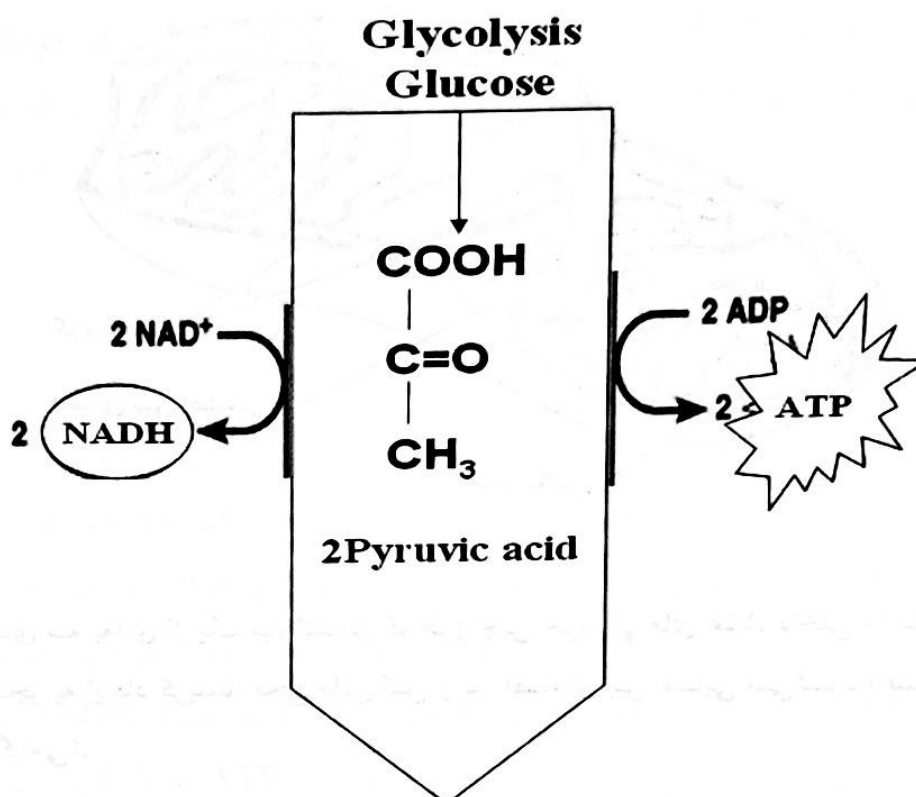
1 - Intermediates

2 - Porphyrin

3 - Acetyl-CoA

4 - Embden-Meyerhof-Paranas (EMP)

گیاهی که مواجه با کمبود اکسیژن هستند (همانند غرقاب شدن ریشه‌ها) باشد. زیرا در مسیر فوق‌الذکر به مقدار کم ATP و نیکوتین‌آمید آدنین دی‌نوکلئوتید (NADH) تولید می‌شود و در نهایت ۲ مولکول پیرووات حاصل می‌شود. دو مولکول ATP به ازای هر مولکول گلوکز تولید می‌شود. در نهایت مسیر گلیکولیز، ۲ مولکول NADH، ۲ مولکول ATP و ۲ مولکول پیرووات تولید می‌گردد (شکل ۲-۳). در برخی از محصولات نظیر موز، مسیر گلیکولیز می‌تواند در دو جهت گلیکولیتیک^۱ و گلیکونئوزنز^۲، انجام گیرد. در مسیر گلیکولیتیک، گلوکز به پیرووات تجزیه می‌شود و در نتیجه، انرژی ذخیره‌ای در ملکول قند آزاد می‌شود. در مسیر گلیکونئوزنز تولید مجدد قند انجام می‌گیرد و میوه شیرین می‌شود.

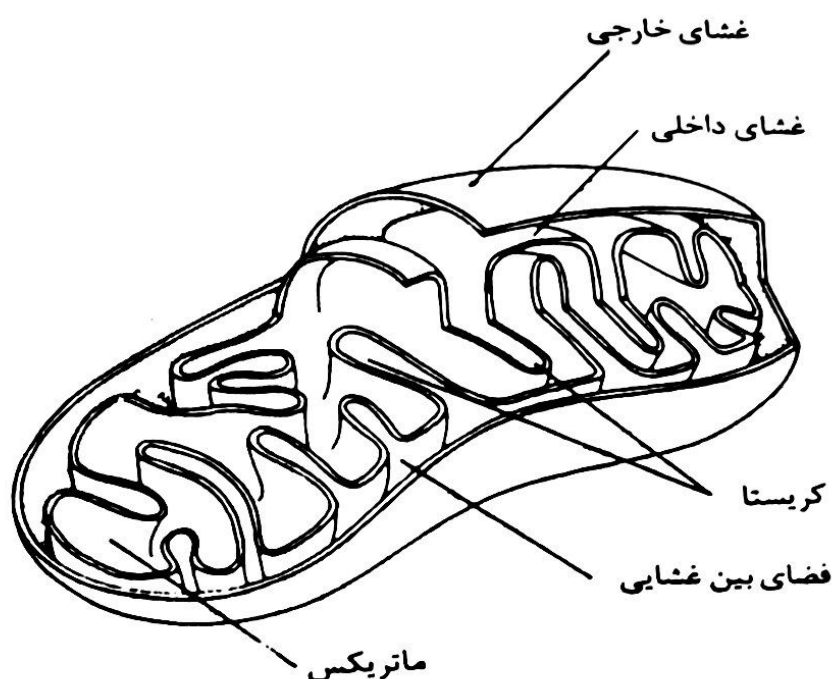


شکل ۲-۳ مسیر ساده گلیکولیز. در این مسیر ۲ مولکول NADH، ۲ مولکول ATP و ۲ مولکول پیرووات تولید می‌گردد (اقتباس تصویر از Biology of Plants).

-
- 1 - Glycolytic pathway
 - 2 - Glyconeogenic pathway

چرخه تری کربوکسیلیک اسید

این چرخه که به چرخه اسید سیتریک^۱ و یا چرخه کربس^۲ نیز مشهور است، در میتوکندری انجام می‌گیرد. میتوکندری یکی از اندامک‌های سلول گیاهی بوده، حاوی یک غشای خارجی و غشای داخلی چین خورده بنام کریستا^۳ است. حد فاصل دو غشاء را فضای بین غشایی^۴ و فاز آبی داخلی میتوکندری را ماتریکس^۵ می‌نامند (شکل ۳-۳).



شکل ۳-۳ نمای سه بعدی از یک میتوکندری که طرز چین خوردگی‌های غشاء داخلی را نشان می‌دهد. این چین خوردگی‌ها منجر به ایجاد کریستا، محل ماتریکس و نیز فضاهاى بین غشایی می‌شود (اقتباس تصویر از کتاب فیزیولوژی گیاهی).

-
- 1 - Citric acid cycle
 - 2 - Krebs cycle
 - 3 - Cristae
 - 4 - Intermembrane space
 - 5 - Matrix

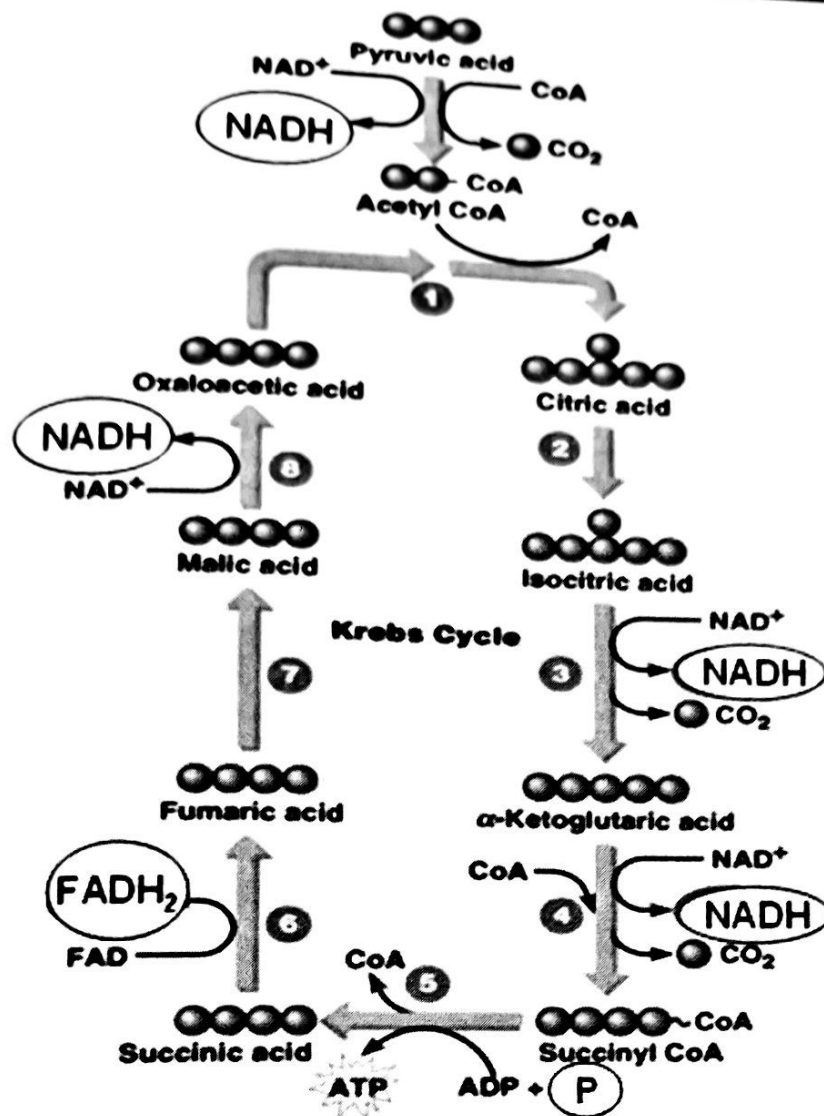
چرخه TCA دومین مرحله تنفس است که در داخل ماتریکس انجام می‌گیرد. هر مولکول پیرووات تولید شده در مسیر گلیکولیز پس از واکنش NADH، اسید استیک تولید می‌کند و آنزیم این واکنش پیرووات دهیدروژناز^۱ است که ابتدا پیرووات را به استیل کوآنزیم A تبدیل نموده سپس آنزیم سیتات سنتاز آن را به سیترات تبدیل می‌کند.

سیترات تولید شده به ایزوسیترات تبدیل می‌شود. سوکسینیل کوآنزیم A توسط آنزیم سوکسینیل کوآنزیم A سنتاز موجب ساخته شدن یک مولکول ATP می‌شود و این واکنش از نوع ماده اصلی (گهرمایه) فسفوریلاسیون^۲ است. در اتمام این چرخه، اگزالواستات تولید می‌شود و این ماده دوباره با یک استیل کوآنزیم A ترکیب شده و چرخه را ادامه می‌دهد. در اکسیداسیون مرحله‌ای^۳ پیرووات، در چرخه TCA، ۳ مولکول CO₂، ۴ مولکول NADH، یک مولکول فلاوین آدنین دی‌نوکلئوتید احیا شده (FADH₂) و یک مولکول ATP تولید می‌شود. با احتساب ۲ مولکول پیرووات به وجود آمده در مسیر گلیکولیز، بنابراین جمعاً ۸ مولکول NADH و ۲ مولکول FADH₂، ۲ مولکول ATP و نیز ۶ مولکول CO₂ ساخته می‌شود (شکل ۴-۳).

زنجیره انتقال الکترون

هر مولکول گلوکز که از طریق مسیر گلیکولیز و چرخه TCA اکسیده می‌شود ۲ مولکول NADH در سیتوسول و ۸ مولکول NADH و ۲ مولکول FADH₂ در ماتریکس میتوکندری تولید می‌شود. این ترکیبات احیا شده از طریق ناقلین الکترون (نظیر سیتوکروم a، b و c) اکسیده می‌شوند و الکترون‌ها به اکسیژن که آخرین گیرنده الکترون در فرآیند تنفس است، منتقل شده و موجب احیای آن به مولکول آب می‌گردند (شکل ۵-۳). نقش زنجیره انتقال الکترون، انجام اکسیداسیون NADH و FADH₂ است که در طی این فرآیند بخشی از انرژی آزاد حاصله برای ساخت ATP به کار گرفته می‌شود که آن را

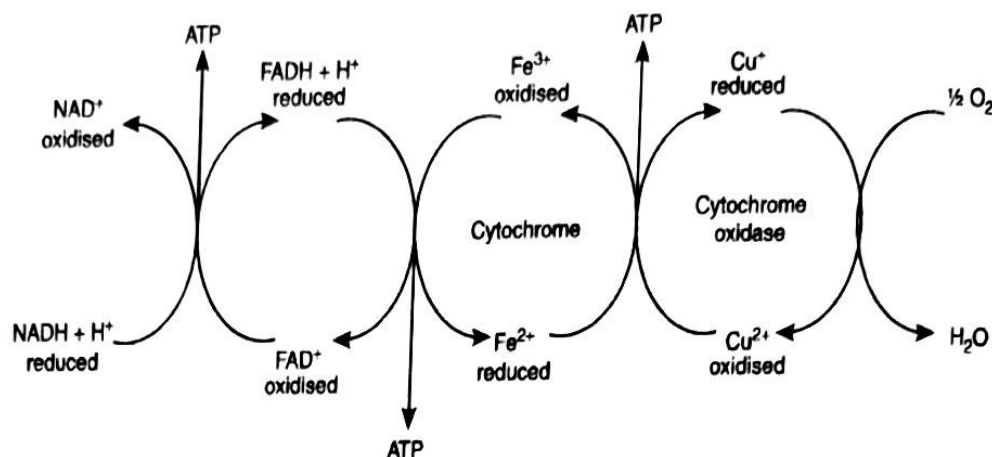
1 - Pyruvate dehydrogenase
2 - Substrate phosphorylation
3 - Stepwise



شکل ۳-۴ چرخه کربس (Krebs Cycle) و یا تری کربوکسیلیک اسید (TCA) (اقتباس تصویر از Biology of Plants).

فسفوریلاسیون اکسیداتیو^۱ می نامند. البته مکانیزم پذیرفته شده فعلی ساخت ATP در میتوکندری بر فرضیه شیمیواسموتیک^۲ بنا نهاده شده است. در ازای اکسید شدن هر مولکول NADH و FADH₂ ۲ الکترون آزاد می شود. در ازای انتقال ۴ الکترون به O₂ و احیای آن، ۲ مولکول آب تولید می شود. اکسیداسیون کامل یک مولکول گلوکز منجر به تشکیل ۴ مولکول ATP به وسیله فسفوریلاسیون

1 - Oxidative phosphorylation
2 - Chemiosmotic hypothesis



شکل ۳-۵ زنجیره تنفسی. NADH و FADH₂ به وجود آمده در مسیر گلیکولیز و چرخه TCA، از طریق ناقلین الکترون (نظیر سیتوکروم a، b و c) اکسیده می‌شوند و الکترون‌ها به اکسیژن که آخرین گیرنده الکترون در فرآیند تنفس است، منتقل شده و موجب احیای آن به مولکول آب می‌گردند (اقتباس تصویر از Biology of Plants).

سوبستراتی (۲ مولکول در طی گلیکولیز و ۲ مولکول در چرخه TCA) می‌شود و در ضمن از اکسیداسیون ۱۰ مولکول NADH و ۲ مولکول FADH₂ جمعاً ۲۸ مولکول ATP تشکیل می‌شود. بنابراین ۳۲ مولکول ATP از اکسیداسیون یک مولکول گلوکز تولید می‌گردد. باید توجه داشت که در محاسبه این عدد از اعداد گرد شده تعداد ATP ساخته شده (در طی اکسیداسیون هر مولکول NADH خارجی یا ماتریکس و سوکسینات) و نه اعداد حقیقی استفاده شده است. در منابع مختلف ATP تولید شده از یک مولکول گلوکز، بین ۲۹ الی ۳۸ مولکول اعلام گردیده است.

آب تولید شده در جریان تنفس را آب متابولسمی می‌نامند که در سلول مصرف می‌شود. به طور کلی، انرژی آزاد شده در اثر اکسید شدن قندها، در مواردی نظیر واکنش‌های متابولیکی جهت حفظ نظم و سازمان سلول، جابه جایی متابولیت‌ها در سلول، رشد و نمو و تکامل گیاه و حفظ تراوایی غشاها مورد استفاده قرار می‌گیرند. تجزیه مولکول‌های آلی باید طی مراحل مختلف، تدریجی انجام گیرد تا به طور موثر انرژی تولید شده مورد مصرف قرار گیرد. همچنین مولکول‌های پیچیده‌ای از قبیل پروتئین، اسید نوکلئیک، لیپید یا پلی ساکارید نیز طی مراحل متعددی ساخته می‌شود. در اکثر موارد مولکول‌های ساده‌ای که مولکول‌های بزرگ را می‌سازند، باید فعال گردند تا انرژی کافی برای انجام

واکنش تولید شود. بنابراین، ساخته شدن مولکول در مسیری انجام می‌گیرد که پیچیده‌تر از مسیر تجزیه آن است.

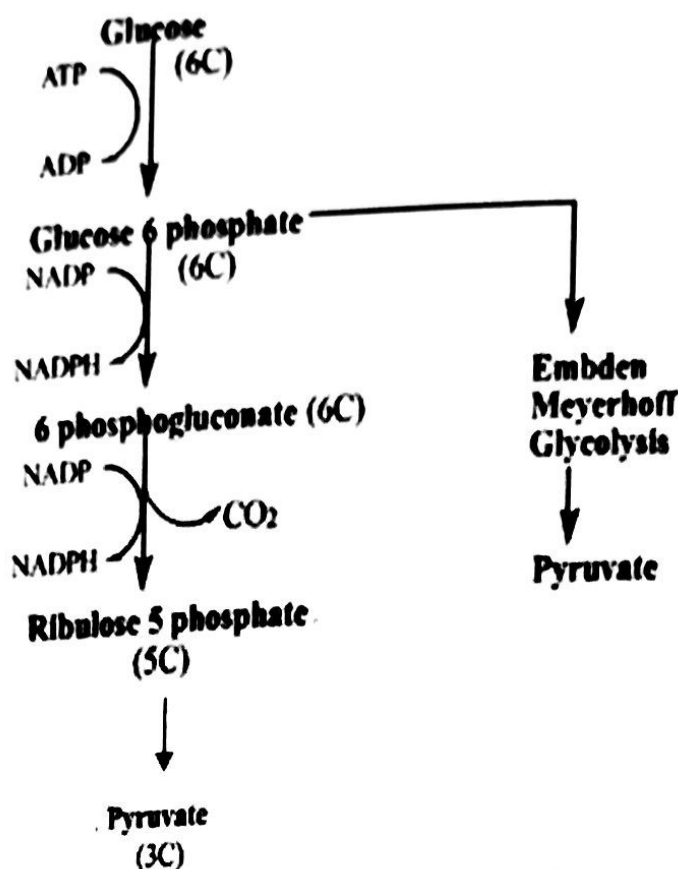
مسیر پنتوز فسفات

گاهی اوقات مولکول گلوکز به جای این که از طریق مسیر گلیکولیز اکسیده شود، از مسیر اکسایشی پنتوزفسفات^۱ (هگزوز مونوفسفات^۲) اکسیده می‌شود. در این مسیر، گلوکز ۶- فسفات به قند پنج کربنی بنام ریبولوز ۵- فسفات تبدیل می‌شود. این پدیده با از دست دادن یک مولکول CO_2 و تولید ۲ مولکول NADPH صورت می‌گیرد. در باقی مانده واکنش‌های این مسیر، ریبولوز ۵- فسفات به مواد حدواسط نظیر آلدئید ۳- فسفات و فروکتوز ۶- فسفات تبدیل می‌شود (شکل ۶-۳). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که ۸۰-۹۵ درصد از کربوهیدرات‌ها از مسیر گلیکولیز اکسیده می‌شوند. با تمایز سلول‌های مریستمی سهم مسیر پنتوزفسفات نیز افزایش می‌یابد. در طی دو مرحله این مسیر، NADPH تولید می‌شود که در انجام مراحل حیاتی مرتبط با واکنش‌های بیوستزی مختلف سیئوسول مورد مصرف قرار می‌گیرد. همچنین قندهای پنج کربنی به روش‌های مختلف مورد مصرف قرار می‌گیرند. این قندها احتمال دارد جزو پلیمرهای (پنتوزان) دیواره سلولی گردند و یا در متابولیسم مصرف شده، دی‌اکسیدکربن، آب و ATP تولید نمایند. همچنین، قندهای مذکور جزو ترکیب DNA و RNA در می‌آیند یا در ساخته شدن ترکیبات پر انرژی مانند ATP مصرف می‌شوند. مسیر پنتوز فسفات هنگامی ترجیح داده می‌شود که به مقادیر زیادی از قند پنج کربنی نیاز باشد و همچنین NADPH به جای NADH به عنوان منبع انرژی برای فعالیت‌های ترکیب‌سازی نیاز باشد.

هر دو مسیر گلیکولیز و پنتوزفسفات تا حدودی در همه بافت‌ها انجام می‌گیرد، اما اندازه‌گیری دقیق سهم هر یک کار دشواری است. در میوه گوجه فرنگی سهم مسیر پنتوز فسفات تنها ۱۶ درصد و در برخی از بافت‌ها نظیر ریشه‌های غده‌ای ۵۰-۲۵ درصد است.

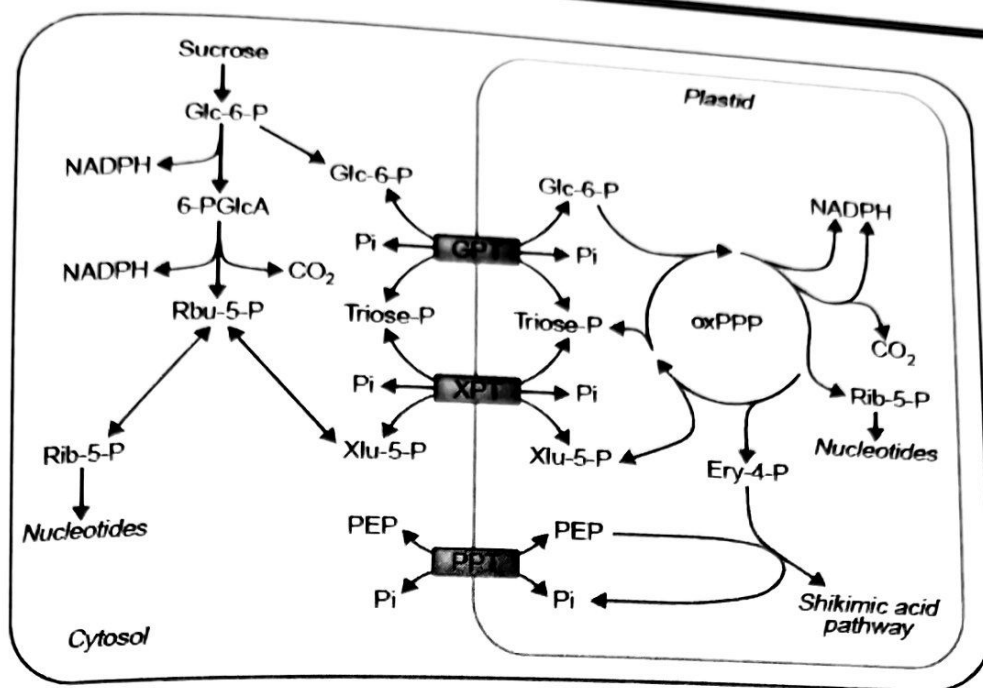
1 - Oxidative pentosephosphate pathway (OPPP)

2 - Hexose monophosphate shunt



شکل ۳-۶ مسیر پنتوز فسفات. گاهی اوقات مولکول گلوکز به جای اینکه از طریق مسیر گلیکولیز اکسیده شود، از مسیر اکسایشی پنتوز فسفات اکسیده می‌شود. در این مسیر، گلوکز ۶- فسفات به قند پنج کربنی بنام ریبولوز ۵- فسفات تبدیل می‌شود. این کار با از دست دادن یک مولکول CO_2 و تولید دو مولکول NADPH صورت می‌گیرد. (اقتباس تصویر از Biology of Plants).

در این مسیر ریبوز ۵- فسفات نیز تولید می‌شود که پیش ماده ریبوز و دی‌اکسی‌ریبوز است و در ساخته شدن DNA و RNA به کار برده می‌شود. ترکیب دیگر این مسیر اریتروز ۴- فسفات است که در تولید ترکیبات فنولی با فسفوانول پیرووات ترکیب می‌شود (شکل ۳-۷).

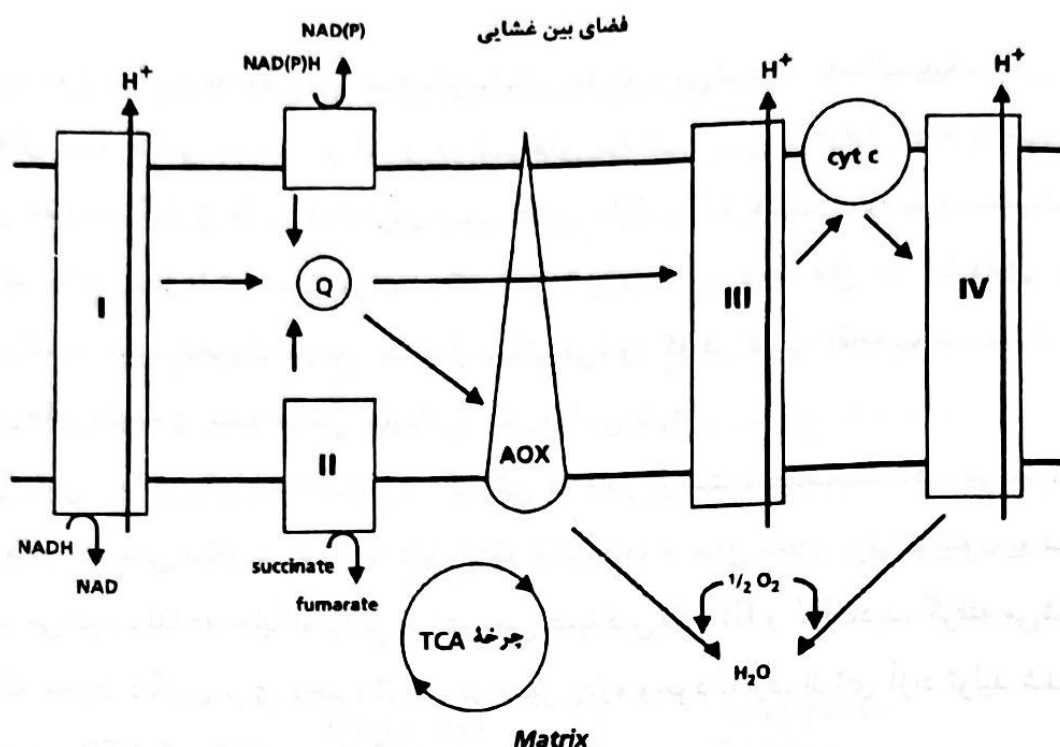


شکل ۷-۳ مسیر پنتوزفسفات. در این مسیر ریبوز ۵- فسفات نیز تولید می‌شود که پیش ماده ریبوز و دی‌اکسی‌ریبوز است و در ساخته شدن RNA و DNA به کار برده می‌شود (اقتباس تصویر از Current Opinion in Plant Biology).

تنفس جایگزین

در میتوکندری‌ها کمپلکس اصلی در رابطه با انتقال الکترون و یک کمپلکس مرتبط با فسفوریلاسیون اکسیداتیو^۱ وجود دارد. در ضمن دو مولکول کوچک به نام‌های مخزن یوبی‌کوئینون^۲ (Q) و سیتوکروم C موجود است و همه آنها در غشاء میتوکندریایی مستقر هستند و در انتقال الکترون نقش دارند. همچنین در غشاء میتوکندری، آنزیم اکسیداز مقاوم به سیانید^۳ وجود دارد. کمپلکس I محل ورودی الکترون‌ها از NADH بوده و این کمپلکس محل خروج پروتون است و با تولید ATP در ارتباط است. الکترون‌ها از طریق کمپلکس II وارد زنجیره تنفسی می‌شوند و به یوبی‌کوئینون می‌رسند (شکل ۸-۳). همچنین NADPH که در خارج میتوکندری تولید می‌شود، الکترون‌های خود را به

- 1 - Oxidative phosphorylation
- 2 - Ubiquinone pool
- 3 - Cyanide-resistance oxidase



شکل ۸-۳ کمپلکس‌های انتقال‌دهنده الکترون در زنجیره تنفسی در میتوکندری‌ها و مسیر تنفس جایگزین (اقتباس تصویر از کتاب اکوفیزیولوژی گیاهی، جلد ۱).

مخزن یوبی کوئینون منتقل می‌کند. کمپلکس III الکترون‌ها را از یوبی کوئینون به سیتوکروم C منتقل می‌کند. سیتوکروم C درازای دریافت هر جفت الکترون، ۴ پروتون خارج می‌کند و دومین جایگاه آزادکننده پروتون است. کمپلکس IV، اکسیداز نهایی مسیر سیتوکروم بوده و الکترون‌ها را به اکسیژن منتقل می‌کند.

به دلیل وجود مسیر انتقال الکترون از طریق مسیر جایگزین سیانیدین^۱ که مسیر چاره^۲ (ثانویه) و یا تنفس مقاوم به سیانید^۳ نیز نامیده می‌شود، الکترون‌های وارد شده به مخزن یوبی کوئینون، از طریق مسیر جایگزین به اکسیژن می‌رسند. در این پدیده آنزیم اکسیداز مقاوم به سیانید، نقش دارد. در انتهای این مسیر، آنزیم اکسیداز مقاوم به سیانید قرار دارد و واکنش احیای ۴ الکترونی اکسیژن به آب را به عهده

1 - Cyanidine alternative pathway

2 - Alternative pathway

3 - Cyanide-resistant respiration

می‌گیرد. این ترکیب به وسیله‌ی اسیدسالیسیلیک^۱ متوقف می‌شود. اسیدسالیسیلیک یکی از تنظیم کننده‌های رشد گیاهی به‌شمار می‌آید و در تنش‌های مختلف ناشی از عوامل زنده یا غیرزنده سبب افزایش مقاومت گیاه از طریق فعال کردن مسیر تنفس جایگزین^۲ و کسب مقاومت سیستمیک (بدنی)^۳ می‌شود. نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که تیمار میوه و سبزی‌ها قبل از انبارداری به وسیله نیتریک‌اکسید، سبب تحریک تجمع اسیدسالیسیلیک می‌شود که در کسب مقاومت سیستمیک در میوه و سبزی‌های نگهداری شده در طی انبارداری نقش اساسی دارد.

و سبزی‌های نگهداری شده در طی انبارداری نقش اساسی دارد. براساس آزمایش‌های انجام شده، در گیاهانی که قادر به سنتز اسیدسالیسیلیک نمی‌باشند، سیستم کسب مقاومت بدنی فعال نمی‌شود. به دلیل اینکه الکترون‌ها از محل مخزن یوبی‌کوئینون به مسیر چاره منحرف می‌شوند، لذا دو جایگاه تبدیل انرژی یعنی کمپلکس‌های III و IV نادیده گرفته می‌شود. از آن جایی که مخزن دیگری برای ذخیره انرژی در مسیر چاره وجود ندارد، انرژی آزاد تولید شده که باید صرف تولید ATP گردد، به صورت گرما، هدر می‌رود.

البته در اکثر محصولات، سرعت تنفس مقاوم به سیانید در حد پایینی بوده و گرمای قابل توجهی تولید نمی‌کنند. در برخی محصولات قبل از اوج تنفسی (نقطه عطف تنفسی)^۴ اسید سالیسیلیک جمع می‌شود. در نتیجه این پدیده دما افزایش یافته و ترکیبات معطر نظیر آمین‌های بودار^۵ آزاد می‌شود. قبل از نقطه عطف تنفسی، اکسیداز مقاوم به سیانید به حالت احیا شده و فعال می‌شود.

بعضی از محققان معتقدند که مسیر چاره به‌عنوان یک سرریز انرژی^۶ (لبریزگاه انرژی) عمل می‌کند و ترکیبات شیمیایی مازاد تنفس که در ذخیره و سنتز ATP مصرف می‌شوند را اکسید می‌کند (شکل ۹-۳). در مسیر جایگزین، انتقال الکترون به اکسیژن از طریق مسیر چاره (ثانویه) نسبت به مسیر سیتوکروم، فقط سبب تولید یک‌سوم ATP می‌شود. فعالیت اکسیداز ثانویه از تولید سوپراکسید^۷ و یا پراکسید هیدروژن^۸ جلوگیری می‌کند. زیرا سوپراکسید هنگامی که مسیر سیتوکروم به‌دلایل مختلف نظیر

1 - Salicylic acid (SA)

2 - Alternative respiration pathway

3 - Systemic acquired resistance (SAR)

4 - Respiration crisis

5 - Odoriferous amines

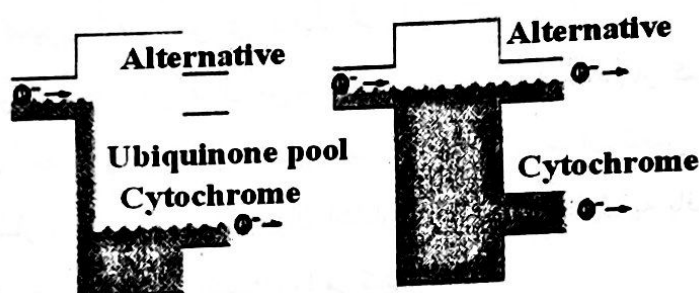
6 - Energy overflow

7 - Superoxide

8 - Hydrogen peroxide

تنش‌ها آسیب می‌بیند، فعال می‌شود. سوپراکسید همانند دیگر رادیکال‌های آزاد، سمی است و موجب اختلال در فعالیت‌های متابولیکی می‌شود.

در صورت تقاضای کمتر به ATP و اشباع شدن مسیر سیتوکروم، فعالیت مسیر ثانویه (چار) افزایش می‌یابد. نتایج تحقیقات نشان می‌دهد آن گروه از بازدارنده‌های مسیر سیتوکرومی که منجر به تولید سوپراکسید می‌شوند، نظیر تنش‌هایی که محصولات با آن مواجه می‌شوند، موجب بروز اکسیداز ثانویه می‌شوند. بنابراین، انواع اکسیژن فعال در میتوکندری‌ها علایم القاءکننده سنتز اکسیداز ثانویه هستند. همچنین برخی از بازدارنده‌های مسیر سیتوکرومی نظیر سیانید (CN⁻)^۱، سولفید، دی‌اکسیدکربن و نیتریک اکسید (NO) گاهی اوقات به چنان غلظت بالایی می‌رسند که مسیر سیتوکرومی را متوقف می‌کنند.



مرحله غیر فعال مسیر جایگزین
مسیر سیتوکروم اشباع نیست

مرحله فعال مسیر جایگزین
مسیر سیتوکروم اشباع شده

شکل ۳-۹ مدل پیشنهاد شده برای مسیر تنفس جایگزین. مسیر چاره به‌عنوان یک سرریز انرژی (لبریزگاه انرژی) عمل می‌کند و ترکیبات شیمیایی مازاد تنفس که در ذخیره و سنتز ATP مصرف می‌شوند را اکسید می‌کند (اقتباس تصویر از Biology of Plants).

تنفس بی‌هوازی

بعد از مسیر گلیکولیز در صورت عدم وجود O₂ در محیط، پیرووات تولید شده مسیر دیگری را طی می‌کند که آن را تنفس بی‌هوازی و یا تخمیر^۲ می‌نامند. در این مسیر از مولکول پیرووات، ۲

1 - Cyanide

2 - Anaerobic respiration or Fermentation

مولکول استالدئید و ۲ مولکول CO_2 تولید می‌شود. تبدیل استالدئید به الکل اتیلیک نیاز به ۲ مولکول NADH دارد که از مسیر گلیکولیز تأمین می‌شود. بنابراین در این فرآیند ۲ مولکول ATP از مسیر گلیکولیز و ۲ مولکول CO_2 تولید می‌شود. به طور کلی از یک مولکول گلوکز، ۲ مولکول ATP ساخته می‌شود، لذا راندمان تخمیر بی‌هوازی یعنی انرژی ذخیره شده به صورت ATP در حدود ۴ درصد است. بخش اعظم انرژی موجود در گلوکز به وسیله محصول تخمیر نظیر لاکتات و یا اتانول باقی می‌ماند.

افزایش مصرف مواد را در شرایط بی‌هوازی که جانشین شرایط هوازی می‌گردد، اثر پاستور^۱ می‌نامند. به عبارت دیگر محل تلاقی تنفس هوازی و بی‌هوازی است. اگر در محیط میزان اکسیژن به قدری باشد که موجب توقف عمل تخمیر گردد و اثری از الکل مشاهده نشود، نقطه خاموشی^۲ نامیده می‌شود و با افزایش اکسیژن، تنفس هوازی افزایش می‌یابد.

مسیر تنفس بی‌هوازی^۳ هنگامی فعال می‌شود که میوه و سبزی‌ها دچار کمبود اکسیژن می‌شوند. فشار بحرانی اکسیژن^۴ مقداری از فشار اکسیژن است که در آن میزان تنفس در اثر کمبود اکسیژن کاهش می‌یابد. در فشار بحرانی اکسیژن، میزان انتشار اکسیژن از محلول به بافت و از یک سلول به سلول دیگر به زحمت جبران مصرف اکسیژن را می‌کند.

هنگامی که تنفس در دماهای پایین کاهش یابد، فشار بحرانی اکسیژن دچار افت می‌شود و این شرایط به حجم بافت و فشردگی سلول‌ها نیز بستگی دارد. میوه‌های بزرگتر و حجیم به دلیل داشتن فضاهای بین سلولی^۵ بزرگتر قادر به حفظ تنفس هوازی بوده و در این حالت امکان انتشار^۶ گازها به سهولت فراهم می‌شود. برای سلول‌های منفرد، فشار جزئی^۷ $0/01$ اتمسفر اکسیژن کافی است. زیرا انتشار در فواصل کوتاه، اکسیژن مورد نیاز میتوکندری‌ها را فراهم می‌کند.

1 - Pasteur effect

2 - Extinction point

3 - Anaerobic respiration

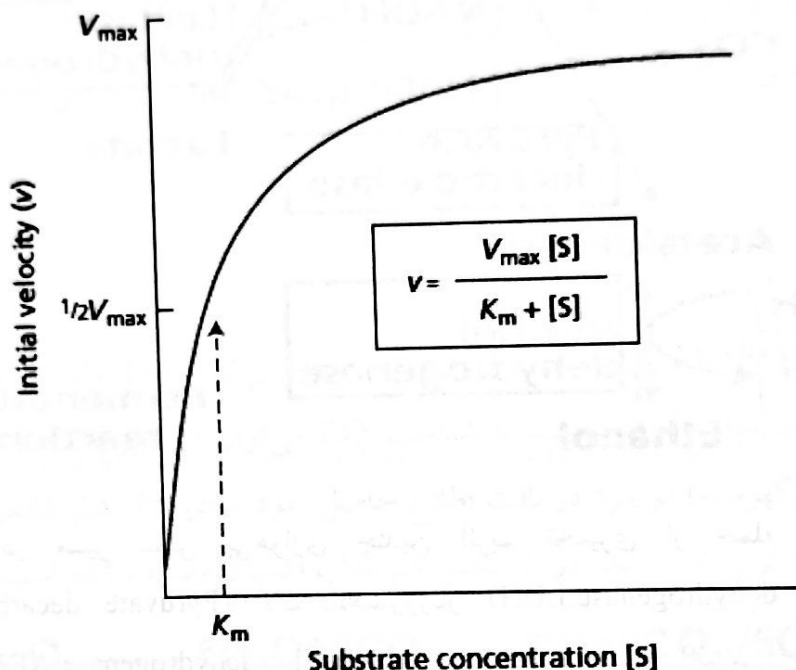
4 - Critical oxygen pressure (COP)

5 - Intercellular spaces

6 - Diffusion

7 - Partial pressure

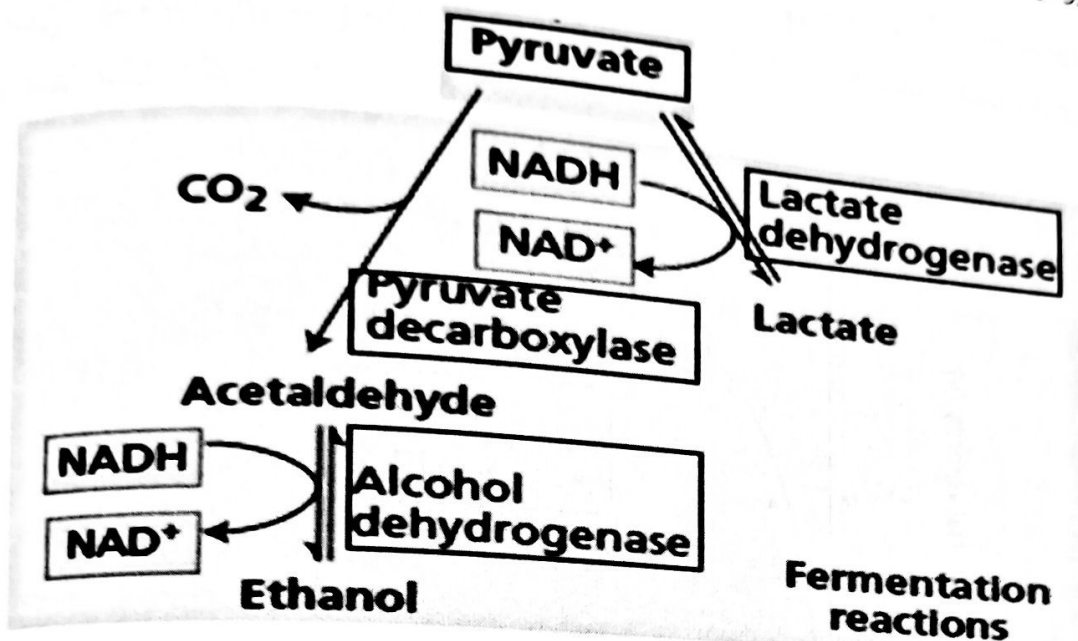
مقدار k_m (ثابت میکائلیس و منتن)^۱ برای سیتوکروم اکسیداز^۲ ۰/۱ الی ۱ میکرومول اکسیژن محلول است. این مقدار بخش کوچکی از غلظت اکسیژن در تعادل هوا می‌باشد که ۲۷۷ میکرومول در ۲۰ درجه سانتی گراد است. مقدار k_m که معمولاً با واحد مولاریته بیان می‌شود و بیانگر غلظت مورد نیاز ماده اصلی^۳ (گهرمایه) برای اشباع سازی نصف آنزیم است. مقدار کمتر k_m نشانگر اتصال قوی آنزیم به ماده اصلی است (شکل ۱۰-۳).



شکل ۱۰-۳ منحنی سرعت اولیه (V)، در مقابل غلظت ماده اصلی (S)، برای یک واکنش کاتالیز شونده به وسیله آنزیم، منحنی هذلولی است. سرعت حداکثر واکنش (V_{max}) هنگامی رخ می‌دهد که تمام مولکول‌های آنزیمی به‌طور کامل به‌وسیله ماده اصلی (Substrate) اشغال می‌شود. مقدار K_m (ثابت میکائلیس و منتن) به صورت غلظت ماده اصلی در نصف V_{max} ، بیانگر تمایل آنزیم نسبت به ماده اصلی است. به عبارت دیگر K_m بیانگر غلظت مورد نیاز ماده اصلی (گهرمایه) برای اشباع‌سازی نصف آنزیم است. هر چقدر K_m کوچک‌تر باشد، نشانگر اتصال قوی آنزیم به ماده اصلی است (اقتباس تصویر از کتاب Plant Physiology).

-
- 1 - Michaelis-Menten constant
 - 2 - Cytochrome oxidase
 - 3 - Substrate

در مسیر تنفس بی‌هوازی چندین آنزیم تخمیری از جمله پیرووات دکربوکسیلاز^۱، لاکتات دهیدروژناز^۲ و الکل دهیدروژناز^۳ شرکت می‌کنند (شکل ۱۱-۳).



شکل ۱۱-۳ در مسیر تنفس بی‌هوازی چندین آنزیم تخمیری از جمله پیرووات دکربوکسیلاز (Pyruvate decarboxylase:PDC)، لاکتات دهیدروژناز (Lactate dehydrogenase:LDH) و الکل دهیدروژناز (Alcohol dehydrogenase:ADH) شرکت می‌کنند (اقتباس تصویر از کتاب (Plant Physiology).

مکانیسم حس^۴ کاهش میزان اکسیژن در شرایط کم اکسیژن یا بی‌اکسیژن به طور واضح مشخص نیست. اما یکی از مواردی که به دنبال کاهش میزان اکسیژن وجود دارد، افزایش یون کلسیم درون سلولی است. به نظر می‌رسد که کلسیم در انتقال پیام بی‌اکسیژنی دخالت داشته باشد. در طی چند دقیقه بعد از شروع شرایط بی‌اکسیژنی، افزایش غلظت کلسیم سیتوسولی به عنوان پیام‌دهنده عمل نموده،

- 1- Pyruvate decarboxylase (PDC)
- 2- Lactate dehydrogenase (LDH)
- 3- Alcohol dehydrogenase (ADH)
- 4- Sensing

منجر به افزایش سطح mRNA مربوط به الکلدهیدروژناز^۱ و ساکارزستاز^۲ می‌شود. نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که مواد شیمیایی متوقف‌کننده افزایش غلظت کلسیم درون سلولی از بیان ژن‌های الکلدهیدروژناز و ساکارزستاز تحریک شده با بی‌اکسیژنی، جلوگیری نموده و حساسیت به شرایط کمبود اکسیژن را افزایش می‌دهند. علت مربوط به میزان غلظت کلسیم درون سلولی که منجر به بقای سلول در شرایط کم اکسیژن و همچنین القای نابودی سلول و تشکیل پارانشیم هوایی در طی کم اکسیژنی بلند مدت می‌شود، نیاز به مطالعه بیشتر دارد. همچنین چگونگی انتقال پیام از طریق افزایش یون‌های کلسیم سیتوسولی که منجر به تغییراتی در رونویسی^۳ ژن‌های ویژه می‌شوند، هنوز مشخص نیست.

کسر تنفسی

کسر تنفسی^۴ (RQ) یا ضریب تنفسی عبارت از نسبت میلی‌گرم CO₂ تولید شده به میلی‌گرم O₂ مصرف شده در بافت‌های گیاهی است. با شناخت RQ می‌توان در مورد پدیده متابولیسم و نوع ترکیب ماده اصلی (گهرمایه) موجود در بافت اطلاع حاصل نمود. برای مثال کسر تنفسی گلوکز برابر ۱ است زیرا دی‌اکسید کربن تولید شده در اثر تنفس هم اندازه اکسیژن مصرف شده است.



کسر تنفسی پروتئین‌ها ۰/۸-۰/۹، لیپیدها ۰/۷-۰/۶ است زیرا در این ترکیبات برای اکسیداسیون، نیاز به اکسیژن بیشتر است. برای مثال کسر تنفسی برای برخی از اسیدهای چرب نظیر، اسید پالمیتیک ۰/۳۶، اسید استئاریک ۰/۷ و اسید اولئیک ۰/۷۱ است. کسر تنفسی اسیدهای آلی بیشتر از یک است. برای مثال کسر تنفسی اسیدمالیک ۱/۳۳ و اسید اکسالواستیک ۱/۶ است. در تنفس بی‌هوازی اکسیژن کمتری در بافت مصرف می‌شود و کسر تنفسی بیشتر از ۱ خواهد بود.

-
- 1 - Alcohol dehydrognase (ADH)
 - 2 - Sucrose synthase
 - 3 - Transcription
 - 4 - Respiratory quotient (RQ)

طبقه‌بندی محصولات بر اساس الگوی تنفسی

سرعت تنفس را با اندازه‌گیری اکسیژن مصرف شده و یا دی‌اکسیدکربن تولید شده در واحد زمان بر واحد وزن محصول می‌توان بیان کرد. میزان تنفس محصولات نشانه مطلوبی از فعالیت متابولیکی بوده و می‌تواند راهنمای خوبی برای استعداد عمر انباری باشد. میزان تنفس در طول دوره رشد و نمو، بلوغ و رسیدن محصول، ویژگی شیوه تنفسی آن فرآورده را نشان می‌دهد. به طور کلی میوه‌ها و سبزی‌های در حال رشد و نمو از تنفس بالا در واحد وزن برخوردار هستند و میزان تنفس به طور هماهنگ با رسیدن محصول تدریجاً کاهش می‌یابد.

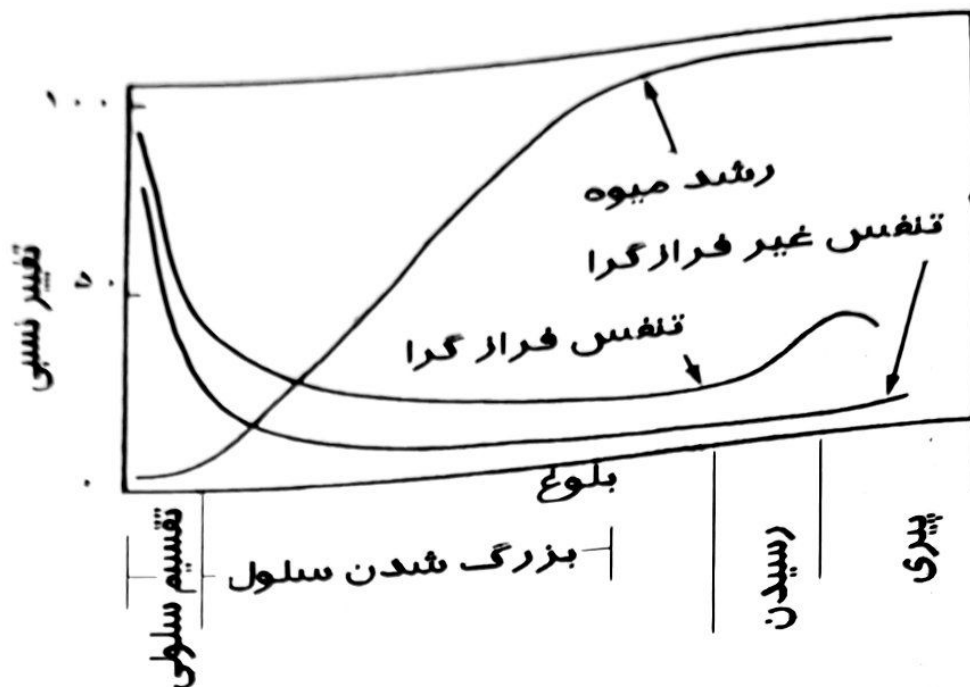
علت عمده کاهش تنفس در دوره بزرگ شدن سلول‌ها ناشی از تجمع سریع آب در سلول‌ها، کاهش نسبت سطح بر حجم میوه، کاهش تبادلات گازی محصول و در ضمن ضخیم شدن لایه کوتیکول بر روی اپیدرم گزارش شده است. اما در برخی از میوه‌ها در مراحل رسیدن میوه شدت تنفس افزایش یافته و سپس کاهش می‌یابد (شکل ۱۲-۳). افزایش تنفس در مرحله رسیدن محصول، به تنفس فرازگرا^۱ معروف است. در مرحله اوج تنفسی که همزمان با رسیدن محصول است، میزان ستنز اتیلن و رنگ‌گیری میوه افزایش می‌یابد (شکل ۱۳-۳). در این مرحله میزان تنفس محصول افزایش یافته و به قله تنفسی^۲ می‌رسد. تنفس فرازگرا برای اولین بار در سال ۱۹۲۵ در میوه سیب شرح داده شد.

در تحقیقات بعدی مشخص شد که شدت تنفس فرازگرا و مدت آن به جنس، گونه گیاهی و نیز شرایط محیطی بستگی دارد (شکل ۱۴-۳). میوه‌هایی که هنگام رسیدن دارای تنفس فرازگرا هستند، میوه‌های فرازگرا^۳ نامیده می‌شوند.

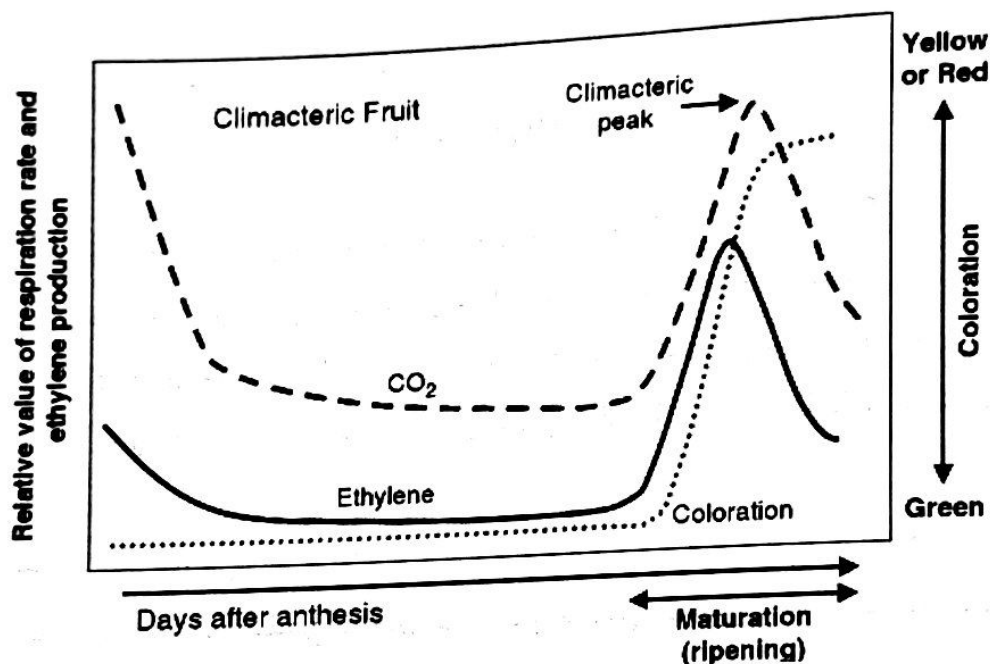
1 - Respiratory climacteric

2 - Climacteric peak

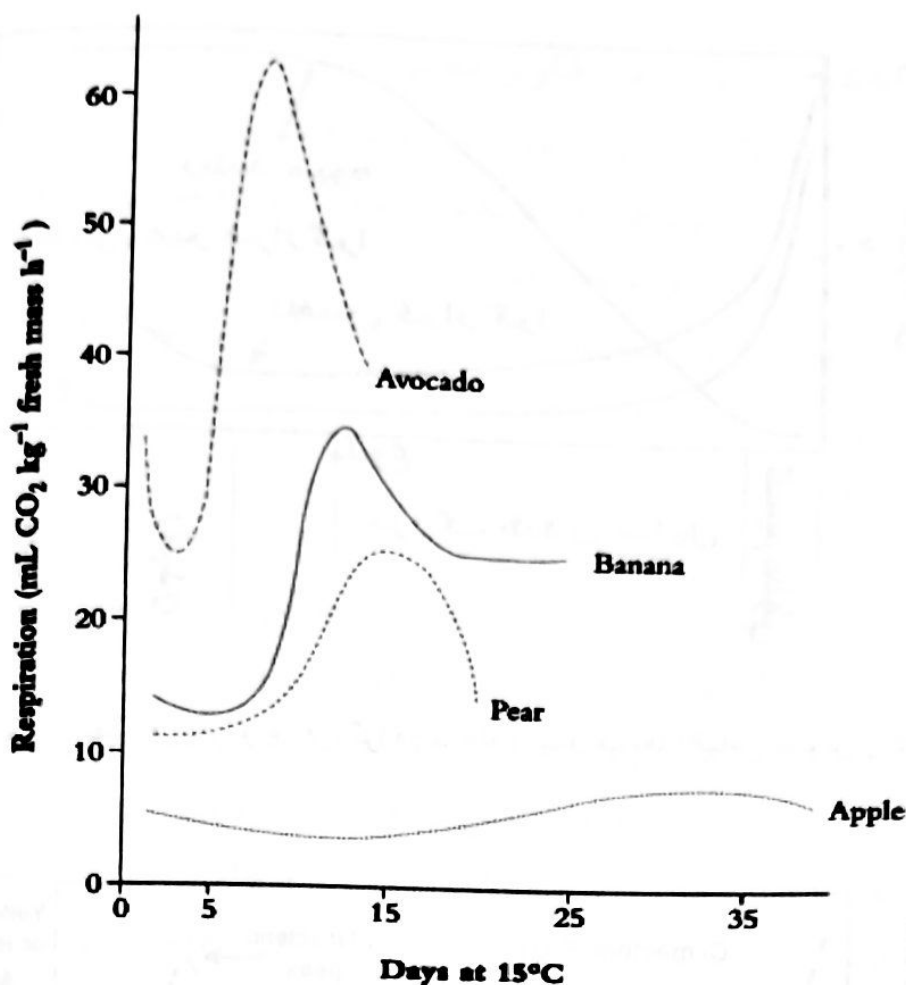
3 - Climacteric fruits



شکل ۱۲-۳ نمودار تنفس فرازگرا و غیرفرازگرا در مرحله رسیدن میوه‌ها (اقتباس تصویر از کتاب فیزیولوژی پس از برداشت).



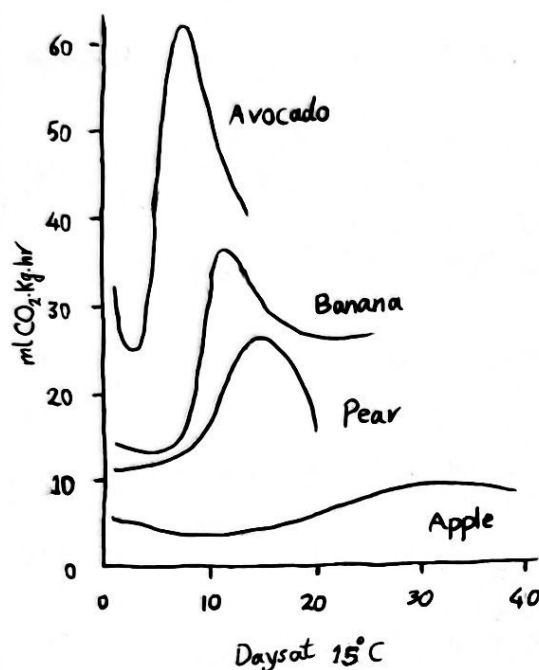
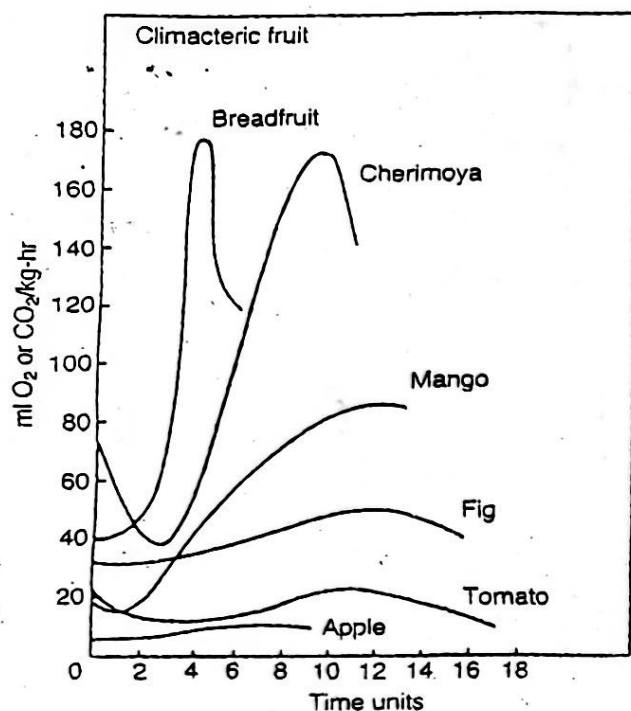
شکل ۱۳-۳ نمودار میزان سرعت تنفس نسبی و تولید اتیلن در مراحل رشد میوه و اوج تنفسی در میوه فرازگرا. در مرحله اوج تنفسی که همزمان با رسیدن محصول است، میزان سنتز اتیلن و رنگ‌گیری میوه افزایش می‌یابد (اقتباس تصویر از Ezura H. and Hiwasa-Tanase K.).



شکل ۱۴-۳ شدت و مدت تنفس فرازگرا در میوه‌های فرازگرا در ۱۵ درجه سانتی‌گراد بعد از برداشت محصول. خروجی دی‌اکسیدکربن ناشی از تنفس می‌تواند دستخوش تغییرات چشمگیر در طی رسیدن میوه باشد. تحقیقات اولیه بر روی سیب و گلابی باعث یک مدل کلاسیک بعد از برداشت اوج تنفسی در ارتباط با رسیدن و رابطه آن در طی زمان با اتیلن گردید (اقتباس تصویر از (Biale, 1950; Tucker, 1993).

منحنی تنفس فرازگرا شامل قبل از فراز^۱، صعود به فراز^۲، قله فراز^۳ و بعد از فراز^۴ است (شکل ۱۵-۳). بعد از کشف قله تنفسی تا حال عقیده‌های مختلفی درمورد این پدیده اظهار گردیده

- 1 - Pre-climacteric
- 2 - Climacteric rise
- 3 - Climacteric peak
- 4 - Post-climacteric



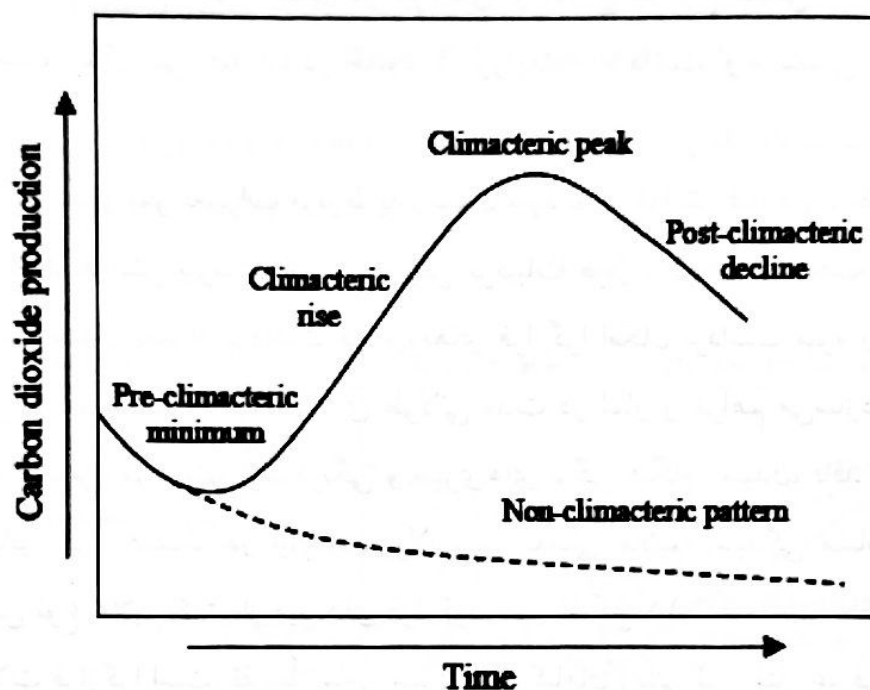
Respiratory patterns of some harvested climacteric fruits.
SOURCE J.B. Biale (1950)
Postharvest physiology and biochemistry of fruits, *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1: 183–206.
(With permission.)

Table 1.2 Classification of fruits according to their respiration rate and pattern

Class	Range of respiration rates (ml CO ₂ /kg·h) at 5°C	Fruits	
		Climacteric	Non-climacteric
Very low	<5	—	Date, grape, nuts, pepino, pineapple
Low	5–10	Apple, Asian pear (some cultivars), kiwifruit, papaya, pear, persimmon, plum, quince	Cactus pear, cherry, cranberry, grapefruit, jujube, lemon, lime, mandarin, olive, orange, pomegranate, pummelo (pomelo)
Moderate	11–20	Apricot, banana, blueberry, feijoa, fig, guava, mango, nectarine, peach, plantain, sapotes	Gooseberry, lanson, longan, loquat, lychee, tamarillo, star fruit (carambola)
High	21–30	Avocado, breadfruit, passion fruit	Blackberry, boysenberry, raspberry, strawberry
Very high	>30	Cherimoya, durian, jackfruit, soursop	—

Sources: Hardenburg *et al.*, 1996; Kader, 1992; Ryall & Pentzer, 1982.

است و آن را به عواملی همچون به هم خوردن نظم سلول در اثر برخی عوامل طبیعی، تخریب در ترکیب ماده اصلی (گهرمایه)-آنزیم^۱، افزایش دسترسی به پذیرنده‌های فسفات (نظیر ADP)، وجود گهرمایه‌های فعال، وجود کوفاکتورهای مورد نیاز، افزایش در محتوا و فعالیت میتوکندری، تسریع در سنتز پروتئین و سنتز آنزیم‌های ویژه رسیدن میوه نسبت داده‌اند. میوه‌هایی که در آنها قله تنفسی مشاهده می‌شود، از لحاظ شرایط رشد، فیزیولوژیکی و ترکیب شیمیایی اختلاف زیادی با هم دارند و تنها نقطه اشتراک آنها واکنش در برابر اتیلن خارجی است که باعث افزایش سرعت تنفس آنها می‌شود. اتیلن خارجی سرعت تنفس را در تعدادی از میوه‌های نافرزگرا مثل مرکبات نیز افزایش می‌دهد،



شکل ۱۵-۳ مراحل مختلف تنفس فرازگرا. منحنی تنفس فرازگرا شامل قبل از فراز، صعود به فراز، قله فراز و بعد از فراز است (اقتباس تصویر از Saltveit, University of California, Davis).

قله تنفسی در میوه‌های گلابی همزمان با رسیدن کامل (رسیدن قابل خوردن)، در میوه‌های سیب و موز کمی قبل از رسیدن کامل، در میوه‌های گوجه‌فرنگی زودتر از رسیدن کامل و در میوه‌های هلو بعد از رسیدن کامل اتفاق می‌افتد.

دمای محیط نیز در میزان افزایش سرعت تنفسی تأثیر دارد. برای مثال در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد، افزایش سرعت تنفسی در میوه‌های سیب ۱۰۰-۶۰ درصد، در خربزه ۲۰۰ درصد، در موز ۳۰۰ درصد و در میوه‌های آوکادو به ۵۰۰ درصد می‌رسد. معمولاً اوج تنفسی هنگامی آغاز می‌شود که میوه به حداکثر اندازه خود رسیده باشد.

تنفس فرازگرا و رسیدن کامل محصول ممکن است بعد از جدا شدن میوه از گیاه و یا هنگامی که روی گیاه است، انجام گیرد. به طور استثناء در میوه‌های آوکادو و انبه اوج تنفسی تا هنگامی که میوه به درخت متصل است اتفاق نمی‌افتد اما در حدود ۴ روز بعد از برداشت اوج تنفسی مشاهده می‌شود (شکل ۱۶-۳).

گرچه در طی رشد و نمو تغییرات مربوط به رسیدن میوه نظیر افزایش قند میوه، تغییر رنگ، کاهش کلروفیل، تغییر pH، افزایش بیوستز اتیلن، افزایش ترکیبات فرار و نرم شدن بافت مشاهده می‌شود (شکل ۱۷-۳)، اما رسیدن بعد از برداشت در میوه‌های فرازگرا امکان برداشت میوه را قبل از رسیدن کامل برای حمل و نقل راحت‌تر و نگهداری طولانی مدت در انبار را فراهم می‌سازد. برخی دیگر از محصولات نظیر آناناس، مرکبات، توت‌فرنگی و سبزی‌های برگ‌های هنگام رسیدن، فاقد اوج تنفسی بوده و محصولات نافرازگرا هستند. در این محصولات نیز بعضی علائم رسیدگی مشاهده می‌شود، اما سرعت ظهور این نوع علائم کمتر از میوه‌های فرازگرا است (شکل ۱۸-۳). تعداد محصولات نافرازگرا بیش از محصولات فرازگرا است. تقریباً تمامی سبزی‌ها و گیاهان زینتی نیز رفتار غیرفرازگرایی از خود نشان می‌دهند و نمودار تنفسی آنها فاقد قله تنفسی است.

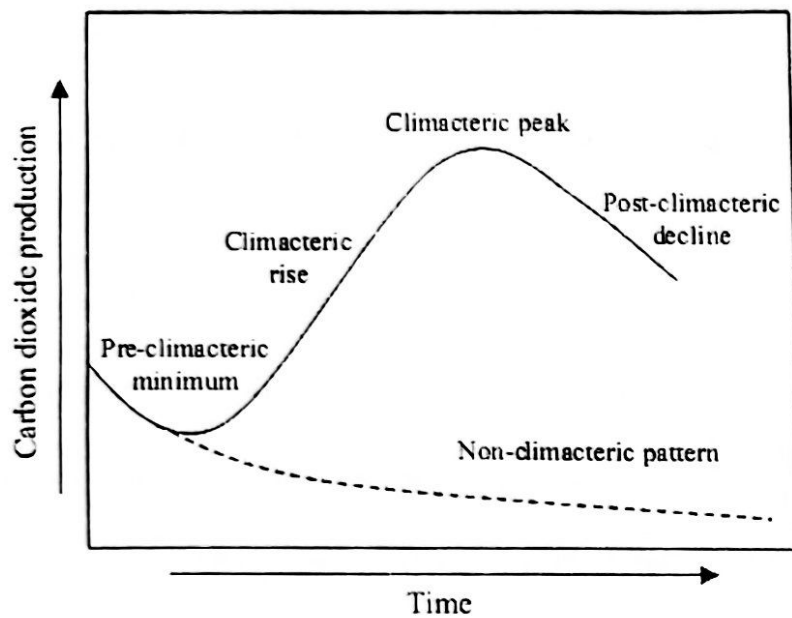
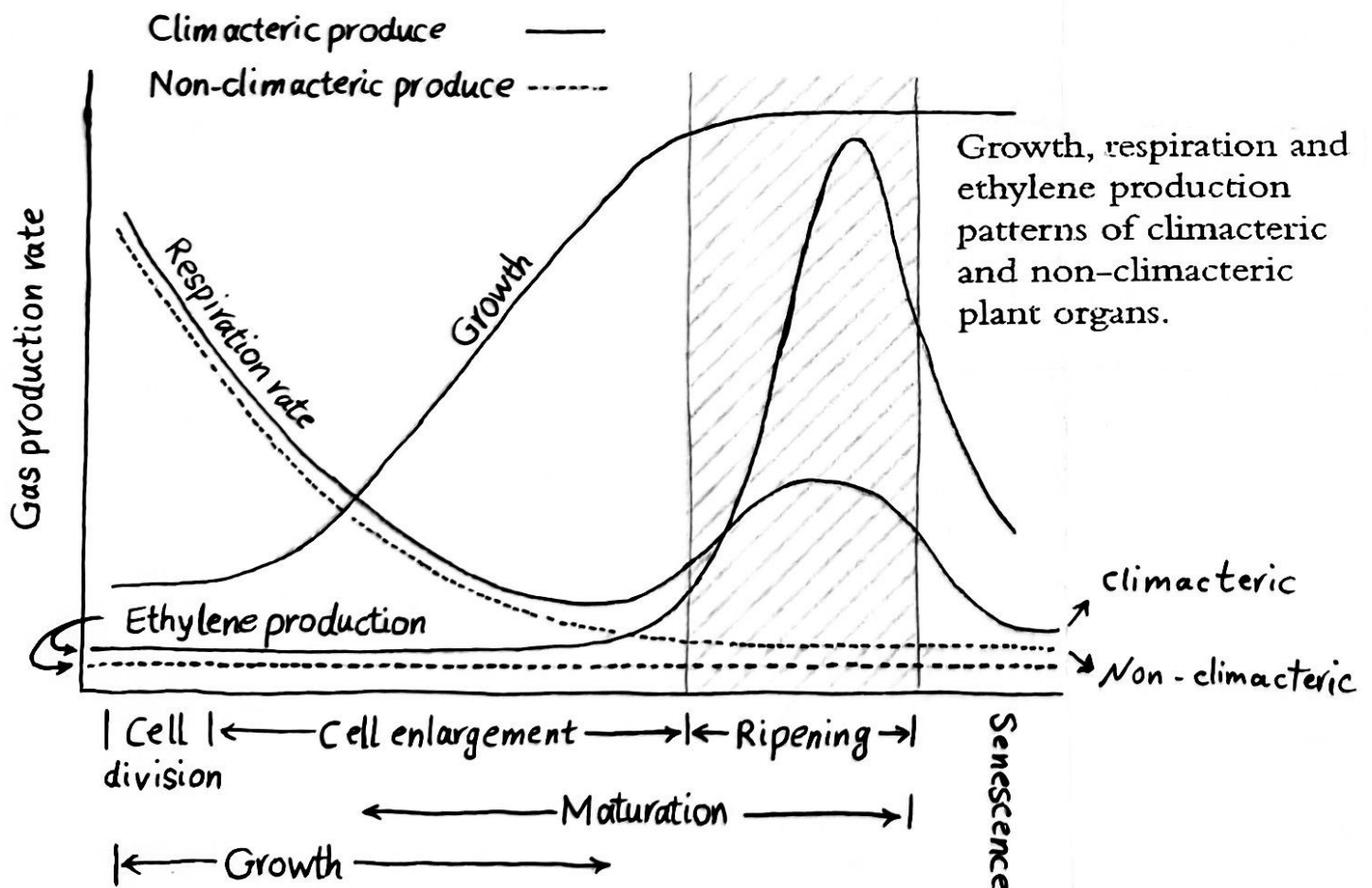
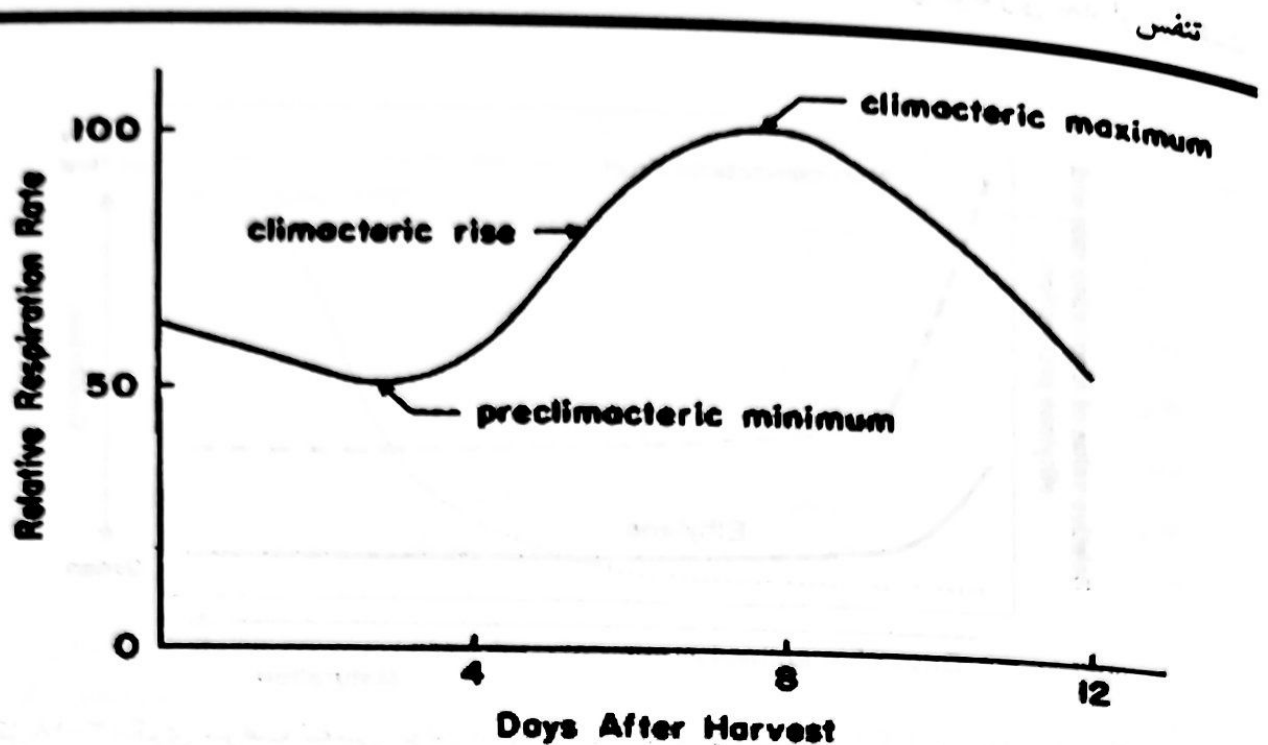
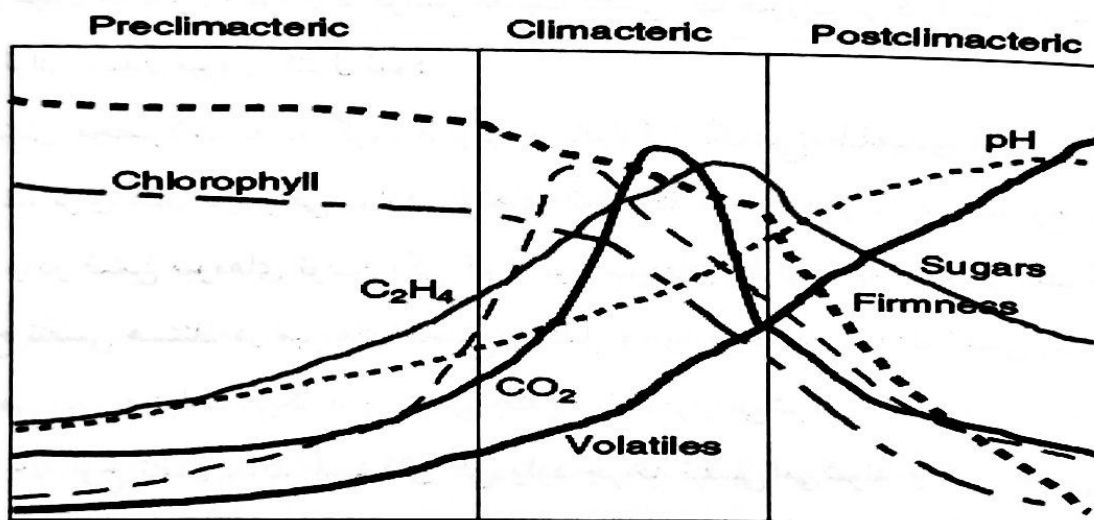


Figure 1. The climacteric pattern of respiration in ripening fruit.

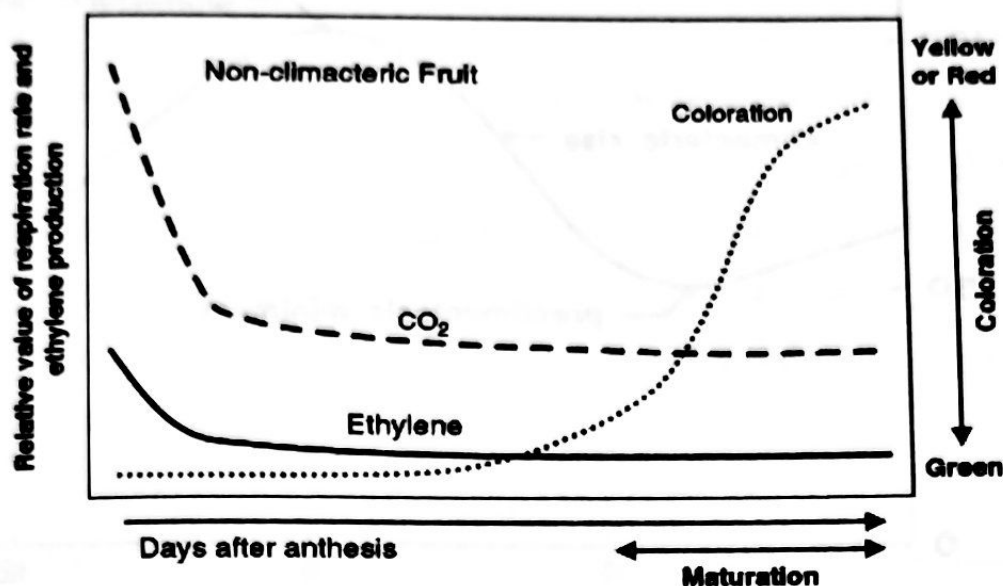




شکل ۱۶-۳ مشخصات تنفس میوه آوگادو. در میوه‌های آوگادو، اوج تنفسی بعد از برداشت محصول و در حدود ۴ روز بعد از برداشت اتفاق می‌افتد و در حدود ۸ روز بعد از برداشت سرعت تنفس به حداکثر می‌رسد (اقتباس تصویر از نشریه Plant Physiology).



شکل ۱۷-۳ تغییرات عمده مرحله قبل از اوج تنفسی، در حین اوج تنفسی و بعد از اوج تنفسی در میزان کلروفیل، اتیلن، ترکیبات فرار (Volatiles)، دی‌اکسیدکربن، pH، قندها و سفتی میوه‌های فرازگرا (اقتباس تصویر از khan, 2006).



شکل ۱۸-۳ الگوی سرعت تنفسی، تولید اتیلن و رنگ‌گیری در میوه نافر ازگرا. میوه‌های نافر ازگرا در هنگام رسیدن، فاقد اوج تنفسی هستند (اقتباس تصویر از Ezura H. and Hiwasa-Tanase K.).

در جدول ۱-۳ اسامی برخی از محصولات فرازگرا و نافر ازگرا ذکر شده است. در اکثر میوه‌های فرازگرا، رسیدن محصول همزمان با افزایش فعالیت تنفسی آنها صورت می‌گیرد اما با درک ماهیت این پدیده می‌توان رسیدن میوه را کنترل نمود.

طبقه‌بندی محصولات به دو گروه فرازگرا و نافر ازگرا یک نوع طبقه‌بندی اختیاری بوده و قابل بحث است. برای مثال در برخی موارد میوه‌های انجیر که از نوع فرازگرا هستند، اوج تنفسی نشان نمی‌دهند و در ضمن میوه‌های توت‌فرنگی که از نوع میوه‌های نافر ازگرا به شمار می‌آیند، گاهی اوقات دارای اوج تنفسی هستند. در میوه‌های مجتمع به دلیل وجود میوه زیاد، شدت تنفسی بیشتر از یک بار به وجود می‌آید. به عبارت دیگر اوج تنفسی چندین بار تکرار می‌شود.

در مرحله اوج تنفسی، اکثر اسیدهای آلی وارد چرخه تنفسی می‌شوند و کسر تنفسی به بیشتر از یک افزایش می‌یابد. در این مرحله تعداد میتوکندری‌ها افزایش یافته و در نتیجه میزان تولید انرژی نظیر مولکول‌های ATP بیشتر می‌شود. البته افزایش سرعت تنفسی مستقل از پدیده تغییرات رسیدن میوه است. برای مثال ترکیب سیکلو هگزامید از رسیدن میوه‌های سیب جلوگیری می‌کند در حالی که اوج تنفسی انجام می‌گیرد. اکثر محققان بر این عقیده‌اند که رسیدن میوه را اتیلن داخلی محصول کنترل

جدول ۱-۳ طبقه‌بندی برخی از محصولات براساس الگوی تنفسی.

محصولات نافرزاگرا		محصولات فرازگرا	
ازگیل ژاپنی	گیلاس	آوکادو	سیب
پرتقال	لیچی	درخت نان ^۱	ذغال اخته
نارنگی ساتسوما	عناّب	میوه گل ساعتی	طالی
لیمو	آلبالو	موز	شلیل
گریپ فروت	انگور	خرمالو	گلایی
کاکائو	توت‌فرنگی	انجیر	به
خیار	تمشک	کیوی فروت	زردآلو
کدو مسمانی	انار	سنجد	هلو
سبزی‌های برگ‌ری	خرما	گوجه‌فرنگی	گوجه
بامیه	آناناس	هندوانه	آلو
بادمجان	زیتون	خربرزه	خربرزه درختی
فلفل	لایم		انبه
نخودسبز			گواوا
			فی‌جوا
			ذغال اخته آبی

می‌کند. بنابراین اوج تنفسی با اتیلن داخلی رابطه مستقیم داشته و با تأمین انرژی لازم برای رسیدن میوه رابطه غیرمستقیم دارد. میزان تولید اتیلن در میوه‌های فرازگرا بیشتر از میوه‌های نافرزاگرا است. به نظر برخی از پژوهشگران، افزایش نفوذپذیری غشای واکوئل موجب ورود ترکیبات فسفردار از واکوئل به سیتوپلاسم گردیده و در اثر تماس این ترکیبات با آنزیم‌ها، فعالیت متابولیکی افزایش می‌یابد. زیرا بین تغذیه گیاه توسط کودهای فسفردار و میزان اوج تنفسی میوه‌ها رابطه مثبت وجود دارد. زمان مناسب برداشت میوه‌های فرازگرا برای نگهداری در انبار، هنگام بلوغ فیزیولوژیکی است.

عوامل مؤثر در شدت تنفسی محصولات باغی

شدت تنفسی، شامل مقدار O_2 مصرف شده و یا CO_2 تولید شده در واحد زمان است که به میزان اکسیژن و یا دی‌اکسیدکربن موجود در محیط بستگی دارد. با افزایش دمای محیط، سرعت تنفس نیز افزایش می‌یابد. بافت‌های جوان‌تر از تنفس بیشتری برخوردار هستند. در گیاهانی که پمپ بیولوژیکی CO_2 قوی دارند (نظیر گیاهان C_4) دی‌اکسیدکربن بیشتر جذب و تثبیت می‌شود. پدیده فوق موجب کاهش تنفس نوری در این نوع گیاهان می‌گردد.

پدیده تنفس یک فرآیند آنزیمی است و هر عاملی که بر غلظت و فعالیت آنزیم‌ها تاثیر گذار باشد، سرعت فرآیند تنفس را تحت تاثیر قرار می‌دهد. از عوامل مؤثر بر فعالیت آنزیمی، می‌توان به غلظت آنزیم‌ها، مواد اصلی (گهرمایه‌ها) و محصولات نهایی واکنش، هم‌فرسازهایی (کوفاکتورهای) نظیر آهن و برخی از عوامل بازدارنده یا فعال‌کننده آنزیم اشاره نمود. سطوح $NADP$, ATP , NAD^+ و مواد به وجود آمده از احیای آنها در واکنش‌های آنزیمی تنفس تاثیر به سزایی دارند. به عنوان مثال، غلظت بالای ATP از انجام برخی واکنش‌های آنزیمی ممانعت می‌کند. آنزیم‌های کلیدی^۱ کنترل‌کننده مسیرهای تنفسی، فسفوفروکتوکیناز و پیرووات‌کیناز می‌باشد. آنزیم کلیدی در مسیر پنتوزفسفات، گلوکز-۶-فسفات دهیدروژناز است که با نسبت $NADPH$ به $NADP$ کنترل می‌شود. البته غلظت پایین اکسیژن و غلظت‌های بالای دی‌اکسیدکربن دارای اثراتی مشخص روی آنزیم‌های ویژه تنفسی هستند. برای مثال غلظت بالای دی‌اکسیدکربن، بازدارنده تبدیل سوکسینات به مالات و مالات به پیرووات در بافت میوه سیب شناخته شده است. در گیاهانی که از طریق فتوسنتز کربوهیدرات تولید می‌کنند، بین قند مصرف شده در تنفس و قند ذخیره شده به شکل نشاسته یا ساکارز در گیاه، تعادل معینی وجود دارد. عوامل بیوشیمیایی درونی و محیطی متعددی در این تعادل نقش دارند. یکی از مکانیسم‌های مهم کنترل، در مورد قند فسفات ۶ کربنی است که باید در شروع مسیر گلیکولیز تجزیه شود اما می‌تواند در صورت لزوم برای تبدیل به ساکارز یا نشاسته وارد مسیر گلیکونئوزن شود. مکانیسم دیگر برای این کنترل، نسبت ATP تولید 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 افزایش می‌یابد و در صورت کم شدن مقدار ATP، آنزیم‌های سنتز ATP فعال می‌گردند. عوامل داخلی و یا خارجی در شدت تنفسی محصولات مؤثر هستند و در صورت کنترل آنها می‌توان عمر انبارداری محصول را افزایش داد. برخی از عوامل مؤثر در شدت تنفسی محصولات به شرح زیر است:

شرایط رشد و نوع بافت محصول

در میوه‌های جوان شدت تنفسی بیشتر از میوه‌های رسیده و یا پیر است. شدت تنفسی در پوست و یا گوشت میوه به دلیل اختلاف ترکیبات شیمیایی، متفاوت است. در بافت‌های آبدار مقدار شدت تنفسی بیشتر است. وجود لایه کوتیکول در پوست میوه تبدلات گازی را کاهش داده و شدت تنفسی محصول کمتر می‌شود. سرعت تنفسی در میوه‌های خشکبار و خرما بسیار کمتر بوده و در حدود کمتر از ۵ میلی‌گرم دی‌اکسیدکربن تولید شده در کیلوگرم بر ساعت در ۵ درجه سانتی‌گراد است ($\text{mg CO}_2 \text{ Kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$). سرعت تنفس در سیب، مرکبات، انگور، کیوی، فروت، پیاز، سیب‌زمینی بین ۵ الی ۱۰، در زردآلو، موز، گیلاس، هلو، شفتالو، گلابی، گوجه، انجیر، کلم‌پیچ، هویج، کاهو، فلفل و گوجه‌فرنگی بین ۱۰ الی ۲۰، در توت‌فرنگی، تمشک، کلم‌گل، لوبیا و آوکادو ۲۰ الی ۴۰، در آرتیشو، لوبیا سبز، کلم دکمه‌ای و گل‌های بریده بین ۴۰ الی ۶۰ و در مارچوبه، کلم بروکلی، قارچ خوراکی، اسفناج، ذرت شیرین و نخود فرنگی بیش از ۶۰ میلی‌گرم دی‌اکسیدکربن تولید شده در کیلوگرم بر ساعت در ۵ درجه سانتی‌گراد ($\text{mg CO}_2 \text{ Kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) است. برخی از محصولات نظیر قارچ خوراکی، نخودفرنگی (نخود سبز) و مارچوبه دارای شدت تنفسی بیشتر هستند. زیرا این محصولات در حالت رشد و تحول سریع فیزیولوژیکی برداشت می‌شوند و در دوره پس از برداشت نیز فعالیت متابولیکی زیادی دارند.

برخی از محصولات که از برگ آنها استفاده می‌شود، اندام‌های سبز هستند که وظیفه فتوسنتز را به عهده دارند. در این اندام‌ها، نسبت سطح به حجم آنها زیاد است و خاصیت تراوایی خوبی نسبت به دی‌اکسیدکربن و اکسیژن دارند. وجود روزنه‌ها در سطح این برگ‌ها که برای تبادل گاز کربنیک و اکسیژن در عمل فتوسنتز لازم است، خارج شدن بخار آب (که توان نفوذ آن ۶۰ درصد بیشتر از گاز

کربنیک است) را آسان می‌کند. این برگ‌ها فاقد پوشش ضخیم لایه کوتیکولی هستند و با این که بعد از برداشت روزنه‌های سطح برگ اندکی بسته می‌شوند، با توجه به سطح زیادی که دارند، سرعت تبخیر و پژمردگی در آنها زیاد است. سبزی‌هایی مثل کاهو، اسفناج، کرفس و کلم برگ به این گروه تعلق دارند.

برخی از محصولات نظیر پیاز، سیب زمینی، شغل، کدو حلوایی و سیب‌زمینی شیرین دارای بافت‌های پارانشیم ذخیره هستند. فعالیت متابولیکی در این محصولات کند است و می‌توانند به مدت تقریباً طولانی، ذخیره غذایی کافی برای شروع حیات جدید را در خود حفظ کنند. به طور کلی، کاهش مرغوبیت در این محصولات نسبتاً کند است، اما حفظ ذخیره غذایی برای ادامه حیات در آنها همیشه به این معنی نیست که محصول برای مصرف غذایی نیز می‌تواند مرغوبیت خود را حفظ کند.

برخی دیگر از محصولات باغی نظیر مغز گردو، بادام و فندق رسیده، برای حفظ قابلیت جوانه‌زنی، به گونه‌ای هستند که دارای کمترین سرعت تنفس هستند و بنابراین ذخیره غذایی خود را بسیار به کندی مصرف می‌کنند. این محصولات دارای عمر انبارمانی طولانی بوده، برای چندین سال قابل نگهداری هستند.

میزان ماده اصلی در بافت محصول

سرعت و شدت تنفس محصول به میزان ماده اصلی (گهرمایه) موجود در بافت بستگی دارد. در بافت‌هایی که میزان قند آنها کمتر است، از سرعت تنفس کمتر برخوردار هستند. اگر کمبود قند در بافت شدید باشد، ممکن است پروتئین‌ها نیز اکسیده شوند. این ترکیبات ابتدا به اسیدهای آمینه هیدرولیز می‌شوند و سپس اسیدهای آمینه وارد چرخه کربس می‌شوند.

اندازه محصول

سرعت تبادل گازهای درون بافت با محیط، به سطح تماس محصول با فضای اطراف آن بستگی دارد. بنابراین، نسبت سطح به حجم محصول در سرعت تنفس موثر است. اگر اندازه جسمی بدون اینکه تغییر شکل دهد، افزایش یابد، نسبت سطح به حجم آن کاهش خواهد یافت. زیرا حجم و در

نتیجه افزایش آن تابع طول به توان سه و سطح و افزایش آن تابع طول به توان دو است. در میوه‌های کوچک شدت تنفسی بیشتر از میوه‌های درشت‌تر است. زیرا در میوه‌های کوچک نسبت سطح بر حجم میوه بیشتر بوده و نفوذپذیری گاز نیز بیشتر است. در سبزی‌های برگ‌ی نسبت سطح بر حجم بیشتر از میوه‌ها است. به طور کلی نسبت سطح بر حجم در میوه‌ها بین $1/5 - 0/5$ و در سبزی‌های برگ‌ی $50 - 100$ سانتی‌متر مربع بر سانتی‌متر مکعب بوده و سبزی‌های برگ‌ی از شدت تنفسی بیشتری برخوردار هستند.

میزان رطوبت محصول

مقدار رطوبت محصول اثر به سزایی در سرعت تنفس آن دارد. به طور معمول، با کاهش رطوبت محصول، سرعت تنفس و فعالیت‌های متابولیکی آن کاهش می‌یابد. نوسانات سرعت تنفس احتمال دارد مربوط به تغییرات رطوبت محصول در مرحله قبل یا بعد از برداشت باشد. در شرایط کمبود شدید آب گاهی افزایش سرعت موقت مشاهده می‌شود. در میوه‌های گوشتی تغییر در سرعت تنفس بعد از برداشت محصول، 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 مناسبی نیست. زیرا در این نوع محصولات کیفیت محصول رابطه نزدیکی با رطوبت آن دارد و در صورت کاهش آب منجر به پلاسیدگی و پژمردگی محصول می‌شود. اما در برخی از محصولات نظیر خرما و میوه‌های خشکبار، روش مناسب کنترل تنفس و فعالیت متابولیکی، کاهش دادن رطوبت محصول است و این امر منجر به افزایش عمر انباری می‌شود.

لایه‌های مومی سطح محصول

اپیدرم برگ سبزی‌ها و میوه‌های گوشتی، به دلیل داشتن لایه‌های مومی به نام کوتیکول^۱، برای تبادل گازی مانع ایجاد می‌کند. اما مقدار کمی از بخار آب، از شیارهای ایجاد شده در لایه کوتیکول می‌تواند

خارج شود. ضخامت لایه کوتیکول^۱ در کاهش اتلاف آب اهمیت زیاد دارد (شکل ۱۹-۳). عقیده بر این است که کوتیکول ضخیم نسبت به انواع نازک آن، مانع موثری در برابر اتلاف آب است. اما نتایج نشان می‌دهد که این موضوع نادرست است.

کوتیکول‌ها از سه جزء کوتین^۲، موم‌ها^۳ و سوبرین^۴ ساخته شده است. ضخامت و شکل لایه کوتیکول نسبت به گونه‌های گیاهی و شرایط اقلیمی متفاوت بوده و حدود یک میکرومتر است. اپیدرم قسمت‌های مختلف گیاه که با اتمسفر در تماس هستند، با لایه کوتیکول که مواد چرب مانند دارد پوشانده می‌شود. در ضمن این لایه علاوه بر کاهش تلفات آب، مانع ورود باکتری‌ها و قارچ‌ها به لایه‌های داخل بافت می‌شود. موم‌هایی که شکل ورقه‌ای دارند، نسبت به موم‌های بی‌شکل مقاومت بیشتر در مقابل بیماری زنگار^۵ دارند (شکل ۲۰-۳). کوتین مولکول پلیمری است که از تعداد زیادی زنجیره طویل اسیدهای چرب هیدروکسی بوده و با پیوندهای استر به یک دیگر متصل شده و شبکه محکم سه بعدی را تشکیل می‌دهند.

موم‌ها مولکول درشت ندارند اما مخلوط پیچیده‌ای از لیپیدهای آزاد با زنجیره طویل هستند و به شدت آب‌گریز هستند. موم‌ها از طریق منافذ دیواره‌های سلولی و به صورت قطره مانند سلول‌های اپیدرمی را ترک (شکاف) می‌دهند. سوبرین پلیمری شبیه کوتین است که اسیدهای دارای زنجیره طویل، اسیدهای هیدروکسی و الکل‌ها را شامل می‌شود.

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، ترق و پژمردگی جلوگیری می‌کند. پوشش مومی همیشه به اندازه‌ای نیست که نفوذپذیری را کنترل نماید، ولی اغلب این پوشش مقاومت مطلوبی در محصولات، دارد و غلظت اکسیژن داخل بافت را کاهش و دی‌اکسیدکربن را افزایش می‌دهد.

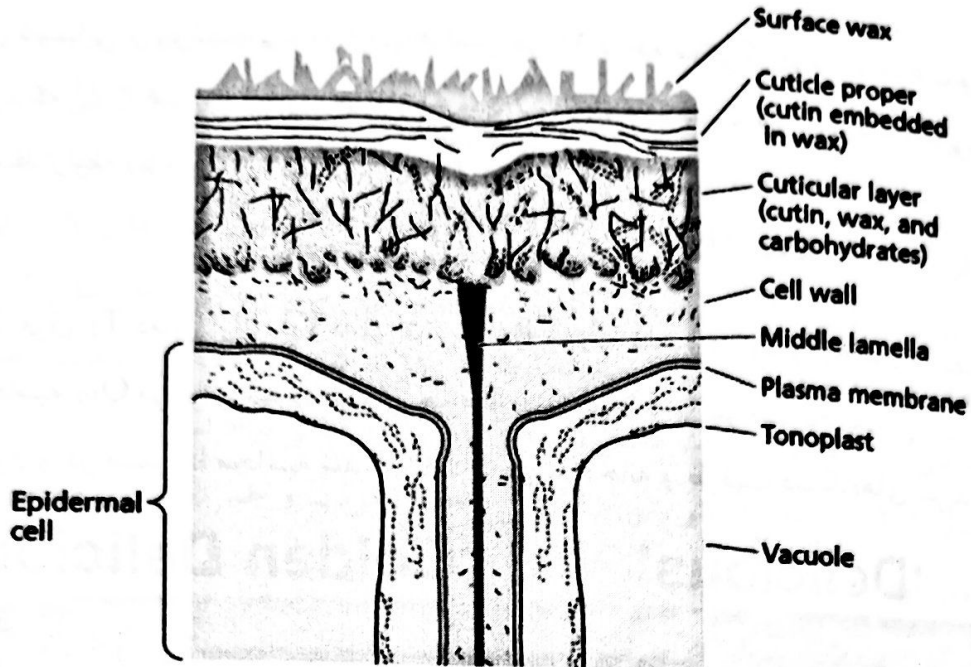
1 - Cuticular layer

2 - Cutin

3 - Waxes

4 - Suberin

5 - Russet



شکل ۱۹-۳ اپیدرم برگ و میوه‌های گوشتی به دلیل داشتن لایه‌های مومی به نام کوتیکول (Cuticle)، برای تبادل گازی مانع ایجاد می‌کند. اما مقدار کمی از بخار آب، از شیارهای ایجاد شده در لایه کوتیکول می‌تواند خارج شود (اقتباس تصویر از کتاب Plant Physiology).

دمای محیط

بین شدت تنفسی و دمای محیط رابطه لگاریتمی وجود دارد. با افزایش دما، شدت تنفس محصول نیز افزایش می‌یابد و بعد از رسیدن به یک نقطه حداکثر با ادامه افزایش دما، دوباره تنفس کاهش می‌یابد که می‌توان پدیده فوق را با رابطه زیر بیان نمود:

$$\text{Log} Y_t = \text{Log} Y_o + a \text{Log} t$$

در رابطه فوق Y_t شدت تنفس محصول در دمای معین، Y_o شدت تنفس محصول در صفر درجه سانتی‌گراد، a ضریب انتقال دمای محصول و t دمای محیط است.

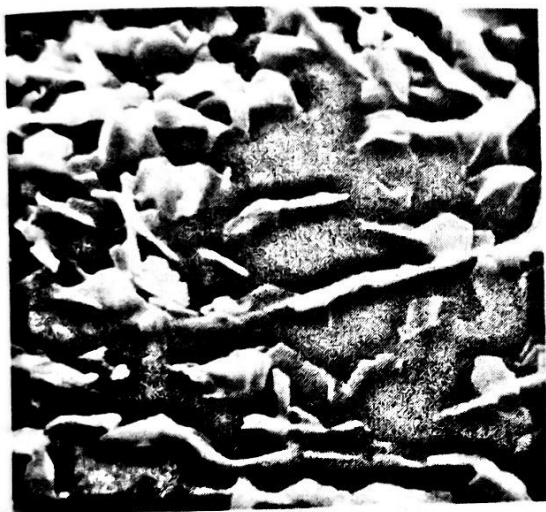
دمای بالا و یا پایین به بافت محصول آسیب می‌رساند. در دماهای خیلی بالا یا پایین، روند افزایش تنفس دچار اختلال می‌شود. به عنوان مثال هرگاه محصول در انباری با دمای پایین نگهداری شود، پهنای منحنی بیشتر می‌گردد و نیز سرعت تنفس در اوج فراز کاهش می‌یابد. طبق قانون وانتهوف^۱ در

واکنش‌های شیمیایی و بیوشیمیایی، در ازای افزایش هر ۱۰ درجه سانتی‌گراد، میزان سرعت واکنش دو برابر می‌شود که آن را ضریب دمایی^۱ می‌نامند و با Q_{10} نشان داده می‌شود. ضریب دمایی تنفس را می‌توان توسط رابطه زیر نشان داد:

$$Q_{10} = (R_2 / R_1)^{10 / (T_2 - T_1)}$$

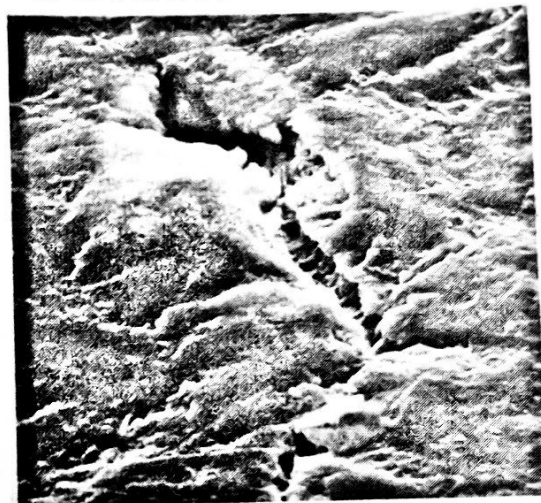
در رابط فوق T_1 دمای اولیه، T_2 دمای ثانویه، R_1 شدت تنفس در T_1 و R_2 شدت تنفس در T_2 است. با محاسبه Q_{10} می‌توان شدت تنفسی میوه‌ها و سبزی‌ها و یا سرعت تخریب (زوال)^۲ محصول را تعیین نمود و در ضمن با محاسبه شدت تنفسی، بار سردخانه و ظرفیت دستگاه‌های تبرید را تنظیم

'Delicious'



Platelet wax

'Golden Delicious'



Amorphous wax

شکل ۲۰-۳ ضخامت و شکل لایه کوتیکول نسبت به گونه‌های گیاهی و شرایط اقلیمی متفاوت بوده و حدود یک میکرومتر است. وجود شیار در لایه کوتیکول موجب خروج بخار آب و ورود عوامل بیماری‌زای بافت‌های داخلی می‌شود. موم‌هایی که شکل ورقه‌ای (Platelet wax) دارند، نسبت به موم‌های بی‌شکل (Amorphous wax) مقاومت بیشتر در مقابل بیماری زنگار دارند (اقتباس تصویر از Fruit growth and development).

- 1 - Temperature quotient
- 2 - Deterioration

می‌کنند. معمولاً در دماهای پایین میزان Q_{10} کمتر است. در دمای بین صفر الی ۱۰ درجه سانتی‌گراد، ضریب دمایی معمولاً اما نه همیشه، در حدود ۷ است اما به طور معمول بین ۲/۵ الی ۴، در دمای ۱۰ الی ۲۰ درجه سانتی‌گراد، بین ۲ الی ۲/۵، در دمای ۲۰ الی ۳۰ درجه سانتی‌گراد، بین ۱/۵ الی ۲ و در دمای ۳۰ الی ۴۰ درجه سانتی‌گراد، ضریب دمایی، بین ۱ الی ۱/۵ است. در دمای بالاتر از ۳۰ درجه سانتی‌گراد سرعت تنفسی تغییر زیادی نمی‌کند. زیرا در دمای بالاتر از ۳۰ درجه سانتی‌گراد، حلالیت اکسیژن کاهش می‌یابد و در نتیجه تنفس بافت‌ها تقلیل پیدا می‌کند. در میوه موز شدت تنفس در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد، سه برابر شدت تنفس در دمای ۱۲ درجه سانتی‌گراد است.

در جدول ۲-۲ تاثیر دما با پیش‌بینی Q_{10} در سرعت تخریب و عمر قفسه‌ای محصول ذکر شده است. جدول فوق الذکر نشان می‌دهد که اگر عمر قفسه‌ای یک محصول، در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد، ۱۳ روز باشد این محصول را می‌توان در صفر درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۰۰ روز نگهداری کرد اما در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد نمی‌توان بیشتر از ۴ روز نگهداری نمود.

جدول ۲-۲ اثر دما در رابطه با ضریب دمایی (Q_{10}) در سرعت تخریب و عمر قفسه‌ای محصول.

عمر قفسه‌ای محصول (روز)	سرعت تخریب محصول (درصد)	ضریب دمایی (Q_{10})	دما (درجه سانتی‌گراد)
۱۰۰	۱/۰	-	۰
۳۳	۳/۰	۳/۰	۱۰
۱۳	۷/۵	۲/۵	۲۰
۷	۱۵/۰	۲/۰	۳۰
۴	۲۲/۵	۱/۵	۴۰

برخی از میوه و سبزی‌های مناطق گرمسیری و نیمه‌گرمسیری هنگامی که در دمای کمتر از ۱۰ الی ۱۲ درجه سانتی‌گراد قرار می‌گیرند، تنفس غیرطبیعی نشان می‌دهند. به ویژه در دماهای پایین میزان Q_{10} در این محصولات که به سرما حساس هستند، بیشتر از محصولات متحمل^۱ است. احتمال دارد تنفس در دماهای سرمازدگی یا در مرحله بازگشت از دمای سرمازدگی، افزایش یابد. این نوع افزایش

تنفس مربوط به چالش سلول برای مسمومیت‌زدایی^۱ مواد متابولیکی حدواسط است که در طی سرمازدگی تجمع می‌یابند. افزایش سرعت تنفس فقط یکی از علایم سرمازدگی است. اگر دما از دامنه بیولوژیکی بیشتر باشد، سرعت تنفس کاهش می‌یابد. این پدیده موجب تغییر ماهیت پروتئین‌های آنزیمی می‌شود.

در جدول ۲-۳ اثر دما در ضریب دمایی برخی سبزی‌ها نشان داده شده است. تنش سرما^۲ اما در دماهای غیرانجماد^۳، نیز موجب کاهش سرعت تنفس می‌شود.

ترکیب هوا

میزان اکسیژن و دی‌اکسیدکربن محیط در شدت تنفسی محصولات تأثیر دارد. تغییرات مقدار اکسیژن هوا تأثیر مستقیم در شدت تنفسی دارد. در اثر کاهش بیش از حد اکسیژن، ترشح گاز دی‌اکسیدکربن بیشتر شده و تنفس بی‌هوازی آغاز می‌شود که منجر به تولید استالدئید و الکل اتیلیک در محصول و کاهش کیفیت آن می‌شود. هنگامی که غلظت اکسیژن در اطراف محصول کاهش می‌یابد، از تولید گاز کرینیک حاصل از تنفس نیز کاسته می‌شود. این کاهش تا نقطه معینی ادامه می‌یابد و اگر کاهش غلظت اکسیژن ادامه یابد، از این نقطه به بعد سرعت تولید دی‌اکسیدکربن افزایش می‌یابد. در واقع، هنگامی که غلظت اکسیژن از حد بحرانی کمتر باشد، تخمیر قند و تبدیل آن به اتانول و دی‌اکسیدکربن صورت می‌گیرد. در غلظت‌های بالای اکسیژن، چرخه کربس مجدداً تحریک شده، تولید دی‌اکسیدکربن افزایش می‌یابد. این پدیده را چنانکه قبلاً نیز ذکر گردید، اثر پاستور^۴ می‌نامند و در واقع به همین دلیل است که سلول‌های مخمر در مجاورت هوا به سرعت رشد کرده، قند کمی مصرف و اتانول و دی‌اکسیدکربن اندکی تولید می‌کنند. در شرایط بی‌هوازی این سلول‌ها رشد کمی دارند، اما قند بیشتری مصرف و دی‌اکسیدکربن و اتانول بیشتری تولید می‌کنند. افزایش دی‌اکسیدکربن، همانند کاهش اکسیژن، از عمل دکربوکسیلاسیون که در تنفس عادی و در چرخه کربس انجام می‌شود،

- 1 - Detoxify
- 2 - Chilling stress
- 3 - Non-freezing temperatures
- 4 - Pasteur effect

جدول ۲-۳ ضریب دمایی تنفس (Q_{10}) برخی از سبزی‌ها در دماهای مختلف (Kader, 2002)

نوع محصول	دما (درجه سانتی‌گراد)					
	صفر الی ۵	۵ الی ۱۰	۱۰ الی ۱۵	۱۵ الی ۲۰	۲۰ الی ۲۵	۲۵ الی ۳۰
آرتیشو	۱/۸	۲/۷	۲/۲	۲/۶	۱/۷	-
مارچوبه	۳/۳	۴/۲	۱/۲	۲/۳	۱/۵	۲/۱
لوبیا سبز	-	۲/۷	۲/۶	۱/۹	۲/۲	-
چغندر قرمز	۱/۹	۱/۸	۲/۶	-	-	-
کلم بروکلی	۵/۲	۴/۶	۳/۹	۲/۷	-	-
کلم فندقی	۴/۹	۲/۷	۱/۵	-	-	-
کلم پیچ	۲/۵	۱/۵	۳/۲	۱/۶	-	-
هویج	۲/۱	۲/۳	۱/۵	۲/۸	-	-
کلم گل	۱/۸	۲/۴	۱/۷	۲/۷	-	-
کرفس	۳/۵	۴/۱	۱/۷	-	-	-
خیار	-	-	-	۲/۱	۱/۳	۲/۳
سیر	۴/۱	۲/۲	۱/۵	-	-	-
کاهو پیچ	۲/۱	۲/۵	۲/۴	۲/۳	۱/۹	-
کاهو برگ‌گی	۲/۱	۱/۷	۲/۳	۲/۳	۲/۱	-
خریزه	۵/۲	۲/۵	۴/۶	۱/۷	۱/۸	۱/۷
بامیا	-	۲/۴	۲/۴	۲/۸	۱/۶	۱/۸
پیاز خشک	۱/۶	۳/۹	۲/۱	۲/۱	۲/۵	-
پیاز سبز	۲/۴	۳/۱	۲/۶	۱/۹	۱/۸	-
نخود سبز در غلاف	۲/۸	۲/۲	-	-	-	-
سیب‌زمینی	-	۱/۷	۲/۹	۱/۹	-	-
ترپچه	۲/۲	۳/۴	۲/۵	۲/۱	-	-
اسفناج	-	۴/۸	۲/۴	۱/۶	-	-
ذرت شیرین در پوست	۶/۱	۱/۹	۲/۱	۲/۸	۱/۹	۱/۳
گوجه‌فرنگی سبز رسیده	-	-	-	۲/۶	۱/۵	۱/۲
گوجه‌فرنگی صورتی رسیده	-	-	-	۲/۱	۱/۴	۱/۸
هندوانه	-	۳/۵	۲/۶	-	۱/۹	-

جلوگیری می‌کند. افزایش دی‌اکسیدکربن سرعت تنفس هوازی را کاهش می‌دهد. اگر غلظت دی‌اکسیدکربن از ۲۰ درصد تجاوز کند، مقدار زیادی اتانول و استالدهید تولید گردیده و در بافت‌ها انباشته می‌شود. این امر موجب بروز اختلالات فیزیولوژیکی و خسارت در بافت‌ها می‌شود. افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن در طول دوره انباری میزان تنفس را در برخی از محصولات نظیر هویج، سیب زمینی، پیاز و چغندر کاهش نمی‌دهد. این پدیده هنوز به خوبی شناخته نشده است، اما احتمال دارد، این اثر به علت تثبیت ملکول دی‌اکسیدکربن به وسیله مالیک آنزیم یا فسفوانول پیرووات باشد. همچنین افزایش میزان دی‌اکسیدکربن موجب تغییرات pH در سیتوپلاسم می‌شود و احتمالاً تغییر pH سیتوپلاسم دلیل واقعی تحریک تنفس باشد.

حداقل غلظت بحرانی اکسیژن برای میوه‌های پرتقال ۵-۱۰ درصد، سیب ۳-۲ درصد، موز ۵-۲ درصد و برای گوجه‌فرنگی ۱ درصد است. اگر فضای بین سلولی محصولات بیشتر باشد، شدت تنفسی افزایش یافته و غلظت بحرانی اکسیژن برای آن محصول کاهش می‌یابد. در ضمن با افزایش اکسیژن محیط، سنتز اسید آمینه متیونین^۱ که ماده اولیه تولید اتیلن است، بیشتر شده و در نتیجه منجر به تسریع اوج تنفسی و کوتاه شدن دوره انبارداری می‌شود. افزایش گاز دی‌اکسیدکربن که کنترل آن در انبارهای با اتمسفر کنترل شده میسر می‌باشد، موجب کاهش تنفس و در نتیجه افزایش عمر انباری محصولات می‌گردد. کاهش غلظت اکسیژن و افزایش دی‌اکسیدکربن تا بیش از ۱۰ درصد می‌تواند به طور مشخص طول دوره زمانی برای رسیدن به نقطه اوج تنفسی را افزایش دهد و در نتیجه مدت زمان نگهداری محصول در انبار افزایش می‌یابد.

رطوبت نسبی

تأثیر رطوبت نسبی محیط در شدت تنفسی محصولات به طور کامل واضح نیست. در صورت افزایش رطوبت نسبی، ابتدا شدت تنفسی افزایش یافته و سپس کاهش می‌یابد. اما در اثر کاهش رطوبت نسبی محیط، میزان آب محصولات کمتر می‌شود. در این شرایط به پوست میوه آسیب رسیده و در نتیجه تبادلات گازی کاهش می‌یابد.