

دانشگاه شاهرود
پایه

مبانی فیزیولوژی گیاهی

(رشته زیست‌شناسی)

دکتر بهروز صالحی اسکندری دکتر منصور خراتی کوپایی

«امروزه کتاب‌خوانی و علم‌آموزی، نه تنها یک وظیفه‌ی ملی، که یک واجب دینی است.»^۱

در عصر حاضر یکی از شاخصه‌های ارزیابی رشد، توسعه و پیشرفت فرهنگی هر کشوری میزان تولید کتاب، مطالعه و کتاب‌خوانی مردم آن مرز و بوم است. ایران اسلامی نیز از دیرباز تاکنون با داشتن تمدنی چند هزارساله و مراکز متعدد علمی، فرهنگی، کتابخانه‌های معتبر، علما و دانشمندان بزرگ با آثار ارزشمند تاریخی، سرآمد دولت‌ها و ملت‌های دیگر بوده و در عرصه‌ی فرهنگ و تمدن جهانی به‌سان خورشیدی تابناک همچنان می‌درخشد و با فرزندان نیک‌نهاد خویش هنرنمایی می‌کند. چه کسی است که در دنیا با دانشمندان فرزانه و نام‌آور ایرانی همچون ابوعلی سینا، ابوریحان بیرونی، فارابی، خوارزمی و ... همچنین شاعران برجسته‌ای نظیر فردوسی، سعدی، مولوی، حافظ و ... آشنا نباشد و در مقابل عظمت آنها سر تعظیم فرود نیاورد. تمامی این افتخارات ارزشمند، برگرفته از میزان عشق و علاقه فراوان ملت ما به فراگیری علم و دانش از طریق خواندن و مطالعه منابع و کتاب‌های گوناگون است. به شکرانه‌ی الهی، تاریخ و گذشته ما، همیشه درخشان و پربار است. ولی اکنون در این زمینه در چه جایگاهی قرار داریم؟ آمار و ارقام ارائه‌شده از سوی مجامع و سازمان‌های فرهنگی در مورد سرانه‌ی مطالعه‌ی هر ایرانی، برایمان چندان امیدوارکننده نمی‌باشد.

کتاب، دروازه‌ای به سوی گستره‌ی دانش و معرفت است و کتاب خوب، یکی از بهترین ابزارهای کمال بشری است. همه‌ی دستاوردهای بشر در سراسر عمر جهان، تا آنجا که قابل کتابت بوده است، در میان دست‌نوشته‌هایی است که انسان‌ها پدید آورده و می‌آورند. در این مجموعه‌ی بی‌نظیر، تعالیم الهی، درس‌های پیامبران به بشر، و همچنین علوم مختلفی است که سعادت بشر بدون آگاهی از آنها امکان‌پذیر نیست. کسی که با دنیای زیبا و زندگی‌بخش کتاب ارتباط ندارد بی‌شک از مهم‌ترین دستاورد انسانی و نیز از بیشترین معارف الهی و بشری محروم است. با این دیدگاه، به‌روشنی می‌توان ارزش و مفهوم رمزی عمیق در این حقیقت تاریخی را دریافت که اولین خطاب خداوند متعال به پیامبر گرامی اسلام (ص) این است که «بخوان!» و در اولین

۱. پیام مقام معظم رهبری به مناسبت آغاز هفته کتاب ۷۲/۱۰/۴

سوره‌ای که بر آن فرستاده‌ی عظیم‌الشان خداوند، فرود آمده، نام «قلم» به تجلیل یاد شده‌است: «اقْرَأْ وَ رَبُّكَ الْأَكْرَمُ. الَّذِي عَلَّمَ بِالْقَلَمِ» در اهمیت عنصر کتاب برای تکامل جامعه‌ی انسانی، همین بس که تمامی ادیان آسمانی و رجال بزرگ تاریخ بشری، از طریق کتاب جاودانه مانده‌اند.

دانشگاه پیام‌نور با گستره‌ی جغرافیایی ایران‌شمول خود با هدف آموزش برای همه، همه‌جا و همه‌وقت، به‌عنوان دانشگاهی کتاب‌محور در نظام آموزش عالی کشورمان، افتخار دارد جایگاه اندیشه‌سازی و خردورزی بخش عظیمی از جوانان جویای علم این مرز و بوم باشد. تلاش فراوانی در ایام طولانی فعالیت این دانشگاه انجام پذیرفته تا با بهره‌گیری از تجربه‌های گرانقدر استادان و صاحب‌نظران برجسته کشورمان، کتاب‌ها و منابع آموزشی درسی شاخص و خودآموز تولید شود. در آینده هم، این مهم با هدف ارتقای سطح علمی، روزآمدی و توجه بیشتر به نیازهای مخاطبان دانشگاه پیام‌نور با جدیت ادامه خواهد داشت. به‌طور قطع استفاده از نظرات استادان، صاحب‌نظران و دانشجویان محترم، ما را در انجام این وظیفه‌ی مهم و خطیر یاری‌رسان خواهد بود. پیشاپیش از تمامی عزیزانی که با نقد، تصحیح و پیشنهادهای خود ما را در انجام این وظیفه‌ی خطیر یاری می‌رسانند، سپاسگزاری می‌نماییم. لازم است از تمامی اندیشمندانی که تاکنون دانشگاه پیام‌نور را منزلگاه اندیشه‌سازی خود دانسته و ما را در تولید کتاب و محتوای آموزشی درسی یاری نموده‌اند، صمیمانه قدردانی گردد. موفقیت و بهروزی تمامی دانشجویان و دانش‌پژوهان عزیز آرزوی همیشگی ما است.

دانشگاه پیام‌نور

فهرست مطالب

یازده

پیشگفتار

۱	فصل اول: جذب و انتقال
۱	هدف کلی
۱	هدف‌های یادگیری
۲	مقدمه
۲	۱-۱ مقایسه عبور مواد بین غشای طبیعی و مصنوعی
۳	۲-۱ انواع انتقال در غشا
۶	۱-۲-۱ انواع پمپ‌های یونی
۹	۲-۲-۱ جذب غیرفعال
۱۲	۳-۱ پتانسیل الکتروشیمیایی
۱۲	۱-۳-۱ رابطه بین پتانسیل شیمیایی و انتقال ملکول‌ها از عرض غشای نیمه‌تراوا
۱۳	۲-۳-۱ منشأ اختلاف پتانسیل بین دو طرف غشا
۱۶	۴-۱ جذب و انتقال
۱۶	۱-۴-۱ پتانسیل آبی
۱۸	۵-۱ خاک
۱۸	۱-۵-۱ انواع آب در خاک
۱۹	۲-۵-۱ رابطه آب و خاک
۲۰	۳-۵-۱ کاتیون‌ها و آنیون‌های موجود در خاک و چگونگی جذب آن‌ها
۲۱	۴-۵-۱ مکانیسم جذب بهتر کاتیون‌ها نسبت به آنیون‌ها
۲۲	۶-۱ مسیر جذب آب توسط ریشه
۲۶	۷-۱ رابطه گیاه و آب
۲۷	۱-۷-۱ روزنه‌های هوایی
۳۱	۸-۱ منشأ اسموتیکوم‌های فعال، در روزنه

۳۱	۱-۸-۱ تغییرات متابولیکی سلول‌های محافظ بهنگام حرکت روزنه‌ای
۳۳	۹-۱ انتقال شیره خام در آوندچوبی
۳۳	۱۰-۱ انتقال شیره پرورده در آوند آبکش
۳۴	۱-۱۰-۱ تشریح سلول‌های آبکشی
۳۵	۱۱-۱ جایابی (Allocation) و تفکیک (Partitionary)
۳۷	خلاصه فصل اول
۳۸	خودآزمایی چهارگزینه‌ای فصل اول
۴۱	فصل دوم: عناصر ضروری
۴۱	هدف کلی
۴۱	هدف‌های یادگیری
۴۲	مقدمه
۴۲	۱-۲ عناصر ضروری در گیاهان
۴۳	۱-۱-۲ عوامل مؤثر در تغذیه گیاهان
۴۳	۲-۲ عناصر غذایی پرمصرف (ماکرو)
۴۳	۱-۲-۲ گوگرد
۴۹	۲-۲-۲ فسفر
۵۰	۳-۲-۲ منیزیم
۵۰	۴-۲-۲ پتاسیم
۵۱	۵-۲-۲ کلسیم
۵۲	۳-۲ عناصر کم‌مصرف (میکرو)
۵۲	۱-۳-۲ بر
۵۳	۲-۳-۲ روی
۵۴	۳-۳-۲ مولیبدن
۵۴	۴-۳-۲ آهن
۵۶	۵-۳-۲ کلر
۵۷	۶-۳-۲ منگنز
۵۷	۷-۳-۲ مس
۵۷	۴-۲ رابطه غلظت عنصر و رشد و عملکرد گیاهان
۵۸	۵-۲ اثرات مقابل عناصر
۵۹	خلاصه فصل دوم
۶۲	خودآزمایی چهارگزینه‌ای فصل دوم
۶۵	فصل سوم: جذب و آسمیلاسیون (هماندسازی) نیتروژن
۶۵	هدف کلی
۶۵	هدف‌های یادگیری
۶۶	مقدمه

۶۶	۱-۳ نیتروژن
۶۶	۱-۱-۳ راه‌های تثبیت نیتروژن
۶۹	۲-۳ رشد گرهک‌های تیره نخود
۷۱	۱-۲-۳ انواع ژن‌هایی که در تشکیل گرهک‌ها دخالت دارند.
۷۳	۳-۳ آنزیم نیتروژناز
۷۴	۴-۳ فرم آنیونی نیتروژن (NO_3^-)
۷۶	۱-۴-۳ آنزیم نیترات‌ردوکتاز
۷۶	۲-۴-۳ نیتريت‌ردوکتاز
۷۷	۵-۳ مقایسه راندمان گیاهان C_4 با گیاهان C_3 (در مورد مصرف نیترات)
۷۷	۶-۳ راه‌های ورود (جذب) آمونیاک به گیاه
۷۸	۱-۶-۳ مکانیسم‌های تنظیم آمونیاک در سلول‌های گیاهی
۸۰	۷-۳ بررسی علت سمیت آمونیوم در اثر تراکم آن در سلول‌های گیاهی
۸۱	۸-۳ جذب اوره به عنوان منبع نیتروژن
۸۱	۹-۳ اثر تثبیت نیتروژن بر هیدرات کربن
۸۱	۱۰-۳ کودهای نیتروژن‌دار (ازته) را باید در شرایط زیر استفاده کرد.
۸۲	۱۱-۳ علائم کمبود نیتروژن
۸۲	۱۲-۳ علائم سمیت نیتروژن (افزایش ترکیبات نیتروژن‌دار در گیاه)
۸۳	خلاصه فصل سوم
۸۵	خودآزمایی چهارگزینه‌ای فصل سوم

۸۷	فصل چهارم: فتوسنتز
۸۷	هدف کلی
۸۷	هدف‌های یادگیری
۸۸	مقدمه
۸۸	۱-۴ کلروفیل‌ها
۸۹	۱-۱-۴ طیف جذبی در رنگدانه‌ها
۹۱	۲-۱-۴ چرخه گزانتوفیل
۹۳	۲-۴ ساختار کلروپلاست
۹۴	۳-۴ فعل‌وانفعال فتوفیزیولوژیکی (فتوشیمیایی)
۹۷	۱-۳-۴ واکنش‌های نوری (تجزیه آب و تولید انرژی)
۹۸	۲-۳-۴ چگونگی تشکیل NADPH و ATP-مدل Z
۱۰۱	۳-۳-۴ چرخه Q
۱۰۲	۴-۳-۴ فسفریله‌شدن نوری غیر چرخه‌ای
۱۰۳	۵-۳-۴ فسفریله‌شدن نوری چرخه‌ای
۱۰۳	۶-۳-۴ کلروپلاست‌ها با مکانیسم شیمواسمزی (مدل میشل) ناشی از شیب پروتون، ATP می‌سازند.
۱۰۵	۴-۴ چرخه کالوین (واکنش‌های تاریکی) و یا چرخه احیایی پنتوزفسفات

۱۰۶	۴-۱-۱ سه مرحله فرایند چرخه کلورین
۱۰۸	۴-۲-۱ مراحل انجام واکنش
۱۱۰	۴-۵-۱ تنفس نوری (چرخه C_2)
۱۱۳	۴-۵-۱ نقش تنفس نوری در گیاهان
۱۱۴	۴-۶-۱ چرخه گیاهان C_4
۱۱۶	۴-۷-۱ اختلافات ساختمانی گیاهان C_3 و C_4
۱۱۷	۴-۷-۱ سه راه فتوسنتزی سیکل کربن در گیاهان C_4
۱۱۸	۴-۸-۱ گیاهان CAM (Crassulacean acid metabolism)
۱۲۱	۴-۸-۱ شباهت و اختلاف گیاهان CAM و C_4
۱۲۲	۴-۹-۱ عوامل مؤثر بر فتوسنتز
۱۲۴	خلاصه فصل چهارم
۱۲۶	خودآزمایی چهارگزینه‌ای فصل چهارم
۱۳۱	فصل پنجم: تنفس
۱۳۱	هدف کلی
۱۳۱	هدف‌های یادگیری
۱۳۱	مقدمه
۱۳۲	۵-۱-۱ تنفس هوازی
۱۳۲	۵-۱-۱-۱ گلیکولیز
۱۳۷	۵-۱-۲ چرخه اسیدسیتریک
۱۴۰	۵-۱-۳ زنجیره انتقال الکترون
۱۴۵	۵-۲-۱ مسیر اکسیدی پنتوزفسفات
۱۴۸	۵-۳-۱ چرخه گلیکسیلات (گلی‌اگزالات)
۱۵۰	۵-۴-۱ تنفس بی‌هوازی (تخمیر)
۱۵۲	خلاصه فصل پنجم
۱۵۴	خودآزمایی چهارگزینه‌ای فصل پنجم
۱۵۷	فصل ششم: تنظیم‌کننده‌های رشد (هورمون‌ها)
۱۵۷	هدف کلی
۱۵۷	هدف‌های یادگیری
۱۵۷	مقدمه
۱۵۸	۶-۱-۱ اکسین
۱۶۰	۶-۱-۱-۱ ساختار شیمیایی اکسین
۱۶۱	۶-۱-۲ محل بیوسنتز اکسین (ایندول استیک اسید)
۱۶۳	۶-۱-۳ عوامل مؤثر در تثبیت میزان اکسین
۱۶۳	۶-۱-۴ فاکتورهای اساسی در بیوسنتز اکسین
۱۶۴	۶-۱-۵ انتقال اکسین

۱۶۶	۶-۱-۶ اثرات فیزیولوژیکی اکسین
۱۷۰	۶-۲-۱ جیبرلین ها (GA)
۱۷۰	۶-۲-۱ بیوسنتز جیبرلین ها
۱۷۱	۶-۲-۲ انتقال جیبرلین ها
۱۷۱	۶-۲-۳ اثرات فیزیولوژیکی هورمون جیبرلین
۱۷۳	۶-۲-۴ مکانیسم عمل جیبرلین ها (GA)
۱۷۶	۶-۳-۱ سیتوکینین ها
۱۷۶	۶-۳-۱ بیوسنتز سیتوکینین ها
۱۷۶	۶-۳-۲ انتقال سیتوکینین ها
۱۷۷	۶-۳-۳ اثرات فیزیولوژیکی سیتوکینین ها
۱۷۸	۶-۴-۱ اتیلن
۱۷۸	۶-۴-۱ بیوسنتز اتیلن
۱۷۹	۶-۴-۲ اثرات فیزیولوژیکی اتیلن
۱۸۰	۶-۵-۱ آبسزیک اسید (ABA): Absciscic acid
۱۸۱	۶-۵-۱ بیوسنتز آبسزیک اسید (ABA)
۱۸۲	۶-۵-۲ انتقال ABA
۱۸۲	۶-۵-۳ اثرات فیزیولوژیکی ABA
۱۸۴	۶-۵-۴ مکانیسم عمل اسید آبسزیک
۱۸۴	۶-۵-۵ مکانیسم عمل ABA برای بستن روزنه ها
۱۸۶	۶-۶-۱ تنظیم کننده های دیگر رشد در گیاهان
۱۸۶	۶-۶-۱ براسینواستروئیدها (Brassinosteroids)
۱۸۸	۶-۶-۲ پلی آمین ها (Polyamines)
۱۹۰	۶-۶-۳ جاسمونیک اسید (Jasmonic acid)
۱۹۲	۶-۶-۴ سالیسیلیک اسید (SA)
۱۹۳	۶-۶-۵ استریگولاکتون ها (Strigolactones)
۱۹۴	۶-۶-۶ سیستمن
۱۹۶	خلاصه فصل ششم
۱۹۹	خودآزمایی چهارگزینه ای فصل ششم
۲۰۱	فصل هفتم: پاسخ گیاهان به محرک های محیطی
۲۰۱	هدف کلی
۲۰۱	هدف های یادگیری
۲۰۱	مقدمه
۲۰۲	۷-۱-۱ تعریف واژه ها
۲۰۳	۷-۱-۱ تفسیر منحنی رشد
۲۰۴	۷-۱-۲ پیری و مرگ برنامه ریزی شده سلولی
۲۰۶	۷-۲-۱ انواع حرکت در گیاهان

۲۰۶	۱-۲-۷ تروپیسیم (جنبش‌های گرایشی یا رشدی)
۲۱۰	۲-۲-۷ ناستی (جنبش‌های تورمی)
۲۱۲	۳-۲-۷ تاکتیسیم (Tactism)
۲۱۳	۳-۷ محیط و آغاز تشکیل گل
۲۱۳	۱-۳-۷ اثرات درجه حرارت (بهاره‌کردن یا Vernalization)
۲۱۴	۲-۳-۷ اثرات طول روز (فتوپریودیسم)
۲۱۹	خلاصه فصل هفتم
۲۲۱	خودآزمایی چهارگزینه‌ای پاسخ به محرک‌های محیطی
۲۲۳	پاسخنامه
۲۲۵	منابع

پیشگفتار

گیاهان تولیدکننده‌های اصلی در تمام اکوسیستم‌ها هستند. از ویژگی‌های منحصر به فرد سلول‌های گیاهی داشتن اندامک پلاست، واکوئل بزرگ و دیواره سلولی است از طرفی باتوجه به ساکن بودن گیاهان، سازگاری آن‌ها با اقلیم‌های مختلف در مباحث بیوشیمی و سلولی (فیزیولوژی گیاهی) بسیار پیچیده‌تر از جانوران است به طوری که نظر محققین بسیار زیادی را در زمینه‌های کشاورزی، بیوتکنولوژی و حتی میکروبیولوژی در مباحث همزیستی گیاهان با باکتری‌ها (برای تثبیت نیتروژن هوا) به خود جلب کرده است. گیاهان علاوه بر مصارف غذایی برای ما و حیوانات دارای فراورده‌های ثانویه هستند که از لحاظ دارویی برای انسان‌ها حائز اهمیت هستند. افزایش جمعیت کره زمین (بیش از ۸ میلیارد نفر) موجب افزایش تقاضا برای فراورده‌های غذایی شده از طرفی کاهش زمین‌های کشاورزی و وجود تنش‌های فراوانی چون خشکی و شوری تولید محصولات کشاورزی را تهدید می‌کند باتوجه به این شرایط چاره‌ای جز بالابردن کارایی گیاهان نیست.

دانش فیزیولوژی گیاهی، شناخت عملکرد گیاهان از لحاظ بیوشیمی و سلولی در جهت پایداری و افزایش تولید است. بنابراین آن دارای نقش مهمی در برنامه‌های پژوهشی کشاورزی برای افزایش محصولات کشاورزی، فراورده‌های چوبی، علوفه و تولید انواع گیاهان مقاوم به تنش‌های محیطی (چون شوری، خشکی و...) و مقاوم در برابر آفات و بیماری‌ها است. از این دانش می‌توان برای بالابردن افزایش کارایی گیاهان در فتوسنتز، کاهش تنفس نوری و بهبود استفاده از عناصر غذایی بهره برد. همچنین با استفاده

از تنظیم‌کننده‌های رشد در گیاهان (هورمون‌ها) می‌توان چرخه رویشی یا زایشی آن‌ها را به‌نفع افزایش کارایی آن‌ها تغییر داد.

فیزیولوژی گیاهی برای اکثر دانشجویان زیست‌شناسی در گرایش‌های مختلف دانشگاه پیام‌نور به‌جز دانشجویان سلولی مولکولی (که از سال ۹۷ جذب‌شدند) در سه بخش تغذیه (عناصر غذایی موردنیاز گیاهان و مکانیسم جذب و انتقال آن‌ها) - متابولیسم (تنفس و فتوسنتز) - رشد و نمو به‌ترتیب در سه عنوان درسی دو واحدی فیزیولوژی گیاهی ۱، ۲ و ۳ ارائه می‌شد. اما جمع‌بندی این عناوین در یک کتاب تحت‌عنوان مبانی فیزیولوژی گیاهی به‌طوری‌که سرفصل وزارت علوم را پوشش دهد کار بسیار سختی بود. مطالب این کتاب در ۷ فصل (گفتار) تنظیم‌شده که فصل ۱ تا ۳ آن مباحث جذب و انتقال مواد کانی و نقش آن‌ها در چرخه زندگی گیاه بحث‌شده که مباحث کتاب فیزیولوژی گیاهی ۱ را دربرمی‌گیرد. فصل ۴ و ۵ مربوط به فتوسنتز و تنفس است که از عناوین کتاب فیزیولوژی گیاهی ۲ بود، فصل ۶ تحت‌عنوان تنظیم‌کننده‌های رشد در گیاهان به‌علاوه فصل ۷ پاسخ گیاهان به محرک‌های محیطی (رشد، نمو و تمایز) جایگزین فیزیولوژی ۳ شده است.

ما برای گردآوری این کتاب از کتب رایج فیزیولوژی گیاهی چون تایز و زیگر استفاده بردیم اما استفاده از کتاب «بیوشیمی و زیست‌شناسی مولکولی در گیاهان» بوکانان (۲۰۱۶) که ۷۸ نفر از دانشمندان برتر دنیا جزء پدید آورندگان آن بودند باعث شد علاوه‌بر خلاصه، به‌روزکردن و غنی‌کردن مباحث این کتاب بتوانیم از تصاویر منحصربه‌فرد آن در فصول مختلف برای درک بهتر مباحث بیوشیمی و سلولی در گیاهان استفاده کنیم. سعی شده مباحث ارائه‌شده در این کتاب تا حد ممکن مختصر، گویا و جامع باشند. برای رسیدن به‌هدف آموزشی کلی کتاب باید به‌هدف‌های جزئی فصول توجه داشته باشید تا درنهایت به هدف کلی آن دست‌یابید درضمن در انتهای هر فصل علاوه‌بر خلاصه آن تعدادی سؤال به‌همراه پاسخنامه (در انتهای کتاب) ارائه شده است تا دانشجویان بتوانند دانسته‌های خود را ارزیابی کنند. امید است این کتاب به‌عنوان یکی از منابع مفید در زمینه فیزیولوژی گیاهی مورد استفاده دانشجویان زیست‌شناسی، بیوتکنولوژی (زیست‌فناوری) و کشاورزی قرار گیرد.

از همکاری خانم مهندس هاجر قربان‌نژاد نی‌ریزی و مهندس شهلا کاظمی رنانی که ما را در امر بازنویسی و ویرایش یاری کردند، همچنین از مدیریت محترم تدوین، اعضای

محترم شورای تخصصی گروه زیست‌شناسی، ارزیاب و ویراستار محترم علمی، انتشارات،
معاونت محترم آموزشی و پژوهشی دانشگاه پیام‌نور تشکر می‌کنیم.
باتوجه به‌اینکه مولفین، این کتاب را عاری از نقص نمی‌دانند از تمامی
صاحب‌نظران تقاضامندیم با ارائه پیشنهادات و انتقادات سازنده خویش به آدرس پست
الکترونیکی behsalehi@pnu.ac.ir ما را درجهت غنای هرچه بیشتر محتوای این کتاب
مساعدت فرمایند.

با آرزوی بهروزی شما
دکتر بهروز صالحی‌اسکندری
دکتر منصور خراتی‌کوپایی

فصل اول

جذب و انتقال

هدف کلی

آشنایی دانشجویان با نقش آب در متابولیسم گیاهان و مکانیسم جذب آن توسط گیاه است. مکانسیم‌های مختلف جذب یون‌ها توسط ناقلین مختلف، همچنین مکانسیم‌های مختلف، انتقال شیره خام و پرورده معرفی خواهد شد.

هدف‌های یادگیری

از دانشجو انتظار می‌رود پس از مطالعه فصل بتواند:

۱. مفهوم پتانسیل آبی و اهمیت آب در یاخته‌ها و بافت‌های گیاهی را درک کند.
۲. رابطه آب در خاک و گیاه را توضیح دهند.
۳. چگونگی جذب آب توسط گیاه و مکانیسم کنترل خروج آن توسط روزنه‌ها را شرح دهند.
۴. مکانیسم حرکت شیره پرورده در عناصر آبکشی و چگونگی توزیع آن در پیکره گیاه را بیان کنند.
۵. انواع ناقلین در غشاها را برای جذب فعال و غیرفعال کاتیون‌ها و آنیون‌ها توصیف کنند.
۶. عوامل مختلف تأثیرگذار در پتانسیل الکتروشیمیایی برای جابه‌جایی یون‌ها را بیان شرح دهند.

مقدمه

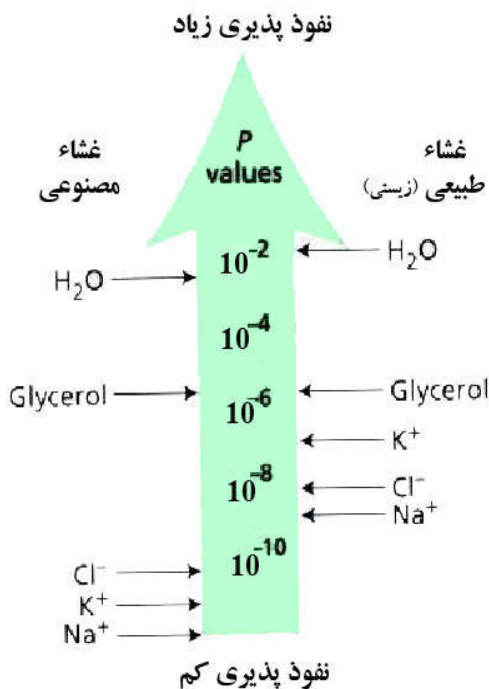
آب، مهم‌ترین ماده زیستی برای تمام موجودات زنده محسوب می‌شود، در چرخه زندگی گیاهان نیز عامل اصلی رشد و نمو است. در گیاهان نیروی مکشی که موجب جذب و انتقال آب به قسمت‌های مختلف می‌شود را نیرو پتانسیل آبی گیاه معرفی کرده که در اثر آن، جذب یون‌های آلی و کانی موجود در یاخته انجام می‌شود. روزنه‌های آبی میزان تعرق (خروج بخار آب از گیاه) را با توجه به عوامل بیرونی و درونی تنظیم می‌کنند. مکانیسم جذب فعال و غیرفعال کاتیون‌ها و آنیون‌ها براساس پتانسیل الکتروشیمیایی توسط ناقلین مختلف در غشا انجام می‌شود. انتقال فعال اولیه با شکست مستقیم ATP در جهت عکس پتانسیل الکتروشیمیایی انتقال را انجام می‌دهند. انتقال فعال ثانویه یا همراه، به شیب یونی حاصل از انتقال فعال اولیه (پمپ‌ها) وابسته‌اند به‌همین دلیل آن‌ها را انتقال فعال ثانویه معرفی می‌کنند.

۱-۱ مقایسه عبور مواد بین غشای طبیعی و مصنوعی

غشاهای طبیعی به‌جز فسفولیپیدهای دو لایه، دارای پروتئین‌های سرتاسری و سطحی هستند که در نقل و انتقالات سلولی ایفای نقش می‌کنند ولی غشاهای مصنوعی فاقد آن‌ها هستند. مقایسه انتقال ترکیبات غیرقطبی، گازها (نظیر O_2 و CO_2) و مولکول‌های کوچک و به‌نسبت آب‌گریز (مثل اتانول) از بین غشای مصنوعی و طبیعی نشان داد، به‌دلیل آنکه انتقال آن‌ها نیازمند کمک پروتئین‌های انتقال دهنده غشایی نیست، آن‌ها به‌طوریکسان از غشاهای مصنوعی و غشاهای طبیعی عبور می‌کنند (شکل ۱-۱). درحالی‌که با افزایش اندازه یا قطبیت یک مولکول به‌عنوان مثال ترکیباتی نظیر ساکارز (مولکول درشت) و یا اجزای باردار (یون‌ها) عمل انتقال به‌طورقطعی نیازمند کمک پروتئین‌های انتقال دهنده غشایی بوده و به‌همین علت قدرت نفوذ غشاهای مصنوعی (به‌دلیل آنکه فاقد سیستم پروتئین‌های انتقال‌دهنده هستند) به‌طور چشمگیری در مقایسه با غشاهای زنده، کمتر است (شکل ۱-۱). به‌چه دلیل ناقلین غشاها پروتئینی هستند؟

جذب و انتقال ۳

ابتدا، برای انتقال سوبستراهای مختلف از یک طرف به طرف دیگر غشا نیاز به تغییر شکل ناقل است و از اجزای غشای سلولی تنها پروتئین‌ها این قابلیت را دارند. دوم اینکه منحنی جذب آن‌ها شبیه منحنی فعالیت یک آنزیم است.



شکل ۱-۱. مقایسه بین انتشار مواد در غشای زیستی و غشای فسفولیپیدی دولایه مصنوعی: P میزان نفوذپذیری برحسب سانتی‌متر در ثانیه، انتشار بعضی مواد در عرض غشای بیولوژیکی و غشای فسفولیپیدهای دولایه مصنوعی را مشاهده می‌کنید. برای مولکول‌های غیرقطبی و بعضی از مواد کوچک بدون بار مثل آب در هر دو غشای میزان نفوذپذیری مشابه است. اما برای مولکول‌های قطبی و یون‌هایی مثل پتاسیم و سدیم میزان نفوذپذیری در غشای بیولوژیکی بیشتر از غشای مصنوعی است که نشان‌دهنده نقش ناقل‌های پروتئینی در غشا است. اعداد بر مقیاس لگاریتمی نوشته شده است.

۲-۱ انواع انتقال در غشا

براساس مصرف انرژی دو نوع انتقال غیرفعال (بدون مصرف انرژی) و انتقال فعال (مصرف انرژی) در غشا انجام می‌پذیرد. انتقال غیرفعال یا انتشار تسهیل شده که در جهت شیب الکتروشیمیایی (مجموع غلظت و بار الکتریکی) است ناقلین آن

شامل کانال‌ها و یونی‌پورت (ناقلین تک‌بر) هستند به‌طورمثال انتقال ساکارز از سلول‌های مزوفیل به خارج از سلول از ناقل یونی‌پورت ساکارز استفاده می‌شود در واقع ناقلین انتقال غیرفعال (کانال‌ها و یونی‌پورت‌ها) در انتشار تسهیل شده مشارکت دارند. بنابراین، کانال‌های پروتئینی قادرند آب یا انواع خاصی از یون‌ها را به‌طرف پایین شیب غلظت یا پتانسیل الکتریکی انتقال دهند که بیشترین سرعت انتقال را به خود (حدود 10^6 تا 10^8 ملکول در ثانیه) اختصاص می‌دهند. به کانال‌های آبی موجود در غشای پلاسمایی و تونوپلاستی گیاهان آکوپورین (Aquaporin) می‌گویند که در بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیک که به جذب و انتقال سریع آب نیاز دارند همانند باز و بسته‌شدن روزنه‌ها و جنبش‌های ناستی (تورمی) دخالت دارند.

انتقال فعال (انتقال با مصرف انرژی) شامل انتقال فعال اولیه و ثانویه است. در انتقال فعال اولیه یون‌ها به‌طور مستقیم با مصرف انرژی (ATP) در جهت خلاف شیب پتانسیل الکتروشیمیایی منتقل می‌شوند ناقلین آن‌ها پمپ‌ها (آنزیم‌های برداری) هستند که در گیاهان شامل پمپ‌های پروتونی و کلسیمی هستند که به‌طورمستقیم خود پمپ، ATP را مصرف و با فسفریله‌شدن جایگاه فعال پمپ تغییرشکل آن را میسر کرده و انتقال در جهت خلاف شیب الکتروشیمیایی (شامل غلظت و بار الکتریکی) انجام می‌شود که انواع آن در این فصل بیان خواهد شد.

انتقال فعال ثانویه (انتقال همراه): یکی از یون‌ها در جهت شیب الکتروشیمیایی جابه‌جا می‌شود (در گیاهان پروتون H^+ در جانوران Na^+ است) و دیگری در خلاف جهت شیب الکتروشیمیایی اگر هر دو در یک جهت جذب جابه‌جا شوند انتقال همبر یا سیمپورت (Symport) است به‌طورمثال جذب K^+ به‌همراه H^+ ، و یا جذب آنیون‌ها به‌همراه پروتون در گیاهان و انتقال ساکارز (ملکول بزرگ بدون بار) به‌همراه پروتون در بارگیری آپوپلاستی به درون عناصر آبکشی مثال‌هایی از انتقال سیمپورت هستند.

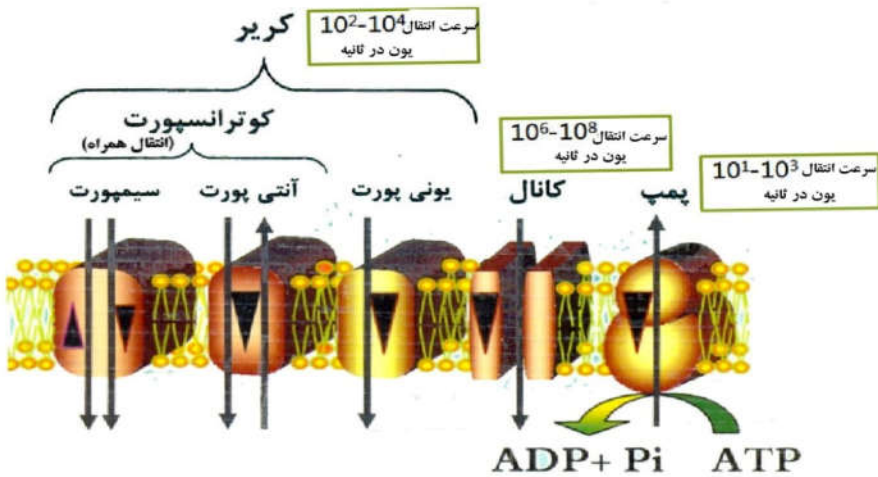
انتقال پادبر یا آنتی‌پورت (Antiport): جذب H^+ با خروج Na^+ در غشای پلاسمایی یا جذب انواع کاتیون‌ها همراه با دفع پروتون از واکوئل است به‌علت pH اسیدی واکوئل تمام انتقال‌های همراه از آن آنتی‌پورت است. انتقال فعال ثانویه توسط

کریرها (ناقلین) انجام شده به علت اینکه آن‌ها پس از اتصال ملکول‌ها یا یون‌ها باید تغییر شکل دهند تا انتقال را میسر کنند سرعت انتقال در آن‌ها (یون در ثانیه $10^4 - 10^2$) کمتر از کانال‌ها است (شکل ۱-۲ و ۱-۳).

یونفورها (یون‌بر) ترکیبات چربی دوستی هستند که قابلیت نفوذ را (بدون مصرف انرژی) افزایش می‌دهند. آن‌ها برای بسیاری از باکتری‌ها، کشنده هستند چون با افزایش نفوذپذیری غشا، پتانسیل غشای پلاسمایی تغییر می‌کند بنابراین فرایندهای فیزیولوژیک و جذب در حضور آن‌ها مختل می‌شود. برخی از آن‌ها دارای ساختار کروی (والینومایسین) و برخی دیگر دارای ساختار لوله‌ای (گرامیسیدین) هستند. والینومایسین به‌طور اختصاصی یون K^+ را از خلال غشا انتقال می‌دهد.

انتقال فعال اولیه توسط پمپ‌های یونی انجام شده و جریانی از انتقال یون‌ها را در جهت خلاف شیب پتانسیل الکتروشیمیایی ایجاد می‌کنند که به‌طور کامل به مصرف انرژی وابسته بوده و شامل انتقال الکتروژنیک (که سبب جدایی بار یا تغییر پتانسیل غشایی شده) و انتقال الکترونوترال (که با وجود جابه‌جاشدن یون‌ها و به سبب تساوی بار آن‌ها، جدایی باری ایجاد نمی‌کند) می‌شود. در این نوع انتقالات که فعالانه و با مصرف انرژی (اغلب ATP) انجام می‌شود، هربار یک و یا دویون برخلاف شیب غلظت و یا برخلاف شیب الکتریکی (در مجموع شیب الکتروشیمیایی گویند) جابه‌جا می‌شوند.

در جلبک آب شیرین به نام نیتلا، غلظت K^+ , Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} بیش از آب اطراف است و در جلبک آب شور والونیا، غلظت K^+ بیش از آب‌های شور اطراف است. در غلات غلظت K^+ بیش از Ca^{2+} و در حبوبات برعکس میزان Ca^{2+} بیش از K^+ است نتایج حاصل از پژوهش‌ها انجام شده این است که جذب انتخابی و تجمعی است و جذب انتخابی و تجمعی وابسته به ژنوتیپ (گونه) است در نهایت سرعت جذب کاتیون‌ها بیشتر از آنیون‌هاست که بعداً به تفصیل ذکر شده است.



شکل ۱-۲. انواع ناقلینی که در انتقال تسهیل شده و انتقال فعال ثانویه دخالت دارند، همچنین پمپ‌هایی که مسئول انتقال فعال اولیه هستند، به همراه سرعت انتقال در شکل نشان داده شده است. دقت کنید که جهت مثلث موجود در هر ناقل نشان‌دهنده جهت شیب انتقال است. اگر فلش انتقال هم جهت با مثلث شیب پتانسیل الکتروشیمیایی باشد (مثل انتقال یونی پورت) انتقال غیرفعال است و بالعکس (مثل پمپ) انتقال فعال است.

۱-۲-۱ انواع پمپ‌های یونی

پمپ‌های یونی را می‌توان به سه گروه P، F و V تقسیم کرد. شکل ۱-۳، ساختمان عمومی سه گروه اصلی پمپ‌های یونی (ATP-Powered) را نشان می‌دهد و انواع دیگری از این دسته ناقلین به نام‌های ABC و نیز پمپ H^+ -ppase وجود دارد (شکل ۱-۵).

پمپ‌های یونی گروه P دارای ساده‌ترین ساختمان بوده و اغلب تترامرند دارای دو زیرواحد کاتالیتیکی α است که از عرض غشا گذشته و دارای یک محل برای اتصال به ATP است. این گروه از پمپ‌ها همچنین دارای دو زیرواحد کوچک‌تر به نام β هستند که به احتمال، دارای نقش تنظیم‌کنندگی است (البته در شکل ۱-۳ فقط یک زیرواحد α و β نشان داده شده است). درحین مراحل انتقال، دست‌کم یکی از زیرواحدهای α فسفریله می‌شود و تصور بر آن است که یون‌های مزبور از طریق زیرواحد فسفریله شده انتقال می‌یابند. همان‌گونه که ذکر شد، به دلیل آنکه پمپ‌های ATPase در بخشی از چرخه کاتالیتیکی خود فسفریله می‌شوند،

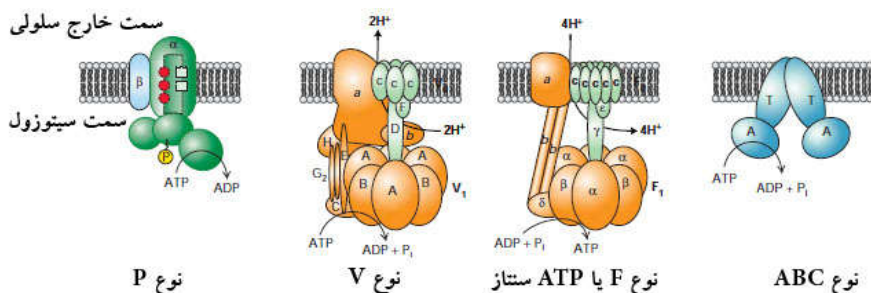
ATPase های نوع P یا p-type نام گرفته‌اند. از این گروه به سه گروه عمده از آن‌ها اشاره می‌کنیم:

(الف) پمپ پروتونی H^+ -ATPase موجود در غشای پلاسمایی یا خسته‌های گیاهی پمپ پروتونی H^+ -ATPase توسط ارتووانادیات (از لحاظ ساختاری مشابه فسفر)، مهار شده و با کاتیون‌های یک ظرفیتی به خصوص K^+ تحریک شده و به آنیون‌ها غیر حساس است و برای فعالیت به Mg^{2+} نیازمند است.

(ب) پمپ Na^+/K^+ ATPase موجود در غشای پلاسمایی یا خسته‌های جانوری که با گلوکوزیدی به نام اوآبائین (Ouabain) ممانعت می‌شود (شکل ۱-۴ و ۱-۵).

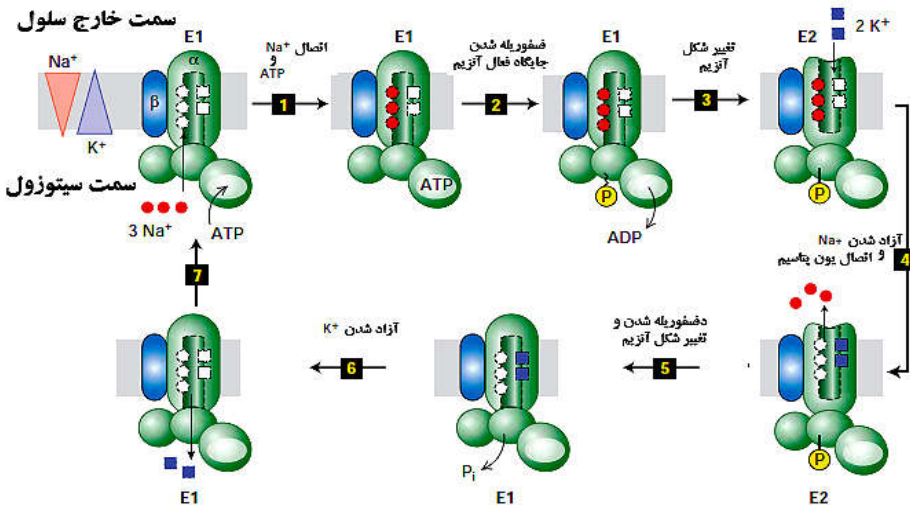
(ج) پمپ Ca^{2+} -ATPase موجود در غشای پلاسمایی، غشای ER (شبکه آندوپلاسمی) و غشای تونوپلاستی که با مصرف ATP کلسیم را از سیتوپلاسم به اندامک‌های ذکر شده انتقال می‌دهند.

پمپ‌های گروه V و F از لحاظ ساختاری مشابه هم هستند آن‌ها حداقل دارای سه نوع پروتئین درون‌غشایی و پنج نوع پلی‌پپتید در بخش سیتوزولی هستند. این پمپ‌ها، (برخلاف پمپ‌های گروه P) حد واسط‌های فسفریله در جایگاه فعال ایجاد نمی‌کنند. اختلاف پمپ‌های V و F از لحاظ محل استقرار که پمپ‌های نوع V در غشای واکوئلی (تونوپلاستی) مستقراند ولی پمپ‌های نوع F در غشای داخلی میتوکندری و در غشای تیلاکوئیدی قرار گرفتند. تفاوت دیگر آن‌ها در مصرف و تولید ATP است. پمپ‌های گروه V (V-Type) مصرف‌کننده ATP هستند و با استفاده از انرژی آزاد شده حاصل از هیدرولیز ATP، فعالانه پروتون‌ها را از سمت سیتوزول به درون واکوئل‌ها (علی‌رغم غلظت بالای پروتون در واکوئل)، رانده و اسیدیته بالای واکوئل‌های گیاهی را ایجاد می‌کنند.



شکل ۱-۳. چهار گروه از پروتئین‌های ناقل وابسته به ATP (ATP-powered).

این پمپ به گونه‌ای مشابه با پمپ‌های موجود در غشای لیزوزوم‌ها و سایر وزیکول‌های سلول‌های جانوری عمل می‌کند. پمپ‌های پروتون (F-type)، که در غشای میتوکندری و کلروپلاست یافت شده، برخلاف پمپ‌های گروه V و گروه P (که مصرف‌کننده ATP)، از طریق انتقال پروتون‌ها (در جهت شیب) از سمت فضای بین‌غشایی به درون ماتریکس میتوکندری و از لومن (سمت درونی) تیلاکوئیدها به طرف استرومای کلروپلاست (در جهت شیب الکتروشیمیایی پروتون) عمل کرده و ADP و Pi (فسفر معدنی) در جهت تولید ATP جفت یا کوپله می‌کنند. پمپ‌های ATP آز، گروه V (V-Type) به کاتیون‌ها غیرحساس اند (برخلاف پمپ پروتونی H^+ -ATPase موجود در غشای پلاسمایی که با K^+ تحریک می‌شوند) و به آنیون‌ها حساس هستند به طوری که با نیترات مهار شده و با یون Cl^- تحریک می‌شوند.



شکل ۱-۴. پمپ Na^+/K^+ ATPase (پمپ از نوع P) غشای پلاسمایی در یاخته‌های جانوری. با اتصال ATP، سه یون سدیم به زیر واحد کاتالیکی (α) در سطح سیتوزولی متصل شده (۱) و با هیدرولیز ATP به ADP و P_i ، جایگاه فعال آنزیم (اسیدآمینو اسپاراتات) فسفریله می‌شود (۲) فسفریله شدن آن منجر به تغییر شکل پمپ شده ($E1 \rightarrow E2$) و سدیم در سطح خارج آزاد شده و دو یون پتاسیم در جایگاه فعال پمپ (۴) متصل شده با جداسدن یون فسفر از جایگاه تنظیمی مجدد پمپ به حالت اول تغییر شکل می‌دهد ($E2 \rightarrow E1$) و یون‌ها پتاسیم را در داخل سلول آزاد می‌کند.