بسم الله الرحمن الرحيم

دانشگاه پیام نور

مرکز کرج

بخش علمی: علوم کشاورزی

پایان نامه

برای دریافت درجه کارشناسی ارشد

رشته : مهندسی کشاورزی (بیوتکنولوژی کشاورزی)

عنوان پایان نامه:

بررسی جریان انرژی از ریشه به اندام‌های هوایی در گیاه مدل آرابیدوپسیس تالیانا

مهری رستمی نژاد

استاد راهنما: دکتر ناصر فرخی

استاتید مشاور:

دکتر حسین عسکری

دکتر محمدعلی ابراهیمی

آذر ۹۳

جمهوری اسلامی ایران
وزارت علوم، تحقیقات و فناوری
مرکز کرج

دانشگاه پیام نور استان البرز

بسمه تعالی

« تصویب نامه پایان نامه مقطع کارشناسی ارشد »

جلسه دفاع از پایان نامه خانم مهری رستمی نژاد

دانشجوی رشته بیوتکنولوژی کشاورزی به شماره دانشجویی ۹۰۹۷۱۵۱۶۳

تحت عنوان : " بررسی جریان انرژی از ریشه به اندام های هوایی در گیاه مدل آرابیدوپسیس تالیانا "

تاریخ دفاع : ۱۳۹۳/۰۹/۱۹ روز : چهارشنبه ساعت: ۱۵- ۱۳

نمره (به عدد : ۱۹/۶ به حروف : نوزده و شش صدم) درجه ارزشیابی : عالی

اعضای هیات داوران :

ردیف	نام و نام خانوادگی	هیات داوران	مرتبه دانشگاهی	دانشگاه / موسسه آموزشی	امضاء
۱	دکتر ناصر فرخی	استاد راهنما	استادیار	صنعتی شاهرود	
۲	دکتر حسین عسگری	استاد مشاور	استادیار	شهید بهشتی	
۳	دکتر محمد علی ابراهیمی	استاد مشاور همکار	دانشیار	پیام نور	
٤	دکتر مسعود سلطانی نجف آبادی	استاد داور	استادیار	تحقیقات اصلاح وتهیه نهال بذر	
٥	دکتر محمدعلی ابراهیمی	نماینده تحصیلات تکمیلی	دانشیار	پیام نور	

شماره:
تاریخ:
پیوست:

کرج، رجایی شهر، بلوار موذن
خیابان دانشگاه
کد پستی: ۳۱۳۹۹۸۱۴۳
تلفن: ۵۰-۳۴۴۰۹۵۰۱-۰۲۶
دورنگار: ۳۴۴۰۹۵۲۵-۰۲۶

اینجانب مهری رستمی نژاد دانشجوی ورود سال۹۰ مقطع کارشناسی ارشد رشته بیوتکنولوژی کشاورزی گواهی می‌نمایم چنانچه در پایان نامه خود از فکر، ایده و نوشته دیگری بهره گرفته‌ام یا نقل قول مستقیم یا غیر مستقیم منبع و ماخذ آن را نیز در جای مناسب ذکر کرده‌ام .بدیهی است مسئولیت تمامی مطالبی که نقل قول دیگران نباشد بر عهده خویش می دانم و جوابگوی آن خواهم بود.

دانشجو تأیید می نماید که مطالب مندرج دراین پایان نامه (رساله) نتیجه تحقیقات خودش می باشد و در صورت استفاده از نتایج دیگران مرجع آن را ذکر نموده است.

مهری رستمی نژاد

تاریخ و امضاء۹۳/۹/۲۶

اینجانب مهری رستمی نژاد دانشجوی ورودی سال ۹۰ مقطع کارشناسی ارشد بیوتکنولوژی کشاورزی گواهی می‌نمایم چنانچه براساس مطالب پایان نامه خود اقدام به انتشار مقاله، کتاب، و ...نمایم ضمن مطلع نمودن استاد راهنما، با نظر ایشان نسبت به نشر مقاله، کتاب، و ... و به صورت مشترک و با ذکر نام استاد راهنما مبادرت نمایم.

مهری رستمی نژاد

امضاء ۹۳/۹/۲۶ و تاریخ

تحقیق از ناشی آوری نو و آزمایشات ، مطالعات نتایج از مترتب مادی حقوق کلیه . باشد می نور پیام دانشگاه به متعلق نامه پایان این موضوع

سال و ماه

آذر ۹۳

تقدیم به .....

برادر شهیدم

سیروس رستمی نژاد

بغضی که مانده در دل من وا نمی‌شود/ حتی برای گریه مهیا نمی‌شود

بعد از تو جز صراحت این درد آشنا/ چیزی نصیب این من تنها نمی‌شود

دارم به انتهای خودم می‌رسم ببین/ شوری شبیه یاد تو برپا نمی‌شود

از من مخواه تا غزلی دست و پا کنم/ احساس من درون غزل جا نمی‌شود

تقدیم و تشکر

سپاس و ستایش بیکران نخست زیبنده است بر خداوند یگانه رحمان، که بر پیکره‌های متحرک لرزان و آویزان، جماد آفرید و انسان را دل داد و جان، علم داد و زبان و برتری بخشید مرا بدان. دستان پر مهر مادر عزیزم و پدر بزرگوارم که این نهال آرزو را در سایه فداکاری و همت بلند خود به بار نشانده‌اند را تنها از سر قدرشناسی می‌بوسم و به همتشان آفرین‌ها می‌خوانم. اکنون که در پایان این راه و آغاز هزاران راه دیگر قرار گرفته‌ام بر خود واجب می‌دانم که از اساتید بزرگوارم جناب آقای دکتر ناصر فرخی و جناب آقای دکتر مسعود سلطانی نجف‌آبادی که با راهنمایی‌های ارزنده و دلسوزانه در طول این پایان نامه از من حمایت کردند تشکر و قدردانی نمایم. همچنین از راهنمایی اساتید بزرگوار جناب آقای دکتر حسین عسکری و جناب آقای دکتر محمدعلی ابراهیمی کمال سپاسگزاری را دارم. همچنین از برادران بزرگوارم و خواهران عزیزم که در طی این مدت با شکیبایی تمام از ابراز محبت و همکاری دریغ ننموده‌اند سپاسگذاری نمایم. از خانم گودرزی و آقای شهریار به پاس زحمتشان در امور فارغ التحصیلی نهایت تشکر و سپاسگزاری را دارم. در نهایت از کلیه دوستان عزیزم که در طی این پایان‌نامه به عناوین مختلف یار و یاورم بودند سپاسگزاری نمایم و برای تمامی این عزیزان سلامتی و توفیق در مسیر زندگی را از خداوند بلند مرتبه مسئلت دارم.

مهری رستمی نژاد

آذر ۹۳

چکیده

گیاهان موجوداتی بدون تحرک هستند که در معرض شرایط نامساعد محیطی قرار دارند. از اینرو باید از طریق ساز و کاری ویژه به تنظیم روابط خود با محیط بپردازند. در این میان ارتباط بین بخش‌های مختلف گیاه باید به گونه‌ای برقرار شود که با صرف کمترین هزینه، بیشترین سطوح تنظیمی انجام گیرد. رابطه ریشه با اندام‌های هوایی از طریق انتقال مولکول‌های سیگنال در بستر بافت آوندچوبی صورت می‌گیرد. این ارتباط از طریق ترکیبات آلی، غیرآلی، آمینواسیدها، هورمون‌ها و پروتئین‌ها می‌باشد. بررسی‌ها نشان می‌دهد که پروتیین‌های موجود در عصاره آوندچوبی در بین گونه‌های گیاهی به حالت حفاظت شده هستند. این پروتئین‌ها شامل گروه پراکسیدازها، کیتینازها، پروتئازها و پروتئین‌های وابسته به بیماری زایی می‌باشند که به مقدار فراوانی درون عصاره آوندچوبی وجود دارند. هدف از این مطالعه بررسی امکان دخیل بودن این پروتیین‌ها در فرآیند انتقال سیگنال با صرف مقدار انرژی کمتر در ساخت این پروتئین‌ها از ریشه به اندام‌های هوایی می‌باشد. در این بررسی نخست پروتیین‌هایی که از ریشه گیاهان از طریق آوند چوبی به اندام‌های هوایی ارسال می‌گردد از منابع منتشر شده استخراج شد و سپس ویژگی این پروتیین‌ها مانند قابلیت تحرک و خواص فیزیکی و شیمیایی آنها تعیین گردید. انرژی متابولیکی مورد نیاز برای بیوسنتز آن‌ها به همراه انرژی نهفته در پیوندهای پپتیدی محاسبه شد. برای مقایسه سطح انرژی بیوسنتز پروتئین‌های آوند چوبی با پروتئین‌های دیگر بافت‌های گیاهی، به طور تصادفی پروتئین‌های دیگری از ریشه و برگ استخراج گردیده و همین بررسی‌ها بر روی آن‌ها انجام گرفت. نتایج حاصله گویای سطح پایین انرژی پروتئین‌های عصاره آوند چوب نسبت به گروه پروتیین‌های تصادفی بود. بنابراین به نظر می‌رسد پروتینهای آوند چوبی بتوانند به عنوان مولکولهای سیگنال با صرف انرژی کمتر برای بیوسنتز آنها، بین ریشه و اندام های هوایی جابه جا شوند.

کلمات کلیدی: جریان انرژی، پروتئین، شیره آوندچوبی، کلزا، بیوانفورماتیک

فهرست مطالب

مقدمه ۱

فصل اول : کلیات ۲

۱-۱ انتقال در گیاهان ٤

۱-۱-۱ فرآیندهای انتقال آب ٤

۱-۱-۲ مسیرهای حرکت آب در گیاهان ٥

۱-۱-۳ انتقال مواد محلول ٦

۱-۱-٤ انتقال فعال و غیرفعال ٦

۱-۱-٥ حرکت مواد محلول ۸

۱-۱-٦ حرکت آب و موادمحلول درون سیم‌پلاسم ۹

۱-۱-۷ اهمیت اندازه کانال‌ها در انتقال آپوپلاستی و سیم پلاستی ۹

۱-۲ سیستم بافت آوندی ۱۲

۱-۲-۱ بافت چوبی ۱۲

۱-۲-۲ آوند آبکش ۱۳

۱-۲-۳ مقایسه ترکیبات آوندچوبی و آبکش ۱٦

۱-۲-٤ الگوی حرکت مواد محلول درون آوندچوبی و آبکش ۱۷

۱-۲-٥ مکانیزم بارگیری، انتقال و تخلیه آوندهای آبکش ۱۹

۱-۲-٦ بارگیری در آوندچوبی ۲۲

۱-۳ سیگنال‌های مولکولی ۲۲

۱-٤ روش‌های آزمایشگاهی استخراج و شناسایی پروتئین‌های شیره آوندچوبی ٢٤

۱-۵ نقش بیوانفورماتیک در شناسایی پروتئین‌های شیره آوندچوبی..... ٢٨

۱-٦ ضرورت اندازه‌گیری جریان انرژی ٢٩

فصل دوم: مواد و روشها..... ۳۱

۲-۱لیست پروتئینهای منابع موجود ۳۳

۲-۲ پایگاه‌های اطلاعاتی مورد استفاده..... ۳۵

۲-۳ آرابیدوپسیس ۳۵

۲-۳-۱ دریافت پروتئین از پایگاه TAIR..... ۳۵

۲-۳-۲ ترجمه توالی ژنی ۳۵

۲-۳-۳ بررسی خصوصیات شیمیایی و فیزیکی پروتئین‌ها ۳۵

۲-۳-٤ بررسی پروتئین‌های ترشحی شیره آوندچوبی..... ۳٦

۲-۳-۵ تعیین هدف پروتئین‌های ترشحی شیره آوندچوبی..... ۳٦

۲-۳-٦ پروتئین‌های غشایی شیره آوندچوبی ۳۷

۲-۳-۷ محاسبه انرژی بیوسنتز آمینواسیدها ۳۷

۲-۳-۸ محاسبه انرژی برای بیوسنتز پروتئین‌های شیره آوندچوبی..... ۳۸

۲-۸ استخراج توالی‌های پروتئینی تصادفی برگ و ریشه..... ۳۸

۲-٤ محاسبه انرژی در گونه‌های گیاهی دیگر ۳۹

۲-۵ بررسی پروتئین‌های متشابه موجود در شیره آوندچوبی ۳۹

فصل سوم : نتایج و بحث ٤٠

٣-١ ویژگی‌های پیش‌بینی شده پروتئین‌ها ٤٢

٣-١-١ خصوصیات فیزیکی و شیمیایی ٤٢

٣-١-٢ بررسی ترشحی و غیر ترشحی بودن پروتئین‌ها ٤٤

٣-١-٣ بررسی مسیرهای هدف پروتئین‌ها ٤٤

٣-١-٥بررسی سطح انرژی متابولیکی، انرژی پیوند پپتیدی و انرژی کل ٤٨

٣-٤ بررسی پروتئین‌های مشابه در گونه‌های مختلف گیاهی ٥٣

٣-٥ رابطه بین شاخص پایداری و باندهای دی‌سولفیدی پروتئین‌های شیره آوند چوبی ٥٣

بحث ٥٦

نتیجه گیری ٥٨

منابع ٥٩

مقدمه

گیاهان آوندی در محیط‌های مختلفی از جنگل‌های انبوه تا بیابان‌های خشک دیده می‌شوند. همه آنها دارای سیستم بافتی مشترکی برای انتقال آب و مواد محلول در سراسر گیاه می‌باشند. بنابراین ویژگی اصلی که گیاهان آوندی را از گیاهان غیرآوندی مشخص می‌سازد وجود بافت‌های آوندی انتقال دهنده است. این بافت‌ها چوبی[1] و آبکش[2] هستند. برخلاف وجود مسیرهای موازی که این دو بافت دارند جهت جریان در آنها متفاوت است. جریان در آوند چوبی لزوما یک جهته است و از ریشه به سمت برگ‌های بالغ می‌باشد. در حالی که الگوی حرکت مواد محلول درون آوندهای آبکش از دستگاه‌های منبع به مخزن می‌باشد یعنی از محل تولید مواد آلی به مصرف این مواد است. علاوه بر جهت جریان از نظر غلظت ترکیبات، عصاره آوند چوبی و آبکش با همدیگر متفاوت هستند. البته این تفاوت‌ها فقط مربوط به گیاه خاصی نیست بلکه در یک گونه و حتی یک گیاه بسته به شرایط محیطی و زمانی این ترکیبات متفاوت می‌باشد. این تفاوت بخصوص در میان ترکیبات عصاره آوند چوبی مشهود است. هنگامی که ریشه گیاه تحت شرایطی مانند استرس، بیماری، خشکی و شوری قرار می‌گیرد با انتقال سیگنال‌هایی به اندام هوایی گیاه را از آن وضعیتی که در آن قرار گرفته است مطلع می سازد. یکی از این سیگنال‌ها پروتئین‌ها می باشند. که در این بررسی فرض گردید ریشه با صرف انرژی کمتری برای ساخت این ترکیبات بتواند از آنها در جهت انتقال پیام به اندام هوایی استفاده کند. در این بررسی در فصل اول به توضیح مطالب بنیادی در مورد چگونگی انتقال در گیاه سپس به بررسی منابعاتی که در جهت شناسایی ترکیبات آوند چوبی انجام گردیده پرداخته می شود. با توجه به اینکه این بررسی در مراکزی انجام نشده بنابراین این پژوهش فاقد بیشینه تحقیق می باشد. در فصل سوم به روش‌هایی که در این پژوهش به کار رفته شد پرداخته می شود. و در فصل آخر به نتایجی که از این طرح به دست آمده پرداخته می شود.

1. Xylem tissue
2. Phloem tissue

فصل اول

کلیات تحقیق

مقدمه

گیاهان موجوداتی بدون تحرک هستند که در معرض شرایط نامساعد محیطی قرار دارند. از اینرو باید از طریق ساز و کاری ویژه به تنظیم روابط خود با محیط بپردازند. در این میان ارتباط بین بخش‌های مختلف گیاه باید به گونه‌ای برقرار شود که با صرف کمترین هزینه، بیشترین سطوح تنظیمی انجام گیرد. رابطه ریشه با اندام‌های هوایی از طریق آوندهای چوبی صورت می‌گیرد. این ارتباط از طریق ترکیباتی به جز قندها از جمله چربی‌ها، اسیدهای چرب، اسیدهای‌آمینه و یون‌ها صورت می‌گیرد. در این میان نقش پروتئین‌ها می‌تواند حایز اهمیت باشد. در بررسی‌های کهر وهمکاران (۲۰۰٤) برروی عصاره آوند چوبی گونه گیاهی کلزا، پروتئین‌هایی همانند پراکسیداز، کیتیناز، پروتئین غنی از گلیسین[1]، پروتئین غنی از سیستئین[2]، لکتین، پروتئین‌های پاسخ دهنده پاتوژن‌ها و پروتئاز شناسایی گردیدند و معلوم شد که این پروتئین‌ها در سلول‌های ریشه ساخته و به درون آوند چوبی ترشح می‌شوند. در این راستا سوالات متعددی مطرح گردید: ضـــرورت ساخت این پروتئین‌ها در ریشه چیـست و چه میزان انرژی، توسـط ریشه صـرف تولید این پروتئین‌ها می‌گردد. در این مطالـعه سعی شد که با بررسی ترکیب پروتئینی عصاره آوند چوبی، درگیاه مدل آرابیدوپسیس[3] و چند گیاه دیگر، به ساز و کار انتقال یک سویه‌ی انرژی از ریشه به سوی ساقه پرداخته شود. آزمایش‌های مختلفی در زمینه شناسایی ترکیب شیره خام (شیره آوند چوب) در گونه‌های مختلف گیاهی انجام شده است که منجر به گردآوری حجم وسیعی از داده‌ها شده است. در این بررسی نخست پروتیین‌هایی که از ریشه گیاهان از طریق آوند چوبی به اندام‌های هوایی ارسال می‌گردد از منابع منتشر شده استخراج شد و سپس ویژگی این پروتیین‌ها مانند قابلیت تحرک و خواص فیزیکی و شیمیایی آنها تعیین گردید. در آخر با استفاده از اطلاعات مربوط به مقدار انرژی که در بیوسنتز هر کدام از این پروتئین‌ها صرف شده است، مقایسه‌ای بین جریان انرژی که در قالب پروتیین‌ها، از ریشه به اندام‌های هوایی منتقل می‌گردد، در بین چند گونه گیاهی صورت گرفت. سطح حفاظت شدگی، در مقدار انرژی صرف شده در بین گونه‌های گیاهی نیز مورد بررسی قرار گرفت. در این فصل به چگونگی انتقال آب و مواد محلول درون سلول‌ها، شرح بافت‌های آوندی و الگوهای انتقال درون آنها، معرفی روش‌های آزمایشگاهی در مورد استخراج عصاره آوند چوبی و نقش بیوانفورماتیک در شناسایی این پروتئین‌ها و در پایان ضرورت مطالعه اندازه‌گیری انرژی توضیح داده می‌شود.

1. Glycin-rich protein
2. Cystein rich protein
3. *Arabidopsis*

۱-۱ انتقال در گیاهان

۱-۱-۱ فرآیندهای انتقال آب

از بین تمام منابع مورد نیاز گیاه برای رشد و انجام اعمال حیاتی، آب بیشترین نقش را دارد و هم‌زمان در اغلب موارد عامل مهم محدود کننده به شمار می‌رود. یکی از دلایلی که آب به کرات به عنوان منبع محدود کننده در گیاهان عمل می‌کند مصرف زیاد آن در گیاهان است. بیشتر آب جذبی ریشه گیاهان (نزدیک به ۹۷٪) از سطح برگ‌ها به اتمسفر انتقال می‌یابد. در این انتقال باید از بخش‌های مختلف سلولی مانند دیواره سلولی، سیتوپلاسم، غشاء، فضاهای پر از هوا عبور کند که این کار از طریق انتشار[1] مولکولی و جریان توده‌ای[2] صورت می‌گیرد. مولکول‌های آب درون مواد محلول ثابت نیستند، و به طور مداوم در جنبش هستند و در ضمن برخورد به یکدیگر، انرژی جنبشی خود را مبادله می‌کنند. به جنبش تصادفی مولکول‌ها در راستای شیب غلظت انتشار گفته می‌شود. انتشار موجب حرکت ناخواسته مولکول‌ها از مکان‌هایی با غلظت بالا به مکان‌هایی با غلظت پایین می‌شود (فیشر و همکاران، ۲۰۰۰). طبق قانون اولیه آدولف[3] فیک، سرعت انتشار با شیب غلظت رابطه مستقیم دارد. که از تفاوت غلظت ماده S بین دونقطه متمایز با فاصله Δx به دست می‌آید. بر طبق این قانون هر چه شیب[4] غلظت بیشتر باشد یا ضریب انتشار افزایش یابد، مواد با سرعت بیشتری انتشار می‌یابند. انتشار عامل موثری برای حرکت مولکول‌ها در فاصله کوتاه است. به عبارتی، انتشار در مسیرهای کوتاه به سرعت، اما در مسیرهای طولانی به کندی حرکت می‌کند (کافی و همکاران، ۱۳۸۸). انتقال آب در فواصل طولانی به واسطه جریان توده‌ای ناشی از فشار انجام می‌شود. جریان توده‌ای به حرکت گروهی از مولکول‌ها به شکل توده‌ای و اغلب در پاسخ به یک شیب فشار گفته می‌شود (فیشر و همکاران، ۲۰۰۰). برخلاف انتشار، جریان توده‌ای مستقل از شیب[5] غلظت مواد محلول است.

---

1. Diffussion
2. Mass flow

۳- قانون اولیه آدولف فیک به شکل زیر است:

$$Js= -Ds\frac{\Delta C}{\Delta x}$$

سرعت انتقال یا شدت جریان (Js)، مقدار ماده‌ای از S را نشان می‌دهد که در واحد زمان از سطح عبور می‌کند. ضریب انتشار (Ds)، عدد تقریبا ثابتی است که سهولت عبور ماده از یک محیط خاص را نشان می‌دهد. ضریب انتشار، یک ضریب وابسته به نوع ماده است (مولکول‌های درشت ضریب انتشار کوچک‌تری دارند). علامت منفی در معادله بالا نشان می‌دهد که جریان در راستای شیب غلظت در حال انجام است.

4. Gradient

حرکت آب در خاک عمدتا از طریق جریان توده‌ای صورت می‌پذیرد. لذا آب از مناطقی با محتوای آب بیشتر به سمت مناطقی با آب کمتر حرکت خواهد کرد. جریان توده‌ای در اثر فشار آب عامل انتقال آب در آوندهای چوب در فواصل طولانی است (کافی و همکاران، ۱۳۸۸).

۱-۱-۲ مسیرهای حرکت آب در گیاهان

تئوری جذب آب توسط ریشه براساس سیستم ریشه‌ای و نفوذ آب است. بر اساس نظریه پیش‌بینی پتانسیل آب، جذب آب به پارامترهایی از جمله ریشه و خاک بستگی دارد. ورود آب به ریشه به ساده‌ترین شکل در نزدیک نوک ریشه صورت می‌گیرد. در حد فاصل اپیدرم[1] تا آندودرم[2] ریشه دارای سه مسیر آپوپلاست[3] (بیرون غشای پلاسمایی)، سیم‌پلاست [4](درون غشای پلاسمایی) و غشایی برای عبور جریان آب می‌باشد (شکل۱-۱، الف). حرکت مولکول‌های آب در فضای خارج سلولی از طریق آپوپلاستی و یا به طور مستقیم از سلولی به سلول دیگر از طریق مسیر سیم‌پلاستی رخ می‌دهد (سیویلم و همکاران، ۲۰۱۳). وجود سلول‌های زیادی در مسیر حرکت آب از ریشه به ساقه درون گیاهان تایید شده است که آب از طریق سیم‌پلاست (سیتوپلاسم مرتبط با سلول پلاسمودسماتا) و آپوپلاست (فضاهای بین سلولی) حرکت می‌کند (یانگ و همکاران، ۲۰۰۵). آپوپلاست شامل دیواره‌های سلولی، فضاهای بین سلولی و محفظه سلول‌هایی است که پروتوپلاست خود را از دست داده‌اند (برای مثال عناصر هادی آوندهای چوبی و فیبرها). در مسیر آپوپلاست آب از طریق دیواره‌های سلولی و هر گونه فضاهای خارج سلولی حرکت می‌نماید و هم‌زمان مسیر پوست ریشه را طی می‌کند. سیم‌پلاست مشتمل بر تمامی شبکه‌ی سیتوپلاسم سلول‌هایی است که از طریق پلاسمودسماتا به یکدیگر متصل می‌شوند حاوی سلول‌های هسته‌دار زنده و سلول‌های هدایت کننده از جمله آوند آبکش است (فیشر و همکاران، ۲۰۰۰). در مسیر سیم‌پلاست انتقال آب در پوست ریشه به وسیله عبور از سلولی به سلول بعدی از طریق پلاسمودسماتا صورت می‌گیرد (شکل ۱-۱، ب). از آنجا که برای حرکت آب در هر دو مسیر آپوپلاست و سیم‌پلاست نیاز به عبور از هیچ غشایی نیمه‌تراوا نمی‌باشد، شیب فشار هیدرواستاتیکی نیروی محرکه اصلی جریان توده‌ای است. مسیر دیگری که آب از آن عبور می‌کند مسیر غشایی است که در آن آب به طور مداوم از یک طرف سلول

1. Epidermis
2. Endodermis
3. Appoplast
4. Symplast

وارد و از طرف دیگر سلول‌ها خارج و به سلول‌های بعدی وارد می‌شود. در مسیر غشایی، وجود غشاهای نیمه‌تراوا به معنای آن است که نیروی محرکه اصلی برای این حرکت شیب پتانسیل کل آب می‌باشد (کافی و همکاران، ۱۳۸۸).

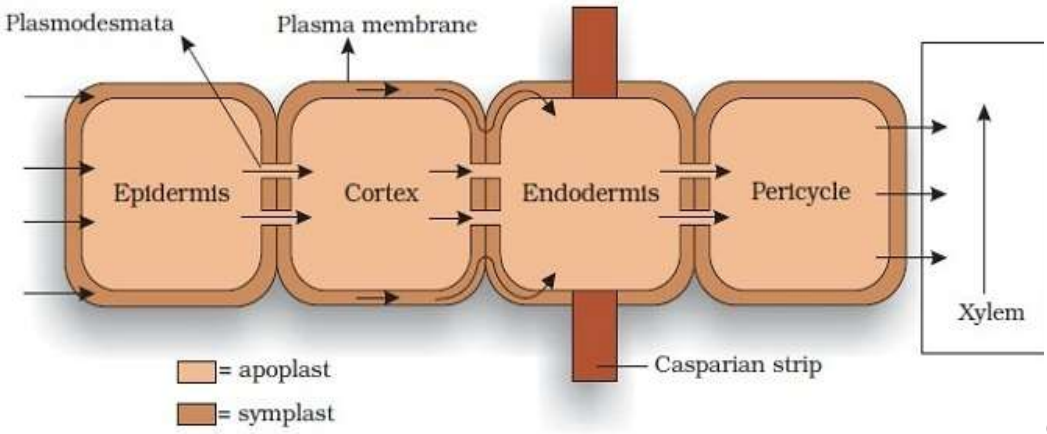
۱-۱-۳ انتقال مواد محلول

غشای سلولی می‌تواند همانند یک فاز مایع که در آن پروتئین‌ها و چربی‌ها به طور آزاد منتشر می‌شوند در نظر گرفته شود (مارتینیا و همکاران، ۲۰۱۲). غشای پلاسمایی علاوه بر تشکیل مانعی آبگریز در برابر انتشار، باید ورود و خروج انتخابی مولکول‌ها و یون‌ها را هم‌زمان با جذب عناصر توسط سلول، صادرات مواد محلول و تنظیم فشار تورژسانس را تسهیل و مرتبا تنظیم نماید. اگر چه غشای پلاسمایی نقش غیرفعالی در تبادل برخی مولکول‌های خیلی کوچک بین سلول و محیط اطراف بازی می‌نماید ولی جریان بسیاری از مواد به وسیله تغییرات دائمی مولکولی در داخل غشاء تسهیل می‌گردد (صالحی، ۱۳۸۹). غشای پلاسمایی همچنین بازگو کننده اطلاعات مربوط به محیط فیزیکی، پیام‌های مولکولی سایر سلول‌ها و حضور عوامل بیماری‌زای مهاجم می‌باشد. فرآیند انتقال این پیام‌ها اغلب به کمک تغییر جریان یون‌ها از غشاء صورت می‌گیرد. حرکت یون‌ها و مولکول‌ها از محلی به محل دیگر انتقال نامیده می‌شود. انتقال موضعی موادمحلول بین و درون سلول‌ها عمدتا به وسیله غشاها تنظیم می‌شود. انتقال در مقیاس وسیع بین گیاه و محیط، یا بین اندام‌های گیاه در سطح سلول به وسیله انتقال غشایی کنترل می‌شود (کافی و همکاران، ۱۳۸۸).

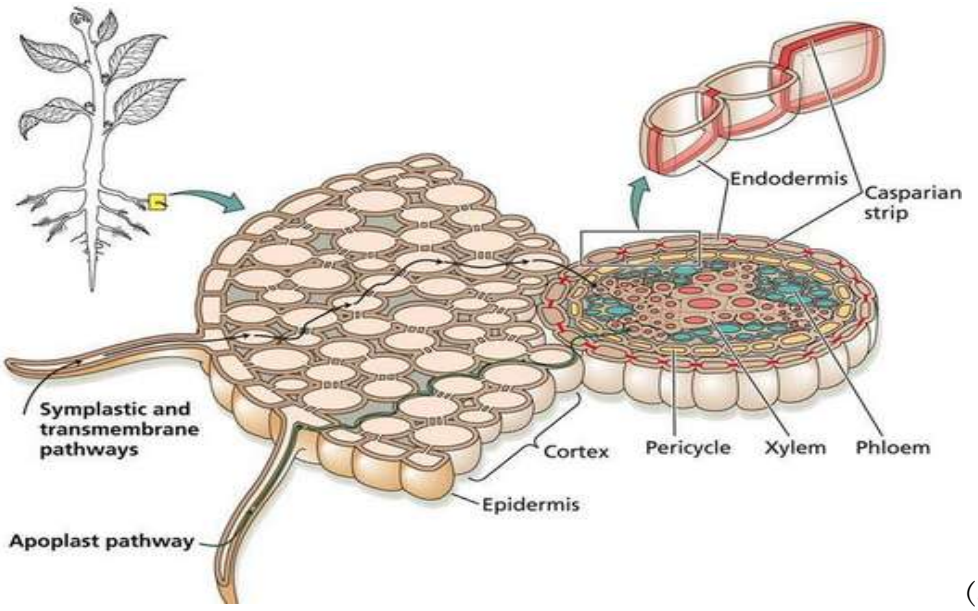
۱-۱-۴ انتقال فعال و غیرفعال

براساس قانون اول فیک، حرکت مولکول‌ها به وسیله انتشار همواره به صورت خودبه‌خود در جهت شیب و بدون صرف انرژی یا پتانسیل شیمیایی است و تا برقراری تعادل پیش می‌رود. حرکت در جهت شیب و خودبه‌خودی مولکول‌ها در اصطلاح انتقال غیرفعال[1] نامیده می‌شود که بدون هیچ‌گونه فعالیت خصوص شیمیایی یا متابولیکی انجام می‌پذیرد. عبور مواد در این گونه موارد به وسیله عواملی نظیر شیب غلظت و روابط شیمیایی و فیزیکی بین غشاء و مواد موجود در داخل و خارج غشاء تنظیم

1. Passive



الف)



ب)

شکل۱-۱: الف) مسیرهای حرکت آب در گیاهان: مسیر خارجی به ترتیب ۱- اپیدرم۲- پارانشیم پوست (Cortex) ۳- آندودرم، مسیر درونی به ترتیب ۱-دایره محیطیطه ۲-دستجات آوندی ب) مسیرهای جذب آب توسط ریشه: در پوست ریشه ممکن است آب از طریق مسیرهای آپوپلاستی، سیمپلاسمی و غشایی حرکت کند. در مسیر سیمپلاست، آب از طریق پلاسمودسماتا و بدون گذر از غشای پلاسمایی در این سلول‌ها حرکت می‌کند. در مسیر غشایی، آب از بین غشاهای پلاسمایی و با حداقل تماس با فضاهای دیواره سلولی حرکت می‌کند (http://classconnection.s3.amazonaws.com/798).

می‌گردد. در حالی‌که حرکت مواد محلول برخلاف جهت پتانسیل شیمیایی در اصطلاح انتقال فعال[1] نامیده می‌شود. این حرکت خودبه‌خود نبوده و مستلزم صرف انرژی است. انتقال با کمک چهار نیروی اصلی غلظت، فشار هیدرواستاتیک، ثقل و میدان‌های الکتریکی ایجاد می‌شود. انرژی لازم برای حرکت مواد اولیه برخلاف جهت شیب را می‌توان با اندازه‌گیری شیب پتانسیل- شیمیایی محاسبه کرد. اهمیت مفهوم پتانسیل آن است که مقدار آن حاصل جمع تمامی نیروهایی است که ممکن است بر انتقال خالص یک مولکول موثر باشد (کافی و همکاران، ۱۳۸۸).

۱-۱-۵ حرکت مواد محلول

جذب عناصر غذایی در خاک به طور عمده توسط انتشار و جریان توده‌ای صورت می‌گیرد (ایوول و همکاران، ۲۰۱۳). در داخل خاک عناصر غذایی از طریق انتشار و جریان توده‌ای به سمت سطح ریشه حرکت می‌کنند. دیواره‌های سلولی گیاهان دارای شبکه‌هایی از پلی‌ساکاریدهایی هستند که انتشار عناصرمعدنی و انتقال مولکول‌های کوچک را به راحتی امکان‌پذیر می‌نمایند. انتشار یون‌ها در داخل یک بافت می‌تواند به وسیله همه فضاهای سلولی انجام شود. جذب یون‌ها توسط ریشه در منطقه ریشه مویی بیش از مناطق مریستمی و طویل شدن آن رخ می‌دهد (شکل ۱-۲). یونی که وارد ریشه می‌شود ممکن است بلافاصله با عبور از غشای پلاسمایی یک سلول اپیدرم، وارد مسیر سیم‌پلاست شود و یا آنکه وارد مسیر آپوپلاستی شده و از طریق دیواره‌های سلولی در بین سلول‌های اپیدرمی منتشر می‌گردد. ممکن است از آپوپلاست یونی از غشای پلاسمایی عبور و وارد سیم‌پلاست گردد. البته در تمامی موارد، یون‌ها پیش از ورود به استوانه آوندی وارد سیم‌پلاست می‌شوند و از آنجا از سلولی به سلول دیگر و در نهایت به درون آوند چوبی وارد می‌شوند. سرانجام این یون با انتشار به تراکئیدها دوباره به مسیر آپوپلاستی وارد می‌شوند. نوار کاسپاری (شکل ۱-۳) مانع از برگشت مجدد یون به خارج از مسیر آپوپلاستی می‌شود. کل جریان آب و مواد محلولی که در گیاه انتقال می‌یابند از رابطه زیر به دست می‌آید:

$$J_{total} = J_{convection} + J_{diffusive} = VC - D\,\Delta C/\Delta X$$ رابطه ۱-۱: معادله انتقال

1. Active

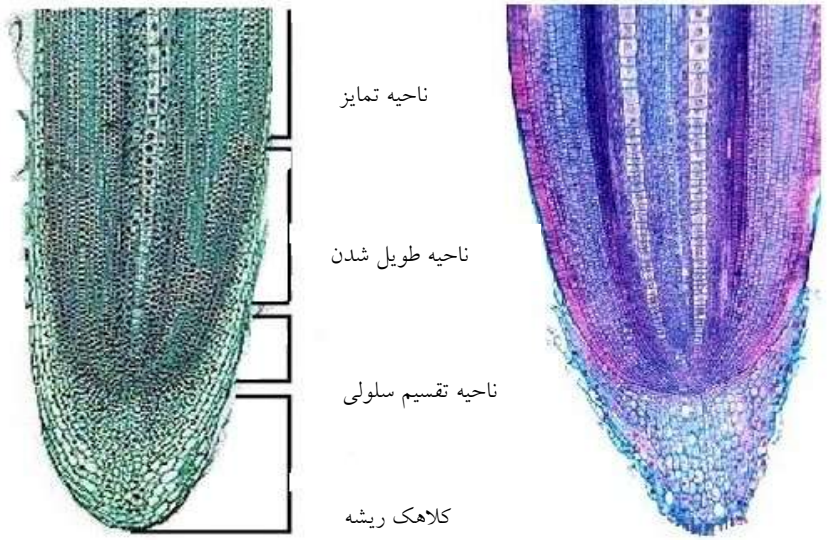
که C = غلظت، D ضریب انتشار (عدد تقریبا ثابتی است که سهولت عبور یک ماده از محیطی خاص را نشان می‌دهد و به ماهیت ذره و محیطی که در آن انتشار صورت می‌گیرد بستگی دارد)، V= سرعت، x = فاصله بین دو غلظت است (فیشر و همکاران، ۲۰۰۰).

۱-۱-۶ حرکت آب و موادمحلول درون سیم‌پلاست

انتقال مایع محلول درون آپوپلاست و سیم‌پلاست با مکانیسم‌های متفاوتی صورت می‌گیرد. عموما عامل حرکت شیب فشار می‌باشد. به طور کلی مایع درون سیم‌پلاست به وسیله جریان فشار اسمزی حرکت می‌کند. فشار تورگر درون سلول‌ها ناشی از افزایش مقدار محتویات مواد محلول و آب است که با تغییرات غلظت مواد محلول رابطه مستقیم دارد. چنانچه در سلولی مقدار مواد محلول افزایش یابد آب جذب می‌نماید و در نتیجه فشار تورگر افزایش می‌یابد. عکس این مطلب نیز صادق است. چنانچه مقدار مواد محلول کاهش یابد مقدار فشار تورگر کاهش می‌یابد (فیشر و همکاران، ۲۰۰۰).

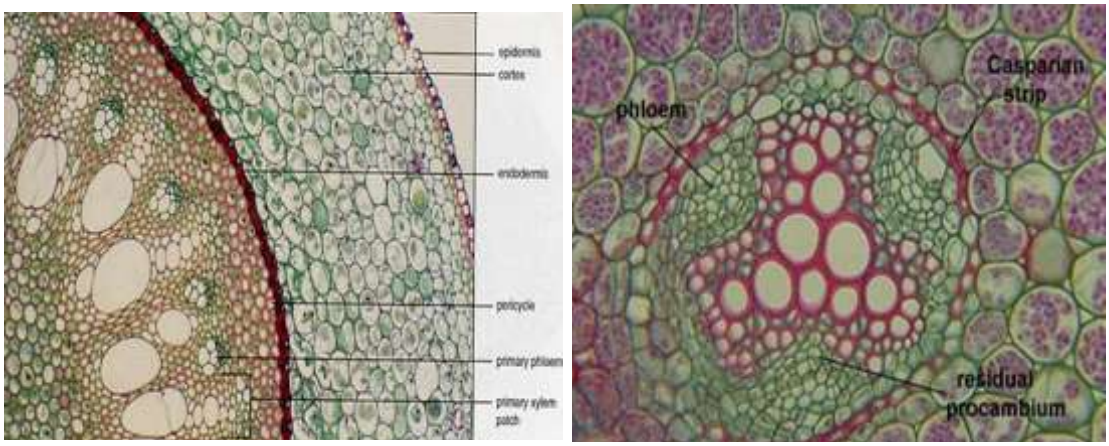
۱-۱-۷ اهمیت اندازه کانال‌ها در انتقال آپوپلاستی و سیم پلاستی

اندازه مسیرهای درون آپوپلاست و سیم‌پلاست نسبت به مولکول‌هایی که از میان آن‌ها عبور می‌کنند خیلی بزرگتر نیستند. اندازه کانال‌ها تعیین کننده اندازه مولکول‌های عبوری از مسیرها و مقاومت این مسیرها به انتقال و انتشار آب و مواد محلول می‌باشد. هنگامی که سطوح دیواره سلولی توسط هوا نمناک می‌شوند، در اثر نیروی کشش سطحی اندازه منافذ دیواره‌سلولی گسترش می‌یابد در نتیجه باعث افزایش اندازه این کانال‌ها می‌شود. به طور غیرمستقیم اندازه کانال‌ها را می‌توان از اندازه مولکول‌هایی که از آن‌ها عبور می‌کنند تخمین زد (فیشر و همکاران، ۲۰۰۰).



شکل۱-۲ برش طولی ریشه گیاه تک لپه‌ای (سمت راست) و دولپه‌ای (سمت چپ). از پایین به بالا عبارت است از کلاهک ریشه، ناحیه تقسیم سلولی، ناحیه طویل شدن و ناحیه تمایز سلولی (http:// www. kazemizist. blogfa. com).

ب) الف)



شکل۱-۳ برش عرضی ریشه یک گیاه دو لپه‌ای الف) اجزای ریشه از پایین به بالا عبارتند از: مغز، آوند چوب اولیه، آوند آبکش اولیه، اندودرم، پوسته بیرونی و اپیدرم ب) آوندآبکش، نوار کاسپاری و سلول‌های پارانشیمی (http://www.biology club23.blogfa.com).