وزارت جهاد کشاورزی
سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
موسسه تحقیقات علوم باغبانی
پژوهشکده پسته

فیزیولوژی جذب عناصر غذایی در گیاهان

نگارنده:

نادیا سهرابی شگفتی

مژده حیدری

محققین پژوهشکده پسته

۱۳۹۶

نشریه شماره ۹۰

وزارت جهاد کشاورزی
سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی
موسسه تحقیقات علوم باغبانی
پژوهشکده پسته

فیزیولوژی جذب عناصر غذایی در گیاهان

نگارندگان:
نادیا سهرابی شگفتی
مژده حیدری

۱۳۹۶

نام نشریه: فیزیولوژی جذب عناصر غذایی در گیاهان

نویسندگان: نادیا سهرابی شگفتی، مژده حیدری

ناشر: کارگروه انتشارات پژوهشکده پسته

ویراستاران علمی: علی اسماعیل‌پور، نجمه پاکدامن، بهمن پناهی، سیدجواد حسینی فرد

تیراژ: ۱۰۰۰ جلد

امور فنی: فاطمه کاظمی، غلامرضا ابارقی

مسئولیت صحت مطالب با نویسنده است.

شماره ثبت در مرکز اطلاعات و مدارک علمی کشاورزی ۵۱۷۴۳ به تاریخ۹۶/۳/۷ می باشد.

قیمت:

نشانی: رفسنجان، میدان شهید حسینی، پژوهشکده پسته

صندوق پستی: ۴۳۵-۷۷۱۷۵

فهرست مطالب

عنوان	صفحه
مقدمه	۵
عناصر پرمصرف (ماکروالمنت‌های) مورد نیاز گیاه	۵
۱- ازت (Nitrogen)	۵
۲- فسفر (Phosphoros)	٦
۳- پتاسیم(Potassium)	٦
٤- گوگرد(Sulphur)	۷
۵- منیزیم (Magnesium)	۷
٦- کلسیم (Calcium)	۷
عناصر کم مصرف (میکروالمنت ها) مورد نیاز گیاه	۸
۱- آهن (Iron)	۸
۲- منگنز (Mangenese)	۸
۳- روی (Zinc)	۸
٤- مولیبدن(Molybdenum)	۹
۵- مس (Cupper)	۹
٦- بُر (Boron)	۹
مکانیسم جذب عناصر	۱۰
منطقه جذب مواد معدنی در گیاهان	۱۱
بررسی غشاء	۱۲
پروتئینهای غشایی و نقش آنها در انتقال یون	۱۲

انتقال فعال و غیرفعال براساس قانون فیک ۱۳
پمپ ها ۱۳
حامل ها ۱٤
کانالهای یونی (Ion channels) ۱۵
جذب کاتیون‌های کممصرف بوسیله دولپه‌ای‌ها و تک‌لپه‌ای‌های غیرگرامینه ۱۷
جذب کاتیون های کم مصرف به وسیله تک‌لپه‌ای‌های گرامینه ۱۸
عوامل موثر بر جذب ۱۸
شکل واقعی عناصر در هنگام جذب ۱۹
برخی عناصر با تاثیرات منفی بر روی رشد گیاه ۱۹
منابع ۲۰

مقدمه

گروهی از عناصر خاص در جدول تناوبی، مورد نیاز تمامی گیاهان می‌باشند که در دوره‌های مختلف رشد به مصرف گیاه می‌رسند. میزان نیاز گیاهان به عناصر مختلف، متفاوت است. از این رو عناصر به دو دسته عناصر پرمصرف (ماکروالمنت[1]) و عناصر کم‌مصرف (میکروالمنت[2] یا الیگوالمنت[3]) تقسیم‌بندی می‌شوند.

تفاوت عناصر کم مصرف و پرمصرف نه در تعداد دفعات مصرف بلکه در میزان مصرف آنهاست. بسیاری به اشتباه تصور می کنند، عنصر کم‌مصرف را باید به دفعات کم ولی به مقدار زیاد استفاده کرد، در صورتی که عکس این موضوع صادق است. یعنی در تغذیه گیاه، زمانی که ازت یا فسفر به گیاه داده شد، لازم است از کود آهن هم استفاده شود ولی به مقدار بسیار کمتر.

در این نشریه می خوانیم:

- عناصر پرمصرف یا همان ماکروالمنت‌ها چه عناصری هستند؟
- عناصر کم مصرف یا همان میکروالمنت‌ها کدامند؟
- نقش این عناصر و علایم کمبود آن‌ها چیست؟
- فیزیولوژی جذب این عناصر چگونه است؟

عناصر پرمصرف (ماکروالمنت‌های) مورد نیاز گیاه

۱- ازت (Nitrogen)

ازت در گیاه به صورت ترکیبات آلی وجود دارد ولی کم و بیش به شکل نیتریت (Nitrite) و نیترات (Nitrate) نیز دیده می‌شود. ازت در سلول گیاهی در ساختار پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک، کلروفیل، آنزیم‌ها و هورمون‌ها شرکت دارد. گیاهان در مقابل ازت عکس العمل های زیر را دارند:

- افزایش رشد سبزینه‌ای
- رشد و نمو و توسعه متعادل اندام‌ها

1-Macroelement

2- Microelement

3-Oligoelement

- افزایش تولید پروتئین های گیاهی
- افزایش تولید میوه و دانه
- تیره رنگ شدن برگ‌ها به سبب افزایش کلروفیل.

بطور کلی ازت در رشد رویشی گیاه موثر است، ازدیاد کود ازت موجب کاهش رشد زایشی گیاه و ریزش گل می‌شود.

علایم کمبود:

در تک‌لپه‌ای‌ها قسمت میانی پهنک برگ زرد شده و لبه برگ‌ها سبز باقی می‌ماند و در دو لپه‌ای‌ها تمام قسمت برگ زرد می‌شود. به طور کلی کمبود ازت موجب زردی برگ‌های پیر و کاهش رشد رویشی گیاه می‌گردد. در اثر گسترش، به تدریج برگ‌های جوان بالایی نیز زرد می‌شوند.

۲- فسفر (Phosphoros)

فسفر علاوه بر اینکه در ریشه‌زایی و توسعه ریشه نقش عمده‌ای دارد. در ساختمان سلولی و در بسیاری از فعالیت‌های حیاتی گیاه دخالت دارد و باعث تسریع در رشد و رسیدن محصول شده و کیفیت محصول را افزایش می‌دهد.

علایم کمبود:

علت کمبود فسفر، معمولاً pH بالای خاک(خاک‌های قلیایی) ذکر می‌گردد. علایم کمبود در تک‌لپه‌ای‌ها به صورت نواحی یا نقاط قرمز رنگ یا ارغوانی بر روی سطح برگ دیده می‌شود و در دولپه‌ای‌ها رگبرگ‌های مسن قرمز یا ارغوانی می‌شوند. به‌طور کلی در اثر کمبود این عنصر برگ‌های جوان گیاه کوچک شده و جوانه انتهایی ضعیف می‌گردد. در نتیجه گیاه از رشد خوبی برخوردار نخواهد بود.

۳- پتاسیم(Potassium)

پتاسیم در ساختمان گیاه وجود ندارد ولی حضورش برای ساختن بعضی اسیدهای آمینه، ضروری است. پتاسیم در سنتز و انتقال کربوهیدرات‌ها و به‌طور کلی مصرف دی‌اکسیدکربن موثر می‌باشد. تعادل جذب آب و عناصر توسط گیاه به پتاسیم نیاز دارد. این عنصر همچنین سبب بالا بردن کیفیت محصول و راندمان فتوسنتز و مقاومت گیاه در برابر عوامل استرس زای زنده و غیر زنده می‌شود. این عنصر همچنین در گلدهی، تلقیح گل و میوه دهی نقش دارد.

علایم کمبود:

در اثر کمبود این عنصر حاشیه برگ‌های پایین زرد شده و به مرور می‌سوزد و به سمت بالا گسترش می‌یابد. به طور کلی در دو لپه‌ای‌ها، لبه برگ‌ها زرد و سپس قهوه‌ای می‌شود و در تک‌لپه‌ای‌ها این علایم از نوک برگ‌ها شروع می‌شود.

۴- گوگرد(Sulphur)

گوگرد در ساختمان برخی از اسیدهای آمینه و در تشکیل کلروفیل نقش دارد. این عنصر به صورت یون SO_4^{-2} توسط گیاه جذب می‌گردد، می‌توان از این عنصر در خاک‌های آهکی به منظور کم کردن موضعی pH خاک استفاده کرد. این عنصر در جذب با مولیبدن(میکرو) رقابت دارد.

علایم کمبود:

علایم کمبودگوگرد مانند عنصر ازت است. با این تفاوت که علایم در برگ‌های جوان و بالایی ظهور می‌کند. رگبرگ‌ها زرد شده ولی بقیه برگ سبز می‌ماند (درست برعکس علایم کمبود منگنز و منیزیم و آهن که فواصل رگبرگ‌ها زرد می‌شود).

۵- منیزیم (Magnesium)

منیزیم در مرکز ملکول های کلروفیل و به صورت پکتات منیزیم در ساختمان دیواره سلول وجود دارد. این عنصر همچنین در انتقال انرژی نیز نقش دارد.

علایم کمبود:

علایم کمبود، بصورت زردی برگ‌های پایینی نمایان می‌شود، در حالی‌که رگبرگ‌ها سبز هستند. در صورت ادامه کمبود، بصورت لکه‌های نکروزه درآمده و برگ‌ها به طرف بالا جمع شده و حالت فنجانی می‌گیرند.

۶- کلسیم (Calcium)

یون کلسیم یکی از عناصر معدنی پرمصرف بوده و در درون سلول دارای نقش های اصلی و حیاتی متفاوت می باشد. یکی از مهمترین اعمال یون مزبور نقش آن در راه اندازی و انتقال پیام پیام‌های درون سلولی در برابر محرک‌های مختلف و بروز پاسخ مناسب است که با حضور غلظت‌های معینی از این یون امکان‌پذیر می باشد.کلسیم در ساختار دیواره سلولی گیاه به صورت پکتات کلسیم نقش عمده‌ای دارد. شکل جذب آن بوسیله گیاه بصورت Ca^{2+} می باشد و قابلیت دسترسی آن بوسیله تبادل کاتیونی کنترل می شود. تعرق در انتقال کلسیم در گیاه نقش زیادی به عهده دارد. بنابراین روابط آبی و تعرق بالا می تواند از عوامل محدودکننده حضور کلسیم در گیاه باشد. کلسیم با شست و شوی زیاد از دسترس گیاه خارج می‌شود، بنابراین در خاک‌های شنی کمبود بیشتری دیده می‌شود.

علایم کمبود:

علایم کمبود به صورت لکه‌های نقره‌ای رنگ بین رگبرگ‌ها مشاهده می‌گردد. این علایم در برگ‌های جوان نمایان و رنگ سبز آن‌ها متمایل به زرد می‌شود. برگ‌های جوان چروکیده شده و در کنار برگ‌ها پیچیدگی مشاهده می‌شود.

به جز عناصر ماکروی فوق، عناصر اکسیژن، کربن و هیدروژن نیز جز ماکروالمنت‌ها محسوب می‌شوند که گیاه آنها را از طریق هوا تأمین می‌کند (البته اکسیژن هم از طریق آب، هم هوا و هم خاک تأمین می گردد).

عناصر کم مصرف (میکروالمنت ها) مورد نیاز گیاه

۱- آهن (Iron)

آهن در ساختمان بعضی آنزیم‌ها و رنگدانه‌های گیاهی دخالت دارد. در متابولیسم، فتوسنتز و تنفس نقش مهمی دارد و با منگنز اثر جذب رقابتی دارد. فرم قابل جذب آهن در گیاه بصورت Fe^{2+} و Fe^{3+} می باشد.

علایم کمبود:

علایم کمبود آهن مانند علایم کمبود منیزیم می باشد، رگبرگ‌ها سبز باقی می‌مانند ولی فواصل بین آنها زرد می‌شود با این تفاوت که علایم کمبود آهن در برگ‌های بالایی مشاهده می‌گردد.

۲- منگنز (Mangenese)

منگنز در بعضی از سیستم‌های آنزیمی برای پروتئین‌سازی دخالت دارد. نقش این عنصر در فتوسنتز و تبادل هیدروکربن‌ها و ازت حائز اهمیت می‌باشد و در pH پایین جذب می‌گردد. فرم قابل جذب منگنز در گیاه بصورت Mn^{2+} و Mn^{3+} می باشد.

علایم کمبود:

رگبرگ‌ها سبز باقی می‌مانند ولی فواصل بین آنها زرد می‌شود. این علایم در برگ‌های پایین گیاه مشاهده می‌شود ولی به مروز زمان به بالا گسترش می‌یابد.

۳- روی (Zinc)

روی در سیستم آنزیمی، اکسین، پروتئین و در عمل تنفس نقش دارد. این عنصر همچنین در تبادل انرژی و ساختار مواد مختلف دخالت دارد. فرم قابل جذب روی در گیاه بصورت Zn^{2+} می‌باشد.

علایم کمبود:

در شرایط کمبود روی، کاهش فاصله میان گره‌ها، باریک و ضعیف شدن برگ ها و گاهی ظهور لکه-های بین رگبرگی نیز مشاهده می گردد. علایم کمبود در برگهای پایین گیاه مشاهده می‌شود ولی به مروز زمان به بالا گسترش می‌یابد.

۴- مولیبدن(Molybdenum)

مولیبدن تأثیر زیادی بر کمبود سایر عناصر مانند نیتروژن، فسفر و آهن دارد و به عنوان کاتالیزور در پدیده تثبیت نیتروژن توسط باکتری‌های تثبیت‌کننده نیتروژن در لگوم‌ها (محل گره‌ها) ایفای نقش می‌کند. وجود مولیبدن به منظور تولید برخی از آنزیم‌های لازم جهت کاهش نیترات به آمونیوم در داخل گیاه ضروری می‌باشد. این عنصر تنها عنصری است که با بالارفتن میزان pH، جذب آن افزایش می یابد به همین دلیل، کمبود آن در اکثر خاکها کمتر دیده می شود. فرم قابل جذب آن در گیاه بصورت MoO_4^{2-} می باشد.

علایم کمبود:

علایم کمبود این عنصر را در گیاهان مثل کمبود عناصر آهن، مس و روی می‌دانند، یعنی رنگ-پریدگی در برگ‌های جوان دیده می‌شود.

۵- مس (Cupper)

مس در تولید پروتئین گیاهی و ساختمان آنزیم ها نقش دارد. فرم قابل جذب مس در گیاه بصورت Cu^{2+} و Cu^{3+} می باشد.

علایم کمبود:

رنگ برگ‌ها به رنگ سبز روشن متمایل به برنزه درآمده و حاشیه برگ‌ها به پایین خم می‌گردد. علایم به صورت سبز ماندن رگبرگ‌ها و زرد شدن فواصل رگبرگ‌ها بروز می‌کند.

۶- بُر (Boron)

بُر به عنوان یک میکروالمنت در ساختمان دیواره سلولی و همچنین حفظ تکامل غشاء سلولی مورد نیاز می‌باشد. اندام‌های زایشی گیاه حساسیت بالایی به کمبود بُر دارند و نسبت به اندام‌های رویشی به میزان بُر بیشتری نیاز دارند. این عنصر در تقسیم سلولی، جوانه زدن دانه گرده، تشکیل میوه و انتقال بعضی هورمون‌ها و همچنین در رشد ریشه نیز نقش دارد. شکل قابل جذب بُر بصورت H_3BO_3 و $H_2BO_3^-$ می باشد (جدول ۱) و بطورکلی عوامل محدودیت بُر قابل جذب در خاک، فقیر بودن خاک از کانی های بُردار و pH زیاد می باشد.

علایم کمبود:

از علایم ظاهری کمبود بُر پیچیده شدن حاشیه برگ‌ها و تغییر شکل برگ بصورت فنجانی می باشد. علایم کمبود بصورت زردی در نوک برگ‌های جوان مشاهده می‌گردد.

جدول ۱- فرم قابل جذب عناصر پرمصرف و کم مصرف در گیاه

نام عنصر	فرم قابل جذب توسط گیاه
ازت	NO_3^- , NH_4+
گوگرد	SO_4^{2-} , SO_2
فسفر	$H_2PO_4^-$,HPO_4^{2-}
پتاسیم	K^+
کلسیم	Ca^{2+}
منیزیم	Mg^{2+}
آهن	Fe^{2+} و Fe^{3+}
روی	Zn^{2+}
مولیبدن	MoO_4^{2-}
منگنز	Mn^{2+}، Mn^{3+}
بر	H_3BO_3 ,$H_2BO_3^-$
مس	Cu^{2+} و Cu^{3+}
کلر	Cl^-
نیکل	Ni^{2+}

مکانیسم جذب عناصر

علی‌رغم علاقۀ وافر دانشمندان به کشف مکانیسم جذب مواد و عناصر از خلال غشاء پلاسمایی گیاهان، عمده پیشرفت‌ها در این زمینه، در طول دو تا سه دهه گذشته و خصوصاً پانزده سال اخیر صورت

گرفته است. تقریباً تا اواخر سال ۱۹۷۰ دانشمندان درگیر کشف ساختار اصلی غشاء سلولی بودند. سپس مقاله معروف اپستین (۱۹۷۷) که در ارتباط با دو فازی بودن جذب یون به واسطه وجود دو سیستم انتقالی مجزا با تمایل کم و تمایل زیاد در سلول‌های ریشه نسبت به یون‌ها به چاپ رسید.

از حدود اوایل سال‌های ۱۹۸۰ به بعد، پیشرفت‌های مهمی در مورد نحوهٔ فعالیت کانال‌های یونی با استفاده از روش پَچ کلمپ[1] (نِهر و ساکمَن، ۱۹۷۶) صورت گرفت. در سال‌های اخیر به تدریج کلونینگ ژن‌های[2] مربوط به کانال‌های یونی سایر عناصر کم‌مصرف و پرمصرف در گیاهان، نظیر نیترات، آمونیوم، آهن، فسفات و سولفات انجام شد و ساختار ژن‌های مربوطه مورد بررسی قرار گرفت.

از آن زمان که ارزش عناصر معدنی به عنوان یکی از اهرم‌های افزایش تولید محصول توسط کارل اسپرنگل[3] (۱۸۵۹-۱۷۸۷) و یوستوس‌فن‌لیبیگ[4] (۱۸۷۳-۱۸۰۳) مشخص گردید، علم تغذیه گیاهان، واجد اهمیت فراوانی شد.

منطقه جذب مواد معدنی در گیاهان

جذب مواد محلول در خاک، در جلبک‌ها بوسیله کلیه سلول‌ها و در گیاهان عالی، حتی در نمونه‌هایی از آنها که در آب زندگی می‌کنند، بوسیله ریشه‌ها و به کمک تارهای کشنده صورت می‌گیرد. گیاهان انگل که مکینه‌های خود را در سلول‌های گیاه میزبان وارد کرده و مواد غذایی خود را از این راه تأمین می‌کنند از این قاعده مستثنی هستند.

همچنین عبور ترکیبات محلول از طریق برگ و یا به‌وسیله سایر اندام‌های هوایی، در گیاهان زمینی ریشه‌دار نیز به هیچ‌وجه قابل اغماض نیست. آب باران که همیشه محتوی مقدار ناخالصی از مواد محلول است می‌تواند از خلال لایه کوتیکول عبور کند و جذب گیاهان شود. در برخی موارد، مخصوصاً پدیده ناسازگاری مواد با یکدیگر یا فراهم نبودن شرایط جذب عناصر از خاک که جذب این مواد را از طریق ریشه دچار اشکال می‌کند، تغذیه از طریق برگ نتایج ارزنده‌تری به بار می‌آورد.

1- Patch Clamp

۲- کلونینگ ژن به معنای تکثیر یک ژن خاص توسط PCR و پرایمر اختصاصی ژن مربوطه جهت پژوهش و بررسی ژن مانند توالی یابی می‌باشد.

3- Karel Springel

4- Ustus Fan Laibic

بررسی غشاء

درک خواص شیمیایی و فیزیکی غشاء برای فهم چگونگی جذب یون یک امر ضروری می‌باشد. لذا برای درک بهتر مفاهیم جذب در گیاهان، ابتدا باید ساختار غشاء را به خوبی مطالعه کرد. بررسی غشاء تحت سه عنوان صورت می گیرد:

۱- اجزای آمفی پاتیک غشاء

هنگامی که یک مولکول به حدی بزرگ باشد که بتواند نواحی قطبی و غیرقطبی خود را از هم جدا نگه دارد، مولکول آمفی پاتیک خوانده می شود.

۲- نظم و سیال بودن در غشاء

غشا از دو لایه فسفولیپد و یک لایه پروتئین تشکیل شده است. فسفولیپیدها دارای سر قطبی نیمه سخت و دُم هیدروکربنی انعطاف‌پذیر و غیرقطبی هستند. بنابراین همه موجودات یک حالت تعادل مطلوب بین نظم و سیالیت را در این دو لایه فسفولیپیدی ایجاد کرده و خود را بین این دو حالت حفظ می کنند.

۳- پروتئین‌های غشایی و نقش آنها در انتقال یون‌ها

عبور ترکیبات غیرقطبی مانند گازها (O_2 وCO_2) و مولکول‌های کوچک و نسبتاً آب‌گریز (مانند اتانول) به دلیل آنکه نیازمند کمک پروتئین‌های انتقال‌دهنده غشایی نمی‌باشد به راحتی از غشاء عبور می‌کنند. درحالی‌که با افزایش اندازه یا قطبیت یک مولکول، به عنوان مثال ترکیباتی مانند ساکاروز (مولکول‌های درشت) و یا اجزای باردار (یون‌ها) عمل انتقال به‌طور قطعی نیازمند کمک پروتئین‌های انتقال‌دهنده غشایی می باشد.

پروتئین‌های غشایی و نقش آنها در انتقال یون

پروتئین‌های انتقال‌دهنده یا ناقل[1] درون غشاء مسئول عمده نقل و انتقال یون‌ها و متابولیت‌ها از خلال غشاء سلولی و یا غشاء اندامک‌های داخل سلولی[2] می باشند. این پروتئین‌های انتقال‌دهنده یا ناقل را می‌توان از نظر خصوصیات بیوشیمیایی، ساختمانی، عملی و نوع موادی که توسط آنها انتقال می یابد به سه دسته تقسیم کرد:

۱- پمپ ها ۲- حامل‌ها ۳- کانال‌ها

1- Transport protein

2- Subcellular

جابجایی یونها و مولکولها از میان حجره بندی‌های مختلف یک سیستم زیستی، انتقال خوانده می‌شود و دو نوع است:

۱- انتقال فعال (Active Transport)

۲- انتقال غیر فعال(Passive Transport)

انتقال فعال و غیرفعال براساس قانون فیک[1]

مطابق قانون فیک، حرکت مواد در جهت همسو با شیب پتانسیل انرژی و یا در جهت شیب نزولی (Downhill)، انتشار و یا انتقال غیرفعال خوانده می‌شود، در حالیکه حرکت مواد در جهت شیب صعودی پتانسیل انرژی (Uphill) یا انتقال فعال نامیده می‌شود که حرکت مواد در خلاف جهت، شیب غلظت و یا یک شیب شیمیایی می‌باشد که به‌طور خود به خودی انجام نشده و نیازمند مصرف انرژی سلولی می باشد، این انرژی غالباً از هیدرولیز ATP تامین می‌شود.

پمپ ها

ATP-aseهایی هستند که انرژی حاصل از هیدرولیز ATP را برای انتقال و حرکت پروتیئن ها از عرض غشاء، بر خلاف شیب غلظتِ پتانسیل شیمیایی یا الکتریکی، مورد مصرف قرار می‌دهند. این نوع حرکت یون ها را، انتقال فعال می نامند که انرژی خواه است و انرژی خود را از هیدرولیزATP به ADPوPi می‌گیرد. حرکت یون‌ها در جهت یک شیب صعودی می‌باشد.

به‌عنوان مثال:

۱- جذب و انتقال پتاسیم تحت شرایط طبیعی غلظت پتاسیم در محلول خاک اغلب کمتر از ۱۰۰ میکرومولار است و غلظت درون سلولی آن حدود ۱۰۰ میکرو مولار می باشد. همچنین احتیاجات گیاه که از کاتیون‌های پتاسیم تامین می‌شود، از تفکیک یونی کلریدپتاسیم(KCl) بوجود می‌آید. جذب پتاسیم از طریق دو سیستم انتقال با تمایل‌های متفاوت نسبت به K^+ انجام می‌گیرد. دو نوع سیستم انتقال برای جذب پتاسیم داریم که شامل:

۱- سیستم انتقال با تمایل کم Low Affinity Transport System (LATS)

۲- سیستم انتقال با تمایل زیاد High Affinity Transport System (HATS)

3- Fick's law

۲- جذب نیتروژن معمولاً به صورت نیترات NO_3^- از خاک انجام می‌شود. اما گاهی به شکل آمونیوم NH_4^+ نیز صورت می‌گیرد. از آنجا که گیاهان نیترات را بر خلاف شیب غلظت مجتمع کرده و ورود آنیون‌ها به داخل سلول نیز به واسطه پتانسیل منفی سمت داخل غشاء ممانعت می‌شود، بنابراین انتقال نیترات محتاج انرژی است و بایستی فعالانه صورت گیرد. در گیاه نیترات احیاء و تثبیت می‌شود و بنا به نوع گونه تثبیت احیایی ازت در ریشه گیاه و یا به طور شایع‌تر در بخش‌های هوایی گیاه انجام می‌شود. نیترات نیز مشابه با K^+، از طریق دو سیستم متفاوت منتقل می‌شود. سیستم HATS اساساً فعال است، اما سیستم LATS با رشد در غلظت‌های بالای نیترات القاء می‌شود. بنابراین هر دو انتقال احتمالاً بوسیله حامل‌ها به صورت سیستم‌های سیم پورتی (پروتون- نیترات) امکان پذیر می‌شود.

۳- جذب کلسیم نیز که به عنوان یکی از عناصر مهم در گیاه می باشد، از طریق پمپ ATP-Ca^{2+} ase با مصرف انرژی انجام می‌گیرد.

حامل ها

مانند پمپ ها یک دسته دیگر از پروتئین‌های غشا می‌باشند که عمل انتقال بسیاری از مواد را در عرض غشاء بر عهده دارند. حامل‌ها سبب انتقال برخی مواد ضروری و مهم نظیر قندها و یون‌ها می‌شوند و انتشار از نوع تسهیل شده است. نرخ انتقال توسط یک حامل، از نرخ انتقال توسط یک کانال کمتر است. حامل‌ها به سه گروه عمده تقسیم بندی می شوند.

۱- Uniport (انتقال یکطرفه)

۲- Symport (انتقال همراه)

۳- Antiport (انتقال دوطرفه)

Uniport: نوعی از پروتئین‌های حامل هستند که قادرند تنها حرکت یک مولکول یا یون را در جهت شیب غلظت یا شیب الکتریکی امکان پذیر نماید، یونیپورت‌ها معمولاً خیلی اختصاصی عمل می کنند.

حرکت گلوکز در خلاف جهت شیبِ گلوکز به درون سلول می‌تواند به واسطه حرکت رو به پایین یون H^+، از طریق یک پروتئین حامل امکان پذیر گردد. این عمل کوترانسپورتCotransport یا انتقال همراه نام دارد و بر دو نوع است:

۱- اگر جهت حرکت هر دو ماده منتقل شده در یک مسیر باشد، حرکت از نوع سیمپورت Symport می باشد.

۲- اگر جهت حرکت هر دو ماده منتقل شده در یک مسیر نباشد و بر خلاف هم باشند، انتقال از نوع آنتی‌پورت Antiport است. عمل آنتی‌پورترهای پروتون، واکوئل‌های گیاهی را قادر به تجمع متابولیت‌ها و یون‌های ضروری می‌سازد.

یون های $Ca^{2+}, Mg^{2+}, Cd^{+}, Na^{+}$ به طریق آنتی پورتر H^{+} به درون سلول واکوئل راه می‌یابند. عمل انتقال قندها و اسیدهای آمینه از طریق سیم‌پورت با پروتون امکان‌پذیر می‌باشد. ورود آنیون های معدنی Cl^{-} و NO_3^{-} به سلول نیز از طریق حرکت سیمپورتی آنها با پروتون‌ها میسر می گردد.

یون پتاسیم در غلظت‌های پایین می‌تواند از طریق سیمپورتی به همراه H^{+} و یا Na^{+} جابجا گردد. اما در غلظت‌های زیاد، از طریق انتشار ساده و از مسیر کانال انتقال می‌یابد. ساکاروز نیز بر خلاف شیب غلظت به همراه H^{+} که در جهت شیب به صورت سیمپورتی از سلول‌های مزوفیل وارد سلول‌های همراه آبکش می گردد.

کانال‌های یونی (Ion channels)

کانال‌های یونی عبور یون‌های ویژه و یا آب را در جهت شیب الکتروشیمیایی امکان‌پذیر می-نماید که به آن انتشار تسهیل‌شده گویند.

کانال‌ها یا مجاری درون غشایی، به عنوان منافذ انتخابی عمل نموده و در این میان اندازهٔ مجرای درون کانال و بار الکتریکی سطح داخلی این مجرا، تعیین کنندهٔ نوع ماده‌ای است که می‌توانند از درون کانال عبور نمایند. کانال‌ها تنها آب و یون ها را می توانند جابجا کنند.

میزان انتقال یک کانال، از پمپ‌ها و حامل‌ها بسیار بیشتر می‌باشد.

ویژگی‌های کانال‌های یونی:

۱- مکانیسم هدایت یون در کانال (انتخابی بودن یون)

۲- انتخابی بودن حرکت یون

۳- کنترل باز و بسته شدن کانال‌ها

۴- حساسیت متفاوت کانال‌ها نسبت به برخی ترکیبات شیمیایی.

با وجود اینکه نرخ انتقال یون‌ها از طریق یک کانال بسیار بالا بوده و گاهی افزایش میزان انتقال به صورت خطی و با نرخ بالا در نظر گرفته شده، مکانیسم هدایت یون‌ها در کانال‌ها به عنوان یک ویژگی مهم کانال‌ها به حساب می آید. اما در برخی حالات این پدیده علی‌رغم سرعت انتقال بالا، یک آستانهٔ اشباع از خود نشان می‌دهد. البته میزان انتشار بسیار بالا از درون کانال، اساساً وجه تمایز مهمی برای تفکیک آن از انتشار ساده که میزان بسیار کمی یون را جابجا می کند، می‌باشد. در سلول‌های کورتکس

ریشه، کانال‌های انتخابی یون پتاسیم($K^{+)}$ یک مسیر عمده برای ورود یون‌های سدیم (Na^{+}) به داخل ریشه محسوب می‌شود. همچنین می توان ورود برخی یون های فلزات سنگین از طریق کانال‌های Ca^{2+} را متذکر شد. چون اگر یک کانال بسیار بسیار اختصاصی عمل نماید، باید مدت‌ها بسته و غیرفعال بماند.
طبقه بندی کانال ها:

۱- کانال‌های وابسته به ولتاژ (Voltage gated channels)

۲- کانال‌های وابسته به ماده- پذیرنده (Ligand – receptor gated channels)

۳- کانال‌های حساس به تحریکات مکانیکی (Mechano Senstive channels)

۴-کانال‌های آبی یا آکوپورین ها (Aquaporins)

آب مولکولی دو قطبی می باشد به همین دلیل می‌تواند به آهستگی از عرض دو لایۀ فسفولیپیدی و غیر آبدوست غشاهای سلولی، طبق فرایند انتشار و در دو جهت شیب عبور نماید. اما عبور سریع‌تر آب، به طور انتخابی و به مقدار زیاد می‌تواند از طریق کانال‌های پروتئینی خانوادهMIP (Major Intrinsic Proteins) از خلال غشاء صورت پذیرد. این کانال‌های پروتئینی به کانال‌های آبی (Water channels) یاآکوپورین‌ها موسومند.

انتشار مولکول‌های کوچک از خلال دو لایه فسفولیپیدی: نحوه عبور به این صورت است که در مراحل انتقال که انتشار غیرفعال نامیده می شود. یک مولکول کوچک در یک محلول آبی مجاور در دو لایه فسفولیپیدی حل شده، از آن عبور کرده و سپس در محلول آبی طرف مقابل حل می شود. در اینجا هیچ پروتئین دیگری درگیر نمی‌باشد.

جذب یون ها از درون سلول، به دو روش تنظیم می شود: جدا از پتانسیل‌های الکتروشیمیایی و یا سیستم های ناقل و پروتئین‌های موجود در غشاء که در میزان جذب یون دخالت داشته و آن را تنظیم می‌کنند، باید دانست که فعالیت سیستم‌های ناقل یون، بدون توجه به نوع، می‌تواند از درون سلول نیز مورد تنظیم قرار گیرد:

۱- یک نوع تنظیم به صورت غیراختصاصی بوده و بر روی جذب همگی یون‌ها تاثیر می‌گذارد. این تنظیم از طریق وقوع تغییرات در منبع انرژی ATP سلول اعمال می‌شود. به این ترتیب که با کاهش منبع انرژی، مجموعه‌ای از سیستم‌های انتقال وابسته به انرژی، تحت تاثیر قرار گرفته و بالطبع جذب همه یون‌ها کاهش می‌یابد.

۲- نوع دیگر تنظیم، اختصاصی بوده و بر روی جذب یک یون ویژه تاثیر می‌گذارد. در این نوع تنظیم، جذب یون از طریق تقاضای درونی آن یون، صورت می‌گیرد.

مثال: در آزمایشی که بر روی گیاه *Lolium perenne* انجام شد، علی‌رغم آنکه تعویض محیط کشت به طور مرتب صورت گرفت و در عین حال غلظت نیترات در محیط کشت همواره ثابت نگاه داشته شد، اما تغییرات در میزان جذب نیترات با تغییرات دوره‌ای رشد (تقسیم سلولی) هماهنگ بود. در این آزمایش چنین نشان داده شد که حتی اگر غلظت نیترات محیط تا 10^5 برابر نیز افزایش یابد، میزان جذب این یون ثابت بوده و در نتیجه، غلظت یون‌ها در درون سلول و یا حجره‌های درون سلولی، میزان جذب را تنظیم می‌نماید.

عناصر میکرو نیز مانند عناصر ماکرو، از شیب پتانسیل الکتروشیمیایی موجود در عرض غشاء پلاسمایی سلول‌های ریشه، برای ورود به داخل سلول استفاده می‌کنند. از آنجا که سلول‌های ریشه‌ی بسیاری از گونه‌های گیاهی دارای اختلاف پتانسیلی معادل ۱۲۰- تا ۱۸۰- میلی ولت در دو سوی غشای خود می‌باشند،کاتیون‌های عناصر میکرو می‌توانند به واسطه این اختلاف پتانسیل عظیم الکتریکی به داخل سلول رانده شوند. از سوی دیگر فعالیت کاتیون‌های عناصر کم مصرف در درون سیتوپلاسم می‌بایست در حد پایینی حفظ گردد تا از وقوع واکنش‌های اکسید و احیای مضر در درون سلول جلوگیری شود. بنابراین پتانسیل الکتریکی بسیار منفی برقرار شده در دو سمت غشاء و نیز فعالیت پایین فلزات عناصر کم مصرف در درون سلول، نیروی کشش بسیار بزرگی را برای جذب کاتیون ها به داخل سلول فراهم می‌کند که همین امر، جذب کاتیون‌های عناصر کم مصرف را از جذب فعال (با مصرف انرژی) بی‌نیاز می‌نماید. بنابراین، فلزات عناصر کم‌مصرف می‌توانند، از طریق انتشار و در جهت شیب به راحتی به داخل سلول راه یافته و از نظر ترمودینامیکی از مراحل جذب فعال بی نیاز باشند.

جذب کاتیون‌های کم‌مصرف بوسیله دولپه‌ای‌ها و تک‌لپه‌ای‌های غیرگرامینه

جذب یون Fe^{2+}: از آنجا که Fe^{2+} بهترین شکل قابل جذب آهن می باشد وآهن موجود در کلات‌ها کمپلکس آهن ۳ ظرفیتی هستند، باید توسط سلول‌های ریشه دولپه‌ای‌ها و تک‌لپه‌ای‌های غیرگرامینه به Fe^{2+} احیا شود و قبل از آنکه این مجموعه بتواند از غشا عبور کند، باید Fe^{2+} آن از مولکول‌های کلات جدا شود.

همچنین جذب آهن توسط دو نوع کانال‌های یونی می‌باشد که عبارتند از :

۱-کانال هایی که برای جذب آهن اختصاصی عمل می‌کند.

۲- کانال هایی که برای کاتیون‌های دو ظرفیتی عمومی می‌باشد و از میان آن تمام کاتیون‌های دو ظرفیتی از خلال غشاء پلاسمایی عبور کرده و وارد سیتوپلاسم می شود.

جذب کاتیون های کم مصرف به وسیله تک‌لپه‌ای‌های گرامینه

ریشه گیاهان تک‌لپه‌ای گرامینه[1] قادر است که مجموعه کاتیون‌های Fe^{2+} و ترکیبات کلات کننده را با هم از خلال غشا عبور دهد و از این رو بر خلاف مدل اول لزومی برای جداشدن کاتیون از کلات پیش از جذب وجود ندارد. بنابراین سلول‌های این گیاهان با تولید و ترشح برخی مواد کلات کننده به خارج از سلول، کاتیون‌ها و ترکیبات کلات کننده آنها را به طور همزمان جذب می کند.

جذب کلر(Cl^-): بوسیله ریشه‌های گیاهان عالی از طریق سیمپورت (آنیون- پروتون) انجام می‌شود. به این صورت که یک سیستم انتقال، یون کلر را بر خلاف شیب غلظتش، به طور همزمان با پروتون در عرض غشای پلاسمایی جابجا می نماید و نیروی لازم برای حرکت خود را از شیب پتانسیل الکتروشیمیایی برقرار شده در عرض غشاء که ناشی از فعالیت پمپ H^+-ATP ase می‌باشد، تامین می کند.

جذب مولیبدن: از آنجا که مولیبدن، ثابت تجزیه اسیدی پایینی را دارا می‌باشد، بنابراین در اسیدیته بالاتر از ۴ محیط غذایی، غالباً به فرم بدون پروتون یا MoO_4^- بوده و نتیجتاً به صورت اُکسی آنیون جذب می‌شود. خواص شیمیایی این آنیون مشابه آنیون‌های دو ظرفیتی معدنی است.

جذب بُر (B): مراحل جذب بُر که به وسیله سلول های ریشه گیاه می‌باشد، هنوز مشخص نشده‌اند. اما نظر کلی دانشمندان به وجود یک مرحلهٔ انتشاری غیرفعال H_3BO_3 و H_2BO_3- از عرض غشای پلاسمایی اشاره می کنند.

عوامل موثر بر جذب

اثر غلظت: غلظت یک یون در محیط خارج بر سرعت نفوذ همین یون در داخل سلول‌ها اثر می گذارد.

اثر pH محیط: مقدار جذب تعدادی از یون‌های تشکیل دهنده محیط که جذب گیاه می‌شوند، با pH محیط نسبت مستقیم دارد.

اثر تداخل یون‌ها: جذب یون، غالبا در نتیجه وجود سایر یون‌ها در محیط غذایی تغییر می کند.

1- Grasses

اثر فشار اکسیژن: شدت جذب مواد توسط ریشه، با کم شدن فشار اکسیژن در محیط کاهش می‌یابد.

اثر دما: در مورد بسیاری از یون‌ها، جذب مواد توسط ریشه، تحت اثر افزایش دمای محیط افزایش می‌یابد.

اثر روشنایی: روشنایی باعث افزایش فتوسنتز و در نتیجه قدرت جذب مواد در گیاهان می‌شود.

شکل واقعی عناصر در هنگام جذب

عناصر موجود در محیط غذایی خاک پس از یونیزاسیون جذب گیاهان شده و اشکال فلزی آنها به همان صورت مورد استفاده گیاهان قرار نمی‌گیرند.

بعضی از عناصر در خاک مانند آهن به سرعت به صورت غیرمحلول درمی‌آیند و در این صورت نمی‌توانند جذب گیاهان شوند. برای رفع این اشکال، به محیط خاک مواد کلاته مانند **اتیلن دی آمین ترا استیک اسید (EDTA)** اضافه می‌کنند تا این عناصر را دربرگرفته و آنها را به صورت محلول نگه دارند. در داخل خاک، اسیدهای هیومیک و سایر بقایای موجودات زنده از موثرترین مواد کلاته بوده و نقش آنها در تغذیه آهن اساسی است. از مواد کلاته جهت کشت گیاهان در محیط مایع و یا جهت کشت قطعات بافتها و یا اندامها در محیط های مصنوعی استفاده می‌شود.

برخی عناصر با تاثیرات منفی بر روی رشد گیاه

عناصری که برای گیاهان ضروری‌اند مثل B، Mn و Fe چنانچه بیش از اندازه عرضه شوند، می‌توانند مسموم کننده باشند. از این بین عناصری وجود دارند که حتی غلظت نسبتا کم آنها برای گیاهان سمی است. ازجمله هالوژنهایی مانند ید (I) و برم (Br) و یا عناصری مانندآلومینیوم (Al) و نیز فلزات سنگین مانند نیکل (Ni)، سرب (Pb)،کادمیوم (Cd) . حداقل غلظت قابل تحمل این عناصر از گیاهی به گیاه دیگر فرق می‌کند و هر کدام علایم مسمومیت خاصی را در گیاهان نشان می‌دهند. مثلا آسیب گوجه فرنگی بوسیله ید، زرد شدن و تحلیل رفتن برگ‌ها می‌باشد. اما در مسمومیت با Al، کاهش شدید رشد رخ می‌دهد و ریشه‌ها، کوتاه، ضخیم و زخمی می‌شوند و به صورت افقی در می‌آیند.

آیا فرم غیر قابل جذب همیشه بدین گونه در خاک باقی می‌ماند؟

خیر، شکل غیرقابل جذب هم به مرور زمان و بسته به شرایط خاک توانایی تبدیل به فرم قابل جذب و قابل استفاده برای گیاه را دارد. بعنوان مثال، موجودات ذره بینی خاک توانایی تبدیل فسفر غیر قابل جذب به فسفر قابل جذب برای گیاه را دارند.

منابع

– شریعتی، منصور و مریم مددکار حق جو. ۱۳۸۳. فیزیولوژی گیاهی: جذب و انتقال مواد از خلال غشاء. انتشارات دانشگاه اصفهان.

– خادمی، زهرا. ملکوتی، محمدجعفر و دیوی، جونز. اثر اسیدهای آلی ریشه در قابلیت جذب عناصر غذایی در ریزوسفر. ۱۳۸۶. نشریه علوم خاک و آب. دوره ۲۱. شماره ۲. از صفحه ۱۷۱ تا ۱۸۹.

– صداقتی، ناصر.، شیبانی تذرجی، زهرا.، تاج آبادی پور، علی.، حکم آبادی، حسین.، حقدل، معصومه و عبداللهی عزت آبادی، محمد. راهنمای تولید پسته (کاشت، داشت، برداشت). انتشارات آموزش و تروی کشاورزی. چاپ دوم. سال ۱۳۸۹.

– علی پور، حمید. حسینی فرد، سید جواد. تشخیص و رفع کمبود عناصر غذایی در پسته.۱۳۸۵. انتشارات مؤسسه تحقیقات پسته کشور.

– سرمدنیا، غلامحسین ، عوض کوچکی. فیزیولوژی گیاهان زراعی(ترجمه). چاپ هفدهم ۱۳۹۱. ۴۰۰ص.

-http://soils.blogfa.com/post-48.asp
-http://www.agrigiyah.blogfa.com/post/138
-http://www.neginkoodbasire.ir
-E. Neher, B. Sakmann. 1976. Single-channel currents recorded from membrane of denervated frog muscle fibres, Nature 260. 779–802.
-W. Epstein, G. Hatfield. 1977. Perceived Shape at a Slant as a Function of Processing Time and Processing Load, Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance., *Vol*. 3, No, 3, 473-483.