ویژگی های جذب یون به وسیله ریشه

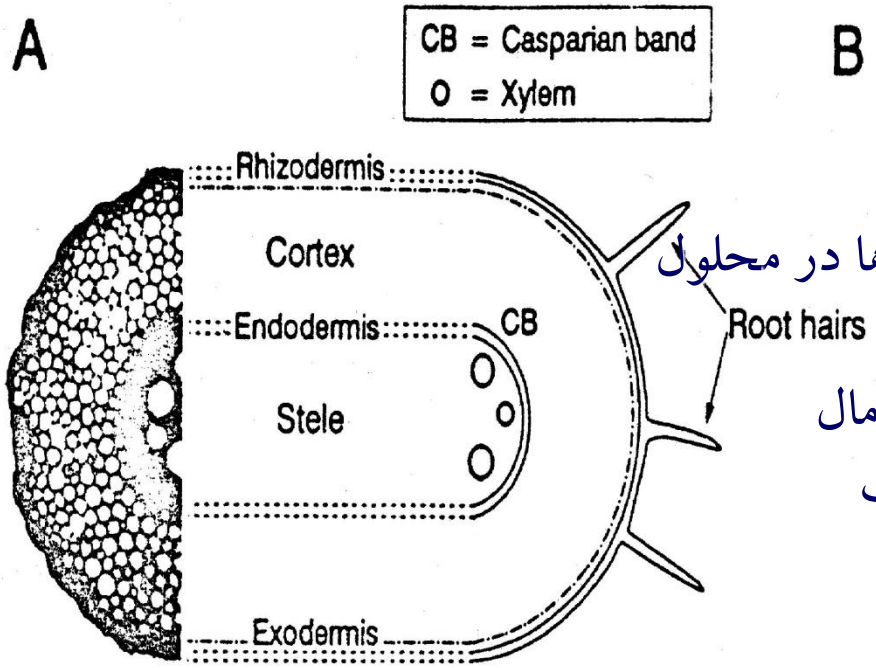
درس تغذیه پیشرفته دکترا

امیرحسین خوش گفتارمنش

ویژگی‌های جذب یون‌ها به وسیله ریشه

1-جریان ورودی به داخل آپوپلاسم

مانع جریان غیرفعال یون‌ها به داخل استوانه مرکزی:
نوار کاسپارین در دیواره‌های شعاعی و عرضی اندودرم سلول‌های چوب‌پنبه‌ای آبگریز



- گسترش تارهای کشنده درغلظت‌های پایین یون‌ها در محلول خارجی
- جذب پتاسیم و فسفر فقط در لایه سلولی ریزودرمال
- نقش ویژه ریزودرمال در جذب نیترات و سولفات
- محل اصلی پمپ H^+-ATPase غشاء

عوامل موثر بر جریان یون‌ها به داخل فضای آزاد

- ✓ شدت تعرق
- ✓ غلظت یون‌ها
- ✓ تشکیل تارهای کشنده ریشه

ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی یون‌ها و سوخت و ساز ریشه

- قطر یون
- همبستگی منفی بین شدت جذب و شعاع یونی

رابطه بین شعاع یون و جذب کاتیون‌های قلیایی در ریشه جو

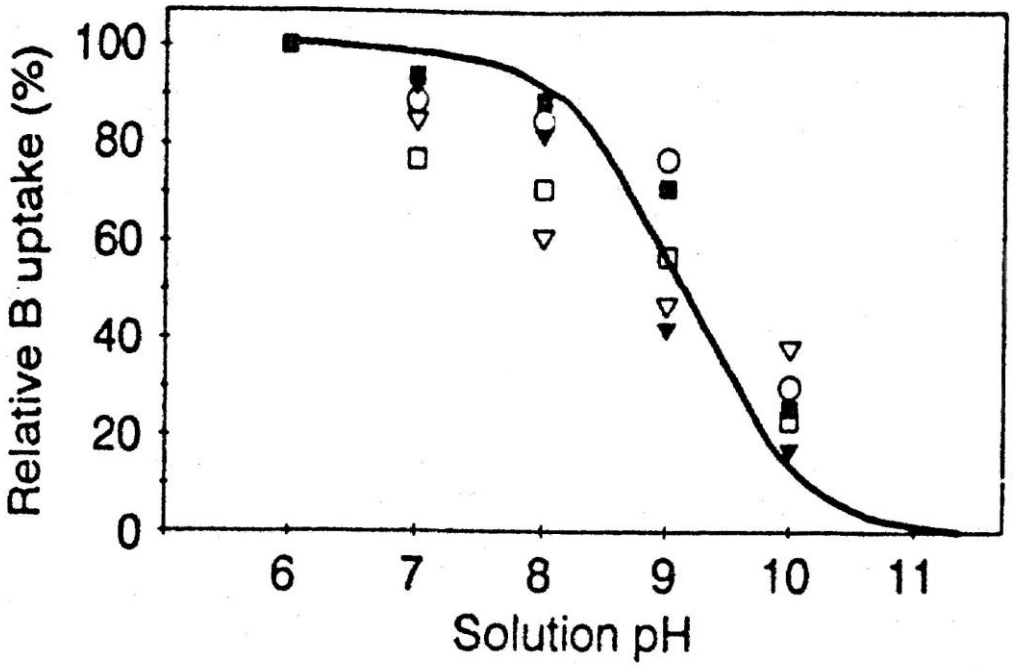
کاتیـون	شعاع یون هیدراته (نانومتر)	شدت جذب (میکرومول در گرم وزن تازه ریشه در طی ۳ ساعت)
لیتیم	۰/۳۸	۲
سدیم	۰/۳۶	۱۵
پتاسیم	۰/۳۳	۲۶
سزیم	۰/۳۱	۱۲

تأثیر بار الکتریکی

- برهمکنش یون‌ها با اجزای باردار غشاء به ویژه فسفولیپیدها, سولفولیپیدها و پروتئین‌ها

یون سه ظرفیتی >یون دو ظرفیتی >یون‌های یک ظرفیتی >مولکول‌های بدون بار

جذب نسبی بور به وسیله ریشه‌های جو به عنوان تابعی از پ- هاش محلول خارجی



فعالیت متابولیکی

- مصرف مستقیم یا غیر مستقیم انرژی: تنفس

- **اکسیژن:**

تأثیر فشار جزئی اکسیژن در اطراف ریشه بر جذب پتاسیم و فسفر به وسیله بوته‌های جو

جذب (میکرومول در گرم وزن خشک در دقیقه)		
فسفات	**پتاسیم**	
۱۰۰	۱۰۰	۲۰
۵۶	۷۵	۵
۳۰	۳۷	۰/۵

کربوهیدرات‌ها

- الگوی دوره‌ای شدت جذب نیترات و پتاسیم

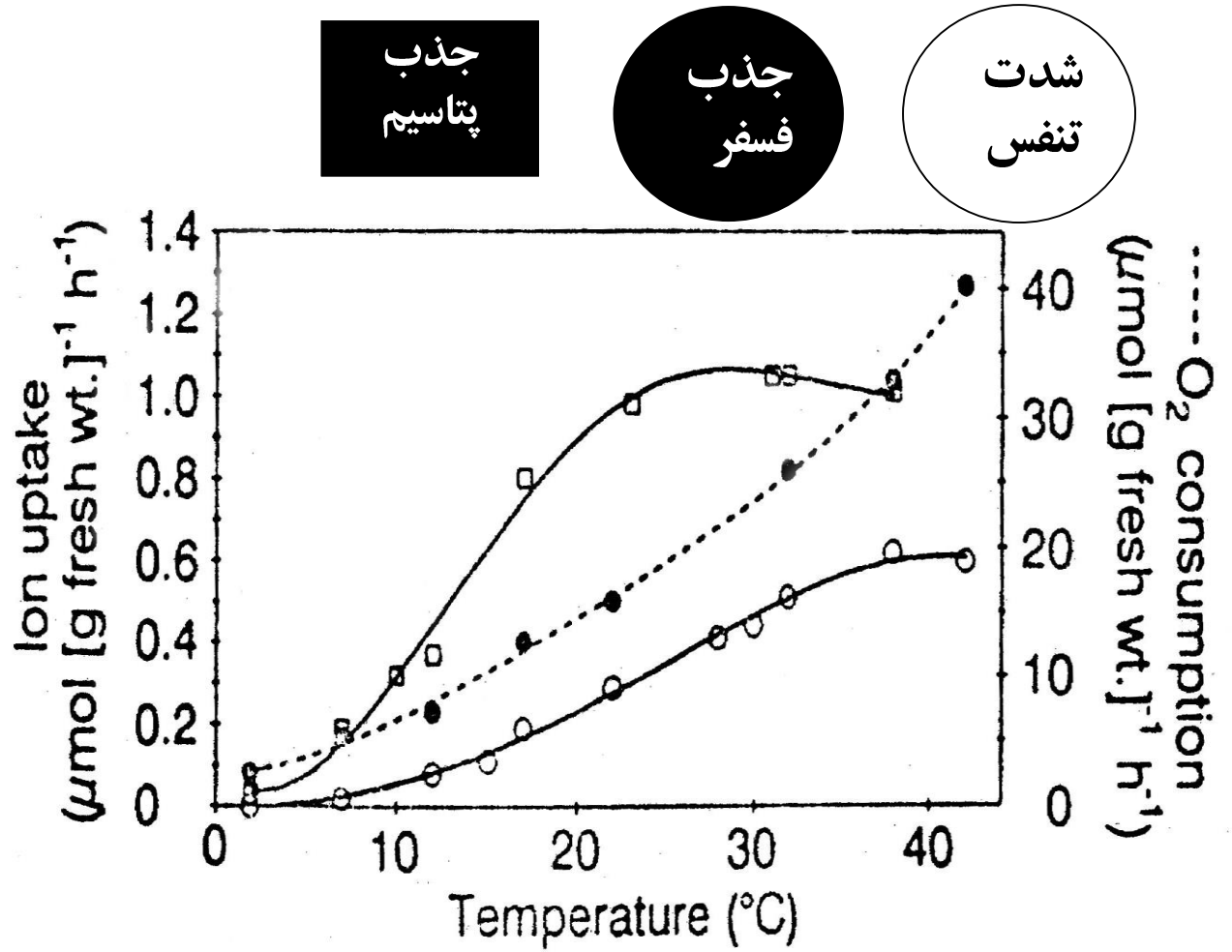
(بیشترین جذب در طی روز و کمترین جذب در طی شب)

- اهمیت از لحاظ اکولوژیکی:
  - برداشت برگ‌ها (چرا یا برش برگ)
  - کشت‌های متراکم که نور کافی به برگهای پایه‌ای نمی‌رسد

(برگهای پایه‌ای منبع اصلی کربوهیدرات‌های مورد نیاز ریشه می‌باشند)

دما

تأثیر دما بر شدت تنفس و جذب فسفر و پتاسیم توسط ریشه ذرت



مشکلات مطالعه تأثیر دما بر جذب یونی

❖اثرهای کوتاه مدت دمای منطقه ریشه

- به عنوان مثال کاهش دما از ۲۰ به ۱۰ درجه سلسیوس و یا برعکس در طی چند دقیقه یا کمتر از یک ساعت

❖اثرهای طولانی مدت دمای منطقه ریشه

- به عنوان مثال به عنوان مثال رشد در طی چند روز یا چند هفته در دماهای مختلف منطقه ریشه)

برهکنش بین یون‌ها

❖ رقابت

- بین یون‌هایی با ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی (بار و شعاع یون) یکسان (به عنوان مثال بین پتاسیم و روبیدیوم)
- رقابت بین یون‌ها برای بارهای منفی در داخل گیاه
- رقابت برای ناقل‌ها

✓ محدودیت تعداد محل‌های پیوند

✓ محدودیت ظرفیت پمپ پروتونی الکتروژنیک

- تمایل محل‌های پیوند برای منیزیم کمتر از پتاسیم و روبیدیوم

- معمولاً پتاسیم سبب کاهش قابل ملاحظه جذب سدیم می‌شود. در مقابل, سدیم تأثیر بسیار کمی بر جذب پتاسیم دارد.

- رقابت بین پتاسیم (K^+) و آمونیوم را نمی‌توان به راحتی و از طریق رقابت برای محل‌های پیوند در غشاء پلاسمایی توضیح داد.

رقابت آنیون‌ها برای محل‌های پیوند غشاء

- **سولفات- مولیبدات**

  کاهش جذب مولیبدن با افزایش غلظت سولفات در محیط

  کاربرد مثبت: در خاک‌های با سطوح سمی مولیبدن از نظر رشد گیاه و تغذیه دام

- **سولفات- سلنات**

  – اهمیت کاربردی رابطه ضدیتی دیگر بین سولفات و سلنات: سلنیم برای انسان و حیوانات مورد نیاز می‌باشد ولی زیادی آن در برخی خاک‌ها نیز نگران‌کننده است.
  کاهش جذب سلنات با افزایش غلظت سولفات

- **فسفات-آرسنات**

  – جذب کمتر آرسنات در گیاهان متحمل به سبب کاهش فعالیت سیستم جذب تمایل بالای فسفر (که در شرایط کمبود فعال می‌شود)

برهمکنش بین یون‌های پتاسیم و آمونیوم در ریشه‌های ذرت

مقدار در ریشه (میکرومول در گرم وزن تر ریشه)				
سولفات آمونیوم	(NH_4^+)		پتاسیم(K^+)	
	$-K^+$	$+K^+$	$-K^+$	$+K$
۰	۶/۹	۶/۷	۸/۲	۵۳/۷
۰/۱۵	۷/۳	۷/۱	۶/۷	۴۸/۴
۰/۵۰	۱۷/۱	۱۳/۵	۸/۹	۴۱/۱
۵/۰۰	۲۹/۴	۱۳/۵	۹/۳	۲۷/۱

رقابت کلرید و نیترات

غلظت در محلول غذایی (میلی‌مولار)		غلظت کلـر (میکرومول در گرم وزن تر)	
کلـر	نیترات	ریشه	اندام هوایی
۱	۰	۵۲	۹۳
۱	۰/۲	۲۶	۷۳
۱	۱/۰	۱۳	۵۴
۱	۵/۰	۹	۴۶

- بازخورد منفی ناشی از نیترات ذخیره شده در واکوئول‌های سلول‌های ریشه
- سیستم انتقال یکسان ؟؟
- کلر نیز سبب کاهش شدت جریان ورودی خالص نیترات می‌شود.
- انباشته شدن کلر در واکوئول‌ها در این زمینه تأثیر قابل ملاحظه‌ای دارد.

رقابت بین نیترات و آمونیوم

- کاهش جذب خالص نیترات توسط آمونیوم
- در مقابل وجود نیترات در محیط خارجی تأثیر کمی بر جذب خالص آمونیوم داشته و یا بی‌تأثیر است.

لذا اگر نیترات آمونیوم به محیط اضافه شود، جذب آمونیوم در مقایسه با نیترات بسیار بیشتر است:

یکی از دلایل کاهش شدت جذب خالص نیترات (انتقال هم جهت H^+-NO^{3-}) به وسیله آمونیوم, جذب سریع آمونیوم به داخل سیتوپلاسم و کاهش پتانسیل غشاء می‌باشد.

رقابت شدید بین کاتیون‌های پتاسیم و روبیدیوم و آنیون‌های سولفات و سلنات نشان‌دهنده این مطلب است که:

انتخاب‌پذیری محل‌های پیوند در غشاء پلاسمایی ریشه با نقش یک عنصر مشخص در متابولیسم گیاه مرتبط نمی‌باشد بلکه شباهت‌های فیزیکوشیمیایی بین یون‌های غذایی (پتاسیم و سولفات) و عناصر غیر ضروری (روبیدیوم و سلنات) را نشان می‌دهد.

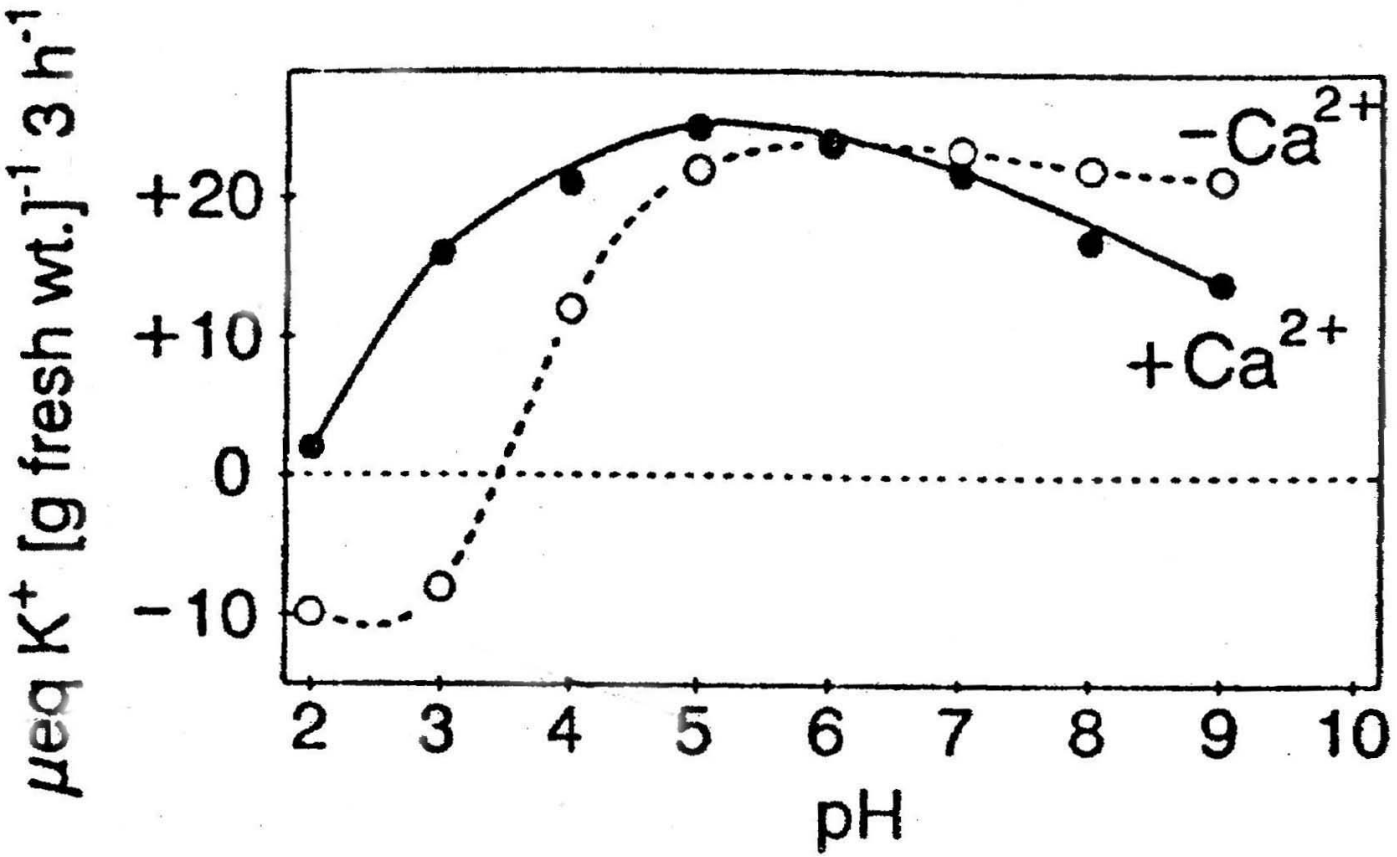
این مطلب به ویژه در ارتباط با ورود برخی فلزات سنگین به داخل زنجیره غذایی از طریق جذب به وسیله گیاه دارای اهمیت می‌باشد.

نقش پ- هاش

- برهمکنش بین پروتون و کاتیون‌ها
- برهمکنش هیدروکسیل یا بیکربنات (HCO_3^-) با آنیون‌ها

پ- هاش بیشتر خاک‌ها کمتر از ۷/۵ : اهمیت نقش پروتون

جذب خالص K^+ از محلول ۵ میلی‌مولار برمید پتاسیم به وسیله ریشه‌های جو به عنوان تابعی از پ- هاش محلول خارجی



تأثیر pH بر جذب کاتیونی

- تأثیر pH بر پمپ خروجی پروتون غشاء پلاسمایی (به عنوان نیروی محرکهٔ جذب یون)
- کاهش کارایی پمپ خروجی پروتون در پ-هاش کم
- افزایش انتقال سرپایین H^+ از آپوپلاسم به داخل سیتوپلاسم
- کاهش پتانسیل الکتریکی سلول‌های ریشه

(مثال: از ۱۵۰- میلی‌ولت در pH ۶ به ۱۰۰- میلی ولت در پ- هاش ۴)

- کاهش جذب یونی در پ- هاش پایین

نقش کلسیم در جذب کاتیونی

- کاهش اثر pH اسیدی بر جذب کاتیونی

به دلیل:

- نقش کلسیم در تکامل ساختمان غشاء پلاسمایی
- تأثیر کلسیم در افزایش فعالیت پمپ پروتونی متصل به غشاء پلاسمایی

جذب آنیونی

- **کمتر از جذب کاتیونی تحت تأثیر پ- هاش محلول خارجی**
- **دلایل متعدد: اثرغلظت عناصر در داخل گیاه: وضعیت تغذیه‌ای گیاه**

عدم تغییر یا افزایش جذب آنیونی با کاهش pH

مثال:

•آزمایش‌های کوتاه مدت با ریشه‌های ذرت:

• کاهش پ- هاش محلول خارجی از ۸ به ۴، افزایش جریان ورودی نیترات و فسفات به ترتیب حدود ۱۰ و ۳ برابر

•با وجود ثابت نگهداشتن غلظت $H_2PO_4^-$ در محیط, جذب فسفات با کاهش پ- هاش افزایش یافت.

•نکته:

– تغییر نسبت $H_2PO_4^-$ به HPO_4^{2-} عامل مهمی در کاهش جذب فسفر در پ- هاش بالا نمی‌باشد.

– کاهش جذب آنیون‌ها با افزایش پ- هاش محلول خارجی با انتقال هم جهت پروتون- آنیون از آپوپلاسم به داخل سیتوپلاسم ارتباط دارد

–کاهش کارایی انتقال هم جهت آنیون ـ پروتون با افزایش پ- هاش محلول خارجی

رابطه هم افزایی (Synergism)

- تشدید جذب کاتیون‌ها به وسیله آنیون‌ها

نکته: ضرورت حفظ توازن بار در داخل سلول‌ها

- تشدید جذب ناشی از افزایش فعالیت متابولیکی ریشه‌ها در نتیجه اضافه کردن عناصر غذایی بعد از یک دوره کمبود

- افزایش جذب کاتیون‌ها و آنیون‌ها به وسیله کلسیم

نکته: تفسیر برهمکنش یون‌ها در فرایند جذب یونی در آزمایش‌های طولانی مدت, به علت غلیظ یا رقیق شدن عناصر غذایی در ماده خشک گیاه

اثر هم افزایی یون‌ها: نقش کلسیم

- افزایش جذب خالص K^+ (انتقال غیر هم جهت) کاتیون ها
- افزایش جذب آنیون‌ها: کلر (انتقال غیر هم جهت آنیون- پروتون) در pH پایین

تأثیر کلسیم بر انتخاب‌پذیری جذب پتاسیم نسبت به سدیم به وسیله ریشه‌ها

شدت جذب (میکرواکی‌والان در گرم وزن تازه در طی ۲۴ ساعت)

ذرت			چغندرقند		
	Na^+	K^+	$K+Na$	Na^+	K^+	$K/+Na$
بدون کلسیم	۹/۰	۱۱	۲۰/۰	۱۸/۸	۸/۳	۲۷/۱
با کلسیم (۵/۰ میلی‌مولار کلرید کلسیم)	۵/۹	۱۵	۲۰/۹	۱۵/۴	۱۰/۷	۲۶/۱

شاخص های تحمل به شوری گیاه

•ضریب انتخاب‌پذیری پتاسیم به سدیم

✓تأثیر کلسیم بر ضریب انتخاب‌پذیری پتاسیم به سدیم به دلیل:

- تشدید فعالیت پمپ خروجی سدیم
- تسهیل انتقال غیر هم جهت (غیر هم سو) K^+-Na^+ یا H^+- Na^+
- بهبود ساختمان غشاء پلاسمایی (تأثیر بر کانال‌های انتقال یون

•خارج شدن کلسیم غشاء پلاسمایی توسط:

–برخی کلات‌ها

– کاتیون‌های فلزی نظیر Na^+ یا H^+ در غلظت‌های بالا

کسر مولی کلسیم
Ca Mole Fraction (MF_{Ca})

- غلظت بالای کلسیم به ویژه در محیط‌های شور برای حفظ ضریب بالای انتخاب‌پذیری جذب پتاسیم نسبت به سدیم و نیز افزایش تحمل به شوری گیاه لازم می‌باشد.

روابط آنیون- کاتیون

کنترل مستقل جذب کاتیون ها و آنیون ها

- عدم برهم کنش مستقیم
- برهم کنش غیر مستقیم:

در غلظت های کم، عدم تاثیر آنیون همراه

در غلظت های بالا، کاهش جذب یون با آنیون همراه کند جذب شونده

مثال: جذب کمتر پتاسیم از سولفات پتاسیم در مقایسه با کلرید پتاسیم

تاثیر تفاوت جذب کاتیون‌ها و آنیون‌ها بر pH داخل سلول‌ها

- **تثبیت پ- هاش سیتوپلاسم در گسترهٔ ۷/۶-۷/۳ به وسیله سازوکار pH stat**

راهکارهای تثبیت pH:

- **تثبیت زیست فیزیکی (Biophysical pH stat)**

تبادل پروتون از طریق غشاء پلاسمایی یا تونوپلاست

- **تثبیت زیست شیمیایی (Biochemical pH stat)**

تولید و مصرف پروتون به واسطه تشکیل و خروج گروه‌های کربوکسیلی

تاثیر تعادل جذب کاتیون- آنیون بر مقدار اسیدهای آلی ریشه

اگر سولفات پتاسیم مصرف شود، زیادبود جذب کاتیونی از طریق ساخت آنیون‌های اسیدی آلی جبران می‌شود.

اگر کلرید کلسیم مصرف شود، جذب آنیون‌های معدنی زیاد شده، آنیون‌های اسیدی آلی کاهش می‌یابند.

واکنش های کربوکسیلاسیون و دکربوکسیلاسیون اسیدهای آلی با تثبیت مقادیر مختلف CO_2 در ریشه‌ها (تثبیت تاریکی)

روابط بین جذب کاتیون- آنیون و مقدار اسید آلی در ریشه جو

محلول خارجی (میلی اکی‌والان در لیتر)	کاتیون	آنیون	**تغییر مقدار اسیدهای آلی** (میکرواکی‌والان در گرم وزن تر)	**تثبیت** $^{14}CO_2$ (نسبی)
۲ سولفات پتاسیم	۱۷	۱	+۱۵/۱	۱۴۵
۱ کلرید پتاسیم	۲۸	۲۹	-۰/۲	۱۰۰
۱ کلرید کلسیم	۱	۱۵	-۹/۷	۶۰

روابط آنیون- کاتیون:

شکل نیتروژن مصرفی (آمونیوم، نیترات یا تثبیت نیتروژن)

- حدود ۷۰ درصد آنیون‌ها و کاتیون‌های جذب شده به وسیله گیاه به شکل آمونیوم یا نیترات

- در گیاهان تغذیه شده با آمونیوم جذب کاتیونی بیش از آنیون‌ها می‌باشد.
- در مقابل، در گیاهان تغذیه شده با نیترات نسبت جذب آنیونی به کاتیونی بالا می‌باشد.

- با قرارگیری نیتروژن معدنی جذب شده در ترکیبات آلی ریشه در حدود همان نسبت مولی پروتون تولید می‌شود ($NH^{4+} \rightarrow 3R\text{-}NH_2 + 4H^+$).
- زمانی که ظرفیت مصرف پروتون در اندام‌های هوایی محدود است، تثبیت آمونیوم در ریشه‌ها انجام می‌شود و با جذب آمونیوم، پروتون‌ها با نسبت مولی تقریباً یکسان به محلول خارجی ترشح می‌شوند و یا این که جذب کاتیونی بر جذب آنیونی غالب می‌شود.
- بنابراین با وجود بالا بودن جذب کاتیونی نسبت به جذب آنیونی در گیاهان تغذیه شده با آمونیوم، پ- هاش سیتوپلاسم در زمان تثبیت آمونیوم کاهش می‌یابد و باید از طریق ترشح پروتون به خارج و دکربوکسیلاسیون اسیدهای آلی ثابت نگه‌داشته شود.
- در بقولاتی که تثبیت زیستی نیتروژن دارند، نسبت جذب کاتیونی به آنیونی بیش از یک می‌باشد. بنابراین افزایش مقدار آنیون‌های اسیدی آلی و نیز ترشح پروتون‌ها در بقولات کمتر از گیاهان تغذیه شده با آمونیوم می‌باشد ($1.5\ N_2fix \rightarrow 1H^+$).

گیاهان تغذیه شده با نیترات

- قرارگیری نیترات در ترکیبات آلی سبب تولید هیدروکسیل یا مصرف پروتون (با نسبت مولی تقریباً یکسان) می‌شود

$$(3NO_3^- \rightarrow 3R\text{-}NH_2 + 2OH^-)$$

- تولید اسید آلی در ریشه یا شاخسار برای تثبیت زیست شیمیایی pH

نتیجه: شکل نیتروژن مصرفی تأثیر قابل ملاحظه‌ای بر مصرف سایرعناصر معدنی و مقدار اسید آلی گیاه دارد

رابطه جذب با غلظت یون در محلول خارجی

سیستم جذب یونها:

– در غلظت‌های پایین (نظیر پتاسیم): سینتیک اشباع

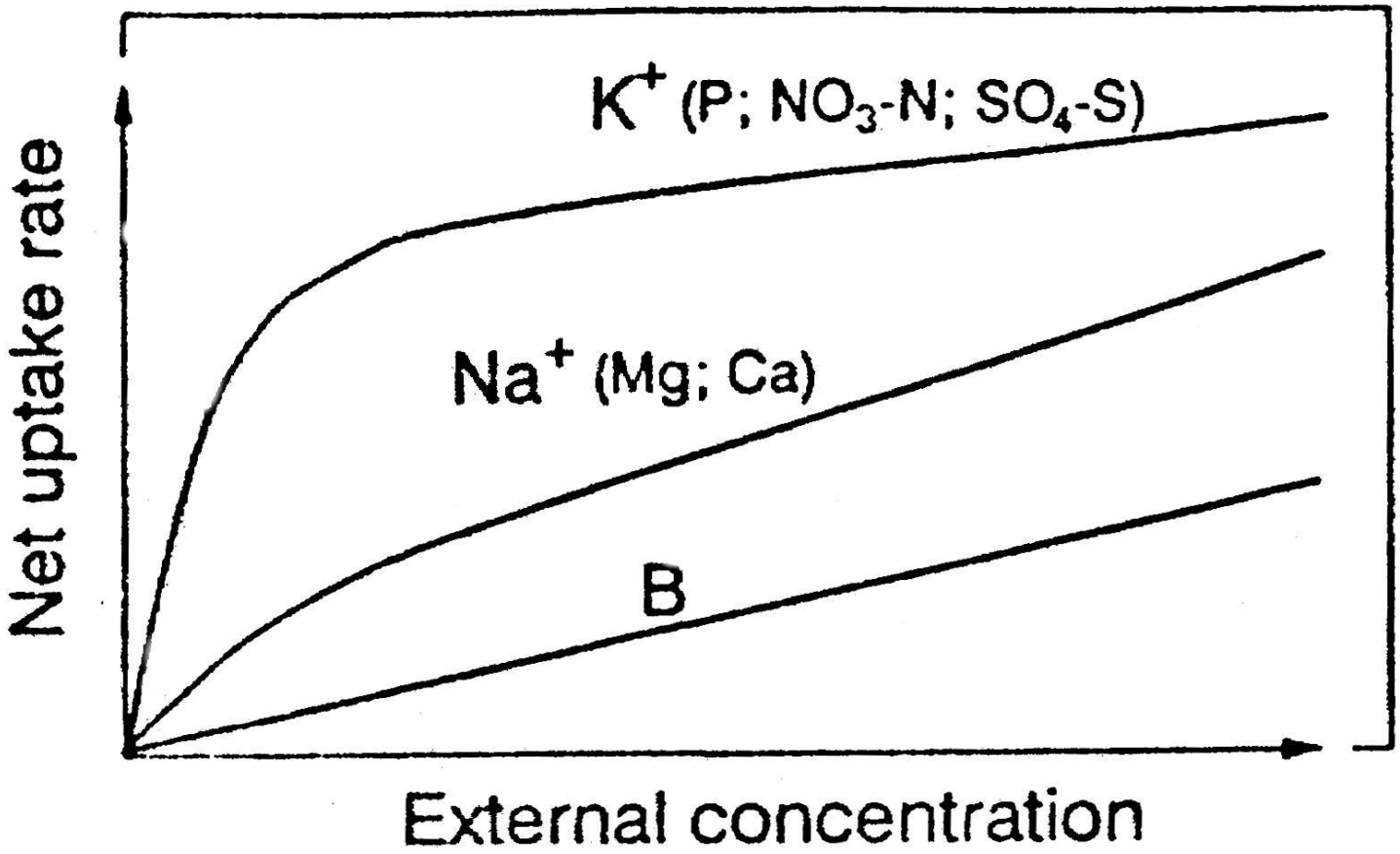
- بسیار انتخابی
- رابطه نزدیکی با متابولیسم

– در غلظت‌های بالا (نظیر کلسیم): جذب کمابیش خطی

- غیر انتخابی
- حساسیت کم در برابر ممانعت‌کننده‌های متابولیکی
- انتقال یونها احتمالاً از طریق کانال‌ها

اساس جذب فسفر، نیترات و سولفات مشابه می‌باشد.

شدت جذب پتاسیم، سدیم و بور در ریشه‌های جو در غلظت‌های مختلف NaCl + KCl و بور



سیستم جذب ویژه در غلظت بالای یونی

- مثال:
  - در گیاهانی که در محیط بدون نیترات رشد می‌کنند، ریشه‌ها فقط یک سیستم جذب با ظرفیت پایین برای نیترات دارند.
  - اما بعد از اضافه کردن نیترات در طی ۲۰ دقیقه یک سیستم جذب با ظرفیت بالا تشکیل می‌شود.

همدمای جذب بور

رابطه خطی جذب بور با غلظت در محیط خارجی

- با وجود رابطه خطی، ژنوتیپ‌های جو از نظر مقدار کل جذب بور تفاوت قابل ملاحظه‌ای دارند.

- شباهت سازوکارهای مربوط به جذب سیلیسیم و بور

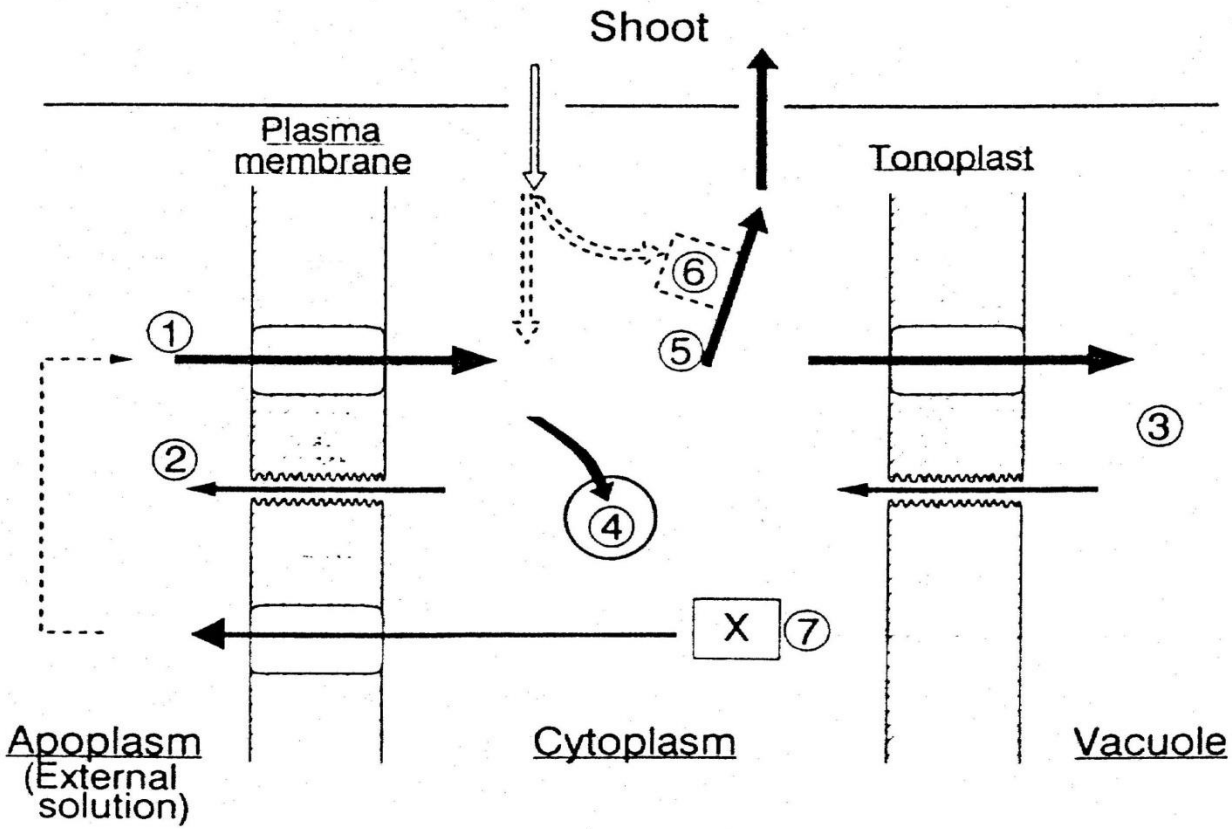
غلظت عناصر داخل گیاه (وضعیت تغذیه‌ای)

- **در یک غلظت مشخص عنصر در محیط، شدت جذب بسیاری از عناصر غذایی به مقدار رشد گیاه (نیاز به عنصر برای رشد) بستگی دارد.**
- **کاهش شدت جذب با افزایش غلظت عنصر در گیاه (به شکل یون یا ترکیبات متابولیسمی نظیر نیتروژن آمینی)**

غلظت پتاسیم گیاه (میکروگرم در گرم وزن تر)	**جریان ورودی پتاسیم** (میکرومول در گرم وزن تر در ساعت)
۲۰/۹	۳/۰۵
۱۳۲	۲/۷۲
۴۷/۹	۲/۱۶
۵۷/۸	۱/۶۱

مثال: تنظیم بازخوردی جریان ورودی پتاسیم توسط غلظت درونی گیاه در ریشه‌های جو

مدل تنظیم بازخوردی جذب یون به وسیله ریشه‌ها با غلظت درونی عنصر (وضعیت تغذیه‌ای)



(۱) شدت جریان ورودی: محل‌های پیوند (تعداد و تمایل) و فعالیت کانال‌ها,

(۲) شدت جریان خروجی: غلظت در سیتوپلاسم، یون‌ها و متابولیت‌های آنها، فعالیت کانال,

(۳) غلظت در واکوئل‌ها,

(۴) تغییر شکل و ترکیب با سایر مواد,

(۵) انتقال از طریق آوند چوبی به اندام هوایی, (۶) تنظیم بازخوردی از طرف اندام هوایی, (۷) افزایش ترشح ترکیبات آلی محلول (نظیر اسیدهای آلی و فیتوسیدرفورها) در شرایط کمبود عناصر غذایی.