ما مصمم هستيم تا كليه آموخته هايمان را دراختيار دانشجويان و دانش پژوهان پرجسته كشور قرار دهيم و معتقديم كه با اين عمل ، درسازندگي

هاي آتي كه توسط شما توانمندان پوجود خواهد آمد شريك خواهيم بود .

شما نيز با بكارگيري علوم تان ، ايران را سرفراز تر كنيد

مجموعه تحقيقي ارائه شده كاري پرارزش از همكار محترم سركار **خانم مهندس آزاده كشاورز** ميباشد . هدف از ارائه اين مجموعه معرفي فيزيولوژي گياهي از راه تحقيق عملي و بصورت تشريحي و كامل براي قشر دانش پژوهان كشور اسلامي است .

رييس هيئت علمي : فرزين نجفي پور

تحليلي از فيزيولوژي گياهي

مقدمه : عناصر غذايي معدني ، مرتباً بين موجودات زنده و محيط زندگيشان در گردشند . جذب و اسميلاسيون مواد معدني به وسيلة گياهان مرحله اي كليدي در چرخش مواد در بيوسفر است .گياهان معدنچيان پوستة زمين بوده و از اين طريق مواد غير آلي ضروري براي رشد و تكثير ساير موجودات را فراهم مي سازند . ورود عناصر غذايي از طريق ريشه صورت مي گيرد ، بنابراين گسترش زياد سطح ريشه و نيز توانايي ريشه در جذب غلظتهاي مختلف مواد غذايي معدني خاك ، در فرايند جذب عناصر بسيار مؤثرند . پس از جذب ، مواد غذايي به منظور كاربرد آنها درانجام اعمال حياتي مهم ، به قسمتهاي مختلف منتقل مي گردند .

چگونگي دستيابي گياهان به عناصر غذايي ضروري و اسميلاسيون آن براي رشد و نمو خود ،نقشي محوري در مطالعة فيزيولوژي گياه دارد .

يكي از خصوصيات مهم رشد و نمو ريشه پويا بودن و ارتباط زياد آن با محيط خاك مي باشد .

ريشه هاي گياه به طور مداوم در حال رشد بوده و الگوي گسترش آنها به فراهم بودن آب و مواد معدني در محيط اطرافشان دارد . بنابراين در قسمتهايي از خاك كه آب و عناصر غذايي فراوان باشند،تكثير ريشه متوقف شده و سيستم ريشه ممكن است تحليل برود .

منطقة دقيق ورود مواد معدني به داخل سيستم ريشه ، موضوع جالب و قابل تأملي بوده است . برخي از محققان ادعا كرده اند كه جذب موادغذايي فقط در مناطق نوك ريشه هاي اصلي يا فرعي انجام مي گيرد . عده اي ديگر بر اين باورند كه جذب در تمامي نقاط سطح ريشه صورت مي گيرد . نتايج حاصل از آزمايشها ، بسته به عنصر مورد بررسي ، هر دو نظرية فوق را تأييد مي كنند .

در گياه جو ، جذب پتاسيم ، فسفات و آمونيوم مي تواند به راحتي و آزادانه از تمامي نقاط سطح ريشه صورت پذيرد . در مقابل ، اين گونه به نظر مي رسد كه بيشترين جذب كلسيم در اين گونه ها به مناطق نوك ريشه محدود شده است . جذب آهن مي تواند در منطقة نوك ريشه (مانند جو) و يا در تمام سطح ريشه (مانند ذرت) صورت بگيرد .

در خاك ، حركت عناصر غذايي به طرف ريشه به دو روش جريان توده اي و انتشار صورت مي گيرد .جريان توده اي به حالتي اطلاق مي شود كه در آن عناصر غذايي به كمك جرياني از آب به طرف ريشه حركت مي كنند .

مقدار عنصر غذايي كه از طريق جريان توده اي براي ريشه فراهم مي شود ، بستگي به سرعت ورود آب به گياه و مقدار عنصر موجود در محلول خاك دارد . در شرايط زياد بودن سرعت حركت آب و بالا بودن غلظت بالاي مواد غذايي در محلول خاك ، جريان توده اي مي تواند نقش مهمي را در تأمين عناصر غذايي ايفا كند .

وقتي كه عناصر غذايي از يك منطقه با غلظت بيشتر به منطقه اي با غلظت كمتر حركت كنند، پديدة انتشار صورت مي گيرد . جذب عناصر غذايي به وسيلة ريشه سبب كاهش غلظت عناصر در سطح ريشه شده و اين امر باعث برقراري شيب غلظت در محلول خاك اطراف ريشه مي شود . انتشار عناصر غذايي درجهت شيب غلظت ، مي تواند سبب افزايش فراهمي مواد غذايي در سطح ريشه شود .

وقتي كه جذب عناصر غذايي به وسيلة ريشه زياد و غلظت آن در خاك كم باشد ، روش جريان توده اي مي تواند بخش كوچكي از كل عناصر غذايي مورد نياز را تأمين كند . تحت اين شرايط ، حركت عناصر غذايي به سطح ريشه عمدتاً از طريق انتشار صورت مي گيرد . حال اگر سرعت انتشار آنقدر كند باشد كه نتواند غلظت عناصر غذايي را در نزديك ريشه در سطح بالا حفظ كند ، آنگاه در مجاورت ريشه يك منطقة، تخلية عناصر غذايي تشكيل مي شود . شدت تخلية عناصر غذايي ، با افزايش فاصله از سطح ريشه كاهش مي يابد ، هر چند مقدار واقعي جذب عناصر غذايي بستگي به رابطة بين قدرت جذب ريشه براي يك عنصر خاص و غالب بودن غلظت آن عنصر در سطح ريشه دارد .

تشكيل يك منطقة تخليه ، بيانگر نكات مهمي در ارتباط با تغذية معدني عناصر است . از آنجا كه ريشه ها عناصر غذايي موجود در خاك اطراف خود را تخليه مي كنند ، لذا نمي توان به سادگي كارايي ريشه ها در استخراج عناصر غذايي از خاك را از روي سرعتي كه ريشه ها عناصر غذايي را از محلول خاك جذب مي كنند تعيين كرد . اگر توانايي رشد مداوم ريشه ها را در نظر نگيريم ، ريشه ها سريعاً خاك اطراف خود را از مواد تخليه خواهند كرد ، بنابراين دسترسي مطلوب به مواد غذايي ، بستگي به ظرفيت جذب عناصر غذايي و نيز خصوصيات رشدي سيستم ريشه را دارد .

خاك و مواد معدني:

خاك اطراف ريشه مي تواند به عنوان يك ماده ناهمگون حاوي اجزاي جامد ، مايع و گاز مورد بررسي قرار گيرد . تمامي اين اجزاء به نحوي در فراهمي عناصر غذايي در سطح ريشه دخيل هستند . ذرات غير آلي جزء جامد ، به عنوان مخزن عناصر غذايي مثل پتاسيم ، كلسيم ، منگنز و آهن عمل مي كنند . ذرات آلي حاوي ازت ، فسفر وگوگرد نيز با جزء جامد خاك ارتباط دارند . جزء مايع ، محلول خاك را ايجاد كرده و يونهاي معدني محلول را در خود جاي مي دهد . اين جزء به عنوان بستر مناسب حركت يونها به سوي ريشه عمل مي كند . گازهايي نظير اكسيژن و دي اكسيدكربن ممكن است

در محلول خاك حل شوند ، اما تبادل اين گازها در سلولهاي در حال تنفسي ريشه معمولاً در جزء گازي ، در حدفاصل فضاي آزاد بين ذرات خاك قرار دارد و رخ مي دهد . فراهم بودن اكسيژن براي تنفس سلولي كه منبع انرژي متابوليكي براي تداوم جذب عناصر غذايي محسوب مي شود ، ضروريست . بار منفي موجود در سطح خاك ، جذب سطحي آنيونها و كاتيونهاي معدني را متأثر مي سازد .

عناصر ضروري :

از عناصرموجود در بيوسفر و بافت گياه، فقط بعضي ازعناصرضروري شناخته شده اند. در فقدان يكي از عناصر ضروري ، گياه با علايم كمبود مواجه شده و قبل از تكميل چرخة زندگي خواهد مرد . براي ساخت تركيبات مورد نياز رشد گياهان ، دسترسي به عناصر ضروري و انرژي نوراني خورشيد مورد نياز مي باشد .

{ براي اثبات ضرورت يك عنصر دو معيار وجود دارد كه هر دو معيار داراي محدوديت ها و مزايايي مي باشند .

۱ - يك عنصر وقتي ضروري اعلام مي شود كه رشد و چرخة كامل زندگي گياه به واسطة عدم وجود آن عنصر (در محيط فاقد آن در مقايسه با رشد و تكثير همان گياه در محيط داراي آن عنصر) با شكست مواجه شود . اثرات سودمند غيرمستقيم يا ثانويه ، ضروري بودن يك عنصر را تعيين نمي كند .

۲ – يك عنصر وقتي ضروري اعلام مي شود كه جزء لازم سوخت و ساز (متابوليك) باشد . مثل گوگرد (S) در اسيد آمينة متيونين . }

(غلظت كافي عناصر غذايي در بافت گياهي

عناصركم مصرف	علامت شيميايي	وزن اتمي	غلظت در ماده خشك ميكرومول در گرم	غلظت در ماده خشك ppm	تعداد نسبي اتمها در مقايسه با مولبيدن
مولبيدن	MO	۹۵/۹۵	۰/۰۰۱	۰/۱	۱
مس	Cu	۶۳/۵۴	۰/۱۰	۶	۱۰۰
روي	Zn	۵۸/۳۸	۰/۳۰	۲۰	۳۰۰
منگنز	Mn	۵۴/۹۴	۱/۰	۵۰	۱۰۰۰
آهن	Fe	۵۵/۸۵	۲/۰	۱۰۰	۲۰۰۰
بر	B	۱۰/۸۲	۲/۰	۲۰	۲۰۰۰
كلر	Cl	۳۵/۴۶	۳/۰	۱۰۰	۳۰۰۰

غلظت كافي عناصر غذايي در بافت گياهي

عناصرپر مصرف	علامت شيميايي	وزن اتمي	غلظت در ماده خشك ميكرومول در گرم	غلظت در ماده خشك ppm	تعداد نسبي اتمها در مقايسه با مولبيدن
گوگرد	S	۳۲/۰۷	۳۰	۰/۱	۳۰۰۰۰
فسفر	P	۳۰/۹۸	۶۰	۰/۲	۶۰۰۰۰
منيزيم	Mg	۲۴/۳۲	۸۰	۰/۲	۸۰۰۰۰
كلسيم	Ca	۴۰/۰۸	۱۲۵	۰/۵	۱۲۵۰۰۰
پتاسيم	K	۳۹/۱	۲۵۰	۱	۲۵۰۰۰۰
ازت	N	۱۴/۰۱	۱۰۰۰	۱/۵	۱۰۰۰۰۰۰
اكسيژن	O	۱۶	۳۰۰۰۰	۴۵	۳۰۰۰۰۰۰۰
كربن	C	۱۲/۰۱	۴۰۰۰۰	۴۵	۴۰۰۰۰۰۰۰
هيدروژن	H	۱/۰۱	۶۰۰۰۰	۶	۶۰۰۰۰۰۰۰

علاوه براين عناصرموجود در جدول ، بعضي از گياهان ممكن است به سديم يا سيليسيوم نيز نياز داشته باشند . گونه هاي گياهي كه با محيط شور سازگار شده اند ، سديم را به مقدار زياد جذب مي كنند . وجود اين عنصر براي رشد گياه مورد نياز است .

معمولاً عناصر ضروري بر اساس ميزان تجمعشان در بافت گياه به گروههاي پر مصرف وكم مصرف تقسيم مي شوند . هر چند كه به عقيدة محققان ، انجام چنين طبقه بندي از ديدگاه فيزيولوژي مشكل است ،در بعضي موارد اختلاف ميان غلظت عناصر پر مصرف و كم مصرف به ميزان ذكر شده در جداول بالا نيست . به عنوان مثال بعضي از بافتهاي گياهي ، به همان ميزان آهن و منگنز دارند كه گوگرد و منيزيم دارا هستند . در بافت گياه ، بسياري از عناصر غذايي ممكن است بيش از حداقل مورد نياز بوده و گياه عناصري را كه ذخيره كند كه مورد نيازش نباشد .

منگل و كركيباي (۱۹۷۹) پيشنهاد كردند كه عناصر ضروري بايد براساس نقش بيوشيميايي و فعاليت فيزيولوژيكي طبقه بندي شوند . در اين طبقه بندي ، عناصر غذايي گياهي به ۴ گروه اصلي تقسيم شده اند . اولين گروه شامل عناصري است كه تركيبات آلي گياه را تشكيل مي دهند . اشكال گازي عناصر موجود در اين گروه از اتمسفر و اشكال يوني ، از محلول خاك به دست مي آيند . اين عناصر غذايي (از قبيل ازت ، كربن و گوگرد) ، در خلال واكنشهاي بيوشيميايي دخيل در فرايند كربوكسيلاسيون و اكسيداسيون و احيا ، در گياه تثبيت مي شوند . گروه دوم، كه اغلب در بافتهاي گياهي يافت مي شوند ، عناصري چون فسفات ، برات و استرهاي سيليكاتي (كه در آن عنصر مورد نظر به يك گروه هيدروكسيل از يك مولكول آلي (يعني قند فسفاته) پيوند مي شوند .) را در بر مي گيرند . اين عناصر نقش مهمي در واكنشهاي انتقال انرژي داشته و همة آنها به صورت آنيونهاي معدني يا اسيدي از محلول خاك جذب مي شوند . سومين گروه از عناصر ، به صورت يوني به وسيلة گياهان جذب مي شوند . در بافت گياه ، اين عناصر به صورت يونهاي آزاد يا يونهاي پيوند يافته به موادي مانند اسيدهاي پكتيكي موجود در ديوارة سلولي گياه يافت مي شوند . اهميت ويژة اين عناصر به دليل نقش آنها به عنوان كوفاكتور آنزيمها و نيز تنظيم كنندة پتانسيل اسمزي است . چهارمين گروه از عناصر غذايي ضروري به شكل يون يا كلات (تركيبات آلي حاوي عناصر كم مصرف) از خاك جذب شده و در واكنشهاي انتقال الكترون نقش مهمي دارند .

نصر غذايي		جذب	فعاليت شيميايي

گروه ۱	H_2O از يونها محلول خاك : Hco_3^-و No_3^- و NH_4^+ و SO_4^{-2} گاز CO_2 از اتمسفر	جزء اصلي همة مواد آلي كه از طريق واكنشهاي كربوكسيلاسيون و اكسيداسيون و احيا تثبيت شده اند
C , H , O , N , S		
گروه ۲	به صورت فسفاتها ، اسيد بريك يابرات . سيليكات از محلول خاك	استريفيكاسيون با گروههاي الكلي در گياهان . استر هاي فسفاته در واكنشهاي انتقال انرژي دخيلند .
P , B , Si		
گروه ۳	به صورت يونها از محلول خاك	نقش غير اختصاصي در ايجاد پتانسيل اسمزي ، نقش اساسي در ساختمان و فعاليت پروتين آنزيم . توازن بين آنيونهاي قابل انتشار و غير قابل انتشار
$K , Na , Mg , Ca , Mn , Cl$		
گروه ۴	به صورت يون يا كلات از محلول خاك	حضور فعال در گروههاي پروستتيك (امكان انتقال الكترون از طريق تغيير ظرفيت)
Fe , Cu , Zn , Mo		

{منابع غذايي گياه :

مواد آلي و معدني طبيعي ، منابع اوليه عناصر غذايي گياه در كشاورزي و اكوسيستمهاي طبيعي هستند . تكميل حاصلخيزي طبيعي با كودهاي تجارتي يك روش نوين در كشاورزي است . البته بخشي از جامعة مدرن اين نظريه را رد مي كند و معتقد است كودهاي شيميايي حاوي مواد شيميايي هستند كه براي بشر ، حيوانات و محيط سمي باشند . آنها همچنين براين باورند كه عناصر غذايي موجود در كودها مي توانند از مواد آلي يا طبيعي حاصل شوند . اين حقيقت كه مواد غذايي خواه منبع كودي آلي داشته باشندنظير كودهاي حيواني يا غير آلي نظير كودهاي شيميايي به صورت يوني وارد گياه مي شوند ، ظاهراً ناديده انگاشته شده است . فلسفه محض زراعت يا باغباني يا مواد آلي اين حقيقت را كه گياهان عالي اتوتروف بوده و نياز به مواد آلي به عنوان مكمل ندارند ، ناديده انگاشته است .

همة عناصر شيميايي در گياه از (آب ، خاك و هوا) كه به طور دسته جمعي بيوسفر ناميده مي شوند ، بدست مي آيد . بيش از ۷۵ درصد بخش جامد خاك را سليسيم ، اكسيژن و آلومينيوم كه در واقع جزو عناصر غذايي هستند ، تشكيل مي دهد . اتمسفر شامل ۷۹ درصد ازت بوده وتنها منبع كربن به صورت دي اكسيد كربن است . گرچه غلظت دي اكسيد كربن اتمسفر فقط حدود ۰/۰۳۴ درصد بوده است .آب در محلول خاك حاوي آنيونها و كاتيونها در غلظت هاي مختلف است كه مشخصة نوع خاك مي باشند . ولي به طور كلي اين غلظت ها پايين است . البته خاكهاي شور حاوي مقدار زيادي سديم ، كربنات و كلر هستند ، عناصر غذايي بيوسفر به طور مرتب با چرخش عناصر احيا مي شوند و گرنه در نهايت بيوسفر از عناصر تخليه مي شود . حركت عناصر غذايي در گياه مشابه حركت در يك خيابان دو طرفه است . مواد غذايي به صورت يونها يا عناصر وارد گياه شده و عاقبت به علت تجزيه بيولوژيكي توسط ميكروارگانيسم ها به صورت عنصر به محيط برگشت داده مي شوند . كربن و فسفر ممكن است به صورت رسوبات دريايي ، فسفاتها و يا كرباتهاي كلسيم و منيزيم در آمده و در نتيجه از چرخه خارج شوند . در فلوريدا مواد فسفاته اي كه در طي هزاران سال ته نشين شده اند ، به طريقة صنعتي استخراج مي گردند . مقدار دي اكسيد كربن اتمسفر سالياته به ميزان ۲ قسمت در ميليون اضافه مي شود ، كه اين مقدار اضافه ، به طور عمده به خاطر سوختن مواد فسيلي است ، غلظت CO_2 قبل از انقلاب صنعتي ۲۹۰ قسمت در ميليون بود كه در حال حاظر به حدود ۳۴۰ قسمت در ميليون افزايش يافته است و اين مقدار بسته به نزديكي به مراكز صنعتي متغير است .

فاضلاب شهري و صنعتي ، مقدار عناصر غذايي موجود در آب و هوا را افزايش مي دهند كه نمونة خاص آن گوگرد در اتمسفر و ازت در آب مي باشد . بشر و فاضلابهاي صنعتي كمك زيادي به چرخش دوبارة عناصر كم مصرف مي نمايد . استفاده از مواد جامد فاضلابها در زمين هاي كشاورزي ، به خاطر داشتن فلزات سنگين نظير سرب ، كادميوم ، روي ، نيكل و منگنز ، كه مي توانند تا سطوح سمي در گياه و مصرف كنندگان فرآورده هاي گياهي ، تجمع پيدا كنند ، در اكثر موارد به وسيلة قانون منع شده است .}

(بخشي ازوظايف عناصر ضروري در گياه :

ازت (N) : در تشكيل اسيدهاي آمينه ، آميدها ، پروتئينها ، اسيدهاي نوكلئوتيك ، نوكلئوتيدها ، كوآنزيمها ، هگزوزآمينها و غيره نقش دارد .

از آنجا كه ازت در بسياري از تركيبات سلولهاي گياهي از قبيل اسيدهاي آمينه و نوكلئيك اسيدها وجود دارد ، بعيد نيست كه يكي از علائم كمبود آن در گياه كند شدن رشد باشد . به علاوه ، كمبود ازت در گياه ممكن است به شدت ، سبب باريكي و اغلب چوبي شدن ساقه شود . اين چوبي شدن ممكن است ناشي از ساخت بيش از حد كربوهيدراتها باشد . زيرا اين مواد ، ديگر نمي توانند در ساخت اسيدهاي آمينه يا ساير تركيبات ازت مورد استفاده قرار گيرند . ساختمانهاي اسكلتي كربوهيدرات كه درمتابوليسم ازت به كار نرفته اند ، مي توانند براي توليد آنتوسيانين به كار روند كه اين امر منجر به تجمع اين رنگدانه و ظهور رنگ ارغواني در برگها ، دمبرگها و ساقه هاي بعضي از گياهان مانند گوجه فرنگي و بعضي از ارقام ذرت مي شود . در بعضي از گياهان ، اولين كمبود ازت زرد شدن برگها يا رنگ پريدگي (كلروز) ، بخصوص در برگهاي پير پايين گياه مشاهده مي شود . تحت شرايط كمبود شديد ازت ، اين گونه برگها به طور كامل زرد و سپس از گياه جدا مي شوند . برگهاي جوانتر در شروع ، علامت كمبود را در خود نشان نمي دهند ، زيرا ازت برگهاي پيرتر به طرف آنها منتقل مي شود ، بنابراين در يك گياه مواجه با كمبود ازت ، ممكن است برگهاي بالاتر به رنگ سبز روشن و برگهاي پايينتر قهوه اي مايل به زرد باشند .

فسفر (*p*) : جزئي از قندهاي فسفاته ، نوكلوئيك اسيدها ، نوكلئوتيدها ، كوآنزيمها ، فسفولييپيدها ، فيتيك اسيد و غيره ، ايفاي نقش كليدي در واكنشهايي كه با *ATP* سروكار دارند .

فسفر(به شكل فسفات) جزء اصلي ، تعدادي از تركيبات مهم در سلولهاي گياه از جمله قندهاي فسفاتي (كه در تنفس و فتوسنتز و فسفولييپيدهاي سازندة غشاهاي سلولي به كار مي روند) مي باشند . فسفر همچنين در تركيب نوكلئوتيدهاي به كار رفته در متابوليسم انرژي گياه و در مولكولهاي *DNA* و *RNA* وجود دارد . علامتهاي مشخصة كمبود فسفر ، كندي رشد در گياهان جوان و رنگ سبز تيرة برگهاست كه ممكن است با بدشكلي و ايجاد نقاط نكروزه (نقاط كوچك بافت مردگي) توأم گردد . همانند كمبود ازت ، در اينجا نيز ممكن است آنتوسيانين ها به مقدار اضافي توليد شده و به برگها ظاهري ارغواني رنگ بدهند . هر چند كه بر خلاف كمبود ازت ، اين رنگ ارغواني ارتباطي با كلروز گياه ندارد . در واقع ممكن است رنگ ارغواني مايل به سبز تيره در برگها بروز كند . ديگر علائم كمبود فسفر شامل باريك شدن ساقه (اما نه چوبي شدن) و مرگ برگهاي پير مي باشد . بلوغ گياه نيز ممكن است به تأخير افتد .

پتاسيم (*K*) : به عنوان يك كوفاكتور براي بيش از ۴۰ آنزيم مورد نياز مي باشد ، نقش عمده اي در حركات روزنه ها دارد و در خنثي كردن و توازن بار الكتريكي سلولهاي گياهي با اهميت است .

پتاسيم نقش مهمي در تنظيم پتاسيم سلولهاي گياهي دارد به علاوه پتاسيم فعال كنندة بسياري از آنزيمهاي دخيل در تنفس و فتوسنتز مي باشد . اولين علائم كمبود پتاسيم كلروز نقطه اي و يا حاشية برگها مي باشد كه به تدريج به بافتهاي نكروزه تبديل مي شود ، اين حالت ابتدا در نوك و حاشية برگ شروع و سپس به سمت قاعدة برگ ادامه يابد . از آنجائيكه پتاسيم قادر است به طرف برگهاي جوان حركت كند ، اين علامتها ابتدا در برگهاي پير واقع در قسمت هاي پايين گياه ظاهر مي شوند . پيچش برگها نيز ممكن است اتفاق افتد . كمبود پتاسيم در گياهان مي تواند باعث ايجاد ساقه هاي باريك و ضعيف با ميانگره هاي كوتاه و غير طبيعي گردد . كمبود پتاسيم در ذرت باعث آسيب پذيري ريشه ها در مقابل قارچ عامل پوسيدگي ريشه در خاك گرديده و اين امر به همراه اثرات اعمال شده بر ساقه ، زمينه را براي خوابيدگي گياه فراهم مي كند .

گوگرد (S) : در تركيب سيستئين ، سيستين ، متيونين و بنابراين پروتئينها و تشكيل ليپوئيك اسيد ، كوآنزيم A ، ويتامين پيروفسفات ، گلوتاتيون ، بيوتين ، آدنوزين ـ ۵ - فسفوسولفات و ۳ ـ فسفوآدنوزين .

بسياري از علايم كمبود گوگرد ، كندي رشد و تجمع آنتوسيانين مشابه علائم كمبود ازت در گياه ، نظير كلروز ، مي باشد و اين تعجب آور نيست ، زيرا گوگرد و ازت هر دو در ساختمان پروتئين نقش دارند ، هر چند كه بسياري از كلروز ناشي از كمبود گوگرد ، عمدتاً در برگهاي جوان گياه اتفاق مي افتد و حال آنكه در كمبود ازت ، اين حالت بيشتر در برگهاي پير به وجود مي آيد . اين امر به دليل آن است كه در بيشتر گونه ها ، گوگرد ، (برخلاف ازت) به راحتي قادر به انتقال به برگهاي جوان نمي باشد ، هر چند در بعضي از گونه ها ، كلروز ممكن است به طور همزمان در تمامي برگها بروز كرده يا ابتدا در برگهاي پيرتر اتفاق افتد .

كلسيم (*Ca*) : تشكيل دهندة لاية مياني ديواره هاي سلولي . به عنوان يك كوفاكتور براي آنزيمهاي فعال در هيدروليز *ATP* و فسفولييپيدها مورد نياز است . به عنوان يك پيامبر ثانويه در واكنشهاي تنظيم كنندة متابوليسم مطرح است .

كلسيم در ساخت ديواره هاي جديد سلولي و به خصوص تيغة مياني (كه سلولهاي تازه تقسيم شده را از هم جدا مي كند) به كار مي رود . كلسيم همچنين در دوك ميتوزي در طي تقسيم سلولي نيز نقش دارد . اين عنصر براي فعاليت غشاهاي گياهي لازم بوده و به علاوه به عنوان يك پيامبر ثانويه ، براي بروز عكس العمل گياهان به پيامهاي (سيگنالهاي) هورموني و محيطي ، مورد نياز مي باشد . كلسيم ، در طي فعاليتش به عنوان پيامبر ثانويه ، ممكن است باكالمودين (يك نوع پروتئين موجوددرسيتوسول سلولهاي گياهي) پيوندياباد . كمپلكس كالمودولين– كلسيم ممكن است بسياري از فرآيندهاي متابوليكي را تنظيم كند . علائم كمبود كلسيم شامل نكروزه شدن جوانه هاي انتهايي مي باشد . اين علائم در بخشهاي جوان مريستمي گياه، جايي كه در آن تقسيم سلولي و تشكيل ديواره هاي جديد سلولي در حال انجام است ، بروز مي كند . اين علامتها ، اغلب در مرحلة نخست به صورت كلروز عمومي و سپس پيچش برگهاي جوان ممكن است از نظر ظاهري تغيير شكل بدهند . اگر سيستم ريشة يك گياه مواجه با كمبود كلسيم را ، مورد آزمايش قرار دهيم ، احتمالاً ريشه ها را كوتاه ، به شدت منشعب و با رنگي مايل به قهوه اي خواهيم يافت . اگر مناطق مريستمي گياه ، قبل از بلوغ بميرند ، ممكن است توقف شديد رشد اتفاق بيفتد .

منيزيم (Mg):موردنياز(نه به شكل اختصاصي) تعداد زيادي از آنزيمهاي فعال در انتقال فسفات ، يك جزء مولكول كلروفيل . منيزيم درسلولهاي گياهي نقش ويژه اي در فعال سازي آنزيمهاي دخيل درتنفس ، فتوسنتز ، ساخت DNA و RNA دارد . همچنين منيزم جزئي از حلقة پروفين كلروفيل است . يكي از علائم كمبود منيزيم ، كلروز بين رگبرگي است كه به دليل بالا بودن قابليت حركت منيزيم ، نخست در برگهاي مسن تر ، بروز مي كند . اين نوع كلروز به دليل آن است كه كلروفيل موجود در دستجات آوندي به مدت بيشتري (نسبت به كلروفيل موجود در سلولهاي بين دستجات) در مقابل كمبود بي تأثير باقي مي مانند . اگر كمبود گسترش يابد ، برگها ممكن است به رنگ زرد يا سفيد تبدل شوند . علامت ديگر كمبود منيزيم ، ممكن است ريزش برگها ، قبل از بلوغ باشد .

آهن (Fe) : تشكيل سيتوكرومها و پروتئينهاي غير آهن دار در فتوسنتز ، تثبيت ازت و تنفس .

آهن به عنوان جزئي از آنزيمهاي دخيل در انتقال الكترون (واكنشهاي اكسيداسيون و احيا) ، مانند سيتوكرومها ، نقش مهمي برعهده دارد . در اين نقش آهن ضمن انتقال الكترون ، به گونه اي برگشت پذير از Fe^{2+} به Fe^{3+} اكسيد مي شود . همانند كمبود منيزيم ، علامت مشخصة كمبود آهن ، كلروز بين رگبرگي است . از آنجا كه آهن قادربه حركت ازبرگهاي مسن به سمت برگهاي جوان نمي باشد ، لزا علائم كمبود آن ابتدا در برگهاي جوان بروز مي كند .تحت شرايط كمبود شديد و يا دراز مدت آهن ، رگبرگها نيز ممكن است دچار نكروزه شوند و در نتيجه تمام قسمتهاي برگ سفيد شود . كلروز برگها ، به دليل نياز به آهن براي ساخت كلروفيل مي باشد ، البته هنوز نقش دقيق آهن در ساخت كلروفيل تحت بررسي وتحقيق است . علت احتمالي كم تحركي آهن ، رسوب آن به صورت اكسيدها يا فسفاتهاي نامحلول و يا تشكيل كمپلكسهايي با فيتوفريتين (يك پروتئين پيوندي آهن كه در برگ يافت شده است) مي باشد . رسوب آهن ، تحرك بعدي اين فلز را به آوندهاي آبكش (براي حركت در مسير طولاني) محدود مي كند .

منگنز(*Mn*) : مورد نياز براي فعاليت هيدروژنازها ، دي كربوكسيدازها ، كينازها ، اكسيدازها ، پراكسيدازها و همچنين مورد نياز (نه به شكل اختصاصي) سايرآنزيمهاي فعال شدة كاتيوني، موردنيازبراي تكامل فتوسنتزي O_2 .

منگنز تعدادي از آنزيمهاي موجود در سلولهاي گياهي را فعال مي كند . اين ويژگي بخصوص براي كربوكسيلاز و دهيدروژناز موجود در چرخة اسيد تري كربوكسيليك ، كه به وسيلة اين كاتيون دو ظرفيتي فعال مي شوند صادق است . مشهورترين عمل منگنز ، توليد اكسيژن از آب در واكنشهاي فتوسنتزي مي باشد . مهمترين علامت كمبود منگنز ، كلروز بين رگبرگي است كه با ايجاد و گسترش نقاط كوچك نكروزه همراه مي باشد . اين كلروز بسته به گونة گياه ممكن است در برگهاي جوان يا پير اتفاق افتد .

بر (*B*) : بْر اساس شواهد غير مستقيم در انتقال كربوهيدراتها ، برات با كربوهيدراتهاي خاص ، تشكيل كمپلكس مي دهد . كمپلكسهاي طبيعي برات هنوز در گياهان تشخيص داده نشده است .

اگر چه نقش اصلي بْر در متابوليسم گياه شناخته نشده است ، ولي شواهدي در خصوص نقش آن در توليد نوكلئيك اسيد ، عكس العملهاي هورموني و اعمال غشايي وجود دارد . كمبود بْر بسته به گونه و سن گياه ممكن است علائم متفاوتي از خود نشان دهد . يكي از علامتهاي مشخصة كمبود ، نكروز سياه برگهاي جوان وجوانه هاي انتهايي است . نكروز برگهاي جوان ابتدا در قاعدة پهنك برگ اتفاق ميافتد . كمبود بْر همچنين ممكن است باعث حذف غالبيت انتهايي شده و در نتيجه ، رشد شاخه هاي جانبي به شدت افزايش يابد ، البته جوانة انتهايي اين شاخه ها نيز ، به دليل ممانعت از تقسيم سلولي ، به زودي نكروزه خواهند شد . بخشهايي از قبيل ميوه ، ريشه هاي آبدار و غده ، ممكن است به دليل تخريب بافتهاي دروني ، دچار نكروزه يا رشد غير طبيعي شوند .

مس (*Cu*) : يك جزء ضروري آسكوربيك اسيد اكسيداز ، تيروزيناز ، مونوآمين اكسيداز ، اوره كاز ، سيتوكروم اكسيداز . جزئي از پلاستوسيانين اسفناج .

مس همانند آهن با آنزيمهاي دخيل در واكنشهاي اكسيداسيون و احيا ارتباط دارد . به عنوان مثال مي توان به آنزيم پلاستوسيانين كه در انتقال الكترون در طي واكنشهاي مرحلة نوري فتوسنتز عمل مي كند اشاره كرد . علامت اولية كمبود مس در گياه ، ايجاد رنگ سبز تيره در برگهاست كه ممكن است به صورت نقاط نكروزه باشند . نقاط نكروزه ابتدا در نوك برگهاي جوان ايجاد شده و سپس در طول حاشية برگ ، به طرف پايين گسترش يابند . همچنين ممكن است برگها پيچيده و بدشكل شوند . در شرايط كمبود مس ممكن است برگها قبل از بلوغ ريزش كنند .

روي (*Zn*) : ضروري براي تشكيل الكل دهيدروژناز ، گلوتاميك دهيدروژناز ، كربنيك آنهيداز و آنزيمهاي ديگر.

بسياري از آنزيمها براي فعاليت خود نياز به روي دارند ، افزون بر اين ، ممكن است روي ، برخي گياهان ، براي بيوسنتز كلروفيل مورد نياز باشد . كمبود روي به وسيلة كاهش رشد ميانگره ها و در نتيجه ايجاد حالت روزت در رشد گياه مشخص مي شود . برگها نيز ممكن است به حالت كوچك و غير طبيعي با حاشية چروكيده مشاهده شوند . اين علائم ممكن است ناشي از عدم توليد كافي هورمون ايندول استيك اسيد باشند . در بعضي گونه ها (ذرت ، لوبيا ، سورگوم) ، ممكن است كلروز بين رگبرگي و متعاقب آن لكه هاي سفيد رنگ نكروزه در برگهاي مسن تر به وجود آيد . اين كلروز ممكن است دليلي برنياز گياه به روي ، براي بيوسنتز كلروفيل باشد .

موليبدن (*Mo*) : يك جزء از نيترات رداكتاز ، ضروري براي تثبيت ازت .

مشهورترين نقش موليبدن در گياه ، شركت آن در تركيب نيترات راداكتاز مي باشد . اين آنزيم احياي نيترات به نيتريت در ضمن اسيميلاسيون سلول را كاتاليزه مي كند . اولين علامت كمبود موليبدن ، كلروز و نكروزبين رگبرگي در برگهاي پير مي باشد . در بعضي گياهان ، مانند كلم يا كلم بروكلي ، برگها ممكن است فاقد نقاط نكروزه باشند ، اما در عوض ، ممكن است پيچ بخورند و بميرند (بيماري *whiptail*) . كمبود موليبدن همچنين ممكن است مانع از تشكيل گل شود و يا گلها پيش از بلوغ ، دچار ريزش شوند . از آنجا كه موليبدن جزئي از تركيب نيترات رداكتاز مي باشد ، لذا در صورتيكه منبع اولية تأمين ازت ، نيترات باشد ، كمبود موليبدن ممكن است باعث كمبود ازت شود . كمبود مويبدن در بعضي از مناطق شرقي ايالات متحدة آمريكا بروز كرده و باعث بيماري *whiptail* در كلم بروكلي و گل كلم شده است .

كلر (*Cl*) : مورد نياز براي انجام واكنشهاي فتوسنتزي دخيل در تكامل O_2 .

كلر براي واكنش تجزية آب در جريان فرايند فتوسنتز و توليد اكسيژن مورد نياز مي باشد . علاوه بر اين ، كلر ممكن است براي تقسيم سلولي در برگها وريشه ها مورد نياز باشد . كمبود كلر در گياهان باعث پژمردگي نوك برگها و سپس كلروز و نكروز عمومي برگ مي شود و رشد برگها نيز ممكن است كاهش يابد . سرانجام ممكن است برگها به رنگ برنزه درآيند . رشد ريشه نيز در اثر كمبود كلر متوقف شده و قطر آن در مناطق نزديك به نوك ريشه افزايش مي يابد . اين امر به دليل آن است كه كلر (به صورت كلريد) بسيار محلول بوده و معمولاً در خاك قابل دسترس مي باشد . كمبود كلر در گياهاني كه در زيستگاه طبيعي خود مي رويند ديده نشده است . اغلب گياهان كلر را در غلظتي بيشتر از ميزان مورد نياز براي انجام فعاليتهاي طبيعي خود جذب مي كنند .)

عناصر ضروري جذب شده از خاك و نقش آنها در گياه

عنصر	شكل جذب	مقداركل موجود در خاك Kg/h	مقدار قابل دسترسي Kg/h	مقدار عنصر در محلول غذايي ppm نسبت مقدار مورد نياز	نمونه هايي از نقش عنصر در گياه
ازت	NH_4^+ NO_2^-	۴۰۰۰	۵۰ – ۱	۲۰۰ - ۱۰۰	اسيد آمينه – ساختمان پروتئين – اسيدهاي نوكلئيك
فسفر	$H_2PO_4^-$ HPO_4^{2-}	۱۲۰۰	۰/۱۰ – ۰/۰۱	۶۳	استفاده از انرژي ذخاير غذايي
گوگرد	SO_4^{2-}	۸۰۰	۱۰ - ۱	۳۲	گروههاي سولفيدريل
پتاسيم	K^+	۵۰۰۰۰	۱۵ – ۵	۲۰۰	هگزوكيناز
كلسيم	Ca^{2+}	۱۵۰۰۰	۱۰۰ – ۱۰	۱۲۰	پكتات كلسيم
منيزيم	Mg^{2+}	۶۰۰۰	۵۰ - ۵	۲۴	كلروفيل – تنفس
آهن	Fe^{2+}	۵۰۰۰۰	(ناچيز)	۵/۶	سيتوكرومها – فرودوكسين
منگنز	Mn^{2+}	۱۶۰۰	-	۰/۶	تشكيل اسيدهاي آمينه

بر	BO_2^{2-}	۱۰۰	-	...		احتمالاً در انتقال قند مؤثرند
مس	Cu^{2+}	۵۰	-	۰/۰۲		احياي نيترات
روي	Zn^{2+}	۵۰	-	۰/۰۷		دهيدروژناز
مولبيدن	MoO_4^{2-}	-	-	۰/۰۱		آنزيم نيترات رداكتاز
كلر	Cl^-	-	-	...		فسفريله شدن نوري

(جذب مواد معدني از خاك و عبور يون ها از غشاء سلول :

حال كه عناصر معدني مورد نياز رشد گياه مورد بحث قرار گرفت بي مناسبت نيست كه چگونگي راه يافتن اين مواد از دنياي خارج به درون گياه بررسي شود . مواد معدني معمولاً از راه ريشه جذب مي شوند ، اگر چه به مقادير كم نيز ممكن است از راه برگ جذب گردد . جذب برگي عناصر كم مصرف موجب روش استانداردي در كشاورزي شده است . عناصر معدني تقريباً هميشه به صورت يون جذب مي شوند ، اين يونها براي ورود در سيتوپلاسم بايد از پلاسما و براي ورود در اندامك هاي سلول بايد از غشاهايي كه آنها را احاطه كرده است عبور كند.

براي جذب عنصر غذايي ، نزديكي فيزيكي يا شيميايي عنصر به ريشه ضروري است . تماس (برخورد) بين ريشه و يونهاي غذايي مي تواند به صورتهاي : (۱) مبادلة تماسي ، (۲) تبادل يونهاي خاك با يون هيدروژن موسيلاژ ريشه ، (۳) انتشاريونها در اثر گراديان شيميايي ، (۴) جريان توده اي يونهابه طرف ريشه در اثرگراديان رطوبتي ، (۵) توسعة ريشه در داخل منبع يوني ، باشد . رشد ريشه باعث مي شود كه بافتهاي جديد جذب كنندة مواد ، به ويژه منطقة تارهاي كشنده قابليت جذب يونها از يك منبع يوني ، باشد . ابولروز و نلسون (۱۹۷۹) دريافتند كه دادن كود فسفره باعث افزايش عملكرد و جذب فسفر ، طول ، ظرافت و تراكم ريشه را به مقدار زيادي افزايش مي دهد . افزايش جذب فسفر ممكن است ناشي از غلظت بيشتر فسفر در محيط يا افزايش توسعة ريشه ، يا احتمالاً ناشي از هر دو عامل باشد . به هر حال ريشه بايستي عنصر را به وسيلة يك يا چند فرايند ، كه قبلاً مشخص شد ، دريافت نمايد .

فرايندهاي ذكر شده فقط مواد غذايي را در اختيار ريشه قرار مي دهند ، كه اين شرط لازم براي جذب مي باشد . خود فرايند جذب ممكن است به دو صورت جذب فعال يونها با استفاده از انرژي تنفسي و شرايط هوازي است ، يا جذب غير فعال انجام گيرد . در جذب فعال يونها با استفاده از انرژي زياد پيوندهاي فسفاته (*ATP*) كه در تنفس توليد مي شوند از غشاي سيتوپلاسمي و رشته هاي سيتوپلاسمي (پلاسمودسما) عبور مي كنند (پمپ يون) .

اهميت نسبي تماس ريشه اي ، جريان توده اي ، و انتشار ، در تأمين نيازهاي غذايي ذرت از يك خاك تيپيك و حاصلخيز سيلتي لوم .

عناصر	مقدار مورد نياز براي عملكرد ۹۵۰۰ كيلوگرم در هكتار	مقدار تقريبي تأمين شده توسط		
		انتشار (كيلوگرم درهكتار)	جريان توده اي (كيلوگرم در هكتار)	تماس ريشه اي (كيلوگرم در هكتار)
ازت	۱۸۷	۰	۱۸۵	۲
فسفر	۳۷	۳۰	۲	۱
پتاسيم	۱۹۲	۱۵۰	۳۸	۴
كلسيم	۳۸	۰	۱۶۵	۶۶
منيزيم	۴۴	۰	۱۱۰	۱۶
گوگرد	۲۲	۰	۲۱	۱
روي	۰/۳	۰/۱	۰/۱	۰/۱
بر	۰/۲	۰	۰/۷	۰/۰۲
آهن	۱/۹	۰/۷	۱/۰	۰/۲
منگنز	۰/۳	۰	۰/۴	۰/۱
مولبيدن	۰/۰۱	۰	۰/۰۲	/۰۰۱

بدون جلوگيري از جذب يون ، غلظت سديم يا پتاسيم داخل سلول ممكن است چندين برابر غلظت خارجي سلول گردد . انتقال فعال بين سلولها ، از ميان رشته هاي سيتوپلاسمي يا پلاسمودسماتا صورت مي گيرد بنابراين انتقال بين سلولي فعال مي باشد . واكوئل داخل سلول ، يك منبع ذخيره براي آب و يونهاست و نقش ايجاد تعادل بين عرضه و تقاضا در سلول دارد . درجه حرارت پايين همانند شرايط بي هوازي ، پس از قدري جذب اوليه ، مانع جذب مي گردد.

اهميت تشعشع و سرعت فتوسنتزي بالا در جذب فعال نيز توصيه شده است . پس از سايه دادن به گياهان سيب زميني ، جو و گندم ، اولين مرحله متابوليكي كه محدود شد ، رشد ريشه بود . همچنين جذب پتاسيم به مقدار زياد و شدت تنفس تا اندازه اي كاهش يافت . به نظر مي رسد كه گسترش ريشه بيشتر تحت تأثير شرايط بي هوازي باشد تا جذب عناصر .

(انتقال مواد محلول :

در سيستمهاي بيولوژيكي ، به حركت مولكولي و يوني بين قسمتهاي مختلف ، انتقال گفته مي شود . انتقال مي تواند بين داخل و خارج گياه ، بين نقاط مختلف داخلي گياه (مثلا" انتقال در آوند چوبي يا آبكش) و بين يك سلول و محيط پيرامون آن وجود داشته باشد . ولي در نهايت انتقال در سطح سلولي ، مسئول همة انتقالها ، در سطوح بالاتر است . به عنوان مثال ، حركت در آوندهاي آبكش شامل خروج ساكارز از سلولهاي فتوسنتزي ، جذب به وسيلة عناصر لولة غربالي ، حركت در درون لوله هاي غربالي و سرانجام جذب به وسيلة سلولهاي غير فتوسنتزي است .

انتقال ، يك فرايند بسيار انتخابي است ، بعضي تركيبات در غلظتهايي بيش از غلظتشان در محيط طبيعي تجمع مي يابند ، در حالي كه بقيه اين گونه نيستند . انتقال بين سلولها و محيطشان به وسيلة غشاي پلاسمايي كنترل مي شود . غشا ، جدا كنندة سيتوپلاسم از محيط خارج و تعيين كنندة جهت و سرعت انتقال انواع مولكولهايي مي باشد كه به داخل يا خارج سلول در حركتند .

(انتشار :

يونها طي فرايندهاي فعال و غير فعال از غشاء عبور مي كند و اين فرايند ها در مواضع مختلف روي غشاء انجام مي گيرد . يون ها به واسطة انرژي جنبشي خود در هر جهت از غشاء انتشار مي يابد و در اين فرآيند *ATP* يا ساير تركيبات پر انرژي مصرف مي شود . تواناي برخي گروه هاي مولكول در عبور از غشاء به محلول بودن آنها در ليپيدبستگي دارد . چون مولكولهاي كوچك ليپيد آسان تر از مولكول هاي بزرگتر از غشاء عبور مي كند ، نقاطي را كه از طريق آنها چنين جرياني صورت مي گيرد ممكن است به بهترين وجه به عنوان مجاري ليپيدي كوچك توصيف كرد كه در عرض غشاء جاي دارد . اگر چه يون هاي معدني كه به جاي ليپيد در آب محلول است ، آنها نيز از غشاء عبور مي كند و شواهد اخير نشان مي دهد كه اين يون هااز طريق مجاري پروتئيني آبدار كه به طور صحيح پرمئاز ناميده مي شود در غشاء نفوذ مي كند .

برخي از يون ها طي انتشار سريع تر از يونهاي ديگر از غشاء عبور مي كند و اين امرنشان مي دهد كه پرمئاز ها ويژة يون است . ضريب نفوذپذيري يعني ، *P* انتشار پذيري يون هاي مختلف را در عبور از غشاء تحت شيب هاي استاندارد بيان مي كند . چون اغلب غشاء ها به يون پتاسيم (*K+*) بيشتر از يونهاي ديگر نفوذپذير است ، مقدار *P*براي يون پتاسيم به طور اختياري برابر ۱ انتخاب مي شود .)

پتانسيل ماوراء غشاء منشاء و نقش آن در انتقال يون :

اگر دو محلول *KCl* به وسيلة يك غشاي بيولوژيكي حقيقي از يكديگر جدا شوند ، انتشار ، پيچيده تر مي شود ، زيرا يونها بايد همانند محلولهاي آزاد از طريق غشا عبور كنند . به حدي كه يك غشا به مواد اجازه عبور داده يا مانع عبور آنها مي شود ، تحت عنوان نفوذپذيري غشا ناميده مي شود كه اين نفوذ پذيري به تركيب غشا و ماهيت شيميايي ماده اي كه مي خواهد از آن عبور كند بستگي دارد . به طور خيلي ساده ، نفوذ پذيري را مي توان به عنوان ضريب انتشار ماده در غشا بيان كرد . البته نفوذپذيري ، تحت تأثير عوامل ديگري مانند ميزان ضخامت غشا كه از نظر اندازه گيري مشكل هستند نيز ، قرار مي گيرد . به رغم اين پيچيدگيهاي نظري ، نفوذپذيري را مي توان به آساني از طريق سرعت عبور ماده از غشا تحت شرايط خاص اندازه گيري كرد . بجز موارد استثنايي كه نفوذپذيري غشا براي يك مادة خاص برابر صفر است ، غشا انتشار را كند مي كند و بنابراين سرعت رسيدن به تعادل را كاهش مي دهد . البته غشا نمي تواند شرايط نهايي تعادل را تغيير دهد.

(چون تمام يون ها بار الكتريكي دارد ميزان انتشار و توزيع آنها در حالت تعادل نه تنها با نفوذپذيري غشاء و تفاوت غلظت در دو سوي غشاء (پتانسيل شيميايي) ، بلكه با پتانسيل الكتريكي كه در عرض غشاء وجود دارد نيز تعيين مي شود . بنابراين مي توان گفت كه جريان يون در واكنش به شيب پتانسيل الكتروشيميايي روي مي دهد . پتانسيل مزبور در سمت داخلي غشاء سلولهاي گياهي به طور خاص منفي است و اين امر سبب مي شود جذب يون هاي (+) بر (-) رجحان يابد .

وقتي يون هايي كه آزادانه انتشار مي يابد به غلظت هاي متفاوت به وسيلة يك غشاء از هم جدا شود ولتاژي به نام پتانسيل ماوراء غشاء در عرض غشاء بوجود مي آيد .

پتانسيل غشاء تا حدودي به علت نفوذ پذيري انتخابي غشاء سلول است زيرا كه سرعت حركت يك يون را نسبت به ديگري محدود مي سازد . مثلاً يون پتاسيم (K^+) خيلي سريعتر از Cl^- در عرض غشاء انتقال مي يابد . اگر غلظت Cl^- و K^+هر دو در درون سلول بيشتر از خارج آن باشد ، انتشار سريعتر K^+ به خارج در طول شيب غلظت ، با به جا ماندن Cl^- زيادي سبب مي گردد كه درون سلول منفي تر شود .

انتقال فعال يون (پمپ يون) در عرض غشاء احتمالاً مهم ترين تنظيم كنندة پتانسيل غشاء است . چنين فرآيندي الكتروژني ناميده مي شود زيرا به تجمع بارهاي منفي در يك سو و بارهاي مثبت در سوي ديگر غشاء مي انجامد . يكي از يون هاي عمده كه در توليد پتانسيل ماوراء غشاء دخالت دارد يون H^+ است ، وقتي اين يون به وسيلة پمپ به خارج رانده مي شود پتانسيل منفي در درون سلول به وجود مي آيد . پتانسيل ماوراء بعد از آنكه برقرار گشت برجريانهاي بعدي يون تأثير مي گذارد مثلاً ، فرض كنيم كه پتانسيل ماوراء غشاء سلول ۱۱۶- ميلي ولت ودرون آن منفي تر باشد . اين پتانسيل الكتريكي منفي دروني نيروي جاذبه اي براي انتشار يونهاي مثبت مانند K^+ به داخل سلول خواهد بود ولي يون هاي منفي چون Cl^- را دفع خواهد كرد . رابطة كمي ميان پتانسيل ماوراء غشاء و جريان انتشاري يوني چون K^+ را مي توان به وسيلة فرمولي كه معادلة نرنست خوانده مي شود محاسبه نمود .

بعضي مولكولهاي بدون بار الكتريكي نظير ساكاروز در ابتدا با يك يون كه معمولاً H^+ است از غشاء عبور مي كند . اين فرايند كه هم انتقالي خوانده مي شود مخصوصاً در تنظيم جريان ساكاروز به درون و به خارج از بافت آبكشي مهم است . جذب ساكاروز - H^+ به درون بافت آبكشي (بارگيري) و ترشح آن به خارج (تخليه) احتمالاً طي جرياني از راه يك پرمئاز صورت مي گيرد . ساكارز بدون بارالكتريكي به وسيلة H^+ در مجراي پرمئاز در جهت انتشار كه به وسيلة شيب الكتروشيميايي موجود براي H^+ برقرار شده است كشيده شده مي شود .

معادلة نرنست رابطة پتانسيل الكتريكي درون سلول با توزيع يون هاي باردار است :

$E = -۵۸ / n * Log ۱۰ * Ci / CO$ ميلي ولت

كه E = پتانسيل ماوراء غشاء بر حسب ميلي ولت كه الكترود خارجي به زمين متصل است .

n = شمارة ظرفيت و بار الكترون .

Ci = غلظت (مولاريته) يون درون سلول .

Co = غلظت (مولاريته) يون در خارج سلول .)

انتقال فعال يون :

براي ساليان متمادي ، اكثر تحقيقات مربوط به انتقال در غشاهاي بيولوژيكي مربوط به تعيين فعال يا غير فعال بودن انتقال يك يون خاص يا يك مادة حل شده بود . انتقال غير فعال ، انتقالي است كه بدون انجام هيچ كاري صورت مي گيرد (مثلا" بدون صرف انرژي) . از طرف ديگر انتقال فعال شامل حركت يونها يا مواد حل شده اي است كه حركت آنها مستلزم صرف انرژي سلولي است .

(يونها علاوه بر اينكه در واكنش به پتانسيل الكتروشيميايي در مراكز ويژه اي روي غشاء در اثر پديده انتشار از آن عبور مي كند ، بلكه همچنين در نقاط ويژه ديگر روي غشاء به نام پمپ با صرف انرژي كه معمولاً به صورت *ATP* فراهم مي شود از آن مي گذرد . تمايز انتقال در اثر انتشار و در اثر فعاليت پمپ در اين است كه انتشار فقط در جهت نزولي شيب پتانسيل الكتروشيميايي مي تواندانجام گيرددر صورتي كه انتقال فعال مي تواند متضمن حركت بر خلاف آن شيب باشد .

وقتي يك يون به طور فعال در يك جهت انتقال مي يابد همانطور كه قبلاً بحث شد پتانسيل غشاء تغيير مي كند . انتقال فعال البته لازم نيست الكتروژني باشد . انتقال فعال دو يون با بار يكسان (مثلاً H^+ و K^+) در جهت مخالف هم يا دو يون يكسان با بار مخالف (مثلاً K^+ وCl) در يك جهت از نظر الكتريكي يك فرايند خنثي است زيرا تعادل آنيون ها و كاتيون ها در غشاء تغيير نمي كند . در ريشة گياه يون هاي H^+ اغلب با K^+ مبادله مي شود . K^+ از محلول خاك يا از سطح ذرات آن كه K^+ جذب سطحي شده است گرفته مي شود ، ضمني كه مبادلة همزمان H^+ محيط خارج را اسيدي تر كرده به تجزية ذرات خاك كمك مي نمايد . به شيوة مشابهي جذب آنيون هائي چون NO_3^- ممكن است با ترشح بيكربنات (HCO_3^-) يا يك آنيون آلي از قبيل مالات متعادل گردد .

در تعيين اينكه يون ها در اثر انتشار به طور فعال از غشاء عبور مي كند از موادي كه از ساخته شدن ATP جلوگيري مي كند مي توان استفاده كرد .

عكس العمل هاي متقابل و تنازع يون :

برخي يون ها در امر جذب و انتقال يون هاي ديگر اختلال ايجاد مي كند مثلاً افزايش غلظت Rb^+ در محلول جذب K^+ را تقليل مي دهد و برعكس ، Cl^- و Br^- نيز متقابلاً رقابت دارند . در مقابل ، وجود Na^+ اندك تأثيري روي جذب Rb^+ دارد ، ولي جذب Li^+ را كاهش مي دهد . احتمالاً گروههاي مخصوصي از يون ها كه وضع هندسي آنها با ناقلهاي ويژه در غشاء مطابقت دارد براي اشغال مواضع روي اين ناقلها با هم « رقابت مي كنند » .

برخي اوقات جذب يون معيني مي تواند از اثرات سوء ناشي از جذب بيش از اندازه يون ديگري جلوگيري كند . به طور مثال ، K^+ و ساير كاتيون هاي تك ظرفيتي لزجت سيتوپلاسمي را كاهش و سياليت و نفوذپذيري غشاء را افزايش مي دهد ، درحالي كه كاتيون هاي دو ظرفيتي مانند Ca^{++} اثرمعكوس دارد . به علت اين عكس العمل هاي متقابل كه تنازع يون ناميده مي شود،دررفع كمبوديك عنصرغذايي درگياهان به جاي محلول يك نمك ، مخلوطي از املاح به كار مي رود .)

انتقال بين سلولي :

مواد معدني از طريق ريشه جذب و به وسيلة جريان تعرق از راه آوند هاي چوبي به قسمتهاي هوايي منتقل مي شوند . همان طور كه جذب اولية مواد غذايي به وسيلة فرايندهاي بسيار منظم و ويژه صورت مي گيرد ، حركت بعدي يونهاي معدني از سطح ريشه به پوست و آوند چوبي نيز چنين است . انتقال يونها از ريشه تابع همان قوانين بيوفيزيكي است كه انتقال سلولي را كنترل مي كنند .

(آپوپلاست و سيمپلاست دو مسير عمده براي حركت مواد در گياه :

مواد معدني به صورت يون همراه با آب از خاك از طريق تارهاي ريشه و ساير سلول هاي بشرة آن نزديك نوك ريشه جذب گياه مي شود . طي جريان خود درون گياه ، يون هاي جذب شده ممكن است از طريق آپوپلاست يا سيمپلاست انتشار يابد . مسير آپوپلاست شامل ديوارة مرطوب و فضاي بين سلولي همه سلول ها در اندام گياه است . ديواره سلول هاي مجاور هم كه در تماس با يكديگر است ، به جز در نقاط اختصاصي از قبيل نوار كاسپاري يك تسلسلي را تشكيل مي دهد كه از طريق آن آب و يون ها بدون برخورد به موانع نفوذپذيري مي تواند آزادانه انتشار يابد . بدين دليل ديواره ها بعضي اوقات فضاي آزاد ناميده مي شود ، گرچه بار الكتريكي منفي آنها مي تواند برجريان نسبي يون ها تأثير گذارد .

پلاسمالما كه هر پروتوپلاست را در بر دارد آپوپلاست را از سيمپلاست جدا مي سازد .

مسير سيمپلاست شامل :

الف) سيتوپلاسم محدود به غشاء همة سلول هاي واكوئل دار .

ب) پيوندهائي كه اغلب سلولهاي گياهان عالي را به سلولهاي مجاور متصل مي كند .

ج) سلولهاي انتقال بافت آبكشي است .

پيوند هاي سيتوپلاسمي بنام پلاسمودسماتا در ديواره هاي سلول نفوذ مي كند كه بدون عبور از غشاء پلاسمالما يا انتشار در ديوارة سلول به پروتوپلاست ديگري راه يابد .

انتقال مواد معدني درون گياه :

يونها با انتشار يافتن از محلول خاك به ديوارة سلول هاي تار و ساير سلولهاي بشرة ريشه به درون گياه راه مي يابد و سپس قبل از انتقال به ساير قسمت هاي گياه در سيمپلاست يا آپوپلاست وارد مي شود . اگر يوني با عبور از پلاسماي يك سلول خارجي ريشه به سيمپلاست وارد شود ، جريان سلول از طريق پلاسمودسماتا به سلول بعدي آن صورت مي گيرد . به صورت ديگر ، يون ممكن است از طريق آپوپلاست انتشار يابد تا به نوار كاسپاري برسد . چون نه آب و نه يون هاي محلول نمي تواند از ديواره هاي آغشته به چوب پنبه نوار كاسپاري انتشار يابد ، همة يون ها بايد از سيتوپلاسم سلول هاي آندودرم عبور كند . چون بعضي يونها آسانتر از موانع غشائي عبور مي كند خواص پلاسمالماي سلول هاي ريشه در تنظيم تبادل مواد معدني ميان خاك و قسمتهاي هوايي گياه مهم است . اين امر نه تنها متضمن نفوذپذيري انتخابي ، بلكه انتقال فعال يون هاي بسيار نيز هست . يون هاي منفي معمولا" به طور فعال به درون سلول انتقال مي يابد ، زيرا به علت پتانسيل درون سلول جريان انتشاري اين يون ها به داخل سلول متوقف شده است . انتشار بيش از حد كاتيون هاي معيني مانند Na^+ به درون سلول با انتقال فعال آن به خارج خنثي مي گردد به طوري كه يون هاي مزبور به طور مؤثري توسط گياه طرد مي شود .

يون ها پس از ورود در سيتوپلاسم يك سلول آندودرمي مي توانند طي جريان سيتوپلاستي از راه پلاسمودسما به سلول دايره محيطيه برسند ، يا طي انتشار و يا انتقال فعال ، سيمپلاست را ترك كرده به درون بافت چوبي يا ناحية آپوپلاست استوانة مركزي وارد شوند . اگر انتقال در استوانه مركزي به صورت سيمپلاستي ادامه يابد ، يون ها بايد قبل از ورود در مجراي يك عنصر آوند چوبي مرده از پروتوپلاست خارج شده ، از غشا سلول عبور كنند . مي دانيم در زماني كه جريان آب اندك است يون ها در لوله هاي آوند چوبي گرد مي آيند . چون اين امر متضمن جريان يونها به درون و به خارج از لااقل يك سلول مي باشد ، واضح است كه خواص برخي غشاءها از نظر انتقال يون - احتمالا"غشاء سلولهاي آندودرمي _ بسته به اينكه رو به داخل يا خارج ريشه است بايد متفاوت باشد .

يون ها بعد از آنكه در آوند چوبي وارد شدند ، انتشار برگشتي آنها به علت انتخابي بودن غشاهاي سلولي به درون سيمپلاست ممكن نيست و مجراي آپوپلاستي به طرف خاك نيز به وسيلة نوار كاسپاري مسدود شده است . تجمع يون ها در آوند چوبي غلظت مواد محلول را در شيرة خام افزايش مي دهد كه سبب بوجود آمدن فشار ريشه مي گردد . يون ها در آوند چوبي سرانجام در اثر تعرق انتقال صعودي مي يابند و قبل از ورود در پروتوپلاستيك سلول زنده بايد مجدداً

از يك پلاسمالما عبور كنند . بدون توجه به مسيري كه طي مي شود بنظر مي رسد كه گياه تعداد موانع غشائي را براي عبور يون قبل از آنكه به مقصد نهايي برسد به حداقل مي رساند.

تحرك يون هاي معدني :

در ريشه غالب يونها براي انتقال به قسمتهاي فوقاني گياه وارد آوند چوبي مي شود ، ولي برخي يونها به آوندهاي آبكش راه يافته ، همراه با ساير مواد محلول منتقله به « مقصد هاي » آوند آبكش در نواحي رشدي نوك ريشه و نواحي ذخيره مواد غذايي انتقال مي يابد . يون هايي كه تازه جذب شده است آزادانه در سراسر گياه تحرك دارد ولي ممكن است در تركيب بعضي از مولكولهاي ساختاري درآيد . تمام يون هاي معدني ضروري بايد به طور مداوم در اختيار بافتهاي در حال تشكيل قرار گيرد . وقتي يون هاي مزبور در خاك فراهم و قابل جذب باشد اشكالي براي گياه به وجود نمي آيد ، ولي اگر مقدار يون معدني غير كافي باشد ، بعضي اوقات از تجزية مولكولهاي سلولهاي پيرتر بدست مي آيد . بدين ترتيب N حاصل از تجزية اسيدهاي آمينه و Mg^{++} ناشي از تجزية كلروفيل سلول هاي قسمتهاي مسن گياه به سلول هاي جوان در حال رشد انتقال داده مي شود . اين عناصر غذايي با تحرك احتمالاً به وسيلة آوند آبكش از بافتهاي مسن تر به بافتهاي جوان انتقال داده مي شود . خروج اين عناصر از سلول هاي مسن تر ، پيري را تسريع مي كند و سبب بروز علائم كمبود در قسمتهاي مسن تر گياه مي شود .

بعضي از عناصر معدني در سلول تثبيت شده و نمي تواند از آن خارج شود ، علائم كمبود اين عناصر بي تحرك در جوانترين بافتها ظاهر مي شود . Ca^{++} و $Fe^{++(+)}$ دو عنصري است كه غالباً غير كافي بوده ، سبب بروز علائم چشمگير در بافتهاي در حال رشد مي شود . در كمبود كلسيم تيغة مياني در سلولهاي جديد ساخته نمي شود و چون نفوذپذيري غشا نيز به ميزان كافي كلسيم بستگي دارد نوكهاي گياه از رشد باز ايستاده ، سريعاً مي ميرد . آهن براي ساخته شدن كلروفيل لازم و همچنين بخشي از فره دوكسين و سيتوكروم هاست . درگياهان دچار كمبودآهن ، رنگ پريدگي كامل در جوانترين برگها مشاهده مي شود . رشد سالم و قوي گياه فقط با رفع كمبود عناصر غير كافي اعم از با تحرك يا بي تحرك حفظ مي شود .

فتوسنتز و مباحث مربوط به آن :

كشاورزي يك سيستم بهره برداري از انرژي خورشيدي به طريقة فتوسنتز مي باشد . فتوسنتز به عنوان منبع اولية انرژي براي بشر ، انرژي لازم براي غذا ، علوفه و سوخت فسيلي كه خود انرژي نيروگاههاي الكتريكي و بسياري از ماشين ها را توليد مي كنند را تأمين مي نمايد . تحقيقات فيزيولوژي گياهي زراعي نشان مي دهد كه ، عملكرد گياهان زراعي در نهايت بستگي به اندازه و كارايي سيستم فتوسنتزي دارد ، ار آنجا كه فتوسنتز اساس توليدات زراعي است ، به همين دليل آگاهي از انرژي قابل استفاده براي انجام فتوسنتز و بررسي تداخل تشريحي و فرايندهاي بيوشيميايي گياهان در به دست آوردن و ذخيره انرژي خورشيدي اهميت ويژه اي دارد .

(اگر بخواهيم تعريف ساده اي از فتوسنتز داشته باشيم مي توانيم اينطور بگوئيم كه فتوسنتز فرايندي است كه انرژي نوراني به صورت يكسري مواد حدواسط به صورت انرژي شيميايي در مي آيد و سپس از اين انرژي كه در تركيبات ذخيره شده تثبيت يا ورود Co_2 به داخل مواد آلي استفاده مي شود . به عبارت ديگر مي توان گفت كه فتوسنتز عبارت است از يك ساخت نوري ، تثبيت Co_2 و يا احياء Co_2 را در مواد آلي بر عهده دارد . اغلب آزمايشات و تحقيقاتي كه در بخش كشاورزي انجام مي شود جهت شناخت شرايط مطلوب انجام اين فرايند است و همچنين شناخت و رفع محدوديتهايي كه بر سر راه اين فرايند وجود دارد و باعث مي شود توليد ماده خشك در گياه كاهش پيدا كند .

اين فرايند منبع تأمين كننده انرژي براي موجودات زنده است (اعم از جانوري يا گياهي) . همچنين براساس اين فرايند رشد محصول و توليد عملكرد در آن صورت مي گيرد و به جز تركيبات قندي ، تركيبات ديگر كه در متابوليسم گياه با اهميت هستند توليد مي شود . همچنين به واسطة انجام اين فرايند ميزان اكسيژن در اتمسفر زمين در حال افزايش است به طوري كه از يك هكتار گياه فعال در طي يك سال حدود ۶ – ۵ تن اكسيژن وارد اتمسفر مي شود .

همچنين اين فرايند به جهت ارتباط با باز بودن روزنه ها و بنابراين خروج بخار آب سبب افزايش رطوبت نسبي محيط مي شود . به عنوان مثال از يك هكتار رشد فعال گياه سالانه حدود cm ۴۰ – ۳۰ آب وارد اتمسفر مي شود در مقابل اين فرايند واكنشهاي ديگري وجود دارند كه باعث كاهش وزن خشك در گياه مي شود ولي با اين وجود ما وسعت سيستم فتوسنتز كننده و كارايي آن را به عنوان شاخصي از توانايي گياه در توليد ماده خشك در نظر مي گيريم .

در مقابل واژة فتوسنتز در بعضي از منابع واژة *Assimilation* به معني تحليل و جذب بيان شده است . در حقيقت فتوسنتز زير مجموعة *Assimilation* قرار مي گيرد يا به عبارت ساده تر *Assimilation* ، Co_2 را فتوسنتز مي گوئيم و اين فرايند ممكن است كه براي تركيبات ديگر هم رخ بدهد .

فراورده اي كه از *Assimilation* توليد مي شود به عنوان اسميلات نامگذاري مي شود بنابراين واژة اسميلات براي فتوسنتز عبارت است از موادي كه در طي آن ساخته مي شوند كه عمدتاً قندها مي باشند .

رنگيزه هاي گياهي (پيگمانها) :

پيگمانها تركيبات ويژه اي هستند كه مي توانند القاعات نوري را از محيط دريافت كنند و به طور غير مستقيم باعث تأثير نور بر روي فرآيندهاي گياهي بشوند . در اين تركيبات پروتئين نيز شناخته شده و سيستم كار به اين صورت است كه با توجه به نوع رنگي كه دارند رنگهاي مكمل خودشان را بيشتر جذب مي كنند . در مورد كلروفيل همانطوري كه اشاره شد با توجه به اينكه رنگش سبز است ۲ نور قرمز و آبي بيشترين ميزان جذب را دارند . همچنين اين ويژگي را دارند كه با برخورد نور به آنها الكترونهاي لاية ظرفيتشان را به مدارهاي بالاترمنتقل مي كنند .

برگشت الكترونها و انرژي كه توليد مي شود مي تواند در فرايند فتوسنتز مؤثر باشد . همچنين اين انرژي مي تواند بدون استفاده و به صورت حرارت تلف شود يا اينكه بالا بودن سطح انرژي تخريب رنگدانه ها را به دنبال داشته باشد . با توجه به طول موج نوري كه به رنگدانه ها مي خورد و بنابراين انرژي متفاوت آنها ميزان ارتقاء الكترونها در مدارهاي بالاتر مختلف است .

كلروفيل ها :

مهمترين و اصلي ترين رنگدانه هايي هستند كه در فرايند فتوسنتز مؤثر مي باشند . داراي انواع متفاوتي مي باشند كه معمولاً آنها را با حروف انگليسي كوچك به صورت a ، b ، c، d نشان مي دهند . ساختمان شيميايي آنها به هم نزديك است به طوري كه نوع b تفاوتش از نوع a فقط جابجايي يك گروه آلدئيد به جاي متيل است .

ساختمان يك مولكول كلروفيل از ۲ بخش اصلي ساخته مي شود كه عبارتند از :

۱. سر مولكول يا اصطلاحاً پورفيرين
۲. دم مولكول يا فيتول

بخش پورفيرين : حلقوي بوده و از ۴ حلقة پيرول تشكيل مي شود كه اين ۴ حلقه به وسيلة اتم منيزيم به هم متصل مي شوند . در خود حلقه ها هم اتم نيتروژن استفاده شده است . اصطلاحاً به كلروفيل به علت اينكه ۴ حلقة پيرول دارد يك مولكول تتراپيرولين مي گويند .

بخش فيتول : يك زنجيرة طويل هيدروكربني است جهت سنتز اين مولكول ابتدا با تبديل قندها به اسيدهاي آلي سوكسنيك و سپس تبديل آن اسيدها به اسيدهاي آمينة گلايسين و حلقوي شدن آنها بخش پورفيرين ساخته مي شود و همچنين بخش فيتول از قند سنتز مي شود و با اتصال آن به پورفيرين يك مولكول كلروفيل ساخته مي شود .

مراحل نهايي ساخت مولكول كلروفيل در نهاندانگان نيازمند نور است كه اين مراحل اضافه شدن پروتون به تركيب پيش كلروفيل است . در بازدانگان اين نياز وجود ندارد به همين جهت است كه اگر گياهي كه جزء نهاندانگان است در محيطهاي تاريك رويانده شود يا زير صخره ها رشد پيدا كند رنگ آن سبز نيست ولي به محض برخورد نور به آن سريعاً كلروفيل ساخته مي شود و رنگ سبز در گياه ظاهر مي شود .

ساختمان داخلي برگ و همچنين بيشتر بودن سطح داخلي و خارجي برگ نسبت به حجم آن برگ را اندامي مناسب براي فرايند فتوسنتز ايجاد مي كند . در سطح بالاي برگ گسترده شدن سلولهاي مزوفيل به صورت پارانشيم هاي نرده اي باعث مي شود كه سطح جذب كنندگي نور در برگ افزايش پيدا كند و مقدار نور كمي بتواند بدون استفاده از برگها عبور كند همچنين وجود حالت اسفنجي در مزوفيلهاي پائيني سطح برگ باعث مي شود كه سلولهاي سبز بتوانند با اتمسفر اطراف در ارتباط باشند .

وقتي كه روزنه هاي برگ باز باشند براساس اختلاف غلظت Co_2 اين تركيب وارد اتمسفر داخلي برگ مي شود پس از برخورد به ديواره هاي سلولي به علت اينكه اين ديواره ها از آب اشباع مي باشند ، به صورت H_2Co_3 بقية مسير خودش را تا رسيدن به كلروپلاست ادامه مي دهد در حقيقت كلروپلاستها محل تجمع رنگدانه هاي فتوسنتزي مي باشند ، اين اندامكها شكلهاي متفاوتي دارند و متداولترين شكل آنها به صورت عدسي است كه طول آن حدود ۱۰ – ۳ ميكرون و عرض آن ۴ – ۱ ميكرون است . از نظر وزني سنگين تر از ميتوكندري مي باشند و در عمليات سانتريفيوژ مي توانند در لاية جداگانه اي نسبت به آنها قرار بگيرد .

كلروپلاست داراي ۲ لايه غشاء مي باشند . غشاء خارجي آن صاف و بدون چين خوردگي است ولي غشاء داخلي چين خوردگيهايي را به صورت يكسري حفره هايا بخشهاي كيسه مانند ايجادكرده است . به هركدام ازاين حفره ها يا كيسه ها اصطلاحاً تايلاكوئيد مي گويند . در بعضي از منابع به آنها اجسام سكه مانند مي گويند .

غشاء اين تايلاكوئيد در حقيقت محل انجام واكنشهاي نوري فتوسنتز است بنابراين توليد ATP به كمك نور در اين بخش انجام مي گيرد . بخش پورفيرين كلروفيل كه آبدوست است با بخش پروتئيني غشاء تايلاكوئيد در ارتباط است و بخش فيتول كلروفيل كه آبگريز است با بخش ليپيدي غشاء تايلاكوئيد مرتبط است . اين سازماندهي باعث افزايش جذب و انتقال انرژي نوراني مي شود كه در فتوسنتز مؤثر است به طوريكه رنگدانه هاي دستة كاروتنوئيدها كه تماماً آبگريز هستند و مرتبط با بخش ليپيدي غشاء تايلاكوئيد ها هستند پس از دريافت انرژي نوراني آن از طريق فيتول به پورفيرين منتقل مي كنند .

محيط داخلي غشاء تايلاكوئيد اصطلاحاً لومن ناميده مي شود و محيط بيروني غشاء كه در حقيقت مايع زمينه اي كلروپلاست را تشكيل مي دهند به نام استروما نامگذاري شده كه اين محيط محل انجام واكنشهاي بعدي فتوسنتز است به مجموعة چندين تايلاكوئيد كه برروي هم قرار گرفته اند اصطلاحاً يك گرانوم مي گوئيم كه البته هر كدام از آنها به وسيلة يكسري كانالهايي كه همان محيط لومن است به هم مرتبط مي باشند .

واكنشهاي نوري :

با آزمايشاتي كه صورت گرفته مشخص شده است كه در بخش نوري فرايند فتوسنتز ۲ سيستم نوري يا اصطلاحاً فتوسيستم وجود دارد كه همكاري اين ۲ فتوسيستم باعث افزايش كارايي در واكنشهاي نوري فتوسنتز مي شود .

اولين فتوسيستم را $PSI - P_{700}$ نامگذاري كردند كه حداكثر طول موج در ۶۸۳ نانومتر است داراي كلروفيل هاي a ، b و كاروتن است .

فتوسيستم ۲ را با $PSII - P_{680}$ مي باشد . حداكثر طول موج در ۶۷۳ نانومتر است داراي ۲ نوع كلروفيل هاي a ، b وگزانتوفيل است .

براساس آزمايشات صورت گرفته مشخص شده است هر گاه اين دو فتوسيستم به طور تكي در واكنشهاي نوري فعاليت كنند كارائيشان پائين تر از زماني است كه به طور توأم و همراه هم فعاليت مي كنند .

در هر يك از فتوسيستم هاي I يا II حدود ۲۵۰ مولكول كلروفيل به كار رفته است و همچنين در يك بخش تايلاكوئيد حدود ۲۰۰ جفت از اين فتوسيستمها فعاليت دارند .

روند انجام واكنشهاي نوري در فتوسنتز كه اصطلاحاً به طرح Z معروف است به شرح زير است .

پس از اينكه فتونهاي نوري به مولكولهاي آب برخورد مي كنند باعث فتوليز مولكولهاي آب مي شوند . حاصل اين تجزية نوري اكسيژن ، پروتون و الكترون است كه به غير از اكسيژني كه متصاعد مي شود تركيبات ديگر در محلهاي معيني به مصرف مي رسند . الكترونهايي كه از آب ايجاد شده اند پس از رسيدن به فتوسيستم ۲ كمبود الكتروني آن را جبران مي كنند . اصطلاحاً به واكنشي كه در آن فتوليز آب انجام مي شود واكنش هيل مي گويند . برخورد نور به فتوسيستم ۲ باعث خروج ۲ الكترون از اين فتوسيستم مي شود كه اين كمبود بلافاصله توسط آب جبران مي شود .

الكترونهاي خارج شده از فتوسيستم ۲ توسط يكسري تركيبات واسطه جابجا مي شوند تا اينكه به فتوسيستم I برسند به طوريكه ابتدا الكترونها به تركيب كوئينون (Q) و سپس پلاستوكوئينون (PQ) مي رسند . وقتي كه الكترونها از توسط سيتوكروم F به پلاستوسيانين (PC) آزاد شدند مقداري از انرژي باعث توليد ATP مي شود به علت اينكه اين سنتز ATP توسط نور انجام شده است اصطلاحاً به آن فتوفسفريلاسيون و به علت اينكه الكتروني كه در اين مسير جابجا مي شود پس از رسيدن به پلاستوسيانين مجدداً به تركيبات قبلي بر نمي گردد فتوفسفريلاسيون غير چرخه اي اتفاق افتاده است .الكترونهايي كه به فتوسيستم I مي رسند به جهت اينكه فتونهاي نوري سبب خروج الكترون از فتوسيستم يك شده كمبود الكتروني آن را جبران مي كنند و الكترونهايي كه از فتوسيستم يك خارج شده اند ابتدا به تركيبات پروتئيني كه كه

حاوي آهن و گوگرد است مي باشند ، مي رسند و سپس به تركيب مهم *FD* يا فرودكسين تحويل داده مي شوند ، از اينجا ۳ مسير ممكن است كه الكترونها در پيش بگيرند :

۱. رسيدن الكترونها به تركيب $NADP^+$ (نيكوتين آميد آدنين دي نوكلئوتيد فسفات) ومنفي كردن اين تركيب و سپس پروتونهايي كه در محيط وجود دارند مي توانند با $NADP^-$ تركيب بشوند و *NADPH* را به وجود با به وجود بياورند اين تركيب يك تركيب بسيار مهم احيايي است .

۲. برگشت الكترونها توسط سايتوكروم B_6 از فرودوكسين به فتوسيستم *I* است تا مجدداً مسير قبلي طي شود . در ضمن اين انتقال مقداري از انرژي هاي آزاد شده مي تواند صرف *ATP* سازي شود و به علت اينكه اين الكترونها مسيري را كه يكبار از آن عبور كردند مجدداً طي مي كنند ، فتوفسفريلاسيون چرخه اي رخ داده است . به طور كلي انجام نوع چرخه اي فتوفسفريلاسون فقط نيازبه فتوسيستم *I* دارد ولي نوع غير چرخه اي نياز به هر ۲ فتوسيستم دارد . تجزية آب يا واكنش هيل در محل فتوسيستم *II* و مصرف الكترون و پروتون در محل فتوسيستم *I* انجام مي گيرد .

مكانيسم جزئي تر توليد *ATP* در غشاء هاي تايلاكوئيد :

نظرية شيميو اسمز در خصوص چگونگي توليد *ATP* در كلروپلاست تشريح مي شود .

با فتوليز آب ۲ پروتون در محيط لومن آزاد مي شود و همچنين با ادامة حركت الكترونها از فتوسيستم *II* به سمت فتوسيستم *I* يك چرخه اي به نام چرخة پلاستوكوئينون صورت مي گيرد به اين صورت كه پلاستوكوئينون جهت گرفتن ۲ الكترون نياز به ۲ پروتون دارد . اين پروتونها را از خارج غشاهاي تايلاكوئيد يا در حقيقت استروماي كلروپلاست تحويل مي گيرد . پس از اينكه حركت بعدي الكترونها به سمت پلاستوسيانين انجام مي گيرد تركيب پلاستوكوئينون ديگر نيازي به پروتونها ندارد و آنها را آزاد مي كند ولي محل آزاد شدنشان در بخش داخلي غشاهاي تايلاكوئيد است نه استروماي كلروپلاست . بنابراين با انجام بخش نوري و انتقال الكترونها كم كم غلظت پروتون در بخش داخلي غشاء تايلاكوئيد افزايش مي يابد و سرانجام باعث برقراري يك شيب پروتون در عرض غشاهاي تايلاكوئيدي مي شود كه براساس اين شيب پروتونها ميل به خروج از لومن به سمت استروما دارند يعني از داخل غشاهاي تايلاكوئيد به سمت خارج اين غشاها مي رود . اين خروج توسط يكسري كانالهايي كه در غشاءهاي تايلاكوئيدي موجود است انجام مي گيرد كه اصطلاحاً به اين كانالها عوامل *CF* (كوبلين فاكتور) مي گويند .

در حقيقت كانالهاي *CF* مجموعه اي از چندين مولكول پروتئيني مي باشند كه اصطلاحاً به آنها كارخانة *ATP* سازي مي گويند . هجوم پروتونها از اين كانالها به سمت بيرون غشاء باعث توليد*ATP* در اين بخشها مي شود . پروتونهايي كه از طريق اين كانال خارج مي شوند مي توانند در توليد *NADPH* استفاده بشود در حقيقت در بخش نوري يا واكنشهاي نوري فتوسنتز ۳ هدف دنبال مي شود :

۱. فتوليز آب و تهية يك اتم اكسيژن ، دو پروتون و دو الكترون است . اكسيژن فراهم شده وارد اتمسفر اطراف برگ مي شود.پروتونهادرتركيب*NADPH* مصرف مي شوندوالكترونهاي توليدشده كمبودالكتروني رادرفتوسيستم جبران مي كند.

۲. توليد *ATP* : در حقيقت انرژي مورد نياز كه در بخشهاي بعدي فتوسنتز مورد نياز است توسط *ATP* هاي كه در بخش نوري ساخته مي شوند تأمين مي شود . به همين جهت است كه هر چند ساير عوامل انجام واكنشهاي فتوسنتزي مهيا باشد ولي نور موجود نباشد انجام فتوسنتز غير ممكن است .

۳. توليد تركيب احيايي *NADPH* : همانطوري كه قبلاً اشاره شد فرايند فتوسنتز در حقيقت يك واكنش احيايي است كه در آن Co_2 احيا مي شود و به صورت تركيبات آلي درمي آيد . احياء Co_2 به كمك *NADPH* صورت مي گيرد يا به عبارتي پروتون مورد نياز جهت احياء از اين تركيب به دست مي آيد .

واكنش هاي احياء كربن فتوسنتزي (چرخه هاي *PCR*) :

اين واكنشها را به غلط واكنشهاي تاريكي هم نامگذاري كرده اند كه با توجه به تحقيقات انجام گرفته مشخص شده است كه حداقل ۴ آنزيم كه در اين واكنشها شركت مي كنند ، براي فعاليت خودشان نيازمند حضور نور مي باشند بنابراين نبايد اين واكنشها را به واكنشهاي تاريكي اطلاق كنيم به اين معني كه در تاريكي هم قابل انجام هستند .

آنزيم كليدي كه در اين واكنشها فعاليت مي كند آنزيمي به نام روبيسكو است كه در حقيقت اسمش ريبولوز بيس فسفات كربوكسيلاز است . اين آنزيم جزء فراوانترين و مهمترين پروتئين هاي موجود در برگ گياه است كه به كمك آن مولكول Co_2 وارد تركيبات آلي مي شود . در بررسي هاي بيوشيميايي مشاهده كردند كه وقتي كه يك برگ به مدت چند ثانيه در معرض نور قرار مي گيرد اولين تركيبي كه قابل شناسايي است و اندازه گيري مي شود يك اسيد آلي سه كربنه به نام *PGA* فسفو گلسيريك اسيد است .

بنابراين با توجه به اينكه اين تركيب سه كربنه بود در تحقيقات خودشان به دنبال تركيب ۲ كربنه اي بودند كه با اتصال يك Co_2 به *PGA* تبديل شود ، ولي با بررسي هاي خود اين تركيب ۲ كربنه را پيدا نكردند در عوض مشاهده شد كه سنتتيك يا تغييرات واكنش كاهش يك تركيب ۵ كربنه به نام ريبولوز شبيه به تغييرات افزايش يك تركيب سه كربنه (*PGA*) است به عبارت ديگر مشخص شد كه آنزيم روبيسكو باعث ورود Co_2 به يك تركيب ۵ كربنه مي شود . جهت بررسي بيشتر به دنبال تركيب ۶ كربنه اي بودند كه حاصل افزايش يك Co_2 در مولكول ريبولوز بود ولي اين تركيب را هم پيدا نكردند . نتيجه منطقي اين تحقيقات به اين صورت ارائه شد كه در همان زماني كه آنزيم روبيسكو باعث ورود Co_2 به يك تركيب ۵ كربنه مي شود در همان زمان هم باعث شكستن تركيب ۶ كربنه مي شود . به عبارت ديگر حاصل فعاليت روبيسكو ورود Co_2 به يك تركيب ۵ كربنه و توليد ۲ ، PGA است .

محققين زيادي بر روي واكنشهاي احياء كربن آزمايشاتي انجام دادند ولي جمع بندي آنها توسط ۲ محقق به نام كالوين و بنسن انجام گرفت به همين جهت به چرخة *PCR* چرخة كالوين – بنسن هم گفته مي شود . ابتدا ريبولوز ۵ فسفات يا ريبولوز مونو فسفات با صرف *ATP* تبديل مي شود به ريبولوز بيس فسفات كه در حقيقت ريبولوزي است كه ۲ گروه فسفات در خودش دارد ، با فعاليت آنزيم روبيسكو يك مولكول Co_2 وارد *RUBP* مي شود و سپس در همان زمان شكسته وبه صورت *PGA* در مي آيد .

PGA اولين تركيب قابل اندازه گيري در واكنشهاي احياء كربن است وگياهاني را كه اولين تركيب قابل اندازه گيريشان *PGA* مي باشد ، اصطلاحاً گياهان C_3 مي گويند (چون *PGA* سه كربنه است .) . *PGAL* اولين محصول قابل صدور از چرخة *PCR* است كه هم مي تواند وارد محيط استروما شود و به صورت قند هاي ۶ كربنه در بيايد و يا به صورت نشاسته در آن ذخيره شود و هم مي تواند از كلروپلاست خارج شود و به صورت ساكارز به مناطق ديگر گياه منتقل شود .

ادامـة چرخه بعد از*PGAL* ، شامل بازيافت سرماية اولية گياه است (ريبولوزها) . به علت اينكه هر*PGAL* سه كربنه است در ابتداي چرخه سه عدد ريبولوز منوفسفات را لازم داريم كه بعد از آن به سه عدد *RUBP* تبديل مي شوند و به كمك آنزيم روبيسكو سه عدد Co_2 به آنها اضافه مي شود و بنابراين ۳ تركيب ۶ كربنه به ۶ تركيب ۳ كربنه يا *PGA* تبديل مي شود .۶ عدد *PGA* با صرف *ATP* و *NADPH* به ۶ تا *PGAL* تبديل مي شوند و از اين ۶ عدد يكي مي تواند از چرخه خارج شود و بقية قند ها را بسازد و ۵ تاي ديگر كه در حقيقت ۵ تركيب ۳ كربنه هستند طي مراحلي به سه تركيب ۵ كربنه (ريبولوزها) تبديل مي شوند كه اين مراحل را مراحل بازيافت ريبولوز مي گويند .

جهت ورود هر Co_2 به داخل تركيبات آلي ۳ عدد*ATP* و ۲ عدد *NADPH* مورد نياز است . بنابراين براي توليد يك*PGAL* نياز به ۹ عدد*ATP* و ۶ عدد *NADPH* داريم .

سيستم فتوسنتزي گياهان ۴ كربنه :

در آزمايشاتي كه انجام شد مشاهده كردند در برخي از گياهان مثل ذرت ، نيشكر ، تاج خروس ، سودان گراس ، سورگوم اولين محصول واكنشهاي احياء كربن يك اسيد آلي ۳ كربنه نيست بلكه يك اسيد آلي ۴ كربنه به نام اگزاليك استيك اسيد است كه بلافاصله هم به اسيد ماليك تبديل مي شود اين گونه گياهان را كه حدود ۵ درصد كل گياهان را تشكيل مي دهند اصطلاحاً گياهان C_4 نامگذاري كرده اند .

آنزيمي كه در فرايندهاي فتوسنتزي آنها شركت مي كند علاوه بر روبيسكو ، آنزيمي به نام فسفو انول پيروات كربوكسيليك (پيسي) PEP_{car} مي باشد . اين آنزيم در حقيقت يك آنزيم تنفسي است كه هم در گياهان و هم در جانوران ديده مي شود ولي در گياهان نقش فتوسنتزي هم بر عهده دارد .

آناتومي برگ گياهان C_3 از گياهان C_4 متفاوت است به اين صورت كه در گياهان C_4 علاوه بر سلولهاي مزوفيل برگ سلولهاي غلاف آوندي آنها هم داراي كلروپلاست است به همين جهت در فرايندهاي فتوسنتزي مؤثر مي باشد .

با بررسي بيشتري كه به عمل آمد مشاهده شد كه بين كلروپلاستهاي سلولهاي مزوفيل و سلولهاي غلاف آوندي تفاوتهايي از نظر آنزيم شركت كننده در فتوسنتز وجود دارد به طوريكه در سلولهاي مزوفيل روبيسكو وجود ندارد ولي پيسي وجود دارد ولي در كلروپلاست سلولهاي غلاف آوندي آنزيم روبيسكو وجود دارد و آنزيم پيسي موجود نيست .

تفاوت ديگر در آناتومي آنها نزديك بودن سيستم آوندي به جايگاههاي توليد مواد فتوسنتزي است كه نهايتاً باعث مي شود كه كارائي گياهان C_4 در انتقال مواد فتوسنتزي افزايش داشته باشد . گياهان C_4 گياهاني مي باشند كه معمولاً سازگاري اكولوژيكي آنها در مناطق گرم و پر نور صورت گرفته است .

مرحلة آغاز واكنشهاي فتوسنتزي از تبديل پيروات با صرف يك*ATP* به تركيب فسفو انول پيروات*PEP* مي باشد و سپس آنزيم پيسي باعث مي شود كه يك Co_2 وارد مولكول*PEP* شود و آنرا به صورت اسيد آلي ۴ كربنه اگزاليك استيك اسيد در بياورد و سپس اين اسيد به اسيد ماليك تبديل مي شود و به همين صورت تا محل انجام چرخة *PCR* در كلروپلاست سلولهاي غلاف آوندي پيش مي رود و در آنجا اسيد ماليك با از دست دادن يك Co_2 تبديل به يك تركيب ۳ كربنه مي شود و در نهايت باعث تبديل پيروات و ادامة چرخة اوليه مي شود .

Co_2 كه از اسيد ماليك آزاد شده به كمك روبيسكو در محل كلروپلاست سلولهاي غلاف آوندي وارد چرخة كالوين مي شود كه نهايتاً به *PGAL* و ساير قندها منتهي مي شود . اين سلولهاي غلاف آوندي در ارتباط نزديكي با سيستم آوند آبكش است و بنابراين انتقال مواد ساخته شده با سهولت بيشتري در گياهان C_4 انجام مي شود . البته با توجه به توليد ماليك و انتقال آن هزينة بيشتري براي تثبيت Co_2 مصرف مي شود ولي در شرايط سازگاري گياهان C_4 سرعت تجمع ماده خشك در اين گياهان بيشتر از گياهان C_3 است .

علت جدايي ۲ آنزيم روبيسكو وپيسي در اينگونه گياهان به علت اين است كه :

آنزيم روبيسكو به همان صورتيكه مي تواند با Co_2 واكنش بدهد با O هم واكنش مي دهد و در شرايط دماي بالا و يا نور شديد چون غلظت Co_2 بيشتر از غلظت O كم مي شود ، نهايتاً در گياهان C_4 كه آنزيم پيسي ميل تركيبي بسيار شديدي با Co_2 نشان مي دهد مي تواند بر خلاف روبيسكو مقادير ناچيز Co_2 را بگيرد و به صورت ماليك به سمت كلروپلاست سلولهاي غلاف آوندي بفرستد . در جايي كه آنزيم روبيسكو حضور دارد با تداوم اين كار غلظت Co_2 افزايش پيدا مي كند و آنزيم روبيسكو با سهولت بيشتري كار خود را انجام مي دهد .اگر اين دو آنزيم در يك محل قرا بگيرند ميل تركيبي بسيار زياد پيسي باعث مي شود كه Co_2ها بيشتر با پيسي واكنش نشان بدهند نه با روبيسكو و فعاليت پيسي در نهايت فقط توليد اسيد آلي مي كند نه قندها ، ولي روبيسكو فعاليتش منجر به توليد قندها مي شود كه مورد نظر در فرايندهاي فتوسنتزي است . در نتيجه اين دو آنزيم در گياهان C_4 اصطلاحاً جدايي مكاني پيدا كرده اند و همانطوري كه بعداً مي بينيم در گياهان*CAM* اين جدايي به صورت زماني است .

گياهان *CAM* :

اين گياهان ، گياهان آبدار و گوشتي هستند كه معمولاً روزنه هاي خود را در روز به خاطر حفظ منابع آبي بسته نگه مي دارند و بر عكس در شب كه شرايط تعرق به صورت محدود وجود دارد روزنه هاي خودشان را باز نگه مي دارند . اين گياهان از اين نظر كه داراي فعاليت آنزيم پيسي در فتوسنتز خود هستند شبيه به گياهان C_4 مي باشند و از اين نظر كه فقط يك نوع سلول كلروپلاست دارند شبيه به گياهان C_3 هستند .

در اين گياهان بر اساس نحوة عمل آنزيمهاي پيسي و روبيسكو يك جدايي زماني (*Temporal*) صورت گرفته است . به اين صورت كه در هنگامي كه روزنه ها باز هستند (شب) فعاليت آنزيم پيسي منجر به ورود Co_2 به داخل فسفو انول پيروات*PEP* مي شود و در نهايت اسيد آلي ماليك توليد مي شود كه به دليل عدم وجود واكنشهاي نوري تا صبح روز بعد در واكوئل سلول ذخيره مي شود .

در هنگام روز و شروع روشنايي و مهيا شدن *ATP* و *NADPH* اسيد ماليك مجدداً از واكوئل خارج مي شود و يك Co_2 از دست مي دهد ، Co_2 كه آزاد مي شود توسط آنزيم روبيسكو در چرخة *PCR* وارد مي شود كه مشابه گياهان C_3 يا C_4 است . براساس اينكه توان ذخيرة اسيد ماليك در واكوئل اينگونه گياهان محدود است به همين دليل توانايي تجمع ماده خشك در گياهان *CAM* پائين تر از گياهان C_3 و C_4 است .

به عنوان مثال همانطوري كه اشاره شد از نظر توليد ماده خشك كه در حقيقت تجمع مواد فتوسنتزي است در گياهان به صورت متوسط C_3 و در گياهان C_4 به مقدار زياد و در گياهان *CAM* به مقدار پائين اشاره شده است . اختلاف بين گياهان C_3و C_4 از نظر توليد ماده خشك برمي گردد به انجام فرايندي به نام تنفس نوري گياهان .

تنفس نوري :

ايـن فرايـند از نظـر سـوختي (كاتابوليسمي) شبيه به واكنشهاي تنفسي است ولي با توجه به اينكه اين فرايند فقط در حضور نور و در سلولهاي كلروپلاست دار انجام مي گيرد بررسي آن معمولاً در مباحث فتوسنتزي انجام مي شود .
البته اختلافاتي بين تنفس اكسيداسيوني (تنفس معمولي) و تنفس نوري در گياهان وجود دارد كه عبارتند از :
١.معمولاً در فتوسنتز نوريATP توليد نمي شود ولي در تنفس اكسيداسيوني توليدATP راداريم .
٢.ميزان Co_2خارج شده درجريان تنفس نوري بيشتراز مقدارخروج Co_2درتنفس اكسيداسيوني است .
٣.معمولاً تنفس اكسيداسيوني در غلظتهاي ٢ تا ٣ درصد اكسيژن به حد اشباع مي رسد ولي تنفس نوري ضمن افزايش غلظت اكسيژن تا صد در صد به طور خطي اضافه مي شود . همچنين تنفس نوري نسبت به تنفس اكسيداسيوني به دما حساستر است .
٤.تنفس نوري در غلظتهاي ٢ تا ٣ درصدCo_2 متوقف مي شود و تنفس اكسيداسيوني در غلظتهاي ٥٠ درصد Co_2 به نصف كاهش پيدا مي كند .
٥.تنفس اكسيداسيوني در كلية سلولها انجام مي گيرد ولي تنفس نوري فقط در سلولهايي كه كلروپلاست دارند صورت مي گيرد .
٦.انجام تنفس اكسيداسيوني نيازمندحضوريك اندامك است ولي تنفس نوري جهت انجام به حضور سه اندامك نياز دارد .
براي انجام فرايند تنفس نوري به ترتيب به سه اندامك كلروپلاست ، پراوكسي زوم و ميتوكندري مورد نياز است . شروع واكنشها از اندامك كلروپلاست است جايي كه روبيسكو به جاي Co_2 يك O را وارد $RUBP$ مي كند در نتيجه از $RUBP$ ٥ كربنه يك PGA ٣ كربنه جدا مي شود و يك تركيب ٢ كربنه باقي مي ماند به نام فسفو گليكولات و از چرخه خارج مي شود به جهت اهميت گروههاي فسفات در كلروپلاست پس از جدا شدن يك گروه فسفات از فسفو گليكولات اين تركيب به صورت گليكولات وارد اندامك پراوكسي زوم مي شود . سپس يك اكسيداسيون بر روي گليكولات انجام مي شود و آنرا به صورت گلي اكسالات در مي آورد . تركيب اخير هنوز ٢ كربنه است و پس از يك آميناسيون تبديل به اسيدآمينة گليسين مي شود كه اين اسيد نيز هنوز ٢ كربنه است . سپس اسيدآمينه گليسين ساخته شده از پرواكسي زوم خارج شده و وارد ميتوكندري مي شود . هر ٢ مولكول گليسين در ميتوكندري يك Co_2 از دست مي دهند و تبديل به اسيدآمينه سرين مي شوند . Co_2 آزاد شده بدون استفاده به خارج از سيستم گياهي راه پيدا مي كند كه در حقيقت در فرايند تنفس نوري علاوه براينكه Co_2 تثبيت نمي شود سايرCo_2هاي تثبيت شده به تدريج از سيستم گياهي به هدر مي روند و ضرر تنفس نوري اينجا مشخص مي شود .
در مورد گياهان C_4 ابتدا تصور مي شد كه داراي تنفس نوري نيستند به علت اينكه اندازه گيري Co_2هاي خارج شده از آنها تنفس نوري را نشان نمي داد . ولي با توجه به اينكه اندامك پراوكسي زوم در گياهان C_4 وجود دارد بنابراين نتيجه گرفته شد كه اين گياهان هم مي توانند تنفس نوري داشته باشند ولي به علت اينكه آنزيم پپسي در فرايندهاي فتوسنتزي اين گياهان دخالت مي كند و اين آنزيم ميل تركيبي شديدي با Co_2 دارد باعث مي شود حتي در غلظتهاي زياد اكسيژن مقادير كم Co_2 گرفته شود و به سمت سلولهاي غلاف آوندي پمپ شود . جايي كه آنزيم روبيسكو حضور دارد و در نتيجه اين فعاليت پپسي به تدريج در محل چرخه PCR ، غلظت Co_2 نسبت به اكسيژن افزايش پيدا مي كند وواكنش روبيسكو با Co_2 انجام مي شود .
همچنين با توجه به اين موضوعات و وجود پراكسي زوم اگر تنفس نوري محدودي براي گياهان C_4 متصور شويم باز هم قدرت آنزيم پپسي در جذب مقادير ناچيز Co_2 باعث مي شود كهCo_2هايي كه در جريان تنفس نوري از ميتوكندري خارج مي شوند نتوانند از دست آنزيم پپسي فرار كنند . يعني اينكه اين Co_2ها شبيه بهCo_2هاي اتمسفري توسط آنزيم پپسي مجدداً به كارگيري مي شود . براين اساس كارايي تجمع ماده خشك در گياهانC_4 نسبت به گياهان C_3 اگر در شرايط انجام تنفس نوري شديد قرار بگيرند بيشتر است و اگر شرايط انجام تنفس نوري مهيا نباشد گياهان C_3 داراي كارايي بيشتري نسبت به گياهان C_4 هستند به علت اينكه در گياهان C_4 به ازاء تثبيت هر Co_2 ، ٢ تا ATP بيشتر مصرف مي شود .
عوامل مؤثر بر فتوسنتز :
اين عوامل را مي توان به ٢ دسته تقسيم كرد :
عوامل دروني : مربوط مي شود به موضوعاتي مثل ميزان گشودگي روزنه ها ، تعداد روزنه ها مقدار كلروفيل ، فعاليت آنزيم روبيسكو و مواردي كه در ارتباط با گياه است .
عوامل بيروني : در حقيقت همان عوامل محيطي هستند مثل نور ، Co_2 ، درجه حرارت و ..... .
يكي از عوامل مهم عامل نورمي باشد : قبل از روشنايي ، ميزان فتوسنتز در گياه منفي است يعني علاوه بر اينكه تجمع ماده خشك نداريم بلكه مصرف هم داريم و به عبارت ديگر منحني فتوسنتزي زيرنقطه صفر است . با شروع روشنايي پس از رسيدن منحني به صفر با افزايش شدت روشنايي منحني فتوسنتزي هم افزايش مي يابد و مجدداً در بعد از ظهر وقتي كه روشنايي به تدريج كاهش پيدا كرد منحني فتوسنتز هم كم كم پائين مي آيد تا وقتي كه دوباره در تاريكي به زير صفر برود و همين چرخه مجدداً در روز بعدي تكرار مي شود . ٢ مقدار نور در مباحث فتوسنتزي مهم مي باشند كه عبارتند از : نقطة موازنة نوري ، نقطة اشباع نوري
نقطة موازنة نوري : شدتي از نور است كه در آن ميزان فتوسنتز انجام شده برابر با تنفس موجود در گياه است . به عبارت ديگرنقطة مرز شروع رشد يا تجمع ماده خشك در گياه است . بين گياهان C_3 و C_4 از اين نظر تفاوت وجود دارد به اين صورت كه گياهان C_3در شدتهاي نور كمتري نسبت به گياهان C_4 به نقطة جبران نوري خودشان مي رسند .
نقطة اشباع نوري: شدتي از نور است كه در آن منحني فتوسنتز علي رغم افزايش شدت نور افزايش پيدا نمي كند به اين معني كه در موادي كه در طي فتوسنتز ساخته مي شود طي تنفس نوري مصرف مي شوند . در اين مورد اين نقطه هم بين گياهان C_3 و C_4 از اين نظر تفاوت وجود دارد يعني اينكه گياهان C_4 اشباع نوري از خودشان نشان نمي دهند ولي در گياهانC_3 در شدتهاي معيني داراي اشباع نوري هستند .
هرچه غلظت Co_2 در محيط گياه افزايش پيدا كند شدتي از نور كه در آن اشباع نوري پيش مي آيد بالاتر مي رود .
تنفس :
مراحل فرايند تنفس دقيقاً بر عكس فرايند فتوسنتز است به اين صورت كه در جريان فتوسنتز انرژي به صورت شيميايي ذخيره مي شد ولي در تنفس مجدداً انرژي ذخيره شده شيميايي در موادآلي آزاد مي شود و براي مصارف جاري استفاده مي شود .

از كل فتوسنتز جاري كه رخ مي دهد حدود ۲۰ درصد صرف تنفس مي شود . معمولترين تركيباتي كه در تنفس استفاده مي شود قندهاي ساده يا ۶ كربني هستند پس از اينها تركيبات پلي ساكارید پس از تجزيه مي توانند در تنفس سلولي استفاده شوند در طي انجام مراحل تنفس به جز انرژي تركيبات ديگر كه از نظر سلول براي متابوليسم طبيعي آن لازم هستند ، سنتز مي شود .

معمولاً اندامك ميتوكندري به عنوان جايگاه تنفس سلولي در نظر گرفته مي شود كه اصطلاحاً به آن نيروگاه سلولي هم مي گوئيم ولي به طور دقيق همة مراحل تنفس در ميتوكندري صورت نمي گيرد . اين اندامك شبيه به كلروپلاست يك جدار دو لايه اي دارد كه لاية داخلي آن يك سري تيغه هايي را به نام كريستا ايجاد كرده كه اين تيغه ها محل استقرار آنزيمهاي مربوط به تنفس هستند . درون ميتوكندري را مايعي پر كرده كه حاوي پروتئين و ديگر تركيبات حياتي است كه به آن ماتريكس مي گوئيم .

به طور كلي تنفس را مي توانيم به سه مرحه تقسيم كنيم :

۱. مرحلة تجزية اولية قندهاي ۶ كربنه به ۲ اسيد پروئيك كه اصطلاحاً اين مرحله را گليكوزيده شدن مي گوئيم .
۲. تجزية بعدي اسيد پروئيكها كه اصطلاحاً چرخة كربس يا *TCA* گفته مي شود .
۳. زنجيرة انتقال الكترون .

توضيح مرحلة ۱ : در محيط سيتوپلاسم انجام مي شود و نياز به حضور اكسيژن ندارد به عبارت ديگر انواع تنفس هوازي و غير هوازي برانجام اين مرحله مشترك هستند . پس از اين مرحله اگر اكسيژن موجود باشد بقية مراحل طي مي شود و اگر موجود نباشد نهايتاً فرآورده توليد شده به صورت الكل باقي مي ماند كه اين الكل حاوي مقدار زيادي انرژي است و مقدار كمي به *ATP* تبديل مي شود .

در طي اين مرحله ابتدا جهت شروع تجزيه ۲ *ATP* مصرف شده كه نهايتاً يك قند ۶ كربنه به ۲ اسيد آلي پيروئيك تبديل مي شود . با شكسته شدن قند به ۲ تركيب ۳ كربنه در مجموع ۴ *ATP*، و۲ ، *NADPH* توليد مي شود كه با كسب ۲ *ATP* اول توليد انرژي به صورت ۲ *ATP*، و ۲ ، *NADPH* از يك قند ۶ كربنه خواهد بود .

وقتي كه تركيبات فتوسنتزي ساخته مي شوند براساس اختصاص آنها به موارد مصرف متفاوت ممكن است كه آنها به صورت تركيبات ساختماني در بيايند و يا ممكن است به صورت مواد ذخيره اي باشند و يا اينكه به صورت اجزاء فعال تغيير شكل بدهند.

از بين اين سه دسته ، دستة اول (اجزاء ساختماني) پس از توليد اولية مجدداً توسط سلولهاي گياهي قابل شكستن و مصرف در تنفس نيستند (يعني گياه آنزيم مربوطه را ندارد) ولي ۲ دستة بعدي مي توانند مجدداً شكسته شده و در تنفس به مصرف توليد انرژي برسند .

توضيح مرحلة ۲ : در اين مرحله ادامة تجزية اسيد پيروئيك انجام مي گيرد اين مرحله در ميتوكندري انجام مي شود و بطور غير مستقيم نياز به حضور اكسيژن دارد به جهت اينكه انجام مرحلة ۲ وابسته به مرحلة ۳ است و مرحلة سوم نياز به حضوراكسيژن دارددر اين مرحله ابتدا يك Co_2 از اسيد پيروئيك جدا مي شود و تركيب ۲ كربنه استات درست مي شود . در ضمن جدا شدن Co_2 ، تركيب *NADH* سنتز مي شود سپس استات توليد شده با اتصال به عامل كوآنزيم *A* تبديل به استيل كوآنزيم*A* مي شود كه هنوز ۲ كربنه است . سپس اين تركيب ۲ كربنه با يك اسيد آلي ۴ كربنه تركيب مي شود و به صورت يك اسيد آلي ۶ كربنه در مي آيد . اين اسيد ۶ كربنه با چرخش در چرخة كربس به تدريج ۲ Co_2 باقي مانده از اسيد پيروئيك را از دست مي دهند . تركيب ۴ كربنه باقي مانده مجدداً با گرفتن استيل كوآنزيمA دور بعدي را طي مي كند در اين چرخه ضمن جدا شدن Co_2ها و تبديل تركيبات به هم *ATP* ، *FADH* و *NADH* توليد مي شود .

به طوريكه از هر اسيد پيروئيك در مرحلة دوم يك *ATP* ، ۴ تا *NADH* و يك *FADH* توليد مي شود و از يك قند ۶ كربنه ۲تا *ATP* ، ۸ تا *NADH* ، و دو تا *FADH* به دست مي آيد .

تركيبات مختلف به جز هيدراتهاي كربن مي توانند از محل هاي متفاوتي وارد اين چرخه شوند مثلاً ليپيدها پس از تبديل به اسيد هاي چرب با تغيير شكل به استيل كوآنزيم*A* وارد چرخة كربس شده و از آنها انرژي توليدمي شود .

توضيح مرحلة ۳ : زنجيرة انتقال الكترون مرحله اي است كه در آن هر تركيبي به جز *ATP* انرژيش به صورت *ATP* تبديل مي شود به طوريكه در مرحلة قبلي ديديم به جز*ATP* ، *NADH* و*FADH* هم توليد ميشوند كه در زنجيرة انتقال الكترون انرژي آنها به صورت*ATP* آزاد مي شود .

اين مرحله در ميتوكندري انجام مي شود و مستقيماً نيازمند حضور اكسيژن است . الكترونها از تركيبات *NADH*و*FADH* جدا شده و به وسيلة مواد حد واسط كه عمدتاً سيتوكرومها هستند جابه جا مي شوند كه در ضمن اين جابه جايي انرژي آزاد شده به صورت*ATP* در مي آيد .

تركيبي كه نهايتاً الكترونها دريافت مي كند اكسيژن است كه سپس با پروتون هاي موجود در محيط تركيب مي شود و H_2O را توليد مي كند . اصطلاحاً به آبي كه در فرآيند تنفس توليد مي شود آب متابوليكي مي گوئيم .

با توجه به زنجيرة انتقال الكترون و نقطة ورود هر كدام از تركيبات *NADH* يا *FADH* توانايي توليد*ATP* در آنها متفاوت است به طوريكه از هر *NADH* ۳ تا*ATP* و از هر*FADH* ، ۲ تا *FADH* توليد مي شود .

شبيه به واكنش فتوسنتز در تنفس هم نظرية شيميو اسمز براي توليد*ATP* ارائه شده به اين صورت كه انتقال الكترونها در جريان تنفس باعث خروج پروتون از غشاها مي شود و بر خلاف فتوسنتز غلظت خارجي پروتون افزايش پيدا مي كند . نهايتاً يك شيب پروتون ها در عرض غشا ايجاد مي شود كه براساس آن پروتون ها به صورت توده اي از طريق كانال *CF* حركت مي كنند و وارد غشاء مي شوند و ورودشان از طريق كانال *CF* سبب توليد*ATP* مي شود . با توجه به اين وضعيت برخلاف كلروپلاست درون ميتوكندري قلياي است و خارج غشا اسيدي است .

تنفس هوازي را مي توانيم به سه نوع : ۱- تنفس نگهداري يا پايه ، ۲- تنفس رشد ، ۳- تنفس زائد تقسيم بندي كنيم . تنفس زائد باعث اتلاف انرژي گياه به صورت حرارت مي شود و استفاده اي براي گياه ندارد به جز در مراحلي خاص براي بعضي از گياهان كه در مراحل رشد ونموي تأثير مي كند به عنوان مثال گل يخ كه ممكن است حتي در زير برف گل بدهد حرارتي را كه لازم دارد از تنفس زائد به دست مي آورد .

عوامل مؤثر بر تنفس :

اكسيژن به علت اينكه از جمله مواد مصرفي در تنفس است افزايش اكسيژن باعث بيشتر شدن تنفس مي شود ولي اين واكنش به صورت خطي نيست درمقابل Co_2 كه فرآورده تنفس است افزايش غلظت آن كاهش تنفس را به دنبال دارد .

همچنين افزايش دما تا حدود ۵۰ درجه باعث افزايش سرعت تنفس مي شود و بعد از آن با توجه به اثر تخريبي دما بر آنزيمها سرعت تنفس پائين مي آيد تا موقعي كه متوقف مي شود .
عامل نور هم به طور مستقيم دخالت زيادي در تنفس ندارد ولي به طور غير مستقيم توسط گرم كردن اندامها و همچنين توليد قند بيشتر باعث تشديد تنفس مي شود .
ميزان مواد اولية تنفس (قندهاي محلول) سرعت تنفس را افزايش مي دهد . بعضي از تركيبات شيميايي مثل سيانور يا مونو اكسيد كربن سبب اختلال در تنفس مي شود .
همچنين سن اندامهاي گياهي بر روي تنفس تأثير دارد به طوريكه اندامهاي پيرتر تنفس كمتري دارند .
تحريكات مكانيكي مثل آسيب هايي كه به بافت گياهي وارد مي شود سرعت تنفس افزايش مي يابد .
با توجه با اينكه در جريان تنفس موادآلي تثبيت شده مصرف مي شوند فيزيولوژيستهاي گياهي به دنبال اين هستند كه از وقوع تنفس هاي بي جا جلوگيري كنند تا به اين وسيله تجمع ماده خشك را در گياه افزايش بدهند.)

(انتقال و توزيع مواد فتوسنتزي

مقدمه : يك گياه براي استفادة كارآمد از تشعشع خورشيد و ذخيرة مواد فتوسنتزي ، به يك سيستم انتقال از محل ساخته شدن اين مواد تا محل مصرف آنها نياز دارد . در زمان جوانه زني ، مواد فتوسنتزي ذخيره شده در بذر به صورت قابل استفاده درآمده و به مريستم هايي كه جديداً براي نمو برگ ، ساقه و ريشه فعال شده اند منتقل مي شوند و كمي پس از آن گياهچه اتوتروف مي شود . مواد فتوسنتزي كه توسط بافتهاي سبز به وجود مي آيد در تمام گياه براي مقاصد رشد و نمو گياه ، ذخيره ، ترميم و نگهداري سلولها انتقال مي يابند . تقسيم مواد فتوسنتزي بين اين فرايندها ، توزيع مواد فتوسنتزي ناميده مي شود كه هم بر عملكرد و هم بر روي بقاي گياه اثر مي گذارد .
انتقال در آوندهاي آبكشي :
در طول رشد و نمو ، مواد فتوسنتزي از مبدأ (جايي كه اين مواد وارد گياه مي شوند يا ساخته مي شوند ، *Source*) به محل مصرف (جايي كه اين مواد مصرف مي شوند) يا مقصد (*Sink*) منتقل مي شوند . انتقال مواد بين اندامها در گياه عمدتاً توسط سيستم آوندي يعني ، آوندهاي چوبي و آبكش ، انجام مي گيرد . جهت حركت مواد در بافتهاي چوبي ، اساساً يك طرفه و به طرف بالا يعني از ريشه ها به طرف برگ است كه از كانال تعرق انجام مي شود . برعكس ، مواد در آوندهاي آبكشي داراي حركت دو طرفه مي باشند . حركت ممكن است از بالا به پايين يا از پايين به بالا باشد . مواد فتوسنتزي كه در برگها به وجود مي آيند به طرف مقصد حركت مي كنند ، در حالي كه موادي كه از طريق ريشه جذب مي شوند به طرف بالا حركت مي كنند . در آوندهاي چوبي و آبكش ارتباط هاي جانبي وجود دارند كه انتقال جانبي مواد را تا اندازه اي فراهم مي سازند .
عمدة موادي كه توسط آوندها منتقل مي شوند به جز آب ، نتيجة فتوسنتز يا مواد فتوسنتزي ذخيره شده اي كه دوباره به صورت قابل استفاده درآمده اند مي باشد . اين حقيقت كه ۹۰ % كل مواد جامد آوند آبكش شامل كربوهيدراتها و غالباً قندهاي غير قابل احيا (قندهايي كه در آنها گروه آلدئيد يا كتوني در انتها قرار نگرفته است مانند : ساكارز و رافينوز) مي باشند و در شيرة پرورده در غلظت هاي بالا ، حدود۲۵ – ۱۰ % وجود دارند كه اين مدعي را كه عمدتاً ساكارز در آوندهاي آبكش غالب گونه هاي گياهان زراعي منتقل مي شود تأييد مي كند . در بعضي گونه ها ساكارز تنها قندي است كه منتقل مي شود . شيرة پرورده همچنين داراي مواد ازته به خصوص اسيدهاي آمينه ، آميدها و پوريدين ها در غلظتهاي ۰/۰۴ – ۰/۰۳ % مي باشد . بسياري از تركيبات ديگر شامل تعداد زيادي از مواد تنظيم كنندة رشد ، نوكلئوتيدها ، بعضي از عناصر معدني و سموم سيستميك در آوندهاي آبكش به مقادير كم منتقل مي شوند . البته بسياري از تركيبات نظير قندهاي قابل احيا ، علف كش هاي تماسي ، پروتئين ها ، اغلب پلي ساكاريدها ، كلسيم ، آهن و اغلب عناصر غذايي كم مصرف معمولاً در آوندهاي آبكش منتقل نمي شوند .
فرضيه اي كه براي مكانيزم انتقال در آوندهاي آبكش ارائه شده است فرضية حركت توده اي يا جريان فشاري است كه در ابتدا توسط مونخ در سال ۱۹۳۰ پيشنهاد شده است . او فرض كرد كه مواد فتوسنتزي به صورت توده اي و در اثر شيب فشار هيدرواستاتيكي حركت مي كنند . بارگيري (*Loading*) مواد فتوسنتزي در مبدأ و تخليه (*Un Loading*) آن در مقصد موجب اختلاف پتانسيل اسمزي سلولهاي آوندهاي آبكش كه در اين محل ها قرار دارند مي شود . در مبدأ (جايي كه قندها به وجود مي آيند) غلظت آنها در آوند آبكش افزايش مي يابد . افزايش غلظت قندها ، پتانسيل آب سلولهاي آبكش را كاهش مي دهد و موجب مي شود كه آب از بافتهاي اطراف به اين سلولها وارد شود . اين امر فشار هيدرواستاتيكي را افزايش مي دهد و موجب حركت توده اي آب از مواد فتوسنتزي به مناطقي كه داراي فشار كمتري هستند مي شود ، در مقصد غلظت قندها در اثر مصرف مواد قندي كاهش مي يابد . مصرف مواد قندي ، قندها را از آوندهاي آبكش جدا ميكند و در نتيجه پتانسيل آب افزايش مي يابد و آب از سلولهاي آوندي خارج مي شود . در نتيجة اين امر فشار هيدرواستاتيكي در سلولهاي آوندي كاهش مي يابد و يك شيب هدرواستاتيكي بين مقصد و مبدأ به وجود مي آيد .
بارگيري و تخليه توسط آوندهاي آبكش :
بارگيري آوندهاي آبكش عبارت است از انتقال مواد فتوسنتزي از سلولهاي مزوفيل در برگ به لوله هاي آوندهاي آبكش ، تخلية آوندهاي آبكش عبارت است از انتقال مواد فتوسنتزي از سلولهاي آبكش به سلولهاي مقصد ، تجمع و تخلية آوندي مي تواند سرعت تخليه را كنترل كرده و روي انتقال مواد مؤثر واقع شود . در طول بارگيري آوندها سلولهاي مزوفيل نوعاً داراي غلظت قند كمتر يا پتانسيل اسمزي كمتري هستند و در نتيجه داراي پتانسيل آب منفي كمتر نسبت به عناصر آوندي مي باشند . بنابراين انتقال مواد قندي بايستي در جهت خلاف غلظت و با صرف انرژي از سلولهاي مزوفيل به عناصر آوندي كه داراي غلظت بيشتري هستند انجام گيرد .
بارگيري آبكش ها موجب افزايش پتانسيل اسمزي گشته و نيروي لازم براي حركت توده اي مواد فتوسنتزي را ايجاد مي نمايد . درانتقال توده اي ، قند ها از درون سلولهاي (سيمپلاست) مزوفيل به ديوارة سلول (آپوپلاست) انتقال پيدا مي كند و سپس دوباره وارد لوله هاي آبكش مي گردند . وقتي كه قندها وارد لوله هاي آبكش مي گردند انتقال آنها توسط سلولهاي همراه كه در مجاورت آنها قرار دارند تسهيل مي گردد.
سرعت بيشترانتقال مواد در گونه هاي C_4 ممكن است ناشي از عمل سلولهاي غلاف آوندي باشد كه در اطراف آوندها در برگ قرار گرفته اند و داراي كلروپلاست هم مي باشند .در روشنايي ، كلروپلاست غلاف آوندي قسمتي از انرژي لازم

براي بارگيري مواد را كه از طريق فتوسنتز تأمين مي شود (*ATP*) توليد مي نمايد . بعضي معتقدند در شرايطي كه ميزان ساكارز برگها زياد است ، سلولهاي غلاف آوندي داراي پتانسيل اسمزي بيشتري مي باشند و بدين وسيله به علت حركت قند به سلولهاي غلاف آوندي عمل بارگيري را آسان تر مي سازند .

در انتهاي ديگر فرآيند انتقال ، عمل تخلية آوندي نيز مي تواند دريافت مواد فتوسنتزي در مقصد را محدود مي نمايد . مطالعات بسيار اندكي بر روي تخليه انجام شده است و لزا توجيه آن مشكل است . برخي از مطالعات نشان داده اند كه عمل بارگيري و تخليه از اين ديدگاه كه قندها از درون سلولها به ديوارة سلولي منتقل مي شوند و سپس به درون سلولهاي مقصد راه مي يابند با يكديگر تشابه دارند . البته شواهدي وجود دارد كه تخليه ممكن است در نتيجة انتقال مستقيم مواد فتوسنتزي از درون سلولهاي آوندي به درون سلولهاي مقصد صورت گيرد .

توزيع مواد فتوسنتزي :

توزيع مواد فتوسنتزي معمولاً از نزديكترين مبدأ به محل مصرف مي باشد . به عنوان مثال برگها بالايي عمدتاً مواد فتوسنتزي را به نوك شاخه ها صادر مي نمايند و برگهاي پايييني به ريشه و برگهاي مياني مواد فتوسنتزي را هم به ريشه ها و هم به تاج صادر مي نمايند . از آنجايي كه آوندهاي آبكش در يك طرف به برگ مربوط مي شوند بنابراين برگهاي كه همان طرف ساقه قرار گرفته اند ممكن است از تظر صادر كردن مواد فتوسنتزي به همان طرف ساقه كارآمدتر باشند . اين مطلب در اكثر گياهان زراعي ثابت شده است . بين عناصر آوندآبكش درغالب گونه هاي گياهي ارتباط جانبي وجود دارد ، ليكن از اين نظر گياهان مختلف داراي كارايي متفاوتي هستند . گياهان خانوادة گندميان داراي ارتباطات جانبي در محل گره هاي خود مي باشند كه در اين ارتباط جانبي اولويت مسير انتقال مواد فتوسنتزي به يك مقصد خاص از بين مي رود .

رابطة بين مقصد و مبدأ و مواد فتوسنتزي :

سلولهاي فتوسنتز كنندة مبدأ ، قند را به وجود مي آورند و اين قند از طريق مسير درون سلولي به سلولهاي آوندآبكش مي رسد . عمل بارگيري قند ، غلظت قندها را در درون سلول به ميزان بيشتري از آنچه در ديوارة سلولي وجود دارد مي رساند . در مقصد كربوهيدراتها جذب مي شوند و به طور فعال به تركيبات سلولي نظير نشاسته يا به كربوهيدراتهايي كه در فشار هيدرواستاتيكي آوندآبكش تأثير چندانی ندارند تبديل مي شوند . تخلية آوندي ، غلظت قندها را در سلولهاي آوندي كاهش مي دهد . بارگيري قندها در مبدأ و كاهش قندها در مقصد باعث برقراري يك اختلاف فشار هيدرواستاتيكي بين مبدأ و مقصد مي شود كه موجبات حركت قندها را فراهم مي نمايد .

چه چيزي حركت مواد فتوسنتزي از مبدأ به مقصد را محدود مي نمايد ؟ براساس فرضية حركت توده اي ، هر عاملي كه فتوسنتز را افزايش دهد ، فشار هيدرواستاتيكي و سرعت انتقال مواد را نيز افزايش مي دهد . البته اين مطلب فقط موقعي صادق است كه مقصد توانايي استفاده از مواد فتوسنتزي بيشتري را داشته باشد . اگر مقصد قادر به استفاده از توليد اضافي نباشد قندها به طور مستمر در سيستم جمع مي شوند و موجب توقف توليد خود از طريق كاهش فتوسنتز مي گردند . ظاهراً ، شدت فتوسنتز با كاهش سرعت پذيرش مقصد كاهش مي يابد . براي آنكه شدت فتوسنتز برگ حداكثر باشد ، مقصد بايستي توانايي استفاده از كلية مواد فتوسنتزي توليد شده را داشته باشد . در اين شرايط تخصيص مواد فتوسنتزي توسط ظرفيت محل مصرف يا دسترسي مواد به محل مصرف و سرعت مصرف مواد فتوسنتزي در اين محل كنترل مي شود .

عواملي كه قدرت مقصد را كنترل مي كنند مي توانند توزيع مواد فتوسنتزي را نيز كنترل نمايند . هورمونها از طريق اثر روي فعاليت آنزيمي و انعطاف پذيري سلولهاي مقصد مي توانند تأثير بسزايي روي توزيع مواد فتوسنتزي بگذارند . وقتي ايندول استيك اسيد (*IAA*) ، سيتوكنين ، اتيلن و اسيد جيبرليك روي محل قطع شدة ساقه استعمال مي شوند موجب تجمع مواد فتوسنتزي در مناطق آلوده به اين هورمونها مي گردند . هورمونها از طريق اثر بر تشكيل ، نمو و از بين رفتن گلها و بذور تأثير مهمي در رابطه بين مبدأ و مقصد گياهان مي گذارند . شواهدي در دست است كه هورمونها ممكن است مستقيماً روي سرعت انتقال اثر بگذارند ، غالب يافته هاي عملي نمايانگر آن است كه هورمونها از طريق تأثير بر روي نياز (تقاضا) مقصد به طور غيرمستقيم روي سرعت انتقال اثر مي گذارند.

توزيع مواد فتوسنتزي در مرحلة رشد رويشي :

برگها و ساير بافتهاي سبز مبدأهاي اصلي تولد مواد فتوسنتزي هستند . مقداري از اين مواد براي نگهداري سلولها در بافت سبز باقي مي ماند و اگر سرعت انتقال كم باشد مي تواند به نشاسته يا شكل ديگر قند ذخيره اي تبديل گردد . باقيمانده مواد فتوسنتزي جهت فعاليت هايي چون رشد، نگهداري و ذخيره سازي به مقصدهاي رويشي انتقال مي يابند. در مرحلة رويشي ، ساقه و برگها براي دريافت مواد فتوسنتزي رقابت مي نمايند . سهمي از مواد فتوسنتزي كه در اين اندامها توزيع مي گردد تعيين كنندة رشد گياه و توان توليد آن مي باشد . سرمايه گذاري مواد فتوسنتزي براي توليد موجب دريافت نور بيشتري مي گردد . ليكن اين برگها نيز به آب و مواد غذايي نياز دارند و لذا سرمايه گذاري براي رشد ريشه لازم است . بعضي از گياهان چمني از خانوادة گندميان ، در مرحلة رشد رويشي اساساً رشد ساقه ندارند و مواد فتوسنتزي را به برگها و ريشه اختصاص مي دهند .

بعضي از مريستم ها در موقعيت مناسب تري براي دريافت مواد فتوسنتزي قرار دارند . به عنوان مثال مريستم ميانگره براي خانوادة گندميان در موقعيت مناسب تري نسبت به ريشه هاي جانبي و مريستم هاي ساقه براي جذب مواد فتوسنتزي قرار دارند .

برگهاي جوان در حال نمو ، براي تأمين انرژي و كربن لازم براي رشد و نمو نياز به وارد كردن مواد فتوسنتزي دارند . اين وضعيت تا زماني كه برگها بتوانند احتياجات خود را برآورده سازند ادامه دارد .

رشد اولية شاخه ها و پنجه ها نياز به وارد كردن مواد فتوسنتزي از ساقة اصلي يا شاخه هاي ديگر دارد تا اينكه خودشان اتوتروف (خودكفا) شوند . در يولاف معمولاً خودكفايي موقعي رخ مي دهد كه گياه در مرحلة دو تا چهار برگي مي باشد . اينكه يك شاخه يا پنجه به طور كامل مستقل از ساير قسمتهاي گياه مي شود در گونه هاي مختلف متفاوت است . اينكه تخصيص مواد فتوسنتزي چگونه عملكرد كل را تحت تأثير قرار مي دهد بستگي به اين دارد كه سطح برگهاي اضافي در پنجه چقدر به وزن خشك گياه و پنجه ها چقدر به عملكرد قابل برداشت كمك مي نمايند .)

انتقال در آوند آبكش

مسيرهاي انتقال :

همانطور كه در بالا گفته شد ، آوندهاي چوب و آبكش ، دو مسير انتقال طولاني مي باشند كه در سرتاسر بدنة گياه گسترده هستند . معمولاً آوندهاي آبكش ، در حاشية خارجي بافتهاي آوندي اوليه و ثانويه قرار دارند ، هرچند در گياهاني كه داراي رشد ثانويه مي باشند ، آوند آبكش پوست داخلي را تشكيل مي دهد . آن بخش از سلولهاي آوند آبكش كه وظيفة هدايت قندها و ساير مواد آلي را در تمامي گياه بر عهده دارند ، عناصر غربالي ناميده مي شوند .

« عنصر غربالي » يك اصطلاح جامع است كه اجزاء كاملاً تمايز يافتة لولة غربالي در نهاندانگان و سلولهاي غربالي نسبتاً تخصصي بازدانگان را در بر مي گيرد .بافتهاي آبكش علاوه بر عناصر غربالي داراي سلولهاي همراه ، سلولهاي پارانشيمي و در برخي موارد فيبرها ، اسكلروئيدها ئ سلولهاي حاوي شيره مي باشند ، اگر چه فقط عناصر غربالي مستقيماً در انتقال مواد نقش دارند . رگبرگهاي كوچك و دستجات آوندي اولية ساقه ها به وسيلة غلاف آوندي كه شامل يك لايه يا بيشتر از سلولهاي منظم متراكم مي باشند ، محصور شده اند . در بافتهاي آوندي برگ ، غلاف آوندي ، رگبرگهاي كوچك را در تمام طول مسير در بر گرفته و آنها را از فضاي بين سلولي جدا مي كند . در برخي برگها ،سلولهايي مشابه سلولهاي غلاف آوندي به سمت اپيدرم فوقاني و تحتاني توسعه مي يابند و عقيده بر اين است كه تسهيل هدايت آب در سرتاسر برگ را موجب مي شوند .

آزمايشهايي با مواد راديواكتيو نشان دار كه بيانگر آن هستند كه قند از طريق عناصر غربالي آوند آبكش انتقال مي يابد :

در آزمايشهاي كلاسيكي كه به وسيلة مالپيگي (۱۶۸۶) روي انتقال مواد آلي انجام شد ، پوستة درخت به شكل يك حلقه از اطراف تنة درخت برداشته شد . مسيون و ماسكل (۱۹۲۸) مشاهده كردند كه اعمال چنين تيماري ، كه حلقه برداري (*Girdling*) ناميده شد هيچ اثر آني بر تعرق ندارد ، چرا كه حركت آب ، از داخل آوند چوبي كه در پوست قرار ندارد ، صورت مي گيرد و اين در حالي است كه انتقال قند در محل حلقه برداري متوقف مي شود . قندها در بالاي محل حلقه برداري (يعني در طرف برگ) تجمع يافته و برعكس ، مناطق زيرين آن تخليه مي شوند . سرانجام پوست زير محل حلقه برداري مرده و در عوض پوست فوقاني متورم شده و سالم باقي مي ماند . مسيون و ماسكل نتيجه گرفتند كه پوست درخت ، محل انتقال قند بوده و عناصر غربالي ، كانالهاي سلولي انتقال قند مي باشند . نتيجة دوم بر مبناي وجودهمبستگي بالا بين ميزان ساكارزپوست وبرگ ونيزغلظت ساكارزبالاي موجوددر عناصر غربالي به دست آمده است .

در دهة ۱۹۴۰ و به دنبال كاربرد مواد راديواكتيو در تحقيقات علمي ، انجام آزمايشهاي پيچيده تر روي فرآيند انتقال در آوند آبكش امكانپذير شد . تركيبات آلي نشاندار را به طرق مختلف مي توان در گياه ايجاد كرد ، براي مثال مي توان دياكسد كربن را به كمك C^{11} يا C^{14} نشاندار كرد و سپس آن را در داخل يك اتاقك كوچك در بسته ، در اختيار يك برگ بالغ و سالم قرار داد . دي اكسيد كربن نشاندار از طريق فرايندهاي تثبيت كربن فتوسنتز به تركيبات آلي راه مي يابد . برخي از قندهاي فسفاته كه در طي فتوسنتز تشكيل مي شوند ، براي تبديل به قندهاي صادراتي نظير ساكارز و استاكيوز ، در واكنشهاي بيشتر شركت مي كنند . در نوع ديگري از آزمايشها ، فرايندهاي فتوسنتز از طريق تأمين مستقيم قندهاي صادراتي نشاندار (معمولاً ساكارز) براي برگ متوقف مي شوند . در اين مورد بايستي محلولي حاوي قندهاي راديواكتيو را به شيوه اي به كار برد كه امكان رسيدن آن به سلولهاي داخلي برگ را فراهم سازد . براي اين منظور ميتوان اپيدرم يا كوتيكول بخش كوچكي از سطح برگ را برداشته و سپس آن را در عرض محلول فوق قرار داد . همچنين مي توان محل مذكور را از طريق رگبرگ جدا شده تأمين كرد . تركيبات نشاندار يا ساير ايزوتوپها نظير P^{32} را نيز ميتوان به همين شيوه به كاربرد .

به منظور تشخيص مسير انتقال قندها ، تعيين محل سلولي يا بافتي تركيبات نشاندار الزامي است كه اين امر معمولاً از طريق روشي موسوم به اتو راديوگرافي صورت مي پذيرد . در اتوراديوگرافي بافت ، بخشهاي نشاندارگياه به سرعت منجمد مي شوند و حاصل اين انجماد خشك ، در پيارافين يا رزين قرار گرفته و به صورت لايه هاي باريكي بريده مي شود . سپس اين لايه ها با يك لاية نازك از امولسيون عكاسي پوشانده مي شوند . در طول دورة تماس ، تشعشعات مواد راديواكتيو ، فيلم را متأثر مي كند ، به نحوي كه پس از ظهور ، نقاط نقره اي رنگي در محل حضور مواد نشاندار در بافت ، روي فيلم ديده مي شود . با مقايسة اين مقاطع با آرايش نقاط نقره اي ، مكان اين مواد نشاندار مشخص مي شود . برحسب مسير انتقال قندها ، مواد نشاندار ابتدا در عناصر غربالي آوند آبكش ظاهر مي شوند كه اين امر مؤيد نتايج آزمايشهاي قبلي است .

عناصرغربالي بالغ،سلولهاي زنده اي هستندكه براي انتقال كاملاًتخصيص يافته اند :

در ميان سلولهاي زندة گياه ، عناصر غربالي بالغ ، سلولهاي منحصر به فردي محسوب مي شوند . آنها بسياري ا ساختمانهاي موجود در سلولهاي زنده از جمله سلولهاي تمايز نيافتة منشأ عناصر غربالي را ، از دست داده اند . براي مثال ، عناصر غربالي هسته و تنوپلاست (غشاي واكوئل) را در طي دورة نمو از دست مي دهند . ميكروفيلامنتها ، ميكروتوبولها ، دستگاه گلژي و ريبوزومها نيز ساير اجزائ غايب در سلولهاي بالغ هستند . افزون بر غشاي پلاسمايي ، ابقا و تا اندازه اي اصلاح شده اند . از آنجا كه ديوارة سلولي آنها فاقد ليگنين مي باشد در برخي موارد ، ديوارة سلولي اين سلولها ضخامت ثانويه پيدا مي كنند ، بنابراين ، عناصر غربالي مشابه عناصر تيراكئيدي آوند چوبي نيستند كه به هنگام بلوغ مي ميرند و لذا اين عناصر فاقد غشاي پلاسمايي هستند و ديواره هاي ثانوية ليگنيني دارند .

مهمترين خصوصيت عناصر غربالي ، وجود سطوح غربالي است :

عناصر غربالي با سطوح غربالي شناخته مي شوند و سطوح غربالي بخشهايي از ديوارة سلولي هستند كه منافذ روي آنها ، امكان اتصال سلولهاي هادي را فراهم مي كنند . قطر منافذ روي سطوح غربالي ، كمتر از ۱ ميكرومتر تا تقريباً ۱۵ ميكرومتر تغيير مي كند . سطوح غربالي اجزاي لوله هاي غربالي (نهاندانگان) ، بسيار تخصصي تر از سطوح غربالي در سلولهاي غربالي (بازدانگان) مي باشند .

براي مثال ، برخي از سطوح غربالي اجزاي لوله هاي غربالي ، به صفحات غربالي تمايز پيدا كرده اند . صفحات غربالي منافذ درشت تري نسبت به ساير سطوح غربالي سلول دارند و معمولاً در ديواره هاي انتهايي اجزاي لوله هاي غربالي ، جايي كه سلولهاي منفرد براي تشكيل يك مجموعة طويل به نام لولة غربالي به هم متصل مي شوند ، جاي مي گيرند . افزون بر اين ، منافذ صفحات غربالي اجزاي لولة غربالي ، الزاماً كانالهاي بازي هستند و امكان تبادل بين سلولها را امكان پذير مي سازند . از سوي ديگر ، در سلولهاي غربالي (بازدانگان) ، تمام سطوح غربالي كم و بيش مشابهند . منافذ سلولهاي غربالي تخصص چندانی پيدا نكرده اند و به نظر مي رسد كه با غشاهاي متعددي مسدود شده باشند . غشاهايي كه با حفره هاي بزرگي در وسط ديوارة سلولي تماس داشته و با شبكة يكنواخت آندوپلاسمي در دو سوي متقابل سطوح غربالي مرتبط هستند .