جلسه اول: روابط آب در سلول

مقدمه:

سلول واحد ساختمانی تمامی موجودات، شامل تک سلولی ها تا درختان و جانوران بزرگ جثه است. اندازه اکثر سلول ها میکروسکوپی بوده و با چشم غیر مسلح دیده نمی شوند. قطر معمول سلول های گیاهی حدود ۵ تا ۱۰۰ میکرومتر است. اندازه کوچک سلول ها و پیچیدگی های موجود در سطح آن ها سبب گردیده تا نسبت سطح به حجم سلول ها زیاد شده و این مسئله سبب سهولت انتشار مواد غذایی، املاح و مواد زائد بین سلول و محیط اطراف آن می شود. جذب آب توسط سلول که در اثر ورود انتخابی املاح از غشای پلاسمایی و در نتیجه ایجاد فشار اسمزی صورت می گیرد، سبب بزرگ شدن تورم، استحکام و سفتی سلول می شود. از طرفی از دست رفتن آب سلول می تواند سبب کاهش حجم، چروکیدگی و حتی مرگ سلول شود.

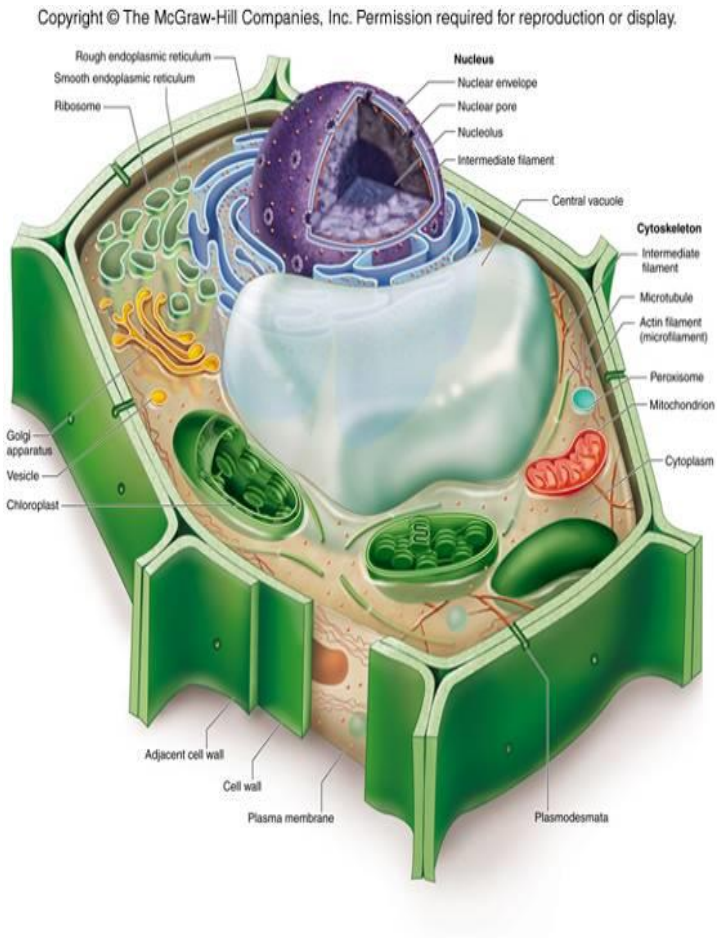
۱- ساختمان سلول:

گرچه گیاهان دارای انواع مختلفی از سلول ها با شکل و عملی متمایز هستند، ولی تقریبا تمامی سلول های گیاهی دارای اجزای ساختمانی مشترکی هستند. دیواره سلولی، که مختص سلول های گیاهی است، تعیین کننده محیط و اندازه سلول بوده و به همراه غشای پلاسمایی، که در قسمت داخلی آن واقع شده است، محتویات سلول را از بقیه سلول ها و محیط اطراف جدا می کنند.

اجزای مهم تشکیل دهنده سلول های گیاهی شامل غشای پلاسمایی (plasmalema)، سیتوپلاسم (cytoplasm)، واکوئل (vacuole) کلروپلاست (chloroplast)، میتوکندری (mitochondria) و هسته (nucleus) است که در شکل نشان داده شده است.که در اینجا به سه جزء اول داده می شود

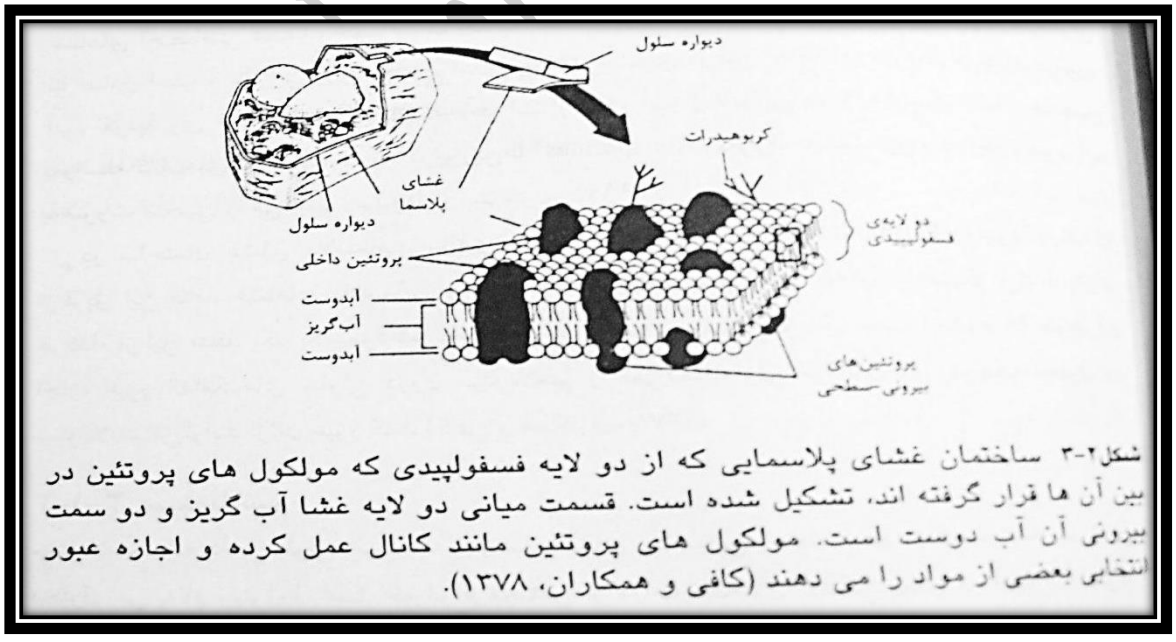
،

Eukaryotic Cells



غشاء پلاسمایی:

غشای پلاسمایی از مولکول های متعدد چربی و پروتئین تشکیل شده، که در کنار یکدیگر یک لایه آب گریز در اطراف سلول تولید می کنند و سبب جدا شدن محتویات سلول از محیط اطراف می شوند. از طرفی، غشای پلاسمایی نسبت به آب نفوذ پذیر بوده و میزان بزرگ شدن حجم سلول در هنگام جذب آب و آماس و همچنین کاهش حجم سلول در هنگام از دست رفتن آب، به میزان ارتجاع پذیری غشای پلاسمایی بستگی دارد. غشای پلاسمایی در برابر عبور یون ها، مواد معدنی و عناصر غذایی به شدت انتخابی عمل می کند و تنها اجازه عبور یون ها و عناصر خاصی را می دهد. پروتئین ها، مولکول های ناقل عمده بر روی غشا هستند که اجازه عبور برخی از یون ها و مولکول ها از عرض غشا را به صورت فعال یا غیر فعال می دهند. صدمه دیدن غشا خاصیت انتخابی انتقالی آن را از بین برده و از طریق نشت مواد به بیرون سلول و یا ورود غیر انتخابی مواد از بیرون به داخل سلول سبب مرگ سلول می شود.



شکل۲-۳ ساختمان غشای پلاسمایی که از دو لایه فسفولیپیدی که مولکول های پروتئین در بین آن ها قرار گرفته اند، تشکیل شده است. قسمت میانی دو لایه غشا آب گریز و دو سمت بیرونی آن آب دوست است. مولکول های پروتئین مانند کانال عمل کرده و اجازه عبور انتخابی بعضی از مواد را می دهند (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

در ساختمان غشای پلاسمایی منافذی به نام پلاسمودسماتا (plasmodesmata) وجود دارند که از طریق این منافذ غشای های پلاسمایی و در نتیجه سیتوپلاسم سلول های مجاور با

یکدیگر ارتباط دارند. هر کدام از این منافذ یک پلاسمودسما نامیده می شود. قطر این منافذ کوچک است (حدود ۶۰ نانومتر) و اجازه عبور اندامک های سلولی درون سیتوپلاسم را نمی دهند، ولی مولکول های کوچک محلول در سیتوپلاسم می توانند از آن عبور کنند.

سیتوپلاسم:

سیتوپلاسم ماده داخل سلولی است که به وسیله غشای پلاسمایی احاطه شده است.

سیتوپلاسم شامل: محلول آبی به نام سیتوزول است که انواع مختلفی از ذرات نامحلول به شکل معلق در آن وجود دارند. در واقع، سیتوزول محلول آبکی و غلیظی است که دارای ترکیبات پیچیده و ژل مانند می باشد. بسیاری از اسید های آمینه، اسیدهای نوکلئیک پروتئین ها و یون های معدنی در درون سیتوپلاسم قرار گرفته اند. ریبوزومها که ذرات کوچک و با قطر ۱۸ تا ۲۲ نانومتر هستند و عمل سنتز پروتئین ها را انجام می دهند. در سیتوپلاسم قرار گرفته اند. سیتوپلاسم بسیاری از سلول ها حاوی مواد غذایی ذخیره شده ای مانند چربی و نشاسته است. در سلول های بالغ، از آن جایی که ممکن است واکوئل تا ۹۰% حجم سلول را اشغال کند. بنابراین، سیتوپلاسم تنها به صورت یک لایه نازک بین غشای پلاسمایی و اطراف واکوئل قرار می گیرد.

واکوئل:

واکوئل ها اندامک های سلولی هستند که به عنوان محل نگهداری و ذخیره آب و مواد غذایی، یون ها و املاح، عناصر سمی و زائد و انجام بسیاری از واکنش های شیمیایی ایفای نقش می کنند. سلول های گیاهی در حال رشد واکوئل های

متعدد کوچکی دارند که به صورت حبابچه هایی (وزیکول) که هر کدام دارای یک غشای دو لایه تونوپلاست هستند، در سیتوپلاسم قرار گرفته اند. با بلوغ شدن سلول این حبابچه های کوچک با یکدیگر ترکیب شده و تولید یک واکوئل بزرگ می کنند، که قسمت اعظم فضای سلول را در بر می گیرد. غشای تونوپلاست ورود و خروج یون ها، عناصر معدنی و مولکول های دیگر به داخل واکوئل را کنترل می کند.

با افزایش غلظت مواد محلول (مانند یون ها، املاح و محصولات تخریبی که به وسیله ناقل های مخصوص به داخل واکوئل منتقل می شوند) در واکوئل نسبت به سیتوپلاسم، فشار اسمزی درون واکوئل افزایش یافته (پتانسیل اسمزی منفی تر شده) و در نتیجه، آب از محیط اطراف سلول به سیتوپلاسم و از سیتوپلاسم وارد واکوئل می شود. افزایش ورود آب به درون واکوئل سبب تورم و بزرگی آن و ایجاد فشار به سمت غشای پلاسمایی می شود.

از طرفی، خاصیت ارتجاع پذیری غشای پلاسمایی و دیواره سلولی محدود است و این دو اندام نیز این فشار را متقابلا به سمت داخل سلول اعمال می کنند. بنابراین، محتویات سلول و سیتوپلاسم از دو سمت تحت تاثیر یک فشار مثبت قرار می گیرند که به آن پتانسیل فشاری یا فشار آماس می گویند. لازم به ذکر است که از آن جایی که عموما سلول نسبت به محیط اطراف خود دارای غلظت بیشتری از املاح هستند (به عبارت دیگر، در یک محیط هیپوتونیک که غلظت املاح در خارج کمتر از داخل است، قرار گرفته اند)، فشار اسمزی ایجاد شده در درون سلول سبب می گردد تا آب به داخل سلول کشیده شود. عدم وجود دیواره سلولی سبب می شود تا غشای پلاسمایی تا حد انفجار بزرگ شده و سبب مرگ سلول شود. در واقع،

وجود دیواره سلولی کنترل کننده این فشار آماس ایجاد شده ناشی از فشار اسمزی درون سلول نسبت به بیرون سلول است.

۲- توزیع آب در سلول:

دیواره سلولی:

با توجه به سن، ضخامت و ترکیبات دیواره های سلولی، حدود ۵ تا ۴۰% آب سلول ها در دیواره های سلولی یافت می شود. در سلول های جوان و در برخی بافت های پارانشیمی بالغ، دیوارها نازک بوده و در صد کمی از آب سلول را در خود دارند. در برگهای ضخیم و چرمی، مانند برگ اکالیپتوس، دیواره ها ضخیم تر بوده و در صد بیشتری از آب سلول در آن ها یافت می شود. در گیاهان حدود ۹۰% از حجم بافت در حال رشد را آب تشکیل می دهد. بیش از نیمی از حجم برخی دیواره ها از آب تشکیل شده است و برخی از دیواره ها در زمان پسابیدگی تا ۵۰% چروکیده می شوند. در طی بلوغ دیواره سلولی و رشد ثانویه آن، رسوب لیگنین، سوبرین و مواد دیگر باعث می شود حجم قابل دسترس برای ذخیره و حرکت آب در دیواره کاهش یافته و نفوذپذیری دیواره به آب کاهش یابد.

دیواره سلولی دارای دو نوع منفذ کوچک و بزرگ است. منافذ کوچک به تعداد زیاد وجود داشته و با محلولی که در تماس با خارج سلول است پر شده اند. قطر این منافذ دیواره سلولی حدود ٤ تا ٦/٥ نانومتر است و به راحتی اجازه عبور آب (با قطر معمول ٠/٤ نانومتر برای مولکول های آب) و مولکول های کوچک (مانند قند ها و اسید های آمینه با قطر حدود ١ تا ١/٥ نانومتر و پروتئین های کوچکتر) را می دهند، ولی مولکول های بزرگ مانند برخی پروتئین ها (با قطر بیشتر از ٨٥ نانومتر) نمی توانند از این منافذ عبور کنند. تعداد منافذ بزرگ اندک بوده و پروتوپلاسم سلول های

مجاور را به هم مرتبط می سازند. این منافذ بزرگ همان پلاسمود سماتا هستند و احتمالا آب و مواد محلول را به طور مستقیم بین پروتوپلاست ها منتقل می کنند. به نظر می رسد که وجود منافذ پلاسمودسماتا در حفظ توازن اسمزی بین سلول ها نیز موثر است.

میزان افزایش و یا کاهش حجم سلول ها و در نتیجه میزان کاهش پتانسیل آب تا نقطه خسارت کاهش تورم به میزان ارتجاع پذیری دیواره های سلولی بستگی دارد. ثابت شده است که سلول های با خصوصیت ارتجاع پذیری دیواره سلولی به خصوصییات شیمیایی اجزای مختلف تشکیل دهنده آن و اثرات متقابل بین آن ها بستگی دارد.

مشاهده شده است که سلول های گیاهان نواحی خشک دارای خاصیت ارتجاع پذیری دیواره سلولی بیشتری نسبت به سلول های گیاهان نواحی مرطوب هستند. این مسئله سبب می شود تا آن ها پتانسیل اسمزی منفی تر و در نتیجه فشار آماس و تورم بیشتری داشته باشند. از طرفی، پروتوپلاسم سلول های برگ گیاهان سازگار به تنش خشکی باید ظرفیت تحمل پتانسیل های منفی تر آب را داشته باشند تا بتوانند در برابر تلفات زیاد آب، به دلیل دیواره سلولی انعطاف پذیری خود، زنده باقی بمانند.

سیتوپلاسم :

در بافت های مریستمی و سلول های جوان که حجم واکوئل سلول ها اندک بوده و دیواره نازک هستند، بخش اعظم آب سلول در سیتوپلاسم یافت می شود، در حالی که در سلول های بالغ به دلیل بزرگ شدن حجم واکوئل، سیتوپلاسم معمولا فقط یک لایه نازک بوده و ممکن است تنها ۵ تا ۱۰% آب سلول را تشکیل

دهد. معمولا بخشی از آب سیتوپلاسم با پیوند هیدروژنی جذب پروتئین هایی می شود که چارچوب پروتوپلاسم را تشکیل می دهند. از آن جایی که تغییرات مقدار آب سیتوپلاسم بر ساختار پروتئین ها اثر می گذارد، میزان آب سیتوپلاسم بسیار مهم است. هنگامی که تبخیر آب زیاد بوده و یا هنگامی که غلظت محلول خارج سلول بیشتر از داخل سلول باشد، آب از سلول خارج شده و سلول چروکیده می شود.

واکوئل ها:

در بافت های گیاهی مثل سلول های پارانشیمی بالغ، برگ ها، ساقه ها و ریشه ها حدود ۵۰ تا ۸۰% آب سلول در واکوئل ها قرار دارد. این آب معمولا حاوی مقادیر قابل ملاحظه ای از مواد حل شده، به خصوص قند ها، نمک ها و گاهی اسیدهای آلی و رنگدانه هایی مثل آنتو سیانین می باشد. ممکن است شیره واکوئلی دارای پتانسیل اسمزی برابر با ۱- تا ۳- مگاپاسکال باشد. واکوئل ها سیستم اسمزی ایجاد می کنند که خود باعث ایجاد فشار آماس (پتانسیل فشاری مثبت) نکته جالب توجه این است که چون اثر مواد حل شده بر روی کاهش پتانسیل اسمزی درون سلول و به خصوص واکوئل به تعداد ذرات حل شده (i) و نه جرم و خصوصیات شیمیایی آن ها بستگی دارد، بنابراین مولکول های بزرگی مانند پروتئین ها، اسید های نوکلئیک و پلی ساکارید ها در مقایسه با جرم برابری از اجزای مونومری خود (اجزای تشکیل دهنده آن ها) دارای اثر بسیار کمتری بر روی پتانسیل اسمزی یک محلول می باشند.

تغییرات وضعیت آب در سلول

زمانی که یک سلول آب خود را از دست می دهد، پتانسیل آب آن کاهش یافته و محتویات سلول غلیظ تر می شود. در سلول های گیاهی، از آن جایی که معمولا میزان آب سلول زیاد است و فضاهای خالی که به وسیله هوا پر شده باشند وجود ندارند، پتانسیل ماتریک ناچیز و در حد صفر در نظر گرفته می شود. همچنین، بجز در درختان بلند قامت، پتانسیل ثقلی سلول های گیاهی ناچیز بوده و در محاسبه پتانسیل آب سلول از آن صرف نظر می شود. بنابراین، از آن جایی که پتانسیل آب سلول با توجه به زیر بدست می آید.

$$\Psi W(p)= \Psi s(p)+ \Psi p(p)$$

تغییرات روابط آب سلول را می توان به صورت رابطه زیر بیان می شود

$$d\Psi w(p)= d\Psi s(p)+d\Psi p(p)$$

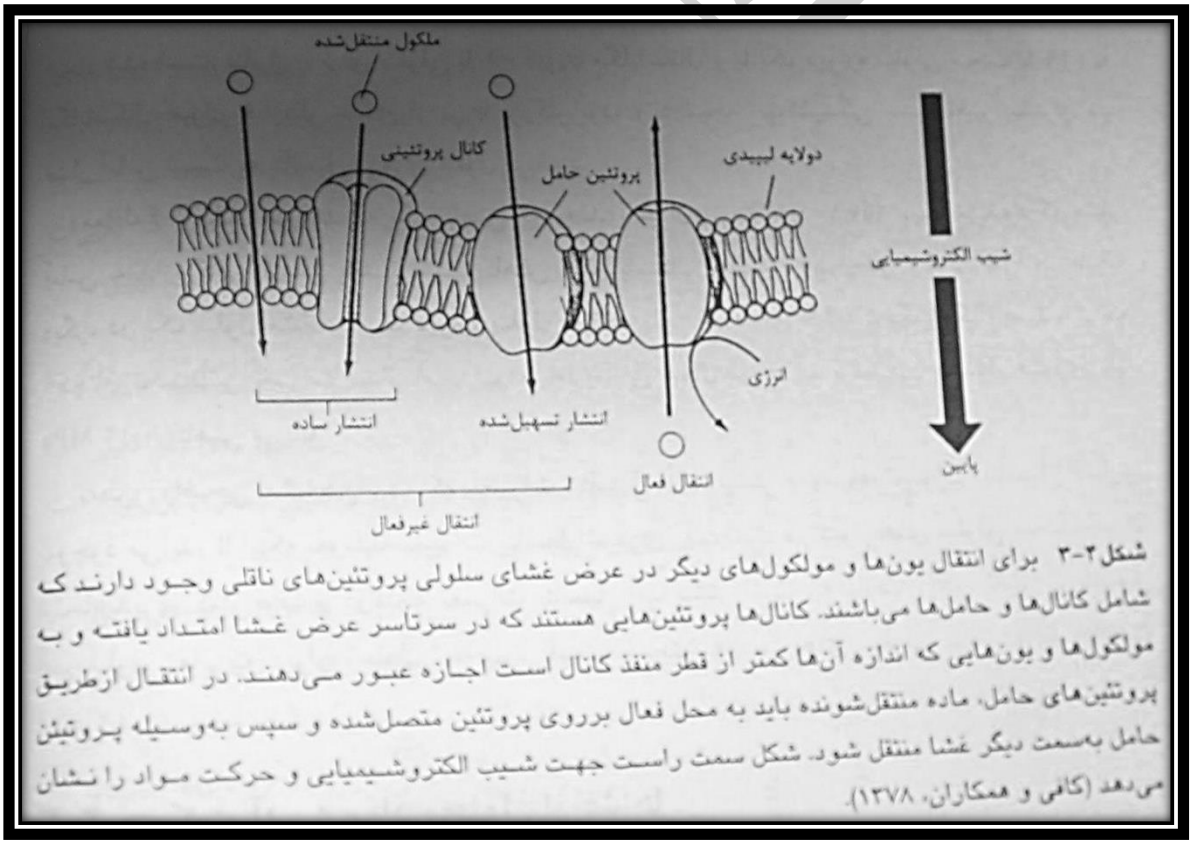
p نشان دهنده فضای درون سلول یا پروتوپلاست است.

که در این روابط $d\Psi w(p)$ تغییرات پتانسیل آب پروتوپلاست (p)، $d\Psi s(p)$ تغییرات پتانسیل اسمزی پروتوپلاست و $d\Psi p(p)$ تغییرات پتانسیل فشاری پروتوپلاست است. رابطه بالا نشان می دهد که تغییرات پتانسیل آب شامل مجموع تغییرات پتانسیل اسمزی و فشار آماس است. این رابطه سرعت تغییرات را نشان نداده، اما اندازه تغییرات بین دو وضعیت تعادل را نشان میدهد.

۳- حرکت آب و مواد محلول از غشاء:

انتقال فعال و غیر فعال:

مواد محلول می توانند به دو طریق فعال و غیر فعال از غشای سلولی عبور کنند. انتقال فعال مواد نیاز به انرژی متابولیکی دارد و معمولا در خلاف جهت شیب الکتروشیمیایی ماده مورد نظر صورت می گیرد، در حالی که در انتقال غیر فعال مواد محلول بدون صرف هیچ گونه انرژی و در جهت شیب الکتروشیمیایی منتقل می شوند. لازم به ذکر است که دو عامل اختلاف غلظت و اختلاف ولتاژ الکتریکی در دو سمت غشا سبب ایجاد اختلاف الکترو شیمیایی در دو طرف غشا شده و سبب انتقال املاح در عرض غشا می شوند. برای انتقال یون ها و مولکول های دیگر در عرض غشای سلولی پروتئین های ناقلی وجود دارند که شامل کانال ها و حامل ها می باشند.



شکل ۳-۳ برای انتقال یون‌ها و مولکول‌های دیگر در عرض غشای سلولی پروتئین‌های ناقلی وجود دارند که شامل کانال‌ها و حامل‌ها می‌باشند. کانال‌ها پروتئین‌هایی هستند که در سرتاسر عرض غشا امتداد یافته و به مولکول‌ها و یون‌هایی که اندازه آن‌ها کمتر از قطر منفذ کانال است اجازه عبور می‌دهند. در انتقال ازطریق پروتئین‌های حامل، ماده منتقل‌شونده باید به محل فعال برروی پروتئین متصل‌شده و سپس به‌وسیله پروتئین حامل به‌سمت دیگر غشا منتقل شود. شکل سمت راست جهت شیب الکتروشیمیایی و حرکت مواد را نشان می‌دهد (کافی و همکاران، ۱۳۷۸).

به طور کلی کانال ها پروتئین هایی هستند که در سرتاسر عرض غشا امتداد یافته و به مولکول ها و یون ها یی که اندازه آنها کمتر از قطر منفذ کانال است اجازه عبور می دهند. در انتقال از طریق پروتئین های حامل ماده منتقل

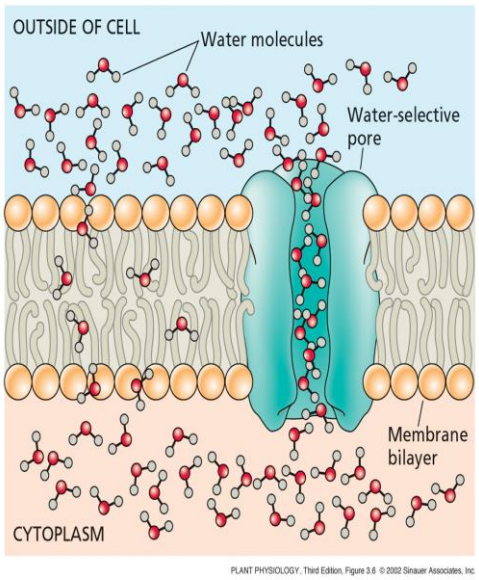
شوند باید به محل فعال بر روی پروتئین متصل شود و سپس به وسیله پروتئین حامل به سمت دیگر غشا منتقل گردد. معمولا ماده منتقل شونده قبل از عبور از عرض غشا و پس از اتصال به پروتئین حامل، به شکلی که سبب سهولت انتقال آن می شود تغییر شکل یافته و پس از عبور از عرض غشا مجددا به شکل قبلی خود بر می گردد. انتقال مواد به وسیله پروتئین های حامل می تواند به صورت فعال و غیر فعال انجام گیرد. انتقال فعال مواد از طریق مولکول های حامل، پمپ مواد و انتقال غیر فعال به وسیله مولکول های حامل، انتشار تسهیل شده نامیده می شود.

مکانیزم اسمز:

در غشاهای سلولی اسمز (osmosis) باعث حرکت آب در عرض غشاها می شود و بر خلاف جریان توده ای و انتشار، هم اختلاف غلظت املاح که نشان دهنده میزان فشار اسمزی است و هم اختلاف فشار در انتقال آب از طریق غشاهای سلولی نقش دارند. لازم به ذکر است که در انتقال آب به وسیله جریان توده های تنها اختلاف فشار سبب انتقال آب شده و در انتقال آب به وسیله انتشار تنها اختلاف غلظت املاح سبب انتقال آب می شود. اختلاف غلظت و فشار در دو سمت غشا جهت و میزان آب از عرض غشای سلولی را تعیین می کند که به مجموع این دو عامل اختلاف پتانسیل شیمیایی آب یا اختلاف پتانسیل آب می گویند.

Water across plant membranes

- There is **some** diffusion of water directly across the bi-lipid membrane.
- ***Auqaporins***: Integral membrane proteins that form water selective channels – allows water to diffuse faster
  - ***Facilitates water movement in plants***
- Alters the ***rate*** of water flow across the plant cell membrane – ***NOT direction***



از آنجایی که منافذ غشای پلاسمایی دارای قطر کمی هستند، آب با مکش بالایی در آن ها نگه داشته می شود. نیروی اسمزی که به وسیله مواد محلول در درون سلول ایجاد می شود از طریق منافذ غشای پلاسمایی و تقریبا به طور همزمان به دیواره سلولی و فضای اپوپلاست و در نتیجه به سرتا سر گیاه منتقل می شود. در نهایت این مکش ایجاد شده برای جذب آب به ریشه ها و خاک نیز رسیده و سبب جذب آب از خاک می شود. وجود فشار منفی در منافذ غشای پلاسمایی وجود داشته و این مکش می تواند به نقاط مختلف گیاه مانند آوندهای چوبی و اپوپلاست نیز منتقل شود.

به هر حال، وجود منافذ منتقل کننده آب در غشا بر این نکته دلالت دارد که میزان و سرعت انتقال آب به درون سلول باید با توجه به منافذ موجود در غشا متغییر باشد. نوع و خصوصیات تنظیمی منافذ نیز بر میزان و سرعت انتقال آب موثر است. با این وجود، در شرایط تعادل پتانسیل، زمانی

که جریان آب خالص وجود ندارد، وضعیت آب به وسیله تعداد یا خصوصیات این منافذ غشایی تحت تاثیر قرار نمی گیرد.

حرکت آب از غشاء:

میزان سهولت حرکت آب از عرض غشای سلول نشان دهنده میزان سهولت آب کشیدگی و یا آب دار شدن سلول است. میزان آب کشیدگی به فراهمی آب و همچنین وجود موانع محافظ جهت جلوگیری از دست رفتن آب و همچنین سرعت از دست رفتن آب بستگی دارد.

لازم به ذکر است که در سلول ها به دلیل اینکه سرعت انتقال آب زیاد است، سرعت آب کشیدگی و آب دار شدن سلول ها زیاد بوده و به ندرت بیشتر از ۵ دقیقه می باشد. فعالیت های متابولیکی داخل سلول که سبب تغییر غلظت املاح درون سلول می شوند، می توانند سبب تاخیر یا جلوگیری از آب کشیدگی سلول ها شوند.

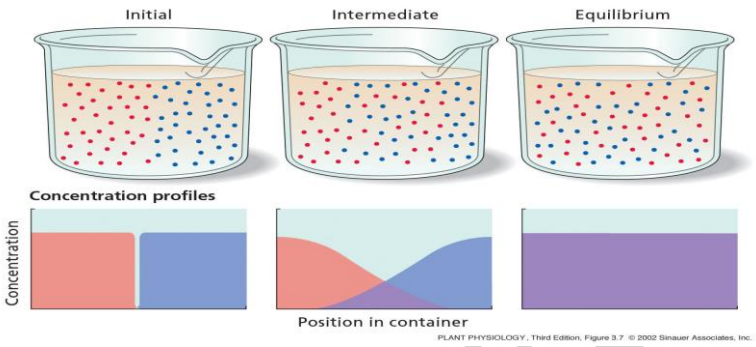
تنظیم اسمزی:

با افزایش خشکی خاک، پتانسیل آب خاک کاهش یافته و در نتیجه سلول های گیاهی برای تنظیم وضعیت آب خود و حفظ پتانسیل فشاری مناسب برای ادامه رشد سلول و انجام فعالیت های حیاتی آن، میزان مواد محلول را سبب کاهش پتانسیل اسمزی سلول می شوند، افزایش می دهند. بنابراین، این سلول ها از طریق افزایش قدرت جذب آب، جذب آب را افزایش می دهند. این مسئله سبب افزایش پتانسیل فشاری، متورم ماندن

سلول و حفظ اعمال متابولیک آن می گردد. این پدیده تنظیم اسمزی نامیده می شود.

DIFFUSION

- Diffusion works ***down*** a concentration gradient. Leads to the gradual mixing of molecules & eventual dissipation of conc. Differences.
- It is rapid over short distances, but extremely slow over long distances



به نظر می رسد که اکثر گیاهان این قابلیت را دارند تا از طریق تجمع مواد اسمزی سازگار با سیتوپلاسم و غیر خسارت زا برای سلول (مواد اسمزی که تاثیر منفی بر متابولیسم سلول ندارند) پتانسیل اسمزی درون سلول را کاهش دهند. افزایش تجمع این مواد، که عمدتا در واکوئل سلول صورت می گیرد، عمدتا از طریق افزایش سنتز آن ها در سلول صورت گیرد. در این ارتباط تبدیل مواد و مولکول های بزرگی که نقش زیادی در کاهش پتانسیل اسمزی سلول ندارند به موادی که دارای اثر اسمزی بیشتری هستند، بسیار مهم است. سوربیتول، گلایسین، بتائین و پرولین نمونه هایی از این مواد هستند. این ترکیبات قطبی و بسیار محلول بوده و تاثیر منفی بر فعالیت آنزیم ها و متابولیسم سلول ندارند.

به نظر می رسد که اکثر گیاهانی که توانایی تحمل تنش خشکی بیشتری دارند، قادرند تا در شدت های تنش بالاتر تنظیم اسمزی را ادامه داده و فشار آماس خود را حفظ کنند. تنظیم اسمزی سبب می شود تا این گیاهان جذب آب از خاک را حتی در

پتانسیل های پایین آب خاک ادامه دهند. به هر حال، زمانی که سلول های گیاه تحت تاثیر آب کشیدگی یا شوری بالا قرار می گیرند، انجام توازن اسمزی مشکل می شوند. از دست رفتن آب و عدم خروج مواد محلول سبب تجمع غلظت های بالای املاح در تعدادی از اجزای سلولی می گردد. این مسئله می تواند سبب تخریب ساختمان سلول، شکستن غشای واکوئل و غشای پلاسمایی شود. بنابراین، تحمل به آب کشیدگی سلول ها تا حدود زیادی به خصوصیات غشاها در مقابل پارگی و نشت بستگی دارد.

نکته: قسمت هایی که با رنگ قرمز می باشند اهمیت بیشتری داشته و قسمت هایی که آبی رنگ می باشند (زیر آن قسمت خط کشیده شده) حذف می باشد.

جلسه اول