سیگنال‌های الکتریکی و کاربرد آن‌ها در گیاهان

حمیدرضا خداجو ماسوله
کارشناس زیست‌شناسی- دانشگاه گیلان
ژیلا رحیمی
کارشناس ارشد فیزیولوژی گیاهی - دبیر زیست‌شناسی ناحیهٔ ۲ رشت

کلیدواژه‌ها: پتانسیل عمل، پتانسیل موجی آهسته، سیگنال‌های الکتریکی در گیاهان، انتقال سیگنال در گیاهان.

مقدمه

پتانسیل‌های عمل (AP) در گیاهان، اولین‌بار توسط دانشمندی به نام بوردون ساندرسون۱ با تحریک برگ‌های گیاه Dionaea مورد بررسی قرار گرفت. در سال ۱۹۳۰ پتانسیل‌های عمل (AP) با وارد کردن میکروالکترودهایی در سلول‌های Nitella قبل از آنکه اولین ثبت درون‌سلولی از پتانسیل‌های عمل (AP) در سلول‌های جانوران اتفاق بیفتد ثبت شدند. در سال ۱۹۵۰ دانشمندی توانست پخش شدن و گسترش سیگنال‌های الکتریکی را در گیاه *Mimosa pudica* ثابت کند و نشان دهد که این سیگنال‌ها دارای ویژگی‌هایی مشابه پتانسیل‌های عمل (AP) در اعصاب جانوران‌اند. همچنین در سال ۱۹۸۴ کانال‌های یونی به‌عنوان پایه و دلیل به‌وجود آمدن پتانسیل‌های عمل (AP) در گیاهان کشف شدند. اخیراً کشف شده است که بیشتر محرک‌های سیستم عصبی جانوران، مانند میانجی‌های عصبی نظیر استیل کولین و پیام‌رسان‌های سلولی نظیر کالمودولین و موتورهای سلولی نظیر اکتین، در گیاهان نیز وجود دارند. با اینکه این تجهیزات سلولی شبه‌عصبی موجود در گیاهان هیچگاه به پیچیدگی آنچه در اعصاب جانوران یافت می‌شود، نیستند؛ اما یک شبکهٔ عصبی ساده را، مخصوصاً در آوند آبکشی به‌وجود می‌آورند که مسئول ارتباطات در مسافت‌های طولانی در پیکرهٔ گیاه‌اند.

انواع سیگنال‌های الکتریکی

پتانسیل عمل

پتانسیل‌های عمل[۲] (AP) نوعی پیام الکتریکی هستند که به سرعت گسترش پیدا می‌کنند و در جانوران بسیار شناخته شده‌اند. انتقال این پیام‌های الکتریکی در آکسون‌ها کوتاه‌مدت است (در حدود چندهزارم ثانیه) اما با سرعتی ثابت منتقل می‌شود و دامنهٔ ثابتی را حفظ می‌کند. انتقال این پیام‌های الکتریکی از قانون همه یا هیچ پیروی می‌کند. بنابراین، هنگامی که اندازهٔ محرک به آستانهٔ تحریک می‌رسد، افزایش بیشتر قدرت محرک، تغییری در دامنه و شکل منحنی AP ایجاد نمی‌کند؛ به‌عبارت دیگر پاسخ یا دپولاریزاسیون کامل و یا عدم دپولاریزاسیون است.

همان‌طور که مکانیسم یونی تولید AP در آکسون‌های اعصاب جانوران به ورود یون Na^+ به داخل غشا (دپولاریزاسیون) و خروج یون K^+ از درون غشا (رپولاریزاسیون) بستگی دارد، تحریک سلول‌های گیاهی به یون‌های Cl^-، Ca^{2+} و K^+ بستگی دارد. بهترین مطالعه در مورد AP در گیاهان در سلول‌های بزرگ درون ریسه‌ای جلبک سبز *Chara* و *Nitella* انجام گرفته است. این سلول‌ها دارای جریان سیتوپلاسمی شدیدی هستند که در صورت انتشار پتانسیل‌های عمل (AP)، شدت این جریان کاهش می‌یابد و از ادامه یافتن آن جلوگیری می‌شود. در مجموع کانال‌های یونی Cl^-، Ca^{2+} و K^+ به سلول‌های گیاهان این امکان را می‌دهند تا با استفاده از تغییر فعالیت الکتریکی خود، به تغییرات محیطی پاسخ دهند. این جابه‌جایی یون‌ها طی انتقال AP در درختان با استفاده از آنالیز پراش اشعهٔ X و بازدارنده‌های کانال یونی به اثبات رسیده است.

پتانسیل موجی آهسته

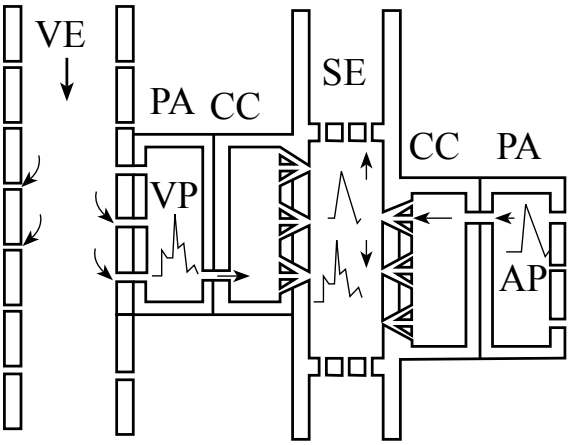
پتانسیل‌های موجی آهسته[۳] (VP) شامل سیگنال‌هایی‌اند که به وسیلهٔ جراحت و برش اندام‌های گیاهی و حرارت تولید می‌شوند. این

عمل

پتانسیل‌ها در گونه‌های متعددی، از قبیل جوانه‌های خیار و نخودفرنگی و همچنین در گونه‌های درختی مانند *Vitis vinifera* مورد بررسی و مطالعه قرار گرفته‌اند. تفاوت اساسی آن‌ها با پتانسیل‌های عمل (AP)، در طول دپولاریزاسیون‌های با تأخیر و طیف وسیعی از تنوع و بی‌ثباتی است. پتانسیل‌های موجی آهسته (VP) با تغییر شدت محرک، تغییر می‌کنند و نمی‌توانند به‌طور دائمی خود را حفظ کنند و به‌صورت یک تغییر محلی در شکل‌های فشار هیدرولیک موجی یا مواد شیمیایی در طول آوند چوبی مرده منتقل می‌شوند. منحنی و سرعت VP با افزایش فاصله از مکان آسیب‌دیده کاهش می‌یابد که دلیل آن در عبور VP از نواحی مردهٔ بافت گیاهی و وابستگی آن به خاصیت کششی آوند چوبی است. زمانی که رطوبت به حد اشباع می‌رسد، کشش آوند چوبی بسیار کم و ناچیز می‌شود و در نتیجه VP تولید نمی‌شود. در گیاه *M.pudica* برش رأس یک برگچه (جراحت) باعث تولید VP در ساقه می‌شود که نسبت به AP دارای فرم و شکلی بی‌ترتیب و دورهٔ زمانی طولانی‌تر است. VP برخلاف AP ، در طول ساقهٔ یک گروه از برگچه‌ها عبور و به برگچه‌های کناری سرایت می‌کند و باعث تا شدن تمام جفت برگچه‌ها می‌شود، در حالی که انتقال AP به مسافت‌های کوتاه، مثلاً در یک گروه از برگچه‌ها، محدود می‌شود. مکانیسمی که طی آن موج هیدرولیک می‌تواند باعث شود تا یک پاسخ الکتریکی محلی در سلول‌های همسایه به‌وجود آید هنوز کشف نشده است. شاید نفوذ ناگهانی مقادیر زیاد آب به داخل سلول‌های زنده می‌تواند منجر به کشیدگی غشای پلاسمایی و بنابراین تأثیر بر کانال‌های یونیِ حساس به تحریکات مکانیکی شود یا بر اثر انتقال یک مادهٔ شیمیایی، کانال‌های وابسته به لیگاند فعال شوند.

روش‌های انتقال سیگنال

بعد از اینکه یک سیگنال الکتریکی در سیمپلاست تولید شد، می‌تواند از طریق پلاسمودسم‌ها به سایر سلول‌های سیمپلاسمیک منتقل شود. اگر اطلاعات باید به نواحی دورتر از گیاه منتقل شوند، انتقال سیگنال‌های الکتریکی در طول آوند آبکشی مورد استفاده قرار می‌گیرد (شکل ۱، عناصر غربالی). آوند آبکشی در تمام طول یک گیاه سالم به‌صورت ادامه‌دار پخش شده است و به‌دلیل اندازهٔ نسبتاً بزرگ و منافذ باز صفحات غربالی و پیوستگی غشای پلاسمایی و شبکهٔ اندوپلاسمی (ER) به‌نظر می‌رسد عناصر غربالی برای انتقال سیگنال‌های الکتریکی طی مسافت‌های طولانی مناسب باشند. پلاسمودسم‌ها احتمالاً باعث تداوم و افزایش سرعت تحریک می‌شوند و راه را برای گسترش جانبی AP از سلول‌های همسایه به عناصر غربالی (SEs) و سلول‌های همراه (CC) هموار می‌کنند (شکل ۱، راست). انتقال سیگنال‌های الکتریکی در طول لوله‌های غربالی، توسط



شکل ۱. ارتباطات الکتریکی طی مسافت‌های طولانی. یک AP (راست) می‌تواند طی مسافت‌های کوتاه در پلاسمودسم‌ها انتشار یابد و پس از آنکه به کمپلکس عناصر غربالی و سلول‌های همراه (SE/CC) رسید، در مسافت‌های طولانی در طول غشای پلاسمایی عناصر غربالی در هر دو مسیر منتقل شود. در مقابل یک VP در غشای پلاسمایی سلول‌های پارانشیمی نزدیک آوندهای چوبی (VEs) توسط یک موج هیدرولیک (با استفاده از نیروی محرکهٔ آب) یا مواد جراحتی تولید می‌شود. به دلیل آنکه پتانسیل‌های موجی آهسته (VP) در عناصر غربالی (SEs) اندازه‌گیری شده‌اند، حدس زده می‌شود که آن‌ها در طول شبکهٔ پلاسمودسم‌ها عبور می‌کنند و به گذرگاه آوند آبکشی می‌رسند. همچنین برخلاف پتانسیل‌های عمل (AP)، منحنی آن‌ها با افزایش فاصله از مکانی که تولید شده‌اند، کاهش می‌یابد.

همان‌طور که مکانیسم یونی تولید AP در آکسون‌های اعصاب جانوران به ورود یون Na^+ به داخل غشا (دپولاریزاسیون) و خروج یون K^+ از درون غشا (رپلاریزاسیون) بستگی دارد، تحریک سلول‌های گیاهی به یون‌های Ca^{2+}، Cl^- و K^+ بستگی دارد

کانال‌های یونی موجود در غشای پلاسمایی آن‌ها تحقق پیدا می‌کند. بعضی از این کانال‌ها شناسایی شده‌اند که عمدتاً کانال‌های پتاسیمی (K^+) و همچنین کانال‌های کلسیمی (Ca^{2+}) می‌باشند. هنگامی که گیاه آسیب می‌بیند، آوندهای چوبی (VEs) به‌طور ناگهانی کشش خود را از دست می‌دهند که این امر منجر به تولید VP و گسترش فراگیر دپولاریزاسیون‌های حاصل از آن می‌شود. این موج هیدرولیک به تغییرات محلی در جریان یونی موجود در کانال‌های حساس به تحریک مکانیکی سلول‌های زندهٔ مجاور تبدیل می‌شود. پس از آنکه VP در این سلول‌ها تولید شد، می‌تواند به‌صورت جانبی از طریق

جدول ۱

تحریک	سیگنال	گیاه	تأثیر فیزیولوژیک	منابع
مکانیکی	AP	*Dionaea*	بستن برگ دامی شکل ترشح آنزیم‌های گوارشی	Sibaoka 1969
مکانیکی	AP	*Drosera*	پیچیدن برگ حساس به دور حشره	Williams & Pickard 1972a, b
شوک سرما، مکانیکی	AP	*Mimosa*	تنظیم حرکات برگ	Fromm & Eschrich 1988a,b,c; Sibaoka 1966, 1969
الکتریکی	AP	*Chara*	پایان دادن به جریان سیتوپلاسمی	Hayama, Shimmen & Tazawa 1979
گرده‌افشانی	AP	*incarvilea Hibiscus*	افزایش فرایند تنفس	Sinyukhin & Britikov 1967; Fromm Hajirezaei & Wilke 1995
آبیاری دوباره	AP	*Zea*	افزایش تبادلات گازی	Fromm & Fei 1998
شوک سرما	AP	*Zea*	کاهش در نقل و انتقال آوند آبکشی	Fromm & Bauer 1994
حرارت	VP	*Solanum*	تحرک بیان ژن (pin۲) و بیوسنتز جاسمونیک اسید	Fisahn et al. 2004
حرارت	VP	*Mimosa Populus*	کاهش زودگذر و موقتی فرایند فتوسنتز	Koziolek et al. 2004; Lautner et al. 2005

پلاسمودسم‌ها به عناصر غربالی منتقل شود و از آنجا در مسافت‌های طولانی انتقال یابد (شکل ۱). از طرف دیگر، مقداری از مواد تولید شده بر اثر جراحت (مواد جراحتی) می‌توانند در آوند چوبی به وسیلهٔ موج هیدرولیک انتقال یابند و به وسیلهٔ کانال‌های وابسته به لیگاند، VP تولید کنند.

تأثیرات و کاربردهای فیزیولوژیکی سیگنال‌های الکتریکی

صرف نظر از تفاوت‌های این دو مکانیسم تحریکی یعنی AP و VP، هر دو نوع این سیگنال‌ها از توانایی انتقال اطلاعات به سلول‌های دورتر نسبت به تحریک محلی و ناحیه‌ای برخوردارند که باعث می‌شود عملکرد مناسبی از خود نشان دهند. سیگنال‌های الکتریکی در گیاهان وظایف متعددی بر عهده دارند که در (جدول ۱) به برخی از آن‌ها اشاره شده است. گیاهان حشره‌خوار نمونه‌های معروفی هستند که انتقال سیگنال‌ها در مسافت‌های کوتاه را به خوبی نشان می‌دهند. برای مثال گیاه *Drosera* و گیاه *Dionaea* که در مکان‌هایی با فقر نیتروژن زندگی می‌کنند، از پتانسیل‌های عمل (AP) و برگ‌های دامی شکل تخصص‌یافته برای به دام انداختن حشرات استفاده می‌کنند تا بتوانند منبع نیتروژنی خود را تأمین کنند. در گیاه *Dionaea*، گرفتن حشره با آزاد شدن کلسیم به داخل سیتوسل سلول‌های حساس آغاز

بعد از اینکه یک سیگنال الکتریکی در سیمپلاست تولید شد، می‌تواند از طریق پلاسمودسم‌ها به سایر سلول‌های سیمپلاسمیک منتقل شود

می‌شود که با تحریک مکانیکی یکی از کرک‌های حساس (کرک‌های ماشه‌ای) صورت می‌پذیرد. در ادامه یک AP تولید می‌شود در حالی که هیچ‌گونه پاسخی از دام (برگ تخصص‌یافته) مشاهده نمی‌شود، اما اگر فقط یکی از کرک‌های حساس در مدت ۴۰ ثانیه بعد از اولی تحریک و در نتیجه خم شود، این بار یک AP بسیار سریع با سرعت ۲۰ سانتی‌متر بر ثانیه تولید و منتقل می‌شود که باعث بسته شدن سریع دام (برگ تخصص‌یافته) می‌گردد. پس از بسته شدن دام، آنزیم‌های

گوارشی ترشح می‌شوند تا شکار را تجزیه کنند. فرایند تولید شدن دو AP، گیاه را در برابر تحریکات اتفاقی محافظت می‌کند، اما این مسئله کـه چگونه دام نوعی حافظهٔ درونی دارد و فقط به دومین AP تولید شده پاسخ می‌دهد، همچنان به‌عنوان یک سؤال باقی مانده است.

در گل‌های *Hibiscus*، پدیده گرده‌افشانی باعث تحریک و تولید دسـته‌هایی ۱۰ الی ۱۵ عددی از AP می‌شـود (تحریک ناگهانی و مکـرر) و نتیجهٔ آن افزایش موقتی و زودگذر سـرعت فرایند تنفس در تخمدان می‌شـود که نشـان‌دهندهٔ آمادگی متابولیسمی آن برای لقاح اسـت. در مقابل، دادن شوک سـرمایی به کلاله منجر به تولید سـیگنال AP با دورهٔ زمانـی متفاوت می‌شـود. جراحت نیز باعث ایجاد یک دپولاریزاسیون شدید با شکلی نامنظم می‌شود (VP). هر دو تحریک بالا، یعنی سـرما و جراحت باعث کاهش خود به خودی سـرعت فرایند تنفس در تخمـدان و همچنین باعث کاهش غلظت مواد متابولیسمی می‌شـوند. انتقال سیگنال‌ها در مسافت طولانی از طریق گذرگاه آوند آبکشی، یکی از مکانیسم‌های معروف در بسیاری از گیاهان اسـت. در گیاه ذرت، پتانسـیل‌های عمل (AP) با آبیاری

گیاهان حشره‌خوار نمونه‌های معروفی هستند که انتقال سـیگنال‌ها در مسـافت‌های کوتاه را به خوبی نشـان می‌دهند

دوبارهٔ گیاه در خاک خشک تولید و باعث افزایش تبادلات گازی CO_2 و H_2O در برگ‌ها می‌شـوند. در گیاه *Mimosa*، هر دو نوع سیگنال AP و VP باعث تا شدن هماهنگ و دسته‌جمعی برگچه‌ها می‌شوند (شکل ۱) که باعث می‌شود تا برگ مرده به‌نظر برسد و برای گیاه‌خوار احتمالی جذاب نباشد. صرف نظر از نقش سیگنال‌های الکتریکی در تنظیم حرکات برگ، ثابت شـده است که سیگنال‌های الکتریکی بر فرایند فتوسـنتز در گیاه *Mimosa* تأثیـر می‌گذارند. حرارت دادن[4] به یک برگچه باعث تولید VP می‌شـود که به سرعت به برگچه‌های همسـایه منتقل می‌شود تا سرعت جذب CO_2 را در شبکه به شدت کاهش دهد و همچنین باعث کاهش میزان الکترون تولیدی و انتقال آن در فتوسیسـتم II (PSII) می‌شود. درست مانند گیاه *Mimosa*، تحقیقات دیگر روی درختان سپیدار نشان می‌دهد که حرارت دادن به یک برگ باعث تولید سیگنال‌های الکتریکی می‌گردد که در طول شاخه منتقل می‌شود و به برگ‌های کناری در شاخهٔ مجاور می‌رسد که این خود باعث کاهش موقت سـرعت جذب CO_2 در شبکه و نیز باعث کاهش موقت میزان الکترون تولیدی و انتقال آن در فتوسیستم II (PSII) می‌شود.

نتیجه و چشم‌انداز

برای آنکـه ویژگی‌ها و اهمیـت فیزیولوژیک سـیگنال‌های الکتریکی در گیاهان معرفی شـود، دو نمونـه از این سـیگنال‌ها را انتخاب کردیم که عبارت‌انـد از: AP و VP. ویژگی‌هـای آن‌هـا در ارتباط بـا عملکردهایشـان در فیزیولوژی گیاهی مورد بحث و بررسی قرار گرفت. به‌طور کلی دانش سـیگنال‌های الکتریکی در گیاهان می‌تواند به از هم گشـودن ماهیت اطلاعات رد و بدل شـده در سلول‌های گیاهی و همچنین اندام‌ها کمک کند و منجر به ایجاد سلول‌هایی فوق‌العاده و جدید شود. مطالعات آینده به سـمتی پیش می‌رود که درک بهتری از مکانیسـم کنترل‌کننده، سـیگنال‌های الکتریکـی، هماهنگـی بیـن جریان‌هـای یونی، پاسـخ‌های فیزیولوژیـک و شـناخت مولکولی از انواع مختلف کانال‌ها که در انتقال سیگنال‌های الکتریکی شرکت می‌کنند، به دست دهد.

پی‌نوشت‌ها

1. Burdon Sanderson
2. Action Potential
3. variation Potential
4. Flaming

منبع

1. JORG FROMM & SILKE LAUTNER, **Electrical signals and their physiological significance in plants**, *Plant Cell and Environment* (2007) 30, 249-257.