



ارائه شده توسط:

سایت ترجمه فا

مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده

از نشریات معتبر

انتقال k^+ در گیاهان: فیزیولوژی و بیولوژی مولکولی

خلاصه :

پتاسیم یک ماده مغذی ضروری است که بیشترین فراوانی را در میان کاتیون ها در سلول های گیاهی دارد. گیاهان سیستم های گوناگون و گسترده ای برای گرفتن k^+ ، کاتالیز k^+ و گرفتن آن از طریق طیف های وسیعی از غلظت های خارجی دارند. k^+ میانجی (واسطه) در گیاهان بخوبی برای انتشار به محیط خارج حرکت دارند. انتقال k^+ پاسخی است به تغییرات خارجی در ذخیره k^+ در حضور دیگر یونها در ریشه اطراف و در طیف های مختلف استرس های گیاهی که از طریق سیگنال های شیب Ca^{+2} و تنظیم پروتئینی انجام می شود. این مقاله به طور خلاصه مشخصات مولکولی نقل و انتقالات k^+ را بیان می کند و آزمون این که چطور این اطلاعات ، بررسی فیزیولوژیکی انتقال k^+ را پشتیبانی می کند و همین در تغییرات محیطی پاسخ های به استرس را در گیاهان مطالعه می کند.

مقدمه:

پتاسیم یکی از مواد مغذی ضروری برای رشد و نمو گیاه است که از فراوان ترین کاتیون ها در سلول های گیاهی و بیشتر از 10٪ وزن خشک گیاه را شامل می شود. ریشه های گیاه k^+ را از غلظت های خارجی در رنج وسیعی میگیرند که معمولا از 0.1 تا 10mM متغییر است. بعضی اوقات ، مقدار بالاتری از k^+ در صورتی که در بیشتر نواحی زیر کشت مانند برنج در جنوب شرقی آسیا تقلیل پتاسیم خاک کاهش میزان محصول را تهدید می کند مشاهده شده است. می دانیم که دیگر استرس های محیطی مانند سمیت فلزات ، شوری و هوا تاثیر مضر روی گرفتن k^+ و انتقال آن توسط گیاه دارد و بعضی استرس ها با افزایش مقدار k^+ بهبودی می یابد . ارتباط بین k^+ و تولید محصول در دو مقاله اخیر مشخص شده است: یکی نقش k^+ در کاهش اثرات آفات بیماریها روی گیاه، دیگری اهمیت k^+ در شروع سمیت Na^+ (سدیم). استخراج k^+ از خاک و پخش آن در گیاه نیازمند حضور پروتئین های انتقالی موجود در غشا است تعداد زیادی از این انتقال دهنده ها در سطح مولکولی اکنون شناسایی شده اند و به عنوان انتقال دهنده های طبیعی k^+ ثابت شده اند. نقش فیزیولوژیکی این پروتئین ها در ورود اولیه k^+ انتشار و تقسیم و انتقال در گیاه بخوبی مشخص شده است. در حالی که بیشتر انتقال دهنده های مفروض k^+

و تنظیمات انتقال تحت بررسی است. مقاله حاضر با مختصری از عملکرد k^+ (طرز کار) شروع شد سپس بحث در مورد گروههای انتقال دهنده k^+ و تنظیم آن ها با توجه به انواع خاصی مانند فعالیت مفید k^+ و ساختمان غشایی ریشه انجام شد. بطور کلی ، می بایست تحقیقات در مورد انتقال k^+ در سلول و کل سطوح گیاه ارزیابی شود. انتظار ما این است که یک توضیح جدید برای انتقال k^+ از طریق اهمیت بالای آن در بیولوژی مولکولی و فیزیولوژی گیاه به دست آید.

:FunctionsofK+

عملکرد سیستم فتوسنتزی نیازمند k^+ است و فقدان k^+ فعالیت فتوسنتزی را کاهش می دهد. میزان کلروفیل و جایگاه تثبیت کربن را نیز کم می کند ، تحرک گیاه مانند باز و بسته شدن منفذ حرکات برگ و دیگر گرایش های گیاهی به وسیله تولید k^+ باعث اشباع غشا سلول گیاهی و فشار می شود. فشار اسمزی موجب تجمع k^+ در سلولها می شود و همچنین موجب تحریک سلولی و انبساط برگ می شود . k^+ حرکت زیادی در چرخه ای با مسافت طولانی بین ریشه ها و انشعابات شاخه در بافت چوبی و بافت لیفیدر سلول های گیاهی دارد . این بدیهی است k^+ در انتقال با نترات NO_3^- به اشعابات شاخه و سپس برگشت و جاگیری در ریشه به وسیله مالات وقتی که گیاه با NO_3^- تغذیه میشود و همچنین در انتقال k^+ با آمینواسیدها در بافت چوبی مشارکت دارد. گردش دوباره k^+ به عنوان منبع مهم k^+ در ریشه ها به ویژه با NO_3^- در رشد گیاه و رسیدن k^+ به بافت لیفی از ساقه ها نشان دهنده این است که k^+ وارد ریشه می شود . مقدار بالای نفوذپذیری سلول های گیاه به k^+ تاثیر روی توانایی یون به منظور نفوذ طولانی یا کوتاه مدت و تعدیل پتانسیل الکتریکی متفاوت در طول غشای پلاسمایی ($\Delta\Psi_{pm}$) که از ابتدا ایجاد شده توسط H^+ -ATPase تقویت می شود . این امر به آسانی دیده می شود که تغییرات در $[K^+]_{cyt}$ موجب قطبی شدن زیاد (کاهش k^+) یا غیر قطبی شدن (افزایش k^+) $\Delta\Psi_{pm}$ میشود . قابل ملاحظه است در بعضی گونه ها مانند برنج *Oryza Sativa* یا گندم آبدوست *Triglochinmaritima* یون آمونیوم NH_4^+ و سدیم Na^+ می توانند باعث تنظیم $\Delta\Psi_{pm}$ شوند. با این حال در بیشتر گیاهان $\Delta\Psi_{pm}$ فقط انتقال با دیگر یونها اصلاح میکند .

k^+ در غلظت های شایان در فضاهای واکوئلی و سیتوسولیک تجمع می یابد .سوراخ های k^+ سیتوسولیک در حالت های پایدار نمایان هستند . تخمین زده شده غلظت های k^+ سیتوسولیک $[K^+]_{cyt}$ رنج وسیعی بین 30 mm و

320 می باشد که تا 100 mm هم می رسد . تعیین این رنج ها و شدت هوموئستازی $[K^+]_{cyt}$ ، انعکاسها در بخش های ناسازگار از روش های مختلف استفاده می شود . انقباض درسوراخ های سیتوسولیک ، غلظت k^+ واکوئلی بسیار بالا بوده است بین 10-500 mm که وابسته به گیاه تحت بررسی و شرایط رشد k^+ می باشد . $[K^+]_{cyt}$ پایدار لازم است برای فعالیت آنزیمی نرمال اندازه گیری شود که در اثر سمیت یونی ناشی از سدیم بالا (Na^+) و آمونیوم (NH_4^+) ممکن است قطع شود .

میل ترکیبی بالای k^+ در انتقال یا (انتقال k^+ کارایی بالا) :

بیشتر مواد مغذی معدنی در ابتدا k^+ را از محیط خارجی در دو فاز می گیرند که با هم به عنوان دو مکانیسم گرفتن در غشا پلاسمایی توضیح داده می شود و در شرایط قابل اشباع ، توانایی جریان ، حساسیت متفاوت به رفتارهای فیزیکی و شیمیایی و مکانیسم قابل تشخیص است . سیستم انتقال با میل ترکیبی بالا (HATS) یک سیستم قابل اشباع کاتالیز فعال ترمودینامیکی است که k^+ در غلظت های پایین را بالا می برد ($< 1Mm$) .

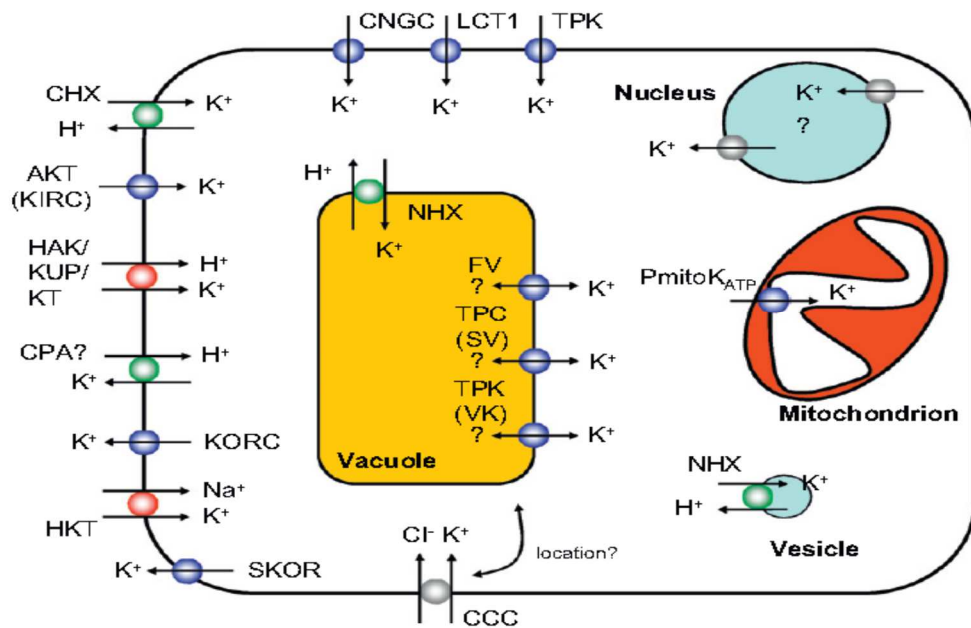
ورود فعال k^+ بواسطه متصل شدن به جریان غیرفعال ورود H^+ به سمت پایین در شیب الکتروشیمیایی است که توسط پمپ پروتئینی ATPase در غشای پلاسمایی حفظ می شود . با وجود برخی ناسازگاری ها (اختلافات) درباره استوکیومتری دقیق H^+/K^+ Symport این امر به صورت > 01 پذیرفته شده درباکتری و در سیستمهای قارچی اثبات شده است. در گیاهان مقدار K_M برای HATS رنجی از 13 mm تا 130mm و V_{MAX} بین 1/8 تا نزدیک به 150 mmol g₋₁ h₋₁ را بسته به سیستم های تحت بررسی متغیر است. مقدار HATS واسطه جریان ورودی K^+ با مقدار K^+ بافت در ارتباط است اگر چه واضح نیست که چطور گیاهان وضعیت K^+ را تفسیر می کنند و چه نسبت تعدیل کردن انتقال را به خود اختصاص می دهند.

HATS واسطه ورود K^+ به شدت توسط NH_4^+ کاهش می یابد به این صورت که کاهش مقدار K^+ و تجمع در حضور NH_4^+ که نشان دهنده سمیت NH_4^+ است. مکانیسمی که NH_4^+ از ورود K^+ جلوگیری می کند در HATS شاید در نتیجه رقابت مستقیم بین NH_4^+ و K^+ برای ورود به داخل سلول می باشد.

مشابه Na^+ توفقی در HATS نشان داده بود واسطه ورودی K^+ به ویژه در $[Na^+]_{ext}$ در حد میلی مولار هر چند مطالعات کم دلالت بر این دارد که Na^+ تاثیر ضعیفی دارد یا در واقع HATS میانجی ورود K^+

اطلاعات مختلف درباره تاثیرات Na^+ ناشی از تغییرات در سیستم های آزمایشی (بین سیستم های بیان هترولوگی، غیر مستقیم ریشه ها و گیاهان سالم یا بین سنجش غیرمستقیم و شبکه جاری) وجود دارد تحریک می کند.

شکل 1: خلاصه یافته ها و انتقال دهنده های یون پتاسیم یا K^+ در سلولهای ریشه گیاه



1. CNGC: کانالهای دایره ای ورود نوکلئوتید
2. LTC1: انتقال دهنده های کاتیونی با میل ترکیبی بالا
3. TPK: کانالهای پتاسیمی با یک جفت روزنه
4. CCC: انتقال دهنده های همکار کلراید/کاتیون
5. SKOR: ستون های خارجی یکسویه پتاسیم
6. HKT: انتقال دهنده های یون پتاسیم با میل ترکیبی بالا
7. KORC: کانالهای یکسویه خارجی یون پتاسیم
8. CPA: حمل کننده های دوطرفه H/کاتیون
9. HAK/KUP/KT: خانواده symporter های پتاسیم با میل ترکیبی بالا
10. KIRC: کانالهای یکسویه داخلی یون پتاسی
11. CHX: مبادله کننده های H/کاتیون
12. PmitoKATP: کانالهای پتاسیمی میتوکندریایی گیاهی حساس به ATP
13. NHX: مبادله کننده های H/Na
14. FV: کانالهای واکوئولی با فعالیت سریع
15. TPC: کانالهای دو روزنه ای
16. SV: کانالهای واکوئولی با فعالیت کند
17. VK: کانالهای پتاسیمی واکوئولی

ژن های متفاوتی که برای عبور دهنده های HATS رمزگذاری شده اند شناسایی شد که در چهار گروه بزرگ زیر قرار دارند:

HAK / KUP / KT (K^+/H^+ Symport)

HKT / TRK (K^+/H^+ یا K^+/Na^+ Symportet)

CPA (cation / H^+ Antiporters)

Shaker channels لرزاننده

به همراه کاندیداهای اضافی در دیگر گروههای انتقال دهنده . به استناد کانالهای یونی ، این انتقال دهنده ها واسطه انتقال فعالین K^+ با H^+ هستند با حداکثر HATS میانجی در ورود کاتالیز شده توسط غشا در گروه HAK / KUP / KT به ویژه کمبود K^+ . (شکل 1). در ابتدا در E.coli شناسایی شده ، این نوع انتقال دهنده ها به طور معنی داری از انتقال دهنده های K^+ TRK که در باکتری شناسایی شده متفاوت است. اسید آمینه همولوگ که بعدا شناسایی شده است مخمر Schwanniomyses occidentalis و در جو Hordeum vulgare حمایت از فرضیه که HAK / KUP / KT در گرفتن K^+ در $[K^+]_{ext}$ پایین ، K^+ که به عنوان افزایش دهنده HAK در یک سیستم گیاهی متفاوت مانند جو ، برنج می باشد.

Arabidopsis thaliana

Capsicum annum

Mesembryanthemum crystallinum

Solanum Lycopersicum

Phrasmites australis

برعکس نسخه برداری HAK کاهش می یابد یا در شرایط انباشتگی k^+ حذف می شود . این یافته ها توضیح دهنده این است که واسطه HATS در ورود k^+ با افزایش k^+ کاهش می یابد و با کمبود k^+ افزایش می یابد . تاییدها نشان دهنده این است که HAK/KUP/KT به عنوان انتقال دهنده واسطه HATS می باشد .

یافته ها در مطالعات نشان داد که فراوانی انتقال دهنده ها و یا فعالیت انتقال به وسیله Na^+ و NH_4^+ جلوگیری می شود . نشانه ها دلالت بر این دارد که ورود Na^+ از طریق انتقال دهنده های پتاسیمی با میل ترکیبی بالاست که مطالعات اولیه فیزیولوژیکی را پشتیبانی می کند . اما باید به این توجه شود که انتقال دهنده های At KUP

در غشا پلاسمایی متمرکز نیستند . انتقال دهنده ی OsHAK 10 که در Tronoplast قرار دارند این عقیده را که انتقال دهنده های HAK/KUP/KTK⁺ را از واکنش حرکت می دهند در حالتی که k⁺ کم است پشتیبانی می کنند .

این نقش از طریق مطالعات پروتئومیک در یک غشا خانواده KUP در *Arabidopsis* به اثبات رسیده است . مطالعات در جایگاه انتقال دهنده ها نشان داد که انتقال دهنده های HAK/ KUP /KT در همه قسمتهای گیاهان شامل گل ، برگ ، و بافت ساقه وجود دارند. این نشان دهنده ی این است که این خانواده واسطه ساده اولیه برای گرفتن k⁺ از خاک نیستند . برای مثال بلوغ در ژن AtKUP₂ / AtKT 2 نشان داد که اتساع غشا پروتوپلاسم گیاهی سلول در ریشه اصلاح شده است . این داده های آنالیز شده مولکولی پروتئین های انتقال دهنده این نتیجه داده شد که تمایز بین HATA و LATS در همه جا جدی نیست . برای مثال AT kup₁ از *A.thaliana* به عنوان واسطه گرفتن k⁺ هم در [K⁺]_{ext} کم و زیاد در مخمر و سلول های *Arabidopsis suspension* است . گرچه بعضی مدارک گیج کننده است . (جریان خیلی کم در نوع وحشی و تبدیل فاقد انطباق با مدل های kinetic و سپس زمینه انتقال دهند ها اندوژنوز) .

با وجود این At KUP₁ با ویژگی های HAK/ KUP /KT و کانال های لرزاننده k⁺ ، شامل وجود 12 انتقال دهنده ی غشایی است . ویژگی های HAK KUP /KT انتقال دهنده و اسید آمینه IYGD مشابه GYGD/E است که در منافذ کانال پتاسیمی وجود دارد . در مجموع AT kup₁ حساسیتی هم به Na⁺ و هم کانال های منع کننده تترا اتیل آمونیوم TEA⁺ سزیم و باریوم نشان داده است . از طرفی انتقال دهنده ی *A.thaliana* ، AtkT 2/ At KUP₂ رها شده از مخمرهای جهش یافته در گرفتن k⁺ زمانی که با بیشتر یا مساوی 2.3 mm پتاسیم پشتیبانی می شود ناقص است. وقتی که مخمر در حال رشد است [K⁺]_{ext} به 1Mm کاهش می یابد ، پیشنهاد می شود که همه غشاها خانواده HAK/ KUP /KT میل ترکیبی بالایی ندارند . برخلاف HAK/ KUP /KT نقش خانواده HKT/ TRK به عنوان واسطه با میل ترکیبی بالا انتقال k⁺ در گیاهان توسط schloedev and schavchtmam مشخص شده است . Hailed به عنوان اولین ژن رمزگذاری شده در انتقال k⁺ با میل ترکیبی بالا شناسایی شده است HKT₁ جدا شده از CDNA از گندم در آزمایشگاه گرفته شده است . (شکل شماره 1)

HKT₁ ترادف مشابهی با دیگر انتقال دهنده های نوع TRK پتاسیم دارد و به طور مکمل محرک در گرفتن k^+ عمل می کند . اما انتقال k^+ از طریق HKT تحت تاثیر حضور Na^+ بسته به ژن HKT روی غشا و اهمیت زیادی دارد . مطالعات اووسیت های *Xenopus* و مخمر مشخص نمود که یک نقش خانواده HKT به عنوان Na^+ / k^+ symporter در $[Na^+]_{ext}$ پایین و به عنوان یک انتقال دهنده خاص Na^+ در $[Na^+]_{ext}$ زیاد است . اما نتایج Na^+ / k^+ symport در گیاهان سالم نشان داده بود که $[Na^+]_{ext}$ در حد میکرومولار محرک گرفتن k^+ در گیاه است رشد کرده نیست . مدارک دیگر به نقش خانواده HKT در گرفتن k^+ در شرایط کمبود k^+ در حداقل ، اما این انتقال دهنده ها اهمیت بیشتری در گرفتن Na^+ توسط گیاهان دارند و این اختصاص دارد به داخل گیاه ، برگشت از بافت چوبی و گردش در بافت لیفی گیاه محدود می شود . خانواده HKT اهمیت بیشتری بعنوان تثبیت کننده تغییرات و پیچیدگی فیزیولوژی انتقال یون دارد و قابلیت دقیق در تفسیر نتایج بیان سیستم های هوملوگ و قابلیت اجرای آن در گیاهان می باشد . کاتیون گیاهی ، پروتون Antiporter خانواده CPA دلالت بر این دارد که واسطه گرفتن k^+ است ، با وجود آنالیز عملکرد کاتیون Antiporter به عنوان تنظیم کننده سلولی در هومئوستازی یون از طریق بیرون راندن یون های محرک استرس زا مانند Na^+ است . شکل 1

در حقیقت انتقال دهنده های CPA ، اعضای خانواده CPA₁ هستند که نقش میانجی در تبادلات H^+ / Na^+ را هم از راه بین سلولی و هم غشای پلاسمایی دارند . اما غشا NHX₁ به عنوان انتقال دهنده ی میانجی k^+ در برگهای وزیکول تونوپلاست گیاه گوجه است. در حالیکه Venema و همکاران ژن NHX را از گیاه گوجه شناسایی نمود که وابستگی نزدیک به *A.thaliana* NHX₅ داشته است که به عنوان تبادل کننده H^+ / k^+ رمز گذاری شدند. Le NHX₂ در رشد گیاه ، تحمل شوری ، تقسیم k^+ تاثیر گذار است و در وزیکول های درون سلولی کوچک جای گرفته است . بیشتر فکر می شود بیشتر خانواده CPA₂ به عنوان مبادله کننده H^+ / k^+ رمز گذاری شده اند .

KHA₁ از *saccharomyces cerevisiae* متعلق به این خانواده و به عنوان واسطه در ورود k^+ به درون سلول می باشد در صورتی که انتقال دهنده های نزدیک در گیاهان با ساختمان مشابه شناسایی شده است.

Cellier و همکاران افزایش میزان نسخه برداری را در ژن *AtClx 17* کد گذاری شد ، در *Antiporter H⁺/k⁺* در پاسخ به کمبود k^+ و استرس Na^+ بررسی کردند. در حالی که گروه فرض شده *Antiporter* در گرفتن k^+ فعالیت دارد و انتظار اینکه چطور در انرژی دهی کمک و عمل می کند هم در گرفتن k^+ و بیرون راندن Na^+ در برابر شیب الکتروشیمیایی برای هر یون این مشکل است .

Shin و همکاران نسخه برداری سریع برای تنظیم توسط k^+ فاقد ژن *KEA₅* توسط دیگر خانواده های *CPA₂* و *Antiporter k⁺* کد گذاری شد. همانند *KHA₁* عضو دیگر این خانواده در درون سلول عمل می کند که شامل : *AtCHX 23* و *AtCHX 20* است که در کلروپلاست و غشا *endosomal* جای گرفته است. این نتایج دلالت بر این دارد که *CHX* ، *KEA* انتقال دهنده های جداگانه در هموستازی k^+ سلولی اند و تعیین نقش آنها نیاز به توجه بیشتر در آینده است .

Low-affinity K⁺ transport

میل ترکیبی پایین در انتقال k^+

سیستم انتقالی با کارایی پایین (*LATS*) برای k^+ بطور برجسته در غلظت های خارجی بالا عمل می کند (بیشتر از 1mM) و معمولاً به صورت یک کانال غیر مستقیم است زیرا توانایی جریان بالایی دارد و به کانال های مانع شونده حساس هستند .

عوامل دارویی روی سیستم های انتقالی کانالهای واسطه در موجودات شامل TEA^+ ، CS^+ ، 2^+Ba ، Ca^{2+} ، Lg^{3+} آزمایش شد که تاثیرات قوی روی سیستم های گیاهی داشته است . و تشابهات بین 2 شاخه اثبات شده است .

بر خلاف *HATS* گرفتن بیشتری از *LATS* از طریق انتقال غیر فعال ترمودینامیکی است .

اما در مورد انتقال غیر فعال در گرفتن k^+ و انتقال فعال در *Symport H⁺/k⁺* یک راه ورود الکتروژنیک + است که نیاز دارد به راه برگشت فعال پروتون برای حفظ بار الکتریکی خنثی .

خنثی سازی در زمان ورود k^+ اتفاق نمی افتد که می تواند موجب غیر قطبی شدن غشا پلاسمایی شود که فاقد ویژگی های الکتریکی نرمال است .

بنابراین تفاوت بین k^+ در HATS و LATS بر اساس نیاز به انرژی است که شامل تفاوت در دقت بین اتصال k^+ و ورود H^+ می باشد که k^+ برخلاف شیب الکتروشیمیایی در مورد HATS وارد می شود و خروج H^+ به دنبال آن به صورت فعال یا غیر فعال k^+ برای تنظیم شارژ هم در HATS و LATS می باشد .

ورود k^+ به واسطه LATS از HATS بر اساس فقدان تنظیم پایین در مقدار بالای $[K^+]$ خارجی بر خلاف افزایش مقدار بافتی k^+ و غیر قطبی شدن غشا پلاسمایی تمایز داده می شود .

در مجموع افزایش خطی جریان اغلب در پاسخ به مقدار k^+ و تحت شرایط پایدار و ناپایدار در مقایسه با شرایط اشباع در HATS دیده می شود.

اما این واضح است که در LATS بسته به آزمایشات مقدار V_{max} و K_m در حالت زمانی که اشباع بوده است شناسایی کانال های یونی مشابه میانجی های انتقال LATS بر خلاف مکانیسم LATS ، علیرغم کشف انتقال دهنده های یونی با کانالی دوگانه بوده است .

جریان در LATS بر خلاف HATS به NH_4^+ غیر حساس است به این شکل که افزایش $[K^+]_{ext}$ به LATS می تواند نشانه های سمیت با NH_4^+ را کاهش دهد که در $k^{[+ ext]}$ پایین تر دیده می شود .

زیرا NH_4^+ و k^+ کاتیون های یک ظرفیتی هستند با هیدروژن اتمی پرتوی مشابه که از یک انتقال دهنده مشابه سهم می برند و k^+ سمیت NH_4^+ را در رقابت با NH_4^+ در سطوح انتقالی کم می کند .

کار جدید روی $13NH_4^+$ تاکید کرد که k^+ وابسته به سمیت NH_4^+ را کاهش می دهد در مقابل برای NH_4^+ ، Na^+ مانع ورود k^+ در هر دو سیستم LATS و HATS می شود .

دلایل این امر واضح نیست اما Na^+ به طور مستقیم از گرفتن NH_4^+ ممانعت می کند زیرا Na^+ خودش در انتقال دهنده های k^+ LATS یا زیرا استرس Na^+ باعث خروج k^+ به ویژه از انتقال دهندگان LATS می شود .

آزمایش کانال های یونی در سیستم های گیاهی با استفاده از آزمایشات چندگانه مؤثر است .

آنالیز الکتروفیزیولوژیکی سلول های پارانسیم چوبی و پروتوپلاست ریشه حضور کانال های ویژه k^+ را تشخیص داده که از داخل اصلاح شده و فعالیت آن به وسیله غشا با قطبی شدن بالا انجام می شود .

مطالعات اضافی در مخمر جهش یافته در مورد گرفتن k^+ این نتیجه را داد که ترادف ژنی اولین و دومین کانال درونی k^+ در گیاهان مشخص شد. KAT_1 (در سلول های نگهدارنده AKT_1 در ریشه با دیگر ایزوفرم های AKT در گیاهان). شکل 1

هم KAT_1 و هم AKT_1 به خوبی دیگر همولوگ ها ، تعداد ژن مشترک و خصوصیات فیزیولوژیکی مشابه با موجودات در انتقال دهنده های نوع shaker داشته اند که شامل: 6 پهنه انتقال دهنده ، سنسور ولتاژ که در چهارمین انتقال دهنده غشایی وجود دارد و آمینو اسید پایه ای زیاد می باشد . یک منفذ بین پنجمین و ششمین انتقال دهنده غشایی قرار دارد که شامل ترادف اسید آمینه GYGD است و یک باند نوکلئوتید دایره ای که در نزدیکی C-Terminals قرار گرفته است . اینها از طریق کانال های ویژه k^+ مانند TEA^+ ، Ba^{2+} ، La^{3+} از فعالیت جلوگیری می کنند . در مجموع کانال های shaker ، k^+ هم در سیستم های گیاهی و هم جانوری در غشای پلاسمایی به صورت تترامر وجود دارد . بر خلاف انتقال دهنده های k^+ با کارایی بالا ، سطوح AKT_1 به کمبود k^+ در بیشتر سیستم ها پاسخ می دهد که با واسطه های گرفتن k^+ در $[K^+]$ زیاد خارجی متناقض است .

یک استثنا توسط Buschmann یافت شد که افزایشی در نسخه برداری AKT_1 نشان داد و جریان k^+ در قحطی گندم پیشنهاد می شود که کانال های کلسیم در گندم نقش بیشتری در زمان قحطی نسبت به سایر گونه ها دارند .

آنالیز الکتروفیزیولوژیکی نشان داده است که NH_4^+ غیرحساس ویژه در کانال های k^+ از نوع shaver در مطالعات قبلی فیزیولوژیکی گیاهان را تایید می کند .

دریک مطالعه تکمیلی ، حساسیت های متفاوتی نسبت به NH_4^+ در LATS و HATS بررسی شد که توانایی AKT_1 نسبت به انتقال دهنده های واسطه k^+ در کارایی بالا به این صورت توضیح داده شده است پس از ممانعت NH_4^+ توسط HATS در *a. Thaliana* ، akt_1 جهش یافته خیلی ضعیف رشد کرده در $k^{[+ext]}$ پایین زمانی که در نوع وحشی تاثیر کمتری داشته است . نشان داد که AKT_1 می تواند کمبود k^+ در غلظت های زیر 10mM را جبران کند .

اطلاعات کمی درباره نقش کانال های پتاسیمی در ورود Na^+ و تاثیر دسترس Na^+ روی فعالیت کانال k^+ وجود دارد .

این اثبات شده است که افزایش Na^+ خارج سلولی می تواند مقدار رونویسی کانال k^+ را در *A.thaliana* و *M.Crystallinum* و *O.Sativa* کاهش دهد و دلالت بر این دارد که AKT_1 واسطه ورود Na^+ است .
Qi و همکاران یافتند که Na^+ سیتوسولیک فقط در 10mM از وساطت AKT_1 جلوگیری می کند در برابر ورود جریان در پروتوپلاست *Arabidopsis* که با همه سلول ها مقایسه شده است .

اما هیچ اختلافی در تجمع Na^+ در *A.thaliana* با جهش AKT_1 در مقایسه با نوع دیگر مشاهده نشد مشابه آن *Obata* یافت که در موارد مشابه یا کمی ، Na^+ در مخمر و برنج OS AKT_1 را بیان می کند .
Buschmani در مطالعه AKT_1 از گندم AKT_1Ta به این نتیجه رسید که Na^+ و k^+ توسط دیگر انتقال دهنده ها جریان ندارند .

Kronzack و همکاران یافتند که تقریباً 600 فولد $[\text{K}^+]_{\text{ext}}$ تاثیر کمی روی ورود Na^+ در جو سبز شده $100\text{mM} [\text{Na}^+]_{\text{ext}}$ در حالیکه دسترس Na^+ از گرفتن k^+ جلوگیری می کند .

این نتایج دلالت بر این دارد که Na^+ محیطی از کانال k^+ استفاده می کند اما این قانون یکی نیست .

دیگر کانال های k^+ در گیاهان :

در مجموع برای گرفتن اولیه k^+ ، کانال ها نقش مهمی در ورود k^+ از طریق جریان خون دارند .
کارهای جدید روی کانال های بافت پارانیشیم چوبی ریشه جلوگیری La^{3+} و TEA^+ را نشان داده است و مطالعات بعدی نشان داد که k^+ بافت چوبی موجب فعالیت SKOR می شود ، یک کانال ورودی نوع *shaver* در پارانیشیم سلولی استوانه ای وجود دارد . شکل 1

SKOR ناقص در *a.thalian* جهش یافته کاهش % 50 در k^+ ریشه را نشان داد در حالی که روی حجم ریشه بی تاثیر بوده است .

NH_4^+ زیاد با ورود k^+ در ساقه ها کاهش می یابد و میزان k^+ ساقه تا 90 درصد افزایش می یابد ، بافت چوبی از طریق *SKOR* و دیگر انتقال دهنده های واسطه به NH_4^+ حساس است .

مشابه آن در بافت لیفی K^+ توسط دیگر کانال های نوع shaker حمل می شود AKT_2 در سلول های لیفی با استفاده از Gus بتاگلوکوروئیداز در هیبریداسیون insim شناسایی شده است .

کمبود K^+ مقدار رونویسی SKOR و AKT_2 را افزایش می دهد در حالی که (ABA) اسید آبسسیک اثر متضادی روی دو ژن نشان داده است . کاهش mRNA در SKOR که AKT_2 را افزایش می دهد . این اثر دوگانه با نقش ABA در طول استرس آبی همراه بوده است . کاهش انتقال K^+ به ساقه ، و افزایش برگشت پذیری K^+ ریشه ها از طریق بافت لیفی در زمان بحران، افزایش مقاومت اسمزی ریشه که از آب محروم است می باشد . در مقابل جریان ورودی K^+ از طریق KAT_1 در سلول های نگهدارنده ، به سرعت برگشت K^+ در درجه های دهانی در بخش وسیعی از کانال های shaker GORK انجام می شود .

بعلاوه ژن جهش یافته govk یا شکسته در تنظیم پروتئین حد واسطه در کانال gork یک در هم گسیختگی آب در گیاهان نشان داده است .

انواع دیگری از کانال ها در انتقال K^+ در گیاهان دیده شده مانند کانال TRK (منافذ پشت هم K^+) . انتقال دهنده TRK در گیاهان ، جانوران و سیستم های قارچی دیده شده که دارای 2 تا 8 انتقال دهنده غشایی است با منافذ تخصص یافته یا به همراه 1 منفذ جدا با 2 انتقال دهنده غشایی که دارای بیان ژن GYGD مشابه کانال لرزاننده است .

برخلاف کانال های نوع لرزاننده ، TRK به صورت پروتئین های هترومورفیک ظاهر نمی شوند . کانال های TRK در ریشه ها ، برگ ها ، ساقه ها و گل ها که در تونوپلاست یا غشا پلاسمایی جای گرفته اند با مکان های تنظیم Ca^{2+} و فسفوریلاسیون شناسایی شده اند. (شکل 1)

هر چه تعداد کانال های TRK گیاهی شناسایی شده در گیاهان در دو گروه جای می گیرند : TPK_4 در غشای پلاسمایی جای گرفته که در لوله های pollen شرکت دارد و این لوله K^+ را انتقال می دهند و TPK_1 که در کانال های تونوبلاست جای دارد با Ca^{2+} فعال می شود به PH حساس و به ولتاژ غیر حساس است .

بر پایه این خصوصیات TPK_1 به عنوان کانال واکوئلی K^+ پیشنهاد می شود که با وسایل الکتروفیزیولوژیکی شناسایی شده بود .

اینکه کانال TRK وجود ندارد دیگر کانال با دو منفذ (TPC_1) با ساختمان مشابه خانواده لرزاننده با 12 نسبت به 6 غشا گسترده تر که توانایی انتقال Ca^{2+} و k^+ را داشته است، شناسایی شد. آنالیز الکتروفیزیولوژیکی تونوپلاست قرار گرفته در کانال در پروتوپلاست نشان داد که هدایت یونی نسبت به کانال های واکوئلی کند (SV) (در آن وجود دارد و از ویژگی های آن است. شکل 1

علاوه بر این *a.thaliana* جهش یافته که TPC_1 را بیان نمود یا از قبل TPC_1 را داشته، کانال های SV به عنوان هدایت کننده را نیز دارد. با امکان شناسایی مولکولی کانال های SV، بیشترین فراوانی در تونوپلاست و توضیح در نقش آن نه در گیاهان به دست آمده است.

اما این بر امر دلالت دارد که ورود k^+ به داخل و خارج واکوئل به خوبی ورود Ca^{2+} از واکوئل به سیتوسول می باشد. کانال های (Cyclic-nucleotide gated channels) $CNGC_s$ شبیه کانال های TRK شامل گروه های ضروری مهم انتقال دهندگان k^+ هستند. (شکل 1) $CNGC_s$ ساختمانی مشابه کانال های لرزاننده دارد که 6 انتقال دهنده غشایی جفت با یک منفذ جفت بین پنجمین و ششمین غشا انتقالی دارد. $CNGCS$ و بیشتر کانال های لرزاننده ویژگی های مشترک در فعال شدن از طریق نوکلئوتیدها دارد.

باندهای نوکلئوتیدی متصل به $CNGC_s$ در انتهای کربوکسیل پروتئین به همراه یک باند کالمودولین جای گرفته اند اما برخلاف کانال های لرزاننده $CNGCS$ منافذ محکمی در مقایسه با GYGD ندارد. در $CNGCS$ شناسایی شده دو چیز وجود دارد:

(2 هدایت کننده Na^+ و k^+ $CNGC_1At$ و $CNGC_4At$ و سوم پیچیدگی گرفتن k^+ $CNGC_{10}At$).

اما پیشنهاد می شود که عمل اصلی $CNGCS$ در انتقال غیر مستقیم Ca^{2+} و Na^+ یا انتقال کاتیون های غیر انتخابی در گیاهان است نقشی که برای TPC_1 توضیح داده شده است.

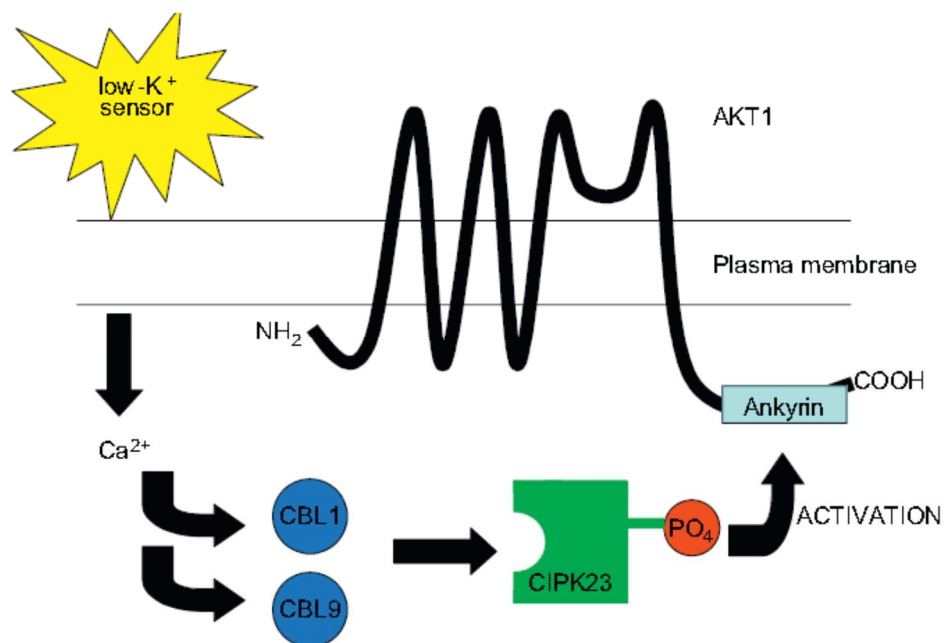
مکانیسم های تنظیم:

تعدادی مکانیسم های تنظیمی برای انتقال k^+ شناسایی شده است به ویژه آنهایی که جزء خانواده Shaker هستند.

در مطالعات Patch-clamp مشاهده شده است که کاهش ذخیره k^+ با کاهش جریان انتقالی، فعالیت کانال k^+ در سلول های نگهدارنده، همراه است و در نتیجه این کانال ها در حد $[K^+]$ میکرومولار غیرفعال می باشند

برخلاف کانال های Shaker که جریان k^+ در $[K^+]_{ext}$ کم نیز ادامه می یابد . در این موارد در $[K^+]_{ext}$ که پیشنهاد شده است که تغییراتی در منافذ کانال ها برای سازش ایجاد می شود بخصوص کاهش در قطر و ضریب هدایت که ضروری است .

اما اندازه منافذ به تنهایی برای فعالیت کانال مناسب نیست فقط امکان نفوذپذیری به یون ها را فراهم می کند دیگر خصوصیات کانال ها مانند میل ترکیبی با یون ها و نوسان فعالیت سنسور نقش کلیدی دارند . علائم Ca^{2+} و فسفوریلاسیون پروتئین برای دریافت یون در گیاهان مهم هستند . برای اشاره ، فعالیت $H^+-ATPase$ بر اساس گرادیانت الکتریکی و PH در غشای پلاسمایی که با هم به همراه شیب یونی به ویژه k^+ صورت می گیرد . تغییرات به وجود آمده در $[K^+]_{ext}$ شیب های k^+ و H^+ را فقط تنظیم میکند مگر در حالتی که $[K^+]_{ext}$ از طریق مکانیسم دیگری که Ca^{2+} از آن خارج می شود شدت یابد. این پاسخ دوم از طریق دیگر مولکول ها مانند کالمودولین برای فعال شدن یا غیرفعال شدن انتقال دهنده ها یا علائم بحران جریان می باشد که نسخه برداری ژن را در نهایت اصلاح می کند .



شکل 2: مکانیسم فعالیت AKT1 در شرایط $[K^+]_{ext}$

این دیگرام توضیح می دهد که چطور با تحقیقات اخیر جزئیات تنظیم جریان یون پتاسیم مشخص شده است. برای جزئیات متن را ببینید.

CBL: گیرنده های کلسیمی شبیه B کلسینورین

CIPK: CBL در واکنش متقابل با پروتئین کیناز

Ankyrin: ناحیه محافظتی روی پایانه C کانالهای خانواده لرزاننده یا shaker

غشای پلاسمایی اکنون یک انتقال دهنده مکمل دارد با یک حالت پایدار جدید برای پاسخ به تغییرات محیطی k^+ خارجی. اخیراً راههای انتقال پیچیده Ca^{2+} بر اساس فرضیه های بالا با مکانیسم تنظیمی ویژه برای AKT_1 توضیح داده شده است (شکل 2)

Ankyrin متصل به AKT_1 با پروتئین کیناز CIPK 23 برهمکنش دارد که فعالیت های AKT_1 به وسیله فسفوریلاسیون می باشد و توسط Calcineurin سنسورهای کلسیمی شبیه β عمل می کند

(CBL_1 و CBL_2) که تغییرات در آنها توسط Ca^{2+} می باشد. سیگنال Ca^{2+} توسط سنسورهای k^+ که آن را نمی شناسیم آغاز می شود. کانال غیرفعال AKT_1 توسط دفسفوریلاسیون از طریق نوع 2C پروتئین فسفاتاز شروع به کار می کند. CIPK23 جهش یافته در *A.thaliana* رشد ناقصی را در شرایط کمبود k^+ نشان داده است که دلالت بر این دارد که کانال های k^+ نقش مهمی در زمان کمبود k^+ دارند. عملکرد Ankyrin متصل به AKT_1 هنوز معلوم نیست اما فرض می شود با سیتواسکلتون اسکلت سلولی همانطور که در سیستم جانوری وجود دارد بر همکنش دارد. Ca^{2+} ، کانال های k^+ را از طریق اثر متقابل با پروتئین باندهای نوکلئوتیدی گوانین تنظیم می کند. پروتئین G همانطور که می دانیم تنظیم کننده کانال های k^+ در جانوران است اطلاعات کمی درباره نقش آنها در انتقال k^+ در گیاهان در دست است. اما نقش پروتئین G در کنترل دهانی باندهای جریان در کانال های k^+ نیز پیشنهاد می شود. رده دیگری از پروتئین ها که اثر متقابل با کانال های k^+ دارند پروتئین های 3-3-14 می باشند که رنج وسیعی از فعالیت ها را هم در گیاهان و هم جانوران دارند که شامل تنظیم انتقال دهنده ها با کارایی بالا مانند H^+ -ATPase می شود. پروتئین های 3-3-14 کانال های k^+ را از طریق درون سلولی تنظیم می کند و در غشا پلاسمایی که اسناد جدید نقش آنها را در اصلاح کانال های k^+ در غشای پلاسمایی بیان می کند.

به تازگی پروتئین جدید OsARP در برنج شناسایی شده است که انتقال تونوپلاست را تنظیم می کند و تحریک کننده تجمع Na^+ در تنباکو است .

بیان مشابه در تعداد دیگری از گیاهان مانند *a.thaliana* ، *Beta procombens* ، *Picea Sitchensis* ، *Populus Trichocarpa* و *Vitis vinifera* یافت شده است .

این در حالی است که عملکرد این پروتئین ها مشخص نیست می تواند در تقسیم بندی k^+ نقش داشته باشد . این کشف نشان دهنده این است که در مورد این پروتئین و اثر متقابل پروتئین با انتقال دهنده های گیاه نتایج جالب و مهمی به دست آمده است . ویژگی های کانال های لرزاننده یا *shaker* از طریق ساختار متفاوت و پیچیده هترومیریک اصلاح می شود و به این اشاره می شود که در بررسی های *invivo* عملکرد کانال های هتروژنی در ارگان های مختلف گیاه در ریشه ها و ساقه ها یا حتی گونه های مختلف گیاه (*A.thaliana* و *S.Tuberosam*) مشخص شده است .

در طول کانال های هترومیریک تفاوت در جریان هدایت کننده و حساس به Ca^{2+} ، H^+ ، CS^+ پاسخ به زیرواحد ترکیب است. در صورتی که فقط در گیاهان در پروتوپلاست هترومرهای ساخته شده *AtKCl1* و *Akt1* وجود دارد ، کانال های *shaker* مکانیسم سازش به استرس های *Biotic* یا تغییرات سریع شرایط زیست محیطی را از طریق یک سری انتقال دهنده های پیچیده انجام می دهند . تحقیقات جدید بر روی نقش *ROS* و اکسیژن انفعالی در پیام واسطه ای متمرکز شده است *Shin*. دریافت که کمبود k^+ نسبت به H_2O_2 باعث تحریک بیان ژن *AtHAK 5* می شود که برای این انتقال دهنده k^+ کدگذاری شده است .

درمان با H_2O_2 بذر ، افزایشی در تحمل Na^+ در گندم داشته است . تحت استرس Na^+ ، گیاهان معالجه شده با H_2O_2 مقدار بیشتری از k^+ را نسبت به گروه کنترل داشته اند . بطور قابل توجه ، تولید *ROS* از طریق فعالیت *ATP* حساس و وابسته به *ROS* در گیاهان در کانال k^+ میتوکندری قطع می شود (*Promoto K_{ATP}*) که در غشای داخلی میتوکندری جای گرفته است . فعالیت این کانال انتقال k^+ را به ماتریکس سرعت می بخشد و استرس سلولی را از طریق براکنش در غشا ، کاهش تخلیه کم می کند .

انتشار به خارج k^+ و کارایی k^+ :

بهرتر شدن مواد مغذی گیاه با استفاده از کارایی k^+ یکی از تحقیقات مهم در زمینه کشاورزی است .

فایده ویژه آن توانایی گیاه برای افزایش k^+ از طریق افزایش ورود ، کاهش خروج و یا هر دو است .
ورود k^+ و خروج آن با شرط وجود k^+ افزایش می یابد در نتیجه در شرایطی که ناشی از سمیت می باشد چرخه بی اثر است. یکی از این اثرات انرژی مورد نیاز برای بازگشت فعال k^+ در شرایط $[K^+]_{ext}$ بالاست
یک leak-pump در شرایط مشابه برای Na^+ در استرس ناشی از NaCl نیز دیده شده است .
بنابراین بررسی انتشار به خارج k^+ ضروری است و حائز اهمیت می باشد .

با وجود ویژگی های عملی خروج k^+ از ریشه ، شناسایی الکتروفیزیولوژیکی ، اصلاح جریان k^+ به خارج از تارهای ریشه و از سلول های پارانسیم جوی و قشری را نشان داده است .

اطلاعات کمی درباره ویژگی های مولکولی این انتقال دهنده ها وجود دارد .

2 عضو از خانواده shaker به عنوان شریک در اصلاح جریان رو به خارج دخالت دارد :

GORK در تارهای ریشه ،

SORK در استوانه آوندی در کانال های انتشار رو به خارج k^+

شناسایی شده اند .

در سطح مولکولی هنوز نشانه ای دیده نشده که از آن انتقال دهنده های واسطه در خروج k^+ در مقابل پتانسیل شیب الکتروشیمیایی در $[K^+]_{ext}$ در حد میلی مولار را شناسایی می کند .

کاندیداهای این نقش شبیه خانواده CPA مانند CHX انتقال دهنده و یا خروج k^+ به واسطه پمپ Na^+ ، SOS_1 هستند. با این حال ادعا می شود که SOS_1 جدا کننده ی قوی k^+ در برابر Na^+ است بر خلاف رابطه نزدیک Na^+/H^+ در تونوپلاست با مبادله کننده NHX_1 که هنوز اثبات نشده است .

مطالعات Quintero و همکاران نشان داد که جهش در SOS میزان k^+ یا گرفتن آن را تغییر می دهد اما هنوز تاثیر مستقیم و نقش SOS_1 در انتقال k^+ ثابت نشده است .

در عوض Venemat و Zhang , و همکاران هر دو نشان دادند که پروتئین NHX_1 می تواند واسطه انتقال Na^+ یا k^+ باشد با نیروی محرکه مشابه باشد. اما Gaxiola نشان داد که k^+ می تواند بیان NHX_1 را تحریک کند .

Venema و همکاران ثابت کرد که $LeNHX_2$ از گوجه فرنگی Na^+ را از k^+ جدا می کند .

این در حالیست که کار بیشتری برای شناسایی مولکولی انتقال دهنده k^+ به طور مستقیم به خارج در غشای پلاسمایی نیاز است .

این تحقیق برای ثابت کردن کاهش باروری به دلایل اقتصادی و محیط زیستی و به دلیل کارایی بالای k^+ سلولی در حالت بحرانی مفید است. میل ترکیبی (درجه تاثیر) k^+ کلید ارزیابی کشاورزی است و در حالت بحرانی برای افزایش k^+ سلولی قبل از دیگر چیزهای مفید در کل سطح گیاه کاربرد دارد .

انتقال k^+ در ساختمان در ساختمان غشایی ریشه :

شیب انتقال k^+ در رابطه با مشارکت و محل HATS و LATS در شرایط متفاوت خاک با ریشه گیاه در ارتباط است .

Lucas و Kochian در اطراف ریشه HATS- غنی شده را شناسایی نمود که در بخش قشری وقتی که مقدار k^+ زیاد است اهمیت بیشتری دارد .

این مقاله با تاثیر مولکولی در بیان انتقال دهنده HAK با کارایی بالا نشان داده است که در اپیدرم ریشه نسبت به بخش قشری طولانی تر است و این یک الگوی ویژه است .

AKT₁ در مقایسه هم در لایه های قشری و هم اپیدرم ریشه بیان می شود .

عضو دیگر خانواده shaker ، Atkc₁ است که شکل های کاری این کانال ها فقط شبیه AKT₂ است که محدود به اپیدرم ریشه می باشد .

بنابراین بیان AKT₁ نشان دهنده یک الگو است که برای حمایت انتقال هم در کارایی بالا و هم کارایی پایین هم در شرایط HATS و هم LATS به همراه توانایی انتقال k^+ زیاد است. بصورت طولی الگوی متفاوتی قرارگیری هم دیده شده است . AKT₁ در راس سلول ریشه یافت شده و در باقی مانده ریشه که برعکس نسخه برداری HAK در جو در فراوانی زیاد بیشتر از 10mm از نوک ریشه وجود دارد . (در محدوده اشغال شده با AKT₁)

متأسفانه ، اطلاعات درباره بیان در دیگر انتقال دهنده ها وجود ندارد .

در بافت پهن ریشه یا ساقه LCT₁ یا CNGCS بعنوان انتقال دهنده که در محور طولی ریشه نقش آنها ارزیابی شده است وجود دارد . مشارکت AKT₁ برای انتقال k^+ در شرایط گوناگون k^+ بالاترین منفعت را دارد . ادعا

می شود که AKT_1 ، 55-63٪ در گرفتن k^+ در شرایط کم $[K^+]_{ext}$ دخالت دارد ، حتی اگر فقط یک بخش کوچک سلول در آن شریک باشد . در غشایی که زیاد قطبی شده لازم است که شیب الکتروشیمیایی انتقال غیر فعال در گرفتن k^+ را تضمین نماید .

ثابت شده است که چطور ریشه درگیر گرفتن k^+ به ویژه در شرایط کم k^+ کم است .

یک پیشنهاد این است که AKT_1 در شرایط وجود NH_4^+ که دلالت بر نقش مهم نوک ریشه تحت شرایط خاص دارد بسیار مهم است.

سرانجام می توان به این نتیجه رسید که ریشه عملا به دو بخش اختصاص یافته در مکانیسم انتقال k^+ تقسیم شده است که هر یک از این بخش ها بسته به $[K^+]_{ext}$ و در حضور یون های سمی نمایان می شوند دارای اهمیت هستند.

نتایج :

دانستن تنوع انتقال دهنده های k^+ در گیاهان که وظایف خاصی به عهده دارند حائز اهمیت است . به ویژه مدارک افزایش گوناگونی در گرفتن k^+ و مکانیسم های خارج شدن آن . از ابتدا توضیح گرفتن k^+ در دو سیستم HATS و LATS بیان می شود. با انتقال دهنده های متنوع k^+ که در سطح مولکولی شناسایی شده اند . دانسته های ما در مورد انتقال k^+ به طور شگرفی رشد داشته اما چندین سوال کلی هنوز بدون پاسخ باقی مانده است . این واضح است که فراوانی در سازمان انتقال k^+ گیاهان وجود دارد اما در مجموع که چگونه این انتقال دهنده ها با هم مشارکت دارند هنوز ناقص است .

همچنین این هم واضح نیست که چطور انرژی برای انتقال k^+ نگهداری و حفظ می شود ، گرچه بررسی های اخیر نشان داد که در کل H^+ یا Na^+ متصل به k^+ و (CCC_s) در گیاهان Cation- chloridcontransporter مانند جانوران وجود دارد . همچنین مشخص است که تنظیم انتقال k^+ در گیاهان رابطه نزدیکی با آب انتقالی دارد که اخیرا در رابطه متقابل با میزبان ویروس کشف شده است . مانند بررسی متقابل بین k^+ و NH_4^+ یا Na^+ ، یون هایی که از گرفتن k^+ ممانعت می کنند یا موجب کاهش k^+ می شوند. اما در سطوح پایه هنوز مشخص نشده که چطور دریافت k^+ در گیاهان اتفاق می افتد . اما در مطالعات جدید دریافته اند که تغییرات در $\Delta\Psi_{pm}$ می تواند روی بیان ژن انتقال دهندگان k^+ تاثیر داشته باشد . بدیهی است

مطالعات بعدی هم در سطح مولکولی و هم کل سطح گیاه به کمک درباره حل انتقال دهنده های ماتریکس و نشانه ها و تنظیمات که روی فعالیت آنها تاثیر می گذارد نیاز دارد. اگر هدف داشتن پتاسیم بیشتر با استفاده از میل ترکیبی تشخیص داده شود لازم است درک کافی از انتقال k^+ وجود داشته باشد. واضح است که بررسی ها روی انتقال k^+ تمرکز داشته باشد که از 50 سال قبل تا امروز وقتی که الگوی دوتایی گرفتن k^+ اولین بار در سال 1963 توسط Epsteie و همکاران آغاز شده تشخیص داده شد.

این مقاله، از سری مقالات ترجمه شده رایگان سایت ترجمه فا میباشد که با فرمت PDF در اختیار شما عزیزان قرار گرفته است. در صورت تمایل میتوانید با کلیک بر روی دکمه های زیر از سایر مقالات نیز استفاده نمایید:

لیست مقالات ترجمه شده ✓

لیست مقالات ترجمه شده رایگان ✓

لیست جدیدترین مقالات انگلیسی ISI ✓

سایت ترجمه فا ؛ مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده از نشریات معتبر خارجی