

گیاهان و درک جاذبه

گیاهان دارای مکانیسم‌های متفاوتی برای درک محرک‌های محیطی و پاسخ به آن می‌باشند. جاذبه یکی از مهم‌ترین محرک‌های محیطی است که جهت رشد گیاه را کنترل می‌نماید و گیاهان قادرند به‌طور دائم با آن سازگاری یابند. جاذبه‌گرایی را می‌توان به چهار مرحله تقسیم نمود: (۱) درک بردار جاذبه توسط سلول‌های اختصاصی، (۲) تبدیل محرک مکانیکی به یک سیگنال بیوشیمیایی، (۳) انتقال سیگنال بیوشیمیایی از سلول‌های اختصاصی درک جاذبه به منطقه پاسخ به جاذبه و (۴) رشد افتراقی منطقه پاسخ به جاذبه برای تعیین جهت رشد با توجه به بردار جاذبه. تاکنون مدل‌های مختلفی برای تبدیل محرک فیزیکی جاذبه به یک سیگنال بیوشیمیایی پیشنهاد شده است. از مهم‌ترین این مدل‌ها می‌توان به مدل استاتولیت-نشاسته اشاره نمود. مطالعه حاضر به اختصار به نحوه سازگاری گیاهان به جاذبه و همچنین، به شرح مدل‌های مختلف پاسخ به جاذبه در گیاهان می‌پردازد.

واژه‌های کلیدی: جاذبه، جاذبه‌گرایی، گیاه، استاتوسیت.

فاطمه موسوی*، استادیار، پژوهشگاه هوافضا،
وزارت علوم، تحقیقات و فناوری

*نویسنده مخاطب، آدرس: تهران، کدپستی:
۱۴۶۵۷۷۴۱۱۱

moosavi@ari.ac.ir

Plants and Gravitperception

Plants have different mechanisms for understanding and responding to environmental stimuli cues. Gravity is one of the most important directional environmental cues to control growth direction, that plants can permanently adapt to it. Gravitropism can be divided into four steps:

- 1) Perception of the gravity vector by specialized cells,
- 2) The transduction of the mechanical stimulus into a biochemical signal,
- 3) Transmission of biochemical signal from the specialized gravity-perception cells to the responsive zone,
- 4) Differential growth of the responsive zone to orient the direction of growth in regard to the gravity vector.

Heretofore, several models have been proposed to transduce the physical stimulus of gravity into a biochemical signal. One of the most important of these models is Starch-Statolith Hypothesis. The present paper briefly describes the adaptation of terrestrial plants to gravity as well as various models of plants response to gravity.

Keywords: Gravity, Gravitropism, Plant, Statocyte, Statolith.

F. Mousavi*, Assistant Professor,
Aerospace research Institute,
Ministry of Science, Research and
Technology

*Corresponding Author, Postal
Code: 1465774111, Tehran, IRAN

moosavi@ari.ac.ir

مقدمه

سخت‌شدگی آن حتی در غیاب فشار تورگر داخلی است که اجازه می‌دهد سلول‌های داخلی در مقابل اثر فشاری نیروهایی که توسط جاذبه ایجاد می‌شود به‌صورت قائم قرار بگیرند [۴]. بنابراین، تغییر در ترکیب دیواره سلولی پدیده‌ای معمول است که در گیاهانی که در معرض شتاب جی قرار می‌گیرند مشاهده می‌شود [۵]. این نوع پاسخ، مقاومت به جاذبه^۵ نامیده شده است [۶]. آزمایشاتی که به‌طور متداول برای مطالعه این پاسخ‌ها به شتاب جی انجام شده است، معمولاً بر اساس افزایش بزرگی نیروی جی از طریق قرار دادن نمونه بر روی یک سانتریفیوژ و یا از طریق کاهش اندازه آن از طریق قرار گرفتن تحت شرایط بی‌وزنی^۶ همه جانبه یا واقعی^۷ صورت می‌پذیرد (شکل ۱) [۶ و ۷]. شرایط میکروگروایتی همه جانبه می‌تواند در یک کلینواست^۸ یا یک ماشین وضعیت تصادفی با چرخاندن نمونه در یک حرکت چرخشی دو محوره به‌صورت تصادفی در سه بعد در هر دو سرعت آهسته و سریع ایجاد شود (شکل ۱) [۸]. این امر به‌هیچ وجه مقدار نیروی جاذبه را تغییر نمی‌دهد، اما اثرات مرتبط با یک محرک یک جهته را به حداقل می‌رساند. به هر حال شرایط میکروگروایتی واقعی در سطوح مداری یا در فاز سقوط آزاد موشک‌ها و پروازهای گرانش صفر^۹ ایجاد می‌شود [۹]. گیاهان نه تنها به تغییر در بزرگی بردار جی واکنش نشان می‌دهند بلکه به تغییر در جهت آن هم واکنش نشان می‌دهند. این پاسخ‌ها ریخت‌زایی^{۱۰} نامیده می‌شود و به‌طور معمول به شکل یک رفتار جاذبه‌گرا بیان می‌شود که در جهت بردار جی (جاذبه‌گرایی مثبت) یا در جهت مخالف آن (جاذبه‌گرایی منفی) می‌باشد [۱ و ۶]. پاسخ‌های معمول شامل تعیین جهت دوباره ریشه و ساقه یک گیاه است که به سمت بردار جاذبه تغییر جهت داده‌اند. مطالعات متعددی نیز این پاسخ‌های جاذبه‌گرایانه را در ارگانسیم‌های تک‌سلولی و پرسلولی مورد بررسی قرار داده است [۱ و ۱۳-۱۱]. آزمایشات متداول شامل تغییرات ساده در جهت بردار جاذبه توسط تغییر در جهت نمونه است (شکل ۱). به هر حال این آزمایشات تحت شرایط میکروگروایتی و یا هایپرگروایتی^{۱۱} انجام شده و نتایج آن نشان داده است که در ارگانسیم‌های پرسلولی پاسخ جاذبه‌گرایی در مکانی مجزا از سلول‌های دریافت‌کننده سیگنال جاذبه صورت می‌پذیرد، بنابراین نیاز به فرآیندهای پیام‌رسانی^{۱۲} بلند مدت دارد [۱۳ و ۱۴].

اندام‌های گیاهی قادر به درک محرک‌های محیطی پیرامون از قبیل نور، جاذبه، لمس و رطوبت می‌باشد. بنابراین، گیاهان جهت رشدشان را طوری تغییر می‌دهند تا در موقعیت مناسب برای جذب آب و یا مواد مغذی، فتوستتوز و یا تولید مثل قرار گیرد. پاسخ اندام‌های گیاهی به محرک‌های جهت‌دار، تروپیسیم^۱ یا گرایش نامیده می‌شود. تمامی گیاهان زمینی تحت فرآیندی که جاذبه‌گرایی^۲ نامیده می‌شود در معرض تأثیر ممتد نیروی جاذبه قرار دارند. جاذبه‌گرایی پاسخ رشد جهت‌دار گیاه نسبت به گرانش می‌باشد که نقش مهمی را در تعیین جهت و معماری نهایی گیاه ایفا می‌کند. بنابراین گیاهان قادر به درک جاذبه‌اند و می‌توانند رشدشان را بر این اساس تنظیم کنند. این امر به گیاهان اجازه می‌دهد تا به سمت آب حرکت نموده و فضای زیر، رو و بالای سطح زمین را با روش مفیدتری مورد کشف و بهره‌برداری قرار دهند و منابع را برای بقای سایر موجودات زنده فراهم آورند. به‌طور کلی، جاذبه‌گرایی را می‌توان به چهار مرحله تقسیم نمود: ۱) درک بردار جاذبه توسط سلول‌های اختصاصی، ۲) تبدیل محرک مکانیکی به یک سیگنال بیوشیمیایی، ۳) انتقال سیگنال بیوشیمیایی از سلول‌های اختصاصی درک جاذبه به منطقه پاسخ به جاذبه و ۴) رشد افتراقی منطقه پاسخ به جاذبه برای تعیین جهت رشد با توجه به بردار جاذبه [۱-۳].

برخلاف اکثریت تنش‌های زیستی و غیرزیستی که گیاهان در معرض آنها قرار می‌گیرند، جاذبه تنها عامل ثابت هم از لحاظ جهت و هم اندازه می‌باشد که گیاهان به‌طور دائمی با آن سازگاری دارند. مدل‌های مختلفی نیز تاکنون در رابطه با نحوه تبدیل محرک فیزیکی رسوب استاتولیت^۳ به یک سیگنال بیوشیمیایی ارائه شده است. مطالعه حاضر به اختصار نحوه سازگاری گیاهان زمینی به جاذبه یا گرانش و مدل‌های مختلف پاسخ به جاذبه در گیاهان را بررسی می‌کند.

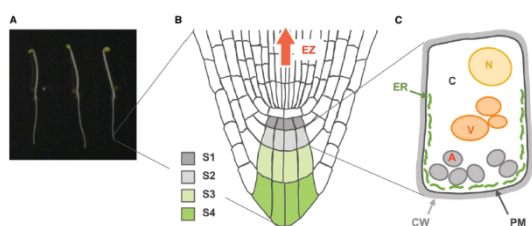
سازگاری گیاهان به جاذبه

به‌طور کلی دو راه‌کار اساسی توسط گیاهان زمینی برای مقاومت در برابر بار مکانیکی که توسط جاذبه بر آنها اعمال می‌شود، وجود دارد. اولین راه‌کار بر پایه ایجاد یک اسکلت انعطاف‌پذیر است که نیروی الکتریکی را ایجاد می‌کند و این نیرو موجب تعادل بین فشار تورگر^۴ داخلی و محدودیت مکانیکی دیواره سلولی می‌شود. دومی بر پایه استحکام دیواره سلولی از طریق

5. Gravity Resistance
6. Microgravity
7. Real
8. Clinostat
9. Parabolic flights
10. Gravitomorphogenetic
11. Hypergravity
12. Signaling

1. Tropism
2. Gravitropism
3. Statolith
4. Turgor

S3 و S4 (نزدیکترین لایه‌های به راس ریشه) واقع شده‌اند (شکل B ۲). آزمایشات بلانکالفور^{۱۳} و همکاران [۱۷] نشان داده است که سلول‌های مرکزی لایه S2 سهم بیشتری را در جاذبه‌گرایی ریشه نسبت به سایر سلول‌ها بازی می‌کند. همچنین مطالعات نشان داده است که منطقه طویل‌شدگی ریشه نیز برای پاسخ کامل جاذبه‌گرایی ضروری است هر چند سهم آن نسبت به سلول‌های کلاهیک ریشه خیلی کمتر می‌باشد. اگر چه ممکن است استاتوسیت‌های فرعی هم وجود داشته باشد، حداقل در ریشه اکثریت شواهد نشان می‌دهد که دریافت جاذبه اساساً توسط یک مکانیسم مبتنی بر پلاستید صورت می‌گیرد [۱۵].

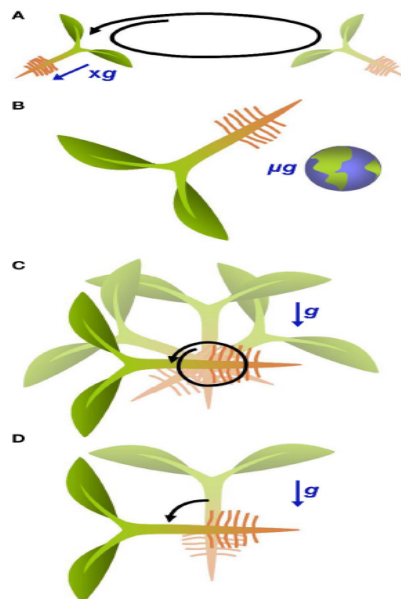


شکل ۱۹- استاتوسیت ریشه آرابیدوپسیس.

(A) دانه رست‌های سه روزه که در تاریکی رشد نموده اند. (B) ساختار شماتیک کلاهیک ریشه. منطقه طویل‌شدگی (EZ) بر روی سمت راسی کلاهیک ریشه واقع می‌شود (پیکان قرمز). S1، اولین لایه؛ S2، دومین لایه؛ S3، سومین لایه؛ S4، چهارمین لایه. (C) دیانگرام سلول ستونک. A، آمیلوپلاست؛ C، سیتوپلاسم؛ CW، دیواره سلولی؛ ER، شبکه آندوپلاستی؛ N، هسته؛ PM، غشا پلاسمایی؛ V، واکوئل. (برگرفته از منبع [۱۸]).

در ساقه نیز آمیلوپلاست‌های قابل رسوب در بخش‌های هوایی چندین گونه گیاهی مشاهده می‌شوند: کولتوپتیل^{۲۰} ذرت [۱۹ و ۲۰]، پولوینی^{۲۱} جو [۲۱]، هیپوکوتیل نخود [۲۲]، هیپوکوتیل‌ها و ساقه‌های گل آذین آرابیدوپسیس [۲۳]. قابل ذکر است این اندام‌ها می‌توانند به القای جاذبه پاسخ دهند و در جهت مخالف جاذبه خم شوند. در ساقه‌های آرابیدوپسیس، بافت‌ها در یک الگوی شعاعی قرار گرفته‌اند و از خارج ساقه به سمت مرکز آن گسترش می‌یابند (شکل B ۳). در زیر، لایه بیرونی یا اپیدرم سه تا چهار لایه پوست و سپس یک لایه اندودرم وجود دارد (شکل C ۳). درون اندودرم آمیلوپلاست‌های رسوب‌پذیر حضور دارند (شکل D ۳). آزمایشات ژنتیک مولکولی نشان داده است که اندودرم یک لایه سلولی ضروری برای جاذبه‌گرایی ساقه است و به‌عنوان استاتوسیت در ساقه گیاهان دوطبقه عمل می‌کند [۲۳].

در مدل استاتولیت، سیگنال جاذبه با جابجایی اجسام کوچک درون سیتوپلاسم به نام استاتولیت تحریک می‌شود که تراکم بالاتری نسبت به سیتوزول اطراف آن دارند. سلول‌هایی



شکل ۱۸- اصول کلی مورد استفاده در تحقیق جاذبه.

سانتریفیوژ بزرگی بردار جی را افزایش می‌دهد که منجر به القا هائیرگرویتی می‌شود. (b) شرایط میکروگرویتی واقعی می‌تواند روی ایستگاه‌های مداری و یا در طول مراحل سقوط آزاد موشک‌های پرتاب به فضا و پروازهای پارابولیک حاصل شود. (c) میکروگرویتی یک طرفه با چرخاندن ممتد نمونه در دو یا سه بعد حاصل می‌شود. این مقدار بزرگی بردار جی را تغییر نمی‌دهد اما تأثیر تحریکات یک جهته توسط بردار جی را حذف می‌نماید. (d) چرخاندن نمونه جهت بردار جی را نسبت به نمونه تغییر می‌دهد [۹].

مدل استاتولیت - نشاسته

مدل استاتولیت- نشاسته^{۱۳} امروزه به‌صورت گسترده توسط بسیاری از محققین مورد پذیرش قرار گرفته است. استاتوسیت‌ها^{۱۴} سلول‌های بسیار تخصصی دریافت‌کننده جاذبه^{۱۵} در گیاهان عالی هستند و با معماری قطبی و حضور آمیلوپلاست^{۱۶}‌های سرشار از نشاسته که استاتولیت نامیده می‌شوند، مشخص می‌شوند [۳]. در ریشه، سلول‌های ستونک به‌عنوان استاتوسیت عمل می‌نمایند [۱۵]. گونه‌های مختلف گیاهی دارای سلول‌های ستونک در ناحیه مرکزی داخلی کلاهیک ریشه هستند (شکل A, B ۲). در یک سلول ستونک، هسته در سمت بالایی سلول قرار می‌گیرد و شبکه آندوپلاستی ساختار کلاهیک شکلی را در انتهای تحتانی (دیستال)^{۱۷} تشکیل می‌دهد [۱۶]. در مقابل ناحیه پایینی سیتوپلاسم توسط آمیلوپلاست‌های حاوی نشاسته اشغال می‌شود (شکل C ۲). کلاهیک ریشه آرابیدوپسیس^{۱۸} دارای چهار لایه از سلول‌های ستونک است، به نام S1 (اولین لایه) که در زیر آن لایه‌های S2،

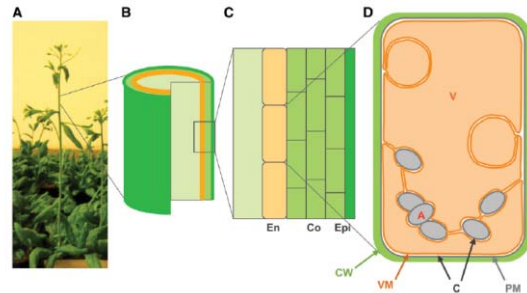
13. Starch-Statolith Hypothesis
14. Statocyte
15. Highly Specialized Gravity-sensing Cells
16. Amyloplast
17. Distal
18. Arabidopsis

19. Blancaflor
20. Coleoptile
21. Pulvini

یک پارچگی^{۲۷} است و از لحاظ بیولوژیکی ارتباط بین نیروی مکانیکی و مکانیسم‌ها یا اعمال سلول را توصیف می‌نماید [۳۰]. این مدل بر پایه تغییر شکل نیروهای عمل‌کننده بر روی سلول است، این نیروها موجب اعوجاج (خمیدگی یا انحنای) سطح سلول می‌شوند و از این طریق بر مکانیک یا انعطاف پذیری آرایش اسکلت سلولی تأثیر می‌گذارند [۸]. اگرچه این مدل ابتدا برای سلول‌های حیوانی مطرح شد [۳۱]، اما بدون شک می‌تواند به سلول‌های گیاهی نیز تعمیم داده شود. اسکلت سلولی متشکل از اجزایی است که در برابر فشردگی (میکروتوبول‌ها) و تنش‌های کششی (فیلامنت‌های اکتین) مقاومت می‌نمایند. در این مدل، قرار گرفتن در معرض میکروگراویتی موجب کاهش کشش ایزومتریک^{۲۸} داخلی در آرایش اسکلت سلولی می‌شود. در این مدل مفهومی، عملکرد سلول بر اساس اصول معماری باکمینستر فولر^{۲۹} بنا شده است [۳۲]. تصور می‌شود اعوجاج ناشی از تغییر در تعادل نیرویی که از قبل وجود داشته است، بر روی ترمودینامیک موضعی یا پارامترهای جنبشی و در نتیجه بر فعالیت‌های بیوشیمیایی سلول تأثیر بگذارد (شکل ۴). اینکه چطور سیگنال‌های مکانیکی در سطح سلول دریافت می‌شود و بر روی فرآیندهای داخل سلولی تأثیر می‌گذارد، توسط آر^{۳۰} و همکاران [۳۳] و اینگبر^{۳۱} شرح داده شده است. به هر حال، برای تغییر در کشش ایزومتریک آرایش اسکلت سلولی، لزوماً نیازی به ایجاد اختلال در شکل خارجی سلول نیست. این حالت می‌تواند از نیروی گرانشی که بر اندامک‌های متصل به این شبکه عمل می‌کند نیز ناشی شود (شکل ۴) [۳۵]. مطالعات نیز نشان داده است که اختلاف در تراکم بین هسته و سیتوپلاسم برای ایجاد تغییر در تنش کششی کافی خواهد بود و موجب تغییر آرایش اسکلت سلولی هم‌زمان با به‌کارگیری یا حذف گرانش می‌شود [۳۵].

استاتولیت‌ها تنها توسط یک شبکه مشبک خیلی ظریف از میکروفیلامنت‌های^{۳۲} اکتینی احاطه می‌شوند [۳۶]. اولین مدل‌های کش‌بستی تشریح نمودند که اسکلت سلولی اکتین احاطه‌کننده استاتولیت‌های متصل به استاتولیت و سیستم شبکه آندوپلاسمی یا غشای پلاسمایی است. رسوب استاتولیت، کششی را روی اسکلت سلولی ایجاد خواهد کرد و کانال‌های مکانوسنسیتیو^{۳۳} را در غشای پلاسمایی باز خواهد نمود. آزمایش‌ها نشان داده است که اختلال در اسکلت سلولی اکتین از درک جاذبه جلوگیری می‌نماید [۳۷].

که دارای استاتولیت می‌باشند استاتوسیت نامیده می‌شوند. استاتولیت‌ها به‌طور معمول دارای آمیلوپلاست‌های حاوی نشاسته یا کریستال‌هایی‌اند که نمونه‌ای از این کریستال‌ها به نام سولفات باریم در ریزوئیدهای^{۳۲} جلبک کارا نیز یافت شده است [۲۴-۲۶]. یک تغییر در جهت بردار جاذبه مرتبط با ارگانسیم موجب می‌شود استاتولیت‌ها به سمت جدید رو به پایین سلول رسوب نمایند و جابجایی آنها باعث تغییر شکل دیگر ساختارهای سلولی می‌شود (شکل ۴) [۲۷].



شکل ۲۰- استاتوسیت ساقه آرابیدوپسیس.

(A) گیاه پنج هفته‌ای آرابیدوپسیس. (B و C) ساختار شماتیکی از یک ساقه گل آذین. Co، پوست؛ En، اندودرم؛ Epi، اپیدرم. (D) دیاگرامی از یک سلول اندودرمی. A، آمیلوپلاست؛ C، سیتوپلاسم؛ CW، دیواره سلولی؛ ER، شبکه آندوپلاسمی؛ PM، غشا پلاسمایی؛ V، واکوئل؛ VM، غشای واکوئلی. (برگرفته از منبع [۱۸]).

مدل فشار جاذبه‌ای

بر اساس این مدل، کل توده پروتوپلاست^{۳۳} سلول که شبیه یک بالن پر از آب است در نقش حسگر جاذبه عمل نموده و هنگامی که بر روی یک سطح قرار می‌گیرد به دلیل وزن خود مسطح می‌شود. در این مدل نقش آمیلوپلاست‌های محتوی نشاسته، افزایش تراکم کل توده پروتوپلاست است [۲۸]. فرض بر این است پروتئین‌های غشایی واقع در بالا و پایین سلول از طریق نیروهای کششی افتراقی فعال می‌شوند و به ترتیب با دیواره‌های سلولی پایینی و بالایی برهم‌کنش دارند (شکل ۴) [۲۹]. مدل فشار جاذبه‌ای^{۲۴} بر پایه آزمایش‌هایی است که بر روی سلول‌های میان‌گره جلبک کارا انجام شده است و هنوز رابطه آن با درک جاذبه در گیاهان عالی اثبات نشده است.

مدل کش‌بستی

مدل‌های کش‌بستی ارتباط بین درک جاذبه و اسکلت سلولی را توصیف می‌کند. کش‌بستی^{۲۵} ترکیبی از کلمات تنش^{۲۶} و

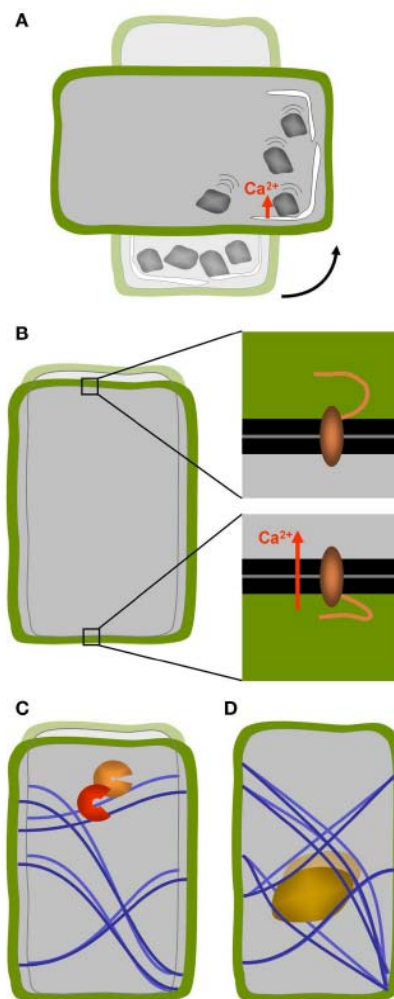
27. Integrity
28. Isometric Tension
29. Buckminster Fuller
30. Orr
31. Ingber
32. Microfilaments
33. Mechanosensitive

22. Rhizoids
23. Protoplast
24. The Gravitational Pressure Model
25. Tensegrity
26. Tension

این حوزه است. نتایج این قبیل مطالعات می‌تواند علاوه بر افزایش درک ما از مکانیسم پاسخ گیاهان به محرک‌های محیطی و گسترش مرزهای دانش در این حوزه، برای کشت موفق‌آمیز بذر گیاهان در سفرها و مأموریت‌های طولانی مدت فضایی و نحوه طراحی گلدان‌های فضایی کشت گیاه در شرایط جاذبه صفر، تأثیرگذار باشد.

مراجع

- [1] J. Z., Kiss, "Mechanisms of the early phases of plant gravitropism." *Critical Reviews in Plant Sciences* vol. 19, 2000, pp. 551-573.
- [2] J. P., Vandenbrink, J. Z., Kiss, R., Herranz, and F. J., Medina, "Light and gravity signals synergize in modulating plant development." *Frontiers in plant science* 5 (2014): 563.
- [3] M., Braun, M., Böhmer, D.P., Häder, R., Hemmersbach, and K., Palme, *Gravitational Biology I: Gravity Sensing and Graviorientation in Microorganisms and Plants*. Springer, 2018.
- [4] D., Volkmann, F., Baluska, "Gravity: one of the driving forces for evolution". *Protoplasma*, vol. 229, 2006, pp. 143-148.
- [5] K., Waldron, C., Brett, "Effects of extreme acceleration on the germination, growth and cell wall composition of peaepicotyls", *Journal of Experimental Botany*, vol. 41, 1990, pp. 71-77.
- [6] T., Hoson, K., Soga, "New aspects of gravity responses in plant cells", *International review of cytology*, vol. 229, 2003, pp. 209-244.
- [7] R., Hemmersbach, D., Volkmann, D. P., Häder, "Graviorientation in protists and plants". *Journal of Plant Physiology*, vol. 154, 1999, pp.1-15.
- [8] E., Skagen, T. H., Iversen, "Simulated weight lessness and hypergravity effects on their generation of the cortical microtubule array in protoplasts from *Brassicnapus hypocotyls*". *Physiologia plantarum*, vol. 106, 1999, pp. 318-325.
- [9] Y., Chebli, A., Geitmann, "Gravity Research on Plants: Use of Single-Cell Experimental Models". *Frontiers in Plant Science*, vol. 2011, vol. 2, 2011, pp. 56.
- [10] M., Braun, A., Sievers, "Plant cells on earth and in space", *Korean journal of biological sciences*, vol. 4, 2000, pp. 201-214.
- [11] F., Baluska, K.H., Hasenstein, "Root cytoskeleton: its role in perception of and response to gravity", *Planta*. vol. 203, 1997, pp. 69-78.
- [12] G., Perbal, D., Driss-Ecole, "Mechano transduction in gravisensing cells". *Trends in Plant Sciences*. vol. 8, 2003, pp. 498-504.
- [13] M.T., Morita, "Directional gravity sensing in gravitropism". *Annual Review Of Plant Biology*, vol. 61, 2010, pp. 705-720.
- [14] E. S., Haswell, "Gravity perception: how plants stand up for themselves", *Current Biology*, vol. 13, 2003, pp. 761-763.
- [15] Sack, Fred D., "Plastids and gravitropic sensing." *Planta*, vol. 203, 1997, pp. S63-S68.
- [16] D., Driss-Ecole, A., Lefranc, and G., Perbal, "A polarized cell: the root statocyte." *Physiologia Plantarum*, vol.118, 2003, pp.305-312.



شکل ۴- مفاهیم درک جاذبه در سطح سلول در گیاهان.

در درک جاذبه بر پایه استاتولیت، رسوب یا تغییر وضعیت اندامک‌های درون سلولی با تراکم بیشتر، سیگنالی را بر پایه یک تغییر در شارش یونی تراغشایی القا می‌نماید. (b) مطابق با مدل فشار جاذبه‌ای، وزن پروتوپلاست موجب ایجاد نیروهایی می‌شود که بر روی اتصالات دیواره‌ای غشا-سلول عمل می‌نمایند، مقادیر این نیروها در سمت بالا و پایین سلول تفاوت دارد. (c) مدل کش‌بستی پیش‌بینی می‌کند که اعوجاج سلولی به دلیل تغییر در بزرگی جی است که بر روی کشش ایزومتریک آرایش اسکلت سلولی سلول تأثیر می‌گذارد و موجب تغییر فعالیت‌های بیوشیمیایی سلول می‌شود. (d) نوعی از مدل کش‌بستی مبتنی بر یک تغییر در کشش ایزومتریک اسکلت سلولی به واسطه وزن اندامک‌های سنگین می‌باشد که به رشته‌های اسکلت سلولی از قبیل هسته متصل شده‌اند [۹].

نتیجه‌گیری

مطالعاتی که تاکنون در زمینه درک مکانیسم پاسخ گیاهان به جاذبه و نحوه سازگاری آنها به این محرک برداری مهم، توسط زیست‌شناسان گیاهی مختلف در سرتاسر جهان صورت گرفته است تا حد زیادی درک ما را از نحوه این پاسخ‌ها افزایش داده است. به هر حال پاسخ برخی از سوالات اساسی در این زمینه هنوز مشخص نشده و نیازمند تحقیقات دقیق‌تر و گسترده‌ای در

- [27] Y., Chebli, A., Geitmann, "Gravity Research on Plants: Use of Single-Cell Experimental Models". *Frontiers in Plant Science*, vol. 2, 2011, pp. 56, 2011.
- [28] R., Wayne, M.P., Staves, "A down to earth model of gravisensing of Newton's Law of Gravitation from the apple's perspective". *Physiologia plantarum*. vol. 98, 1996, pp. 917-921.
- [29] R., Wayne, M. P., Staves, A. C. Leopold, "The contribution of the extra cellular matrix to gravisensing in characean cells". *Journal of Cell Science*, vol. 101, 1992, pp. 611-623.
- [30] F. A., Hoekstra, L. M, Crowe, J. H., Crowe, "Differential desiccation sensitivity of corn and *Pennisetum pollen* linked to their sucrose contents". *Plant Cell Environment*. vol. 12, 1989, pp. 83-91.
- [31] D. E., Ingber, "How cells (might) sense microgravity". *The FASEB Journal*, vol. 13, pp. 3-15, 1999.
- [32] D.E., Ingber, "Cellular tensegrity: defining new rules of biological design that govern the cytoskeleton". *Journal of Cell Science*, vol. 104, 1993, pp. 613-627.
- [33] A., Orr, B., Helmke, B., Blackman, M., Schwartz, "Mechanisms of mechanotransduction", *Developmental cell*, vol. 10, 2006, pp. 11-20.
- [34] D., Ingber, "Cellular mechanotransduction: putting all the pieces together again". *FASEB journal*, vol. 20, 2006, pp. 11-27.
- [35] C., Yang, D., Wei, F. Y., Zhuang, "The force induced by organelles' weight in the microfilament is in the range of 0.1-1 pN". *Acta astronautica*, vol. 63, 2008, pp. 923-928.
- [36] D. A., Collings, G., Zsuppan, N. S., Allen, and E. B., Blancaflor, "Demonstration of prominent actin filaments in the root columella." *Planta*, vol. 212, 2001, pp. 392-403.
- [37] A., Sievers, S., Kruse, L., Kuo-Huang, and M., Wendt, "Statoliths and microfilaments in plant cells." *Planta*, vol. 179, 1989, pp. 275-278.
- [17] E. B., Blancaflor, J. M., Fasano, and S., Gilroy, "Mapping the functional roles of cap cells in the response of Arabidopsis primary roots to gravity." *Plant physiology*, vol.116, 1998, pp. 213-222.
- [18] H., Yasuko, M., Tasaka, and M. T., Morita, "Mechanism of higher plant gravity sensing." *American Journal of Botany*, vol.100, 2013, pp. 91-100.
- [19] F. D., Sack, M. M., Suyemoto, and A. C., Leopold, "Kinetics of amyloplast sedimentation in gravistimulated maize coleoptiles." *Planta*, vol. 161, 1984, pp. 459-464.
- [20] F. D., Sack, M., Mitsu Suyemoto, and A., Carl Leopold, "Amyloplast sedimentation kinetics in gravistimulated maize roots." *Planta*, vol.165, 1985, pp. 295-300.
- [21] Song, Il, Casey R. Lu, Thomas G. Brock, and Peter B. Kaufman, "Do starch statoliths act as the gravisensors in cereal grass pulvini?." *Plant Physiology*, vol. 86, 1988, pp. 1155-1162.
- [22] F. D., Sack, "Plant gravity sensing." In *International review of cytology*, vol. 127, pp. 193-252. Academic Press, 1991.
- [23] F., Hidehiro, J., Wysocka-Diller, T., Kato, H., Fujisawa, P. N., Benfey, and M., Tasaka, "Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*." *The Plant Journal*, vol. 14, 1998, pp. 425-430.
- [24] H. G., Dickinson, C. J., Elleman, and J., Doughty, "Pollen coatings—chimaeric genetics and new functions." *Sexual Plant Reproduction*, vol.12, 2000, pp. 302-309.
- [25] S. M., Read, A. E., Clarke, and A., Bacic, "Stimulation of growth of cultured *Nicotiana tabacum* W 38 pollen tubes by poly (ethylene glycol) and Cu (II) salts." *Protoplasma*, vol. 177, 1993, pp. 1-14.
- [26] J. H., Crowe, F.A., Hoekstra, and L. M., Crowe, "Membrane phase transitions are responsible for imbibitional damage in dry pollen." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86, 1989, pp. 520-523.