หลักการส่งสัญญาณของพืช

ยงยุทธ โอสถสภา

ภาควิชาปฐพีวิทยา คณะเกษตร กำแพงแสน
มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

บทคัดย่อ

ธาตุอาหารพืชมีบทบาท 3 ด้าน คือ เป็นองค์ประกอบในโครงสร้างของสารประกอบของเซลล์ ช่วยกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์และทำหน้าที่อื่นๆ เช่น เกี่ยวข้องกับการส่งสัญญาณในพืช สำหรับการส่งสัญญาณในพืชประกอบด้วย 3 ขั้นตอนคือ การรับสัญญาณจากโมเลกุลสัญญาณ การส่งต่อสัญญาณหรือการถ่ายโอนสัญญาณ และการตอบสนอง

การรับสัญญาณจากโมเลกุลสัญญาณโดยเซลล์พืชรับรู้การเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อม เพราะเซลล์มีโปรตีนทำหน้าที่เป็นตัวรับสัญญาณเป็นโปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในโครงสร้างของเยื่อหุ้มเซลล์ มีส่วนหนึ่งของโมเลกุลเป็นจุดรับสัญญาณจากภายนอก โดยโมเลกุลสัญญาณไม่ต้องเข้าไปในเซลล์ แต่สามารถส่งสัญญาณผ่านโมเลกุลของโปรตีนเข้ามาในเซลล์ได้ และมีตัวรับสัญญาณภายในเซลล์หรืออยู่ในไซโทพลาซึมด้วย จากนั้นก็มีตัวนำรหัส สำหรับส่งต่อสัญญาณในรูปรหัสที่ได้รับไปยังเซลล์เป้าหมาย

การส่งต่อสัญญาณ หรือการถ่ายโอนสัญญาณภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ของพืชแต่ละต้นนั้น เซลล์ในต้นพืชส่งสัญญาณถึงกันด้วย “รหัสอันเป็นภาษาเคมี” ให้ส่วนที่เกี่ยวข้องรับรู้ เพื่อตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมด้านต่างๆ การส่งสัญญาณของเซลล์เป็นกระบวนการที่เซลล์รับสัญญาณ แล้วส่งต่อภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ จนมีการตอบสนองต่อสัญญาณนั้น

การตอบสนองเป็นขั้นตอนที่เซลล์เป้าหมายแสดงผลของการรับรู้สัญญาณ และเปลี่ยนแปลงตามความมุ่งหมายของสัญญาณที่มากระตุ้น การตอบสนองที่ดีต้องตรงและครบถ้วนตามสัญญาณที่ได้รับ

1. คำนำ: ความเกี่ยวข้องระหว่างธาตุอาหารกับการส่งสัญญาณของพืช

พืชเป็นสิ่งมีชีวิตที่รากเกาะยึดอยู่กับดินและเผชิญกับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงสู่ภาวะที่ไม่เหมาะสมอยู่เสมอ ทั้งจากปัจจัยที่ไม่มีชีวิต (abiotic factors) เช่น ขาดน้ำหรือขาดธาตุอาหาร อากาศร้อนหรือหนาวเกินไป และปัจจัยที่มีชีวิต (biotic factors) เช่น เชื้อโรคและแมลงศัตรูพืชรบกวน หนทางที่จะทำให้มีชีวิตรอดได้ คือการปรับตัวอย่างรวดเร็ว ให้เข้ากับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง โดยมีความสามารถในการรับรู้การเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมได้เร็วและการส่งสัญญาณเพื่อเร่งให้เซลล์ อวัยวะ และพืชทั้งต้น มีการปรับตัวให้เหมาะสมกับการดำรงชีวิตอยู่ในสภาพดังกล่าว (ยงยุทธ, 2559) ระบบ

คำสำคัญ : สภาพแวดล้อม การส่งสัญญาณ โมเลกุลสัญญาณ ตัวนำรหัส การรับสัญญาณ การตอบสนอง

การส่งสัญญาณของพืชมีธาตุอาหารบางธาตุที่มีบทบาทสำคัญ

ความรู้เรื่องบทบาทของธาตุอาหารพืชโดยทั่วไปกล่าวว่า ธาตุอาหารพืชมีบทบาท 2 ด้าน คือ ด้านแรกเป็นหน้าที่เฉพาะ กล่าวคือเจาะจงว่าธาตุใดทำหน้าที่อะไรบ้าง ซึ่งแบ่งออกได้ 2 แบบ คือ (1) ธาตุอาหารเป็นองค์ประกอบในโครงสร้างของสารประกอบของเซลล์ หรือหน้าที่เชิงองค์ประกอบ (structural functions) และธาตุอาหารทำหน้าที่กระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ (stimulating functions) และ (2) ทำหน้าที่อื่นๆ หลายอย่าง (ตารางที่ 1) ต่อมาได้มีการระบุเพิ่มเติมว่าบางธาตุทำหน้าที่ด้านการส่งสัญญาณ (signaling) ในพืช ซึ่งหลายธาตุทำหน้าที่นี้ได้หรือบางธาตุมีบทบาทนั้นร่วมกัน (ยงยุทธ, 2558)

ตารางที่ 1 การจำแนกธาตุอาหารตามบทบาทของธาตุ

หน้าที่ของธาตุ	สัญลักษณ์ธาตุ/ไอออน
มีหน้าที่เฉพาะ	
1. อยู่ในโครงสร้างของสารประกอบคาร์บอน	N, S
2. เกี่ยวข้องกับการรับและการใช้พลังงาน อยู่ในโครงสร้างของจีโนม	P
3. อยู่ในโครงสร้างของผนังเซลล์	Ca, B
4. อยู่ในโครงสร้างของเอนไซม์ และสารอินทรีย์ในเมแทบอลิซึม	Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Mo
5. กระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์	K, Cl, Mg, Ca, Mn, Fe, Zn, Cu
มีหน้าที่ไม่เฉพาะ	
1. สร้างสมดุลของประจุภายในเซลล์	K^+, NO_3^- ,Cl^-, SO_4^{2-}, Ca^{2+}, Mg^{2+}
2. ช่วยในการปรับศักย์ออสโมซิส	K^+, NO_3^-, Cl^-

ที่มา: ยงยุทธ (2558)

แต่เดิมนักสรีรวิทยาของพืช ได้ศึกษาหน้าที่ของธาตุอาหารพืช และพบบทบาท 2 ด้านของธาตุอาหารต่างๆ ข้างต้น ช่วยให้กระบวนการเมแทบอลิซึมในพืชดำเนินไปด้วยความราบรื่น ต่อมานักชีววิทยาโมเลกุลเข้ามาศึกษาบทบาทของยีนที่เกี่ยวข้องกับการทำหน้าที่ของแต่ละธาตุ และสามารถอธิบายเรื่องราวของธาตุต่างๆ ได้ลึกซึ้งกว่าเดิม ผลการวิจัยส่วนหนึ่งแสดงว่าธาตุอาหาร 3 ธาตุ คือ ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และแคลเซียม มีบทบาทสำคัญในกระบวนการส่งสัญญาณของพืช (Baluska and Stetano, 2009) แต่เนื่องจากรายงานการวิจัยเรื่องดังกล่าวอยู่ในวารสารสาขาชีววิทยาโมเลกุล ซึ่งนักวิชาการด้านดินและปุ๋ยไม่ค่อยคุ้นเคย จึงมองข้ามข้อมูลส่วนนี้ไป ผู้เขียนเห็นว่าเรื่องการส่งสัญญาณของพืชมีความสำคัญสมควรประมวลความเกี่ยวข้องของสามธาตุนี้ในกระบวนการดังกล่าว เพื่อเผยแพร่สำหรับสมาชิกของสมาคมดินและปุ๋ยแห่งประเทศไทยและผู้สนใจโดยทั่วไปได้ทราบ

อันที่จริง ผู้เขียนเคยนำเสนอบทความเรื่อง “ความเครียดของพืชและการบรรเทาความเครียด” ในวารสารดินและปุ๋ยปีที่ 38 เล่มที่ 1-4 เดือนมกราคม-ธันวาคม 2559 ไปแล้ว (ยงยุทธ, 2559) ส่วนหนึ่งในบทความนั้นได้กล่าวถึงการส่งสัญญาณในพืชบางส่วน แต่เนื่องจากหลักการส่งสัญญาณในพืชมีความซับซ้อนและมีเนื้อหามาก เพราะเป็นระบบที่ประกอบด้วยหลายส่วนซึ่งทำงานประสานกัน บทความนี้จึงขออธิบายหลักการส่งสัญญาณในพืชเพื่อเป็นพื้นฐานก่อนสำหรับบทความเรื่องต่อไป จะได้อธิบายเรื่องบทบาทของแคลเซียม ไนโตรเจน และฟอสฟอรัสในการส่งสัญญาณของพืช

หลักการด้านการส่งสัญญาณของพืช มี 4 เรื่อง คือ (1) การส่งสัญญาณของสิ่งมีชีวิต (2) ลักษณะและประโยชน์ของการส่งสัญญาณของพืช (3) ระบบการส่งสัญญาณ และ (4) ขั้นตอนการส่งสัญญาณ

2. การส่งสัญญาณของสิ่งมีชีวิต

“การส่งสัญญาณ” มาจากภาษาอังกฤษที่สะกดได้ 2 แบบ คือ แบบอเมริกัน signaling และแบบอังกฤษดั้งเดิม signalling ซึ่ง The Grolier International Dictionary (1981) ให้ความหมายของ “signaling” ว่าหมายถึงการติดต่อเพื่อส่ง-รับข้อมูลของ 2 ฝ่าย คือ ฝ่ายแรกเป็นผู้ส่งเนื่องจากฝ่ายนี้มีสารสนเทศ (information) ที่ต้องการสื่อสาร (communication) ให้ฝ่ายที่สองทราบ ฝ่ายที่สองเป็นเป้าหมาย (target) หรือเป็นฝ่ายรับสารสนเทศ การสื่อสารใช้ภาษาเครื่องหมายหรือสัญญาณ (signal) วิธีหนึ่งของการสื่อสาร คือ การใช้รหัส (code)

“สัญญาณ” คือ เครื่องหมายหรือเครื่องแสดงไว้ให้เห็นหรือให้ได้ยินแม้อยู่ในระยะไกลเพื่อให้รู้ล่วงหน้า จะได้ระวังอันตรายหรือกระทำตามที่บอกหรือแนะนำไว้ (ราชบัณฑิตยสถาน, 2542) ฝ่ายผู้ส่งและผู้รับเข้าใจความหมาย และสามารถปฏิบัติตามสิ่งที่บอกได้ถูกต้อง การสื่อสารจึงบรรลุผล แต่เพื่อให้สัญญาณที่ส่งมีความกระชับรัดกุมและแม่นยำ สิ่งมีชีวิตจึงส่งสัญญาณด้วย “รหัส” ในการสื่อสารภายในเซลล์ และระหว่างเซลล์ นิยามของ “รหัส” คือ เครื่องหมายหรือสัญญาณลับซึ่งรู้เฉพาะผู้ที่ตกลงกันไว้ เช่น ข้อความที่เปลี่ยนตัวอักษรอื่น แทนที่อักษรที่ต้องการจะใช้หรือสลับตำแหน่งอักษรของข้อความนั้น หรือใช้สัญลักษณ์แทน (ราชบัณฑิตยสถาน, 2542)

สิ่งมีชีวิตเซลล์เดียว (unicellular organism) มีการส่งสัญญาณเพื่อรับรู้และตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อม เช่น การเลือกอาหารและการหลีกเลี่ยงสารพิษ ส่วนสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์ (multicellular organism) ส่งสัญญาณเพื่อเตือนภัยจากสภาพแวดล้อม รวมทั้งช่วยให้ส่วนต่างๆ มีการเจริญเติบโตและพัฒนาอย่างสอดคล้องกัน (Frilm *et al*., 2015)

พืชเป็นสิ่งมีชีวิตที่มีรากยึดแน่นอยู่กับดิน หากมีการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม เช่น ดินขาดน้ำหรือขาดธาตุอาหาร อากาศร้อนหรือหนาวเกินไป รวมทั้งมีเชื้อโรคและแมลงศัตรูพืชรบกวน พืชไม่สามารถหนีไปไหนได้ เหลือเพียงหนทางเดียวที่จะช่วยให้มีชีวิตรอดคือการปรับตัวอย่างรวดเร็วให้เข้ากับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง พืชจึงต้องมีความสามารถในการส่งสัญญาณเพื่อเร่งให้มีการปรับตัวดังกล่าว การส่งสัญญาณของพืชแบ่งเป็น 3 ลักษณะ คือ (1) ระหว่างพืชกับ

สิ่งมีชีวิตประเภทอื่น เช่น พืชกับจุลินทรีย์ และพืชกับแมลง (2) ระหว่างต้นพืชพันธุ์เดียวกันและระหว่างพันธุ์ และ (3) ภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ของพืชแต่ละต้น บทความนี้จะอธิบายการส่งสัญญาณภายในต้นพืช (Hetherington and Brownlee, 2004)

3. ลักษณะและประโยชน์ของการส่งสัญญาณในพืช

การส่งสัญญาณภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ของพืชแต่ละต้นนั้น เซลล์ในต้นพืชส่งสัญญาณถึงกันด้วย “รหัสอันเป็นภาษาเคมี” ให้ส่วนที่เกี่ยวข้องรับรู้ เพื่อตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมด้านต่างๆ การส่งสัญญาณของเซลล์เป็นกระบวนการที่เซลล์รับสัญญาณ แล้วส่งต่อภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ จนมีการตอบสนองต่อสัญญาณนั้น การส่งสัญญาณของเซลล์พืช มีประโยชน์ 3 ประการ คือ (1) ช่วยเตือนภัยจากสภาพแวดล้อมและต่อสู้กับเหตุการณ์เฉพาะหน้า (2) ควบคุมการเจริญเติบโตและการพัฒนาที่สอดคล้องกับสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม และ (3) ควบคุมการเจริญเติบโตในสภาพปรกติ

ระบบการส่งสัญญาณของพืชมีความซับซ้อนมาก วิทยาการในปัจจุบันให้ความกระจ่างเพียงบางส่วนเท่านั้น ยังมีเรื่องราวอีกมากที่ต้องหาคำตอบจากการวิจัย การส่งสัญญาณของเซลล์พืชใช้สารเคมีอย่างน้อย 4 กลุ่ม (Bush, 1995; Shabala and Pottoson, 2014) คือ

กลุ่มที่ 1 เป็นสารอินทรีย์พวกเมแทบอไลต์ทุติยภูมิ (secondary metabolites) จำนวนมาก

กลุ่มที่ 2 เป็นฮอร์โมนพืช เช่น ออกซิน ไซโทไคนิน จิบเบอร์เรลลิน เอทิลีน กรดแอบซิสิก กรดจัสโมนิกและกรดซาลิไซลิก

กลุ่มที่ 3 เป็นอนุมูลอิสระที่กลายสภาพมาจากออกซิเจน เป็นออกซิเจนชนิดที่ไวต่อปฏิกิริยา (reactive oxygen species)

กลุ่มที่ 4 เป็นธาตุอาหารซึ่งมี 3 ธาตุ คือ (1) ไนโตรเจนในรูปของโปรตีน เอนไซม์และไนตริกออกไซด์ (2) ฟอสฟอรัสรูปฟอสเฟตไอออนและสารประกอบอินทรีย์ฟอสเฟตหลายชนิด และ (3) แคลเซียมในรูปของแคลเซียมไอออน

4. ระบบการส่งสัญญาณของพืช

การส่งสัญญาณของพืชเป็นการส่งสัญญาณด้วยรหัส ซึ่งมีความกระชับ รัดกุม และแม่นยำในการสื่อสารภายในเซลล์ และระหว่างเซลล์ การส่งสัญญาณมีลักษณะเป็นระบบและรูปแบบ (Schachtman and Shin, 2007; Shabala and Pottoson, 2014; Wang and Wu, 2013) ดังนี้

4.1 องค์ประกอบของระบบ

พืชประกอบด้วยอวัยวะซึ่งมีเซลล์หลายชนิด เซลล์แต่ละชนิดก็มีจำนวนมาก ภายในเซลล์ยังประกอบด้วยหน่วยย่อยเรียกว่าออร์แกเนลล์ (organelle) หรืออวัยวะเซลล์ เช่น คลอโรพลาสต์ ไมโตคอนเดรีย ไรโบโซม นิวเคลียส ฯลฯ ซึ่งทำหน้าที่ต่างๆ กันอย่างประสานสอดคล้อง ภายใต้สภาพแวดล้อมที่ผันแปร ดังนั้นพืชจะอยู่รอดได้ต้องมีกลไกการรับรู้และตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมอย่างเหมาะสม นอกจากนั้น เซลล์แต่ละเซลล์ในเนื้อเยื่อและอวัยวะยังต้องมีพฤติกรรมที่สอดคล้องกัน เพื่อให้เจริญเติบโตและมีพัฒนาการของเซลล์ในอวัยวะเป็นไปในทิศทางเดียวกัน การส่งสัญญาณของเซลล์จึงเป็นหัวใจของความอยู่รอดของพืช

องค์ประกอบของระบบการส่งสัญญาณในพืชมี 3 ลำดับ คือ (1) ภายในเซลล์ (2) ระหว่างเซลล์ข้างเคียง และ (3) ไปสู่เซลล์จำนวนมากพร้อมกัน

4.2 รูปแบบของการส่งสัญญาณ

เนื่องจากองค์ประกอบของระบบการส่งสัญญาณในพืชมี 3 ลำดับ ดังที่กล่าวแล้ว การส่งสัญญาณภายในต้นพืช จึงมี 3 แบบ (Mclean *et al*., 1997) คือ

1) ภายในเซลล์ เกิดขึ้นระหว่างเยื่อหุ้มเซลล์ไซโทพลาซึมและออร์แกเนลล์ต่างๆ ของเซลล์

2) ระหว่างเซลล์ข้างเคียง ผ่านช่องที่ไซโทพลาซึมของเซลล์ข้างเคียงติดต่อถึงกัน ซึ่งเรียกว่าพลาสโมเดสมาตา (plasmodesmata) ซึ่งเป็นช่องขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางประมาณ 70 นาโนเมตร

3) ไปสู่เซลล์จำนวนมากพร้อมๆ กัน โดยสัญญาณที่ถูกส่ง เป็นสารสนเทศสาธารณะที่ทุกเซลล์ต้องรู้ โดยผ่านระบบท่อลำเลียง คือ ไซเล็มหรือโฟลเอ็มซึ่งมีเครือข่ายทั่วทั้งต้น

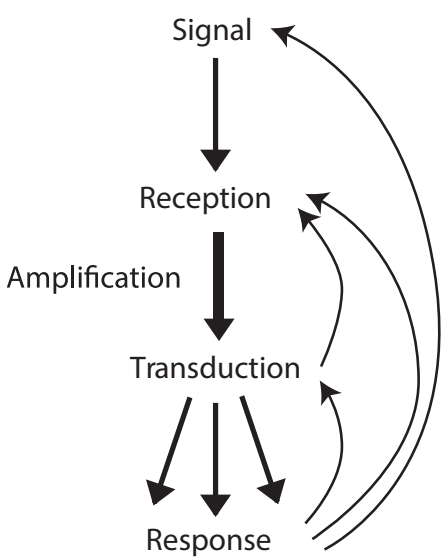
5. ขั้นตอนของการส่งสัญญาณ

พืชสามารถตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมโดยปรับตัวได้อย่างเหมาะสมกับสถานการณ์ เนื่องจากระบบการสื่อสาร มีองค์ประกอบ 3 ประการ (Chiou and Lin, 2011) ดังภาพที่ 1 และ 2 คือ

1) เซลล์พืชรับรู้การเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อม (reception) เพราะเซลล์มีโปรตีนทำหน้าที่เป็นตัวรับสัญญาณ (receptor)

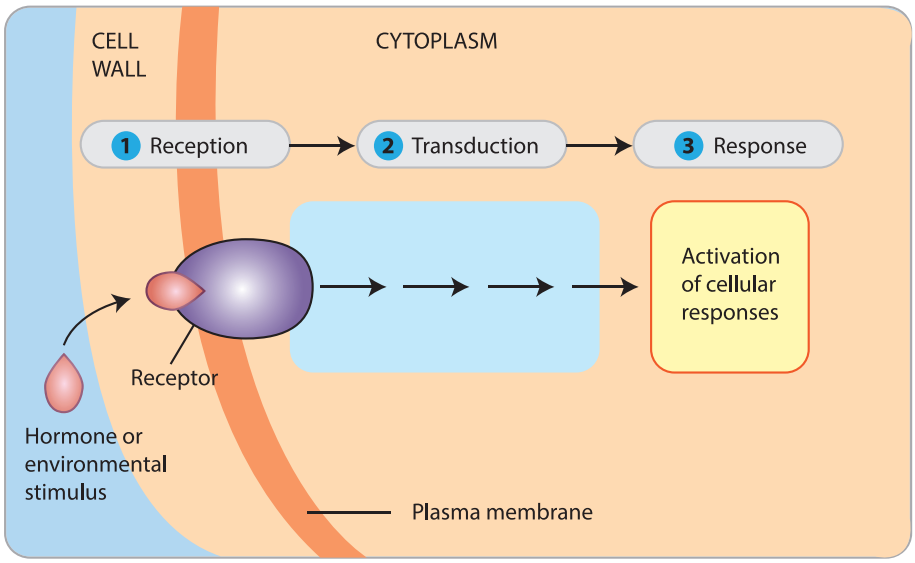
2) สามารถถ่ายทอดสัญญาณที่รับ (transduction) ไปยังส่วนอื่นของเซลล์ ด้วยการผลิตโมเลกุลถ่ายทอด (relay molecules) เป็นสารเคมีซึ่งจดจำข้อมูลทั้งหมดที่มาถึงเซลล์ และส่งต่อข้อมูลนั้นจนถึงปลายทางได้อย่างสมบูรณ์

3) หน่วยปลายทางแปลความหมายสัญญาณที่มาถึงได้ถูกต้องครบถ้วนและตอบสนอง



ภาพที่ 1 ขั้นตอนการส่งสัญญาณของเซลล์พืชประกอบด้วย (1) การรับสัญญาณที่ส่งมา (reception) (2) การถ่ายทอดสัญญาณ (transduction) และ (3) การตอบสนอง (responses) แล้วมีผลสะท้อนกลับ (feed back) ในแต่ละตอน

ที่มา : http://picsforkeywordsuggestion.com/pages/s/signal-transduction



ภาพที่ 2 เซลล์พืชมีผนังเซลล์ (cell wall) ล้อมรอบ การส่งสัญญาณของเซลล์พืชประกอบด้วย 3 อย่าง และแต่ละอย่างเกิดในแต่ละส่วนของเซลล์ คือ (1) การรับสัญญาณ (reception) ด้วย "ตัวรับสัญญาณ (receptor)" ซึ่งเป็นโปรตีนที่เยื่อหุ้มเซลล์ (plasma membrane) สามารถรับสัญญาณจากสิ่งแวดล้อม (2) การถ่ายทอดสัญญาณ (transduction) ด้วย "โมเลกุลถ่ายทอด (relay molecules)" ในไซโทพลาซึม (cytoplasm) ของเซลล์ และ (3) การกระตุ้นให้เซลล์พืชตอบสนอง (activation of cellular response) ต่อสัญญาณที่ได้รับ โดยการเปลี่ยนแปลงของเมแทบอลิซึมและนำไปสู่การเจริญเติบโตในรูปแบบที่กำหนด

ที่มา: http://www.bio.miami.edu/dana/226/226F09_14.html

(response) ต่อสิ่งแวดล้อมอย่างเหมาะสมกับสัญญาณที่ได้รับ

เนื่องจากแต่ละตอนของการส่งสัญญาณมีผลสะท้อนกลับ (feed back) ด้วย ถึงถือว่าระบบนี้เป็นการสื่อสาร (communication) ของเซลล์ก็ได้

กระบวนการพื้นฐานของการส่งสัญญาณในพืชประกอบด้วย 3 ขั้นตอน (1) การรับสัญญาณ (reception) จากโมเลกุลสัญญาณ (signal molecule) (2) การส่งต่อสัญญาณหรือการถ่ายทอดสัญญาณ (transduction) และ (3) การตอบสนอง (response) ดังนี้

5.1 การรับสัญญาณ

การรับสัญญาณเป็นขั้นตอนแรกที่เซลล์ของอวัยวะเป้าหมายรับสัญญาณซึ่งเป็นสารสนเทศจากภายนอกเซลล์ สัญญาณที่เข้ามามีลักษณะเป็นโมเลกุลหรือสิ่งเร้าจากสภาพแวดล้อม ดังนั้นการรับสัญญาณจึงเป็นขั้นตอนที่โมเลกุลสัญญาณหรือสิ่งเร้ามาพบกับตัวรับสัญญาณ (Chiou and Lin, 2011; Hakeem *et al*., 2014)

1) โมเลกุลสัญญาณ เป็นโมเลกุลของสารเคมี พวกสารอินทรีย์หรือสารอนินทรีย์จากภายนอกเซลล์ ซึ่งเรียกว่า "ตัวนำรหัสที่หนึ่ง" มายังเซลล์รับสัญญาณ โมเลกุลสัญญาณมีหลายชนิด

เช่น โปรตีน เพ็บไทด์ขนาดเล็ก กรดอะมิโน นิวคลีโอไทด์ อนุพันธ์ของกรดไขมัน ไนตริกออกไซด์ ฯลฯ ในกรณีของสภาพแวดล้อม ฮอร์โมนพืชก็เป็นโมเลกุลสัญญาณแบบหนึ่ง

2) ตัวรับสัญญาณ เป็นโปรตีนอยู่ที่ผิวหรือภายในของเซลล์เป้าหมาย (target cell) ซึ่งสามารถจับกับลิแกนด์ (ligand) อันเป็นโมเลกุลสัญญาณ ตัวรับสัญญาณทำหน้าที่รับรู้สารสนเทศจากโมเลกุลสัญญาณ ดังนั้นโปรตีนรับสัญญาณแต่ละตัวจึงมีความจำเพาะสูงต่อโมเลกุลสัญญาณ (ตัวนำรหัสที่หนึ่ง) แต่ละอย่าง และทำหน้าที่จับโมเลกุลสัญญาณไว้อย่างจำเพาะเจาะจง ตัวรับสัญญาณมี 2 ประเภท คือ ตัวรับสัญญาณที่อยู่กับเยื่อหุ้มเซลล์ (membrane bound receptor) หรืออยู่ผิวของเซลล์ (cell surface receptor) (ภาพที่ 3) และตัวรับสัญญาณภายในเซลล์ (intracellular receptor) หรืออยู่ในไซโทพลาซึม (cytoplasmic receptor)

(1) ตัวรับสัญญาณอยู่ที่กับเยื่อหุ้มเซลล์ เป็นโปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในโครงสร้างของเยื่อหุ้มเซลล์ ทอดตลอดความกว้างของเยื่อส่วนหนึ่งของโมเลกุลเป็นจุดรับสัญญาณ (binding site) จากภายนอก โดยโมเลกุลสัญญาณไม่ต้องเข้าไปในเซลล์ แต่สามารถส่งสัญญาณผ่านโมเลกุลของโปรตีนเข้ามาในเซลล์ได้ ตัวรับสัญญาณที่เยื่อหุ้มเซลล์พบในสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์ ส่วนมากตัวรับสัญญาณประเภทนี้ประกอบด้วย 3 ส่วน คือ ส่วนที่ 1 โผล่พ้นเยื่อหุ้มออกไปด้านนอก ทำหน้าที่จับโมเลกุลสัญญาณ ส่วนที่ 2 มีสมบัติไม่ชอบน้ำ (hydrophobic region) เชื่อมกับโครงสร้างของเยื่อด้วยพันธะเคมีและทอดตลอดความกว้างของเยื่อ และส่วนที่ 3 โผล่เข้ามาในไซโทโซล (cytosol) ของเซลล์ (cytosol คือ ไซโทพลาซึมไม่รวมออร์แกเนลล์)

ตัวรับสัญญาณอยู่ที่เยื่อหุ้มเซลล์มี 3 ชนิด คือ (1) ตัวรับสัญญาณที่เชื่อมกับโปรตีน-จี (G-protein; G คือ guanosine triphosphate, GTP) (2) ตัวรับสัญญาณเชื่อมกับเอนไซม์ (enzyme-link receptor) และ (3) ตัวรับสัญญาณเชื่อมกับช่องผ่านของไอออน (ion channel-linked receptor) หรือช่องผ่านของไอออนซึ่งควบคุมการเปิดปิดช่องด้วยลิแกนด์เรียกว่า ligand-gated ion channel receptor (ภาพที่ 3)

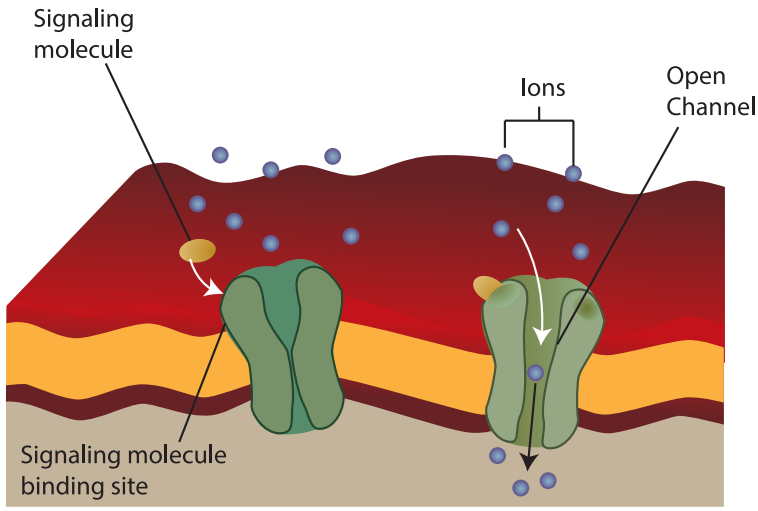
(2) ตัวรับสัญญาณอยู่ภายในเซลล์ เป็นโปรตีนอยู่ในไซโทพลาซึม ทำหน้าที่รับโมเลกุลสัญญาณซึ่งมีสมบัติ 2 ประการ คือ (ก) เป็นลิแกนด์ที่ชอบน้ำ (hydrophilic ligand) และ (ข) โมเลกุลนั้นผ่านเยื่อหุ้มเซลล์เข้ามาในเซลล์ได้

5.2 การส่งต่อสัญญาณหรือการถ่ายทอดสัญญาณ

การส่งต่อสัญญาณหรือการถ่ายทอดสัญญาณเป็นขั้นตอนต่อจากการรับสัญญาณ โดยส่งต่อสัญญาณด้วยกระบวนการที่เปลี่ยนแปลงสัญญาณจากรูปหนึ่งไปเป็นอีกรูปหนึ่ง แต่ยังคงรักษาเนื้อหาเดิม ที่ต้องการสื่อสารไว้อย่างครบถ้วน เนื่องจากสัญญาณที่ส่งเป็นรหัส จึงมีกระบวนการตอบสนองในแนวทางที่กำหนด (Wang and Wu, 2013)

5.2.1 การทำงานของตัวรับสัญญาณที่อยู่กับเยื่อหุ้มเซลล์

1) ตัวรับสัญญาณที่เชื่อมกับโปรตีน-จี เมื่อรับโมเลกุลสัญญาณแล้วจะกระตุ้นโปรตีน-จี ซึ่งเมื่อได้รับการกระตุ้นแล้ว จะไปทำกิจกรรมซึ่งมีผลต่อการทำงานของช่องผ่านไอออนหรือเอนไซม์บางชนิดอีกต่อหนึ่ง แต่หลังจากทำกิจกรรมนั้นเสร็จแล้วจะกลับมาเป็นโปรตีน-จีสภาพเดิม



ภาพที่ 3 โปรตีนตัวรับรู้พวก ligand-gated ion channel receptor ที่เยื่อหุ้มเซลล์ โมเลกุลสัญญาณ (signaling molecule) มาจับที่จุดจับโมเลกุลสัญญาณ (signaling molecule binding site) ของโปรตีนตัวรับรู้ แล้วกระตุ้นให้ช่องผ่านไอออนเปิด (open channel) ไอออน (ions) จึงเข้ามาในเซลล์ได้

ที่มา: https://www.khanacademy.org/science/biology/cell-signaling/

2) ตัวรับสัญญาณเชื่อมกับเอนไซม์ เมื่อรับโมเลกุลสัญญาณแล้วจะกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ที่เชื่อมอยู่ เช่น เอนไซม์ไทโรซีนคิเนส (tyrosine kinase) ทำหน้าที่เพิ่มหมู่ฟอสเฟตให้กับกรดอะมิโนไทโรซีน ที่เป็นองค์ประกอบของโปรตีนดังกล่าว จากนั้นสัญญาณก็ถูกส่งต่อไปยังตัวรับสัญญาณตัวถัดไปซึ่งอยู่ในไซโทโซล

3) ตัวรับสัญญาณเชื่อมกับช่องผ่านของไอออน รับโมเลกุลสัญญาณซึ่งเป็นลิแกนด์แล้วควบคุมให้โปรตีนส่วนทอดตลอดความกว้างของเยื่อเปิดช่องตรงกลาง เนื่องจากกรดอะมิโนอันเป็นองค์ประกอบของโปรตีนส่วนที่รายรอบช่องนั้นเป็นพวกชอบน้ำ จึงเอื้อให้น้ำและไอออนผ่านช่องดังกล่าวได้สะดวก การที่ไอออนชนิดนั้นๆ (เช่น ไฮโดรเจนไอออน โซเดียม แคลเซียมหรือแมกนีเซียมไอออน) ผ่านช่องเข้ามาและเพิ่มความเข้มข้นในไซโทโซล เป็นลักษณะหนึ่งที่แสดงว่าสัญญาณได้ถูกส่งต่อเข้ามาในเซลล์แล้ว

5.2.2 การทำงานของตัวรับสัญญาณที่อยู่ภายในเซลล์

ตัวรับสัญญาณประเภทที่อยู่ภายในเซลล์นั้น เมื่อรวมตัวกับโมเลกุลสัญญาณที่เข้ามาในเซลล์แล้ว จะมีฤทธิ์ด้านควบคุมการแสดงออกของยีน (gene expression) เพื่อให้มีการสร้างอาร์เอ็นเอ (RNA) สำหรับสังเคราะห์โปรตีนหรือเอนไซม์ชนิดใดชนิดหนึ่งซึ่งมีผลให้เมแทบอลิซึมในเซลล์เปลี่ยนไปสู่เป้าหมายที่กำหนด

5.2.3 การส่งสัญญาณเป็นทอดๆ

ลักษณะการส่งต่อสัญญาณหรือถ่ายทอดสัญญาณจากตัวรับสัญญาณซึ่งอยู่ที่เยื่อหุ้มเซลล์เข้าไปยังเป้าหมายในไซโทโซล มีลักษณะ

การส่งเป็นทอดๆ จนนำไปสู่การตอบสนองของเซลล์ การส่งต่อหรือถ่ายทอดสัญญาณมี 2 รูปแบบ คือ

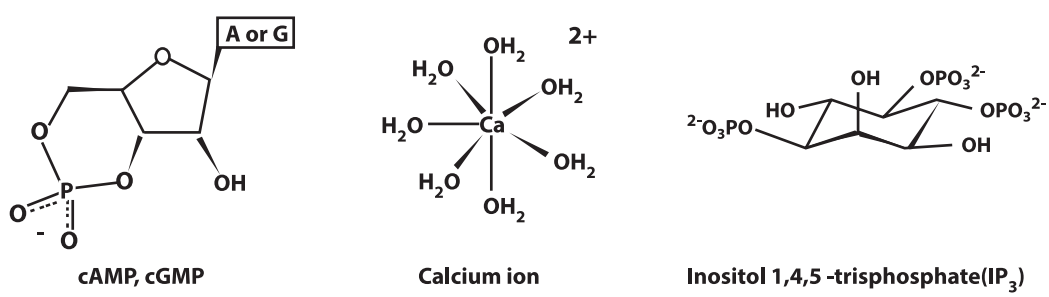
1) กระตุ้นการทำงานของโปรตีนโดยการเติมหมู่ฟอสเฟตต่อเนื่องกันเป็นหลั่น (phosphorylation cascade) ดังรายละเอียดเรื่องบทบาทของฟอสฟอรัส

2) การสร้างหรือจัดให้มีตัวส่งสัญญาณขั้นที่สอง หรือตัวนำรหัสที่สอง (second messenger) เนื่องจากสัญญาณที่ส่งมาเป็นรหัสเซลล์จึงต้องมีตัวนำรหัสที่สอง ซึ่งจำแนกเป็น 3 กลุ่ม คือ (ก) ไซคลิก-เอเอ็มพี (cyclic adenosine monophosphate, c-AMP), ไซคลิก-จีเอ็มพี (cyclic guanosine monophosphate, c-GMP) (ข) ไอพี 3 (inositol 1,4,5-triphosphate, IP3) และ (ค) แคลเซียมไอออน (ดังตัวอย่างในภาพที่ 4) โดยสัญญาณเริ่มต้นมาจากภายนอกเซลล์ (ตัวนำรหัสที่หนึ่ง) แล้วมีการถ่ายทอดสัญญาณทำให้เกิดการทำงานของตัวนำสัญญาณ อันเป็นสารภายในเซลล์ ซึ่งเรียกว่า “ตัวนำรหัสที่สอง (second messenger)” จากความต่อเนื่องของกิจกรรมนี้เอง จึงเรียกโมเลกุลสัญญาณจากภายนอกว่า “ตัวนำรหัสที่หนึ่ง” (first messenger หรือ primary messenger) และสารซึ่งทำหน้าที่ในเซลล์ว่า “ตัวนำรหัสที่สอง” (ภาพที่ 5)

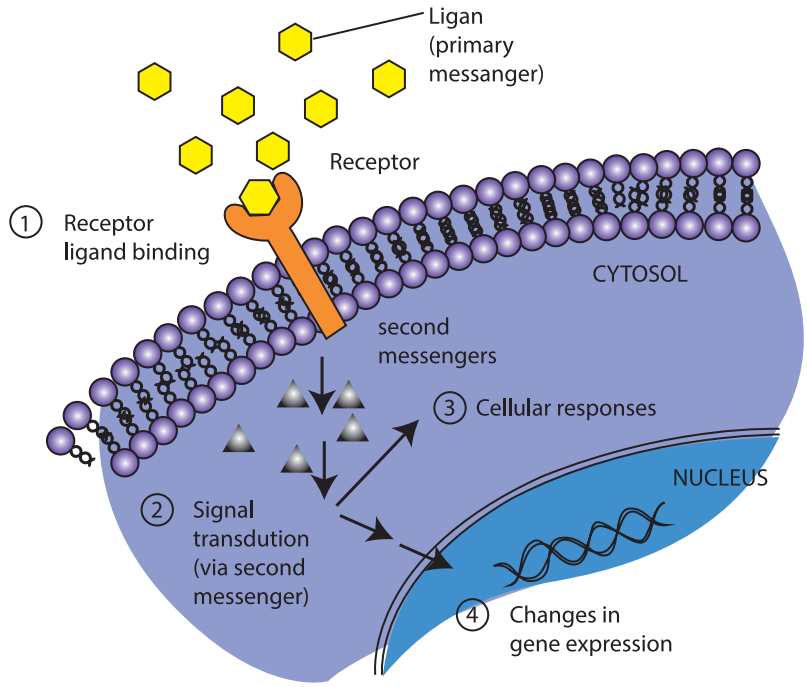
“ตัวนำรหัสที่สอง” ทำหน้าที่สำคัญ 2 ประการ คือ (1) เป็นตัวกลางที่รับการถ่ายทอดสัญญาณมาจากตัวนำรหัสที่หนึ่ง และ (2) ขยายสัญญาณให้แรงขึ้น (amplify the strength) จนสามารถขับเคลื่อนให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในเซลล์และตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อม

แคลเซียมไอออนเป็นตัวนำรหัสที่สองที่สำคัญมาก ลักษณะของกระบวนการทำงานเป็นขั้นตอนต่อเนื่องภายในเซลล์ ท้ายที่สุดสัญญาณซึ่งถ่ายโอนมาถึงปลายทาง ยังมีสาระครบถ้วนและอยู่ในรูปที่สามารถกระตุ้นกลไกการทำงานของเซลล์ได้อย่างมีประสิทธิภาพ

ธาตุอาหาร 3 ธาตุที่มีความสำคัญในส่วนของการถ่ายโอนสัญญาณ คือ (1) ธาตุไนโตรเจนในรูปของไนตริกออกไซด์ และโปรตีน (Yu *et al*., 2014) (2) ธาตุฟอสฟอรัสในรูปของเอทีพี (ATP, adenosine triphosphate) และสารประกอบอื่นๆ ที่กล่าวข้างต้น และ (3) ธาตุแคลเซียมในรูปของแคลเซียมไอออนดัง (Banerjee *et al*., 2013; Courtois *et al*., 2008)



ภาพที่ 4 ตัวอย่างของสารที่เป็นตัวนำรหัสที่สอง



ภาพที่ 5 การส่งสัญญาณของเซลล์พืช เริ่มจาก (1) "โปรตีนรับรู้ (receptor)" จับ "ตัวนำรหัสที่หนึ่ง (primary messenger)" (2) การจับกันของสองโมเลกุลนี้กระตุ้นให้เกิด "ตัวนำรหัสที่สอง (second messenger)" ภายในไซโทโซล (cytosol) ทำหน้าที่ถ่ายทอดสัญญาณ (transduction) (3) มีการตอบสนองของเซลล์ (cellular response) และ (4) กระตุ้นต่อไปเพื่อให้เปลี่ยนแปลงการแสดงออกของยีน (gene expression) ที่นิวเคลียส (nucleus)

ที่มา: https://pharmaceuticalintelligence.com/tag/signal-transduction

5.3 การตอบสนอง

การตอบสนองเป็นขั้นตอนที่เซลล์เป้าหมายแสดงผลของการรับรู้สัญญาณ และเปลี่ยนแปลงตามความมุ่งหมายของสัญญาณที่มากระตุ้น การตอบสนองที่ดีต้องตรงและครบถ้วนตามสัญญาณที่ได้รับ สำหรับการตอบสนองต่อสัญญาณของเซลล์พืช มี 2 แบบ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของสารสนเทศที่มากับสัญญาณ (Hakeem *et al.*, 2014; Hashimoto and Kudla. 2011) คือ

1) ตอบสนองที่เยื่อหรือในไซโทพลาซึมหรือที่ออร์แกเนลล์ เช่น การกระตุ้นการทำงานของโปรตีนขนส่งไอออนที่เยื่อ เพื่อยอมให้ไอออนผ่านเข้าสู่เซลล์หรือผ่านออกจากเซลล์มากขึ้นหรือน้อยลง กระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ในไซโทพลาซึมหรือในออร์แกเนลล์ การเบนเข้าหาแสง การงอกของเมล็ด การแตกรากแขนง การปิดปากใบ ฯลฯ ในที่สุดการเจริญเติบโตและการพัฒนาของพืชก็ถูกควบคุมให้เป็นไปในทิศทางที่กำหนด

2) ตอบสนองโดยการแสดงออกของยีน ในกรณีที่มีการสังเคราะห์โปรตีนและเอนไซม์ออกมาควบคุมกระบวนการเมแทบอลิซึม ทำให้การเจริญเติบโตและการพัฒนาของพืชถูกปรับเปลี่ยนให้เป็นไปในทิศทางที่กำหนดเช่นเดียวกัน

สรุป

พืชเป็นสิ่งมีชีวิตที่รากเกาะยึดอยู่กับดิน และเผชิญกับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงสู่ภาวะที่ไม่เหมาะสมอยู่เสมอ ทั้งจากปัจจัยที่ไม่มีชีวิต เช่น ขาดน้ำหรือขาดธาตุอาหาร อากาศร้อนหรือหนาวเกินไป และปัจจัยที่มีชีวิต เช่น เชื้อโรคและแมลงศัตรูพืชรบกวน หนทางที่จะทำให้มีชีวิตรอดได้ คือการปรับตัวอย่างรวดเร็วให้เข้ากับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง โดยมีความสามารถในรับรู้การเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมได้เร็ว และการส่งสัญญาณเพื่อเร่งให้เซลล์ อวัยวะ และพืชทั้งต้นมีการปรับตัวให้เหมาะสมกับดำรงชีวิตอยู่ในสภาพดังกล่าว

การรับสัญญาณจากภายนอกเป็นกิจกรรมของโมเลกุลสัญญาณ โดยเซลล์พืชรับรู้การเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อม เพราะเซลล์มีโปรตีนทำหน้าที่เป็นตัวรับสัญญาณ เป็นโปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในโครงสร้างของเยื่อหุ้มเซลล์ มีส่วนหนึ่งของโมเลกุลเป็นจุดรับสัญญาณจากภายนอก แล้วสามารถส่งสัญญาณผ่านโมเลกุลของโปรตีนนั้นเข้ามาในเซลล์ได้และมีตัวรับสัญญาณภายในเซลล์หรืออยู่ในไซโทพลาซึมด้วย จากนั้นก็มีตัวนำรหัสทำหน้าที่ส่งต่อสัญญาณในรูปของรหัสที่ได้รับไปยังเซลล์เป้าหมาย

การส่งต่อสัญญาณหรือการถ่ายโอนสัญญาณ ภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ของพืชแต่ละต้นนั้น เซลล์ในต้นพืชส่งสัญญาณถึงกันด้วย “รหัสอันเป็นภาษาเคมี” ให้ส่วนที่เกี่ยวข้องรับรู้เพื่อตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมด้านต่างๆ การส่งสัญญาณของเซลล์เป็นกระบวนการที่เซลล์รับสัญญาณ แล้วส่งต่อภายในเซลล์และระหว่างเซลล์จนมีการตอบสนองต่อสัญญาณนั้น

การตอบสนองเป็นขั้นตอนที่เซลล์เป้าหมายแสดงผลของการรับรู้สัญญาณ และเปลี่ยนแปลงตามความมุ่งหมายของสัญญาณที่มากระตุ้น การตอบสนองที่ดีต้องตรงและครบถ้วนตามสัญญาณที่ได้รับ

เอกสารอ้างอิง

ยงยุทธ โอสถสภา. 2558. ธาตุอาหารพืช (พิมพ์ครั้งที่ 4) สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ.

ยงยุทธ โอสถสภา. 2559. ความเครียดของพืชและการบรรเทาความเครียดของพืช. วารสารดินและปุ๋ย 38: 47-78.

ราชบัณฑิตยสถาน. 2542. พจนานุกรมฉบับราชบัณฑิตยสถาน. บริษัท นานมีบุ๊คพับลิเคชั่นส์ จำกัด. กรุงเทพฯ.

Baluska, F. and M. Stefano. 2009. Signaling in Plants. Springer, New York.

Banerjee, J., R. Magnani, M. Nair, L.M. Dirk, S. DeBolt, I.B. Maiti and R.L. Houtz. 2013. Calmodulin-mediated signal transduction pathways in Arabidopsis are fine-tuned by methylation. The Plant Cell. 25: 449-4511.

Bush, D. 1995. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology. 46: 95-122.

Chiou, Tzyy-Jen and Shu-I Lin. 2011. Signaling network in sensing phosphate availability in plants. Annual Review of Plant Biology. 62:185–206.

Courtois, C., A. Besson, J. Dahan, S. Bourque, G. Dobrowolska, A. Pugin and D. Wendehenne. 2008. Nitric oxide signaling in plant: interplay with Ca^{2+} and protein kinase. Journal of Experimental Botany 59: 155-163.

Frilm, J., J. Hejatko and F. Berger. 2015. Signaling in Plant Development. Abstracts Book, EMBO conference, Brno, Czect Republic.

Hakeem, K. R, R. Rehman and I. Tahir. 2014. Plant Signaling: Understanding the Molecular Crosstalk. Springer. New York.

Hashimoto, K and J. Kudla. 2011. Calcium decoding mechanisms in plants. Biochimie 93 (12): 2054-2059.

Hetherington, A.M. and C. Brownlee. 2004. The generation of Ca^{2+} signals in plants. Annual Review of Plant Biology 55: 401-427.

Mclean, B.G., F.D. Frederick and P.C. Zambryski. 1997. Plant intercellular communication via plasmodesmata. The Plant Cell 9: 1043-1054.

Schachtman, D. P. and R. Shin. 2007. Nutrient sensing and signaling: NPKS. Annual Review Plant Biology 58: 47-69.

Shabala, S. and I. Pottosin. 2014. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress. Physiologia Plantarum 151: 257-279.

Wang, Y. and W.H. Wu. 2013. Potassium transport and signaling in higher plants. Annual Review of Plant Biology 64: 451-476.

Yu, M., L. Lamattina, S.H. Spoel and G.J. Loake. 2014. Nitric oxide function in plant biology: a redox cue in deconvolution. New Phytologist 202: 1142-1156.