ภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารในพืช

ยงยุทธ โอสถสภา [1]

บทคัดย่อ

ภาวะธำรงดุลของสิ่งใดในพืชคือการเข้าสู่สภาวะคงที่ของสิ่งนั้น แม้จะได้รับผลกระทบจากสภาพแวดล้อมภายนอก จนมีการเปลี่ยนแปลงภายในบ้าง แต่พืชต้องใช้กลไกต่างๆ เพื่อรักษาสภาพปกติไว้ ไม่ให้แปรปรวนเกินขอบเขตจนกระทบต่อเมแทบอลิซึมของเซลล์ ภาวะธำรงดุลมีในระดับเซลล์และออร์แกเนลล์ ซึ่งมี 2 แบบ คือ (1) ภาวะธำรงดุลด้านสภาพแวดล้อมทางเคมีของเซลล์ ได้แก่ สภาพกรดด่างและศักย์รีดอกซ์ของแต่ละออร์แกเนลล์ในเซลล์ ซึ่งมีความสำคัญต่อกระบวนการชีวเคมีในส่วนนั้นๆ และ (2) ภาวะธำรงดุลของธาตุอาหาร ซึ่งมีธาตุอาหารหลัก (ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียม) ธาตุอาหารรอง (แคลเซียม แมกนีเซียม และกำมะถัน) และจุลธาตุซึ่งมี 8 ธาตุ แต่ในบทความนี้อธิบายภาวะธำรงดุลของเหล็ก สังกะสี และทองแดงเพียง 3 ธาตุ

พืชรักษาภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารทั้งในสภาพที่ขาดแคลน และได้รับมากเกินไปจนเป็นพิษ กระบวนการที่ช่วยให้เกิดภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารเริ่มตั้งแต่การควบคุมการดูดที่ราก การเคลื่อนย้ายระหว่างเซลล์ในราก การเคลื่อนย้ายทางไซเล็มและโฟลเอ็ม การเคลื่อนย้ายระหว่างออร์แกเนลล์ระหว่างเซลล์ และระหว่างอวัยวะ การใช้ประโยชน์และการหมุนเวียนใช้ใหม่เพื่อให้เกิดดุลภาพของธาตุอาหารภายในออร์แกเนลล์และเซลล์ โครงสร้างของเซลล์และระบบการส่งสัญญาณที่กระตุ้นการทำงานของยีนเป็นเครือข่ายที่เอื้อต่อการรักษาภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารในพืชดังนี้ (1) เนื่องจากเซลล์พืชทุกเซลล์มีเยื่อหุ้มเซลล์และเชื่อมต่อกับเซลล์ข้างเคียงด้วยพลาสโมเดสมาตา ออร์แกเนลล์ภายในเซลล์ก็มีเยื่อหุ้มและแยกเป็นสัดส่วน เยื่อหุ้มของทุกส่วนมีโปรตีนขนส่งที่จำเพาะเจาะจงต่อชนิดของธาตุอาหาร ทำให้ธาตุอาหารที่เซลล์พืชดูดได้หรือผ่านเยื่อ ทั้งเข้าหรือออกเป็นอิสระต่อกัน (2) การจัดสัดส่วนภายในเซลล์ทำให้แวคิวโอลเป็นที่เก็บสำรองธาตุอาหาร ในขณะที่ไซโทโซลและออร์แกเนลล์อื่นๆ มีปริมาณธาตุเท่าที่จำเป็นเพื่อใช้ในกระบวนการทางชีวเคมีในไซโทโซลและทุกออร์แกเนลล์ ซึ่งเกิดในเวลาเดียวกันโดยไม่ปะปนกัน (3) การเคลื่อนย้ายเหล็ก ทองแดงและสังกะสีในรูปคีเลตหรือมีชาเพอโรน นำไปส่งที่โมเลกุลเป้าหมายโดยไม่ผิดพลาด (4) เมื่อพืชมีปัญหาด้านการขาดธาตุอาหารธาตุใดธาตุหนึ่งจะมีระบบสัญญาณที่มีผลกระตุ้นการดูด การเคลื่อนย้ายการใช้ประโยชน์และการหมุนเวียนการใช้ธาตุนั้นในส่วนของกลไกการเร่งการดูดธาตุอาหาร เช่นฟอสฟอรัสและเหล็ก มีหลายแบบ เพื่อให้รากได้ธาตุนี้มากขึ้น และ (5) การที่เครือข่ายสัญญาณสามารถควบคุมการทำงานของโปรตีนขนส่งที่เยื่อได้

[1] รองศาสตราจารย์ ดร., ภาควิชาปฐพีวิทยา คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน

ทั้งระบบ ทำให้การรักษาธำรงดุลของธาตุอาหารของพืชในระดับออร์แกเนลล์ เซลล์และอวัยวะสัมฤทธิ์ผล

ตอนที่ 1 หลักการเรื่องภาวะธำรงดุล

1. คำนำ

มนุษย์ต้องการธาตุอาหารต่างๆ เพื่อความสมบูรณ์ด้านโภชนาการ ธาตุเหล่านั้นได้จากการบริโภคพืชและเนื้อสัตว์ โดยสัตว์เลี้ยงได้รับธาตุเหล่านั้นมาจากพืชอาหารสัตว์อีกต่อหนึ่ง จึงถือว่าพืชเป็นแหล่งธาตุอาหารทั้งหมดของมนุษย์ หากพืชขาดธาตุอาหารธาตุใดธาตุหนึ่ง จะไม่เจริญเติบโต ผลผลิตต่ำ และคุณภาพของผลผลิตก็ต่ำด้วย ถ้าส่วนของพืชที่มนุษย์บริโภคมีธาตุอาหารต่ำ ย่อมกระทบต่อโภชนาการของมนุษย์โดยตรง มนุษย์จึงควรเลือกบริโภคส่วนของพืชที่อุดมด้วยธาตุอาหาร หรือจัดการให้ส่วนของพืชที่บริโภคได้มีธาตุอาหารต่างๆ ในสัดส่วนที่เหมาะสม ซึ่งการพัฒนาเทคโนโลยีเพื่อการจัดการดังกล่าวต้องอาศัยความรู้และความเข้าใจเรื่องการสะสมและการกระจายของธาตุอาหารในส่วนต่างๆ ของพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งในเรื่องภาวะธำรงดุล (homeostasis) ของธาตุอาหารในพืช (Grotz and Guerinot, 2006)

กระบวนการชีวเคมี (biochemical process) ภายในเซลล์พืชเกี่ยวข้องกับเอนไซม์จำนวนมากและเอนไซม์จะมีกิจกรรมสูงสุดภายใต้สภาพที่เหมาะสมเท่านั้น เมแทบอลิซึมของเซลล์จึงต้องการสภาพแวดล้อมภายใน ซึ่งอยู่ในพิสัยที่เหมาะสำหรับแต่ละกระบวนการ และมีลักษณะค่อนข้างจำเพาะเจาะจงสำหรับแต่ละออร์แกเนลล์ (organelle) ในเซลล์ด้วย เพื่อให้กิจกรรมของเมแทบอลิซึมแต่ละขั้นตอนในแต่ละส่วนของเซลล์เป็นไปได้ด้วยดี ซึ่งจะช่วยให้พืชเจริญเติบโตตามปกติ ดังนั้นพืชจึงต้องมีกลไกที่ช่วยรักษาสภาพแวดล้อมทุกๆ ด้านภายในเซลล์ โดยเฉพาะอย่างยิ่งปริมาณธาตุอาหารต่างๆ ให้อยู่ในลักษณะที่เหมาะสม มีเสถียรภาพอย่างต่อเนื่อง หรืออยู่ในภาวะธำรงดุล (homeostasis) ไว้เสมอ (Heldt, 1997)

ศัพท์บัญญัติของ homeostasis คือ "*ภาวะธำรงดุล*" (ราชบัณฑิตสถาน, 2546) homeostasis มาจากศัพท์ภาษากรีก 2 คำ คือ homo แปลว่า ความเหมือนหรือคล้ายคลึงกัน (like) และ stasis แปลว่าคงที่ (constant) อยู่นิ่งทรงตัว หรือมีเสถียรภาพ homeostasis จึงมีความหมายว่า "การเข้าสู่สภาวะคงที่ (reaching a steady state)"

บทความนี้ใช้คำ "*ภาวะ*" "*สภาพ*" และ "*สภาวะ*" มาก คำว่า "*ภาวะ*" คือ ความมี ความเป็น ความปรากฏ เน้นความมีหรือความเป็นโดยทั่วไปของสิ่งหนึ่งเกิดจากผลของการกระทำหรือก่อขึ้น "*ภาวะธำรงดุลของธาตุอาหาร*" คือ ความมีหรือความเป็นของธาตุอาหารที่พืชปรับจนเข้าสู่ดุลยภาพหรือไม่ต่างจากสภาพปกติ ส่วน "*สภาวะ*" กับ "*สภาพ*" มีรากศัพท์คำเดียวกันจึงใช้แทนกันได้ หมายถึง "*ลักษณะความเป็นอยู่โดยธรรมชาติ*" เช่น สภาพดินฟ้าอากาศ (ราชบัณฑิตยสถาน 2542) บทความนี้กล่าวถึง "*สภาพแวดล้อมภายนอก และสภาพแวดล้อมภายในเซลล์*"

"*ภาวะธำรงดุล*" หรือดุลยภาพภายในของสิ่งมีชีวิตที่ต้องรักษาไว้ โดยมีกลไกการรักษาสภาพแวดล้อมภายในอันเหมาะสมให้ได้

คำสำคัญ : *ภาวะธำรงดุล ธาตุอาหาร โปรตีนขนส่ง ธาตุอาหารหลัก ธาตุอาหารรอง จุลธาตุ*

โดยปกติสิ่งมีชีวิตมีความสามารถในการควบคุมสภาพแวดล้อมภายในเซลล์ เนื้อเยื่อและตัวของสิ่งมีชีวิตให้มีเสถียรภาพเมื่อได้รับผลกระทบจากสภาพแวดล้อมที่ทำให้สมดุลภายในได้รับความกระทบกระเทือน โดยการปรับสมดุลเชิงพลวัต (dynamic equilibrium) หลายอย่าง จนเข้าสู่ดุลยภาพ ภาวะธำรงดุลเกิดขึ้นได้ด้วยกลไกการควบคุมที่มีหลายแบบ และแต่ละแบบก็มีความสัมพันธ์ซึ่งกันและกัน ดังนั้นกลไกที่เกี่ยวข้องกับภาวะธำรงดุลจึงช่วยให้สิ่งมีชีวิตปรับตัวเองและพัฒนาสภาพตนเองให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมได้เป็นอย่างดี (Lackies and Dow 1999)

โดยปกติสภาพแวดล้อมที่พืชอาศัยอยู่ เช่น น้ำ อุณหภูมิ ธาตุอาหารต่างๆ มิได้อยู่ในระดับเหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของพืชเสมอไป กล่าวคือ บางช่วงเวลามีความเหมาะสม แต่ก็อาจเปลี่ยนเป็นสภาพที่ไม่เหมาะสมเมื่อใดก็ได้ อย่างไรก็ตามแม้ว่าสิ่งแวดล้อมภายนอกจะเปลี่ยนแปลงไป แต่เซลล์ก็มีความจำเป็นต้องรักษาสภาพแวดล้อมภายในให้คงที่ หรือมีเสถียรภาพอย่างต่อเนื่อง ซึ่งเรียกว่าภาวะธำรงดุล อันมีนิยามโดยสังเขปว่า "เป็นสภาพของสิ่งแวดล้อมภายในที่ถูกจัดการให้มีเสถียรภาพ" การรักษาสภาพแวดล้อมภายในตัวสิ่งมีชีวิตให้คงที่นั้น มิได้หมายความว่าไม่มีการเปลี่ยนแปลงใดๆ ภายในเซลล์เลย แท้ที่จริงแล้วการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมภายนอกที่รุนแรงระดับหนึ่ง ได้ส่งผลให้มีการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมภายในเซลล์ด้วย แต่ทุกครั้งที่สภาพแวดล้อมภายในอย่างใดอย่างหนึ่งผันผวนไปจากสภาพปกติ ก็จะมีกลไกที่จำเพาะเจาะจงกับเรื่องนั้นเข้ามาปรับแต่งให้กลับมามีสภาพใกล้เคียงกับของเดิมมากที่สุด หรือกลับมาอยู่ในลักษณะที่ทำให้กระบวนการซึ่งเกี่ยวข้องกับการดำรงชีวิตดำเนินไปได้อย่างเหมาะสมและต่อเนื่อง หากสิ่งมีชีวิตไม่สามารถรักษาสมดุลภายในไว้ได้ ย่อมส่งผลกระทบต่อเมแทบอลิซึมอย่างมากจนไม่อาจดำรงชีวิตอยู่ต่อไป (Walker *et al.*, 1996)

2. องค์ประกอบและการจัดแบ่งสัดส่วนของเซลล์พืช

องค์ประกอบของเซลล์และการจัดแบ่งสัดส่วน (compartmentation) มีดังนี้

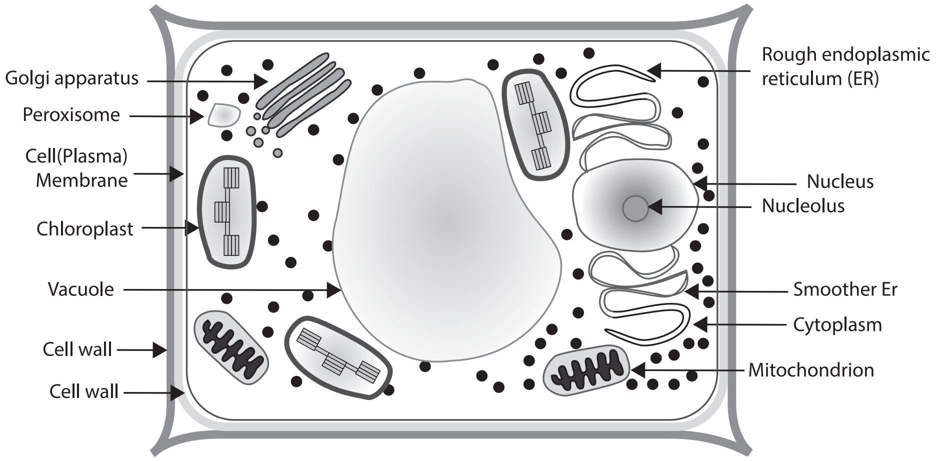
2.1 องค์ประกอบของเซลล์

เซลล์พืชเป็นเซลล์แบบยูคารีโอต (eukaryotic cell) เนื่องจากมีนิวเคลียสซึ่งห่อหุ้มด้วยเยื่อ องค์ประกอบหลักของเซลล์พืชมี 3 ส่วน คือ (1) ผนังเซลล์ (2) เยื่อหุ้มเซลล์ และ (3) ไซโทพลาซึม ในไซโทพลาซึมแบ่งเป็น 2 ส่วน คือ (1) ไซโทโซล (cytosol) เป็นของเหลวที่มีโมเลกุลและไอออนของสารต่างๆ ไรโบโซม และโครงร่างของเซลล์ (cytoskeleton) และ (2) ออร์แกเนลล์ (organelles) หรืออวัยวะของเซลล์ เป็นโครงสร้างย่อยที่มีเยื่อหุ้ม แม้จะอยู่ในไซโทโซลแต่ก็แยกการทำหน้าที่เป็นสัดส่วน (ภาพที่ 1) ออร์แกเนลล์บางชนิด เช่น คลอโรพลาสต์ และไมโทคอนเดรียมีเยื่อถึงสองชั้น (Bidlack and Jansky, 2014)

ออร์แกเนลล์แต่ละชนิดในเซลล์พืชมีหน้าที่แตกต่างกันแต่ทำหน้าที่ประสานกัน บทบาทของออร์แกเนลล์แสดงไว้ในตารางที่ 1 เนื่องจากแต่ละออร์แกเนลล์มีหน้าที่เฉพาะเจาะจง จึงต้องรักษาสภาพภายในเอาไว้ให้เหมาะแก่การทำหน้าที่นั้นเสมอ หรือ มีภาวะธำรงดุลภายในแต่ละออร์แกเนลล์นั่นเอง

2.2 การจัดแบ่งสัดส่วนในเซลล์พืช

เมื่อพิจารณาองค์ประกอบของเซลล์และหน้าที่ของแต่ละส่วนแล้ว เห็นได้ว่ามีการจัดแบ่ง



ภาพที่ 1 โครงสร้างเซลล์พืชแสดงออร์แกเนลล์ต่างๆ
ที่มา: http://plantcellstructure.blogspot.com/2014/

ตารางที่ 1 หน้าที่ของออร์แกเนลล์ของเซลล์พืช

ออร์แกเนลล์	หน้าที่
แวคิวโอล	เก็บสะสมสารต่างๆ
ไรโบโซม	เป็นที่สังเคราะห์โปรตีน
ร่างแหเอนโดพลาซึมผิวเรียบ	ระบบเยื่อและท่อเพื่อการขนส่งสารภายในเซลล์
ร่างแหเอนโดพลาซึมผิวหยาบ	มีไรโบโซมเกาะที่เยื่อ ไรโบโซมทำหน้าที่สังเคราะห์โปรตีนของเยื่อ แล้วโปรตีนบางส่วนเคลื่อนย้ายไป
กอนไจแอปพาราตัส	รับ แยก และเก็บโปรตีนจากร่างแหเอนโดพลาซึมผิวหยาบ
ไมโทคอนเดรีย	ผลิต ATP จากกระบวนการหายใจ
คลอโรพลาสต์	สังเคราะห์แสง
นิวเคลียส	เป็นที่เก็บ DNA สังเคราะห์ DNA และ RNA
ไลโซโซม	มีเอนไซม์มาก ทำหน้าที่ย่อยโปรตีน คาร์โบไฮเดรต ไขมันและอื่นๆ และเคลื่อนย้ายผลจากการย่อยออกไป

ที่มา: Bidlack and Jansky (2014)

ภายในเซลล์ออกเป็นสัดส่วน (compartmentation) โดยมีเยื่อล้อมรอบแต่ละส่วนเป็นออร์แกเนลล์อย่างชัดเจน ซึ่งมีผล 3 ประการ (Bucking and Heyser, 2000) คือ

1) สร้างขอบเขตทางกายภาพสำหรับกระบวนการเชิงชีวภาพของเซลล์ ให้แต่ละกระบวนการในแต่ละออร์แกเนลล์เกิดขึ้นอย่างอิสระได้ในเวลาเดียวกัน การมีเยื่อล้อมรอบทำให้ชีวโมเลกุลที่เกี่ยวกับแต่ละกระบวนการอยู่เป็นสัดเป็นส่วน ไม่ปะปนกับสารอื่นที่ไม่เกี่ยวข้อง

2) ภายในขอบเขตของแต่ละออร์แกเนลล์อันมีเยื่อล้อมรอบนั้น มีสภาพกรด-ด่าง สภาพรีดอกซ์ และชนิดของเอนไซม์ที่เหมาะสมสำหรับกระบวนการชีวเคมีแต่ละแบบโดยเฉพาะ

3) การที่แต่ละออร์แกเนลล์มีโปรตีนขนส่ง (transport protein) ที่เยื่อ สำหรับควบคุมการเคลื่อนที่ผ่านเยื่อของสารอินทรีย์ หรือธาตุอาหารเข้าหรือออกจากออร์แกเนลล์ เพื่อให้ความเข้มข้นของสารเหล่านั้นที่อยู่ภายในและภายนอกมีความเหมาะสม ทั้งนี้เพื่อสนับสนุนกิจกรรมภายในให้ดำเนินไปอย่างต่อเนื่อง

3. กลไกที่ควบคุมให้เกิดภาวะธำรงดุลในเซลล์

กลไกที่ควบคุมให้เกิดภาวะธำรงดุลในเซลล์ แบ่งเป็น 3 ข้อ คือ กลไกหลัก สมบัติของภาวะธำรงดุล และกลไกเฉพาะที่ใช้ควบคุมภาวะธำรงดุล

3.1 กลไกหลัก

ความสามารถในการปรับสภาพแวดล้อมภายในเซลล์ให้มีภาวะคงที่ เป็นการปรับตัวที่ช่วยให้เซลล์ดำรงอยู่ได้ตามปกติ แม้จะมีการเปลี่ยนแปลงของสภาพภายนอกก็ตาม โดยเซลล์ใช้กลไกหลักหลายอย่างเพื่อสร้างภาวะธำรงดุล เช่น ออสโมซิส (osmosis) การแพร่ (diffusion) และการขนส่ง (transport) ไอออนและโมเลกุล การจัดแบ่งเป็นสัดส่วน (compartmentation) และการกระจาย (distribution) หรือการเคลื่อนย้าย (mobilization) ของสารต่างๆ

สิ่งมีชีวิตที่มีระบบอันซับซ้อนเช่นพืชชั้นสูง เซลล์ต้องอยู่ในภาวะธำรงดุลเพื่อการดำรงชีวิตอย่างราบรื่น ระบบที่เกี่ยวข้องเหล่านี้ควรจะทนต่อสิ่งแวดล้อมภายนอกที่พืชนั้นเผชิญอยู่ ทั้งสามารถปรับและพัฒนาสภาพตัวเองให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมนั้นๆ (Blouin *et al.*, 2012)

3.2 สมบัติของภาวะธำรงดุล

ภาวะธำรงดุลของพืชมีความเกี่ยวข้องกับตัวแปรภายในเซลล์พืช ที่ต้องควบคุมเพื่อรักษาสภาพแวดล้อมภายในเซลล์ เช่น (1) ความเข้มข้นของออกซิเจนและคาร์บอนไดออกไซด์ (2) สภาพกรด-ด่าง (pH) ในไซโทโซลหรือของเหลวภายในเซลล์ และภายในแต่ละออร์แกเนลล์ (3) ความเข้มข้นของธาตุอาหาร สารอินทรีย์ชนิดต่างๆ และอิเล็กโตรไลต์ และ (4) ศักย์ออสโมซิสของเซลล์ เป็นต้น

ระบบที่ช่วยให้พืชอยู่ในภาวะธำรงดุลจะมีสมบัติอย่างน้อย 2 ประการ (Grotz and Guerinot, 2006) คือ

1) เป็นระบบที่มีเสถียรภาพ และมีความสามารถในการตรวจพบสภาพความผิดปกติต่างๆ ภายในพืชที่จะก่อให้เกิดอันตราย และสามารถกระตุ้นกลไกเพื่อปรับเข้าสู่สภาพปกติโดยเร็ว

2) มีหลายระบบซึ่งทำหน้าที่ประสานกันในการดูแลสภาวะสมดุลของพืช ประกอบด้วยระบบที่ดูแลสภาพแวดล้อมภายใน โครงสร้าง และการทำหน้าที่ของเซลล์

การรักษาธำรงดุลของพืชเกี่ยวข้องกับสภาพแวดล้อม 2 แบบ คือ 1) สภาพแวดล้อมภายนอก ซึ่งอยู่รอบๆ พืช มีผลกระทบโดยตรงต่อสภาพแวดล้อมภายในด้านต่างๆ แล้วมีผลต่อเนื่องถึงการเจริญเติบโตของพืช สภาพแวดล้อมภายนอกมีการเปลี่ยนแปลงตามธรรมชาติ และ 2) สภาพแวดล้อมภายในตัวพืช ซึ่งพืชจะต้องมีการรักษาให้ค่อนข้างคงที่หรือมีการเปลี่ยนแปลงได้เล็กน้อยในช่วงจำกัดค่าหนึ่ง จึงจะทำให้พืชดำรงอยู่ได้ ถึงแม้สภาพแวดล้อมภายนอกต้นพืชจะมีการเปลี่ยนแปลงมาก

3.3 กลไกเฉพาะที่ใช้ควบคุมภาวะธำรงดุล

กลไกที่พืชใช้ในการรักษาสภาพแวดล้อมภายในนั้น เป็นกลไกการควบคุมย้อนกลับ (feedback mechanism) เพื่อให้เกิดภาวะ

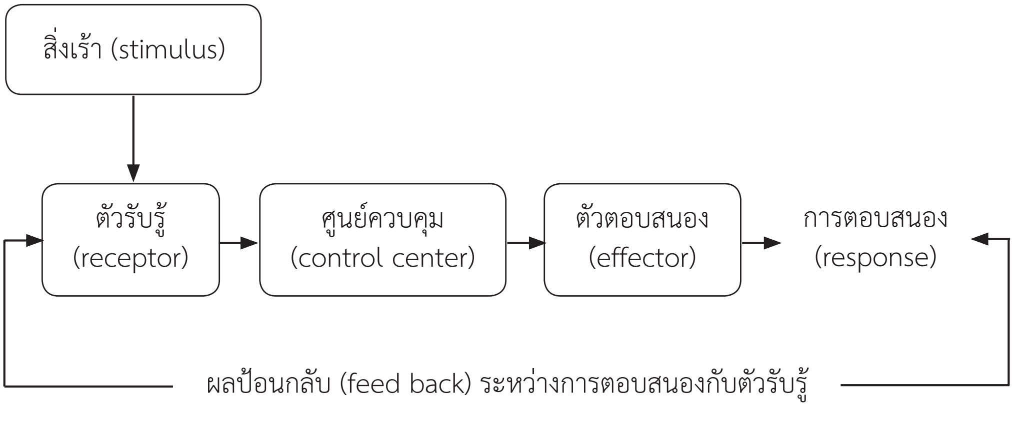
ธำรงดุล ซึ่งมี 2 แบบคือ 1) การควบคุมย้อนกลับแบบบวก (positive feedback control) มีลักษณะสำคัญคือสัญญาณ (input) มีผลต่อการเพิ่มหรือเร่งการตอบสนอง และ 2) การควบคุมย้อนกลับแบบลบ (negative feedback control) มีลักษณะสำคัญคือ สัญญาณที่ป้อนกลับเข้ามาจะส่งผลไปกระตุ้นให้เกิดการตอบสนองในลักษณะตรงข้าม

กลไกการควบคุมแบบย้อนกลับที่พบได้ในระดับเซลล์ ประกอบด้วย 1) ตัวรับรู้ (receptor) 2) ศูนย์ควบคุม (control center) และ 3) ตัวตอบสนอง (effectors) เมื่อมีการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม ไม่ว่าจะเป็นภายนอกหรือภายในของพืช ตัวรับรู้จะรู้การเปลี่ยนแปลงและส่งสัญญาณไปยังศูนย์ควบคุม แล้วศูนย์ควบคุมจะสั่งการและส่งสัญญาณไปยังตัวตอบสนองให้ทำงานเพื่อตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงในทิศทางที่เหมาะสม ซึ่งจะช่วยให้สภาพแวดล้อมในเซลล์กลับเข้าสู่สภาพปกติ (ภาพที่ 2)

การทำงานของระบบเพื่อให้เกิดภาวะธำรงดุลมี 5 ขั้นตอนดังนี้ (1) สิ่งเร้า (stimulus) จากภายนอก ก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงอย่างใดอย่างหนึ่งกับตัวแปร (variable) ภายใน (2) ตัวรับรู้ (receptor) รับทราบการเปลี่ยนแปลงดังกล่าว (3) สิ่งเข้า (input) คือข้อมูลจากผลการรับทราบถูกส่งไปตามระบบถึงศูนย์ควบคุม (control center) (4) สิ่งออก (output) คือสารสนเทศ (information) จากศูนย์ควบคุมถูกส่งตามระบบไปยังตัวตอบสนอง (effector) เพื่อให้มีการตอบสนอง และ (5) การตอบสนองของตัวตอบสนองจะมีผลต่อการปรับเปลี่ยนระดับของตัวแปรภายในที่เคยถูกกระทบ ให้กลับสู่ภาวะธำรงดุลอีกครั้งหนึ่ง (Palmer and Guerinot, 2009)

การสื่อสารของเซลล์เพื่อให้พืชรับรู้ปัญหาการขาดธาตุอาหารแต่ละธาตุในดินเป็นขั้นตอนที่สำคัญอย่างยิ่ง นับเป็นปฐมบทที่จะไปสู่การตอบสนองของพืชที่ถูกต้องกับปัญหา นักชีววิทยาโมเลกุลจึงให้ความสนใจในการศึกษาอย่างจริงจัง (Forde, 2002; Kuo and Chiou, 2011; Wang and Wu, 2010)

การทำงานของระบบข้างต้นในเซลล์พืชเกี่ยวข้องกับยีน การสร้างโปรตีนและเอนไซม์เพื่อการสังเคราะห์สารอินทรีย์ต่างๆ ที่ใช้ในแต่ละขั้นตอนของระบบ เช่น สารซึ่งทำหน้าที่เป็นตัว



ภาพที่ 2 องค์ประกอบของระบบที่สร้างภาวะธำรงดุลในพืช

ที่มา: Palmer and Guerinot (2009)

รับรู้และศูนย์ควบคุม รวมทั้งสารที่เกี่ยวข้องกับการส่งสัญญาณ โดยมีโมเลกุลสัญญาณ (signal molecules) แบบต่างๆ ซึ่งมีความสลับซับซ้อน (Penarrubia *et al*., 2015) บทความนี้ไม่เน้นด้านชีววิทยาโมเลกุลในขั้นตอนของการรับสัญญาณจากสิ่งเร้า การส่งสัญญาณภายในเซลล์จนก่อให้เกิดการตอบสนองและพืชปรับตัวเข้าสู่ภาวะธำรงดุล แต่จะกล่าวถึงการตอบสนองของพืชเมื่อดินขาดธาตุอาหารในดินหรือมีบางธาตุมากเกินไป โดยการปรับกลไกการดูดธาตุอาหาร การเคลื่อนย้าย และการใช้ประโยชน์ธาตุอาหาร การบอกชื่อโปรตีนซึ่งเป็นโปรตีนขนส่ง (transport protein) ชื่อเอนไซม์และชื่อสารอินทรีย์บางอย่างได้ทำเท่าที่จำเป็น เนื่องจากความรู้ส่วนนี้สามารถประยุกต์ใช้ในสาขาปฐพีวิทยาและการผลิตพืชได้

ตอนที่ 2
ภาวะธำรงดุลของสภาพภายในเซลล์

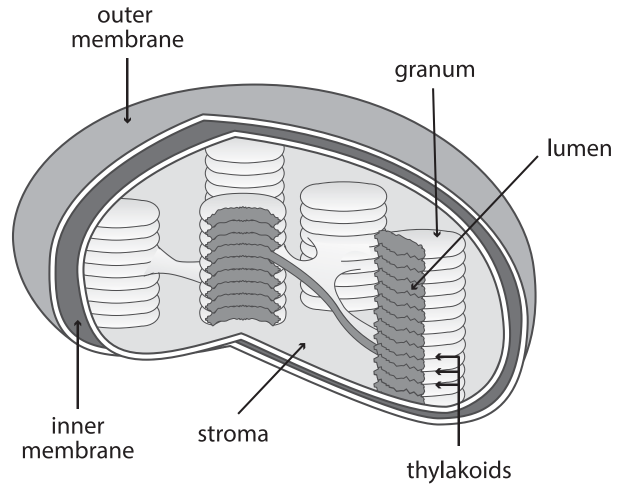
สภาพภายในเซลล์ที่สำคัญซึ่งเซลล์ต้องรักษาธำรงดุลไว้มีหลายอย่างตามที่ระบุไว้ในข้อ 3.2 ในเรื่องนี้จะอธิบายเพียง 2 อย่าง คือ สภาพกรดด่างและสภาพรีดอกซ์ภายในเซลล์ เนื่องจากเกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาทางชีวเคมีส่วนมาก

4. ภาวะธำรงดุลด้านสภาพกรด-ด่างของเซลล์

สภาพกรด-ด่างเป็นสภาพแวดล้อมภายในแต่ละส่วนของเซลล์ซึ่งแตกต่างกัน สภาพกรด-ด่าง แสดงด้วยค่าพีเอช (pH) ผลการวัดพีเอชในไซโทโซล และภายในออร์แกเนลล์ต่างๆ ของใบ *Arabidopsis thaliana* ได้ค่าที่แตกต่างกันดังนี้ ไซโทโซล 7.3 ร่างแหเอนโดพลาซึม 7.1 กอนไจแอปพาราตัส 6.8 แวคิวโอล 5.2 สะโทรมาของคลอโรพลาสต์ 7.2 เพอร์ออกซิโซม 8.4 ไมโทคอนเดรีย 8.1 และนิวเคลียส 7.2 แต่เซลล์ที่ปลายรากของ *Arabidopsis thaliana* มีค่าแตกต่างเล็กน้อย คือ ไซโทโซล 8.0 ร่างแหเอนโดพลาซึม 7.7 ส่วนค่าที่ได้จากการวัดในเซลล์ของเนื้อชั้นผิวจากยาสูบนั้น ไซโทโซล 7.8 ร่างแหเอนโดพลาซึม 7.5 กอนไจแอปพาราตัส 6.9 ที่มีความคล้ายคลึงกันระหว่าง 3 ตัวอย่างนี้ คือ พีเอชของไซโทโซลสูงกว่า 7 อย่างไรก็ตาม สภาพกรด-ด่างที่แต่ละส่วนของเซลล์รักษาไว้ ขึ้นอยู่กับระบบบัฟเฟอร์ภายใน การเคลื่อนย้ายโปรตอน (H^+) และแคตไอออนเบสเข้าหรือออกผ่านเยื่อหุ้ม (Martiniere *et al*., 2013)

การปรับพีเอชในส่วนต่างๆ ของคลอโรพลาสต์มีแสงเป็นสิ่งเร้า จนนำไปสู่การตอบสนองและเกิดผลดังกล่าว มีความสำคัญต่อกิจกรรมการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของการสังเคราะห์แสงเป็นอย่างยิ่ง เมื่อพิจารณาโครงสร้างของคลอโรพลาสต์ซึ่งเป็นออร์แกเนลล์ทำหน้าที่ในการสังเคราะห์แสง (ภาพที่ 3) เห็นได้ว่าคลอโรพลาสต์มีโครงสร้างสลับซับซ้อนเพราะประกอบด้วยเยื่อหุ้มรอบออร์แกเนลล์นี้ชั้นหนึ่ง ภายในมีสะโทรมา (stroma) และไทลาคอยด์ (thylakoid) ซึ่งเรียงกันเป็นชั้น เรียกว่ากรานา (grana) โดยไทลาคอยมีเยื่อหุ้มอีกชั้นหนึ่ง และเยื่อหุ้มไทลาคอยด์นี้เองที่มีระบบแสง 1 (photosystem 1) และระบบแสง 2 (photosystem 2) พร้อมด้วยโซ่การเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (electron transport chain) ระหว่างระบบแสงทั้งสอง (Taiz *et al*., 2015)

กิจกรรมการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เกิดในสะโทรมาของคลอโรพลาสต์ และเร่งปฏิกิริยาโดยเอนไซม์ไรบูโลสบิสฟอสเฟตคาร์บอกซิเลส



ภาพที่ 3 โครงสร้างของคลอโรพลาสต์แสดงเยื่อสองชั้น
ที่มา: http://cell324.blogspot.com/2014_02_01_archive.html

ออกซีจีเนส (เรียกโดยย่อว่า Rubisco) ซึ่งมีกิจกรรมสูงเมื่อพีเอชของสะโทรมาสูงกว่า 6 และต่ำกว่า 8 กับมีแมกนีเซียมไอออนสูงด้วย เมื่อใบพืชได้รับแสงซึ่งเป็นแหล่งพลังงานและสิ่งเร้าจะมีโปรตอน (H^+) จากสะโทรมาเคลื่อนย้ายเข้าสู่ไทลาคอยด์อย่างรวดเร็ว ทำให้พีเอชของสะโทรมาเพิ่มจาก 6.0-6.5 เป็น 7.5-8.0 เมื่อมีฟลักซ์ (flux) ขาออกของโปรตอนจากสะโทรมาจะมีฟลักซ์ขาเข้าของแมกนีเซียมไอออนจากไทลาคอยด์สู่สะโทรมาเพื่อให้สมดุล สภาพดังกล่าวทำให้แมกนีเซียมไอออนในสะโทรมา ซึ่งก่อนใบได้รับแสงเคยมีเพียง 2 มิลลิโมลาร์เพิ่มเป็น 4 มิลลิโมลาร์ สภาพใหม่ที่สะโทรมามีพีเอช 7.8-8.0 และมีแมกนีเซียม 4 มิลลิโมลาร์ เหมาะสมสำหรับกิจกรรมการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของเอนไซม์ Rubisco แต่เมื่อไม่มีแสงสถานการณ์จะกลับสู่สภาพเดิม คือพีเอชของสะโทรมา 6.0-6.5 แมกนีเซียมไอออน 2 มิลลิโมลาร์ กิจกรรมการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์จึงหยุด (Mengel and Kirkby, 1987; ยงยุทธ 2558)

5. ภาวะธำรงดุลด้านศักย์รีดอกซ์ของเซลล์

นอกจากสภาพกรดด่างแล้ว ศักย์รีดอกซ์ของแต่ละส่วนในเซลล์พืชมีความสำคัญต่อเมแทบอลิซึมในส่วนนั้นอย่างมากเช่นเดียวกัน และเซลล์พืชต้องรักษาธำรงดุลเอาไว้ ในข้อนี้จะอธิบายความหมายของปฏิกิริยารีดอกซ์และศักย์รีดอกซ์กระบวนการทางสรีระในแต่ละออร์แกเนลล์ซึ่งมีศักย์รีดอกซ์แตกต่างกัน

5.1 ปฏิกิริยารีดอกซ์และศักย์รีดอกซ์

ความหมายของปฏิกิริยารีดอกซ์และศักย์รีดอกซ์มีดังนี้ (Husson, 2013)

5.1.1 ปฏิกิริยารีดอกซ์

ปฏิกิริยารีดอกซ์ (redox reaction) คือ ปฏิกิริยาที่เกี่ยวกับการรับ-ส่งอิเล็กตรอน แบ่งเป็น 2 ครึ่งปฏิกิริยา คือ ครึ่งปฏิกิริยาที่เสียอิเล็กตรอนเรียกว่า ออกซิเดชัน (oxidation) และครึ่งปฏิกิริยาที่มีการรับอิเล็กตรอนเรียกว่า รีดักชัน (reduction)

ปฏิกิริยารีดอกซ์ของสารอินทรีย์ในเซลล์ของสิ่งมีชีวิต เกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาดีไฮโดร

จีเนชัน (dehydrogenation reaction) ระหว่างสารอินทรีย์ที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอน (reduced form) กับสารอินทรีย์ที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน (oxidized form) ซึ่งเกิดขึ้นได้หลายแบบ เช่น (1) มีการเคลื่อนย้ายในรูปอิเล็กตรอนโดยตรงในปฏิกิริยา (2) มีการเคลื่อนย้ายในรูปอะตอมไฮโดรเจน เพราะอะตอมไฮโดรเจนประกอบด้วย H^+ และ e^- และ (3) มีการเคลื่อนย้ายในรูปของออกซิเจน เช่น การเพิ่มออกซิเจนทำให้ไฮโดรคาร์บอนกลายเป็นแอลกอฮอล์

5.1.2 ศักย์รีดอกซ์

ศักยภาพการเกิดออกซิเดชัน-รีดักชัน (oxidation reduction potential, Eh) หรือเรียกสั้นๆ ว่าศักย์รีดอกซ์ (redox potential, Eh หน่วยโวลต์หรือมิลลิโวลต์) หมายถึง ความสามารถในการเกิดปฏิกิริยาออกซิเดชัน (การสูญเสียอิเล็กตรอน) และรีดักชัน (ปฏิกิริยาการรับอิเล็กตรอน) ระหว่างตัวออกซิไดส์ (oxidizing agent) และตัวรีดิวซ์ (reduction agent) ค่า Eh เป็นดัชนีที่บอกความมากน้อยของออกซิเดชัน-รีดักชันในระบบ โดย Eh เป็นบวกและมีค่าสูงในระบบออกซิเดชัน และ Eh เป็นลบและมีค่าต่ำในระบบรีดักชัน เนื่องจากปฏิกิริยาชีวเคมีในแต่ละส่วนของเซลล์ เกิดขึ้นระหว่างสารอินทรีย์ซึ่งเป็น redox active compounds จึงมีภาพรวมของสถานะรีดอกซ์ (redox state) ซึ่งหมายถึงผลรวมของปฏิกิริยารีดักชัน-ออกซิเดชันระหว่าง redox active compounds ในส่วนนั้นๆ ของเซลล์ เช่น สถานะรีดอกซ์ของไมโทคอนเดรีย (mitochondria redox state)

5.2 กระบวนการทางสรีระในแต่ละออร์แกเนลล์ซึ่งมีสถานะรีดอกซ์แตกต่างกัน

ปฏิกิริยาในคลอโรพลาสต์ของเซลล์ใบที่ทราบกันโดยทั่วไป คือ ปฏิกิริยารีดักชันของคาร์บอนไดออกไซด์ด้วยไฮโดรเจน ซึ่งได้จากการสลายโมเลกุลน้ำและการรีดิวซ์ NADP ให้เป็น NADPH ภายในเซลล์พืชนั้น แต่ละออร์แกเนลล์ต้องรักษาสถานะรีดอกซ์ที่เหมาะสมไว้ เช่น สภาพรีดิวซ์ (ค่า Eh ต่ำ) ในนิวเคลียสจำเป็นสำหรับกระบวนการถอดรหัส (การสร้าง RNA) ออร์แกเนลล์ที่มีกิจกรรมในสภาพที่ค่า Eh ต่ำที่สุด คือ ไมโทคอนเดรีย และสูงขึ้นตามลำดับ คือ นิวคลีไอ ไซโทโซล ร่างแหเอ็นโดพลาสต์ และผนังเซลล์ (Das *et al.*, 2015; Foyer and Noctor, 2005)

การสังเคราะห์แสงเป็นตัวอย่างของกระบวนการที่มีความซับซ้อนมาก กล่าวคือ พลังงานแสงที่โมเลกุลของคลอโรฟีลล์ได้รับทำให้อิเล็กตรอนจากคลอโรฟีลล์ในระบบแสง 1 (Photosystem 1) กระโดดไปจับกับตัวรับ (receptor) และขับเคลื่อนอิเล็กตรอนให้ไปยังตัวรับอื่นๆ อีก ศักย์รีดอกซ์ ณ จุดกึ่งกลาง (mid-point potential) มีค่าประมาณ -900 มิลลิโวลต์ โครงสร้างของคลอโรพลาสต์จึงมีเยื่อที่ประกอบด้วยระบบการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน มีความแตกต่างของค่า pH และ Eh ระหว่างช่องในไทลาคอยด์กับสะโทรมาของคลอโรพลาสต์และระหว่างส่วนของเยื่อซึ่งมีหน้าที่ต่างกัน เช่น ในไมโทคอนเดียซึ่งมีวัฏจักรเคร็บส์ (Krebs cycle) และการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนเพื่อสังเคราะห์ ATP นั้น แต่ละส่วนก็มีค่า Eh แตกต่างกัน กล่าวคือ บริเวณที่มีการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนค่า Eh ต่ำ แต่ส่วนท้ายซึ่งออกซิเจนรับอิเล็กตรอนและถูกรีดิวซ์เป็นน้ำ ค่า Eh ในส่วนนั้นสูง ดังนั้นการที่เซลล์มีเยื่อจัดแบ่งภายในเป็นสัดส่วน (compartmentation) และมีการจัดแบ่งภายในออร์แกเนลล์เป็นสัดส่วนด้วย ก็เพื่อทำให้ค่า pH และ Eh ของแต่ละส่วนเหมาะสมกับปฏิกิริยานั้น

กล่าวได้ว่า สถานะรีดอกซ์มีความสำคัญต่อการทำหน้าที่ของเซลล์ หากมีสภาพผิดเพี้ยนไปอาจเป็นอันตรายต่อเซลล์อย่างรุนแรง ในบรรดาออร์แกเนลล์ต่างๆ ไมโทคอนเดรียมีบทบาทสำคัญในการรักษาภาวะธำรงดุลของสถานะรีดอกซ์ และด้านการสร้างสารต้านออกซิเดชัน (antioxidant capacity) อีกด้วย หากออร์แกเนลล์ของเซลล์มีความเครียดออกซิเดชัน (oxidative stress) เช่น มีการสะสมออกซิเจนชนิดว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive oxygen species, ROS) ระบบควบคุมภาวะธำรงดุลก็เริ่มทำงาน โดยส่งสัญญาณรีดอกซ์ (redox signal) เพื่อให้ขับเคลื่อนกลไกการควบคุมความเครียดนี้ด้วยระบบซึ่งมี 2 ส่วน คือระบบที่ใช้สารต้านออกซิเดชัน (antioxidants) และระบบที่ใช้เอนไซม์ (Husson, 2013) ดังรายละเอียดในบทความเรื่องความเครียดและการบรรเทาความเครียดของพืช ในวารสารดินและปุ๋ย ฉบับ พ.ศ. 2559

ตอนที่ 3
ภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารหลัก

ภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารหลักประกอบด้วย 4 เรื่อง คือ การตอบสนองของพืชเมื่อพืชขาดธาตุอาหาร การรักษาภาวะธำรงดุลของไนโตรเจน ฟอสฟอรัสและโพแทสเซียมในพืช

6. การตอบสนองของพืชเมื่อพืชขาดธาตุอาหาร

เมื่อพืชเริ่มขาดธาตุอาหาร องค์ประกอบของระบบที่สร้างภาวะธำรงดุลในพืชมีขั้นตอนการทำงานเพื่อสร้างภาวะธำรงดุลของธาตุที่ขาดแคลน ดังนี้ (Penarrubia *et al.*, 2015)

1) ตัวรับรู้ (receptor) ที่เยื่อหุ้มเซลล์ราก รับรู้สภาพความขาดแคลน และส่งสัญญาณไปยังส่วนเหนือดิน

2) สัญญาณระหว่างส่วนเหนือดินและรากไปถึงศูนย์ควบคุม (control center) ซึ่งก็คือยีนที่เกี่ยวข้องและยีนเหล่านั้นก็ถูกกระตุ้นให้มีการแสดงออกของยีนอย่างเหมาะสม รากซึ่งเป็นอวัยวะที่ทำงานเมื่อมีการกระตุ้นจากสิ่งเร้าผ่านระบบถ่ายโอนสัญญาณ มีการตอบสนองภายใต้การควบคุมของยีนในด้าน (1) การเพิ่มโปรตีนขนส่งในระบบการดูด การเคลื่อนย้ายเข้าหรือออกจากไซเล็มและโฟลเอ็ม และการเคลื่อนย้ายระหว่างไซโทโซลกับออร์แกเนลล์ (2) ปรับเมแทบอลิซึมเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพการใช้ธาตุที่ยังมีอยู่ในเซลล์ การขับเอ็กซูเดต (exudate) ออกมาเพิ่มความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารในไรโซสเฟียร์ (rhizosphere) และ (3) ปรับสัณฐานลักษณะเพื่อเพิ่มพื้นที่ผิวรากสำหรับดูดธาตุอาหารจากดิน

3) ผลของการตอบสนอง (response) จะทำหน้าที่เป็นสิ่งเร้าชุดใหม่ในลักษณะของผลย้อนกลับ (feed back) กล่าวคือ (1) ถ้าผลย้อนกลับแสดงว่าธาตุอาหารในพืชเข้าสู่ภาวะธำรงดุลแล้ว ก็มีคำสั่งให้กลไกต่างๆ หยุดทำงาน หรือ (2) ถ้าผลย้อนกลับแสดงว่าธาตุอาหารในพืชยังไม่เข้าสู่ภาวะธำรงดุลก็มีคำสั่งให้กลไกต่างๆ ทำงานต่อไปจนบรรลุเป้าหมาย

ความรู้ด้านชีววิทยาโมเลกุลในปัจจุบันบอกได้เป็นส่วนมากว่าในพืชที่ทราบจีโนม เช่น *Arabidopsis thaliana* นั้น สารประกอบอินทรีย์ชนิดใดทำหน้าที่ในแต่ละขั้นตอน และยีนตัวไหนที่ควบคุมการสร้างโปรตีนเพื่อทำหน้าที่ในระบบดังกล่าว

7. ภาวะธำรงดุลของไนโตรเจนในพืช

ภาวะธำรงดุลของไนโตรเจนและธาตุอาหารต่างๆ ในพืชประกอบด้วยการดูดธาตุอาหารรูปที่เป็นประโยชน์จากดิน การเคลื่อนย้ายในระบบท่อลำเลียง การเก็บสำรองก่อนใช้ประโยชน์ การใช้ประโยชน์ การเก็บสำรองหลังการใช้ประโยชน์ และการหมุนเวียนการใช้ธาตุอาหาร อย่างไรก็ตาม การรักษาภาวะธำรงดุลของบางธาตุ อาจมีบางกิจกรรมที่เพิ่มเข้ามา ทั้งนี้เพื่อให้พืชได้รับผลกระทบจากสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงน้อยที่สุด

7.1 การดูดไนโตรเจน

ไนโตรเจนรูปที่พืชดูดส่วนมาก คือ แอมโมเนียม ไนเทรต และยูเรีย นอกจากนั้นเซลล์พืชยังดูดกรดอะมิโนได้ด้วย ในที่นี้จะกล่าวถึงโปรตีนพาหะสำหรับการดูดแอมโมเนียมไอออนและไนเทรตไอออน (ยงยุทธ, 2558)

1) การดูดแอมโมเนียม: เซลล์พืชมีพาหะสำหรับการดูดแอมโมเนียมไอออนหลายพาหะ เช่น พาหะที่ 1 มีสัมพรรคภาพต่อ NH_4^+ สูง (high affinity NH_4^+ transporter, Amt 1) ส่วนพาหะที่ 2 และ 3 คือ Amt 1;2 และ Amt 1;3 จัดเป็นพาหะที่มีสัมพรรคภาพต่อ NH_4^+ ต่ำ อัตราการเคลื่อนย้ายของแอมโมเนียมไอออนเข้าสู่รากของแต่ละพาหะขึ้นอยู่กับการเปลี่ยนแปลงในรอบวัน กล่าวคือเมื่อให้แสงโดยตลอด อัตราการดูดจะสูงสุดเมื่อใกล้จะหมดแสง และเมื่อไม่มีแสงแล้ว อัตราจะลดลงอย่างรวดเร็ว

2) การดูดไนเทรต: เซลล์พืชมีพาหะสำหรับการดูดไนเทรตไอออน (NO_3^-) หลายพาหะ การดูดไอออนนี้ของรากพืชอาศัยแรงขับเคลื่อนโปรตอน และใช้พาหะร่วมโดยสาร (พาหะขนส่งร่วมทาง) $2H^+/1NO_3^-$ ($2H^+/1NO_3^-$ symporter) ซึ่งมีทั้งแบบสัมพรรคภาพต่ำและสูงต่อไนเทรตไอออน และเป็นระบบการดูดที่ถูกเหนี่ยวนำจากทั้งไนเทรตไอออนที่มีอยู่ภายนอกเซลล์ และผลป้อนกลับจากสารที่ได้จากเมแทบอลิซึมของไนเทรต

เมื่อพืชเริ่มขาดแคลนไนโตรเจนจะมีสัญญาณมายังรากเพื่อเร่งการดูดไนโตรเจนรูปที่เป็นประโยชน์จากดิน อันเป็นส่วนหนึ่งของกลไกการรักษาภาวะธำรงดุลของธาตุนี้ในพืช โดยพืชมีเครือข่ายการส่งสัญญาณ (sensing) และการถ่ายโอนสัญญาณ (signal transduction) เพื่อควบคุมให้พืชตอบสนองต่อภาวะขาดแคลนไนโตรเจนได้ทันท่วงที

7.2 ไนโตรเจนกับภาวะธำรงดุลของเหล็ก

ไนโตรเจนนอกจากจะมีบทบาทที่สำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืชโดยตรงแล้ว ยังมีบทบาทในด้านการรักษาธำรงดุลของธาตุอื่น เช่น เหล็กอีกด้วย

เนื่องจากเหล็กเป็นธาตุที่เคลื่อนย้ายในพืชได้ยาก เมื่อพืชขาดเหล็กยอดอ่อนจะมีอาการผิดปกติ แต่ไนโตรเจนในรูปไนทริกออกไซด์เป็นสารที่มีสัมพรรคภาพต่อเหล็กสูง สามารถทำปฏิกิริยาเกิดสารเชิงซ้อนเหล็ก-ไนโตรซิล เป็นรูปที่เหล็กสามารถเคลื่อนย้าย และไปเป็นประโยชน์ในเนื้อเยื่ออ่อน และส่งเสริมการเจริญเติบโตของยอดอ่อนในภาวะที่มีเหล็กน้อย (Grun *et al*., 2006)

7.3 การสะสมสารประกอบไนโตรเจน

เพื่อรักษาธำรงดุลของไนโตรเจนในสภาพปกติที่พืชได้รับไนโตรเจนอย่างเพียงพอในแต่ละระยะการเจริญเติบโต พืชจะสะสมไนโตรเจนส่วนเกินไว้ 3 ลักษณะ (Pottosin *et al*., 2014) คือ

1) สะสมแอมโมเนียมและไนเทรตไอออนที่ยังไม่ผ่านการใช้ประโยชน์ (assimilation) ไว้ในแวคิวโอล ทำหน้าเป็นออสโมไลต์ (osmolite)

ร่วมกับอิเล็กโทรไลต์อื่นๆ ควบคุมสภาพออสโมซิสของเซลล์

2) เปลี่ยนเป็นพอลิอะมีน (polyamine) ซึ่งมีบทบาททางสรีระหลายด้าน เช่นจับกับโมเลกุลที่มีประจุลบมาก และทำหน้าที่รักษาสภาวะคงที่หรือเป็นชาเพอโรนให้แมโครโมเลกุล (molecular chaperons) ช่วยทำลายอนุมูลอิสระบางชนิดและกระตุ้นระบบควบคุมอนุมูลอิสระภายในเซลล์

3) สะสมไว้ในรูปสารโมเลกุลใหญ่ สารที่พืชสะสมเป็นสารโมเลกุลใหญ่และมีโครงสร้างสลับซับซ้อน เช่น แอลคาลอยด์ (alkaloids) ซึ่งทำหน้าที่ป้องกันการรบกวนของศัตรูพืช

8. ภาวะธำรงดุลของฟอสฟอรัสในพืช

ในบรรดาธาตุอาหาร 4 ธาตุที่รูปซึ่งเป็นประโยชน์ในดินเป็นพวกออกซีแอนไอออน (oxyanion) คือ บอเรต (BO_3^{3-}), ไนเทรต (NO_3^-), ฟอสเฟต ($H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}) และซัลเฟต (SO_4^{2-}) ฟอสฟอรัสเป็นธาตุที่มีลักษณะพิเศษเพราะอยู่ในดินหรือเข้าสู่กระบวนการใช้ประโยชน์ (assimilation) ในพืช ก็คงเป็นรูปฟอสเฟตอยู่เสมอ ในขณะที่ออกซีแอนไอออนของอีก 3 ธาตุมีการเปลี่ยนรูปเมื่อเข้าสู่กระบวนการใช้ประโยชน์

การรักษาภาวะธำรงดุลของฟอสฟอรัสในพืช เมื่อพืชได้รับธาตุนี้จากดินน้อยเกินไป ประกอบด้วย (1) เร่งการแสวงหาฟอสเฟตจากภายนอก (acquisition of external phosphate) และ (2) การอนุรักษ์ (conservation) และการเคลื่อนย้ายใหม่ (remobilization) ของฟอสเฟตที่มีอยู่แล้วในพืช นอกจากนี้พืชยังต้องเร่งรัดให้เพิ่มประสิทธิภาพการใช้และการแสวงหาฟอสเฟตเพื่อรักษาธำรงดุลของฟอสฟอรัสของพืช (Chiou *et al*., 2006; Liu *et al*., 2011)

8.1 เร่งรัดการแสวงหาฟอสเฟตของรากพืช

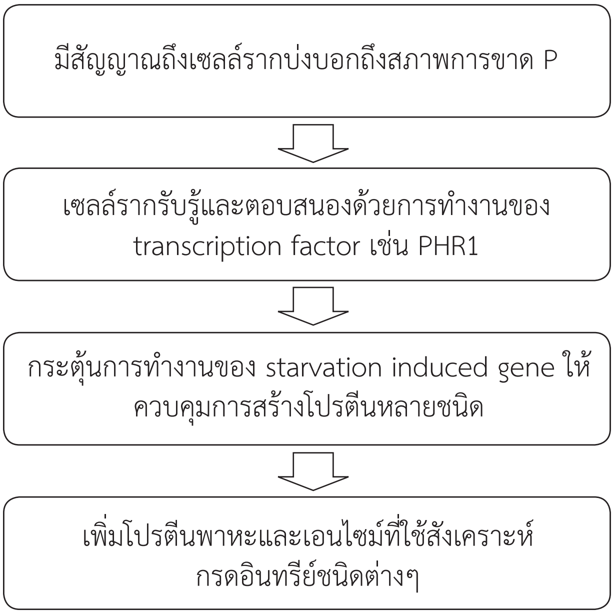
การเร่งรัดการแสวงหาฟอสเฟตของรากพืชทำได้ 4 วิธี คือ

1) ระบบการขนส่งฟอสเฟตที่มีสัมพรรคภาพสูง (high affinity Pi transport system) เช่น PHT1 (Phosphate transporter 1) ซึ่งเป็นพาหะขนส่งร่วมทาง (Pi/H^+ symporter) ที่เยื่อหุ้มเซลล์ของเนื้อเยื่อชั้นผิวราก (root epidermis) ซึ่งมีสัมพรรคภาพต่อฟอสเฟตสูงและทำหน้าที่ดูดฟอสเฟตจากไรโซสเฟียร์ ดังภาพที่ 4

2) ขับเอกซูเดตออกจากรากเพื่อละลายฟอสเฟตในดินให้กลายเป็นรูปที่รากดูดได้มากขึ้น เช่น การไฮโดรไลส์สารประกอบฟอสเฟตเอสเทอ (phosphate esters) ในดินด้วยเอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase) เช่น เอนไซม์ฟอสฟาเทสกรด (acid phosphatase, APase) หรือนิวคลีเอส (nuclease) ที่รากขับออกมา

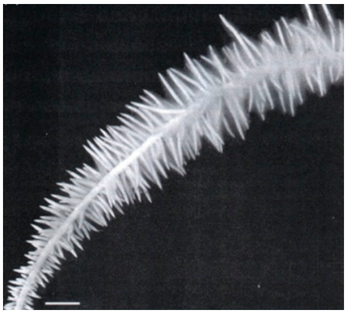
3) ปรับสัณฐานลักษณะของรากโดยลดความยาวของรากปฐมภูมิ แต่เพิ่มความยาวและความหนาแน่นของรากแขนงและขนราก เรียกรากลักษณะนี้ว่ารากโปรตีออยด์ (proteoid root) หรือรากคลัสเตอร์ (cluster root) รวมทั้งเพิ่มอัตราส่วนมวลราก : ส่วนเหนือดิน (ratio of root-to-shoot mass) ในพืชที่ขาดฟอสฟอรัส โปรตีน PDR2 (phosphate deficiency response 2) ทำหน้าที่กระตุ้นกิจกรรมของเยื่อเจริญและปรับโครงสร้างของระบบรากเพื่อให้สามารถดูดฟอสเฟตไอออนจากดินได้มากขึ้น (ภาพที่ 5)

4) เพิ่มปริมาณของเชื้อราไมคอร์ไรซาที่เข้ามาอาศัยรากแบบพึ่งพาอาศัยกัน (ภาพที่ 6) เนื่องจากเชื้อรานี้ช่วยเพิ่มประสิทธิภาพการดูดฟอสเฟตไอออนจากดิน และส่งให้เซลล์รากพืชใช้ประโยชน์



ภาพที่ 4 การตอบสนองเชิงโมเลกุลของรากพืชที่เริ่มขาดฟอสฟอรัส

ที่มา: ยงยุทธ (2558)



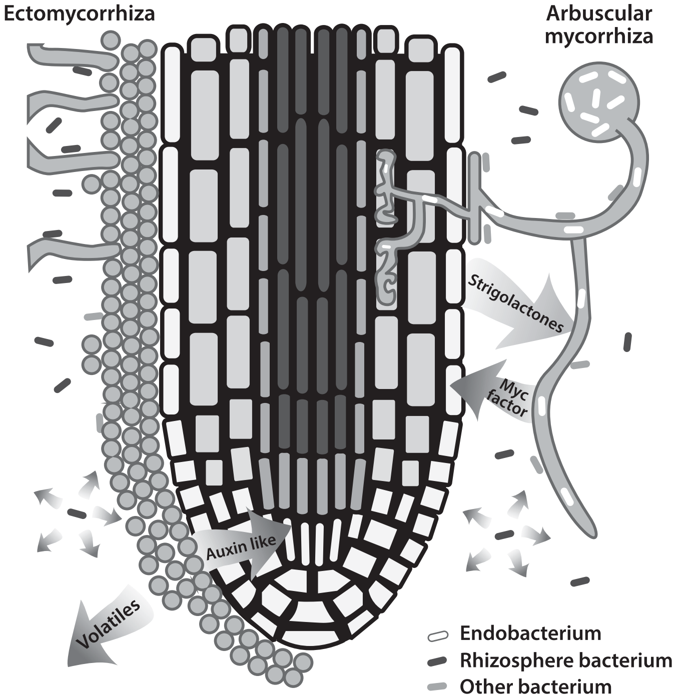
ภาพที่ 5 การสร้าง proteoid root (cluster root): white lupine พืชในวงศ์ Proteaceae พัฒนารากแบบนี้เมื่อเริ่มขาด P ซึ่งแต่ละรากมีขนรากหนาแน่น

ที่มา: Watt and Evans (1999)

8.2 การหมุนเวียนใช้ใหม่

การหมุนเวียนฟอสฟอรัสใช้ใหม่ (P recycle) ของที่มีอยู่ในพืช เพื่อเพิ่มประสิทธิภาพ โดยนำฟอสฟอรัสที่พืชมีอยู่มาใช้ เพื่อประคับประคองให้พืชดำรงชีวิตต่อไปได้ในภาวะที่ดินเริ่มขาดแคลนธาตุนี้ ถือเป็นการเคลื่อนย้ายฟอสฟอรัสที่มีอยู่แล้วในพืช

เนื่องจากฟอสฟอรัสเป็นธาตุที่เคลื่อนย้ายได้ในพืช (mobile element) จึงมีกลไกการสลายสารประกอบอินทรีย์ฟอสเฟตในใบแก่ ซึ่งใกล้วายตามอายุ หรือเมื่อพืชเริ่มขาดแคลนฟอสฟอรัส เนื่องจากรากได้รับจากดินไม่เพียงพอ แล้วส่งสารประกอบฟอสเฟตโมเลกุลเล็กใบเลี้ยงยอดอ่อนและใบอ่อนให้เจริญเติบโตต่อไป อาการขาด



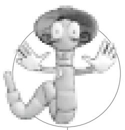
ภาพที่ 6 รากพืชเร่งกระบวนการที่เอื้อต่อการเข้ามาอยู่ร่วมกัน (association) ของเชื้อราไมคอร์ไรซา (mycorrhizal fungi)
ที่มา: https://bio-organics.com/mycorrhizae/

ฟอสฟอรัสจึงเริ่มปรากฏที่ใบแก่ ปรากฏเป็นสีม่วงเนื่องจากการสะสมรงควัตถุแอนโทไซยานินในใบแก่ดังกล่าว

การเคลื่อนย้ายและหมุนเวียนฟอสฟอรัสที่มีอยู่แล้วภายในพืช ระหว่างอวัยวะ และระหว่างออร์แกเนลล์ของเซลล์อยู่ภายใต้การควบคุมของ micro RNA ชื่อ miR399 ซึ่งมีบทบาทในการสร้างโปรตีนที่ใช้ในกระบวนการดังกล่าว เช่น PHT 2;1 (Phosphate transporter 2;1) อันเป็นโปรตีนพาหะที่มีสัมพรรคภาพต่อฟอสเฟตต่ำอยู่ในเยื่อหุ้มคลอโรพลาสต์ ทำหน้าที่ขนส่งฟอสเฟตไอออนเข้าสู่คลอโรพลาสต์ นอกจากนี้ยังมีบทบาทสำคัญในการจัดแบ่งการเก็บฟอสเฟตในรากและส่วนเหนือดิน รวมทั้งการเคลื่อนย้ายใหม่ของฟอสเฟตระหว่างใบแก่และใบอ่อนด้วย

8.3 การปรับเมแทบอลิซึม

การปรับเมแทบอลิซึมบางส่วนเพื่อให้มีการใช้ฟอสฟอรัสน้อยลง การปรับองค์ประกอบของลิพิดในเยื่อเป็นตัวอย่างของการรักษาภาวะธำรงดุลของฟอสฟอรัสเมื่อพืชเริ่มขาดแคลน ทั้งนี้เนื่องจากเยื่อต่างๆ ของเซลล์มีฟอสฟอรัสอยู่ในฟอสโฟลิพิดมาก ดังนั้นเมื่อรากพืชดูดธาตุนี้ได้น้อยลง ฟอสโฟลิพิดในเยื่อจะถูกไฮโดรไลส์ด้วยเอนไซม์ phospholipase C และ D ได้ฟอสเฟตไอออน (Pi) และไดเอซิลกลีเซอรอล (diacylglycerol, DAG) ต่อมาไดเอซิลกลีเซอรอลจะเปลี่ยนเป็นกาแลกโทลิพิด (galactolipids) หรือซัลลิพิด (sulpholipids) เพื่อใช้เป็นส่วนประกอบของเยื่อแทนฟอสโฟลิพิดที่ลดลง เพื่อให้เยื่อยังคงทำหน้าที่ได้ตามปกติเมื่อพืชขาดฟอสฟอรัส



9. ภาวะธำรงดุลของโพแทสเซียมภายในพืช

ในข้อนี้จะอธิบายภาวะธำรงดุลของโพแทสเซียม ซึ่งสัมพันธ์กับหน้าที่หลากหลายของธาตุนี้ การกระจายในพืช และการสร้างภาวะธำรงดุลเมื่อพืชเริ่มขาดโพแทสเซียม

9.1 ภาวะธำรงดุลกับหน้าที่หลากหลาย

โพแทสเซียมเป็นแคตไอออนซึ่งมีมากที่สุดในเซลล์พืชและมีบทบาทหลายด้านในหลายส่วนของเซลล์ เช่น กระตุ้นกิจกรรมทางชีวเคมีหลายกระบวนการในไซโทโซลและออร์แกเนลล์ต่างๆ สร้างดุลภาพด้านประจุกับแอนไอออนในเซลล์ เป็นตัวละลายที่สำคัญในแวคิวโอล ทำหน้าที่ในการควบคุมออสโมซิสของเซลล์ อยู่ในเซลล์คุมทำหน้าที่ควบคุมการเปิดและปิดปากใบ และอยู่ในนวมโคนใบ ควบคุมการเคลื่อนไหวของใบแบบนาสติก (nastic movement) เช่น การกาง-หุบของใบไมยราพย์และใบถั่ว แต่ความเข้มข้นของโพแทสเซียมในเซลล์อาจผันแปรตามความเป็นประโยชน์ของโพแทสเซียมในดินหรือสารละลายปลูกพืช ดังนั้นพืชจึงต้องรักษาภาวะธำรงดุลของโพแทสเซียมในแต่ละส่วนไว้ เพื่อให้กิจกรรมต่างๆ ของเซลล์เป็นปกติ (Bucking and Heyser, 2003)

9.2 การกระจายของโพแทสเซียมในพืช

โพแทสเซียมเป็นธาตุหนึ่งที่มีการเก็บไว้เป็นสัดส่วนอย่างเข้มงวด กล่าวคือ ในเซลล์หนึ่งความเข้มข้นของโพแทสเซียมบางบริเวณผันแปรน้อยแต่ในบางบริเวณผันแปรมาก (Gierth and Maser, 2007) ดังนี้

1) ในไซโทพลาซึมและคลอโรพลาสต์มีการควบคุมให้อยู่ในช่วง 100-200 มิลลิโมลาร์ โพแทสเซียมในเมแทบอลิกพูลนี้จะใช้ไอออนธาตุอื่น เช่น Na^+ มาทดแทนไม่ได้ สำหรับในไซโทโซลนั้นความเข้มข้นของโพแทสเซียมไอออนต้องมีไม่น้อยกว่า 100 มิลลิโมลาร์ จึงจะเพียงพอ

2) ในแวคิวโอลอาจแปรปรวนอยู่ระหว่าง 10-200 มิลลิโมลาร์ เพราะถูกดึงออกเมื่อส่วนอื่นพร่อง และดูดเข้ามาเก็บเมื่อมีส่วนเกินในไซโทโซล ส่วนความเข้มข้นของโพแทสเซียมในเซลล์คุมของปากใบอาจสูงถึง 500 มิลลิโมลาร์

9.3 การสร้างภาวะธำรงดุลเมื่อพืชเริ่มขาดโพแทสเซียม

การสร้างภาวะธำรงดุลเมื่อพืชเริ่มขาดโพแทสเซียม หรือสารละลายดินมีแคตไอออนอื่นที่มีภาวะปฏิปักษ์ต่อการดูดโพแทสเซียมมาก เช่น แอมโมเนียมไอออน (Kronzucker *et al*., 2003; Walker *et al*., 1996) ดังนี้

1) ปรับปรุงการเก็บไว้เป็นสัดส่วนใหม่โดยรักษาระดับความเข้มข้นของโพแทสเซียมไอออนในไซโทโซลให้มีไม่น้อยกว่า 100 มิลลิโมลาร์ ด้วยการใช้โปรตีนขนส่งที่เยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ต่างๆ ควบคุมการเคลื่อนย้าย

2) บ่อเก็บโพแทสเซียมไอออน (K^+ pool) ของเซลล์พืชมี 2 แห่ง คือ ไซโทโซลและแวคิวโอล หากความเข้มข้นรวมของโพแทสเซียมในรากข้าวบาร์เลย์ลดลง ความเข้มข้นในแวคิวโอลจะลดลงเป็นสัดส่วนกับการลดลงของโพแทสเซียมในรากพืช แต่ความเข้มข้นของธาตุนี้ในเซลล์ของเนื้อเยื่อชั้นผิวและคอร์เท็กซ์ยังคงที่

3) การแสดงออกของยีนที่ควบคุมการสร้างโปรตีนขนส่งโพแทสเซียมที่เยื่อหุ้มเซลล์ทั้ง 3 วงศ์ คือ (ก) K^+ uptake permeases (KT/HAK/KUP) เมื่อ KT = potassium transporter, HAKs = high affinity K^+ transporter, KUP = K^+ uptake permeases (ข) K^+ transporter (Trk/HKT) เมื่อ HKT = high affinity K^+ transporter และ (ค) Cation proton antiporter (CPA) ซึ่ง

โปรตีนขนส่งแต่ละวงศ์มีบทบาทต่างกัน โปรตีนขนส่งเหล่านี้จะได้รับสัญญาณให้ทำหน้าที่ตั้งแต่การดูดโพแทสเซียมไอออนที่ราก การลำเลียงทางไซเล็มและโฟลเอ็ม การเคลื่อนย้ายระหว่างไซโทโซลกับแวคิวโอลและไซโทโซลกับออร์แกเนลล์ต่างๆ

ตอนที่ 4
ภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารรอง

ภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารรองประกอบด้วยการรักษาภาวะธำรงดุลของแคลเซียม แมกนีเซียมและกำมะถันในพืช ในส่วนของกำมะถันจะเน้นเรื่องกลูทาไทโอนเป็นหลัก

10. ภาวะธำรงดุลของแคลเซียมภายในพืช

ภาวะธำรงดุลของแคลเซียมภายในพืชประกอบด้วย 4 เรื่อง คือ (1) การกระจายของแคลเซียมในพืช (2) การกระจายในเซลล์ (3) แคลเซียมในระบบสัญญาณเตือนภัย และ (4) กลไกการรักษาธำรงดุลในพืช

10.1 การกระจายของแคลเซียมในพืช

พืชที่ปลูกในสารละลายธาตุอาหารจะเจริญเติบโตเป็นปกติเมื่อมีแคลเซียมในสารละลาย 1-10 มิลลิโมลาร์ ในบรรดาธาตุอาหารทั้งหมด พืชมีแคลเซียมมากเป็นลำดับ 5 รองจากคาร์บอน ไฮโดรเจน ออกซิเจนและโพแทสเซียม แคลเซียมในเซลล์พืชมีมากที่ผนังเซลล์และแวคิวโอล แต่มีน้อยในไซโทโซล การกระจายของแคลเซียมในพืชมีดังนี้ (Gilroy *et al*., 1993)

1) แม้ว่าแคลเซียมในไซโทโซลของเซลล์จะต่ำเพียง 100-200 นาโนโมลาร์ แต่ก็เคลื่อนย้ายไปยังเซลล์ข้างเคียงที่มีต่ำกว่าด้วยการแพร่ผ่านพลาสโมเดสมาตา (plasmodesmata) ซึ่งเป็นช่องทางการผ่านที่เชื่อมระหว่างเซลล์

2) แคลเซียมเคลื่อนย้ายจากรากสู่ส่วนเหนือดินทางไซเล็มตามกระแสการคายน้ำ และเคลื่อนที่จากใบหรือแหล่งเก็บไปยังส่วนอื่นทางโฟลเอ็มได้บ้าง พบแคลเซียมในไซโทโซลของท่อหลอดตะแกรงของโฟลเอ็มระหว่าง 100-200 นาโนโมลาร์ ซึ่งต่ำมาก

สรุปได้ว่าแคลเซียมเป็นธาตุที่เคลื่อนย้ายในพืชยาก (immobile element) เพราะความจำกัดในการเคลื่อนย้ายระหว่างเซลล์ และการเคลื่อนย้ายทางโฟลเอ็ม

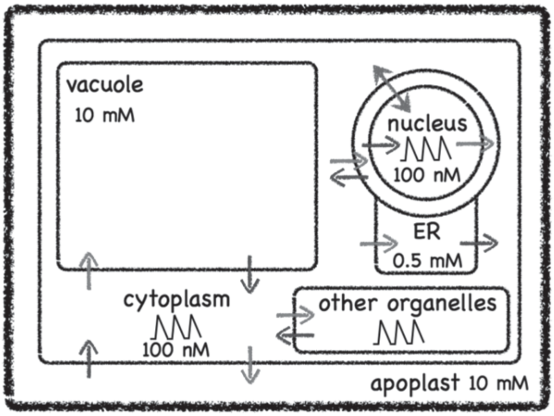
10.2 การกระจายของแคลเซียมในเซลล์

การกระจายของแคลเซียมในผนังเซลล์ ไซโทโซล และออร์แกเนลล์ต่างๆ แสดงไว้ในภาพที่ 7 และมีรายละเอียดดังนี้ (Martins *et al*., 2013; Pilbeam and Morley, 2007)

1) ไซโทโซลมีแคลเซียมไอออนต่ำเพียง 100-200 นาโนโมลาร์ แต่ที่เยื่อหุ้มเซลล์จะมีมากกว่า โดยเกาะอยู่กับผิวของเยื่อหุ้มเซลล์ด้านนอกหรือด้านที่ประชิดกับผนังเซลล์ เพื่อช่วยให้เยื่อหุ้มเซลล์มีเสถียรภาพ

2) ออร์แกเนลล์ภายในไซโทพลาสซึมต่างก็มีเยื่อหุ้มแยกส่วนกับไซโทโซล ออร์แกเนลล์ทุกชนิดมีแคลเซียมสูงกว่าไซโทโซล เช่น แวคิวโอล ซึ่งมีปริมาตร 90-95% ของปริมาตรเซลล์ มีแคลเซียม 10 มิลลิโมลาร์ จึงเป็นที่เก็บรวบรวมธาตุนี้ที่ใหญ่ที่สุด ส่วนช่องภายในร่างแหเอนโดพลาซึมมี 3 ไมโครโมลาร์ ถึง 0.5 มิลลิโมลาร์ ไมโทคอนเดรียและพลาสทิดก็มีมากกว่าไซโทโซลเช่นเดียวกัน ดังนั้นเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์จึงต้องมีโปรตีนขนส่งสำหรับแคลเซียม เพื่อควบคุมการผ่านเข้าออก

3) ผนังเซลล์มีแคลเซียมสูงประมาณ 10 มิลลิโมลาร์ โดยธาตุนี้ทำปฏิกิริยาคีเลชันกับ



ภาพที่ 7 การกระจายของแคลเซียมในผนังเซลล์หรืออะโพพลาสต์ (apoplast) ไซโทพลาซึม (cytoplasm) แวคิวโอล (vacuole) นิวเคลียส (nucleus) และออร์แกเนลล์ (organelles) ต่างๆ ของเซลล์พืช
ที่มา: Martins et al. (2013)

สารอินทรีย์ที่เป็นองค์ประกอบของผนังเซลล์ สำหรับผนังเซลล์ของเนื้อเยื่อที่พัฒนาใหม่ๆ มีความพรุนสูงมาก พบช่องขนาดใหญ่ซึ่งยอมให้สารโมเลกุลใหญ่ขนาด 40 กิโลดาลตันผ่านได้ง่าย

10.3 แคลเซียมในระบบสัญญาณเตือนภัย

สิ่งเร้าจากภายนอกมี 2 ประเภท คือ (1) สิ่งที่ไม่มีชีวิต เช่น อุณหภูมิ แสง ความแห้งแล้ง ความเค็ม ฯลฯ และ (2) สิ่งเร้าที่มีชีวิต เช่น เชื้อโรค พืชต้องรับรู้สิ่งเร้าแล้วส่งสัญญาณเตือนภัยเข้าไปในเซลล์ ระบบสัญญาณแคลเซียมมีความสำคัญในการเตือนภัยระบบนี้ประกอบด้วย 3 ขั้นตอน คือ (1) การรักษาเกรเดียนต์ของแคลเซียมในเซลล์ คือให้มีแคลเซียมไอออนในไซโทโซลต่ำมาก ส่วนในออร์แกเนลล์มีความเข้มข้นสูง (2) การเคลื่อนย้ายแคลเซียมไอออนออกมาสู่ไซโทโซล คือสัญญาณในรูปรหัสที่มีประสิทธิภาพ (3) มีการส่งต่อรหัสและถอดรหัส (decoding) ออกเป็นสารสนเทศที่เซลล์จะตอบสนองให้ตรงลักษณะและระดับความรุนแรงของสิ่งเร้าอันเป็นต้นเหตุนั้น (ยงยุทธ, 2558; Banerjee *et al*., 2013)

10.4 กลไกการรักษาธำรงดุล

การรักษาธำรงดุลของแคลเซียมในพืชมีความสำคัญสำหรับการเจริญเติบโตตามปกติและการเผชิญกับสภาพแวดล้อมที่ไม่พึงประสงค์ด้วย กลไกการรักษาธำรงดุลของแคลเซียมมีดังนี้ (Gilroy *et al*., 1993)

1) ใช้โปรตีนพาหะ (transport protein) ที่เยื่อหุ้มเซลล์ เยื่อหุ้มแวคิวโอล และเยื่อหุ้มร่างแหเอนโดพลาสต์ ซึ่งที่โปรตีนพาหะมีเอนไซม์ Ca^{2+}-ATPase ทำหน้าที่สลาย ATP เพื่อปลดปล่อยพลังงานซึ่งใช้ในการขนส่งแคลเซียมผ่านเยื่อ โปรตีนพาหะนี้ทำหน้าที่คอยปรับเพื่อรักษาความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนในไซโทโซลให้ต่ำคงที่ โดยขนส่งแคลเซียมส่วนเกินเข้าเก็บในแวคิวโอล หรือขับออกไปยังอะโพพลาสหรือผนังเซลล์ หรือเข้าเก็บในร่างแหเอ็นโดพลาสต์

2) ใช้ช่องผ่านแคลเซียม (calcium channels) อัตราการผ่านของแคลเซียมทางช่องผ่านเร็วกว่าใช้โปรตีนพาหะ ช่องผ่านทำหน้าที่ควบคุมความเข้มข้นของแคลเซียม

ไอออนในไซโทโซลในช่วงเวลาสั้นๆ โดยตอบสนองต่อฮอร์โมน เช่น กรดแบบไซสิกที่เพิ่มขึ้นในช่วงเวลาที่พืชขาดน้ำ แสดงว่าเมื่อสภาพแวดล้อมบางอย่างเปลี่ยนแปลง ช่องผ่านแคลเซียมจะทำหน้าที่ควบคุมความเข้มข้นของแคลเซียมในไซโทโซล อันเป็นส่วนหนึ่งของการส่งสัญญาณเตือนภัยในพืชตามข้อ 9.3

11. ภาวะธำรงดุลของแมกนีเซียมภายในพืช

การรักษาภาวะธำรงดุลของแมกนีเซียมภายในพืช ประกอบด้วย 3 ส่วน คือ การกระจายของแมกนีเซียมในเซลล์พืช การดูดและการเคลื่อนย้ายแมกนีเซียม การจัดแบ่งส่วนของแมกนีเซียมในเซลล์ (Hermans *et al*., 2013; Hawkesford *et al*., 2012; Merhaut, 2007)

11.1 การกระจายของแมกนีเซียมในเซลล์พืช

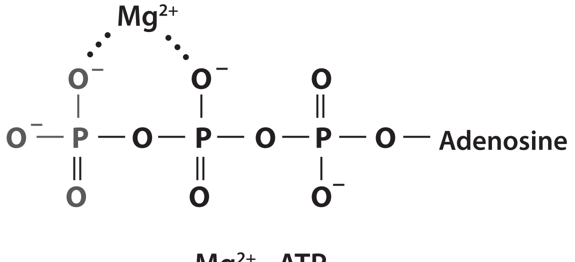
ความเข้มข้นรวมของแมกนีเซียมในเซลล์พืช 15-25 มิลลิโมลาร์ ส่วนที่เกี่ยวข้องกับเมแทบอลิซึม (metabolic pool) มีความเข้มข้นของแมกนีเซียมแตกต่างกันดังนี้ ไซโทโซล 0.2-0.4 มิลลิโมลาร์ คลอโรพลาสต์ 10-15 มิลลิโมลาร์ ไมโทคอนเดรีย 0.2-0.5 มิลลิโมลาร์ และแวคิวโอล 5-80 มิลลิโมลาร์ ความเข้มข้นของแมกนีเซียมในแต่ละส่วนอาจแตกต่างกันระหว่างชนิดพืช ความสมบูรณ์ของธาตุอาหารในวัสดุปลูก และสภาพของแสงที่พืชได้รับ แมกนีเซียมที่พบในเซลล์นั้นอยู่ในรูปไอออนอิสระเพียงเล็กน้อย ส่วนมากรวมตัวกับสารอินทรีย์อันเป็นองค์ประกอบของเซลล์ประมาณ 90% ของสารนิวคลีโอทิดิลฟอสเฟต (ATP, ADP) ในไซโทโซล รวมตัวกับแมกนีเซียมไอออนได้สารประกอบเชิงซ้อน (ภาพที่ 8) ซึ่งเป็นซับสเทรตของเอนไซม์ต่างๆ ที่ใช้ ATP ในปฏิกิริยา

11.2 การดูดและการเคลื่อนย้ายแมกนีเซียม

1) การดูดแมกนีเซียมไอออนที่เยื่อหุ้มเซลล์ของรากใช้โปรตีนขนส่งประเภทช่องผ่าน เช่น Mg^{2+} - permeable channels และ RCA calcium channels

2) แมกนีเซียมไอออนที่เซลล์รากดูดได้จะเคลื่อนย้ายเข้าสู่ไซเล็มเวสเซลโดยใช้โปรตีนพาหะ AtMRS2-2 จากนั้นจึงถูกลำเลียงทางไซเล็มสู่ส่วนเหนือดิน

3) แมกนีเซียมเป็นธาตุที่เคลื่อนย้ายทางโฟลเอ็มได้ง่าย แล้วกระจายไปยังดอก ผล เมล็ด และหัว นอกจากนี้แมกนีเซียมไอออน และ Mg-ATP ยังมีบทบาทสำคัญในการขนถ่าย (loading) ซูโครสเข้าเซลล์หลอดตะแกรงด้วย ดังนั้นพืชที่ขาดแมกนีเซียมจะมีการเคลื่อนย้ายซูโครสจากใบ



ภาพที่ 8 แมกนีเซียมไอออนมีพันธะเคมีกับ ATP ทำให้ ATP มีลักษณะพร้อมในทำปฏิกิริยา

ที่มา: http://www.wholefoodsmagazine.com/

ไปยังที่รับ (sink) น้อยลง ใบอ่อน ดอก ผล และราก ซึ่งเป็นอวัยวะที่รับซูโครส จึงขาดโครงคาร์บอน และแหล่งพลังงานสำหรับการเจริญเติบโต

11.3 การจัดแบ่งส่วน (partition) ของแมกนีเซียมในเซลล์

บทบาทสำคัญอย่างหนึ่งของแมกนีเซียม คือ เป็นโคแฟกเตอร์ของโปรตีน (protein cofactor) ในออร์แกเนลล์ทุกชนิด ดังได้กล่าวแล้วว่ามีธาตุนี้อยู่ในไซโทโซล 0.2-0.4 มิลลิโมลาร์ ซึ่งส่วนมากเกาะอยู่กับ ATP, ADP และหน่วยย่อยของไรโบโซม ส่วนความเข้มข้นในแวคิวโอลของเซลล์มีโซฟิลล์ในพืชใบเลี้ยงคู่และพืชใบเลี้ยงเดี่ยวสูงกว่า 25 มิลลิโมลาร์ ที่สูงเป็นพิเศษคือแวคิวโอลของใบ *Arabidopsis thaliana* ซึ่งปลูกในสารละลายธาตุอาหารที่มีแมกนีเซียมสูง มีธาตุนี้ในใบ 80 มิลลิโมลาร์ สาเหตุที่แวคิวโอลของเซลล์สะสมแมกนีเซียมได้มาก เพราะมีโปรตีนพาหะที่เยื่อหุ้มแวคิวโอล ทำหน้าที่ดึงธาตุนี้ส่วนเกินในไซโทโซลเข้ามาเก็บไว้เป็นส่วนสำรอง การปลดปล่อยแมกนีเซียมออกจากแวคิวโอลใช้โปรตีนช่องผ่านสำหรับแคตไอออน

นอกจากแวคิวโอลแล้ว คลอโรพลาสต์และไมโทคอนเดรียก็เป็นออร์แกเนลล์ที่สะสมแมกนีเซียมได้มากด้วย โปรตีนพาหะ AtMRS2-11 ที่เยื่อหุ้มคลอโรพลาสต์ทำหน้าที่ดังกล่าว การเคลื่อนย้ายของแมกนีเซียมภายในคลอโรพลาสต์มีความสำคัญต่อกระบวนการสังเคราะห์แสง กล่าวคือเมื่อแมกนีเซียมไอออนเคลื่อนที่จากลูเม็น (ช่องภายในไทลาคอยด์) มายังสะโทรมา ทำให้พีเอชของสะโทรมาสูงขึ้น เป็นสภาพที่เหมาะสมสำหรับกิจกรรมของเอนไซม์ Rubisco ซึ่งต้องการแมกนีเซียมเป็นโคแฟกเตอร์ ทำให้อัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์สูง

12. ภาวะธำรงดุลของกลูตาไทโอนภายในพืช

ก่อนอธิบายเรื่องธำรงดุลของกลูตาไทโอนภายในพืช จะกล่าวถึงการดูดและการใช้ประโยชน์ซัลเฟตไอออน เพราะซัลเฟตไอออนเป็นสารตั้งต้นในการสังเคราะห์กลูทาไทโอน แล้วจึงอธิบายเรื่องโครงสร้างและกระบวนการรักษาธำรงดุลของกลูทาไทโอนในพืช

12.1 การดูดและการใช้ประโยชน์ซัลเฟตไอออนของพืช

การดูดและการใช้ประโยชน์ซัลเฟตไอออนของพืชมีดังนี้ (ยงยุทธ, 2558)

1) กำมะถันที่เป็นประโยชน์ในดินอยู่ในรูปซัลเฟตไอออน (SO_4^{2-}) พาหะในเยื่อหุ้มเซลล์รากซึ่งทำหน้าที่ดูดซัลเฟตไอออนจัดอยู่ในประเภทพาหะขนส่งร่วมทาง โปรตอน/ซัลเฟต ($3H^+/SO_4^{2-}$ cotransporter)

2) เมื่อรากดูดซัลเฟตได้แล้วไอออนนี้จะเคลื่อนย้ายทางไซเล็มไปยังใบและมีการใช้ประโยชน์ที่คลอโรพลาสต์ในเซลล์ใบ โดยรีดิวซ์ซัลเฟตให้เป็นซัลไฟต์ และเป็นไฮโดรเจนซัลไฟด์ ตามลำดับ ต่อจากนั้นจึงมีการสังเคราะห์กรดอะมิโนซิสเทอีน (cystein) จากไฮโดรเจนซัลไฟด์

3) กรดอะมิโนซิสเทอีนเป็นสารตั้งต้นสำหรับการสังเคราะห์สารต่างๆ เช่น กรดอะมิโนเมไทโอนีน (methionine) โอลิโกเพ็บไทด์ เช่น กลูทาไทโอน (glutathione, GSH) ไฟโทคีเลทิน (phytochelatins) วิตามินและโคแฟคเตอร์บางชนิด

ในบรรดาสารประกอบกำมะถันในพืช กลูทาไทโอนเป็นสารประกอบอย่างหนึ่งที่มีบทบาทสำคัญและการรักษาธำรงดุลของกลูทาไทโอนในพืชช่วยให้พืชทนต่อสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงได้ดี

12.2 โครงสร้างและบทบาทของกลูทาไทโอน

โครงสร้างและบทบาทของกลูทาไทโอนมีดังนี้ (ยงยุทธ 2558; Saito, 2004)

1) โครงสร้างของกลูทาไทโอนประกอบด้วยกรดอะมิโน 3 ตัว คือ กรดกลูทามิก ซีสเทอีน และไกลซีน จัดเป็นรูปรีดิวซ์ แต่เมื่อกลูทาไทโอนรูปรีดิวซ์ 2 โมเลกุลเชื่อมกันด้วยพันธะไดซัลไฟด์จะได้รูปออกซิไดส์ (ภาพที่ 9)

2) บทบาทของกลูทาไทโอนที่สำคัญมี 4 ประการ ดังนี้

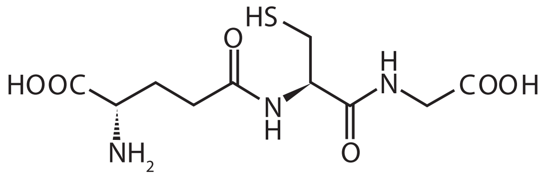
(1) กลูทาไทโอนเป็นสารต้านออกซิเดชัน (antioxidant) ที่ทรงพลัง จึงทำหน้าที่ร่วมกับแอสคอร์เบต (ascorbate) ในการทำลายอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์และไฮโดรเจนเพอร์ออกไซด์ ซึ่งเกิดขึ้นเมื่อพืชอยู่ในภาวะวิกฤต เช่น ได้รับแสงความเข้มสูง ป้องกันอย่างมีประสิทธิภาพมิให้สารทั้งสองนี้ทำลายเยื่อ

(2) ควบคุมสภาพรีดอกซ์ของเซลล์ เนื่องจากกลูทาไทโอนมีได้ทั้งสองรูป คือ รูปออกซิไดส์และรูปรีดิวซ์ การที่เซลล์ควบคุมให้มีสัดส่วนของสองรูปนี้อย่างถูกต้อง เป็นวิธีหนึ่งที่ช่วยปรับสภาพรีดอกซ์ภายในเซลล์ให้เหมาะสมกับการเกิดปฏิกิริยาชีวเคมี

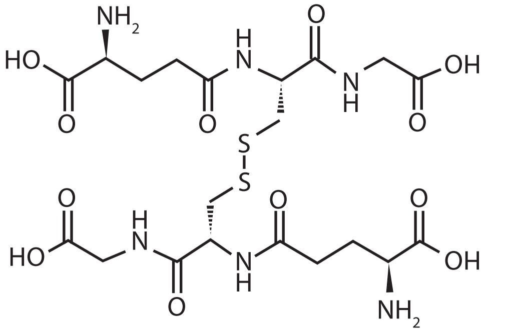
(3) ช่วยป้องกันอันตรายจากชีวสารแปลกปลอม (xenobiotics) ทำให้สิ่งแปลกปลอมที่เป็นพิษซึ่งเข้าไปในเซลล์พืช ถูกทำลายจนไม่เป็นพิษ

(4) มีบทบาทในการสังเคราะห์แสง โดยเป็นองค์ประกอบในสารกลุ่มเหล็ก-กำมะถัน (Fe-S cluster) ทำหน้าที่ในระบบการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนของการสังเคราะห์แสง

(5) กลูทาไทโอนเป็นสารตั้งต้นในการสังเคราะห์ไฟโทคีเลทิน ซึ่งเป็นสารคีเลตที่จับโลหะพิษ เช่น แคดเมียม ให้อยู่ในโครงสร้างของสารเชิงซ้อนที่ไม่เป็นพิษต่อเซลล์



กลูทาไทโอนรูปรีดิวซ์ (reduced form-GSH)



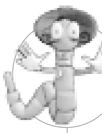
กลูทาไทโอนรูปออกซิไดส์ (oxidised form-GSSG)

ภาพที่ 9 โครงสร้างของกลูทาไทโอนรูปรีดิวซ์และรูปออกซิไดส์

ที่มา: http://www.sigmaaldrich.com/

12.3 กระบวนการรักษาธำรงดุลของกลูทาไทโอน

เนื่องจากกลูทาไทโอนมีบทบาทสำคัญในการช่วยให้พืชปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง จึงพบว่าเมื่อมีความเปลี่ยนแปลงด้านสิ่งแวดล้อมที่ไม่มีชีวิต เช่น อุณหภูมิสูง ความเข้มแสงและสิ่งแปลกปลอมที่เป็นพิษหรือสิ่งแวดล้อมที่มีชีวิต เช่น โรคและแมลง พืชจะสังเคราะห์กลูทาไทโอนเพิ่มขึ้น หรือมีการปรับเปลี่ยนรูประหว่างรูปรีดิวซ์และรูปออกซิไดส์ ดังนี้ (May *et al.*, 1998)



1) การควบคุมการสังเคราะห์ พืชที่ปรับตัวได้ดีต่อสภาพแวดล้อม มีวิถีการสังเคราะห์กลูทาไทโอนที่ตอบสนองรวดเร็ว ทันต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม สามารถควบคุมสัดส่วนระหว่างรูปรีดิวซ์ (GSH) และรูปออกซิไดส์ (GSSG) ได้ดี อย่างไรก็ตาม การสังเคราะห์จะดำเนินไปได้ ต้องมีองค์ประกอบ 2 ส่วน คือ สารตั้งต้น (กรดกลูทามิก ซีสเทอีน และไกลซีน) และระบบเอนไซม์สำหรับการสังเคราะห์

2) ผลกระทบเริ่มแรกต่อพืช เมื่อสิ่งแวดล้อมเปลี่ยนแปลงคือผลกระทบต่อ redox chemistry ในคลอโรพลาสต์และไมโทคอนเดรีย ซึ่งเกี่ยวโยงกับกิจกรรมด้านตรึงคาร์บอนของคลอโรพลาสต์และการสังเคราะห์ ATP ของไมโทคอนเดรีย พืชจึงต้องมีกลไกการเฝ้าสังเกต (monitor) การเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อมที่มีประสิทธิภาพและตอบสนองอย่างรวดเร็ว การตอบสนองส่วนหนึ่งคือการสังเคราะห์กลูทาไทโอนและปรับเรโชระหว่างรูปรีดิวซ์และรูปออกซิไดส์ดังที่ได้กล่าวแล้ว กิจกรรมดังกล่าวมีส่วนช่วยในการแก้ไขความชำรุดของโปรตีนในระบบแสง 2 (Photosystem 2) ซึ่งเสื่อมลงจากอิทธิพลของแสง (photoinhibition) ดังนั้นความสามารถในการตอบสนองของพืชต่อสิ่งแวดล้อมจึงขึ้นอยู่กับการมีกลไกเฝ้าสังเกตหรือกลไกการรับรู้สัญญาณความเครียดจากสิ่งแวดล้อมแล้วตอบสนองได้อย่างทันท่วงที

ตอนที่ 5 ภาวะธำรงดุลของจุลธาตุ

ในข้อนี้อธิบายการรักษาภาวะธำรงดุลของจุลธาตุที่เป็นโลหะ 3 ธาตุ คือ เหล็ก สังกะสี และทองแดง แบ่งคำอธิบายเป็น 4 ส่วน คือส่วนแรกเป็นกลไกของภาวะธำรงดุล และอีกสามส่วนเป็นการรักษาภาวะธำรงดุลของแต่ละธาตุในพืช (Broadley *et al*., 2012; Grotz and Guerinot, 2006; Sinclair and Krämer. 2012)

13. กลไกของภาวะธำรงดุล

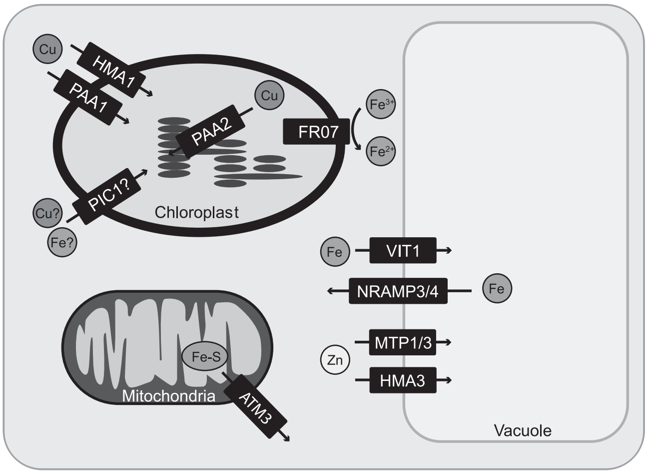
เนื่องจากจุลธาตุทุกธาตุมีบทบาทสำคัญต่อการดำรงชีวิตของพืช และระดับความเป็นประโยชน์ของจุลธาตุในดินมักต่ำ ทั้งพบปัญหาขาดแคลนอยู่เนืองๆ ด้วยเหตุนี้พืชจึงจำเป็นต้องควบคุมระบบการดูดจากดิน การกระจายในพืช (ระดับอวัยวะ เซลล์ และออร์แกเนลล์) การใช้ประโยชน์ในรากและใบ ทั้งนี้เพื่อให้เกิดภาวะธำรงดุลอย่างต่อเนื่อง การสร้างภาวะธำรงดุลของจุลธาตุภายในเซลล์พืชในส่วนของการกระจายนั้น พืชมีกลไกที่ใช้โปรตีนพาหะแบบต่างๆ โดยให้มีในไซโทโซลเพียงความเข้มข้นต่ำ และเก็บส่วนที่เหลือไว้ในออร์แกเนลล์ต่างๆ เพื่อสำรองไว้และสามารถดึงกลับมาใช้ได้อีก (Vigani *et al*., 2013) ดังภาพที่ 10

14. ภาวะธำรงดุลของเหล็กในพืช

สมดุลของเหล็กในพืชเป็นเรื่องที่ต้องควบคุมอย่างเข้มงวด เนื่องจากการได้รับเหล็กน้อยเกินไปจนขาดแคลน หรือได้รับมากเกินไปจนถึงระดับเป็นพิษ ทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลงทั้งสองด้าน (Krohling *et al*., 2016) ในข้อนี้จะอธิบายกระบวนการที่ช่วยสร้างภาวะธำรงดุลของเหล็กในพืช แต่เน้นกิจกรรมที่เกิดขึ้นเมื่อพืชเริ่มขาดแคลนเหล็ก กระบวนการต่างๆ มีดังนี้

14.1 กลยุทธ์การดูดเหล็กของพืช

เนื่องจากความเป็นประโยชน์ของเหล็กในดินมักต่ำ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในดินที่พีเอชสูงกว่า 7 พืชจึงมีวิวัฒนาการเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพของรากในการดูดเหล็กจากดินด้วยกลยุทธ์ 2 แบบ (ยงยุทธ, 2558) ดังนี้



ภาพที่ 10 การจัดเก็บจุลธาตุ เช่น เหล็ก ทองแดงและสังกะสีไว้เป็นสัดส่วน โดยใช้โปรตีนขนส่งแบบต่างๆ (ชื่อโปรตีนขนส่งระบุไว้ในแถบสีดำ) เพื่อเก็บจุลธาตุเหล่านั้นในคลอโรพลาสต์ (chloroplast) ไมโทคอนเดรีย (mitochondria) และแวคิวโอล (vacuole) แต่รักษาความเข้มข้นภายในไซโทโซลให้ต่ำ

ที่มา: Palmer and Guerinot (2009)

กลยุทธ์ที่ 1 (Strategy 1) เป็นกลยุทธ์ของพืชใบเลี้ยงคู่และพืชใบเลี้ยงเดี่ยว (ยกเว้นพืชตระกูลหญ้า) เมื่อพืชกลุ่มนี้ขาดเหล็กจะตอบสนอง 3 ประการ เพื่อให้รากดูดเหล็กจากดินได้มากขึ้น คือ

(1) เพิ่มการรีดิวซ์ Fe^{3+} ที่ผิวรากด้วยเอนไซม์เฟอริกคีเลตรีดักเทส [Fe (III) chelate reductase] แล้วรากดูดเหล็กในรูปรีดิวซ์

(2) เพิ่มกรดในดินรอบผิวราก (rhizosphere) โดยใช้ตัวสูบโปรตอน (H^+-ATPase pump) เนื่องจากเมื่อพีเอชรอบผิวรากลดลงเหล็กจะละลายได้มากขึ้น และ

(3) ขับตัวรีดิวซ์เหล็ก (Fe-reductants) บางชนิดจากรากมาสู่ดินเพื่อเพิ่มการละลายของเหล็ก

กลยุทธ์ที่ 2 (Strategy 2) เป็นกลยุทธ์ของพืชตระกูลหญ้าที่ใช้เมื่ออยู่ในภาวะขาดเหล็ก โดยรากสังเคราะห์ไฟโทซิเดโรฟอร์ (phytosiderphores-ซิเดโรฟอร์ของพืช) แล้วขับออกมาในรูปโมโนเวเลนซ์แอนไอออนทางช่องแอนไอออน (anion channels) ที่เยื่อหุ้มเซลล์ราก ไฟโทซิเดโรฟอร์จะทำปฏิกิริยาคีเลชันกับเหล็กในดิน กลายเป็นรูปที่รากพืชดูดไปใช้ประโยชน์ได้ง่าย

14.2 การจัดเมแทบอลิซึมใหม่เมื่อขาดเหล็ก

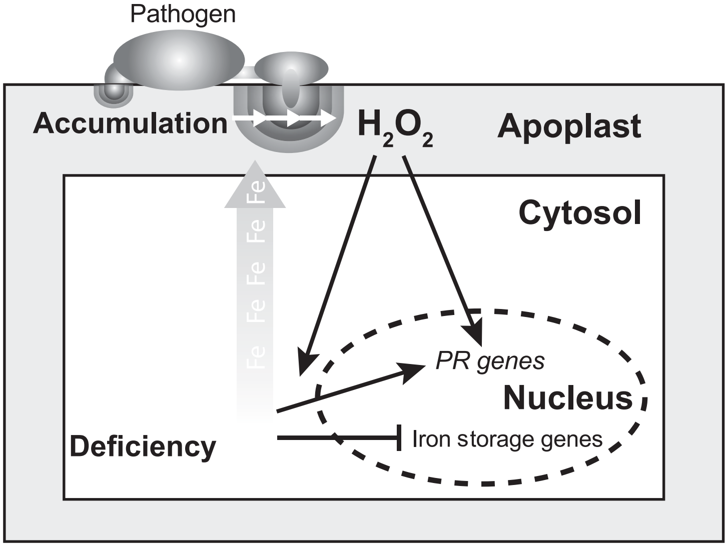
เนื่องจากเหล็กเป็นองค์ประกอบของไซโทโครมซึ่งมีบทบาทสำคัญในโซ่การเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนของการสังเคราะห์แสงและการหายใจ การขาดเหล็กจึงมีผลกระทบอย่างรุนแรงต่อกลไกของการสังเคราะห์แสง เมแทบอลิซึมของคาร์บอนและการสังเคราะห์ ATP เมื่อเริ่มขาดเหล็ก พืชจึงปรับตัวดังนี้ (1) ปรับเมแทบอลิซึมใหม่เพื่อประหยัดการใช้เหล็กและลดการใช้พลังงานจาก ATP และ (2) ดัดแปลงรูปลักษณ์ของรากเพื่อเพิ่มพื้นที่ผิวรากและปรับกลไกการทำงานของรากให้เหมาะกับภาวะขาดแคลนเหล็กในดินด้วยกลยุทธ์ที่ 1 และกลยุทธ์ที่ 2 (Vagani *et al*., 2013)

14.3 จัดระบบเก็บสำรองเหล็ก

พืชมีการเก็บสำรองเหล็กในแวคิวโอลและออร์แกเนลล์อื่น เช่น ไมโทคอนเดรียและคลอโรพลาสต์ กล่าวคือ ในไมโทคอนเดรียมีโปรตีน 2 ชนิด คือ ฟราทาซิน (frataxin) และเฟอริทิน (ferritin) ช่วยในการเก็บและเคลื่อนย้ายเหล็กในไมโทคอนเดรีย นอกจากนั้น ฟราทาซินยังช่วยรักษาสภาพรีดอกซ์ของคลอโรพลาสต์และโครงสร้าง ตลอดจนการทำหน้าที่ของ Fe-S protein ด้วย ส่วนแวคิวโอลนั้นเป็นที่เก็บสารหลายชนิด ทั้งสารอินทรีย์และสารอนินทรีย์ โดยเหล็กและโลหะหนักอื่นถูกเก็บในรูปคีเลต ที่เยื่อหุ้มแวคิวโอลมีโปรตีนขนส่งทำหน้าที่นำเหล็กเข้ามาเก็บและปล่อยออกไปใช้ประโยชน์ในยามขาดแคลน ร่างแหเอ็นโดพลาสต์ก็เป็นอีกที่หนึ่งซึ่งมีการเก็บสำรองเหล็กและที่เยื่อของออร์แกเนลล์นี้มีโปรตีนขนส่งทำหน้าที่กระจายเหล็กออกไปใช้ประโยชน์เช่นเดียวกัน (Jane and Connolly, 2013; Turowski *et al*., 2015)

14.4 ภาวะธำรงดุลของเหล็กกับการควบคุมโรคพืช

ในกรณีที่เชื้อโรคเข้าทำลายเซลล์ พืชจะสร้างภาวะธำรงดุลของเหล็กใหม่เพื่อให้เหมาะกับการต่อสู้กับเชื้อโรค ดังนี้ (1) เมื่อเชื้อโรคมาที่ตัวรับรู้ของเยื่อหุ้มเซลล์จะกระตุ้นให้เหล็กภายในเซลล์ออกมาที่อะโพพลาสต์ เป็นเหตุให้ภายในไซโทโซลของเซลล์ดังกล่าวมีภาวะขาดเหล็ก (2) เหล็กที่ออกมาสะสมในอะโพพลาสต์ ทำให้กระบวนการออกซิเดชันประทุ (oxidative burst) ซึ่งมีผลเชิงกระตุ้นให้เหล็กภายในไซโทโซลออกมาที่อะโพพลาสต์มากขึ้นและภายในไซโทโซลก็มีภาวะขาดเหล็กยิ่งขึ้นไปอีก และ (3) ไฮโดรเจนเพอร์ออกไซด์ (H_2O_2) ในอะโพพลาสต์จากกระบวนการออกซิเดชันประทุ และภาวะขาดเหล็กของไซโทโซล กระตุ้นการแสดงออกของยีนที่ควบคุมกระบวนการป้องกันโรค ขณะเดียวกันก็ยับยั้งการแสดงออกของยีนที่เกี่ยวกับการสะสมเหล็กในเซลล์ (Liu *et al*., 2007) ดังภาพที่ 11



ภาพที่ 11 การสร้างภาวะธำรงดุลของเหล็กในเซลล์พืชที่เชื้อโรคเข้าทำลาย

ที่มา: Liu et al. (2007).

15. ภาวะธำรงดุลของสังกะสีในพืช

ในข้อนี้จะอธิบายหลักการรักษาภาวะธำรงดุล แล้วกล่าวถึงการดูดสังกะสี การกระจายในภายในไซโทโซล และการส่งเข้าสู่ระบบท่อลำเลียง

15.1 หลักการรักษาภาวะธำรงดุลของสังกะสี

แม้ว่าความเข้มข้นของสังกะสีในเซลล์พวกยูคารีโอตจะมีประมาณ 100 ไมโครโมลาร์ แต่ที่เป็นสังกะสีไอออน (Zn^{2+}) มีต่ำมาก (ระดับนาโนโมลาร์) ส่วนมากอยู่ในรูปคีเลต การควบคุมความเข้มข้นของสังกะสีไอออนภายในเซลล์ให้ต่ำเป็นการป้องกันมิให้ไอออนนี้ไปจับสารที่มิใช่เป้าหมาย ซึ่งจะทำให้สังกะสีส่วนนั้นไม่เป็นประโยชน์ต่อเมแทบอลิซึมของพืช (Sinclair and Kramer, 2012)

การรักษาภาวะธำรงดุลช่วยให้ความเข้มข้นของสังกะสีในแต่ละส่วนของพืชเพียงพอสำหรับกิจกรรมทางสรีระ เช่น เซลล์ส่วนปลายยอดของข้าวและยาสูบ ต้องมีสังกะสี 100 และ 70 ไมโครกรัม/กรัม ตามลำดับ จึงจะเพียงพอในการป้องกันมิให้ 80S ไรโบโซมแตกกระจาย ในภาวะขาดสังกะสี เซลล์ส่วนปลายยอดของข้าว ยาสูบ และถั่ว มีสังกะสี 25, 50 และ 13 ไมโครกรัม/กรัม ตามลำดับ มีผลให้การสังเคราะห์โปรตีนลดลง จึงพบว่าปริมาณโปรตีนในเซลล์ต่ำกว่าปกติ (Kramer and Clemens, 2005) ในสภาพดังกล่าว พืชจะปรับกระบวนการต่างๆ ให้เกิดภาวะธำรงดุลของสังกะสี 2 ด้าน คือ (1) การหามาจากภายนอกหรือการดูดมาจากดิน และ (2) การปรับด้านการการเคลื่อนย้ายและใช้ภายในพืช (Sinclair and Kramer, 2012)

15.2 การดูดสังกะสี

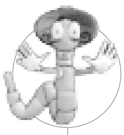
รากพืชดูดสังกะสีจากดินส่วนมากในรูปไอออน (Zn^{2+}) แต่รากหญ้าบางชนิดดูดสังกะสีในรูปสารประกอบเชิงซ้อนกับไฟโทซิเดโรฟอร์ (Zn-phytosiderophore) ได้ ไฟโทซิเดโรฟอร์เป็นสารอินทรีย์ที่รากพืชขับออกมาทำปฏิกิริยาคีเลชันเพื่อเพิ่มความเป็นประโยชน์ของสังกะสีในดิน

ภาวะธำรงดุลของสังกะสีในเซลล์พืชนั้นจากการศึกษาใน *Arabidopsis thaliana* พบว่าพืชนี้ใช้โปรตีนขนส่งหลายชนิดในการดูดสังกะสี เช่น โปรตีนขนส่งในวงศ์ ZIP (zinc-regulated transporter, iron-regulated transporter protein) เมื่อสังกะสีเข้าไปอยู่ในไซโทพลาซึมแล้วจะจับกับสารอินทรีย์โมเลกุลเล็ก เช่น นิโคเทียนามีน (nicotianamine) และกลูทาไทโอน (glutathione) นอกจากนั้น ยังพบสังกะสีในไซโทพลาซึมเกาะอยู่กับโปรตีนเมตาลโลชาเพอโรน (metallochaperone proteins) ด้วย

15.3 สังกะสีภายในไซโทโซล

สังกะสีที่เข้าไปในไซโทโซลแล้วจะทำปฏิกิริยากับโปรตีนโมเลกุลเล็กชื่อเมทาลโลไทโอเนอีน (metallothionein protein) เพื่อประโยชน์ 3 ประการ คือ (1) ป้องกันไม่ให้สังกะสีทำปฏิกิริยาตกตะกอน (2) กันไม่ให้ธาตุนี้ไปจับกับชีวะโมเลกุลที่สังกะสีไม่มีบทบาทเกี่ยวข้องโดยตรง และ (3) เป็นการเก็บสำรองสังกะสีรูปคีเลตกับเมทาลโลไทโอเนอีนในแวคิวโอลไว้ใช้คราวจำเป็น

สังกะสีในไซโทโซลมีการกระจาย 3 วิธี คือ (1) ขนส่งเข้าไปเก็บในแวคิวโอลด้วยโปรตีนขนส่ง MTP1 (metal tolerance protein) ซึ่งเป็นโปรตีนช่องผ่านประเภทส่งเสริมการแพร่ของแคตไอออน (cation diffusion facilitator) สำหรับสังกะสีที่อยู่ในแวคิวโอลจะทำปฏิกิริยาคีเลชันกับไฟโตคีเลติน (phytochelatin) หรือเมตาลโลชาเพอโรน (metallochaperones)



หรือเมทาลโลไทโอเนอีน แวคิวโอลเป็นแหล่งเก็บสังกะสีที่สำคัญ (2) เคลื่อนย้ายไปยังเซลล์ข้างเคียงทางพลาสโมเดสมาตา ซึ่งเป็นช่องทางการผ่านระหว่างเซลล์ และ (3) หากสังกะสีในไซโทโซลสูงเกินไปจนอาจถึงระดับเป็นพิษ บางส่วนจะถูกขนส่งออกจากไซโทโซลไปยังอะโพพลาสต์หรือผนังเซลล์ด้วยโปรตีนขนส่ง HMA2 หรือ HMA4 (heavy metal ATPase) ซึ่งเป็นตัวสูบไอออนของโลหะ (P1B-type metal pumps)

15.4 การส่งเข้าสู่ระบบท่อลำเลียง

สังกะสีในเซลล์รากเคลื่อนย้ายทางไซเล็มสู่ส่วนเหนือดินเพื่อใช้ประโยชน์ และเคลื่อนย้ายทางโฟลเอ็มในรูปแบบที่ช่วยให้เกิดภาวะธำรงดุลดังนี้

1) ขณะลำเลียงทางไซเล็ม สังกะสีมิได้เป็นไอออนอิสระ แต่อยู่ในรูปคีเลตกับสารอินทรีย์โมเลกุลเล็ก เพื่อป้องกันการตกตะกอนหรือถูกสารประกอบในผนังเซลล์ยึดไว้

2) เมื่อมาถึงใบ สังกะสีจะถูกดูดเข้าสู่เซลล์ของใบเพื่อใช้ประโยชน์ บางส่วนมีการสะสมอยู่ในเซลล์ของเนื้อเยื่อชั้นผิวและขนใบ

3) ใบแก่เป็นที่สะสมสังกะสี เมื่อใบแก่วายจะมีการเคลื่อนย้ายธาตุนี้บางส่วนทางโฟลเอ็มไปยังส่วนอื่นได้ แต่เนื่องจากในโฟลเอ็มนั้นมีสารอินทรีย์หลายชนิดที่สามารถยึดสังกะสีไว้โดยไม่เกิดประโยชน์ และพีเอชในไซโทพลาสซึมของโฟลเอ็มค่อนข้างสูง ซึ่งจะทำให้ธาตุนี้ตกตะกอน ดังนั้นสังกะสีที่เคลื่อนย้ายในโฟลเอ็มจึงอยู่ในรูปคีเลตที่มีเสถียรภาพ

16. ภาวะธำรงดุลของทองแดงในพืช

ทองแดงเป็นจุลธาตุที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของพืช ความเข้มข้นที่เพียงพออยู่ในช่วง 1-5 ไมโครกรัม/กรัมเท่านั้น แต่ถ้าพืชได้รับมากเกินไปถึงระดับ 20-30 ไมโครกรัม/กรัมก็เป็นพิษ พืชจึงต้องมีกลไกการควบคุมอย่างเหมาะสมเพื่อให้เกิดภาวะธำรงดุล มีทองแดงเพียงพอแก่การเจริญเติบโต แต่ไม่มากเกินไปจนเป็นพิษ โดยพืชมีกลไกการแสวงหาเพื่อให้ได้ทองแดงมาอย่างเพียงพอ ไม่สะสมทองแดงไอออนอันเป็นรูปที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive form) มากเกินไป ด้วยวิถีการลดพิษส่วนที่เกินจำเป็น นอกจากนั้นยังต้องควบคุมให้ทองแดงไปจับกับโปรตีนเป้าหมาย (target metalloproteins) ซึ่งต้องการธาตุนี้เพื่อให้สามารถทำหน้าที่ทางสรีระโดยตรง (Yruela, 2005)

16.1 การควบคุมทองแดงในพืช

กลไกการควบคุมทองแดงในพืชมีสองด้าน คือ เมื่อมีทองแดงมากเกินไป และเมื่อขาดแคลน ภาวะธำรงดุลของทองแดงในพืชประกอบด้วยกิจกรรมควบคุมการดูด การเคลื่อนย้าย การใช้ประโยชน์และการเก็บสำรอง (Burkhead *et al*., 2009; Grotz and Guerinot, 2006; Palmer and Guerinot, 2009) ดังนี้

1) ในกรณีที่ดินมีทองแดงมาก กลไกนี้จะช่วยชะลอให้การดูดน้อยลง เพื่อป้องกันความเป็นพิษ หากมีทองแดงไอออนอิสระในเซลล์มากเกินไปเซลล์จะสังเคราะห์แมกโครโมเลกุลชื่อไฟโทคีเลทินออกมาทำปฏิกิริยาคีเลชันกับทองแดงเพื่อควบคุมให้เหลือในระดับที่พอเหมาะ ไฟโทคีเลทินเป็นโอลิโกเมอร์ของกลูทาไทโอน สังเคราะห์โดยใช้เอนไซม์ไฟโทคีเลทินซินเทส

2) ถ้าดินมีทองแดงที่เป็นประโยชน์น้อย กลไกจะปรับเปลี่ยนให้ดูดได้มากขึ้น โดย Cu-responsive transcription factor ชื่อ SPL7 ไปกระตุ้น Cu-microRNAs ให้เร่งกระบวนการ

ดูดให้มากขึ้นและการใช้ประโยชน์ทองแดงอย่างประหยัด

3) การเคลื่อนที่ของทองแดงในไซเล็มจะไปในรูปทองแดง-นิโคเทียนามีน (Cu-nicotianamine) เพื่อป้องกันไม่ให้ตกตะกอนหรือทำปฏิกิริยากับสารอื่น เมื่อถึงใบพืช จะถูกดูดเข้าไปในออร์แกเนลล์ต่างๆ เช่น (1) ไมโทคอนเดรีย เพื่อใช้ในการสังเคราะห์เอนไซม์ไซโทโครม ซีออกซิเดส (2) คลอโรพลาสต์ เพื่อสังเคราะห์พลาสโทไซยานินในลูเม็นของไทลาคอยด์ และกระตุ้นเอนไซม์ Cu/Zn ซูเปอร์ออกไซด์ดีสมิวเทส ซึ่งมีบทบาทในการทำลายอนุมูลอิสระ และ (3) แวคิวโอล เพื่อเก็บสำรองไว้ยามขาดแคลน

4) การควบคุมให้ทองแดงไปจับกับเมทาลโลโปรตีนเป้าหมายที่ถูกต้องนั้น เซลล์พืชมีเมทาลโลชาเพอโรน (metallochaperones) ที่จับกับทองแดงแล้วนำไปส่งยังโปรตีนที่ต้องการทองแดงอย่างจำเพาะเจาะจง ช่วยให้โปรตีนนั้นแสดงบทบาททางสรีระได้

16.2 ความสัมพันธ์ระหว่างฮอร์โมนพืชกับภาวะธำรงดุลของทองแดง

ฮอร์โมนพืชหลายชนิด เช่น กรดแอบไซสิก จิบเบอเรลลิน เอทิลีน ออกซิน และกรดจาสโมนิก มีบทบาทสำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืช ขณะเดียวกันก็ช่วยควบคุมให้เกิดภาวะธำรงดุลของทองแดงในพืชด้วย เช่น กระตุ้นการทำงานของโปรตีนขนส่งทองแดงที่เยื่อหุ้มเซลล์ การเคลื่อนย้ายระหว่างไซโทโซลกับออร์แกเนลล์ และการเคลื่อนย้ายธาตุนี้ทางระบบท่อลำเลียงไปส่งเสริมการพัฒนาของพืช ทั้งช่วงก่อนออกดอกและระยะการพัฒนาดอกผล (Penarrubia *et al.*, 2015)

17. สรุป

ภาวะธำรงดุลที่อธิบายในบทความนี้มี 2 ส่วน คือ ส่วนแรกเป็นภาวะธำรงดุลของสภาพแวดล้อมทางเคมีภายในเซลล์ ได้แก่ สภาพกรดด่างและศักย์รีดอกซ์ของแต่ละออร์แกเนลล์ในเซลล์ ซึ่งมีความสำคัญต่อกระบวนการชีวเคมีในบริเวณนั้นๆ ส่วนที่สองกล่าวถึงภาวะธำรงดุลของธาตุอาหาร อันประกอบด้วยธาตุอาหารหลัก (ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียม) ธาตุอาหารรอง (แคลเซียม แมกนีเซียม และกำมะถัน) และจุลธาตุซึ่งมี 8 ธาตุ แต่ในบทความนี้อธิบายภาวะธำรงดุลของเหล็ก สังกะสี และทองแดงเพียง 3 ธาตุ

การรักษาภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารจำเป็นต้องดำเนินการทั้งในสภาพที่ขาดแคลนและเมื่อได้รับธาตุอาหารมากเกินไป จนกระทบต่อดุลภาพหรืออาจรุนแรงจนเป็นพิษ กระบวนการที่ช่วยให้เกิดภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารเริ่มตั้งแต่การควบคุมการดูดที่ราก การเคลื่อนย้ายระหว่างเซลล์ในราก การเคลื่อนย้ายในไซเล็มและโฟลเอ็ม การใช้ประโยชน์และการหมุนเวียนเคลื่อนย้ายระหว่างออร์แกเนลล์ ระหว่างเซลล์และระหว่างอวัยวะ ทั้งนี้เพื่อลดความแปรปรวนภายในออร์แกเนลล์ จนกระทบต่อเมแทบอลิซึมในส่วนนั้น

ในปัจจุบันความรู้ทางชีววิทยาโมเลกุลอธิบายบางส่วนเกี่ยวกับการส่งสัญญาณจากสภาพแวดล้อมด้านการเปลี่ยนแปลงความอุดมสมบูรณ์ของดิน และกลไกการรับและส่งต่อสัญญาณภายในพืช เพื่อให้พืชตอบสนองต่อสภาพขาดแคลนหรือมากเกินไปของธาตุอาหารบางธาตุ ซึ่งพืชตอบสนองด้วยการควบคุมทุกขั้นตอนที่กล่าว

ข้างต้น เช่น ควบคุมการทำงานของโปรตีนขนส่งที่เยื่อหุ้มเซลล์ราก โปรตีนขนส่งของระบบท่อลำเลียง ตลอดจนโปรตีนขนส่งของเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ทุกชนิดในเซลล์ โดยมีเป้าหมายหลักด้านภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารในระดับเซลล์ คือ (1) มีบางส่วนสำรองไว้ในแวคิวโอล แล้วนำออกมาใช้เพื่อเสริมให้ส่วนอื่นที่ขาดแคลน (2) หากไซโทโซลหรือออร์แกเนลล์ใดขาดแคลนก็ส่งไปเพิ่มเติมให้เพียงพอ (3) ส่วนใดมีมากเกินไปก็ดึงออกแล้วเอาไปเก็บในแวคิวโอล และ (4) ระหว่างการเคลื่อนย้ายจุลธาตุ คือ เหล็ก ทองแดง และสังกะสี จะได้รับการปกป้องให้อยู่ในรูปคีเลต และนำส่งไปยังโมเลกุลเป้าหมายโดยตรง

ความรู้ที่ได้จากการวิจัยเรื่องภาวะธำรงดุลของธาตุอาหารในปัจจุบันยังไม่เพียงพอที่จะอธิบายในหลายประเด็นแต่มีความก้าวหน้ามากขึ้นตามลำดับ ทำให้เชื่อว่าในที่สุดนักวิจัยจะสามารถสร้างแบบจำลองที่แสดงเครือข่ายภาวะธำรงดุล (homeostasis network) ของธาตุอาหารแต่ละธาตุที่สมบูรณ์ ทั้งในระดับเซลล์และพืชทั้งต้น ซึ่งเป็นองค์ความรู้ที่จะนำไปสู่การเสริมธาตุอาหารเชิงชีวภาพให้เพียงพอ (bio-fortification) แก่ส่วนของพืชที่มนุษย์บริโภค เพื่อโภชนาการที่ดีของมวลมนุษย์ในอนาคต

บรรณานุกรม

ยงยุทธ โอสถสภา. 2558. ธาตุอาหารพืช. สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์. กรุงเทพมหานคร.

ราชบัณฑิตยสถาน. 2542. พจนานุกรมฉบับราชบัณฑิตยสถาน. บริษัทนานมีบุคพับลิเคชันส์. กรุงเทพมหานคร.

ราชบัณฑิตยสถาน. 2546. ศัพท์วิทยาศาสตร์ อังกฤษ-ไทย ไทย-อังกฤษ. ห้างหุ้นส่วนจำกัด อรุณการพิมพ์. กรุงเทพมหานคร.

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.

Bidlack, J.E. and S. H. Jansky. 2014. Introduction to Plant Biology. McGraw-Hill Co. New York.

Blouin, M, J. Mathieu and P. W. Leadley. 2012. Plant homeostasis, growth and development in natural and artificial soils. Ecological Complexity. 9: 10-15.

Brear, E.M., D. A. Day and P. M. C. Smith. 2013. Iron: an essential micronutrient for the legume-rhizobium symbiosis. Frontiers in Plant Science. 4: 157-171.

Broadley, M., P. Brown, I. Cakmak, Z. Regel and F. Zhao. 2012. Functions of micronutrients. In Marchner's Mineral Nutrition of Higher Plants (P. Marschner ed.) Academic Press. New York.

Burkhead, J.S., K.A.G. Reynolds, S. E. Abdel-Ghany, C. M. Cohu and M. Pilon. 2009. Copper homeostasis. New Phytologist. 182: 799-816.

Bucking, H. and W. Heyser, 2000. Subcellular compartmentation of elements in

non-mycorrhizal and mycorrhizal roots of *Pinus sylvestris* : an X-ray micro-analytical study. II. The distribution of calcium, potassium and sodium. New Phytologist. 145: 321-331.

Chiou, T.J., K. Aung, S. Lin, C.C. Wu, S.F. Chiang, and C.L. Su. 2006. Regulation of phosphate homeostasis by microRNA in plants. Plant Physiology. 141: 1000-1011.

Das, P., K. K. Nutan, S. L. Singla-Pareek and A. Pareek. 2015. Oxidative environment and redox homeostasis in plants: dissecting out significant contribution of major cellular organelles. Frontiers in Environmental Science. 2: 1-11.

Forde, B.G. 2002. The role of long-distance signaling in plant responses to nitrate and other nutrients. Journal of Experimental Botany. 53 (366): 39-43.

Foyer, C.H. and Graham Noctor. 2005. Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses. Plant Cell.17: 1866-1875.

Gierth, M. and P. Maser. 2007. Potassium transporters in plant: Involvement in K^+ acquisition, redistribution and homeostasis. FEBS Letters 581: 2348-2356.

Gilroy, S., P. C. Bethke and R. L. Jones. 1993. Calcium homeostasis in plants. Journal of Cell Science 106, 453-462.

Grotz, N. and M. L. Guerinot. 2006. Molecular aspects of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants. Biochimica et Biophysica Acta. 1763 (7): 595-608.

Grun, S., C. Lindermayr, S. Sell and J. Durner. 2006. Nitric oxide and gene regulation in plants. Journal of Experimental Botany. 57: 570-516.

Hawkesford, M., W. Horst, T. Kichey, H. Lambers, J. Schjoerring, I.S. Moller and P. White. 2012. Functions of micronutrients. In Marchner's Mineral Nutrition of Higher Plants (P. Marschner ed.) Academic Press. New York.

Held, H.W. 1997. Plant Biochemistry and Molecular Biology. Oxford University Press, New York.

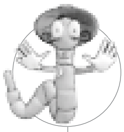
Hermans, C., S.J. Conn, J. Chen, Q. Xiao and N. Verbruggen. 2013. An update on magnesium homeostasis mechanisms in plants. Metallomics. 5: 1170-1180.

Husson, O. 2013. Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil / plant / microorganism systems: a transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy. Plant and Soil. 362: 389-417.

Jain, A. and E. L. Connolly. 2013. Mitochondrial iron transport and homeostasis in plants. Frontiers in Plant Science. 4: 107-112.

Krämer, U. and S. Clemens. 2005. Functions and homeostasis of zinc, copper, and nickel in plants. Chapter in Topics in current genetics · November 2005. https://www.researchgate.net/publication/225819501.

Krohling, C.A., F. J. Eutrópio, A. A. Bertolazi, L. B. Dobbss, E. Campostrini, T. Dias and A. C. Ramos. 2016. Ecophysiology



of iron homeostasis in plants. Soil Science and Plant Nutrition, 62 (1): 39-47.

Kuo, H.F. and T.J. Chiou. 2011. The Role of Micro RNAs in phosphorus deficiency signaling. Plant Physiology. 156: 1016-1024.

Kronzucker, H.J., M. W. Szczerba and D.T. Britto. 2003. Cytosolic potassium homeostasis revisited: ^{42}K-tracer analysis in *Hordeum vulgare* L. reveals set-point variations in $[K^+]$. Planta. 217: 540-546.

Lackies, J.M. and J.A.T. Dow. 1999. The Dictionary of Cell and Molecular Biology. Academic Press. New York.

Liu, T.Y., K. Aung, C.Y. Tseng, T.Y. Chang, Y.S. Chen, and T.J. Chiou. 2011. Vacuolar Ca^{2+}/H^+ transport activity is required for systemic phosphate homeostasis involving shoot-to-root signaling in *Arabid opsis*. Plant Physiology. 156: 1176-1189.

Liu, G., D. L. Greenshields, R. Sammynaiken, R. N. Hirji, G. Selvaraj and Y. Wei. 2007 Targeted alterations in iron homeostasis underlie plant defense responses. Journal of Cell Science. 120: 596-605.

Martiniere, A., G. Dosbrosses, H. Senterac and N. Paris. 2013. Development and properties of genetically encoded pH sensors in plants. Frontier of Plant Science., 18 December 2013. 18 December 2013. http:/dx.doiorg/10.3389/fpls.2013.00523.

Martins, T.V., M. J. Evans, H. C. Woolfenden and R. J. Morris. 2013. Towards the physics of calcium signalling in plants. Plants. 2(4): 541-588.

May, M.J., T. Vernoux, C. Leaver, M. V. Montagu and D. Inze. 1998. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development. Journal of Experimental Botany. 49 (321): 649-667.

Mengel, K. and E.A. Kirkby. 1987. Principle of Plant Nutrition. Potash Institute, Bern.

Merhaut, D.J. 2007. Magnesium. In Handbook of Plant Nutrition. (A.V. Barker and D.J. Pilbleam eds.), CRC Press, Tayor and Francis Group, New York.

Palmer, C. and M.L. Guerinot. 2009. A question of balance: facing the challenges of Cu, Fe and Zn homeostasis. Natural Chemical Biology. 5(5): 333-340.

Peñarrubia, L., P. Romero, A. Carrió-Segui, A. Andrés-Borderia, J. Moreno and A. Sanz. 2015. Temporal aspects of copper homeostasis and its crosstalk with hormones. Frontiers in Plant Science. 6: 1-18.

Pilbeam, D.J. and P.S. Morley. 2007. Calcium. In Handbook of Plant Nutrition. (A.V. Barker and D.J. Pilbleam eds.), CRC Press, Tayor and Francis Group, New York.

Pottosin, I., A. M. Velarde-Buendía, J. Bose, A. T. Fuglsang, and S. Shabala. 2014. Polyamines cause plasma membrane de-

polarization, activate Ca^{2+}-, and modulate H^+-ATPase pump activity in pea roots. Journal of Experimental Botany. 65 (9): 2463-2472.

Saito, K. 2004. Sulfur assimilatory metabolism. The long and smelling road. Plant Physiology. 136: 2443-2450.

Sinclair, S.A. and U. Krämer. 2012. The zinc homeostasis network of land plants. Biochimica et Biophysica Acta. 1823 (9): 1553-1567.

Taiz, L., E. Zeiger, I.M. Moller, and A. Murphy. 2015. Plant Physiology and Development. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Massachusetts.

Turowski, V.R., C. Aknin, M.V. Maliandi, C. Buchensky, L. Leaden, D.A. Peralta. 2015. Frataxin Is localized to both the chloroplast and mitochondrion and Is involved in chloroplast Fe-S protein function in Arabidopsis. PLOS One 10(10): 1-18.

Vigani, G., G. Zocchi, K. Bashir, P. Katrin and J.F. Briat. 2013. Cellular iron homeostasis and metabolism in plant. Frontiers in Plant Science. 4:6-8.

Walker, D.J., R. A. Leigh, and A. J. Miller. 1996. Potassium homeostasis in vacuolate plant cells. Proceeding of National Academic of Science (USA). 93: 10510-10514.

Wang, Y. and W.H. Wu. 2010. Plant sensing and signaling in response to K-deficiency. Molecular Plant. 3 (2): 280-287.

Watt, M., and J. R. Evans. 1999. Proteoid roots. physiology and development. Plant Physiology. 121: 317-323.

Yruela, I. 2005. Copper in plants. Brazilian Journal of Plant Physiology. 17(1): 145-156.