บทบาทของแคลเซียม ไนโตรเจน และฟอสฟอรัส ในการส่งสัญญาณในพืช

ยงยุทธ โอสถสภา [1*]
Yongyut Osotsapa [1*]

(Received 10 January 2022; Accepted 25 February 2022)

บทคัดย่อ

เมื่อพืชมีความเครียดที่เกิดจากอชีวนะปัจจัย (abiotic factor) หรือชีวนะปัจจัย (biotic factor) ไม่เหมาะสม พืชจะเริ่มกระบวนการส่งสัญญาณ ซึ่งประกอบด้วย 3 ขั้นตอน คือ การรับสัญญาณด้วยตัวรับ สร้างโมเลกุลสัญญาณเรียกว่าตัวนำรหัสที่ 1 เพื่อการส่งต่อสัญญาณและการตอบสนอง ตัวรับสัญญาณมี 2 ประเภท คือตัวรับสัญญาณที่อยู่กับเยื่อหุ้มเซลล์และตัวรับสัญญาณภายในเซลล์หรืออยู่ในไซโทพลาซึม ธาตุอาหาร 3 ธาตุ คือ แคลเซียม ไนโตรเจน และฟอสฟอรัส มีบทบาทสำคัญในระบบการส่งสัญญาณในเซลล์พืช ดังนี้

แคลเซียม ทำหน้าที่เป็นตัวนำรหัสที่สอง โดยมีกลไกควบคุมให้เกิดความแตกต่างหรือเกรเดียนต์ความเข้มข้นของแคลเซียมไอออน (Ca^{2+}) ระหว่างไซโทโซลกับภายในออร์แกเนลล์ของเซลล์ รูปแบบการเปลี่ยนแปลงความเข้มข้นของไอออนนี้ในไซโทโซลเป็นรหัสของสัญญาณ และมีโปรตีน เช่น แคลโมดูลิน คอยตรวจจับแคลเซียมไอออนที่ออกมา แคลโมดูลินจึงเป็นแกนของการแปรสัญญาณจากรูปแบบที่ได้รับเป็นรหัสและการถอดรหัสสัญญาณแคลเซียมไอออน เมื่อแคลโมดูลินที่จับแคลเซียมแล้วทำปฏิกิริยากับโปรตีนแบบต่าง ๆ ก็จะมีผลตอบสนองด้านการควบคุมกระบวนการภายในเซลล์ เช่น การทำงานของโปรตีนขนส่งไอออนที่เยื่อหุ้มเซลล์หรือเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ การทำงานของเอนไซม์ และการถอดรหัสของยีน อันนำไปสู่การสังเคราะห์โปรตีน

ไนโตรเจน มีบทบาทในการส่งสัญญาณของพืช 2 อย่าง คือ (1) เป็นองค์ประกอบของโปรตีนและเอนไซม์ซึ่งทำหน้าที่ในระบบนี้ และ (2) ไนทริกออกไซด์ ทำหน้าที่เป็นโมเลกุลสัญญาณ โดยไนทริกออกไซด์ทำหน้าที่ส่งสัญญาณที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการทางสรีระหลายด้าน เช่น การงอกของเมล็ด การเจริญเติบโตของราก การปิดปากใบ และการปรับตัวต่อความเครียดชีวนะและอชีวนะ (abiotic and biotic stresses) และการเพิ่มภูมิต้านทานโรค ไนทริกออกไซด์มีบทบาทในการส่งสัญญาณ โดยควบคุมกิจกรรมของโปรตีนเป้าหมาย ด้วยการทำปฏิกิริยาไนโตรซิเลชันกับกำมะถันในโปรตีนหรือกับโลหะในโปรตีน และเหนี่ยวนำให้ความเข้มข้นของ Ca^{2+} ในไซโทโซลสูงขึ้น จากนั้น Ca^{2+} อิสระในไซโทโซลจะทำปฏิกิริยากับโปรตีนเป้าหมาย เพื่อกระจาย

[1] ภาควิชาปฐพีวิทยา คณะเกษตร กำแพงแสน ม.เกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จ.นครปฐม 73140
[*] Corresponding author: o_yongyuth@yahoo.com

สัญญาณออกไปอีกทอดหนึ่ง สัญญาณของไนทริกออกไซด์ควบคุมการสังเคราะห์เซลลูโลส การปรับตัวต่อภาวะความเข้มของแสงต่ำ การสร้างสมดุลด้านการเจริญเติบโตของราก ความทนทานต่อความเย็นและความแห้งแล้งของพืช และความต้านทานต่อโรคพืช

ฟอสฟอรัส เป็นองค์ประกอบในสารอินทรีย์หลายชนิดที่เกี่ยวข้องกับการส่งสัญญาณของเซลล์ในช่วงรับสัญญาณและส่งสัญญาณ สารอินทรีย์ที่มีบทบาทสำคัญในช่วงการรับสัญญาณ คือ โปรตีน-จี และไซคลิก อะดีโนซีน โมโนฟอสเฟต ส่วนสารอินทรีย์ซึ่งมีหน้าที่ในช่วงส่งสัญญาณ คือ เอทีพีที่ใช้ในปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชัน เพิ่มหมู่ฟอสเฟตให้แก่โปรตีนอันเป็นปฏิกิริยาที่มีลักษณะต่อเนื่องลดหลั่นเป็นชั้น ๆ เพื่อถ่ายโอนสัญญาณจากต้นทางมาจนถึงปลายทาง และเอทีพียังเป็นแหล่งพลังงานในระบบด้วย

คำนำ

หน้าที่หลักของธาตุอาหารพืช 2 ด้าน คือ (1) เป็นองค์ประกอบในโครงสร้างของสารประกอบของเซลล์ และ (2) กระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ และหน้าที่อื่น ๆ ขึ้นอยู่กับชนิดของธาตุ (ยงยุทธ, 2558) ต่อมามีงานวิจัยที่แสดงว่าธาตุอาหาร 3 ธาตุ คือ ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และแคลเซียมมีบทบาทสำคัญในกระบวนการส่งสัญญาณ (signaling) ของพืช โดยทำหน้าที่หลักในการส่งต่อสัญญาณ ภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ของพืช โดยส่งสัญญาณถึงกันด้วย “รหัสอันเป็นภาษาเคมี” ให้ส่วนที่เกี่ยวข้องรับรู้เพื่อตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมด้านต่าง ๆ การส่งสัญญาณของเซลล์เป็นกระบวนการที่เซลล์รับสัญญาณจากภายนอก ซึ่งเกิดจากอชีวนะปัจจัย (abiotic factors) หรือปัจจัยที่ไม่มีชีวิต เช่น ความชื้นดิน และอุณหภูมิไม่เหมาะสมกับการเจริญเติบโตของพืช หรือจากชีวนะปัจจัย (biotic factors) หรือปัจจัยที่มีชีวิต เช่น โรคและแมลงศัตรูพืชรบกวน แล้วส่งสัญญาณที่ได้รับต่อภายในเซลล์และระหว่างเซลล์ จนถึงเซลล์เป้าหมาย เพื่อให้พืชมีการตอบสนองต่อสัญญาณนั้น โดยปรับตัวให้เหมาะกับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง (Baluska and Stetano, 2009)

บทความนี้แบ่งเป็น 3 ตอน คือ ตอนที่ 1 สัญญาณแคลเซียมในพืช ตอนที่ 2 บทบาทของไนโตรเจนในการส่งสัญญาณของพืช และตอนที่ 3 บทบาทของฟอสฟอรัสในการสนับสนุนการส่งสัญญาณ

คำสำคัญ: การส่งสัญญาณ โมเลกุลสัญญาณ แคลเซียม ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส แคลโมดูลิน

ตอนที่ 1 สัญญาณแคลเซียมในพืช

สัญญาณแคลเซียมประกอบด้วย 4 ส่วน คือ (1) ธรรมชาติของสัญญาณแคลเซียม (2) เกรเดียนต์ (gradient) ความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนคือหัวใจของระบบ (3) แคลโมดูลินและโปรตีนอื่น ๆ ทำหน้าที่ตรวจจับแคลเซียม และ (4) การทำงานของระบบส่งสัญญาณ

1. ธรรมชาติของสัญญาณแคลเซียม

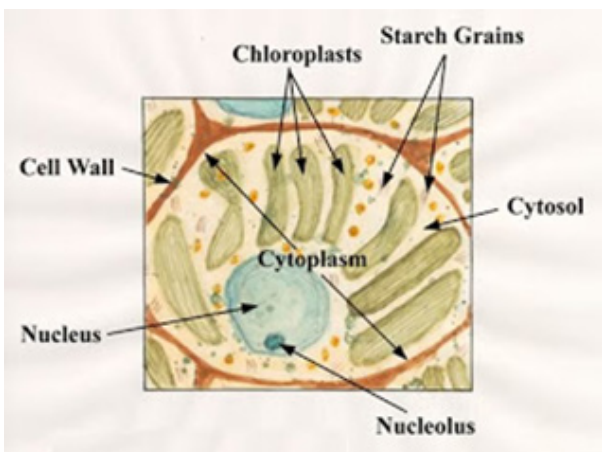
บทบาทของแคลเซียมในพืชที่ทราบกันโดยทั่วไป คือ ทำให้ผนังเซลล์แข็งแรง เนื่องจากเป็นองค์ประกอบของแคลเซียมเพ็กเทตในผนังเซลล์ เป็นโคแฟกเตอร์ของเอนไซม์หลายชนิด และมีส่วนในการควบคุมการเปิดและปิดปากใบ แต่บทบาทของธาตุนี้ ด้านการส่งสัญญาณในพืช

เพื่อตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง มีการกล่าวถึงกันน้อย สัญญาณแคลเซียมในพืชเกี่ยวข้องกับโปรตีน สารประกอบอินทรีย์ฟอสเฟตบางชนิด และอาศัยพลังงานจากเอทีพี (adenosine triphosphate, ATP) ดังนั้นไนโตรเจนและฟอสฟอรัสจึงมีบทบาทสำคัญร่วมกับแคลเซียมด้วย (ยงยุทธ, 2558)

1.1 แคลเซียมกับการส่งสัญญาณ

เมื่อเซลล์พืชรับรู้การเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม จะกระตุ้นให้ตัวนำรหัสที่สอง (second messenger) ภายในเซลล์เริ่มทำงาน เพื่อส่งสารสนเทศที่เซลล์ได้รับ แคลเซียมคือตัวนำรหัสที่สองชนิดหนึ่งของระบบนี้ที่มีความสำคัญมาก จึงขออธิบายบทบาทของแคลเซียมในการส่งสัญญาณของเซลล์

แคลเซียมทำหน้าที่ในฐานะตัวนำรหัสที่สอง โดยมีกลไกควบคุมให้เกิดความแตกต่างหรือเกรเดียนต์ ด้านความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนระหว่างไซโทโซล (cytosol - ของเหลวในไซโทพลาซึม) กับภายในออร์แกเนลล์ของเซลล์ (ภาพที่ 1) ให้กลายเป็นสัญญาณ จึงเรียกว่า “ระบบสัญญาณแคลเซียม” ดังนี้



ภาพที่ 1 เซลล์พืชล้อมรอบด้วยผนังเซลล์ (cell wall) และเยื่อหุ้มเซลล์ ภายในมีไซโทพลาซึม (cytoplasm) และนิวเคลียส (nucleus) ในไซโทพลาซึมมีไซโทโซล (cytosol) ซึ่งเป็นของเหลว และมีออแกเนลล์ต่างๆ เช่น คลอโรพลาสต์ (chloroplast)
ที่มา: https://th.wikipedia.org/wiki/:Plant_cell_structure.png

1) ระบบสัญญาณแคลเซียม คือ ระบบสัญญาณที่มีขึ้น จากการควบคุมให้เกิดความแตกต่างกันด้านความเข้มข้น หรือเกรเดียนต์ความเข้มข้นของแคลเซียมระหว่างสองบริเวณ คือ ที่ไซโทโซลต่ำมาก กับภายในออร์แกเนลล์ของเซลล์ (เช่น ร่างแหเอ็นโดพลาสต์ แวคิวโอล ฯลฯ) สูงมากอย่างเข้มงวด จากการทำงานอย่างประสานกันของโปรตีนช่องผ่านและโปรตีนพาหะสำหรับแคลเซียม ทำให้การปล่อยแคลเซียมออกมาสู่ไซโทโซลเป็นสัญญาณในรูปรหัส (DeFalco *et al*., 2010)

2) เครือข่ายสัญญาณเป็นเครือข่ายที่ซับซ้อนและมีความสัมพันธ์เชิงระบบที่ดีของโปรตีนจับแคลเซียมซึ่งทำหน้าที่ตรวจจับและถ่ายทอดสัญญาณแคลเซียมไปจนเกิดการตอบสนองต่อสัญญาณนั้น

ระบบสัญญาณแคลเซียมประกอบด้วย 3 ส่วน คือ (1) การรักษาเกรเดียนต์ของแคลเซียมในเซลล์ (2) มีการแกว่งหรือสั่นไหวของแคลเซียมไอออน (Ca^{2+} oscillations) เป็นการเข้ารหัส (encoding) แคลเซียม (3) มีโปรตีนที่มีสัมพรรคภาพ (affinity) สูงต่อแคลเซียมในไซโทโซล เพื่อคอยตรวจจับ ถ่ายทอดรหัส และถอดรหัส (decoding) ออกมาเป็นสารสนเทศที่เซลล์จะตอบสนองให้ตรงกับสารสนเทศนั้น (Benerjee *et al*., 2013)

1.2 ประโยชน์ของระบบส่งสัญญาณแคลเซียมไอออน

ระบบนี้ควบคุมด้านสรีระและกระบวนการในเซลล์พวกยูคาริโอตทั้งหมด สำหรับในพืชนั้นเมื่อพืชได้รับผลกระทบจากปัจจัยทางด้านสภาพแวดล้อมทั้งปัจจัยอชีวนะ เช่น ความเย็น ความร้อน การกระทบจากแรง การเกิดบาดแผล ความแห้งแล้ง และแบบชีวนะ เช่น เชื้อโรค และการเข้ามาของผู้ร่วมอาศัยซึ่งเป็นสิ่งมีชีวิตอื่น (เช่น ไรโซเบียมกับรากถั่ว) ปัจจัยเหล่านี้ได้จุดชนวนให้กระบวนการต่าง ๆ มากมายภายในเซลล์เริ่มทำงาน เพื่อให้พืชปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง (Friml *et al*., 2015)

2. เกรเดียนต์ความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนคือหัวใจของระบบ

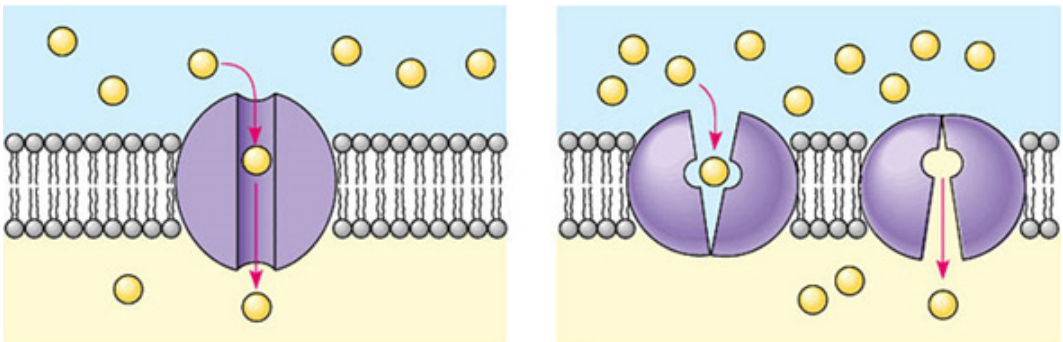
แม้ว่าแคลเซียมจะเป็นธาตุรอง (ในกลุ่มมหธาตุ) ซึ่งพืชต้องการปริมาณมาก และมีในเนื้อเยื่อพืชประมาณ 0.5% แต่ภาวะธำรงดุล (homeostasis) ของแคลเซียมในเซลล์พืช คือต้องรักษาความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนในไซโทโซลให้ต่ำประมาณ 10^{-7} โมลาร์เท่านั้น ที่เหลือเก็บไว้ในผนังเซลล์ แวคิวโอล ร่างแห เอ็นโดพลาสต์และออร์แกเนลล์อื่น ๆ ทำให้มีความแตกต่างหรือเกรเดียนต์ของความเข้มข้นระหว่างสองบริเวณ คือไซโทโซลกับในออร์แกเนลล์เกิดขึ้นอย่างชัดเจน การรักษาเกรเดียนต์ความเข้มข้นไว้เช่นนี้ มีความสำคัญมากในระบบส่งสัญญาณของเซลล์พืช เนื่องจากการเพิ่มขึ้นของแคลเซียมไอออนในไซโทโซลหมายถึงรหัสที่สำคัญอย่างหนึ่ง ในการควบคุมเมแทบอลิซึมของเซลล์ ดังนั้นโปรตีนพาหะและโปรตีนช่องผ่านซึ่งจำเพาะเจาะจงต่อแคลเซียมจึงต้องควบคุมการเข้าสู่ไซโทโซลของแคลเซียมไอออนอย่างเข้มงวด (Hakeem *et al*., 2014) ดังภาพที่ 2

3. แคลโมดูลินและโปรตีนอื่น ๆ ทำหน้าที่ตรวจจับแคลเซียม

ชนิดของตัวตรวจจับแคลเซียมไอออนในเซลล์และรายละเอียดของแคลโมดูลิน

3.1 ตัวตรวจจับแคลเซียมไอออนในเซลล์

เซลล์พืชมีโปรตีนหลายชนิดที่จับแคลเซียมไอออนได้ (C^{a2+} binding proteins) ในระบบการส่งสัญญาณของเซลล์พืชที่เกี่ยวข้องกับแคลเซียม มีตัวตรวจจับแคลเซียมไอออนซึ่งมีโครงสร้างพิเศษ 3 กลุ่ม คือ (1) แคลโมดูลิน (calmodulin, CaMs) และโปรตีนคล้ายแคลโมดูลิน (CaM-like protein, CMLs) (2) เอนไซม์คิเนสที่ต้องการแคลเซียม (calcium-dependent protein kinase, CDPKs) และ (3) โปรตีนคล้ายแคลซินูรินบี (calcineurin B-like protein, CBLs) (DeFalco *et al*., 2010) ในหัวข้อนี้จะอธิบายเฉพาะบทบาทของแคลโมดูลิน



ภาพที่ 2 โปรตีนช่องผ่าน (ซ้าย) และโปรตีนพาหะ (ขวา) สำหรับแคลเซียม ทำหน้าที่ควบคุมการเข้าสู่ไซโทโซลของแคลเซียมอย่างเข้มงวด

ที่มา : https://o.quizlet.com/i/stsAPGvg98sn2imD9-fjgw.jpg

3.2 แคลโมดูลิน

ในบรรดาโปรตีนที่คอยตรวจจับแคลเซียมไอออน ซึ่งมีอยู่ 3 กลุ่มนั้น แคลโมดูลินมีความสำคัญที่สุด แคลโมดูลินเป็นโปรตีนโมเลกุลเล็ก มีกรดอะมิโนเป็นองค์ประกอบเพียง 148 ตัว น้ำหนักโมเลกุล 16.7 กิโลดาลตัน ทำหน้าที่ตรวจจับแคลเซียมไอออนในสิ่งมีชีวิตพวกยูคาริโอต และเป็นแกนของการแปรสัญญาณจากรูปที่ได้รับเป็นสัญญาณแคลเซียมไอออน และการถอดรหัสสัญญาณแคลเซียมไอออน กล่าวคือเมื่อแคลโมดูลินที่จับแคลเซียมแล้วทำปฏิกิริยากับโปรตีนแบบต่างๆ ก็จะมีผลตอบสนองให้ประจักษ์ ด้านการควบคุมกระบวนการภายในเซลล์ เช่น (1) การทำงานของโปรตีนขนส่งไอออนที่เยื่อหุ้มเซลล์หรือเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ (2) การทำงานของเอนไซม์ และ (3) การถอดรหัสของยีน หรือการสร้างอาร์เอ็นเอ อันนำไปสู่การสังเคราะห์โปรตีน (Gifford *et al*., 2013)

แคลโมดูลินมีรูปทรงคล้ายดัมเบล คือ ด้านหัวทั้งสองข้างเป็นทรงกลม เชื่อมด้วยโพลิเพ็บไทด์ที่มีกรดอะมิโนประมาณ 12 ตัว มีความยืดหยุ่น แคลโมดูลินหนึ่งโมเลกุลจับกับแคลเซียม ได้ 4 ไอออน (ภาพที่ 3)

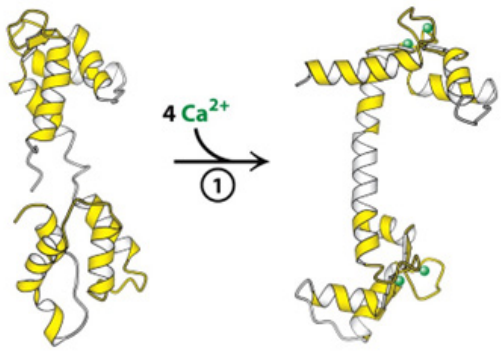
ส่วนของโมเลกุลแคลโมดูลินที่ปลายทั้งสองข้างซึ่งจับกับแคลเซียมนั้น เรียกว่า EF-hand motif มีโครงสร้างแบบ helix-loop-helix ลักษณะเหมือนกำปั้นของมือขวาที่เหยียดนิ้วชี้และนิ้วหัวแม่มือออก จึงมี 3 ส่วนคือ นิ้วชี้เปรียบเหมือน helix-E นิ้วหัวแม่มือ คือ helix-F บริเวณอุ้งมือที่เปิดออก คือ วงหรือห่วง (loop) ที่มีลิแกนด์จับแคลเซียมไอออนไว้ (Miller *et al*., 2013) ดังภาพที่ 4

4. การทำงานของระบบส่งสัญญาณ

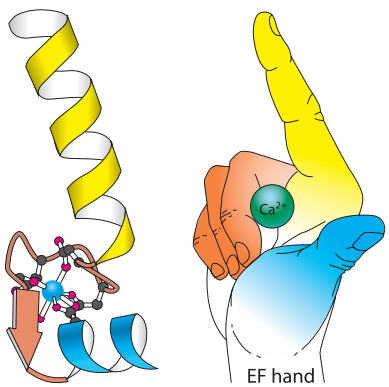
การทำงานของระบบมี 3 ขั้นตอน คือ (1) การเข้ารหัส (2) การส่งสัญญาณในรูปรหัส และ (3) การถอดรหัสแคลเซียมไอออน การเข้ารหัส คือ การเปลี่ยนข้อมูลเป็นรหัสในภาษาหนึ่งส่วนการถอดรหัส คือการเปลี่ยนจากรหัสเป็นข้อมูลในภาษาเดิม

4.1 การเข้ารหัสแคลเซียมไอออน

หลักการเข้ารหัสแคลเซียมไอออนคือการ



ภาพที่ 3 แคลโมดูลิน 1 โมเลกุล สามารถจับแคลเซียมไอออนได้ 4 ไอออน (วงกลมสีเขียวในภาพ) โดยอยู่ด้านละ 2 ไอออน
ที่มา: https://proteopedia.org/wiki/index.php/Calmodulin_JMU



ภาพที่ 4 การเปรียบเทียบโครงสร้าง helix-loop-helix กับกำปั้นมือขวาที่กางนิ้วชี้กับนิ้วหัวแม่มือออก (EF hand) คือ (1) เฮลิกซ์ (helix) 2 ชุด เป็นโปรตีนซึ่งมีโครงสร้างทุติยภูมิแบบขดหรือวนเป็นเกลียว (ชุดแรกอยู่ในแนวของนิ้วชี้ ส่วนชุดที่สองอยู่ในแนวของหัวแม่มือ) และ (2) วงกลม คือ แคลเซียมไอออน ซึ่งถูกจับไว้ในโครงสร้างของลิแกนด์ (ligand) สำหรับลิแกนด์ หมายถึงอะตอมหรือกลุ่มของอะตอมที่จับกับไอออนของโลหะ ในที่นี้จับกับแคลเซียมไอออน
ที่มา: https://proteopedia.org/wiki/images/0/08/Calmodulin_fig_3.png

แกว่งของแคลเซียมไอออน คล้ายกับปรับเปลี่ยนคลื่นในการสื่อสารทางอิเล็กทรอนิคส์ ในการส่งสัญญาณแคลเซียมไอออนนั้นจำเป็นต้องเพิ่มความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนในไซโทโซล แต่การเพิ่มความเข้มข้นของไอออนนี้ไว้นาน ๆ จะเป็นอันตรายต่อเซลล์ ดังนั้นเพื่อหลีกเลี่ยงไม่ให้เกิดผลเสียดังกล่าว จึงต้องใช้วิธีเพิ่มความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนไว้เพียงชั่วขณะแล้วให้ลดลงทันที หรือเรียกว่าการแกว่งของแคลเซียมไอออนมีลักษณะเป็นคลื่นที่มีความกว้างของคลื่นหรือความถี่ของคลื่นที่แตกต่างกัน หรือทั้งความกว้างของคลื่นและความถี่ของคลื่นของแคลเซียมไอออนที่แตกต่างกัน จึงเกิดรหัสได้หลายแบบ (Hashimoto and Kudla, 2011)

4.2 การถอดรหัสแคลเซียมไอออน

เมื่อมีการเข้ารหัสแคลเซียมไอออนตามสารสนเทศจากสิ่งเร้า ด้วยการแกว่งของแคลเซียมไอออน ณ เวลาหนึ่งและบริเวณหนึ่งในไซโทโซลของเซลล์แล้ว สัญญาณแคลเซียมไอออนตามรหัสดังกล่าว จะมีการตรวจจับและรับรู้ได้ ต่อจากนั้นก็ส่งรหัสต่อเป็นทอด ๆ เมื่อถึงปลายทางก็ถอดรหัสแล้วกระตุ้นให้เกิดการตอบสนองที่ระดับปลายน้ำของกระบวนการส่งสัญญาณ (Hofmann, 2013)

ตัวตรวจจับสัญญาณแคลเซียมไอออนที่มาในรูปรหัสและทำหน้าที่ถอดรหัสนั้น เป็นโปรตีนหลายชนิด เช่น แคลโมดูลิน (CaMs ซึ่งได้อธิบายแล้ว) โปรตีนคล้ายแคลโมดูลิน (Calmodulin-like proteins. CMLs) และเอนไซม์โปรตีนคิเนสที่ต้องการแคลเซียม (calcium dependent protein) โปรตีนเหล่านี้ทำงานเป็นเครือข่ายการส่งสัญญาณและถอดรหัส เพื่อนำไปสู่กระบวนการที่ทำให้พืชตอบสนองต่อความเครียดจากสิ่งแวดล้อมอย่างเหมาะสม (Seybold *et al*., 2014)

พืชที่ขาดแคลเซียม ไนโตรเจน และฟอสฟอรัสจึงได้รับผลกระทบจากสภาพแวดล้อมรุนแรงกว่าพืชที่มีธาตุเหล่านี้เพียงพอ เพราะการขาดธาตุใดธาตุหนึ่งในสามธาตุนี้ ทำให้ระบบส่งสัญญาณไม่สมบูรณ์ จึงไม่สามารถปรับตัวเพื่อตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมได้อย่างเหมาะสมและทันท่วงที (Thor and Peiter, 2014)

ตอนที่ 2 บทบาทของไนโตรเจนในการส่งสัญญาณของพืช

ตอนที่ 2 อธิบาย 4 เรื่อง คือ (1) ภาพรวมบทบาทของไนโตรเจนในการส่งสัญญาณ (2) บทบาทของไนทริกออกไซด์ (NO) ในการส่งสัญญาณ (3) การส่งสัญญาณของไนทริกออกไซด์ (NO signaling) ในพืช และ (4) บทบาทของไนทริกออกไซด์ทางสรีระของพืช

1. ภาพรวมบทบาทของไนโตรเจนในการส่งสัญญาณ

ไนโตรเจนมีบทบาทในการส่งสัญญาณของพืช 3 อย่าง คือ (1) เป็นองค์ประกอบของโปรตีนและโปรตีนหลายชนิดทำหน้าที่ในการส่งสัญญาณของพืช เช่น โปรตีนรับสัญญาณที่เยื่อหุ้มเซลล์และภายในเซลล์ (2) เป็นองค์ประกอบของเอนไซม์ และเอนไซม์หลายชนิดทำหน้าที่ในการสื่อสารของพืช เช่น เอนไซม์โปรตีนคิเนส ซึ่งทำหน้าที่เคลื่อนย้ายหมู่ฟอสเฟตมาให้โปรตีน และ (3) ไนทริกออกไซด์ ทำหน้าที่เป็นโมเลกุลสัญญาณ (ยงยุทธ, 2558) บทบาทของไนโตรเจนในการส่งสัญญาณของพืชจะเน้นเฉพาะบทบาทของไนทริกออกไซด์ในการส่งสัญญาณ

2. บทบาทของไนทริกออกไซด์ในการส่งสัญญาณ

ธาตุไนโตรเจนในรูปของไนทริกออกไซด์ (NO) มีบทบาทสำคัญในด้านสรีรวิทยาและการสื่อสารของเซลล์พืช ดังนี้ (Courtois *et al*., 2008; Tsay *et al*., 2011)

2.1 ไนทริกออกไซด์กับสรีรวิทยาของพืช

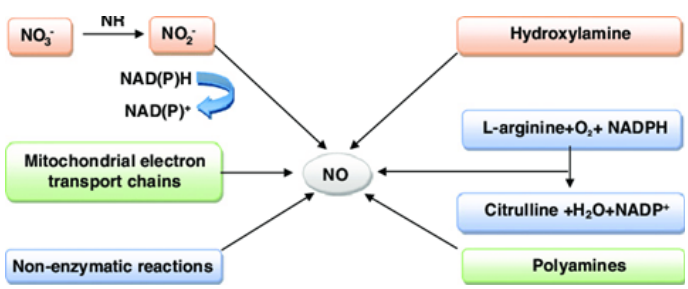
ไนทริกออกไซด์ซึ่งเป็นอนุมูลอิสระในรูปแก๊ส ที่มีบทบาทสำคัญในกระบวนการทางสรีระของเซลล์พืช จากสมบัติของแก๊สและบทบาทในการกระตุ้นกระบวนการทางสรีระของพืช จึงเรียกไนทริกออกไซด์ว่าเป็นตัวส่งสัญญาณรูปแก๊ส เนื่องจากเป็นแก๊สละลายน้ำได้ สามารถผ่านเยื่อบริเวณที่เป็นลิปิด หรือใช้ช่องผ่านของน้ำ

(aquaporin) เข้าไปถึงโมเลกุลเป้าหมายภายในเซลล์ได้อย่างรวดเร็ว และมีผลต่อกระบวนการที่สำคัญเช่น การสูบโปรตอน (proton pump) การทำงานของโปรตีนช่องผ่านโพแทสเซียมไอออน (potassium channel) ตลอดจนมีผลต่อบทบาทด้านการส่งสัญญาณภายในเซลล์ของแคลเซียมไอออน (Shabala and Pottosin, 2014)

พืชสังเคราะห์ไนทริกออกไซด์จากหลายกระบวนการ (ภาพที่ 5) แก๊สนี้เมื่อเกิดขึ้นแล้วสามารถแพร่ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์และเยื่อหุ้มคลอโรพลาสต์ เข้าไปในสโทรมาของคลอโรพลาสต์ได้ในเวลาอันรวดเร็ว ไนทริกออกไซด์ทำหน้าที่เป็นสัญญาณที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการทางสรีระหลายด้าน เช่น การงอกของเมล็ด การเจริญเติบโตของราก การปิดปากใบ และการปรับตัวต่อความเครียดชีวนะและอชีวนะ และการเพิ่มภูมิต้านทานต่อโรคพืช ไนทริกออกไซด์มีกิจกรรมเชิงชีวภาพ คือ การเกิดปฏิกิริยาไนโตรซิเลชันกับกำมะถัน (S) ในโปรตีน (S-nitrosylation) โดยไนทริกออกไซด์เข้าทำปฏิกิริยากับโปรตีนและมีพันธะโคเวเลนซ์กับหมู่ไทโอล (thiol, -SH) ของซีสเทอีนได้สารประกอบ S-nitrosothiol (SNO) โดยสาร S-nitrosothiol มีบทบาทในการกระตุ้นการทำงานของช่องผ่านแคลเซียมและช่องผ่านโพแทสเซียม แต่ยับยั้งการทำงานของช่องผ่านโซเดียม นอกจากนี้ยังมีผลต่อกระบวนการต่าง ๆ ในพืชอีกหลายด้าน (Yu *et al*., 2014)

2.2 บทบาทของแคลเซียมกับไนทริกออกไซด์

แคลเซียมกับไนทริกออกไซด์มีบทบาทร่วมกัน ในการควบคุมกระบวนการทางสรีระของพืช 2 ด้าน คือ (1) Ca^{2+} ส่งเสริมการสังเคราะห์ไนทริกออกไซด์ โดยกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ไนทริกออกไซด์ซินเทส และ (2) ไนทริกออกไซด์เป็นตัวปลดปล่อย Ca^{2+} (Ca^{2+}- mobilizing agent) โดยมีบทบาทในการควบคุมการเปิดช่องผ่านของ Ca^{2+} ในเยื่อของออร์แกเนลล์ เพื่อปรับความเข้มข้นของ Ca^{2+} ในไซโทโซล เนื่องจากการเปลี่ยนแปลงความเข้มข้นของ Ca^{2+} ในไซโทโซลเป็นรหัสอย่างหนึ่งที่ควบคุมกระบวนการทางชีวเคมีของเซลล์ จึงเป็นการประสานกันในการส่งรหัสเพื่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในเซลล์ (Courtois *et al*., 2008)



ภาพที่ 5 กระบวนการสังเคราะห์ไนทริกออกไซด์ในเซลล์พืชมีหลายกระบวนการ เช่น การรีดิวซ์ไนไทรต์โดยใช้อิเล็กตรอนจากไมโทคอนเดรีย การเปลี่ยนแปลงของกรดอะมิโน สารประกอบอะมีนและพอลิอะมีน ที่มา: https://www.researchgate.net/profile/Nafees-Khan-2/publication/291974013/figure/fig4/AS:669590145232904@1536654139470/Sources-of-nitric-oxide-NO-synthesis-in-plants_W640.jpg

3. การส่งสัญญาณของไนทริกออกไซด์ในพืช

การส่งสัญญาณของไนทริกออกไซด์ในพืชมีหลายกระบวนการ ในที่นี้จะอธิบายเพียง 2 กระบวนการ ดังนี้ (Romeo-Puertas and Dellodonne, 2008)

1) ไนทริกออกไซด์ควบคุมกิจกรรมของโปรตีนเป้าหมายโดยทำปฏิกิริยาไนโตรซิเลชัน (nitrosylation) กับ S ในโปรตีน (S-nitrosylation) หรือกับโลหะในโปรตีน (metal-nitrosylation)

2) ไนทริกออกไซด์เหนี่ยวนำให้ความเข้มข้นของ Ca^{2+} ในไซโทโซลสูงขึ้น โดยกระตุ้นการเปิดช่องผ่านของแคลเซียม (Ca^{2+} channels) ที่เยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ต่าง ๆ ซึ่งเก็บแคลเซียม ต่อจากนั้น Ca^{2+} อิสระในไซโทโซลจะทำปฏิกิริยากับโปรตีนเป้าหมาย เพื่อกระจายสัญญาณออกไปอีกทอดหนึ่ง

4. บทบาทของไนทริกออกไซด์ทางสรีระของพืช

ไนทริกออกไซด์เป็นโมเลกุลสัญญาณในพืช ซึ่งเกี่ยวข้องกับกระบวนการต่าง ๆ ซึ่งสรุปได้ 7 ประการดังนี้ (Romero-Puertas and Dellodonne. 2003; Courtois *et al*., 2008)

1) การสังเคราะห์เซลลูโลส: ไนทริกออกไซด์ความเข้มข้นต่ำ ช่วยเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์เซลลูโลสซินเทส ช่วยให้กลูโคสเข้ารวมในโมเลกุลของเซลลูโลสมากขึ้น จึงเพิ่มปริมาณเซลลูโลสในราก

2) การปรับตัวต่อภาวะความเข้มของแสงต่ำ: ช่วยเพิ่มขนาดใบ ปริมาณคลอโรฟิลล์ กิจกรรมของเอนไซม์หลายชนิดที่ช่วยสลายอนุมูลอิสระ และเพิ่มการสะสมกรดอะมิโนโพรลีนด้วย

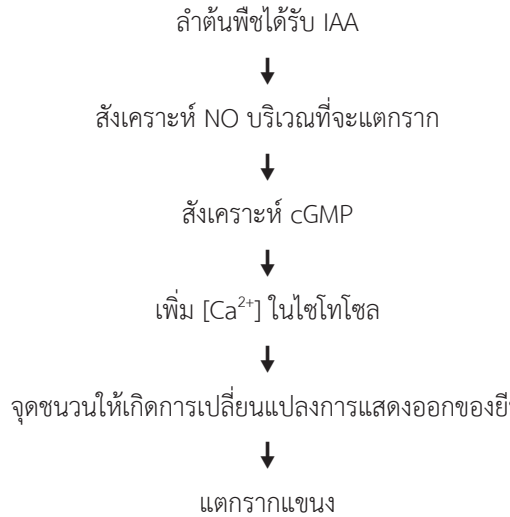
3) การสร้างสมดุลด้านการเจริญเติบโตของราก: โดยไนทริกออกไซด์มีบทบาทเกี่ยวข้องกับการแตกรากแขนงของพืช กล่าวคือ เมื่อพืชได้รับกรดอินโดลแอซิติก (IAA) แล้วสังเคราะห์ไนทริกออกไซด์บริเวณที่จะแตกราก ซึ่งไนทริกออกไซด์จะช่วยกระตุ้นให้ความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนเพิ่มในไซโทโซล และการเพิ่มขึ้นของแคลเซียมในโซโทโซลนี้เองที่เกี่ยวโยงกับการส่งสัญญาณอันมาจากกรดอินโดลแอซิติก จนกระทั่งกระตุ้นการแบ่งเซลล์แบบมิโตซิส และพัฒนาเนื้อเยื่อจนกลายเป็นรากแขนง (ภาพที่ 6)

4) ความทนทานต่อความเย็นและความแห้งแล้งของพืช: เมื่อพืชกระทบกับความเย็นและความแห้งแล้ง ยีนจะควบคุมการสร้างโปรตีนชื่อ Hybrid proline-rich proteins (HYPRPs) และจะมีการสังเคราะห์โปรตีนนี้ได้มากในพืชที่ทนต่อสภาพดังกล่าว ไนทริกออกไซด์มีบทบาทสำคัญในการกระตุ้นให้ยีน MfHYPRP แสดงออกในการสร้างโปรตีน HYPRPs เมื่อพืชกระทบกับความเย็นและความแห้งแล้ง

5) ความต้านทานโรคพืช: การเหนี่ยวนำให้มีการแสดงออกของยีนซึ่งมีหน้าที่การป้องกันตัวของพืชซึ่งติดเชื้อ ให้ควบคุมการสร้างโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับความต้านทานโรค

6) การควบคุมภาวะธำรงดุลของเหล็กในราก: ไนทริกออกไซด์มีบทบาทในการควบคุมการดูด การใช้ และภาวะธำรงดุลของเหล็กในรากพืช ช่วยปรับสภาพให้พืชพออยู่ได้ในสภาพที่มีเหล็กน้อย

7) การสร้างภาวะสมดุลของฮอร์โมนพืช: เกี่ยวข้องกับบทบาทของออกซิน (auxin) ในการควบคุมการแตกราก เกี่ยวข้องกับสมดุลของกรดแอบส์ซิสิก (abscisic acid) ในภาวะที่พืชขาดน้ำ



ภาพที่ 6 ขั้นตอนการตอบสนองของต้นแตงกวาในการแตกรากหลังจากที่ได้รับ IAA (IAA คือ indole acetic acid, cGMP คือ cyclic guanosine monophosphate)
ที่มา: ยงยุทธ (2558)

ตอนที่ 3 บทบาทของฟอสฟอรัสในการสนับสนุนการส่งสัญญาณ

ฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบในสารอินทรีย์หลายชนิดที่เกี่ยวข้องกับการส่งสัญญาณของเซลล์ สารประกอบดังกล่าวมีบทบาทในการส่งสัญญาณ 2 ช่วง คือ ช่วงรับสัญญาณและช่วงส่งสัญญาณไปยังเป้าหมาย ดังนี้

1. บทบาทในช่วงรับสัญญาณ

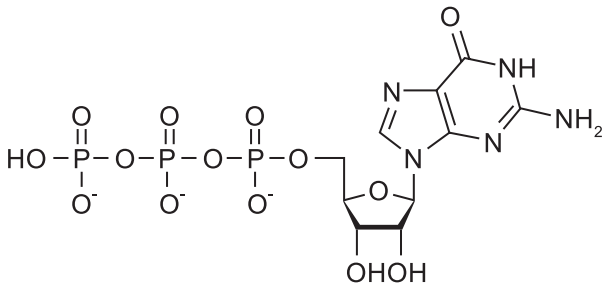
ฟอสฟอรัสมีบทบาทสำคัญในช่วงการรับสัญญาณของตัวรับสัญญาณทั้ง 3 แบบ ดังนี้ (Baluska and Stefano, 2009)

แบบที่ 1 ตัวรับสัญญาณที่เชื่อมกับโปรตีน-จี เกิดขึ้นและเปลี่ยนแปลงดังนี้

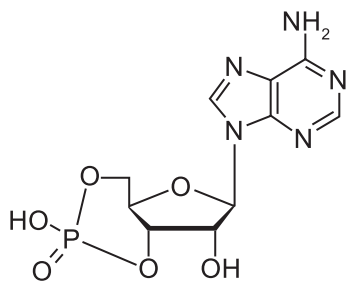
1) โปรตีน-จี คือ โปรตีนที่มีสภาพพร้อมทำงาน (active state) เมื่อมี GTP (guanosine triphosphate) เป็นองค์ประกอบ (ภาพที่ 7) และมีสภาพไม่พร้อมทำงาน (inactive state) เมื่อมี GDP (guanosine diphosphate) เป็นองค์ประกอบ สารสองชนิดนี้มีหมู่ฟอสเฟตอยู่ในโครงสร้าง

2) โปรตีน-จี เป็นโปรตีนตัวกลางระหว่างตัวรับสัญญาณกับเอนไซม์ที่จะถูกกระตุ้น เมื่อยังไม่มีโมเลกุลสัญญาณมาจับกับตัวรับสัญญาณ โปรตีน-จีมีสภาพไม่พร้อมทำงาน เพราะมี GDP เป็นองค์ประกอบ แต่เมื่อมีโมเลกุลสัญญาณเข้าจับกับตัวรับ โปรตีน-จีนี้จะเข้าเชื่อมกับโปรตีนตัวรับสัญญาณ

3) จากนั้น GTP จะเข้าแทนที่ GDP ในโปรตีน-จี ทำให้โปรตีน-จี มีสภาพพร้อมทำงานและออกไปกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ได้ เอนไซม์ที่ถูกกระตุ้น ได้แก่ อะดีนิลไซเคลส (adenyl cyclase) ซึ่งทำหน้าที่สร้างไซคลิกอะดีโนซีน โมโนฟอสเฟต (cyclic adenosine monophosphate, cAMP) (ภาพที่ 8) ให้ออกไปทำหน้าที่เป็นตัวนำรหัสที่สอง



ภาพที่ 7 โครงสร้างของ GTP (guanosine triphosphate) มีหมู่ฟอสเฟตเป็นองค์ประกอบ 3 หมู่
ที่มา: https://www.worldofmolecules.com/life/gtp-molecular-struture.jpg



ภาพที่ 8 ไซคลิก อะดีโนซีน โมโนฟอสเฟต (cyclic adenosine monophosphate, cAMP)
ที่มา: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/eb/Cyclic-adenosine-monophosphate-2D-skeletal.png

กระบวนการที่ต่อเนื่องจากการรับสัญญาณเป็นการขยายสัญญาณ กล่าวคือตัวรับสัญญาณตัวหนึ่งสามารถกระตุ้นโปรตีน-จีได้หลาย ๆ ตัว แล้วโปรตีน-จีเหล่านั้นจะไปสร้าง cAMP ได้หลายตัวด้วย cAMP แต่ละตัวก็กระตุ้นเอนไซม์โปรตีนคิเนส (protein kinase) อีกต่อหนึ่ง ซึ่งสามารถเพิ่มหมู่ฟอสเฟต (phosphorylation) ให้โปรตีนและเอนไซม์อื่น ๆ ได้มากมายเช่นกัน

แบบที่ 2 ตัวรับสัญญาณเชื่อมกับเอนไซม์ เมื่อตัวรับสัญญาณได้รับโมเลกุลสัญญาณแล้วจะกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ที่เชื่อมอยู่ เช่น เอนไซม์ไทโรซีนคิเนส (tyrosine kinase) ทำหน้าที่เพิ่มหมู่ฟอสเฟตให้กับกรดอะมิโนไทโรซีนที่เป็นองค์ประกอบของโปรตีนที่รับโมเลกุลสัญญาณ ในกรณีนี้ต้องใช้เอทีพี (adenosine triphosphate, ATP) ในปฏิกิริยาเพิ่มหมู่ฟอสเฟตให้โปรตีน

แบบที่ 3 ตัวรับสัญญาณเชื่อมกับช่องผ่านของไอออน ตัวรับสัญญาณแบบนี้ทำหน้าที่ควบคุมให้ช่องผ่านไอออนเปิด เพื่อให้ไอออนชนิดนั้น ๆ (เช่น ไฮโดรเจนไอออน โซเดียม แคลเซียม หรือแมกนีเซียมไอออน) ผ่านช่องเข้าไปในเซลล์ ขั้นตอนนี้ต้องใช้กระบวนการสูบโปรตอน (proton pump) เพื่อปรับศักย์เยื่อให้เหมาะสม ตัวสูบโปรตอนทำงานเมื่อได้รับพลังงานจากเอทีพี ซึ่งมีหมู่ฟอสเฟตเป็นองค์ประกอบ (Schachtman and Shin, 2007)

2. บทบาทในช่วงการส่งสัญญาณ

ในเรื่องนี้จะอธิบาย 2 เรื่อง คือ (1) สารประกอบของฟอสฟอรัสในการส่งสัญญาณ และ (2) การส่งสัญญาณด้วยวิถี MAPKs ดังนี้

2.1 สารประกอบของฟอสฟอรัสในการส่งสัญญาณ

ธาตุฟอสฟอรัสในรูปของเอทีพีมีบทบาทสำคัญในระบบการสื่อสารของเซลล์พืชที่เรียกว่า MAP kinase cascade ระบบ MAP kinase มีชื่อเต็มว่า Mitogen-activated protein kinases (MAPKs) เดิมเรียกว่า extracellular signal-regulated kinases (ERK) เป็นเอนไซม์โปรตีนคิเนสที่มีบทบาทในกระบวนการที่ตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อม สำหรับ MAP kinase cascade เป็นรูปแบบของการส่งสัญญาณที่ส่งต่อกันทอด ๆ (cascade) โดยเอนไซม์โปรตีนคิเนสสามารถเติมหมู่ฟอสเฟต (phosphorylation) ให้ตนเองและโปรตีนโมเลกุลอื่นได้ จนนำไปสู่การตอบสนองของเซลล์ เป็นลักษณะการกระตุ้นการทำงานของโปรตีนโดยการเติมหมู่ฟอสเฟตเป็นทอด ๆ (Hakeem *et al*., 2014)

2.2 การถ่ายโอนสัญญาณด้วยวิถี MAPKs

การสื่อสารของเซลล์ด้วยวิถี MAPKs เป็นวิถีที่โปรตีนชนิดต่าง ๆ รวมทั้ง MAPKs ร่วมกันทำหน้าที่ส่งสัญญาณจากตัวรับ (receptor) ที่เยื่อหุ้มเซลล์ไปในแต่ละขั้นตอนของระบบตามลำดับ แล้วส่งถึง DNA ในนิวเคลียส การส่งสัญญาณเริ่มเมื่อโมเลกุลสัญญาณนอกเซลล์จับกับตัวรับจะส่งผลเป็นลำดับ ดังตัวอย่างกรณีมี 4 ทอด คือ (Frilm *et al*., 2015)

1) มีโมเลกุลซึ่งทำหน้าที่กระตุ้นการถ่ายทอดสัญญาณ (activated relay molecule) ซึ่งโมเลกุลนี้มากระตุ้นเอนไซม์โปรตีนคิเนสตัวที่หนึ่ง

2) เอนไซม์โปรตีนคิเนสตัวที่หนึ่งซึ่งได้รับการกระตุ้นแล้ว จะเร่งปฏิกิริยาการย้ายหมู่ฟอสเฟตหมู่ที่สามจาก ATP ไปให้เอนไซม์โปรตีนคิเนสตัวที่สอง ทำให้โปรตีนคิเนสตัวที่สองได้รับการกระตุ้น

3) เอนไซม์โปรตีนคิเนสตัวที่สองซึ่งได้รับการกระตุ้นแล้ว จะเร่งปฏิกิริยาการย้ายหมู่ฟอสเฟตหมู่ที่สามจาก ATP ไปให้โปรตีนคิเนสตัวที่สามได้รับการกระตุ้น

4) เอนไซม์โปรตีนคิเนสตัวที่สามซึ่งได้รับการกระตุ้นแล้ว จะเร่งปฏิกิริยาการย้ายหมู่ฟอสเฟตหมู่ที่สามจาก ATP ไปให้โปรตีนเป้าหมาย และโปรตีนเป้าหมายนี้เองที่กระตุ้นการทำงานของ DNA ในนิวเคลียส แล้วมีการแสดงออกของยีนโดยการสร้างโปรตีน เกิดการเปลี่ยนแปลงภายในเซลล์หรือมีการแบ่งเซลล์เพื่อตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อม

สำหรับเอนไซม์โปรตีนคิเนสตัวที่หนึ่ง สอง สาม และโปรตีนเป้าหมาย หลังจากได้ทำหน้าที่กระตุ้นโมเลกุลถัดไปแล้ว จะกลับมีสภาพไม่พร้อมทำงาน (inactive state) เหมือนเดิม และจะรับการกระตุ้นในกระบวนการส่งสัญญาณในระบบฟอสฟอรีเลชัน ที่ส่งต่อกันเป็นทอด ๆ (phosphorylation cascade) รอบใหม่ ธาตุอาหารสองธาตุที่มีบทบาทสำคัญในกระบวนการส่งสัญญาณแบบนี้ คือ (1) ไนโตรเจนซึ่งอยู่ในโครงสร้างของโปรตีน เอนไซม์ และ ATP กับ (2) ฟอสฟอรัสซึ่งเป็นองค์ประกอบใน ATP และฟอสเฟตหมู่ที่สามของ ATP จะถูกย้ายไปเพิ่มให้โปรตีนคิเนสแต่ละตัว และท้ายที่สุดไปยังโปรตีนเป้าหมาย (Hakeem *et al*., 2014)

สรุป

แคลเซียม ไนโตรเจน และฟอสฟอรัส มีบทบาทสำคัญในระบบการส่งสัญญาณในเซลล์พืช ดังนี้

1) แคลเซียม เป็นตัวนำรหัสที่สอง โดยมีกลไกควบคุมให้เกิดความแตกต่างหรือเกรเดียนต์ความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนระหว่างไซโทโซลกับภายในออร์แกเนลล์ของเซลล์ และมีโปรตีน เช่น แคลโมดูลินคอยตรวจจับแคลเซียมไอออนในไซโทโซล แคลเซียม-แคลโมดูลินจึงเป็นแกนของการถ่ายทอดสัญญาณและการถอดรหัสสัญญาณแคลเซียมไอออน ซึ่งมีผลต่อการควบคุมกระบวนการภายในเซลล์ เช่น การทำงานของโปรตีนขนส่งไอออนที่เยื่อหุ้มเซลล์หรือเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ การทำงานของเอนไซม์ และการสร้างอาร์เอ็นเอ อันนำไปสู่การสังเคราะห์โปรตีน

2) ไนโตรเจน มีบทบาทในการส่งสัญญาณของพืช 3 อย่าง คือ เป็นองค์ประกอบของโปรตีนและเอนไซม์ซึ่งทำหน้าที่ในระบบส่งสัญญาณของพืช ส่วนไนทริกออกไซด์ ทำหน้าที่เป็นโมเลกุลสัญญาณที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการทางสรีระหลายด้าน เช่น การงอกของเมล็ด การเจริญเติบโตของราก การปิดและการเปิดปากใบ และการปรับตัวต่อความเครียดชีวนะและอชีวนะ และการเพิ่มภูมิต้านทานโรค ไนทริกออกไซด์ควบคุมการสังเคราะห์เซลลูโลส การปรับตัวต่อภาวะความเข้มของแสงต่ำ การสร้างสมดุลด้านการเจริญเติบโตของราก ความทนทานต่อความเย็นและความแห้งแล้งของพืช

3) ฟอสฟอรัส เป็นองค์ประกอบในสารอินทรีย์หลายชนิดที่เกี่ยวข้องกับการส่งสัญญาณของเซลล์ ทั้งในช่วงรับสัญญาณและส่งสัญญาณ สารอินทรีย์ที่มีบทบาทสำคัญในช่วงการรับสัญญาณ คือ โปรตีน-จี ส่วนสารอินทรีย์ซึ่งมีหน้าที่ในช่วงส่งสัญญาณ เช่น ไซคลิก อะดีโนซีน โมโนฟอสเฟต ทำหน้าที่เป็นตัวนำรหัสที่สอง และเอทีพี ซึ่งใช้ในปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชันและเป็นแหล่งพลังงานในระบบ

เอกสารอ้างอิง

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

ราชบัณฑิตยสถาน, 2542. พจนานุกรมฉบับราชบัณฑิตยสถาน. บริษัทนานมีบุ๊คพับลิเคชั่นส์ จำกัด กรุงเทพฯ.

Baluška, 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.

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.

DeFalco, T.A., K.W. Bender and W.A. Snedden. 2010. Breaking the code: Ca^{2+} sensors in plant signaling. Biochemistry Journal. 425: 27-40.

Friml, J., J. Hejatko and F. Berger. 2015. Signaling in Plant Development. Abstracts Book, EMBO conference, Brno, Czect Republic. 20-24 September, 2015.

Gifford,J.L. ,M. Jamshidiha, J. Mo, H. Ishida and H. Vogel. 2013. Comparing the calcium binding abilities of two soybean calmodulins: Towards understanding the divergent nature of plant calmodulins. The Plant Cell. 25: 4512-4524.

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.

Hofmann, N.R. 2013. Calmodulin methylation: another layer of regulation in calcium signaling. The Plant Cell. 25: 4284.

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

Miller, J.B., A. Pratap, A. Miyahara, L. Zhou, S. Bormemann, R.J. Morris and G.E.D. Oldroyd. 2013. Calcium/calmodulin-dependent protein kinase is negatively and positively regulated by calcium, providing a mechanism for decoding calcium responses during symbiosis signaling. The Plant Cell. 25: 5053-5066.

Romero-Puertas, M.C. and M. Dellodonne. 2003. Nitric oxide signaling in plant-pathogen interaction. IUBMB Life 55: 579-583.

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

Seybold, H.. F. Trempel, S. Rant, D. Scheel, T. Romeis and J. Lee. 2014. Ca^{2+} signaling in plant immune response: from pattern recognition receptors to Ca^{2+} decoding mechanisms. New Phytologist. 204: 782-790.

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.

Thor, K. and E. Peiter. 2014. Cyclic calcium signals elicited by pathogen-associated molecular pattern of stomatal guard cells are the oscillatory nature. New Phytologist. 204: 873-881.

Tsay, Yi-Fang, Cheng-Hsun Ho, Hui-Yu Chen and Shan-Hua Lin. 2011. Integration of nitrogen and potassium signaling. Annual Review of Plant Biology. 62:207-226.

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