

سازوکارهای سلولی و مولکولی گیاهان در برابر تنش های غیرزیستی

تالیف:

دکتر رشید جامعی دانشیار فیزیولوژی گیاهی دانشگاه ارومیه

و

سروش کارگر خرمی و رویا زنگنه

جامعی، رشید.

ساز و کارهای سلولی و مولکولی گیاهان در برابر تنش های زیستی/ تالیف رشید جامعی و سروش کارگر خرمی و رویا زنگنه.- ارومیه: دانشگاه ارومیه، ۱۳۹۷.

۲۹۰ص.: مصور، جدول، نمودار.- انتشارات دانشگاه ارومیه، ۲۴۵).

شابک: ۳-۳۷-۸۶۸۱-۶۰۰-۹۷۸

۱- گیاهان—اثر تنش فیزیکی—جنبه های مولکولی. ۲- گیاهان- اثر تنش فیزیولوژیکی. الف. کارگر خرمی، سروش، نویسنده همکار. ب. زنگنه، رویا، نویسنده همکار. ج. عنوان. د. فروست.
شماره ملی: ۵۲۴۰۹۷۳—رده کنگره: QK، ۷۵۴، ۲س۲ج/، ۱۳۹۷.

عنوان: سازوکارهای سلولی و مولکولی گیاهان در برابر تنش های غیرزیستی

مؤلفین: رشید جامعی و سروش کارگر خرمی و رویا زنگنه

ناشر: دانشگاه ارومیه

سال نشر: ۱۳۹۷

سری انتشارات: ۲۴۵

شابک: ۳-۳۷-۸۶۸۱-۶۰۰-۹۷۸

فهرست مطالب

۷	<u>فصل اول: کلیاتی در مورد تنش ها</u>
۸	<u>تعریف تنش</u>
۹	<u>گیاهان و تنش های محیطی</u>
۱۱	<u>بررسی اجمالی روی ترانسانی علامت تنش</u>
۱۲	<u>اجزای ترانسانی علامت</u>
۱۲	<u>گیرنده</u>
۱۳	<u>مولکول های علامتی (Signaling) درون سلولی ثانویه</u>
۱۳	<u>مولکول های علامتی ثانویه</u>
۱۴	<u>پیامبرهای مشتق شده از لیپید</u>
۱۵	<u>کلسیم به عنوان یک مولکول علامتی حدواسط</u>
۱۶	<u>پروتئین باند شونده به کلسیم</u>
۱۷	<u>فسفوپروتئین ها در مرکز ترانسانی علامت تنش</u>

۱۷.....	پروتئین کیناز فعال شونده توسط میتوزن (MAPK)
۱۷.....	سایر پروتئین کینازها
۱۸.....	پروتئین فسفاتازها
۱۸.....	عوامل رونویسی در علامت دهی تنش
۱۹.....	عوامل تغییر دادن کروماتین
۱۹.....	تنظیم فرانسخه برداری در علامت دهی تنش
۱۹.....	تنظیم اجزای علامت دهنده تنش توسط تنظیم کننده های پروتئین
۲۱.....	فصل دوم: تنش اکسیداتیو
۲۲.....	مقدمه
۲۳.....	خصوصیات بیوشیمیایی گونه های واکنشگر اکسیژن (ROS)
۲۵.....	منابع ROS ها در سلول های گیاهی و واکنش آنها در اجزای سلولی مختلف
۲۵.....	کلروپلاست
۲۷.....	میتوکندری
۲۸.....	پراکسیزوم
۳۰.....	آپوپلاست
۳۱.....	شکله آندوپلاسمی
۳۲.....	غشای پلاسمایی
۳۳.....	دیواره سلولی
۳۶.....	عوامل دخیل در تولید ROS در سلول های گیاهی
۳۷.....	تنش فلزات سنگین
۳۸.....	علف کش ها
۳۹.....	آلاینده های هوا
۳۹.....	تنش خشکی
۴۰.....	تنش شوری
۴۰.....	تنش سرما
۴۱.....	اشعه UV-B
۴۱.....	نقش ROS ها در مرگ سلول گیاهی
۴۲.....	نقش ROS ها در ترارسانی علامت
۴۵.....	خسارات ناشی از تنش اکسیداتیو
۴۵.....	تنش اکسیداتیو و تاثیر آن بر غشای پلاسمایی
۴۶.....	اکسیداسیون پروتئین و اسیدهای نوکلئیک
۴۹.....	سازوکار های دفاعی گیاه در برابر تنش های اکسیداتیو
۴۹.....	سازوکار های دفاعی آنزیمی
۵۵.....	سازوکار های دفاعی غیر آنزیمی
۶۰.....	خلاصه
۶۲.....	فصل سوم: تنش شوری در گیاهان
۶۳.....	مقدمه
۶۴.....	سازوکار های جذب سدیم در گیاهان
۶۵.....	انتقال دهنده های دخیل در جذب سدیم

۶۸ خسارات تنش شوری بر گیاهان
۷۰ تنش شوری و اثرات اکسیداتیو
۷۱ شوری و جوانه زنی
۷۱ شوری و رشد گیاه
۷۲ تنش شوری و پروتئین
۷۴ تنش شوری و فتوسنتز
۷۵ تنش شوری و غشای پلاسمایی
۷۶ سازش گیاهان به تنش شوری (اجتناب و تحمل):
۷۷ هموستازی یون
۸۰ نقش HKT در تحمل شوری
۸۲ تنظیم اسمزی و بیوسنتز اسمولیت ها
۸۵ سیستم دفاع یاداکسایشی
۸۵ تنظیم هورمونی
۹۳ القای پروتئین های تنش
۹۴ علامت دهی تنش شوری
۹۴ علامت دهی مربوط به تنش اسمزی
۹۷ علامت دهی مربوط به تنش سمیت یونی
۹۸ خلاصه
۹۹ فصل چهارم: تنش کم آبی در گیاهان
۱۰۰ مقدمه
۱۰۴ اثرات تنش خشکی
۱۰۴ تنش خشکی و جوانه زنی
۱۰۴ تنش خشکی و رشد گیاه
۱۰۷ تنش خشکی و فتوسنتز
۱۰۸ تنش خشکی و تنفس
۱۰۹ تنش خشکی و دیواره سلولی
۱۱۲ تنش خشکی و تغذیه معدنی
۱۱۳ تنش خشکی و تولید ROS ها
۱۱۴ تنش خشکی و غشای پلاسمایی
۱۱۴ تنش خشکی و پروتئین
۱۱۵ سازوکار های تحمل تنش خشکی
۱۱۵ سازوکار های مورفولوژیکی
۱۱۸ سازوکار های فیزیولوژیکی
۱۱۸ سازوکار های دفاع یاداکسایشی
۱۱۸ تنظیم اسمزی
۱۱۹ کربوهیدرات ها
۱۲۲ آمین ها
۱۲۴ آمینواسیدها
۱۲۶ تنش خشکی و فیتو هورمون ها

۱۳۰	سنتز پروتئین های تنش
۱۳۴	تنظیم روزه ای
۱۳۸	تنش خشکی و تغییرات مولکولی
۱۴۱	خلاصه
۱۴۳	فصل پنجم: تنش فلزات سنگین
۱۴۴	مقدمه
۱۴۵	گیاهان بیش تجمع دهنده
۱۴۶	علل سمیت فلزات سنگین
۱۴۶	خسارات تنش فلزات سنگین بر گیاه
۱۴۹	طریقه جذب و حرکت فلزات سنگین در گیاه
۱۵۳	سازوکار های تحمل تنش فلز سنگین
۱۵۳	باند شدن فلزسنگین به دیواره سلولی
۱۵۳	پمپ های برون شارش در غشای پلاسمایی
۱۵۴	اسیدهای آلی
۱۵۴	غیرفعال سازی فلزات سمی
۱۵۴	پروتئین های مربوط به تنش
۱۵۴	دفاع پاداکسایشی
۱۵۵	هورمون ها
۱۵۶	تنش فلزات سنگین و دیواره سلولی
۱۵۸	گیاه بالایی
۱۶۰	علامت دهی تنش فلزات سنگین
۱۶۳	خلاصه
۱۶۵	فصل ششم: پرتوهای فرابنفش
۱۶۶	مقدمه
۱۶۷	عوامل موثر در میزان اشعه فرابنفش رسیده به سطح زمین
۱۶۸	آسیب های ناشی از پرتوهای فرابنفش
۱۶۸	اثرات اشعه فرابنفش بر گیاهان
۱۶۹	اثرات مخرب پرتوهای فرابنفش بر اسیدهای آمینه و پروتئین ها
۱۷۰	اثرات مخرب پرتوهای فرابنفش بر اسیدهای نوکلئیک
۱۷۰	اثرات مخرب پرتوهای فرابنفش بر لیپیدها و غشا
۱۷۱	اثرات اشعه فرابنفش بر زیست توده
۱۷۲	اثرات مخرب پرتوهای فرابنفش بر رنگیزه های فتوسنتزی و آنزیم رویسکو
۱۷۴	اثرات پرتو فرابنفش بر ساختارها
۱۷۷	اثرات مخرب پرتوهای فرابنفش بر ساختار گیاهان و اندامک های سلولی
۱۷۸	حفاظت در برابر اشعه فرابنفش
۱۷۹	فرایندهای غیر آنزیمی در حفاظت گیاهان در مقابل پرتوهای فرابنفش
۱۸۱	ترکیبات جاذب اشعه فرابنفش
۱۸۴	سیستم حفاظت آنزیمی

۱۸۶	انتقال پیام اشعه فرابنفش.....
۱۸۷	گیرنده نوری UV-B واسطه پیام رسانی در گیاهان.....
۱۸۹	تنظیم منفی UVR ^۸ در مسیر پیام دهی.....
۱۹۰	اثرات توأم اشعه فرابنفش و سایر تنش ها.....
۱۹۲	کاربرد اشعه UV برای نگهداری محصولات پس از برداشت.....
۱۹۳	خلاصه.....
۱۹۵	فصل هفتم: تنش دمایی.....
۱۹۶	تنش گرما: مقدمه.....
۱۹۷	آستانه تنش گرما.....
۱۹۷	درجه حرارت در محیط گیاه.....
۱۹۹	تنش گرما و رشد گیاه.....
۲۰۲	تنش گرما و کمبود آب.....
۲۰۴	تنش گرما و اثرات آن بر گیاهان.....
۲۰۵	سازوکار های کلیدی سازگاری به گرما.....
۲۱۱	تنش گرما و آسیمیلاسیون.....
۲۱۲	تنش گرما و تغییرات مولکولی.....
۲۱۳	فعالیت سیستم های دفاع آنزیمی.....
۲۱۴	فعالیت سیستم های دفاع غیر آنزیمی.....
۲۱۵	پروتئین های تنش.....
۲۱۶	پروتئین های شوک حرارتی.....
۲۱۹	تنش گرما و پیام رسانی.....
۲۲۱	عملکرد مولکولی.....
۲۲۲	القا تحمل به تنش گرما.....
۲۲۳	خلاصه.....
۲۲۵	تنش سرما: مقدمه.....
۲۲۷	بررسی ترکیبات محافظت کننده گیاه در مقابل تنش سرما و یخزدگی.....
۲۲۷	بررسی تغییرات غشای پلاسمایی.....
۲۲۷	تنش سرما و تغییرات وضعیت آب در گیاه.....
۲۲۸	تنش سرما و تغییرات غشا.....
۲۳۱	تنش سرما و اثرات آن بر دستگاه فتوسنتزی.....
۲۳۳	تنش سرما و تولید ROS ها.....
۲۳۵	تنش سرما و اثرات آن بر هورمون های گیاهی.....
۲۳۶	تنش سرما و سازوکار پیام رسانی.....
۲۳۹	تنش سرما و سازگاری گیاهان.....
۲۴۲	تاثیر میکروارگانیزم ها بر تحمل سرما.....
۲۴۳	یخزدگی و انجماد.....
۲۴۳	خسارت های ناشی از تنش یخبندان.....
۲۴۴	پیام رسانی و چندین سازوکار تحمل به انجماد.....
۲۴۷	خلاصه.....

۲۴۹	فصل هشتم: تنش کمبود اکسیژن (غرقابی)
۲۵۰	مقدمه
۲۵۱	تولید ROS در شرایط غرقابی
۲۵۳	القا کم اکسیژنی، اسیدوز سلولی و کاهش میزان آب در گیاهان غرقاب
۲۵۷	برخی تنظیمات فیزیولوژیکی در گیاه
۲۶۱	شبکه پیام‌رسانی اتیلن
۲۶۳	تغییرات آناتومیکی ریشه
۲۷۰	هوابر یا پنوماتوفور
۲۷۱	تولید اکسید در ریزوسفر گیاهان تالابی
۲۷۳	سازگاری اندام هوایی برخی گونه‌ها با شرایط غرقابی
۲۷۵	اهمیت ماکروفیت‌ها
۲۷۷	سازگاری برخی ماکروفیت‌ها با شرایط کاملاً غرقابی
۲۷۸	خلاصه
۲۸۰	منابع

فصل اول:

کلیاتی در مورد تنش ها

تعریف تنش:

به هر عامل محیطی که باعث کاهش پتانسیل رشد گیاه شود، تنش محیطی می گویند. گیاهان در دوره حیات شان با انواع تنش های محیطی مواجه می شوند، این تنش ها شانس نمو و بقای گیاهان را محدود می کنند. در بسیاری از نقاط کره خاکی شرایط مناسب رشد فقط برای مدت کوتاهی دوام دارد و گیاهان مجبورند که در همین زمان کم، مراحل اساسی رشد خود را انجام دهند. در برخی نقاط هم که شرایط برای رشد مناسب است، افزایش تراکم و تعداد گیاهان عامل ایجاد رقابت برای گیاهان در به دست آوردن مواد غذایی، آب و نور است. گونه های گیاهی بر حسب محیط های مطلوبشان و حساسیت به تنش های خاص تفاوت دارند.

در مجموع تنش یعنی شرایط نامناسبی که حتماً مرگ آنی در پی نداشته و به طور دائم یا موقت در یک محل اتفاق می افتد و بر عملکردهای حیاتی موجودات تاثیر می گذارد. از قوانین حرکت نیوتن چنین استنباط شده است که اگر هر موجودی تحت تاثیر عملی (تنش)^۱ قرار گیرد عکس العملی (پاسخ) از خود نشان می دهد. پاسخ می تواند برگشت پذیر یا برگشت ناپذیر باشد. اگر پاسخ از شدت کافی برخوردار نباشد موجود زنده دچار یک تغییر پایدار یعنی صدمه یا مرگ می شود.

به هر حال دانشمندان علوم گیاهی تنش را با دو تعریف بوم شناختی و بیوشیمیایی مورد توجه قرار می دهند. تنش در مفهوم بوم شناختی: فشارهای زیست محیطی است که نسبت تولید ماده خشک را در قسمتی از گیاه یا تمامی آن محدود می کند. اما تنش از نظر بیوشیمیایی به معنی اختلال در تولید طبیعی ترکیبات مختلف گیاهی است.

امروزه تنش را به دو گروه طبقه بندی می کنند. الف) تنش های زیستی^۲: تنش هایی که حاصل حمله یک موجود زنده به موجود زنده دیگر است مانند آفت ها، پاتوژن ها و آلودگی ها؛ ب) تنش های غیر زیستی^۳ شامل:

۱- باد، فشار، صدا، نیروهای مغناطیسی و الکتریکی

۲- شیمیایی مثل شوری، یونی، علف کش ها و...

۳- تشعشع مثل پرتوهای UV

۴- آب مثل غرقابی^۴ و خشکی^۵

^۱. Stress

^۲. Biotic stress

^۳. Abiotic stress

^۴. Flooding

^۵. Drought

۵- دما شامل دمای بالا^۶ و دمای پایین^۷، که دمای پایین خود دو دسته است: سرمازدگی^۸ و یخ زدگی^۹ هر نوع از تنش ها در وهله اول تنش اولیه^{۱۰} محسوب شده و منجر به تغییراتی در سیستم زیستی می شوند. اگر مدت زمان تنش اولیه کوتاه باشد اثرات آن در حد چند ثانیه یا دقیقه مشاهده می شود، اما اگر مدت زمان بروز تنش طولانی باشد تنش ثانویه^{۱۱} پدید آمده و آسیب حاصل از آن غیر مستقیم خواهد بود. گیاهان نیز مانند جانوران برای مقابله با این شرایط ناسازگار و سخت با استفاده از مکانیسم های متفاوت با تنش مقابله می نمایند که این مکانیسم ها شامل سازش^{۱۲} و مقاومت^{۱۳} بوده که مقاومت خود شامل تحمل کردن^{۱۴}، اجتناب^{۱۵} و فرار^{۱۶} می باشد. همه این تنش ها، پاسخ های مشترکی را در گیاهان القا می کنند، ولی در شروع علامت با هم تفاوت داشته و همچنین گیرنده های آنها متفاوت می باشند.

گیاهان و تنش های محیطی:

گیاهان در چرخه زندگی خود با دامنه ای از تنش های محیطی نظیر گرما، سرما، خشکی، شوری و غیره مواجه هستند که به شدت بر عملکرد گیاه تاثیر گذاشته و یکی از عوامل کلیدی در پراکندگی گونه های گیاهی محسوب می شود. گیاهان سازوکار های خاصی برای تحمل در برابر این تنش ها بکار می گیرند. وقتی گیاهان در معرض تنش قرار می گیرند، اطلاعات توسط مسیر انتقال پیام منتقل شده و نهایتا پاسخ به این پیام ها منجر به تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاهان می شود. معمولا یک نوع تنش با تنش های دیگر همراهی یا دنبال می شود. مثلا تنش گرما با تنش خشکی ناشی از دست دادن فیزیکی آب و تنش سرما با تنش خشکی ناشی از در دسترس نبودن فیزیولوژیک آب دنبال می شود. به دلیل تعداد زیاد خطرات محیطی که گیاه در یک زمان خاص با آن روبروست، علامت دهی^{۱۷} تنش غیر زنده پدیده بسیار پیچیده ای است. گیاهان ابزارهایی برای احتراز و مقابله با این تنش ها دارند. از یک سو قادر به تولید پاسخ های قابل القا و مناسبی هستند که منجر به یک تغییر خاص مطلوب شده که برای آن شرایط تنش ویژه تخصص می یابد. از سوی دیگر، همپوشانی قابل ملاحظه ای بین اجزای علامت دهی غیر زنده با نقاط آغازی که مسیرهای علامت دهی تنش در آنها هماهنگ می شوند، وجود دارد.

تنش ها با بیان یک سری از ژن ها گیاه را قادر به ترمیم آسیب ناشی از تنش کرده یا گیاه را در برابر تنش های محیطی که در آینده پیش خواهد آمد، حمایت می کنند (شکل ۱)، یعنی در واقع گیاه را با محیط سازگار کرده و بقای آن را بیشتر تأمین و تضمین می کنند و از این طریق به نوعی با محیط خود سازش^{۱۸} می یابند. سازش ها اعم از مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به نحوی انجام می گیرد که گیاه بتواند بهتر با محیط تطابق پیدا کرده و از امکانات مادی محیط خود به گونه شایسته ای استفاده کند. بطور مثال سازش بیوشیمیایی در گیاهان شامل انواع تغییرات بیوشیمیایی در سلول است. این تغییرات شامل تکامل راه های متابولیکی جدید، تجمع متابولیت های با وزن مولکولی کم، سنتز پروتئین های خاص، سازوکار های سم زدایی و

^۶. High Temperature

^۷. Low Temperature

^۸. Chilling

^۹. Freezing

^{۱۰}. Primary stress

^{۱۱}. Secondary stress

^{۱۲}. Adaptation

^{۱۳}. Resistance

^{۱۴}. Tolerance

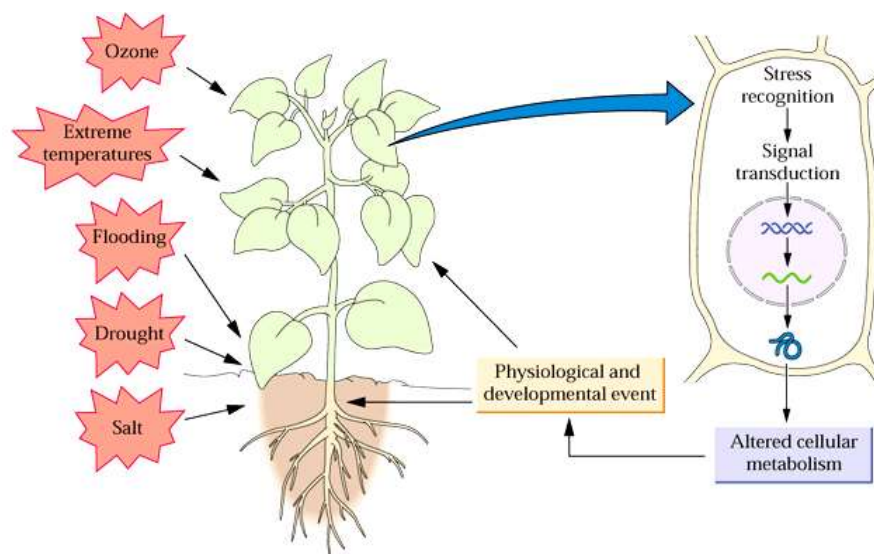
^{۱۵}. Avoidance

^{۱۶}. Escape

^{۱۷}. Signaling

^{۱۸}. Adaptated

تغییر در میزان فیتوهورمون ها می باشند، که در اغلب تنش های محیطی این تغییرات ایجاد شده و گیاهانی را که با تنش مواجه شده اند، در مقابله با آن تنش و سایر تنش ها کمک می کنند.

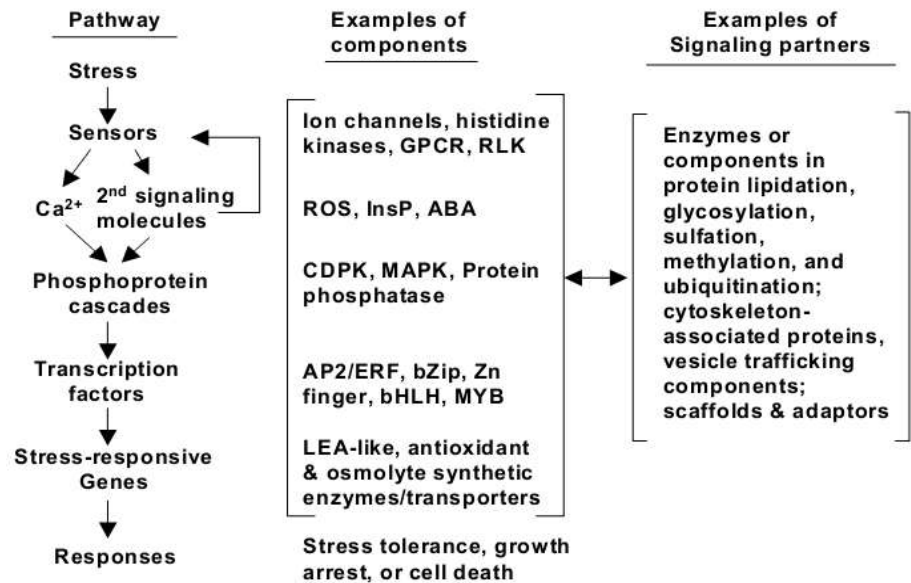


شکل (۱) پاسخ مولکولی گیاه به تنش های مختلف

بررسی اجمالی روی ترارسانی علامت تنش:

ترارسانی علامت برای خیلی از فعالیت های سلولی و هماهنگی شان نیاز است. برخی مراحل ترارسانی علامت ساده است، اما اکثر آنها پیچیده اند. به طور کلی، ترارسانی علامت با درک یک محرک توسط حسگرها یا گیرنده های خاص آغاز می شود. در سلول های گیاه فعالیت گیرنده منجر به تولید پیامبرهای ثانویه می شود. این پیامبرها مسیرهای پایین دستی را فعال می کنند که ممکن است خروجی های چندگانه داشته باشد. علامت های ثانویه معمولا ملکول های غیر پروتئینی مثل کلسیم، اینوزیتول فسفات ها (IP) و گونه های واکنشگر اکسیژن^{۱۹} (ROS) هستند و تغییر در سطوح آنها ابزار تولید علامت های اضافی را فراهم می کند. هر یک از علامت های ثانویه قادر به راه اندازی یک آبشار فسفوریلاسیون پروتئین است که می تواند به نوبه خود فعالیت فاکتورهای رونویسی یا ژن های هدف ویژه ای را تنظیم کند. در نتیجه تغییرات فیزیولوژیکی شکل خواهد گرفت که منجر به شکل گیری یک برنامه جهت توسعه گیاه می شود. علاوه بر این، این علامت ها منجر به تولید مولکول های علامتی بیشتری می شوند که می توانند مقادیر علامت های ثانویه را تعدیل کنند و بنابراین یک نقطه کنترلی اضافی را برای یک علامت فراهم می کنند تا در حالتی ویژه جریان یابد، یا یک آبشار فسفوریلاسیون پروتئین را مثل آبشارهای پیشین به راه اندازد. جدا از این اجزا که مستقیما در علامت دهی تنش شرکت می کنند، اجزائی وجود دارد که خودشان علامت ها را تقویت نمی کنند ولی به همان اندازه مهم اند. این اجزا در تنظیم و تعدیل اجزای علامت دهی شرکت دارند (شکل ۲).

^{۱۹}. Reactive oxygen species



شکل ۲) اجزای علامت دهی در هر مرحله نشان داده شده است. باید ذکر شود که هیچ کدام از اجزای گیرنده نشان داده در شکل، به عنوان حسگر تنش تایید نشده است.

اجزای ترارسانی علامت:

گیرنده:

در سلول های زنده تغییرات در محیط خارج سلولی باید به طریقی به محیط داخل سلولی انتقال یافته و به هسته برسد و بیان ژن صورت گیرد. در ابتدا پیام باید توسط گیرنده دریافت شود. گیرنده ها مولکول هایی هستند که ابتدا محرک تنش را درک می کنند و سپس پیام را به مولکول های پایین دست می دهند تا مسیر ترارسانی علامت آغاز شود. مطالعه در سیستم های دیگر باعث شناسایی چندین نوع از گیرنده ها برای درک پیام تنش شد. این گیرنده ها شامل کینازهای شبیه به گیرنده، گیرنده های دوجزیی، گیرنده های جفت شده به G- پروتئین، هیستیدین کینازها و گیرنده های وابسته به کانال یون تروپیک که به عنوان گیرنده های بالقوه برای تنش های غیر زیستی یا هورمون آبسزیک اسید (ABA) می باشند. با وجود اهمیت شناخت گیرنده های تنش، تلاش برای شناسایی این گیرنده ها محدود شده است. تا به امروز، شواهد قانع کننده ای که آیا این گیرنده های ذکر شده، حسگرهای تنش هستند یا نه، وجود ندارد. بنابراین، ممکن است معرفی مختصر حسگرهای تنش غیرزیستی شناخته شده در سیستم های دیگر کمک کننده باشد.

مولکول های علامتی درون سلولی ثانویه:

چندین مولکول علامتی درون سلولی در ترارسانی علامت تنش دخالت دارند که شامل ROS، پیام های مشتق شده از فسفولیپید ها و پیام های وابسته به نوکلئوتید چرخه ای می باشند. به علاوه، برخی هورمون های گیاهی دارای خصوصیت مولکول های علامتی ثانویه می - باشند.

مولکول های علامتی ثانویه (ROS)، نیتریک اکسید (NO)، مونوکسید کربن (CO)، سولفید هیدروژن (H₂S):

اکسیژن برای گیاهان یک شمشیر دولبه است. اکسیژن برای رشد نرمال ضروری است، ولی بطور اجتناب ناپذیر منجر به تشکیل ROS ها می شود. علاوه بر اینکه ROS ها در طول واکنش های نوری و اکسیداسیون های بیوشیمیایی سلولی عادی تولید می شوند، گیاهان این ROS ها را در طول تنش های محیطی و در پاسخ به حمله پاتوژن ها نیز تولید می کنند. اگر چه این مولکول های واکنش گر ممکن است اثرات مخربی روی غشاهای سلولی و ماکرومولکول ها داشته باشد، اما آنها می توانند نقش های علامتی مهمی را در مراحل اولیه پاسخ به تنش ایفا کنند. این مولکول های واکنشگر می توانند سازوکارهای دفاعی سلول را برای تخفیف خسارت تنش فعال کنند. اکسیژن مولکولی می تواند از طریق انتقال الکترون به آنیون سوپراکسید تبدیل شود که متعاقباً دستخوش یک سری واکنش کاهشی برای تشکیل پراکسید هیدروژن (H₂O₂) می گردد. به دلیل توانایی H₂O₂ در انتشار از طریق فازهای آبی و لیپیدی، بدون بار بودن و نیمه عمر طولانی تر آن نسبت به گونه های سوپراکسید و هیدروکسیل، بیشتر احتمال دارد که H₂O₂ یک مولکول علامتی باشد. پیشنهاد شده است که H₂O₂ و NO در علامت دهی ABA و در پاسخ به تنش نقش داشته باشند. تنظیم بسته شدن روزنه توسط ABA نیاز به تولید ROS را نشان می دهد. تولید ROS یک پیش نیاز برای بسته شدن روزنه القا شده توسط ABA است. NADPH اکسیداز ممکن است منبع اصلی تولید H₂O₂ باشد (در فصل چهارم توضیح داده شده است). در گیاهان NO می تواند توسط واکنش های آنزیمی و یا غیر آنزیمی تولید شود. نیترات ردوکتاز و نیتریک اکسید سنتاز هر دو می توانند برای تولید نیتریک اکسید مشارکت کنند. هورمون های گیاهی ABA و اتیلن در پاسخ به تنش های غیر زیستی تجمع می یابند و طیفی از پاسخ های انطباقی تنش که بسته شدن روزنه می باشد را القا می کنند. گزارشات نشان داده که ABA، نیتریک اکسید را از طریق نیترات ردوکتاز تولید می کند. سولفید هیدروژن (H₂S) یک مولکول علامتی جدید می باشد، که قبلاً به عنوان فیتوتوکسین در نظر گرفته می شد. آنزیم دی سولفیدراز در تولید H₂S از L-سیستئین نقش دارد. همچنین گزارش شده H₂S در پاسخ به هورمون ABA سنتز می شود و به عنوان علامتی برای القا بسته شدن روزنه عمل می کند. گزارش شده در سلول های نگهبان روزنه H₂S و NO بعد از تیمار ABA آزاد شده اند. گزارشاتی نیز در مورد برهمکنش این دو مولکول علامتی در تخفیف تنش های مختلف وجود دارد. هر چهار مولکول علامتی H₂O₂، NO، H₂S و CO توسط ABA سنتز می شوند و همه این مولکول های علامتی به عنوان علامت درون سلولی پایین دست ABA عمل می کنند و از طریق تاثیر بر کانال های کلسیمی باعث ایجاد پاسخ تنش یعنی بسته شدن روزنه می شوند. از سوی دیگر گزارش شده که سدیم هیدروژن سولفید (دهنده H₂S) بیان گیرنده های ABA را افزایش می دهد، پس اینجا برعکس مسئله پایین دست بودن ABA مطرح می گردد، اما به نظر می رسد ارتباط ABA و H₂S یک رابطه ساده پایین دست یا بالادست بودن نیست و آنها با هم یک Cross-talk پیچیده دارند، که به بررسی های بیشتر نیاز دارد. اتیلن نیز در تولید NO و H₂O₂ نقش دارد و بسته شدن روزنه را از طریق این دو مولکول علامتی القا می کند. از اهداف جدید فیزیولوژیست ها بررسی تاثیر اتیلن روی سطح H₂S و فعالیت L و D- دی سولفیدراز در سطوح ژن و پروتئین می باشد. سالیسیلیک اسید (SA) هم هورمون دیگری است که علاوه بر مسیر کلسیم، مسیر MAPK (پروتئین کیناز فعال شونده توسط میتوژن) هم توسط این مولکول علامتی فعال می شود.

پیامبرهای مشتق شده از لیپید:

لیپیدهای غشا ممکن است به طور مستقیم در پاسخ به تنش از طریق تنظیم سیالیت غشا و دیگر خصوصیات فیزیوشیمیایی خود دخالت کنند. یک عملکرد مهم تر این نقش اجزای لیپیدی در تولید مولکول های علامتی ثانویه است. سنتز زیستی لیپیدها و آنزیم های تجزیه کننده آنها نقش های زیادی مثل تنظیم مستقیم یا غیر مستقیم یا تاثیر بر علامت دهی تنش و تحمل تنش ایفا می کنند. فسفولیپیدها اجزای اصلی غشای سلولی هستند، که به عنوان پیش ماده هایی برای تولید پیامبرهای ثانویه در پاسخ به تنش های غیر زیستی عمل می کنند. آنزیم هایی که باعث شکست لیپیدها می شوند شامل فسفولیپازهای A₂، C و D می باشند،

که نوع خاصی از فسفوانیونوزیتید به نام فسفولیپاز C بیشتر مورد بررسی قرار گرفته است. فعالیت بالای این آنزیم باعث هیدرولیز فسفاتیدیل اینوزیتول ۴ و ۵- بیس فسفات و تولید دو مولکول مهم دی آسیل گلیسرول و اینوزیتول تری فسفات می شود. دی آسیل گلیسرول و اینوزیتول تری فسفات پیامبرهای ثانویه ای هستند که می توانند به ترتیب پروتئین کیناز را فعال و رها سازی کلسیم را راه اندازی کنند. فسفاتیدیک اسید نیز در ترانساری پیام های تنش دخالت دارند. فسفاتیدیک اسید توسط فسفولیپاز D (هیدرولیز فسفولیپیدها) تولید می شود. در پروتوپلاست سلول های نگهبان روزنه، بسته شدن روزنه القا شده بوسیله ABA توسط فسفولیپاز D میانجی گری می شود.

کلسیم به عنوان یک مولکول علامتی حدواسط:

مولکول های علامتی ثانویه که ذکر شدند، ممکن است افزایش سریع کلسیم در سیتوزول را فعال کنند. منابع کلسیم سیتوزولی هم درونی و هم بیرونی هستند. هر دو منبع غلظت های بالاتری از کلسیم را نسبت به سیتوزول دارا می باشند. غلظت های سیتوزولی و اندامکی کلسیم توسط پمپ ها و ناقل های متنوع کلسیم کنترل می شوند. این انتقال دهنده ها هموستازی کلسیم سیتوزولی را بعد از تغییر غلظتی که توسط محرک های مختلف ایجاد شده بود را به حالت اول باز می گردانند. یکی از این انتقال دهنده ها پادبر Ca^{2+}/H^{+} تونوپلاستی (CAX) می باشد که این پادبر کلسیم را از سیتوزول به واکوئل که یک انبار اصلی کلسیم در سلول های گیاهی می باشد، منتقل می کند.

پروتئین باند شونده به کلسیم:

پروتئین های باند شونده به کلسیم زیادی در گیاهان شناخته شده اند. این پروتئین های باند شونده به کلسیم دارای موتیف های باند شونده به کلسیم هستند که با پروتئین های باند شونده به کلسیم جانوران همولوگ هستند. پروتئین های باند شونده به کلسیم اصلی در گیاهان شامل کالمادولین ها، پروتئین های باند شونده به کلسیم شبیه SOS_3 (حساسیت بالا به کلسیم Ca^{2+}) و پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم می باشند. پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم $CDPK$ (ها) یکی از بزرگترین زیرگروه های پروتئین های گیاهی هستند.

پروتئین SOS_3 به عنوان یک پروتئین باند شونده به کلسیم آشفتگی کلسیم سیتوزولی را حس می کند. و یک سرین/تره نونین پروتئین کیناز (SOS_2) را فعال می کند. SOS_2 انتقال دهنده های یون مثل پادبر Na^+/H^+ (SOS_1) غشای پلاسمایی را فسفریله و تنظیم می کند. این اتفاقات در نهایت منجر به حفظ هموستازی یون در سیتوپلاسم در شرایط تنش شوری می شود (در فصل سوم توضیح داده شده است).

^{۲۰}. Antiporter

^{۲۱}. Salt overly sensitive

^{۲۲}. Ca-dependent protein kinase

بیان چندین ژن کالمودولین گیاهی توسط تنش های محیطی مختلف تنظیم می گردد. احتمالاً این کالمودولین ها ممکن است در علامت دهی این محرک های بیرونی شرکت کنند. پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم (CDPK) ساختار هیبریدی از یک حسگر کلسیمی و یک کیناز دارند. بنابراین یک دومین شبه کالمودولین در قسمت C ترمینال و یک دومین سرین/تره ثونین کیناز N ترمینالی دارند. CDPK ها نقش مهمی در علامت دهی تنش غیر زیستی بازی می کنند و القای رونویسی آنها در پاسخ به محرک های مختلف مشاهده شده است. در مورد اهداف پائین دست CDPK اطلاعات کمی وجود دارد. بررسی اهمیت عملکرد CDPK تنها در آغاز کار است و برخی از آنها می توانند پروتئین های کامل مهمی در علامت دهی تنش غیر زیستی باشند، چون قادر به تحمل بیش از یک تنش هستند.

فسفوپروتئین ها در مرکز ترانسانی علامت تنش:

در خیلی از مسیرهای ترانسانی علامت شکل اصلی باز پخش علامت، فسفوریلاسیون برگشت پذیر پروتئین است. آنزیم هایی که مراحل فسفوریلاسیون برگشت پذیر را کاتالیز می کنند، پروتئین کینازها و پروتئین فسفاتازها هستند. پروتئین کینازها و فسفاتازها می توانند بر اساس ساختار و یا خصوصیات عملکردی شان به چند گروه تقسیم شوند. در این قسمت، چند پروتئین کیناز و فسفاتاز معرفی و نقش فسفوریلاسیون در علامت دهی تنش بیان می شود.

پروتئین کیناز فعال شده توسط میتوزن^{۲۳} (MAPK):

MAPK یک مسیر عمومی پاسخ های سلولی به تنش های چندگانه می باشد. MAPK ها در علامت دهی تکوینی، هورمونی، زیستی و غیر زیستی ضروری هستند. فعال سازی MAPK ها حداقل توسط دو یا چند کیناز بالا دست خودش (MAPKK, MAPKKK) انجام می شود که پیچیدگی بیشتری در آبشار MAPK ایجاد می کنند. مطالعات نشان داده سطوح رونویسی ژن های MAPK توسط تنش های محیطی مثل سرما و شوری افزایش می یابد. ژنوم آراییدوپسیس، ۶۰ MAPKKK، ۱۰ MAPKK و ۲۰ MAPK دارد. علامت های دریافت شده توسط ۶۰ MAPKKK، باید از طریق ۱۰ MAPKK به ۲۰ MAPK انتقال یابد. این مشاهده بصورت غیر مستقیم نشان می دهد که برای هر ۶ MAPKKK، یک MAPKK و برای هر MAPKK، دو MAPK وجود دارد. بنابراین MAPKK ها یک نقطه همگرای بسیار مهم را در آبشار MAPK شکل می دهند.

سایر پروتئین کینازها:

پروتئین کیناز OST^۱ در بالادست مسیر علامت دهی ABA عمل می کند. جهش یافته *ost1* کاهش پاسخ به ABA را در بسته شدن روزنه نشان می دهد، اما تغییری در پاسخ ABA در طول جوانه زنی دانه نشان داده نشده است. با مطالعات ژنتیکی و بیوشیمیایی بیشتر نقش های این پروتئین کینازها از طریق تعریف هدف و طریقه عملشان در علامت دهی تنش آشکار می شود.

^{۲۳}. Mitogen activated protein kinase

پروتئین فسفاتازها:

پروتئین فسفاتازها، فسفوپروتئین ها را دفسفریله می کنند. پروتئین فسفاتاز ها می توانند از طریق سوبسترای اختصاصیشان به سرین/ تره ئونین فسفاتاز، تیروزین فسفاتاز و فسفاتازهای اختصاصی دوگانه تقسیم بندی شوند. از میان این ها سرین/ تره ئونین فسفاتاز بزرگترین گروه فسفاتازهای گیاهی هستند. خود سرین/ تره ئونین فسفاتازها براساس خصوصیات ساختاری و نیازهای کاتیونی به PP1، PP2A، PP2B و PP2C تقسیم بندی می شوند. شناخته شده ترین فسفاتاز که در ترانسائی علامت ABA دخالت دارد، PP2C می باشد.

عوامل رونویسی در علامت دهی تنش:

احتمالا، اهداف پروتئین کینازها، عوامل رونویسی^{۲۴} خواهد بود، که روی عناصر سیس^{۲۵} در پرموتور ژن های پاسخ دهنده به تنش باند می شوند و در نتیجه رونویسی از این ژن ها فعال می گردد. عوامل رونویسی ممکن است خودشان توسط دیگر عوامل رونویسی بالا دست در سطح رونویسی تنظیم شوند. این عوامل نسخه برداری بالادست اغلب به طور ساختاری در حالت فعال اند اما یا حاوی سرکوبگرها و یا به طور فیزیکی از ژن های هدفشان جدا هستند (مثلا در سیتوپلاسم یا غیر قابل دسترس برای نواحی هدف در هسته اند). تنظیم این عوامل رونویسی یک راه مهم برای کنترل بیان ژن است. برای رهاسازی این عوامل رونویسی از سرکوب تغییرات ساختاری توسط فسفوریلاسیون پروتئین، تجزیه توسط یوبی کوئیتینه کردن^۳ و یا عمل پروتئین کیناز ها می باشد. چندین گروه از عوامل نسخه برداری در فعال سازی ژن های پاسخ دهنده به تنش در گیاهان دخالت دارند. آنها شامل AP2/ERF (عوامل باند شونده به عناصر پاسخ دهنده به اتیلن)، MYB^{۲۶}، bZIP^{۲۶}، MYB^{۲۷} و عوامل نسخه برداری NAC می باشند.

عوامل تغییر دادن کروماتین:

به این علت که ژن ها در کروماتین بسته بندی شده اند، تغییر ساختار کروماتین به تنظیم کننده های نسخه برداری مثبت اجازه دست یابی به ژن ها را می دهد. بنابراین یک مرحله مهم برای فعال سازی ژن ها می باشد. این امکان وجود دارد که ترانسائی علامت تنش در تغییر کروماتین درگیر باشند.

تنظیم فرانسخه برداری در علامت دهی تنش:

تنظیم ژن می تواند در سطح نسخه برداری، فرانسخه برداری، ترجمه و فرا ترجمه اتفاق بیافتد. بیشتر مطالعات بیان ژن های تنش روی سطح نسخه برداری تمرکز کرده اند. اگرچه دیگر مراحل تنظیم ژن هم مهم هستند، امروزه اهمیت تنظیم فرانسخه

^{۲۴}. Transcription factors

^{۲۵}. Cis-acting elements

^۳. Ubiquitination

^۱. Basic leucine zipper

^{۲۷}. Basic helix-loop-helix

برداری ژن های پاسخ دهنده به تنش آشکار شده است. به طور اختصاصی، مطالعات ژنتیکی ترانسانی علامت تنش و ABA نشان می دهد که جنبه های پردازش mRNA برای ترانسانی علامت تنش و ABA مهم هستند.

تنظیم اجزای علامت دهنده تنش توسط تنظیم کننده های پروتئین:

اجزای ذکر شده در بالا به طور مستقیم در علامت دهی تنش دخالت دارند، اما در برخی موارد، نقششان در علامت دهی تنش توسط اجزای دیگر که به طور مستقیم در پخش علامت دخالت ندارند، تنظیم می شوند. تنظیم کننده های پروتئین^{۲۸} مسئول لیپیدی کردن، گلیکوزیله کردن، متیله کردن، سولفیدی کردن و یوبی کوئیتینه کردن پروتئین هستند و آنها را برای هدف گیری، فعالسازی و افزایش طول عمر تنظیم می کنند. برخی از این مراحل در علامت دهی تنش غیرزیستی شناخته شده اند. فارنزیلاسیون (شامل فارنسیلی و ژرانیل ژرانیلی کردن) به طور اختصاصی برای ترانسانی علامت که درگیر GTP آزهای کوچک هستند، نیاز می باشند. مشخص شده که برخی از اجزای علامت دهی ABA نیاز است که به وسیله فارنزیلاسیون تغییر کنند. دیگر مراحل تغییر پروتئین شامل گلیکوزیله شدن، سولفیدی شدن و نیتروزیلی شدن ممکن است بر ترانسانی علامت تنش تاثیر بگذارند. گزارش شده است که یک جهش یافته معیوب در الیگوساکاریل ترانسفراز که روی گلیکوزیله کردن پروتئین تاثیر می گذارد به تنش شوری و اسمتیک حساس است. یوبی کوئیتینه کردن پروتئین توسط سلول ها برای هدف گیری پروتئین های علامتی برای تجزیه استفاده می شوند. بنابراین تنظیم کننده ترانسانی علامت می باشند.

^{۲۸}. Protein modifiers