

Ca²⁺ 信号在植物细胞适应逆境中的调节作用

周艳超, 沈应柏

(北京林业大学 生物科学与技术学院, 北京 100083)

摘要: Ca²⁺ 作为一种信号分子在植物细胞信号系统中起着举足轻重的作用。近年来, 对钙信号的研究, 包括对钙信号的产生、传导及最终靶蛋白的研究, 越来越受到人们的重视。文章介绍了植物体内 Ca²⁺ 存在形式, Ca²⁺ 转移系统, Ca²⁺ 信号的产生、终止和传递, Ca²⁺ 信号在逆境胁迫中的调节作用的最新研究进展。

关键词: Ca²⁺; 信号转导; 逆境胁迫

中图分类号: S 432.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2010)03-0181-05

Ca²⁺ 在生物学上的重要作用早在一百多年前人们就开始关注了, 但始终不了解 Ca²⁺ 是怎样调节细胞功能的。随着钙调素的发现, 人们才真正开始对 Ca²⁺ 的作用机理有了深刻认识, 提出了 Ca²⁺ 也可以像 cAMP 一样, 充当细胞内信使起作用^[1]。现如今, Ca²⁺ 作为第二信使在植物生长发育中起作用已越来越得到人们的认

可^[2-4]。目前已经发现多种刺激因子, 如机械刺激、低温、水分胁迫和盐胁迫等, 作用于不同的植物细胞, 最初反应几乎都是通过胞质中 Ca²⁺ 浓度的变化来起作用^[1]。并且随着对 Ca²⁺ 研究技术手段的不断更新, 越来越多的研究表明, 钙信使参与到植物对逆境的应答反应。现就有关生物与非生物逆境胁迫下植物钙信号方面的研究进行综述, 以期对植物适应逆境的机制有更深入的认识。

1 Ca²⁺ 在植物细胞中的存在形式及分布定位

通常细胞内的钙以结合态和自由离子(Ca²⁺) 2 种形式存在。在静息状态时, 细胞内钙分布不均匀, 细胞溶质 Ca²⁺ 浓度约为 10⁻³ ~ 10⁻⁷ mol/L。当植物受到逆境胁迫时, 胞内 Ca²⁺ 浓度会增加, 细胞内的 Ca²⁺ 浓度如果太高, 会对细胞产生伤害, 严重的甚至会导致死。一般情

第一作者简介: 周艳超(1984-), 女, 在读硕士, 现主要从事钙信号转导方面的研究工作。E-mail: laozhou1984@yahoo.com.cn。

通讯作者: 沈应柏(1959-), 男, 博士生导师, 现主要从事树木抗逆性生理基础, 植物生理生态学及树木防御信号转导的分子机理研究工作。

收稿日期: 2009-11-20

[12] 马小军, 肖培根. 种质资源遗传多样性在药用植物开发中的重要意义[J]. 中国中药杂志, 1998, 23(10): 581.

[13] 马小军, 邹健强, 肖小河, 等. 我国药材基地建设的运营机制及关键技术[J]. 中国中药杂志, 2000, 25(11): 643-647.

[14] 刘亚明, 杨波, 冯前进. 我国中药材 GAP 种植的特点及问题[J]. 山西中医学院学报, 2002, 3(1): 23.

[15] 王文全. 植物类中药材 GAP 认证技术体系的探讨[J]. 世界科学技术-中医药现代化, 2004, 6(4): 67-71.

[16] 王敬民, 卫新荣, 郝臣. GAP 药源基地三维管理初探[J]. 中国药事, 2003, 17(10): 615.

[17] 张绍军. 中药材 GAP 基地运行模式的初步探讨[J]. 现代中药研究与实践, 2003, 17(6): 12-14.

[18] 杨弘. 关于推进中药材 GAP 产业化发展的思考[J]. 现代中药研究与实践, 2005, 19(1): 11-13.

[19] 周荣汉. 中药材 GAP 的实施与 SOP 的制定[J]. 中药研究与信息, 2000, 2(9): 5-6.

The Necessity of Chinese Traditional Medicine GAP and the Exist Question

HAN Jing, JIANG Cheng-xi

(Wenzhou Medical College, Department of Pharmacy, Wenzhou, Zhejiang 325035)

Abstract: The paper studied the importance of development GAP, and the requirement to environment, soil, breed resource, cultivated measure, the harvest and machining during the GAP adaption, the industrialize mode of Chinese traditional medicine GAP, the exist question, and the resolve method. The aim of the paper was to provide reference for the modernization of Chinese traditional medicine.

Key words: chinese traditional medicine GAP; SOP; the modernization of chinese traditional medicine

况下,细胞内的钙大部分以结合态的形式存在,细胞溶质中的许多蛋白质、核苷酸、酸性磷脂都可以与 Ca^{2+} 结合;除此之外,细胞内还存在许多钙库,如液泡、内质网、质体、线粒体、细胞核等。钙库中钙含量很高,但游离钙浓度不高。在植物细胞中,液泡被认为是主要的钙库,是细胞质基质 Ca^{2+} 水平升高的主要源泉;另外内质网的 Ca^{2+} 贮存作用也不可忽视,而在质体和线粒体中,由于光合作用和呼吸作用的原因,使 Ca^{2+} 大多数和磷酸盐形成结合态,促使 Ca^{2+} 的内流,因而质体和线粒体中 Ca^{2+} 水平高于细胞质基质中 Ca^{2+} 水平。

2 植物细胞内 Ca^{2+} 的转移系统

细胞质中浓度过高的游离 Ca^{2+} 可与磷酸盐形成沉淀,干扰与磷酸代谢有关的过程,然而植物自身也存在精细的调节机制,既能使细胞质中 Ca^{2+} 浓度迅速升高,又能维持胞质中较低的 Ca^{2+} 浓度,这种调节作用主要是通过胞内的 Ca^{2+} 转移系统来实现的,这种转运由一系列转运蛋白维持。从功能上来说,这些转运蛋白可分为3类:一类是钙离子通道,主要是调节 Ca^{2+} 流入细胞质;另一类是 Ca^{2+} -ATPase(钙泵);第三类是 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 逆向转运蛋白,后二者都是调节 Ca^{2+} 从细胞质流出^[5-6]。

2.1 Ca^{2+} 的内运系统

Ca^{2+} 流入细胞质主要通过 Ca^{2+} 通道。 Ca^{2+} 通道是利用电子传递产生的电化学势梯度将 Ca^{2+} 主动运输进入细胞质或细胞器内的,钙通道是一种膜结合蛋白,通过通道构象的变化呈现关闭与开放状态,从而控制 Ca^{2+} 流动。钙离子通道主要位于质膜系统和内膜系统上,下面详细介绍植物质膜系统和内膜系统上的 Ca^{2+} 通道。

2.1.1 细胞质膜上的 Ca^{2+} 通道 目前发现在植物细胞质膜上主要有2种 Ca^{2+} 通道,一类是电压依赖型(Voltage-dependent) Ca^{2+} 通道,可分为去极化钙离子通道(depolarization-activated cation channel, DACC)和超极化钙离子通道(hyperpolarization-activated cation channel, HACC);另一类是牵张激活(stretch-activated) Ca^{2+} 通道^[7-10]。Thuleau等^[11]用膜片钳技术首次在胡萝卜悬浮培养细胞质膜上发现了去极化激活钙通道。植物质膜上外向整流的 K^{+} 通道也被证实为去极化激活的内向钙离子通道^[12]。此外利用膜片钳技术在拟南芥气孔保卫细胞、叶肉细胞和洋葱表皮细胞等植物材料中发现了超极化激活的该通透性通道^[13-16]。此外在洋葱表皮细胞中也发现了一种机械敏感性钙离子通道^[16],该通道对牵张刺激的敏感性受温度、电势、生长素及酸碱度影响与调节。

2.1.2 细胞内膜系统上的 Ca^{2+} 通道 内质网释放 Ca^{2+} 已证实也是通过钙通道。Muir和Sanders^[17]采用蔗糖密度梯度离心法从花椰菜组织中提取了密度大于液泡的囊泡,其中含大量的内质网成分,证明 IP_3 可以诱导 Ca^{2+} 从这些囊泡中释放出来,所以推测内质网中可能存

在 IP_3 激活的钙离子通道。同时,在胞内其它细胞器中 Ca^{2+} 的信号转导也起着重要作用。如在没有明显液泡的花粉管和根毛中,非液泡膜的 Ca^{2+} 通道起着主要作用^[18]。在成熟植物细胞中,液泡是最主要的钙库。在液泡膜上至少有2种不同的钙离子通道^[19],即电压门控 Ca^{2+} 通道和配体门控 Ca^{2+} 通道。

2.2 Ca^{2+} 的外运系统

植物中已发现2种能将细胞溶质内的 Ca^{2+} 排出的转运蛋白: Ca^{2+} 泵和 $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ 逆向转运蛋白。

2.2.1 钙泵 Ca^{2+} 泵具有 Ca^{2+} 激活的 Ca^{2+} -ATPase 活性,根据其生物化学特性可将钙泵分为2种类型:IIA型(ER-型)和IIB(PM-型)^[20]。现已证实 Ca^{2+} -ATPase 存在于质膜、内质网、高尔基体和液泡膜,可能还存在于叶绿体外膜上。至今由钙调素亲和层析得到了几种钙调素依赖型 Ca^{2+} -ATPase,如Evans等^[21]从花椰菜的小花的液泡膜中分离得到了分子量为111 KDa的 Ca^{2+} 泵,它对钙调素的亲和力较低,0.1~0.2 $\mu\text{mol/L}$ 的钙调素只能激活50%的 Ca^{2+} 泵活性。

2.2.2 $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ 逆向转运蛋白 在植物细胞内存在3种 $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ 逆向转运蛋白^[22],第1个 $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ 逆向传递子已被克隆,其功能表达蛋白是 CAX1p(Calcium exchanger 1),尽管推测 CAX1p 定位于植物液泡,但也有证据表明,其可能存在于其它膜上,如质膜^[23],因此对 $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ 逆向传递子的定位问题还需从整个细胞水平上仔细研究。拟南芥基因组中存在12个可能的 $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ 反向转运体基因,其中已经被克隆的有 CAX1、CAX2、CAX3 和 CAX4。水稻中只有 OsCAX1a 被克隆出来,它像 CAX2 一样能转运 Ca^{2+} 和 Mn^{2+} ^[24]。但值得注意的是, Ca^{2+} 泵和 $\text{Ca}^{2+}/\text{nH}^{+}$ 逆向转运蛋白既然在功能上表现一致,那么为什么1种功能要由2种不同的途径来完成,其中的原因还尚不清楚。

3 植物 Ca^{2+} 信号的产生、终止和传递

钙信号的产生和终止是维持细胞内 Ca^{2+} 增减、波动的结果。在静息状态下,植物细胞基质中 Ca^{2+} 浓度被控制在最低水平,一般为 $10^{-7} \sim 10^{-6} \text{ mol/L}$ 。当细胞受到外界刺激时,会引起质膜以及胞内钙库膜系统上的 Ca^{2+} 通道开放,同时也会引起胞内钙库释放 Ca^{2+} 至细胞溶质,因而使细胞溶质内的 Ca^{2+} 浓度瞬间升高,致使钙信号的产生。

Ca^{2+} 信号的终止可能首先与细胞溶质缓冲 Ca^{2+} 能力有关,当细胞质基质中 Ca^{2+} 浓度增加到1 mol/L时,增加的 Ca^{2+} 会与 CaM 结合,被活化的 CaM 对质膜和液泡膜上的 Ca^{2+} -ATPase 起激活作用,从而被激活的 Ca^{2+} -ATPase 又将 Ca^{2+} 泵出胞外或泵回液泡中,从而胞内 Ca^{2+} 水平又恢复到刺激前的静息水平,此时信号得以终止。通过这样的途径,细胞将胞外信号转为胞内信

号,从而使信号得以在胞内继续传递。

植物钙信号的传递是一个有序的持续性过程,最终致使植物对外界刺激信号做出相应的反应和适应。植物受到外界刺激后,细胞胞质中游离 Ca^{2+} 浓度升高, Ca^{2+} 与 CaM 结合形成 Ca^{2+} -CaM 复合体,使 CaM 构象发生变化成为活化状态;一方面 Ca^{2+} -CaM 复合体直接作用于效应系统,如激活质膜和液泡膜上的 Ca^{2+} -ATPase,使增加的 Ca^{2+} 撤退;另一方面 Ca^{2+} -CaM 复合体通过对依赖 Ca^{2+} 、CaM 的蛋白激酶和蛋白磷酸酶的激活,促使靶酶磷酸化和去磷酸化而影响其活性,从而参与调控抗逆性基因的表达,引起相应的生理生化反应。

4 Ca^{2+} 信号在植物对逆境反应中的调节作用

4.1 Ca^{2+} 对盐胁迫的调节作用

已有很多证据表明, Ca^{2+} 在植物细胞对盐胁迫的反应中起着重要的信使作用。盐胁迫可引起胞质中 Ca^{2+} 水平的快速增加,升高的 Ca^{2+} 可启动信号级联反应,从而调节植物盐适应性。Shabala 等^[25]对不同品种的叶片和根系进行非损伤离子流测定技术试验,发现 Ca^{2+} 水平的增加能有效的减少或者甚至完全抑制 NaCl 诱导的 K^{+} 外流,有效的减轻或消除 Na^{+} 盐的毒害作用。通过对放射性标记 Ca^{2+} ($^{45}\text{Ca}^{2+}$) 的测定,显示在盐胁迫下,单细胞盐藻的胞外 Ca^{2+} 流入增加,并且 Ca^{2+} 内流的强度依赖于盐胁迫的程度^[26]。葛瑛等^[27]的研究表明, CaCl_2 浸种提高了三叶期玉米的抗盐能力。

4.2 Ca^{2+} 对低温、高温胁迫的调节作用

近年来发现,低温引发的细胞内 Ca^{2+} 水平升高,在抗寒锻炼中起着十分重要的作用。已有证据表明, Ca^{2+} 信使参与低温逆境下有关基因的表达,从而增强植物的适应性。Luit 等^[28]的研究表明,低温可引起烟草细胞质及细胞核中 Ca^{2+} 水平的快速增加,诱导冷相关的基因表达,并且发现细胞核中出现的钙信号落后于胞质钙信号。将抗冷植物冬小麦和小偃麦的幼苗进行 4°C 低温处理,发现核和胞质中 Ca^{2+} 水平发生短暂升高。低温处理 5 d 后,二者的抗冻性均从 -3°C 提高到了 $3\sim 7^{\circ}\text{C}$,说明细胞内 Ca^{2+} 浓度的增加启动了植物细胞的冷锻炼及抗冻基因的表达^[29]。Shabala^[30]发现, Ca^{2+} 通道在细胞调节低温胁迫中起着重要的作用,在所有应用钙通道抑制剂(La^{3+} , Vanadate 和 TEA)的试验中,钙通道抑制剂能显著降低低温诱导细胞 Ca^{2+} 流的内流现象。

同时,人们也发现在高温胁迫下, Ca^{2+} 对植物细胞的胁迫应答反应也起着关键的作用。逆境下植物产生的热激蛋白(heat shock protein, HSP)可以保护蛋白质免遭损伤或修复已受损伤的蛋白质而对植物体起保护作用。Kiang 等^[31]的工作也提出钙离子参与热激蛋白基因的表达。多数研究表明, Ca^{2+} 处理能够显著提高植物体内 SOD 和 POD 活性,延缓 O_2^- 产生速率的提高和

MDA(丙二醛)在体内的积累,保持了膜结构及其功能相对稳定,提高幼苗抵抗高温胁迫的能力^[32-33]。

4.3 Ca^{2+} 对干旱胁迫的调节作用

众所周知,干旱是制约植物生长发育的主要逆境因素,大量研究表明干旱胁迫下外源钙能提高植物的抗旱性。王凤茹等^[34]研究发现,在正常水分下生长的小麦幼苗,叶绿体中含有少量 Ca^{2+} ,而随着干旱胁迫时间的延长,叶绿体内 Ca^{2+} 沉淀明显增加,并发现水分胁迫初期叶绿体内 Ca^{2+} 浓度的增加可能是对胁迫的一种适应,以缓解逆境造成的伤害。杨根平等^[35]的电镜观察表明,钙能维持干旱胁迫下细胞质膜和叶绿体膜完整性以及 ATPase 的活性。Knight 等^[36]的研究也发现,拟南芥经干旱预处理后再以干旱胁迫处理时,其钙信号增强,渗透胁迫诱导基因的表达也相应增强,这可能是干旱预处理后植物体产生某种记忆,然后再通过 Ca^{2+} 信号的变化使植物基因表达也发生变化,从而增强植物的适应性。

4.4 Ca^{2+} 对植物损伤逆境的调节作用

Ca^{2+} 在由生物和非生物因素引起的植物损伤反应信号通路中的生物学作用还不完全清楚。Dombrowski 和 Bergey^[37]通过检测 Ca^{2+} 浓度和损伤反应,证实番茄中 Ca^{2+} 通道在调控损伤反应的激活中起着重要的作用;另外还发现, Ca^{2+} 振荡和损伤基因的激活有着直接关系,当 Ca^{2+} 浓度增加,信号分子缩氨酸 systemin(1 个 18 个氨基酸残基组成的多肽)活性也得到增强。Haley 等^[38]提取了转水母发光蛋白烟草植株的叶肉细胞原生质体,并对其悬液施以旋转的机械应力造成的涡流,发现胞内 Ca^{2+} 浓度迅速增大,并瞬时达到 $10\ \mu\text{mol}$,并且观察到涡流的强弱与这种瞬态效应的大小有关。Meffei 等^[39]研究发现,利马豆叶片受到机械损伤或虫咬后 1 min 内,细胞内钙离子浓度即出现了显著增加,用昆虫的口腔分泌物处理悬浮培养的细胞也得到了相似的结果。以上证据充分说明,钙离子在植物对损伤及虫咬产生的防御反应中,特别是植物对胁迫的早期响应中起着重要作用。

当生物因素引起植物损伤,如植物病原体侵染植物时,胞外 Ca^{2+} 瞬时进入细胞,同时抑制 Ca^{2+} 通道,从而避免植物发生免疫反应。苯丙氨酸解氨酶(PAL)是莽草酸-苯丙烷途径的关键酶和限速酶,与植物抗病性关系密切,Smith^[40]研究发现在苜蓿的细胞培养液中, Ca^{2+} 能诱导提高苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性和植保素积累。毛爱军^[41]在研究 Ca^{2+} 和 CaM 在小麦-叶锈菌互作过程中的作用时,发现了 Ca^{2+} 在过敏性坏死细胞的积累,说明 Ca^{2+} 参与过敏性坏死反应。在病原体侵染的应激反应中, Ca^{2+} 信号转导的重要作用渐渐地为大家所认知,但 Ca^{2+} 信号参与植物抗病性的机理尚未弄明白,还需进一步探讨研究。

5 小结与展望

近年来,对钙信号转导的研究,包括对钙信号的产生、传导及最终靶蛋白的研究,越来越受到人们的关注。低温、干旱和高盐胁迫引起植物细胞质基质和核基质 Ca^{2+} 水平升高而产生的 Ca^{2+} 信号是普遍存在的,它是植物对逆境反应和适应的一条最佳途径。同时已有大量研究揭示,细胞质基质和核基质中 Ca^{2+} 增加主要是胞外 Ca^{2+} 流入和液泡钙库中 Ca^{2+} 的释放而引起的。目前关于钙信号转导可以总结出一个基本框架,简单地说,植物中 Ca^{2+} 的调节是由许多时间和空间上具有一定次序的 Ca^{2+} 调节元件组成的。当植物受到外界逆境胁迫时,刺激质膜和液泡膜 Ca^{2+} 通道打开,使胞外 Ca^{2+} 流入和液泡 Ca^{2+} 释放,致使细胞质基质和核基质中 Ca^{2+} 增加;一旦胞质 Ca^{2+} 浓度增加,植物中大量 Ca^{2+} 感受器,如 CaM 、 CDPKs 与 Ca^{2+} 相结合,使其处于激活状态,通过蛋白磷酸化/去磷酸化作用,诱导某些特异性抗逆性基因的表达,提高植物或细胞的抗逆性。

总之,在过去几十年中,尽管人们对钙信使系统的作用已有了初步的探讨,但是要真正搞清钙信使在植物逆境的信号转导中的作用还有很大距离,还有许多问题尚不清楚,还有大量的工作有待完成。如各种逆境是通过什么途径及何种机制引发植物产生钙信号的;当植物体受到各种非生物和生物胁迫时,植物体是如何识别不同逆境胁迫并引发相应地特异性钙信号;同一信使—— Ca^{2+} 信使是如何调节不同的反应; Ca^{2+} 信号转导的哪一点对于理解单一信使怎样能产生多个信号有关;逆境下植物体可诱导一些与逆境有关的基因表达,从而提高植物的抗逆性,但其中的调节机制仍不太清楚。钙信使参与调控蛋白质的可逆磷酸化已被证实,但对蛋白磷酸化的下游事件还不清楚,此时胞内信号又是通过何种途径将信号继续传递下去。这一系列问题仍应进一步探讨。除此之外,植物信号转导过程是不同信号途径交互作用和相互影响所形成的信号网络,越来越多的学者采用“cross-talk”来描述这种关系。因此在研究钙信号时,要注意逆境下钙信使系统与其它信使系统的关系。相信随着研究技术方法的进步和研究的不断深入,植物钙信号转导途径中所存在的这些问题一定会逐步得到解决。同时,钙信号转导的研究成果应用于生产活动也具有重要的实践意义。

参考文献

[1] 顾永清. 钙调素的生理功能[J]. 生物学通报, 1994, 29(10): 12-14.
[2] Puovrab B W, Reddy A S N. Calcium and signal transduction in plants[J]. Crit Rev Plant Sci, 1993, 12(3): 185-211.
[3] Zrdmsky R E. Calmodulin and calmodulin-binding proteins in plants[J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1998, 49: 697-725.
[4] Bush D S. Calcium regulation in plant cell and its role in signaling[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1995, 46: 95-137.

[5] Lam C H B, Xing T, Higgins V J, et al. Effect of race-specific elicitors of *cladosporium fulvum* on the tomato plasma membrane Ca^{2+} -ATPase[J]. Physiol and Mol Plant Pathology, 1998, 52: 309-321.
[6] Sanders D, Brownlee C, Harper J F. Communicating with calcium[J]. Plant Cell, 1999(11): 691-706.
[7] White P H. Calcium channels in higher plants[J]. Biochim Biophys Acta, 2000, 171: 189.
[8] 尚忠林, 孙大业. 植物细胞内的钙通道[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38: 625-630.
[9] Demidchik V, Bowen H C, Bathuis F J M, et al. Arabidopsis thaliana root non-selective cation channels mediate calcium uptake and are involved in growth[J]. Plant J, 2002, 32: 799-808.
[10] White P J, Broadley M R. Calcium in plant[J]. Ann Bot, 2003, 92: 487-511.
[11] Thuleau P, Ward J M, Ranjeva R, et al. Voltage-dependent calcium-permeable channels in the plasma membrane of a higher plant cell[J]. EMBO J, 1994, 13: 2970-2975.
[12] White P J, Bowen H C, Demidchik V, et al. Genes for calcium-permeable channels in the plasma membrane of plant root cells[J]. Biochim Biophys Acta, 2002, 1564: 99-309.
[13] Pei Z M, Murata Y, Benning G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic signaling in guard cells[J]. Nature, 2000, 406: 731-734.
[14] Murata Y, Pei Z M, Mori I C, et al. Absciscic acid activation of plasma membrane Ca^{2+} channels in guard cells requires cytosolic NADPH and is differentially disrupted upstream and downstream of reactive oxygen species production in *abi-1* and *abi-2* protein phosphatase 2 C mutants[J]. Plant Cell, 2001, 13: 2513-2523.
[15] Stoelzel S, Kagawa T, Waela M, et al. Blue light activates calcium-permeable channels in Arabidopsis mesophyll cells via the phototropin signaling pathway[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100: 1456-1461.
[16] Pickard B G, Ding J P. The mechanosensory calcium-selective ion channel, key component of a plasmalemmal control centre[J]. Plant Physiol, 1993, 20: 439-459.
[17] Muir S R, Sanders D. Inositol 1,4,5-trisphosphate-sensitive Ca^{2+} release across nonvacuolar membranes in cauliflower[J]. Plant Physiol, 1997, 114: 1511-1521.
[18] Franklin-Tong V E, Drobak B K, Allan A C, et al. Growth of pollen tubes of *Papaver rhoeas* is regulated by inositol 1,4,5-trisphosphate[J]. Plant Cell, 1996, 8: 1305-1321.
[19] Allen G J, Sander D. Vacuolar ion channels of higher plants[J]. Adv Bot Res, 1997, 25: 218-252.
[20] Woo S K, Dahl S C, Handler J S, et al. Bidirectional regulation of tonicity-responsive enhancer binding protein in response to changes in tonicity[J]. Am J Physiol, 2000, 278: 1006-1012.
[21] Evans D E, Williams L E. P-type calcium ATPase in higher plants-biochemical, molecular and functional properties[J]. Biochim Biophys Acta, 1998, 1376: 1-25.
[22] Blackford S, Rea P A, Sanders D. Voltage sensitivity of $\text{H}^{+}/\text{Ca}^{2+}$ antiport in higher plant tonoplast suggests a role in vacuolar calcium accumulation[J]. J Biol Chem, 1990, 265: 9617-9620.
[23] Kassi N, Muto S. Ca^{2+} pump and $\text{H}^{+}/\text{Ca}^{2+}$ antiporter in plasma membrane vesicles isolated by aqueous two-phase partitioning from maize leaves[J]. Member Biol, 1990, 114: 133-142.
[24] Kamiya T, Maeshima M. Residues in internal repeats of the rice Cation/

- H⁺ exchanger are involved in the transport and selection of cations[J]. J Biol Chem, 2004, 279(1):812-819.
- [25] Shabala S. Ionic and osmotic components of salt stress specifically modulate net ion fluxes from bean leaf mesophyll [J]. Plant Cell Environ, 2000, 23:825-837.
- [26] Ko J H, Lee S H. Role of calcium in the osmoregulation under salt stress in *Dunaliella salina*[J]. Plant Biol, 1995, 38:243-250.
- [27] 葛瑛, 高潮, 夏激宇, 等. 氯化钙在提高玉米抗盐性方面的作用[J]. 东北农业大学学报, 2004, 35(3):281-284.
- [28] Luit AHvd, Olivan C, Haley A, et al. Distinct calcium signaling pathways regulate calmodulin gene expression in tobacco[J]. Plant J, 1999, 21:705-714.
- [29] Jian L C, Li J H, Chen W B, et al. Ahlstrand GG. Cytochemical localization of calcium and Ca²⁺-ATPase activity in plant cells under chilling stress; a comparative study between the chilling-sensitive maize and the chilling-insensitive winter wheat[J]. Plant Cell Physiol, 1999, 40:1061-1071.
- [30] Shabala S, Shabala L. Kinetics of net H⁺, Ca²⁺, K⁺, Na⁺, NH₄⁺ and Cl⁻ fluxes associated with post-chilling recovery of plasma membrane transporters in *Zea mays* leaf and root tissues[J]. Physiol Plant, 2002, 114:47-56.
- [31] 张侠, 尹海波, 熊冬金, 等. 植物热激蛋白 70[J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(4):500-504.
- [32] Gao H B, Chen G L, Han L H, et al. Calcium influence on chilling resistance of grafting eggplant seedlings[J]. Plant Nutrition, 2004, 27:1327-1339.
- [33] 陈贵林, 贾开志. 钙和钙调素拮抗剂对高温胁迫下茄子幼苗抗氧化系统的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(1):197-202.
- [34] 王凤茹, 张晓红. 干旱逆境下小麦幼苗细胞叶绿体内钙离子浓度变化的电镜细胞化学研究[J]. 电子显微学报, 2002, 21(2):106-109.
- [35] 杨根平, 高向阳, 荆家海. 水分胁迫下钙对大豆叶片光合作用改善效果[J]. 作物学报, 1995, 21(6):711-716.
- [36] Knight H, Brandt S, Knight M R. A history of stress alters drought calcium signaling pathway in *Arabidopsis*[J]. Plant J, 1998, 16:681-687.
- [37] Dombrowski J E, Bergey D R. Calcium ions enhance systemin activity and play an integral role in the wound response[J]. Plant Science, 2007, 172:335-344.
- [38] Haley A, Russell A J, Wood N, et al. Effects of mechanical signaling on plant cell cytosolic calcium[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1995, 92(10):4124-4128.
- [39] Maffei M, Bossi S, Spiteller D, et al. Effects of feeding *Spodoptera litoralis* on lima bean leaves. I. Membrane potentials, intracellular calcium variations, oral secretions, and regurgitate components[J]. Plant Physiol, 2004, 134:1752-1762.
- [40] Smith C J, Newton R P. Plant host-pathogen interaction elicitation of phenylalanine ammonia lyase activity and its mediation by Ca²⁺ [J]. Biochem Soc Transac, 1989, 16(8):1068-1070.
- [41] 毛爱军. 钙和钙调素参与小叶锈菌互作的初步研究[D]. 石家庄:河北农业大学硕士学位论文, 1995.

Regulation of Ca²⁺ Signaling in Plant Cell Acclimation to Stresses

ZHOU Yan-chao, SHEN Ying-bai

(College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: The Ca²⁺ signaling molecular plays an important role in the plant cell signaling system. In recent years, people are paying more and more attention to the research of calcium signals, which involves the production, transduction and targets of calcium signals. The latest studied on the existed modes, the origination, ending and regulation of Ca²⁺ in stresses were reported in this paper.

Key words: Ca²⁺; signaling transduction; stress

棚室育菜苗要防“戴帽”

温室、大棚蔬菜育苗时常常会发生幼苗出土后种皮夹住子叶不脱落的现象,俗称“戴帽”。菜苗“戴帽”会影响植株光合作用,使幼苗营养不良,逐渐变成弱苗或病苗,降低蔬菜产量和品质。菜苗“戴帽”的原因主要是播种时盖土太薄,播种后不及时加盖农膜,幼苗顶土后过早揭去农膜,或在晴天中午揭去农膜,使种皮在脱落前变干。另外,种子成熟度差、陈年种子以及受病虫害浸染的种子,由于生长力弱,往往也会出现“戴帽”现象。为了防止幼苗“戴帽”,

播种前一定要浇透底水,播后盖土厚度要适宜,并在上面及时覆膜,让种子从发芽到出苗,始终处于湿润状态,以保持种皮柔软,容易脱落。幼苗刚刚出土时,如果发现表土过于干燥,可适当喷水,或在上薄薄地撒一层湿润的草炭土或细土,使种皮保持湿润,以利于脱皮。值得注意的是,幼苗“戴帽”不可用手去剥,以免伤害幼苗子叶或感染病菌,可用已经在室内晾 30 h 以上的水喷雾,使种皮自行脱落。