

## 植物响应钙离子胁迫的研究进展

檀龙颜\*, 马洪娜

贵阳中医学院药学院, 贵阳550025

**摘要:** 钙离子在植物生长发育过程中具有重要作用。然而, 在喀斯特地区, 过多的钙离子能够抑制植物的生长、降低作物的产量、限制植物群落的分布, 给农业生产和生物多样性带来严重影响。近年来, 研究表明植物可通过多种方式抵抗钙离子胁迫。例如, 富集钙离子、排出钙离子、渗透调节、抗氧化酶调节、固醇甲基转移酶调节, 以及增强光合特性等。本文总结了钙离子胁迫对植物生长发育的影响和植物抵抗钙离子胁迫的分子机制等方面的最新研究进展。

**关键词:** 植物; 钙离子胁迫; 分子机制; 喀斯特地区

钙离子作为植物必需的矿质元素是植物生长发育的重要调节因子, 也是植物细胞壁结构的重要组分(Hepler 2005), 同时钙离子作为液泡内的渗透保护物质具有维持细胞膜稳定和细胞内离子平衡等功能(Al-Whaibi等2010; Gilliam等2011; Dodd等2010; Dayod等2010)。此外, 钙离子是植物细胞响应环境变化的重要信号分子。但胞质中钙离子浓度需要维持在较低的水平, 因高浓度的钙离子能够干扰植物细胞的正常生理功能(De Silva等1996)。植物细胞对钙离子的吸收与土壤溶液中钙离子的量是成正比的, 富含钙离子的土壤会导致细胞对钙离子的吸收量超过细胞本身所需要的量(White和Broadley 2003)。研究表明, 高浓度钙离子能够抑制种子萌发、影响植物的光合作用、降低植物生长特性(White和Broadley 2003; Song等2011; Chan等2003; 相辉等2003; 李青云等2006; 龙明华等2005), 从而抑制植物的生长, 甚至限制植物群落的分布(Wu等2011)。在细胞水平上, 钙离子胁迫能够干扰依赖钙离子的信号系统、造成以磷酸为基础的能量代谢紊乱、影响微骨架动力学等(Bush 1995; Hepler 1994; Webb 1999)。植物细胞中钙离子含量增加的失控将导致细胞功能紊乱或死亡(Wu等2011)。因此, 保持植物体细胞内钙离子含量的平衡对植物的正常生长具有重要作用, 特别是生长在高浓度钙离子环境中的植物必须具备相应的生理机制避免对钙离子的过量吸收(Borer等2012)。

喀斯特地貌约占世界陆地面积的12% (Wang等1999)。在中国, 约1/3的陆地属于喀斯特地貌(袁道先 2001), 喀斯特生态系统主要表现为裸露的石灰岩(曹建华等2004)。喀斯特地区土壤中的钙离

子非常丰富, 含量是酸性土壤的3倍以上(Yuan 2001; 曹建华等2003)。在壤砂土中钙元素含量约为300 mg·kg<sup>-1</sup>, 淤泥中钙元素含量约为650 mg·kg<sup>-1</sup>, 黏土中钙元素含量约为700 mg·kg<sup>-1</sup> (Gunter和Palta 2008), 而中国贵州省典型喀斯特地区的土壤钙元素含量约为1 500 mg·kg<sup>-1</sup> (Li等2014a)。在喀斯特地区, 钙离子胁迫能够显著抑制许多植物的生长、农作物的产量、植物种类和群落的分布(Dayod等2010; White和Broadley 2003; Hirschi 2009; Falkengren-Grerup等1995)。尽管如此, 在喀斯特地区存在其特有的优势种, 如具有较强的钙离子富集能力的喜钙型植物、钙离子含量受土壤交换钙离子含量影响的随遇型植物、以及钙离子含量受土壤钙离子含量影响较小的低钙型植物等, 表明这些优势种存在特殊的钙离子适应机制(姬飞腾等2009)。因此, 研究喀斯特地区植物适应钙离子胁迫的机制、培育耐受钙离子胁迫的农作物及重要经济作物品种将有助于这些地区可持续农业、生态和经济的发展, 同时对山区石漠化治理和生态恢复等方面有着重要的理论和实践意义。

刘刚等(2015)研究发现细胞内钙离子浓度的升高主要源于细胞外钙离子的内流。尽管细胞器为细胞内重要的钙离子储存场所, 但高浓度的钙离子超过细胞器的储存极限则与磷酸根离子结合形成沉淀, 进而影响细胞的功能(郑远和陈兆进2015)。因此, Lee (1998)认为维持细胞中较低钙离

收稿 2017-04-18 修定 2017-06-12

资助 贵阳中医学院博士启动基金(2015)、贵州省贵阳中医学院院士工作站(黔科合院士站2014-4013)和国家苗药工程技术研究中心(2014FU125Q09)。

\* 通讯作者(E-mail: lytan1982@126.com)。

子浓度是植物适应富含钙离子土壤的关键特性。近年来, 学者们研究了钙离子胁迫下多种植物的生长发育特性, 从不同角度阐述了植物抵御钙离子胁迫的分子机制。本文从钙离子胁迫对植物的影响以及植物抵御钙离子胁迫的分子机制方面进行系统的总结, 同时对该领域存在的问题和前景进行探讨。

## 1 钙离子胁迫对植物的影响

钙离子胁迫能够抑制植物的生长, 影响植物形态和生理特性。Cai和Gao (2011)研究发现污水淤泥中的高浓度( $92.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )钙离子能够明显抑制萝卜(*Raphanus sativus*)种子萌发及初生根的生长。Al-Whaibi等(2010)用不同浓度( $0\sim 100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )的 $\text{CaCl}_2$ 溶液处理蚕豆(*Vicia faba*)幼苗发现,  $60 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 为蚕豆幼苗生长的最适浓度。在 $80$ 和 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度处理下, 幼苗植株高度、苗地上部分的干重和鲜重、根的干重等与 $60 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下的幼苗相比显著降低(Al-Whaibi等2010)。在根的鲜重方面,  $80 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下与 $60 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下相比无明显差异, 但 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下根的鲜重与 $60 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下相比明显降低, 而根的长度和数量在3种处理浓度下无明显差异(Al-Whaibi等2010)。在MS培养基中添加不同浓度钙离子发现, 凤梨科植物*Aechmea blanchetiana*幼苗生长的最适钙离子浓度为 $9.38 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , 但在较高钙离子浓度( $12 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )存在时, 该植物幼苗的干重和鲜重显著降低(Kanashiro等2009)。同时, 在添加不同浓度钙离子的MS培养基中培养土人参(*Talinum paniculatum*)种子时发现, 在 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 钙离子培养下, 萌发所需时间为10 d, 萌发率为74%, 平均株高最高可达4.28 cm, 平均叶片数最多接近12片, 而在 $30 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 钙离子培养下, 萌发时间延长到48 d, 萌发率降低为11%, 平均株高最高仅为1.79 cm, 平均叶片数最多仅为2片, 且根和叶的干、鲜重在该浓度培养下均达到最低值(江富成等2012)。Ahire等(2014)用含不同浓度 $\text{CaCl}_2$  ( $0$ 、 $50$ 、 $100$ 、 $150$ 、 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )的液体MS培养基培养假马齿苋(*Bacopa monnieri*)苗28 d后, 与对照组相比, 苗的数量、长度、鲜重和干重均随着处理浓度的增加逐渐下降。此外, 用含 $\text{CaCl}_2$ 培养基分别培养印度人参(*Withania somnifera*)苗( $0$ 、 $50$ 、 $100$ 、 $200$

$\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )和愈伤组织( $0$ 、 $25$ 、 $50$ 、 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )发现, 在 $50$ 和 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下苗呈现失绿和矮小等特征, 而在 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下苗发生坏死现象, 且愈伤组织在 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下全部死亡(Sabir等2012)。这些研究结果表明, 过量的钙离子会从多方面影响植物的形态和生理特性。

## 2 植物抵抗钙离子胁迫的机制

### 2.1 通过富集方式适应高浓度钙离子环境

植物具有通过富集钙离子的方式抵抗钙离子胁迫的机制, 植物细胞可将胞液中的钙离子运输到液泡、内质网、线粒体、质体和细胞壁, 并通过 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 逆向转运蛋白和 $\text{Ca}^{2+}$ -ATPases将钙离子储存起来(Bush 1993; Harper 2001; Pittman和Hirschi 2003; Volk等2004)。Li等(2014b)发现苦苣苔科植物吊石苣苔(*Lysionotus pauciflorus*)能够耐受 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 根际钙离子浓度, 而旋蒴苣苔(*Boea hygrometrica*)能够耐受 $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的根际钙离子浓度。钙离子分布分析显示吊石苣苔可能是通过栅栏组织细胞的叶绿体积累钙离子, 而旋蒴苣苔可能是通过栅栏组织细胞和海绵组织细胞积累钙离子的方式应对钙离子胁迫(Li等2014b)。同时, Islam和Kawasaki (2014)也发现在高浓度钙离子含量的培养基中, 芋头(*Colocasia esculenta*)初生根皮层薄壁组织中的钙离子含量显著升高。生理学和生物化学研究表明草酸钙的形成在调节钙离子浓度方面具有重要作用, 而草酸钙晶体的大小和数量作为植物响应外界环境钙离子浓度的一项重要指标已经在多种植物中被证实(Nakata 2012; Kuo-Huang和Zindler-Frank 1998; Mazen等2003; Faheed等2013; Pennisi和McConnell 2001a, b)。研究表明, 水浮莲(*Pistia stratiotes*)中过量的钙离子会以草酸钙晶体的形式储存起来(Volk等2002)。Mazen等(2003)也发现提高培养基中的钙离子含量后浮萍(*Lemna minor*)中草酸钙晶体迅速形成。此外, Wu等(2006)发现与在低钙离子含量的培养液中相比, 高钙离子含量培养液中鸡桑(*Morus australis*)叶片的草酸钙晶体含量显著升高。这些结果均表明, 草酸钙具有调节植物在高浓度钙离子环境中钙离子平衡的功能(Franceschi和Nakata 2005)。尽管如此, 当草酸钙晶体过多的时候, 必须通过相应的机制排出。

## 2.2 表皮结构参与钙离子的排出

植物可通过表皮结构排出过量的钙离子。研究表明,在喜钙植物山萝卜菊(*Centaurea scabiosa*)和蒲公英属植物*Leontodon hispidus*分离表皮结构的培养基中,游离钙离子的增加可使气孔关闭(De Silva和Mansfield 1994)。但在土壤根际增加钙离子浓度时,叶片的气孔导度、呼吸速率、净光合速率以及胞间CO<sub>2</sub>浓度等并没有受到较大的影响,表明这两种钙生植物具有阻止保卫细胞附近钙离子含量达到损伤或者紊乱的调节钙离子分布的机制(De Silva和Mansfield 1994)。在高浓度根际钙离子条件下,鼠耳芥(*Arabidopsis halleri*) (Zhao等2000)和烟草(*Nicotiana tabacum*) (Wagner等2004; Choi等2001)在叶片腺体和毛状体中形成层草酸钙晶体,而在黄羽扇豆(*Lupinus luteus*)中,钙离子通过木质部汁液运输到叶肉细胞,并储存到气孔保卫细胞附近的叶肉细胞中(De Silva等1994)。由于木质部汁液通过表皮运输到气孔细胞,所以表皮细胞及其附属物中草酸钙的形成有助于降低质外体的钙离子浓度(Ruiz和Mansfield 1994)。X射线显微分析显示,山萝卜菊和*L. hispidus*叶肉细胞的海绵组织及栅栏组织能够积累钙离子,而表皮的毛状体能够排出钙离子,即叶肉细胞的栅栏组织和海绵组织是最初的钙离子储存部位,毛状体将钙离子排出到细胞表面(De Silva等1996)。同时,用臭氧处理*L. hispidus*时发现,叶片毛状体对钙离子的螯合能力下降、叶片毛状体端部细胞中钙离子含量下降、保卫细胞及其他叶组织中钙离子含量升高(De Silva等2001)。所以毛状体能够以阻止钙离子运输到气孔细胞的方式来调节气孔的稳态(De Silva等1996, 2001)。Wu等(2011)通过激光共聚焦显微镜和能量弥散X射线谱观察金银花(*Lonicera confusa*)不同发育阶段叶片的亚显微结构发现,与钙离子含量低的土壤中培养的植株叶片相比,富含钙离子的土壤培养的植株叶片随着腺体和毛状体的发育钙离子含量逐渐增加,当叶片中钙离子达到饱和时,钙离子通过金银花叶片的气孔排出体外。此外, Islam和Kawasaki (2015)研究发现,芋头在高浓度钙离子溶液处理下,可通过叶片水孔吐水的方式排出过量的钙离子。以上研究结果表明植物叶片的表皮结构能够调节富含钙离子土壤中生长植物细胞的钙离子水平。

## 2.3 通过合成渗透调节物质应对钙离子导致的胞外失水

植物细胞可通过合成渗透调节物质降低细胞的水势,以阻止细胞水分的过度损失,从而维持细胞的渗透平衡(华智锐和李小玲2017)。研究显示,在80和100 mmol·L<sup>-1</sup>浓度CaCl<sub>2</sub>溶液处理下,蚕豆幼苗相对含水量与60 mmol·L<sup>-1</sup>处理浓度下的幼苗相比显著降低(Al-Whaibi等2010)。表明胞外高浓度钙离子导致胞外水势的降低,进而造成细胞水分的外流。王传明和乙引(2014)研究发现,喜钙植物单性木兰(*Kmeria septentrionalis*)和伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)、随遇植物青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)在30 mmol·L<sup>-1</sup>及以上钙离子浓度处理下叶片的相对含水量开始显著降低,而嫌钙植物华山松(*Pinus kwangtungensis*)的叶片相对含水量在20 mmol·L<sup>-1</sup>及以上钙离子浓度处理下开始显著降低。与嫌钙植物相比由于喜钙植物和随遇植物具有较高的钙离子吸收能力,所以在较高浓度的钙离子条件下才表现出显著的细胞失水。这可能是喜钙植物和随遇植物在喀斯特地区具有较强适应性的一个因素。用不同浓度(0~240 mmol·L<sup>-1</sup>)的CaCl<sub>2</sub>溶液处理尖叶提灯藓(*Mnium cuspidatum*)、石地钱(*Reboulia hemisphaerica*)、青藓(*Brachythecium albicans*) 3种苔藓植物配子体发现,与对照组(0 mmol·L<sup>-1</sup>)相比,40 mmol·L<sup>-1</sup>浓度处理下可溶性糖和脯氨酸含量有轻微下降;但是随着钙离子浓度超过40 mmol·L<sup>-1</sup>,可溶性糖和脯氨酸含量急剧上升(项俊等2010)。此外,用不同浓度CaCl<sub>2</sub> (0、50、100、150、200 mmol·L<sup>-1</sup>)的液体MS培养基培养假马齿苋苗28 d后发现,与对照相比,含水量随处理浓度增加而逐渐下降;脯氨酸含量在50~150 mmol·L<sup>-1</sup>之间逐渐增加,在200 mmol·L<sup>-1</sup>处理浓度下含量低于150 mmol·L<sup>-1</sup>处理,但高于100 mmol·L<sup>-1</sup>处理;甜菜碱含量在50和100 mmol·L<sup>-1</sup>处理浓度下无明显差异,但明显高于对照组,但在150和200 mmol·L<sup>-1</sup>处理浓度下,甜菜碱含量逐渐升高,且显著高于100 mmol·L<sup>-1</sup>处理浓度下的含量;总可溶性糖的含量也是随着处理浓度的增加而增加(Ahire等2014)。Sabir等(2012)用含CaCl<sub>2</sub>培养基分别培养印度人参苗(0、50、100、200 mmol·L<sup>-1</sup>)和愈伤组织(0、25、50、100 mmol·L<sup>-1</sup>)发现,苗的相对含水量随处理浓度的增加逐渐下降,脯氨酸含量与对



照组相比均显著增加, 而愈伤组织仅在 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下显著升高。这些结果表明, 在高浓度钙离子条件下, 可溶性糖、脯氨酸和甜菜碱等重要的渗透调节物质含量显著提高。而渗透调节物质含量的提高能够有效地降低细胞水势、增强吸水功能, 进而抵抗由于高浓度钙离子造成的细胞失水(华智锐和李小玲2017)。

#### 2.4 通过抗氧化酶系统调节钙离子诱导的氧化性损伤

在逆境胁迫下, 植物可以通过抗氧化酶系统中的酶清除活性氧自由基并降低其对细胞的氧化性损伤。在较高浓度外源钙离子处理条件下, 单性木兰、伞花木、青冈栎和华山松的过氧化物酶(peroxidase, POD)活性随钙离子浓度升高表现出明显的上升趋势(王传明和乙引2014)。此外, 用不同浓度( $0\sim 50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )的 $\text{CaCl}_2$ 溶液处理喜钙植物云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)和嫌钙植物油茶(*Camellia oleifera*)一年生苗, 也得到了相似的结果(张宇斌等2008)。短期 $\text{CaCl}_2$ 溶液处理时, 云贵鹅耳枥叶片在低于 $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时POD活性升高不明显, 在超过 $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度后POD活性显著提高, 而油茶叶片中POD活性随处理浓度的增加而增加, 且在每个处理浓度下油茶叶片POD活性均低于云贵鹅耳枥叶片POD活性至少2个数量级(张宇斌等2008)。从处理时间上看, 油茶叶片在最长处理时间和最大处理浓度时POD活性最大, 而云贵鹅耳枥叶片在低于 $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度时POD活性变化不明显, 在高于 $20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度时, 短时间达到最大, 随后降低并趋于平稳(张宇斌等2008)。POD是植物中一种重要的抗氧化酶, 能催化由 $\text{H}_2\text{O}_2$ 或有机过氧化物参与的氧化还原反应(张宇斌等2008)。因此, 钙离子胁迫条件下, POD能清除植物内的活性氧, 使植物免受伤害。Ahire等(2014)用不同浓度 $\text{CaCl}_2$  ( $0$ 、 $50$ 、 $100$ 、 $150$ 、 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )的液体MS培养基培养假马齿苋苗28 d后发现,  $0\sim 100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下, 苗中丙二醛(malondialdehyde, MDA)的含量无明显差异, 但是随着处理浓度的进一步升高, MDA的含量显著增加; 超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性在 $0\sim 100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下, 随着处理浓度的升高活性逐

渐增加, 但是随着处理浓度的升高二者活性逐渐降低, 且均低于 $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下的活性; 在 $0$ 和 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下, 抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活性无明显差异, 在 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下APX活性显著升高, 但 $150$ 和 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下, APX活性逐渐降低, 且均低于 $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下的活性; 在 $0\sim 100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下, 谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)随着处理浓度的升高活性逐渐增加,  $150$ 和 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下, GPX活性无明显差异, 但高于 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下的活性, 而低于 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下的活性。MDA是脂质过氧化的产物(Ahire等2014), 其含量的升高及几种抗氧化酶活性的变化表明钙离子胁迫导致了活性氧的产生, 进而对脂质造成了氧化性损伤。此外, Sabir等(2012)用含 $\text{CaCl}_2$ 培养基分别培养印度人参苗( $0$ 、 $50$ 、 $100$ 、 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )和愈伤组织( $0$ 、 $25$ 、 $50$ 、 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )发现, 苗和愈伤组织在钙离子胁迫下MDA的含量均显著升高, 且苗中CAT、APX、GPX、多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)活性均随处理浓度的升高而升高, 而愈伤组织中各酶活性在 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理浓度下表现出显著升高的特性。以上结果表明, 在钙离子胁迫下, 抗氧化酶的活性升高有利于清除钙离子诱导产生的过多的活性氧自由基, 保护细胞免受氧化性损伤, 进而增强对钙胁迫环境条件的适应。

#### 2.5 通过固醇甲基转移酶(sterol methyltransferase, SMT)调节钙离子胁迫下膜的完整性

在拟南芥植物中, 过表达定位于内质网的HSP-90.7能够增强转基因植物对高浓度钙离子胁迫的抗性(Song等2009; Chong等2015), 而酵母双杂交试验发现, SMT2与HSP90.7直接相互作用(Chong等2015)。拟南芥固醇甲基转移酶SMT1突变体植物*smt1*根在钙离子胁迫下表现出敏感特性, 且SMT1能够增强植物对钙离子胁迫的抗性(Diener等2000)。此外, 在单细胞绿藻*Chlamydomonas reinhardtii*中, SMT1在光氧化胁迫、氮、铁和硫缺乏条件下均表达上调(Hernández-Torres等2016; Ledford等2004)。Sulkarnayeva等(2014)研究发现春小麦(*Triticum aestivum*)幼苗的根在冷胁迫、机械损伤和氧化胁

迫条件下, *SMT1*的表达量均显著上调。蛋白质组研究显示, 盐胁迫下水稻(*Oryza sativa*)根中*SMT1*表达量上调(Li等2011), 同时在磷缺乏的条件下玉米(*Zea mays*)根中*SMT1*表达量上调(Li等2007)。*SMT1*通过在固醇前体环阿乔醇的C24位添加一个甲基来催化固醇合成的第一步, *SMT2*参与固醇合成后面的步骤(Carland等2010)。*SMT1*在光氧化胁迫下表达上调, 预示着由于脂质过氧化造成的膜损伤(Ledford等2004)。氧化胁迫下, 细胞内产生活性氧自由基, 脂质氧化产物积累, 干扰膜的完整性(Sulkarnayeva等2014)。*SMT*可能参与胁迫条件下植物固醇的合成, 进而能够影响膜的完整性(Sulkarnayeva等2016)。因此, *SMT*可能是通过调节膜的完整性增强对钙离子胁迫的抗性。

## 2.6 通过增强光合特性抵抗钙离子胁迫

过量的根际钙离子会严重损害植物的光合特性, 钙离子胁迫造成叶绿素含量降低可能是由于离子平衡的打破限制了铁离子向原卟啉分子的运输(Agastian等2000)。研究表明, 蚕豆苗中叶绿素a、全部叶绿素的含量在不同CaCl<sub>2</sub>溶液处理浓度(60、80、100 mmol·L<sup>-1</sup>)下, 随着处理浓度的升高而显著降低, 而叶绿素b含量在80和100 mmol·L<sup>-1</sup>处理浓度下相似, 但均显著低于60 mmol·L<sup>-1</sup>处理浓度下含量(Al-Whaibi等2010)。在添加不同浓度钙离子的MS培养基中培养土人参幼苗发现, 叶片中叶绿素a和叶绿素b的含量在1 mmol·L<sup>-1</sup>浓度钙离子培养下均最高, 分别为1和0.15 mg·g<sup>-1</sup>, 但在30 mmol·L<sup>-1</sup>钙离子浓度的培养下, 分别为0.43和0.07 mg·g<sup>-1</sup>(江富成等2012)。罗绪强等(2013)分别用浓度为4(模拟酸性土中交换态钙含量)、30、100(模拟石灰土中交换态钙含量)、200 mmol·L<sup>-1</sup>的钙离子营养液沙培石灰土专属种柳叶蕨(*Cyrtogonellum fraxinellum*)和酸性土专属种薄叶双盖蕨(*Diplazium pinfaense*), 分析了柳叶蕨和薄叶双盖蕨对土壤高钙离子环境的光合特征。柳叶蕨和薄叶双盖蕨分别在30和4 mmol·L<sup>-1</sup>的钙离子浓度下达到最高日净光合速率, 且随钙离子浓度的升高, 柳叶蕨和薄叶双盖蕨的叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度总体均呈下降趋势, 但柳叶蕨降幅相对平缓(罗绪强等2013)。表明柳叶蕨具有较高的抗钙离子胁迫能力, 但是高浓度的钙离子对其光合特性也产

生较为明显的抑制作用。柳叶蕨和薄叶双盖蕨叶片气孔导度与胞间CO<sub>2</sub>浓度均呈显著负相关, 说明光合作用强度的降低受非气孔限制因素的影响(罗绪强等2013)。此外, 用含不同浓度CaCl<sub>2</sub> (0、50、100、150、200 mmol·L<sup>-1</sup>)的液体MS培养基培养假马齿苋苗28 d后, 与对照组相比, 随着处理浓度的增加苗中叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量均逐渐下降(Ahire等2014)。Sabir等(2012)用含CaCl<sub>2</sub>培养基分别培养印度人参苗(0、50、100、200 mmol·L<sup>-1</sup>)也发现, 叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量均随处理浓度的增加逐渐下降。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)野生型植株在添加高浓度钙盐的培养基培养下, 核基因*IRT1* (At4g19690)表达上调(Chan等2008)。而且, 拟南芥*irt1-1*突变体植株需在添加铁离子的基质中才能同野生型一样生长, 且叶中的色素和类囊体蛋白发生显著变化, 此外叶绿体光合电子传递链受到严重损伤, 表明*IRT1* (iron transporter 1)主要调节叶绿体中铁离子的运输和离子稳态(Varotto等2002)。所以, *IRT1*的表达上调可能增加铁离子的吸收有利于增强植物的光合特性, 进而增强对钙胁迫的抗性。

## 2.7 其他机制

许多细胞器上的钙离子转运需要氢离子的直接协同作用(Sze等1999; Gaxiola等2002)。*CAX1* (calcium exchanger 1)和*CAX3*是定位于液泡膜上的2种重要Ca<sup>2+</sup>/H<sup>+</sup>逆向转运蛋白, *CAX1* (At2g38170)主要在叶片中表达, 而*CAX3* (At3g51860)主要在根中表达(Cheng等2005)。用80 mmol·L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub>处理拟南芥植物16 h后, *CAX1* RNA的表达量增加12倍以上, 其响应钙离子的增加为剂量依赖的方式(Hirschi 1999)。拟南芥在添加高浓度钙离子的培养基培养下, *CAX3*表达上调(Chan等2008), 且*cax3*突变体植物对钙离子胁迫表现出超敏感性, 而*cax1/cax3*双突变体比单突变体表现出更高的钙离子胁迫敏感性(Cheng等2005)。此外, 植物可能通过调控环化核苷酸门控通道(cyclic nucleotide-gated channel 2, CNGC2)以适应高钙胁迫环境(Clough等2000)。CNGC2结构包含6个跨膜结构域、1个孔区域、1个环化核苷酸结构域及1个钙调素结合结构域, 主要生理学功能是介导钙离子、钾离子等阳离子进入细胞(Clough等2000;

Leng等1999)。Chan等(2003)发现拟南芥*cngc2*缺失突变体对外源钙离子浓度的增加表现出专一性的敏感。在添加20 mmol·L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub>的MS培养基上培养拟南芥*cngc2-1*和*cngc2-2*突变体植物12 d, 突变体植物从形态上看比相同培养基上培养的野生型植株小很多(Chan等2003)。且在不同浓度(10、20和30 mmol·L<sup>-1</sup>) CaCl<sub>2</sub>的MS培养基上培养拟南芥*cngc2-1*和*cngc2-2*突变体植物6周后, 突变体植物的鲜重与野生型相比随着处理浓度的增加显著降低(Chan等2003)。而在不同浓度NaCl胁迫下, 突变体植物与野生型相比鲜重无明显变化(Chan等2003)。此外, 在添加10、20和30 mmol·L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub>的MS培养基上培养拟南芥野生型和*cngc2*突变体2个月后, 突变体与野生型相比植株矮小且不产或仅产少数种子, 表明*cngc2*突变体植物的营养生长和生殖生长均受到钙胁迫的影响(Chan等2003)。以上研究结果表明, Ca<sup>2+</sup>/H<sup>+</sup>逆向转运蛋白和环化核苷酸门控通道在调节钙离子平衡方面可能具有重要作用。

### 3 问题和展望

钙离子是植物生长发育所必需的矿质元素, 在细胞的结构及细胞各生理生化代谢过程中具有重要作用。同时, 钙离子也是植物细胞响应外界环境变化信号转导过程中重要的信号分子。尽管如此, 高浓度的钙离子会产生细胞毒性, 进而抑制植物的生长发育。迄今为止, 钙离子作为信号分子的研究较多, 而将钙离子作为植物生长胁迫因素的研究较少。对植物抵抗高浓度钙离子胁迫机制的研究还处于起步阶段, 许多问题尚未解决。首先, 在不同土壤钙离子浓度条件下, 对于不同植物而言钙离子是作为信号分子发挥作用还是作为胁迫因子产生伤害目前并没有明确区分的标准。其次, 在可能的植物抗钙离子胁迫机制中, 叶表皮结构分泌的触发机制是什么。而且, 尽管许多细胞器可以作为钙离子的储存场所, 但是高浓度钙离子胁迫条件下, 细胞器储存和转移钙离子的代谢过程尚不明确。此外, 参与调节钙离子平衡的途径仍需进一步探索。石灰土是中国西南喀斯特地区分布最广的土壤, 因对母岩化学性质的继承钙离子含量普遍较高, 高浓度的钙离子严重制约着多种植物在该地区的生长发育。但是, 喀斯特地区有其特有的植物种类, 这些物种能够在高钙

离子的环境下很好的生存, 究竟在生理和分子层面与一般的植物有什么差别? 这是一个非常值得深入研究的方向。因此, 应对喀斯特地区特有植物的适应性进行研究。此外, 植物应对钙离子胁迫环境涉及对钙离子的吸收、转运、积累、排出等各个环节。因而, 从多角度研究植物对土壤高浓度钙离子环境适生的分子机制, 将有助于改善植物的生长发育, 同时为恢复喀斯特地区的植被及荒漠化治理提供重要帮助。

### 参考文献

- Agastian P, Kingsley SJ, Vivekanandan M (2000). Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38 (2): 287–290
- Ahire ML, Laxmi S, Walunj PR, Kishor PBK, Nikam TD (2014). Effect of potassium chloride and calcium chloride induced stress on *in vitro* cultures of *Bacopa monnieri* (L.) Pennell and accumulation of medicinally important bacoside A. *J Plant Biochem Biotechnol*, 23 (4): 366–378
- Al-Whaibi MH, Siddiqui MH, Al-Amri A, Basalah MO (2010). Performance of faba bean under calcium and gibberellic acid application. *Int J Plant Dev Biol*, 4 (1): 60–63
- Borer CH, Hamby MN, Hutchinson LH (2012). Plant tolerance of a high calcium environment via foliar partitioning and sequestration. *J Arid Environ*, 85: 128–131
- Bush DS (1993). Regulation of cytosolic calcium in plants. *Plant Physiol*, 103 (1): 7–13
- Bush DS (1995). Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 46 (1): 95–122
- Cai H, Gao D (2011). Phytotoxicity of salts in composted sewage sludge and correlation with sodium chloride, calcium nitrate, and magnesium nitrate. *J Plant Nutr*, 34 (12): 1788–1796
- Cao J, Yuan D, Pan G (2003). Some soil features in karst ecosystem. *Adv Earth Sci*, 18 (1): 37–44 (in Chinese with English abstract) [曹建华, 袁道先, 潘根兴(2003). 岩溶生态系统中的土壤. *地球科学进展*, 18 (1): 37–44]
- Cao J, Yuan D, Zhang C, Jiang Z (2004). Karst ecosystem constrained by geological conditions in Southwest China. *Earth Environ*, 32 (1): 1–8 (in Chinese with English abstract) [曹建华, 袁道先, 章程, 蒋忠诚(2004). 受地质条件制约的中国西南岩溶生态系统. *地球与环境*, 32 (1): 1–8]
- Carland F, Fujioka S, Nelson T (2010). The sterol methyltransferases SMT1, SMT2, and SMT3 influence Arabidopsis development through nonbrassinosteroid products. *Plant Physiol*, 153 (2): 741–756
- Chan CWM, Schorrak LM, Smith Jr. RK, Bent AF, Sussman MR (2003). A cyclic nucleotide-gated ion channel, *CNGC2*, is crucial for plant development and adaptation to calcium stress. *Plant Physiol*, 132 (2): 728–731
- Chan CWC, Wohlbach DJ, Rodesch MJ, Sussman MR (2008). Transcriptional changes in response to growth of Arabidopsis in high



- external calcium. FEBS Lett, 582 (6): 967–976
- Cheng NH, Pittman JK, Shigaki T, Lachmansingh J, LeClere S, Lahner B, Salt DE, Hirschi KD (2005). Functional association of Arabidopsis CAX1 and CAX3 is required for normal growth and ion homeostasis. *Plant Physiol*, 138 (4): 2048–2060
- Choi YE, Harada E, Wada M, Tsuboi H, Morita Y, Kusano T, Sano H (2001). Detoxification of cadmium in tobacco plants: formation and active excretion of crystals containing cadmium and calcium through trichomes. *Planta*, 213 (1): 45–50
- Chong LP, Wang Y, Gad N, Anderson N, Shah B, Zhao R (2015). A highly charged region in the middle domain of plant endoplasmic reticulum (ER)-localized heat-shock protein 90 is required for resistance to tunicamycin or high calcium induced ER stresses. *J Exp Bot*, 66 (1): 113–124
- Clough SJ, Fengler KA, Yu I, Lippok B, Smith Jr. RK, Bent AF (2000). The Arabidopsis *and1* “defense, no death” gene encodes a mutated cyclic nucleotide-gated ion channel. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (16): 9323–9328
- Dayod M, Tyerman SD, Leigh RA, Gilliham M (2010). Calcium storage in plants and the implications for calcium biofortification. *Protoplasma*, 247 (3): 215–231
- De Silva DLR, Hetherington AM, Mansfield TA (1996). Where does all the calcium go? Evidence of an important regulatory role for trichomes in two calcicoles. *Plant Cell Environ*, 19 (7): 880–886
- De Silva DLR, Mansfield TA (1994). The stomatal physiology of calcicoles in relation to calcium delivered in the xylem sap. *Proc R Soc Lond B*, 257 (1348): 81–85
- De Silva DLR, Mansfield TA, McAinsh MR (2001). Changes in stomatal behaviour in the calcicole *Leontodon hispidus* due to the disruption by ozone of the regulation of apoplastic  $Ca^{2+}$  by trichomes. *Planta*, 214 (1): 158–162
- De Silva DLR, Ruiz LP, Atkinson CJ, Mansfield TA (1994). Physiological disturbances caused by high rhizospheric calcium in the calcifuge *Lupinus luteus*. *J Exp Bot*, 45 (274): 585–590
- Diener AC, Li H, Zhou W, Whoriskey WJ, Nes WD, Fink GR (2000). *STEROL METHYLTRANSFERASE 1* controls the level of cholesterol in plants. *Plant Cell*, 12 (6): 853–870
- Dodd AN, Kudla J, Sanders D (2010). The language of calcium signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 61 (1): 593–620
- Faheed F, Mazon A, Elmohsen SA (2013). Physiological and ultrastructural studies on calcium oxalate crystal formation in some plants. *Turk J Bot*, 37 (1): 139–152
- Falkengren-Grerup U, Quist ME, Tyler G (1995). Relative importance of exchangeable and soil solution cation concentrations to the distribution of vascular plants. *Environ Exp Bot*, 35 (1): 9–15
- Franceschi VR, Nakata PA (2005). Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annu Rev Plant Biol*, 56 (1): 41–71
- Gaxiola RA, Fink GR, Hirschi KD (2002). Genetic manipulation of vacuolar proton pumps and transporters. *Plant Physiol*, 129 (3): 967–973
- Gilliham M, Dayod M, Hocking BJ, Xu B, Conn SJ, Kaiser BN, Leigh RA, Tyerman SD (2011). Calcium delivery and storage in plant leaves: exploring the link with water flow. *J Exp Bot*, 62 (7): 2233–2250
- Gunter CC, Palta JP (2008). Exchangeable soil calcium may not reliably predict in-season calcium requirements for enhancing potato tuber calcium concentration. *Am J Pot Res*, 85 (5): 324–331
- Harper JF (2001). Dissecting calcium oscillators in plant cells. *Trends Plant Sci*, 6 (9): 395–397
- Hepler PK (1994). The role of calcium in cell division. *Cell Calcium*, 16 (4): 322–330
- Hepler PK (2005). Calcium: a central regulator of plant growth and development. *Plant Cell*, 17 (8): 2142–2155
- Hernández-Torres A, Zapata-Morales AL, Alfaro AEO, Soria-Guerra RE (2016). Identification of gene transcripts involved in lipid biosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii* under nitrogen, iron and sulfur deprivation. *World J Microbiol Biotechnol*, 32 (4): 55
- Hirschi KD (1999). Expression of Arabidopsis *CAX1* in tobacco: altered calcium homeostasis and increased stress sensitivity. *Plant Cell*, 11 (11): 2113–2122
- Hirschi KD (2009). Nutrient biofortification of food crops. *Annu Rev Nutr*, 29 (1): 401–421
- Hua Z, Li X (2017). Effects of salt and drought cross stress on osmotic adjustment ability of wheat seedling. *J Shanxi Agr Sci*, 45 (2): 166–171 (in Chinese with English abstract) [华智锐, 李小玲 (2017). 盐旱交叉胁迫对小麦幼苗渗透调节能力的影响. *山西农业科学*, 45 (2): 166–171]
- Islam MN, Kawasaki M (2014). Morphological changes and function of calcium oxalate crystals in eddo roots in hydroponic solution containing calcium at various concentrations. *Plant Prod Sci*, 17 (1): 13–19
- Islam MN, Kawasaki M (2015). Evaluation of calcium regulating roles of guttation and calcium oxalate crystals in leaf blades and petioles of hydroponically grown eddo. *Plant Prod Sci*, 18 (1): 11–21
- Ji FT, Li N, Deng X (2009). Calcium contents and high calcium adaptation of plants in karst areas of China. *Chin J Plant Ecol*, 33 (5): 926–935 (in Chinese with English abstract) [姬飞腾, 李楠, 邓馨 (2009). 喀斯特地区植物钙含量特征与高钙适应方式分析. *植物生态学报*, 33 (5): 926–935]
- Jiang F, Wang X, Yang L, Zhang X, Yi Y (2012). Effect of exogenous  $Ca^{2+}$  on seeds germination and seedling growth of *Talinum paniculatum*. *Seed*, 31 (5): 19–22 (in Chinese with English abstract) [江富成, 王希, 杨柳, 张习敏, 乙引 (2012). 外源 $Ca^{2+}$ 对土人蔘(*Talinum paniculatum*)种子萌发和幼苗生长的影响. *种子*, 31 (5): 19–22]
- Kanashiro K, de Cássia Salvador Ribeiro R, Goncalves AN, Demétrio VA, Jocys T, Tavares AR (2009). Effect of calcium on the *in vitro* growth of *Aechmea blanchetiana* (Baker) L. B. Smith plantlets. *J Plant Nutr*, 32 (5): 867–877
- Kuo-Huang LL, Zindler-Frank E (1998). Structure of crystal cells and influences of leaf development on crystal development and vice versa in *Phaseolus vulgaris* (Leguminosae). *Bot Acta*, 111 (5): 337–345
- Ledford HK, Baroli I, Shin JW, Fischer BB, Eggen RIL, Niyogi KK (2004). Comparative profiling of lipid-soluble antioxidants and transcripts reveals two phases of photo-oxidative stress in a xanthophyll-deficient mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Mol*

- Gen Genomics, 272 (4): 470–479
- Lee JA (1998). The calcicole-calcifuge problem revisited. *Adv Bot Res*, 29: 1–30
- Leng Q, Mercier RW, Yao W, Berkowitz GA (1999). Cloning and first functional characterization of a plant cyclic nucleotide-gated cation channel. *Plant Physiol*, 121 (3): 753–761
- Li K, Xu C, Zhang K, Yang A, Zhang J (2007). Proteomic analysis of roots growth and metabolic changes under phosphorus deficit in maize (*Zea mays* L.) plants. *Proteomics*, 7 (9): 1501–1512
- Li QY, Ge HB, Hu SM, Wang HY (2006). Effects of sodium and calcium salt stresses on strawberry photosynthesis. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 26 (8): 1713–1717 (in Chinese with English abstract) [李青云, 葛会波, 胡淑明, 王慧英(2006). 钠盐和钙盐胁迫对草莓光合作用的影响. *西北植物学报*, 26 (8): 1713–1717]
- Li W, Duan H, Chen F, Wang Z, Huang X, Deng X, Liu Y (2014a). Identification of quantitative trait loci controlling high calcium response in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 9 (11): e112511
- Li W, Xu F, Chen S, Zhang Z, Zhao Y, Jin Y, Li M, Zhu Y, Liu Y, Yang Y, et al (2014b). A comparative study on Ca content and distribution in two Gesneriaceae species reveals distinctive mechanisms to cope with high rhizospheric soluble calcium. *Front Plant Sci*, 5: 647
- Li XJ, Yang MF, Zhu Y, Liang Y, Shi S (2011). Proteomic analysis of salt stress responses in rice shoot. *J Plant Biol*, 54 (6): 384–395
- Liu G, Liu N, Wang DM (2015). Elicitor-induced  $[Ca^{2+}]_{cyt}$  elevation mainly depends on  $Ca_2+$  influx in mesophyll protoplasts of wheat. *Plant Physiol J*, 51 (1): 57–62 (in Chinese with English abstract) [刘刚, 刘娜, 王冬梅(2015). 激发子诱发的小麦叶肉细胞原生质体 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 升高主要源于胞外钙离子内流. *植物生理学报*, 51 (1): 57–62]
- Long MH, Tang XF, Yu WJ, Liao Y, Huang WH, Qin RY (2005). Effects of different calcium levels on photosynthesis and protective enzyme activities of melon leaves. *Guihaia*, 25 (1): 77–82 (in Chinese with English abstract) [龙明华, 唐小付, 于文进, 廖易, 黄文浩, 秦荣耀(2005). 不同钙素水平对厚皮甜瓜叶片光合作用和保护酶活性的影响. *广西植物*, 25 (1): 77–82]
- Luo X, Wang S, Zhang G, Wang C, Yang H, Liao X (2013). Effects of calcium concentration on photosynthesis characteristics of two fern plants. *Ecol Environ Sci*, 22 (2): 258–262 (in Chinese with English abstract) [罗绪强, 王世杰, 张桂玲, 王程媛, 杨鸿雁, 廖昕荣(2013). 钙离子浓度对两种蕨类植物光合作用的影响. *生态环境学报*, 22 (2): 258–262]
- Mazen AMA, Zhang D, Franceschi VR (2003). Calcium oxalate formation in *Lemna minor*: physiological and ultrastructural aspects of high capacity calcium sequestration. *New Phytol*, 161 (2): 435–448
- Nakata PA (2012). Plant calcium oxalate crystal formation, function, and its impact on human health. *Front Biol*, 7 (3): 254–266
- Pennisi SV, McConnell DB (2001a). Inducible calcium sinks and preferential calcium allocation in leaf primordia of *Dracaena sande-riana* Hort. Sander ex M.T. Mast. (Dracaenaceae). *Hortscience*, 36 (7): 1187–1191
- Pennisi SV, McConnell DB (2001b). Taxonomic relevance of calcium oxalate cuticular deposits in *Dracaena* Vand. ex L. *Hortscience*, 36 (6): 1033–1036
- Pittman JK, Hirschi KD (2003). Don't shoot the (second) messenger: endomembrane transporters and binding proteins modulate cytosolic  $Ca^{2+}$  levels. *Curr Opin Plant Biol*, 6 (3): 257–262
- Ruiz LP, Mansfield TA (1994). A postulated role for calcium oxalate in the regulation of calcium ions in the vicinity of stomatal guard cells. *New Phytol*, 127 (3): 473–481
- Sabir F, Sangwan RS, Kumar R, Sangwan NS (2012). Salt stress-induced responses in growth and metabolism in callus cultures and differentiating *in vitro* shoots of Indian Ginseng (*Withania somnifera* Dunal). *J Plant Growth Regul*, 31 (4): 537–548
- Song H, Zhao R, Fan P, Wang X, Chen X, Li Y (2009). Overexpression of *AtHsp90.2*, *AtHsp90.5* and *AtHsp90.7* in *Arabidopsis thaliana* enhances plant sensitivity to salt and drought stresses. *Planta*, 229 (4): 955–964
- Song WY, Choi KS, Alexis DA, Martinoia E, Lee Y (2011). *Brassica juncea* plant cadmium resistance 1 protein (BjPCR1) facilitates the radial transport of calcium in the root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (49): 19808–19813
- Sulkarnayeva AG, Valitova JN, Minibayeva FV (2016). Characterization of the homeologous genes of C24-sterol methyltransferase in *Triticum aestivum* L. *Dokl Biochem Biophys*, 470 (1): 357–360
- Sulkarnayeva AG, Valitova JN, Mukhitova FK, Minibayeva FV (2014). Stress induced changes in membrane sterols in wheat roots. *Dokl Biochem Biophys*, 455 (1): 53–55
- Sze H, Li X, Palmgren MG (1999). Energization of plant cell membranes by  $H^+$ -pumping ATPases: regulation and biosynthesis. *Plant Cell*, 11 (4): 677–689
- Varotto C, Maiwald D, Pesaresi P, Jahns P, Salamini F, Leister D (2002). The metal ion transporter IRT1 is necessary for iron homeostasis and efficient photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 31 (5): 589–599
- Volk GM, Goss LJ, Franceschi VR (2004). Calcium channels are involved in calcium oxalate crystal formation in specialized cells of *Pistia stratiotes* L. *Ann Bot-London*, 93 (6): 741–753
- Volk GM, Lynch-Holm VJ, Kostman TA, Goss LJ, Franceschi VR (2002). The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biol*, 4 (1): 34–45
- Wagner GJ, Wang E, Shepherd RW (2004). New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Ann Bot-London*, 93 (1): 3–11
- Wang CM, Yi Y (2014). Effects of external  $Ca^{2+}$  on the relative water content and POD activity of plants being calcicole, indifference and calcifuge. *Hubei Agr Sci*, 53 (10): 2347–2351 (in Chinese with English abstract) [王传明, 乙引(2014). 外源 $Ca^{2+}$ 对喜钙植物、随遇植物和嫌钙植物POD活性和相对含水量的影响. *湖北农业科学*, 53 (10): 2347–2351]
- Wang S, Ji H, Ouyang Z, Zhou D, Zheng L, Li T (1999). Preliminary study on weathering and pedogenesis of carbonate rock. *Sci China (Series D)*, 42 (6): 572–581
- Webb MA (1999). Cell-mediated crystallization of calcium oxalate in plants. *Plant Cell*, 11 (4): 751–761
- White PJ, Broadley MR (2003). Calcium in plants. *Ann Bot-London*,



- 92 (4): 487–511
- Wu CC, Chen SJ, Yen TB, Kuo-Huang LL (2006). Influence of calcium availability on deposition of calcium carbonate and calcium oxalate crystals in the idioblasts of *Morus australis* Poir. leaves. *Bot Stud*, 47 (2): 119–127
- Wu G, Li M, Zhong F, Fu C, Sun J, Yu L (2011). *Lonicera confusa* has an anatomical mechanism to respond to calcium-rich environment. *Plant Soil*, 338 (1): 343–353
- Xiang H, Zhang L, Chen J (2003). Effects of calcium concentration in solution on calcium content in the seedlings of five fig plants. *Guihaia*, 23 (2): 165–168 (in Chinese with English abstract) [相辉, 张玲, 陈进(2003). 介质中不同Ca<sup>2+</sup>浓度对五种榕树幼苗钙含量的影响. *广西植物*, 23 (2): 165–168]
- Xiang J, Zhao F, Fang Y, Chen J (2010). Effects of calcium and water stress on physiological and biochemical indexes of Bryophytes. *Environ Sci Technol*, 33 (12F): 70–74 (in Chinese with English abstract) [项俊, 赵芳, 方元平, 陈娟(2010). 水分和钙胁迫对苔藓植物生理生化指标的影响. *环境科学与技术*, 33 (12F): 70–74]
- Yuan D (2001). World correlation of karst ecosystem: objectives and implementation plan. *Adv Earth Sci*, 16 (4): 461–466 (in Chinese with English abstract) [袁道先(2001). 全球岩溶生态系统对比: 科学目标和执行计划. *地球科学进展*, 16 (4): 461–466]
- Yuan D (2001). On the karst ecosystem. *Acta Geol Sin-Engl*, 75 (3): 336–338
- Zhang Y, Zhang R, Feng L, Li S, Wang C, Yi Y (2008). Effect of external calcium on POD activity of calciphile and calcifuge. *J Guizhou Nor Univ (Nat Sci)*, 26 (3): 10–12 (in Chinese with English abstract) [张宇斌, 张荣, 冯丽, 李盛清, 王传明, 乙引(2008). 外源Ca<sup>2+</sup>对喜钙和嫌钙植物POD活性的影响. *贵州师范大学学报(自然科学版)*, 26 (3): 10–12]
- Zhao FJ, Lombi E, Breedon T, McGrath SP (2000). Zinc hyperaccumulation and cellular distribution in *Arabidopsis halleri*. *Plant Cell Environ*, 23 (5): 507–514
- Zheng Y, Chen ZJ (2015). Organellar calcium signaling in plants. *Plant Physiol J*, 51 (8): 1195–1203 (in Chinese with English abstract) [郑远, 陈兆进(2015). 植物细胞器钙信号研究进展. *植物生理学报*, 51 (8): 1195–1203]

## Advance in the research of plant in response to calcium ions stress

TAN Long-Yan\*, MA Hong-Na

*School of Pharmaceutical Sciences, Guiyang University of Chinese Medicine, Guiyang 550025, China*

**Abstract:** Calcium ions play important roles during the process of plant growth and development. However, in karst area, excessive calcium ions could inhibit plant growth, decline crop yields, restrict plant communities, and bring serious impacts to agricultural production and biodiversity. In recent years, studies have shown that plants could resist calcium ions stress by various ways, e.g., enrichment of calcium ions, discharge of calcium ions, osmotic adjustment, antioxidant enzymes regulation, sterol methyl regulation, and enhancement of photosynthetic characteristics. In the present paper, the latest progress in the effect of calcium ions stress on plant growth and development was summarized, also the molecular mechanism that plants cope with calcium ions stress was elucidated.

**Key words:** plant; calcium ions stress; molecular mechanism; karst area

Received 2017-04-18 Accepted 2017-06-12

This work was supported by the Startup Foundation for Doctors of Guiyang University of Chinese Medicine (2015), Academician Workstation of Guiyang University of Traditional Chinese Medicine in Guizhou Province (Grant No. Qian Technology Cooperation Academician Workstation 2014-4013), and National Miao Medicine Engineering Technology Research Venter (Grant No. 2014FU125Q09).

\*Corresponding author (E-mail: lytan1982@126.com).