

钙信号通路在植物重金属吸收与耐受中的调控机制研究进展

唐树爽^{1,2,3}, 郑泰雄^{1,2,3}, 陈迪¹, 代凯¹, 魏富刚⁴, 王艳林⁴, 曹冠华^{1,3*}, 贺森^{1,2,3*}

1. 云南中医药大学中药学院暨云南省南药可持续利用重点实验室, 云南 昆明 650500

2. 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100700

3. 云南中医药大学 中药研究国际科技合作基地, 云南 昆明 650500

4. 文山苗乡三七科技有限公司, 云南 文山 663000

摘要: 钙离子 (Ca^{2+}) 作为植物细胞内的重要第二信使, 在感知与应答重金属胁迫中发挥枢纽作用。综述了国内外近期 Ca^{2+} 信号在镉、铅等重金属吸收与耐受中的双重调控机制: 一方面, 重金属可通过直接激活 Ca^{2+} 通道、间接诱导活性氧爆发及破坏 Ca^{2+} 稳态三条途径触发特异性钙信号, 诱发胞内 Ca^{2+} 瞬时升高或特异性振荡; 另一方面, 这些时空特异的 Ca^{2+} 信号由钙调素、钙依赖蛋白激酶及类钙调磷酸酶 B 亚基蛋白-互作激酶复合体等感受器解码, 进而通过转录与翻译后修饰精确调控重金属转运体, 如 CNGCs 和 NRAMPs 等的表达与活性, 从而实现抑制吸收、促进外排或液泡隔离的双向调控, 并同时激活抗氧化与螯合解毒通路以维持离子稳态与氧化还原平衡。此外, 从枝菌根菌共生可通过重塑宿主 Ca^{2+} 信号的时空模式, 改变离子转运谱并增强解毒途径, 从而协同调控植物的金属吸收与耐受。综上, 强调以 Ca^{2+} 通路为核心的“感知-解码-执行”网络是调控植物重金属吸收的关键, 并建议未来研究聚焦金属特异性 Ca^{2+} 指纹的识别、关键通道与解码模块的功能验证, 以及与根际微生物干预相结合的应用开发, 以期为中药材和农作物的低重金属积累栽培及土壤修复提供理论与技术支持。

关键词: Ca^{2+} 信号; 钙通道; 钙依赖蛋白激酶; 类钙调磷酸酶 B 亚基蛋白-互作激酶复合体; 重金属吸收; 丛枝菌根真菌; 环境胁迫

中图分类号: R282.6 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)17-7061-12

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.17.034

Research progress on regulatory mechanisms of calcium signaling pathways in plant heavy metal uptake and tolerance

TANG Shushuang^{1, 2, 3}, ZHENG Taixiong^{1, 2, 3}, CHEN Di¹, DAI Kai¹, WEI Fugang⁴, WANG Yanlin⁴, CAO Guanhua^{1, 3}, HE Sen^{1, 2, 3}

1. Yunnan Key Laboratory of Southern Medicine Sustainable Utilization, School of Chinese Materia Medica, Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

2. State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Beijing 100700, China

3. Chinese Pharmaceutical Research International Science and Technology Cooperation Base of Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

4. Wenshan Miaoxiang Sanqi Technology Co., Ltd., Wenshan 663000, China

Abstract: Calcium ion (Ca^{2+}), as a crucial second messenger in plant cells, plays a central role in sensing and responding to heavy metal stress. This review systematically summarizes recent advances in the dual regulatory mechanisms of Ca^{2+} signaling for the uptake

收稿日期: 2026-04-03

基金项目: 云南省基础研究计划重点项目 (202501AS070141); 国家自然科学基金项目 (82260743, 82360750); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目” (2060302-2404-05); 云南省“万人计划”青年拔尖人才专项 (YNWR-QNBJ-2020-279); 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目 (XDYC-QNRC-2023-0526); 云南省科技厅-云南省国际科技特派员 (个人) 项目 (202403AK140080); 云南省中医药应用基础研究联合专项 (202101AZ070001-014, 202001AZ070001-009); 云南省教育厅科学研究基金研究生项目 (2025Y0604)

作者简介: 唐树爽, 硕士研究生, 研究方向为中药资源开发。E-mail: 2121143144@qq.com

***通信作者:** 曹冠华, 正高级实验师, 硕士生导师, 主要从事中药资源与菌根微生物的研究。E-mail: cgh20031695@163.com

贺森, 博士, 教授, 硕士生导师, 主要从事中药资源与分子生物学研究。E-mail: sunbelt123@163.com

and tolerance of heavy metals such as cadmium and lead. On the one hand, heavy metals can trigger specific Ca^{2+} signatures—transient elevations or characteristic oscillations—through three pathways: direct activation of Ca^{2+} channels, indirect induction of reactive oxygen species (ROS) bursts, and disruption of Ca^{2+} homeostasis. On the other hand, these spatiotemporally distinct Ca^{2+} signals are decoded by sensors including calmodulin, calcium-dependent protein kinases, and calcineurin B-like protein (CBL)-CBL-interacting protein kinase (CIPK) complexes, which then precisely regulate the expression and activity of heavy metal transporters, such as CNGCs and NRAMPs, through transcriptional and post-translational modifications. This enables a dual regulatory mode—suppressing uptake, promoting efflux, or vacuolar sequestration—while concurrently activating antioxidant and chelation-based detoxification pathways to maintain ion homeostasis and redox balance. Furthermore, arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis can synergistically modulate plant metal uptake and tolerance by reshaping the spatiotemporal patterns of host Ca^{2+} signals, altering ion transport profiles, and enhancing detoxification pathways. In conclusion, this review emphasizes that the Ca^{2+} pathway-centered “perception-decoding-execution” network is key to regulating heavy metal uptake in plants. Future research should focus on identifying metal-specific Ca^{2+} fingerprints, functionally validating key channels and decoding modules, and developing applications combined with rhizosphere microbial interventions, thereby providing theoretical and technical support for low-heavy-metal-accumulation cultivation of medicinal plants and crops, as well as for soil remediation.

Key words: Ca^{2+} signaling; calcium channels; calcium-dependent protein kinases; calcineurin B-like protein-CBL-interacting protein kinase complexes; heavy metal uptake; arbuscular mycorrhizal fungi; environmental stress

土壤重金属污染已成为制约农业生产与生态安全的全球性问题，对农业、中药材产业的影响尤为突出。镉（Cd）、砷（As）、铅（Pb）、铝（Al）、铜（Cu）、锌（Zn）、锰（Mn）等金属在土壤中难以降解，易沿“土壤-植物”通道迁移富集，不仅抑制植物生长、降低产量与品质，更可导致农产品和药材重金属超标，威胁食品安全与药用安全。传统物理化学修复方法因成本高、易二次污染等问题，大规模应用受限^[1]。因此，从植物自身调控机制入手，开发源头控制与生物学修复策略，对保障安全生产具有重要的现实意义。

植物通过进化出耐受性与适应性策略来应对不利环境，其中一种重要机制就是通过钙离子（ Ca^{2+} ）信号通路来抵御重金属胁迫。许多二价金属阳离子（如 Cd^{2+} ）因理化性质与内源离子相似，易通过非选择性阳离子通道进入细胞^[2-3]，质膜上的 Ca^{2+} 通道便是其中重要的一类。重金属胁迫可诱发植物体内产生时空特异的 Ca^{2+} 信号振荡，如何被下游感受器解码并转化为对转运蛋白与解毒通路的精确调控，是该领域的核心科学问题^[4-5]。同时，在自然条件下，该调控网络深受根际微生物影响。丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi, AMF）能与大多数陆地植物共生，显著改变宿主根系生理状态与土壤微环境^[6-7]。由此引出一个关键问题：AMF 是否以及如何通过调控宿主钙信号网络，进而影响植物对重金属的吸收、转运与固化？

本文围绕上述科学问题，系统梳理钙信号通路的结构组成及其在植物重金属胁迫响应中的功

能，重点解析其调控重金属吸收与转运、增强抗氧化防御能力、促进重金属区隔化以及介导 AMF 间接干预作用的相关机制，从植物/植物—微生物互作的角度探讨钙信号通路调控中药材等植物重金属吸收与积累的作用机制。在此基础上，旨在为通过分子育种、田间管理和根际微生态干预实现低重金属积累与土壤修复提供理论与实践参考。

1 植物钙信号通路系统的结构组成

植物的 Ca^{2+} 信号传导是 1 个由多种具有特定功能组分构成的精密系统。这些组分协同感知胞内 Ca^{2+} 浓度变化，并将其转化为特定的生理响应，在植物生长发育和重金属胁迫等逆境适应中发挥核心作用。钙信号通路调控系统主要由 2 类核心组分构成：其一为介导 Ca^{2+} 信号感知、解码与响应的传感器和响应器；其二为负责 Ca^{2+} 跨膜流动、胞内稳态维持及区域化分布调控的 Ca^{2+} 通道与转运体。

1.1 钙信号传导的传感器与响应器

钙信号的传导始于识别 Ca^{2+} 特征的传感器蛋白，包括钙调素（calmodulins, CaMs）/钙调素样蛋白（calmodulin-like proteins, CMLs）、钙/钙调素依赖性蛋白激酶（calcium/calmodulin-dependent protein kinases, CCaMKs）、类钙调磷酸酶 B 亚基蛋白-互作激酶复合体（calcineurin B-like protein-CBL-interacting protein kinase, CBL-CIPK）以及钙依赖性蛋白激酶（calcium-dependent protein kinases, CDPKs/CPKs）^[8-9]。

CaMs、CMLs 和 CBLs 起着 Ca^{2+} 感应信号传导的桥梁作用，而 CIPKs 和 CDPKs 则充当传感响应

器^[10]。其中, CaMs 是一种高度保守的酸性蛋白, 其结构包含一对各含 2 个 EF-手性结构的球状结构域^[11]。CMLs 含有 1~6 个 EF-手性结构域, 与 CaMs 的同源性较低^[10-11]。CBLs 具有 4 个排列成球状折叠的 EF-手性结构^[12], 能够以 Ca^{2+} 依赖性方式与 CIPKs 选择性互作形成复合物^[13]。CIPKs 具有保守结构特征, 其 N 端为丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶结构域, C 端则由连接结构域和包含自抑制 NAF 结构域及磷酸酶互作结构域的调控区组成^[14]。CDPKs 的结构包含 N 端可变区、丝氨酸/苏氨酸激酶结构域、伪底物片段和钙调蛋白样结构域 (calmodulin-like domain, CLD)^[15]。

1.2 Ca^{2+} 通道与转运体

细胞内游离 Ca^{2+} 浓度的稳态维持依赖于 Ca^{2+} 内流通道与外排系统的协同调控。目前从植物中鉴定出六类主要参与钙内流的 Ca^{2+} 通道家族, 包括: 环核苷酸门控通道 (cyclic nucleotide-gated channels, CNGCs)^[16]、双孔通道 (two-pore channels, TPCs)^[17]、谷氨酸受体 (glutamate receptors, GLRs)^[18]、渗透敏感钙通道 (osmosensitive calcium channels, OSCAs)^[19]、MID1 互补活性蛋白 (Mid1-complementing activity, MCA)^[19] 以及膜联蛋白 (Annexins)^[20], 这些通道在结构上各具特点。CNGCs 属于电压门控离子通道超家族, 呈四聚体结构, 包含六个跨膜结构域^[16, 21]。TPCs 同样是电压门控离子通道超家族成员, 定位于液泡膜, 其含 EF-手性结构基序^[17, 22]。GLRs 是非选择性 Ca^{2+} 通道, 为四聚体结构^[18, 23]。OSCAs 是真核生物中保守的通

道家族, 包含 9 个跨膜结构域^[19, 24]。MCAs 由含单个跨膜结构域的亚基组成, 在 N 端附近形成四聚体构象, 形成 Ca^{2+} 可通透通道, 其 C 端含有卷曲螺旋基序和 Plac8 基序^[19, 25]。Annexins 是一类由多基因编码的保守胞质蛋白, 能够以 Ca^{2+} 依赖或非依赖的方式与膜磷脂结合^[20]。

外排系统转运体主要有 Ca^{2+} 转运 ATP 酶 (calcium-transporting ATPase, Ca^{2+} -ATPase) 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体 ($\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ exchanger, CAX)^[26-27]。 Ca^{2+} -ATPase 可进一步分为位于叶绿体的自抑制钙 ATP 酶 (autoinhibited calcium ATPases, ACA) 和内质网型钙 ATP 酶 (endoplasmic reticulum-type calcium ATPase, ECA)^[28]。其中 ECAs 包含 8~12 个跨膜螺旋、3 个胞质结构域和 2 个膜结构域^[29-30]。CAXs 主要定位于液泡膜, 其结构特征在于 2 个高度保守的 α -重复疏水结构域被一个中央亲水环分隔^[31]。上述各组分通过功能重叠与协同作用, 共同构成了钙信号调控网络。

2 钙信号介导植物重金属吸收与转运的调控机制

重金属胁迫下, 植物细胞依赖钙信号系统实现胁迫感知与响应调控。重金属离子通过直接激活 Ca^{2+} 通道、间接诱导活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 爆发及破坏 Ca^{2+} 稳态 3 条途径触发特异性钙信号。该信号被钙传感器识别与解码, 转化为下游磷酸化事件, 进而通过磷酸化修饰、离子拟态竞争等机制, 调控重金属吸收与转运相关通道/转运蛋白的活性, 形成从信号激活到功能执行的完整调控闭环 (图 1)。

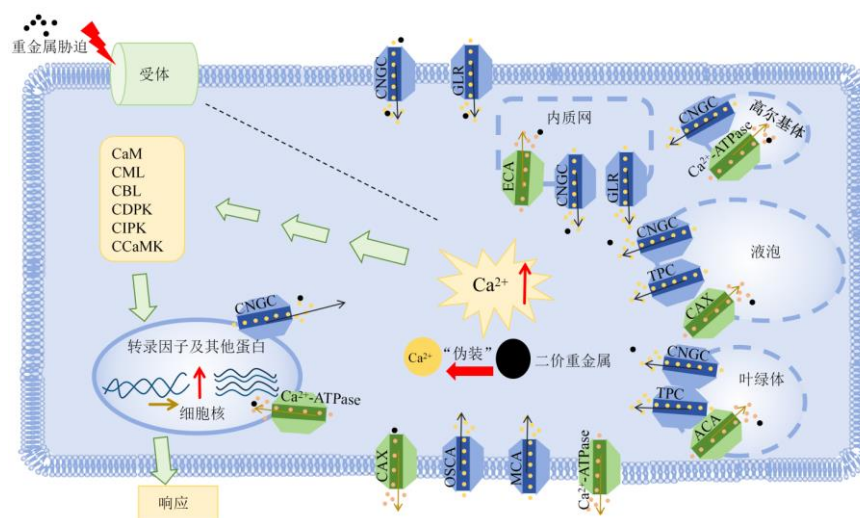


图 1 重金属胁迫下植物细胞的钙信号网络调控示意图

Fig. 1 Schematic diagram of calcium signaling network regulation in plant cells under heavy metal stress

2.1 重金属离子与钙信号的激活

重金属胁迫可通过 3 条主要途径触发植物细胞钙信号：直接激活、间接激活和稳态破坏激活。直接激活是指重金属离子作用于 CNGCs、GLRs 等 Ca^{2+} 通透性通道，诱导 Ca^{2+} 内流，进而导致胞质 Ca^{2+} 浓度快速升高。例如，Zhang 等^[32]在水稻 *Oryza sativa* L. 中研究发现，Cd 胁迫通过损害 GLRs 的结构完整性，使其离子选择性下降，从而导致 Cd^{2+} 与 Ca^{2+} 在内的多种离子非选择性内流增加。这意味着， Cd^{2+} 进入植物细胞的过程与 Ca^{2+} 内流同步发生，即重金属入侵与钙信号扰动紧密耦合。Ren 等^[33]在活体浮萍 *Lemna turionifera* L. 中实时监测到 Cd 胁迫诱导的细胞 Ca^{2+} 信号响应，并观察到细胞内 Ca 含量的快速变化，从生理层面证实了重金属可直接触发钙信号，与直接激活途径相符。此外，在拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. 中，CNGC12 被证明参与高 Mn 胁迫响应，可作为直接感受并响应重金属离子的 Ca^{2+} 通道，将外界 Mn^{2+} 胁迫信号转化为胞内 Ca^{2+} 信号^[34]。

与直接激活不同，间接激活途径并非由重金属离子直接作用于 Ca^{2+} 通道，而是通过胁迫下游的次级信号来触发钙响应，主要包括磷脂酶 C (phospholipase C, PLC) 和 ROS 2 条通路。Cd 等重金属还可快速激活 PLC，PLC 水解磷脂酰肌醇 4,5-二磷酸 (phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate, PIP₂) 产生三磷酸肌醇 (inositol 1,4,5-trisphosphate, IP₃) 和二酰甘油 (diacylglycerol, DAG)，触发胞内钙库释放 Ca^{2+} ，实现渗透胁迫信号与钙信号的耦合^[35]。此外，重金属胁迫下，ROS 的积累通过诱导膜氧化损伤与渗透失衡，从而间接激活并放大钙信号。Wang 等^[36]研究发现，水稻根系在重金属胁迫下迅速发生 ROS 爆发并伴随胞质钙信号增强，而阻断钙信号则抑制系统性 ROS 传播，揭示 Ca^{2+} 与 ROS 之间存在正反馈放大环路。一项近期综述也指出，即使低浓度重金属也能诱导 ROS 过量积累，引发膜脂过氧化和膜结构破坏，并强调 Ca^{2+} 与 ROS 作为第二信使在信号网络中发挥核心交互调控作用^[37]。因此，Cd 诱导的 ROS 积累不仅是钙信号增强的重要上游因素，也与 PLC 通路协同驱动钙信号的放大。

稳态破坏激活途径是指重金属通过抑制质膜及内膜系统上的 Ca^{2+} -ATP 酶、CAX 等转运蛋白的活性，影响 Ca^{2+} 外排、回收和区隔化过程，导致胞

质 Ca^{2+} 稳态失衡，并诱发特异性钙信号响应。Cd 胁迫下，龙葵 *Solanum nigrum* L. 线粒体 Ca^{2+} -ATP 酶活性下降，导致线粒体 Ca^{2+} 逐步积累、胞内钙分布紊乱，最终激活程序性细胞死亡通路^[38]。Al 毒则主要通过抑制质膜及内膜的 Ca^{2+} -ATP 酶与 CAX 活性，阻断胞质 Ca^{2+} 外排，直接引起胞质 Ca^{2+} 浓度升高^[39]。另外，Cd 胁迫下三七 *Panax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen 主根 CAX 活性随胁迫浓度升高而增强，通过强化 Ca^{2+} 区隔化来暂时缓解毒害，但这种长期代偿会扰乱胞内钙动态平衡，进而干扰正常的钙信号传导^[40]。

2.2 钙信号的识别与解码

植物通过钙信号在时间与空间维度上的特异性编码实现刺激识别，并由钙传感器蛋白完成信号解码。不同胁迫条件触发独特的胞质 Ca^{2+} 频率、振幅与空间分布，构成可识别的钙信号编码（即“钙指纹”）。如马铃薯在氧化、盐害、渗透及生物胁迫下均产生高度特异的钙瞬变，且拟南芥与马铃薯 *Solanum tuberosum* L. 对同一胁迫的编码敏感性存在种间差异，反映出钙信号编码的物种特异性^[41]。重金属胁迫同样能诱导特征鲜明的钙指纹：在时间维度上， Al^{3+} 胁迫使拟南芥根尖过渡区胞质 Ca^{2+} 呈现标志性“快峰+慢峰”双相波形，这一独特动力学特征使植物得以区分 Al^{3+} 与其他三价阳离子^[42]；在空间维度上， Cd^{2+} 内流表现出显著的区域特异性，水稻根尖是内流与积累的主要区域，强度远高于成熟区，且过程高度依赖 Ca^{2+} 通道^[43]。这种在时间与空间上精细编码的钙指纹，为重金属胁迫的特异性识别和下游信号解码奠定了基础。

钙指纹形成后，需由钙传感器蛋白识别并解码，植物中已鉴定出多类钙传感器，其解码机制各不相同。胞质 Ca^{2+} 瞬时升高后形成独特“钙指纹”，钙传感器借助其 EF-hand 结构域结合 Ca^{2+} ，进而发生构象改变并激活。在静息态胞质低钙条件下，钙传感器的 EF-hand 呈闭合的非活性构象；当胞质 Ca^{2+} 浓度升至微摩尔级时， Ca^{2+} 与环区保守的 Asp/Glu 残基配位，驱动 EF-hand 由“闭合”向“开放”转变并暴露疏水口袋，该变构效应经全蛋白传递，促进下游靶标结合或触发自身催化激活，从而解码钙信号^[44]。在众多钙传感器中，CaMs/CMLs 是最经典的一类，其本身无酶活性，结合 Ca^{2+} 后发生构象改变，暴露疏水区，再以 Ca^{2+} -CaM 复合物的形式结合并调控下游靶标蛋白^[45]。与 CaMs/CMLs

依赖下游效应器不同,CDPKs 是将钙传感器与激酶效应器合于一体的“一站式”解码器:静息时其自抑制区占据激酶活性位点;Ca²⁺与其 C 端类钙调蛋白结构域的 EF-hand 结合后,诱导构象变化使自抑制区解离,激酶激活,直接磷酸化下游底物,从而将 Ca²⁺信号感知与磷酸化信号输出耦合在同一个蛋白中^[46]。CBLs 则采用另一种策略,同样作为无催化活性的钙离子传感器,与 CIPK 激酶形成双组分解码模块:CBL 结合 Ca²⁺后激活 CIPK 的激酶活性,并通过不同 CBL-CIPK 组合靶向质膜、液泡膜、细胞质或细胞核等特定亚细胞位置,从而实现空间特异性的钙信号解码^[47]。此外,CCaMK 作为解码钙振荡的双重分子开关:其高亲和力的 EF-hand 结构域结合 Ca²⁺后促进自磷酸化,将激酶锁定在非活性状态;而钙振荡高峰期形成的大量 Ca²⁺-CaM 复合物则与之结合,通过构象变化覆盖抑制效应,从而激活激酶,实现频率选择性解码^[48]。综上,不同类型的钙传感器通过各自独特的解码机制,将编码于钙指纹中的胁迫信息精准传递至下游响应网络。

2.3 钙信号调控通道蛋白与转运蛋白介导的重金属吸收和转运

Ca²⁺通道是重金属离子进入植物细胞的重要门户,其核心机制之一为“离子拟态”:Cd²⁺、Pb²⁺等二价重金属离子因离子半径与 Ca²⁺相近且均带 2 个正电荷,可竞争性结合通道内壁负电荷位点,伪装成 Ca²⁺实现跨膜转运^[49-50]。该机制已从结构与功能层面获得直接证据。结构上,冷冻电镜解析显示,AtCNGC1/5 通道选择性滤器的保守 Gln 残基能够结合 Ca²⁺,为 Cd²⁺、Pb²⁺等经 CNGC 以离子拟态方式转运提供了分子线索^[50]。功能上,利用非损伤微测技术对小麦 *Triticum aestivum* L. 根系的研究表明,钙通道阻断剂可显著抑制 Cd²⁺内流,而钾通道阻断剂无效,证实 Cd²⁺主要经由钙通道进入根细胞^[2]。外源施钙竞争性抑制吸收的现象从侧面支持了这一机制,但实际效果颇为复杂。以水稻为例,施加 CaCl₂ 虽使根部 Cd 吸收降低 27.2%,却同时上调 OsNRAMP5 和 OsHMA2 的表达,导致转运因子升高,促进 Cd 向茎部转运^[51]。而外源施加 CaSiO₃ 则在降低 Cd 含量及抑制水稻对 Cd 的吸收转运方面均表现出显著效果^[52]。

在解码特异性钙信号后,感受器通过一系列执行层面的磷酸化级联反应等,修饰下游重金属转运体,调控重金属的转运,并最终使信号消退形成闭环(表

1)。此外,CNGC 通道直接介导 Pb²⁺和 Cd²⁺的吸收积累,表明钙通道蛋白也可直接参与重金属转运^[53]。除直接转运外,钙信号下游激酶级联常通过磷酸化修饰转运体实现精准调控。例如,活化的 CPK21/23 在质膜微区与 Cd 转运蛋白 NRAMP6 发生物理互作,磷酸化其 Ser489 和 Thr505 位点,直接抑制 NRAMP6 的转运活性,减少植物对 Cd 的吸收^[4]。CPKs 与定位于液泡膜的 Mn 转运体 MTP8 物理互作,并通过磷酸化 MTP8 的第 31 位和 32 位丝氨酸激活其转运活性,最终将细胞质中多余 Mn²⁺转运进液泡内,提高拟南芥耐受 Mn 毒害的能力^[54]。同时相关研究也发现在 Cd、As、Al 等重金属胁迫下,植株也会通过蛋白修饰与液泡区隔等相似方式转运重金属^[56-57, 59, 61]。此外,钙信号借助 CBL-CIPK 模块双向调控 Zn²⁺代谢,低 Zn 条件促进吸收、Zn 含量过高时抑制积累,以此维持体内离子稳态^[62]。综上,钙信号系统通过离子通道直接转运、蛋白磷酸化、转运功能调节及离子区隔化等多重途径,灵活调控重金属代谢,是植物适应重金属胁迫环境的关键分子网。

3 钙信号网络调控下的抗氧化防御与重金属区隔化机制

3.1 重金属胁迫下钙信号介导的植物抗氧化防御响应

重金属胁迫通常会诱导植物体内 ROS 过量积累并造成氧化损伤(表 1)。在这一过程中,钙信号在此过程中扮演双重角色,既是氧化胁迫的感知者,也是抗氧化防御的调控中枢^[63-64]。多项相关研究为这一机制提供了证据:在桑树 *Morus alba* L. 中,外源 CaCl₂ 可显著缓解由 Cd 胁迫导致的根系生长抑制与氧化损伤,而添加钙通道抑制剂则会加剧 Cd²⁺毒性^[63];在水稻中,Cd²⁺胁迫激活 CPK12,该激酶可直接磷酸化过氧化氢酶(catalase, CAT)的 Ser-11 位点,增强其酶活性,从而降低叶片 H₂O₂ 和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量,缓解氧化损伤^[65];在油菜 *Brassica napus* L. 中,外源钙处理通过调控抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)和脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)等抗氧化关键酶的活性,协同降低 Zn 胁迫诱导的氧化损伤^[66];而在紫花苜蓿 *Medicago sativa* L. 中,纳米氧化钙与褪黑素联合处理不仅显著提升超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(oxidase, POD)、

表 1 钙信号通路在植物重金属吸收中的双向调节作用

Table 1 Dual regulatory role of calcium signaling pathway in heavy metal uptake in plants

调控方向	重金属离子	植物种类	作用元件	作用机制	文献
抑制	Cd ²⁺	拟南芥	CPK21/23	Cd胁迫诱导Ca ²⁺ 信号, 激活CPK21/23磷酸化NRAMP6 (Ser489/Thr 505), 从而抑制Cd ²⁺ 吸收	4
	Cd ²⁺	银灰杨	CPK21	PeCPK21通过与HMAPs互作, 减少根系Cd ²⁺ 净流入(降幅41%~ 51%), 同时增强抗氧化防御能力	55
	Cd ²⁺	水稻	CAX2	钙信号通过上调OsCAX2促进Cd ²⁺ 区隔至根部液泡, 使籽粒Cd积累 减少49%; OsCAX2介导根系Cd/Ca吸收, 其敲除显著降低Cd/Ca 浓度	56
	As ⁵⁺	拟南芥	CPK23	As ⁵⁺ 激活Ca ²⁺ 信号, CPK23磷酸化PHT1;1促其解离, 减少砷吸收	57
	As ³⁺	拟南芥	CPK31	CPK31通过互作NIP1;1调控拟南芥As ³⁺ 吸收, 其突变体耐As性增强、 As积累降低	58
	Al ³⁺	拟南芥	CPK28	Al毒通过诱导Ca ²⁺ 信号, 激活CPK28磷酸化STOP1 (Ser163), 促 其入核积累, 增强抗Al毒	59
	Cu ²⁺	水稻	CIPKs	HsCIPK家族在Cu胁迫下上调, 过表达增强水稻对Cu的耐受性	60
促进	Mn ²⁺	拟南芥	CPK4/5/6/11	高Mn激活Ca ²⁺ 信号, CPK4/5/6/11磷酸化MTP8 (Ser31/32) 激活, 隔离Mn ²⁺ 入液泡	54
	Mn ²⁺	拟南芥	CPK21/23	Mn缺乏触发Ca ²⁺ 振荡, CPK21/23磷酸化NRAMP1, 促进Mn ²⁺ 吸收	61
	Pb ²⁺	拟南芥	CNGC1	CNGC通道介导Pb ²⁺ 内流, 敲除AtCNGC1可减少Pb ²⁺ 吸收(降幅约 23%)并增强耐受性	53
双向	Zn ²⁺	拟南芥	CBL1/4/5/8/9- CIPK3/9/23/26	低Zn诱导Ca ²⁺ 信号, CBL-CIPK磷酸化ZIP12 (Ser185), 调控其稳 定性, 维持Zn稳态	62

CAT、APX 等抗氧化酶活性(分别提升 59%、42%、62%、49%), 还同步减少 Cd²⁺积累(根系减少 47%, 地上部减少 75%)^[67]。综上, 钙信号不仅能增强植物的抗氧化能力, 还能减少重金属的吸收, 在植物抵御重金属胁迫中发挥着整合性的调控作用。

3.2 钙信号网络介导的重金属胞内区隔化

液泡膜不仅是物理屏障, 更是活跃的信号转换中心, 其上的 Ca²⁺通道能够响应胞内 Ca²⁺信号, 整合胁迫信息并调控液泡与胞质间的离子交换, 在维持金属动态平衡中扮演关键角色^[68-69]。在钙信号的指令下, CAXs 被精确动员, 执行液泡区隔化。CAXs 利用液泡的质子梯度将 Cd²⁺等离子主动泵入液泡储存, 这一机制在植物界中高度保守(表 1)。拟南芥 AtCAX2 是首个被证实参与 Cd²⁺液泡运输的成员, 其直系同源物在多个物种中功能保守: AtCAX5 (拟南芥)、LeCAX2 (番茄 *Solanum lycopersicum* L.) 和 HvCAX2 (大麦 *Hordeum vulgare* L.) 均被证实可介导 Cd²⁺/Mn²⁺转运^[70-71]; CAX2 和 CAX4 参与烟草 Cd²⁺积累, 且 AtCAX2 直接介导根细胞液泡膜对 Cd²⁺的运输^[72-73]。进一步的研究显示, 过表达水稻 OsCAX2 可显著增强根部 Cd²⁺液泡储存, 并减

少向籽粒的转运^[74]。ECA 也有类似作用, 表达 ECA1 的酵母对高浓度 Mn²⁺表现出更强的耐受性, 表明它可能通过将这些离子泵入内质网来降低细胞质毒性^[75]。除上述外, CAXs 参与 Cd²⁺运输与耐受的功能在大豆 *Glycine max* (L.) Merr.^[76]、蚕豆 *Vicia faba* L.^[77]、浮萍^[78]等物种中也得到了验证, 充分体现了这一区隔化机制在植物应对重金属胁迫中的普遍性。

4 Ca²⁺通道对 AMF 因子的响应及协同调控重金属吸收与耐性的作用机制

Ca²⁺通道在响应生物因子所介导的信号交流或非生物因子所引发的胁迫时, 不同类型的 Ca²⁺通道会被特异性激活, 进而产生具有独特时空特征的生物 Ca²⁺信号指纹^[79]。AMF 则是众多环境因子中与 Ca²⁺信号通路存在紧密协同作用的最为关键之一, 二者在调控植物重金属吸收、积累与分布中发挥着重要作用。

4.1 AMF 共生触发的 Ca²⁺信号通路

AMF 是一类以孢子形式广泛存在于土壤中的有益微生物, 能与植物根系形成共生关系, 促进宿主植物对水分和养分的吸收, 同时增强其对干旱^[80]、盐度^[81]、重金属^[82]等非生物胁迫和生物胁迫

迫^[83]的耐受性。这一共生关系的建立依赖于植物与微生物之间复杂精确的分子信号交流^[84]：当植物根系感知到 AMF 共生信号时，细胞膜上的 Ca^{2+} 通道被特异性激活，引发胞内 Ca^{2+} 浓度呈现周期性振荡^[85]，这种动态信号不仅承担着共生信号的解码功能，还通过调控下游基因表达网络，协调植物对 AMF 的识别与共生响应^[86-87]。 Ca^{2+} 通道的开放频率与振荡模式密切相关，为植物在复杂土壤环境中精准筛选共生菌群提供了可调控的分子开关。结构上，截形苜蓿 *Medicago truncatula* Gaertn. AMF 共生信号通道 CNGC15 通过 CaM 结合其胞质域抑制活性，实现对核钙振荡的负调控^[88]；进化上，对地钱 *Marchantia paleacea* Bertol. 与豆科植物的比较发现，DMI1 介导的 AMF 共生相关核钙信号在陆地植物中存在功能进化^[89]；功能层面，功能获得型 MtCNGC15 突变体可在无共生信号输入下自发诱导核钙振荡，并显著增强根瘤菌与 AMF 的侵染定殖^[90]。这些发现充分证实了 Ca^{2+} 通道作为植物-AMF 共生信号核心调控节点的重要地位。

4.2 Ca^{2+} 通道-AMF 对植物重金属吸收与耐性的协同调控机制

目前，关于 Ca^{2+} 通道与 AMF 协同调控植物重金属吸收及耐性的研究相对有限，相关分子机制尚未得到系统解析。尽管目前尚无研究完整阐明这一整合性调控机制，但已有多条相对独立的研究线索分别从 Ca^{2+} 信号转导、AMF 诱导的重金属耐性、离子转运调控以及植物逆境响应等方面提供了间接证据，共同支持了 Ca^{2+} 通道 - AMF 协同调控植物重金属吸收与耐性的科学假说。基于此，本课题组正围绕该协同机制的分子基础开展深入研究，已筛选获得一批在重金属胁迫下差异表达的 Ca^{2+} 通道相关蛋白编码基因，并拟进一步解析其在 AMF 介导的重金属响应过程中的功能及调控机制。

现有研究表明，重金属离子刺激会改变宿主细胞膜 Ca^{2+} 通道的通透性，引发特定时空特征的 Ca^{2+} 振荡。这些信号被共生通路中的 CCaMK/CYCLOPS 模块识别并转化为下游“指令”，驱动 AMF 共生功能，从而共同调控重金属的吸收、转运与解毒^[91]。在重金属胁迫条件下，这一“钙通道- Ca^{2+} 信号-共生解码-功能输出”的链条可塑性及协同性主要体现在 2 个方面：其一，重金属吸收与 Ca^{2+} 内流呈耦合关系，AMF 可重塑钙依赖的转运路径。研究显示，接种 AMF 后黑麦草 *Lolium perenne* L. 根系的 Cd^{2+}

吸收与 Ca^{2+} 内流显著耦合；当使用 Ca^{2+} 通道阻滞剂时，非菌根植株 Cd^{2+} 吸收可被强烈抑制（约 98%），而菌根植株仅被抑制 33%~51%^[92]。这一对比暗示，AMF 的参与使植物在原有通道依赖吸收路径之外，额外补充了一条与 Ca^{2+} 信号密切相关的转运或吸收调控途径，从而改变了重金属进入根系的动力学与调控边界。其二， Ca^{2+} 信号不仅在重金属转运过程中发挥“开关”作用，还可通过振荡模式对耐性响应进行精细编码。具体而言，钙通道诱发的、具有特定频率与时空特征的 Ca^{2+} 振荡，能够被细胞信号系统“解读”为不同的生理指令，从而启动更具针对性的防御与适应过程。已有研究表明， Ca^{2+} 信号通路可调控类黄酮等次级代谢产物的合成^[93-94]；这些产物在重金属胁迫下可通过化学络合、清除活性氧以及增强细胞保护等途径参与耐性构建，进而提升宿主的胁迫抗性，并影响其对重金属的吸收与积累^[95-97]。与此同时，AMF 的共生往往会放大或重塑上述信号编码与响应过程，使植物以更低的生理代价获得更稳定、持续的胁迫适应能力^[98-99]。

综上，基于课题组前期研究结果和前人研究成果，绘制了 Ca^{2+} 通道感知环境信号协同调控植物重金属吸收与耐受的分子机制图解，如图 2 所示。

5 结语与展望

本文系统综述了 Ca^{2+} 通道及其介导的信号网络在植物吸收、转运与耐受重金属过程中的核心作用，并探讨了 AMF 共生通过调节该网络影响宿主重金属积累的机制。重金属胁迫主要通过直接激活 Ca^{2+} 通道、间接诱导 ROS 爆发及破坏 Ca^{2+} 稳态 3 条途径诱发胞内钙信号产生特异性振荡。这一信号被 CaMs、CPKs 以及 CBL-CIPK 复合体等感受器解码后，进一步通过磷酸化修饰，精细调控转运蛋白与抗氧化系统。在吸收执行层面， Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 等二价重金属离子凭借“离子拟态”竞争性通过 Ca^{2+} 通道进入根系细胞。整个过程构成了一个“感知-信号-响应”的整合网络。AMF 共生通过重塑宿主 Ca^{2+} 信号格局与离子转运谱，在重金属胁迫下激活额外的解毒与耐受路径，与宿主防御体系协同提升耐受性。

未来研究可从多个方面进一步深入，系统解析 Ca^{2+} 信号通路在植物重金属吸收、积累和耐受中的调控机制，以及与环境因子的协同作用。首先，应明确不同重金属离子所激活的钙信号“指纹”特征，包括信号强度、频率、持续时间与细胞定位等，并揭示植物对这些特异性钙信号的识别与解码机制。

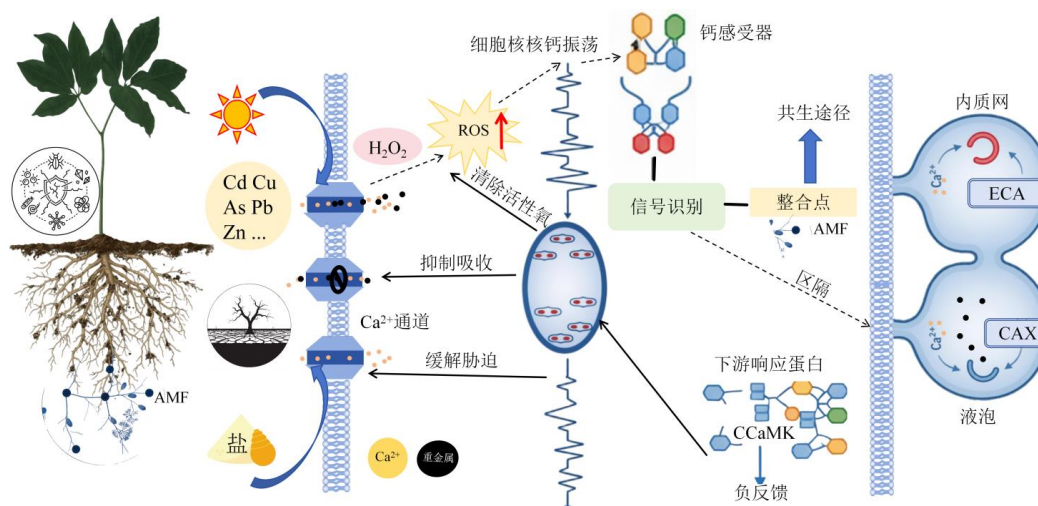


图 2 Ca^{2+} 通道感知环境信号协同调控植物重金属吸收与耐受的分子机制

Fig. 2 Molecular mechanism of Ca^{2+} channels coordinately regulating heavy metal uptake and tolerance in plants through sensing environmental signals

其次,需阐明 AMF 共生如何在关键节点上重塑 Ca^{2+} 信号网络,并进一步解析其与重金属转运、宿主抗氧化与解毒通路之间的耦联关系,特别是 Ca^{2+} 通道相关蛋白基因在其中的功能。在技术应用层面,应重点筛选或定向改造与钙信号相关的关键通道和信号元件,结合分子育种和基因编辑等手段,培育重金属低积累或高耐受的药用植物新品种。同时,还应开发能够同步提升钙信号调控效果和 AMF 共生功能的根际微生态调控剂及配套农艺措施,例如联合施用外援钙信号调节剂与特定 AMF 菌剂。最终,通过整合“植物内在信号网络调控”与“根际微生物群落互作”双引擎策略,为从根本上实现中药材等农产品的安全生产与土壤重金属污染的绿色修复提供创新思路。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Deng L Y, Wang Y S, Wei Q Y, *et al.* Metabolomic insights into sulfate-enhanced manganese remediation in *Polygonum lapathifolium* Linn. [J]. *Int Biodeterior Biodegrad*, 2025, 198: 106015.
- [2] Li L Z, Tu C, Peijnenburg W J G M, *et al.* Characteristics of cadmium uptake and membrane transport in roots of intact wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings [J]. *Environ Pollut*, 2017, 221: 351-358.
- [3] Zhang X T, Yang M, Yang H, *et al.* The uptake, transfer, and detoxification of cadmium in plants and its exogenous effects [J]. *Cells*, 2024, 13(11): 907.
- [4] Zhang Y T, Wang Z Q, Liu Y S, *et al.* Plasma membrane-associated calcium signaling modulates cadmium transport [J]. *New Phytol*, 2023, 238(1): 313-331.
- [5] Cao H R, Cui R X, Guo H, *et al.* Ca^{2+} -dependent cytoplasmic and nuclear phosphorylation of STOP1 by CPK21 and CPK23 confers ALMT1-dependent aluminum resistance [J]. *Nat Commun*, 2025, 16(1): 5225.
- [6] Wang L, Guo S Q, Zhang J L, *et al.* Arbuscular mycorrhizal networks-a climate-smart blueprint for agriculture [J]. *Plant Commun*, 2025, 6(11): 101526.
- [7] Duan S L, Feng G, Limpens E, *et al.* Cross-Kingdom nutrient exchange in the plant-arbuscular mycorrhizal fungus-bacterium continuum [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2024, 22(12): 773-790.
- [8] Kudla J, Becker D, Grill E, *et al.* Advances and current challenges in calcium signaling [J]. *New Phytol*, 2018, 218(2): 414-431.
- [9] Ren H M, Zhang Y T, Zhong M Y, *et al.* Calcium signaling-mediated transcriptional reprogramming during abiotic stress response in plants [J]. *Theor Appl Genet*, 2023, 136(10): 210.
- [10] Bender K W, Snedden W A. Calmodulin-related proteins step out from the shadow of their namesake [J]. *Plant Physiol*, 2013, 163(2): 486-495.
- [11] Denesyuk A I, Permyakov S E, Permyakov E A, *et al.* Canonical structural-binding modes in the calmodulin-target protein complexes [J]. *J Biomol Struct Dyn*, 2023, 41(16): 7582-7594.
- [12] 王从欢, 伍国强, 魏明. 植物 CBL 调控逆境胁迫响应

- 的作用机制 [J]. 生物技术通报, 2025, 41(7): 1-16.
- [13] Bihani S C, Tarushi, Srivastava A K. Decoding the calcium signal: Structural insights into CBL-CIPK pathway in plants [J]. *Biochim Biophys Acta Gen Subj*, 2025, 1869(8): 130819.
- [14] Chen Y, Jin Y F, Wang Y S, *et al.* Diverse roles of the CIPK gene family in transcription regulation and various biotic and abiotic stresses: A literature review and bibliometric study [J]. *Front Genet*, 2022, 13: 1041078.
- [15] Wang R, Meng J Y, Yang S W, *et al.* Calcium-dependent protein kinases in plants: Structure, signaling, and multifaceted regulatory roles in development and stress adaptation [J]. *Int J Mol Sci*, 2026, 27(4): 1843.
- [16] 石雅琦, 刘海双, 柯瑾, 等. 植物环核苷酸门控离子通道研究进展 [J]. 植物学报, 2025, 60(2): 294-306.
- [17] She J, Guo J T, Jiang Y X. Structure and function of plant and mammalian TPC channels [A] // *Endolysosomal Voltage-Dependent Cation Channels* [M] Cham: Springer International Publishing, 2022: 155-180.
- [18] Riaz B, Zhang Y L, Riaz A, *et al.* Structural and functional diversity of glutamate receptors-like channels in plants [J]. *Physiol Plant*, 2025, 177(3): e70313.
- [19] Dong Q Y, Wallrad L, Almutairi B O, *et al.* Ca²⁺ signaling in plant responses to abiotic stresses [J]. *J Integr Plant Biol*, 2022, 64(2): 287-300.
- [20] Tong T, Zhang Y L, Jiang W, *et al.* Function and evolution of plant annexins in response to abiotic stresses [J]. *BMC Plant Biol*, 2025, 25(1): 1428.
- [21] Shih H W, DePew C L, Miller N D, *et al.* The cyclic nucleotide-gated channel CNGC14 regulates root gravitropism in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Curr Biol*, 2015, 25(23): 3119-3125.
- [22] Mérida-Quesada F, Vergara-Valladares F, Rubio-Meléndez M E, *et al.* TPC1-type channels in *Physcomitrium patens*: Interaction between EF-hands and Ca²⁺ [J]. *Plants*, 2022, 11(24): 3527.
- [23] Grenzi M, Bonza M C, Costa A. Signaling by plant glutamate receptor-like channels: What else! [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2022, 68: 102253.
- [24] Gao Q F, Wang C, Xi Y S, *et al.* A receptor-channel trio conducts Ca²⁺ signalling for pollen tube reception [J]. *Nature*, 2022, 607(7919): 534-539.
- [25] Saier M H Jr, Reddy V S, Tsu B V, *et al.* The transporter classification database (TCDB): Recent advances [J]. *Nucleic Acids Res*, 2016, 44(D1): D372-D379.
- [26] Larsen S T, Dannersø J K, Nielsen C J F, *et al.* Conserved N-terminal regulation of the ACA8 calcium pump with two calmodulin binding sites [J]. *J Mol Biol*, 2024, 436(20): 168747.
- [27] Ghosh S, Bheri M, Bisht D, *et al.* Calcium signaling and transport machinery: Potential for development of stress tolerance in plants [J]. *Curr Plant Biol*, 2022, 29: 100235.
- [28] Chandan K, Gupta M, Ahmad A, *et al.* P-type calcium ATPases play important roles in biotic and abiotic stress signaling [J]. *Planta*, 2024, 260(2): 37.
- [29] 马秀英, 李金克, 周晓阳, 等. Ca²⁺-ATPase 参与植物耐盐性调控的研究进展 [J]. 植物研究, 2024, 44(5): 641-654.
- [30] Liang F, Cunningham K W, Harper J F, *et al.* ECA1 complements yeast mutants defective in Ca²⁺ pumps and encodes an endoplasmic reticulum-type Ca²⁺-ATPase in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94(16): 8579-8584.
- [31] Pittman J K, Hirschi K D. CAX control: Multiple roles of vacuolar cation/H⁺ exchangers in metal tolerance, mineral nutrition and environmental signalling [J]. *Plant Biol*, 2024, 26(6): 911-919.
- [32] Zhang X, Xue W J, Zhang C B, *et al.* Cadmium pollution leads to selectivity loss of glutamate receptor channels for permeation of Ca²⁺/Mn²⁺/Fe²⁺/Zn²⁺ over Cd²⁺ in rice plant [J]. *J Hazard Mater*, 2023, 452: 131342.
- [33] Ren Q T, Xu Z Y, Xue Y, *et al.* Mechanism of calcium signal response to cadmium stress in duckweed [J]. *Plant Signal Behav*, 2022, 17(1): 2119340.
- [34] Zhang Z Q, Yu Z H, Xie D X, *et al.* A BRI1-CNGC12 phosphorylation module links hormone signaling to manganese homeostasis in plants [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2026, 123(10): e2514483123.
- [35] Chmielowska-Bąk J, Deckert J. A common response to common danger? Comparison of animal and plant signaling pathways involved in cadmium sensing [J]. *J Cell Commun Signal*, 2012, 6(4): 191-204.
- [36] Wang H Q, Zhao X Y, Xuan W, *et al.* Rice roots avoid asymmetric heavy metal and salinity stress via an RBOH-ROS-auxin signaling cascade [J]. *Mol Plant*, 2023, 16(10): 1678-1694.
- [37] Krówczyńska N, Pietrowska-Borek M. From signal perception to adaptive responses: A comprehensive review of plant mechanisms under cadmium, lead, and aluminum stress [J]. *Environ Exp Bot*, 2025, 238: 106240.
- [38] 肖屹, 孙彗博, 胡佳伟, 等. 镉诱导龙葵程序性死亡过程中线粒体的生理响应 [J]. 南京师大学报: 自然科学版, 2026, 49(1): 125-134.
- [39] Rengel Z, Zhang W H. Role of dynamics of intracellular calcium in aluminium-toxicity syndrome [J]. *New Phytol*, 2003, 159(2): 295-314.

- [40] Li Z R, Mei X Y, Li T, *et al.* Effects of calcium application on activities of membrane transporters in *Panax notoginseng* under cadmium stress [J]. *Chemosphere*, 2021, 262: 127905.
- [41] van Dieren A, Schwarzenbacher R E, Sonnewald S, *et al.* Analysis of abiotic and biotic stress-induced Ca^{2+} transients in the crop species *Solanum tuberosum* [J]. *Sci Rep*, 2024, 14(1): 27625.
- [42] Rincón-Zachary M, Teaster N D, Sparks J A, *et al.* Fluorescence resonance energy transfer-sensitized emission of yellowameleon 3.60 reveals root zone-specific calcium signatures in *Arabidopsis* in response to aluminum and other trivalent cations [J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(3): 1442-1458.
- [43] Chen X H, Ouyang Y N, Fan Y C, *et al.* The pathway of transmembrane cadmium influx via calcium-permeable channels and its spatial characteristics along rice root [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69(21): 5279-5291.
- [44] DeFalco T A, Bender K W, Snedden W A. Breaking the code: Ca^{2+} sensors in plant signalling [J]. *Biochem J*, 2009, 425(1): 27-40.
- [45] Liu S, Zhao L Y, Cheng M Z, *et al.* Calmodulins and calmodulin-like proteins-mediated plant organellar calcium signaling networks under abiotic stress [J]. *Crop J*, 2024, 12(5): 1321-1332.
- [46] Ren T L, Qi W N, Wang D, *et al.* Calcium-dependent protein Kinases: Bridging growth and stress responses in plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2025, 228: 110256.
- [47] Tang R J, Wang C, Li K L, *et al.* The CBL-CIPK calcium signaling network: Unified paradigm from 20 years of discoveries [J]. *Trends Plant Sci*, 2020, 25(6): 604-617.
- [48] Miller J B, Pratap A, Miyahara A, *et al.* Calcium/Calmodulin-dependent protein kinase is negatively and positively regulated by calcium, providing a mechanism for decoding calcium responses during symbiosis signaling [J]. *Plant Cell*, 2013, 25(12): 5053-5066.
- [49] Xue L F, Yan N E, Song C. Deciphering Ca^{2+} permeation and valence selectivity in Ca: Molecular dynamics simulations reveal the three-ion knock-on mechanism [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2025, 122(22): e2424694122.
- [50] Wang J P, Du B Y, Zhang X, *et al.* Cryo-EM structures of *Arabidopsis* CNGC1 and CNGC5 reveal molecular mechanisms underlying gating and calcium selectivity [J]. *Nat Plants*, 2025, 11(3): 632-642.
- [51] Ye W L, Wu F, Zhang G Y, *et al.* Calcium decreases cadmium concentration in root but facilitates cadmium translocation from root to shoot in rice [J]. *J Plant Growth Regul*, 2020, 39(1): 422-429.
- [52] Li W Y, Qin F X, Li H Y, *et al.* Calcium supplementation alleviates cadmium toxicity in contaminated soil and rice (*Oryza sativa*) seedlings [J]. *Cienc Rural*, 2025, 55(7): e20240467.
- [53] Moon J Y, Belloeil C, Ianna M L, *et al.* *Arabidopsis* CNGC family members contribute to heavy metal ion uptake in plants [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(2): 413.
- [54] Ju C F, Zhang Z Q, Deng J P, *et al.* Ca^{2+} -dependent successive phosphorylation of vacuolar transporter MTP8 by CBL2/3-CIPK3/9/26 and CPK5 is critical for manganese homeostasis in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant*, 2022, 15(3): 419-437.
- [55] Yin K X, Liu Z, Liu Y, *et al.* PeCPK21 interacts with HMAPs to tolerate elevated cadmium stress in *Populus × canescens* [J]. *Environ Exp Bot*, 2025, 237: 106216.
- [56] Liu X Q, Liu H, Fu M J, *et al.* The cation/ H^{+} exchanger OsCAX2 is involved in cadmium uptake and contributes to differential grain cadmium accumulation between Indica and Japonica rice [J]. *J Hazard Mater*, 2025, 487: 137252.
- [57] Liu Y S, Zhang Y T, Wang Z Q, *et al.* Plasma membrane-associated calcium signaling regulates arsenate tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2023, 192(2): 910-926.
- [58] Ji R J, Zhou L M, Liu J L, *et al.* Calcium-dependent protein kinase CPK31 interacts with arsenic transporter AtNIP1;1 and regulates arsenite uptake in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PLoS One*, 2017, 12(3): e0173681.
- [59] Ma Y T, Zheng H L, Schmitz-Thom I, *et al.* CPK28-mediated Ca^{2+} signaling regulates STOP1 localization and accumulation to facilitate plant aluminum resistance [J]. *Nat Commun*, 2025, 16: 5224.
- [60] Pan W H, Shen J Q, Zheng Z Z, *et al.* Overexpression of the Tibetan Plateau annual wild barley (*Hordeum spontaneum*) HsCIPKs enhances rice tolerance to heavy metal toxicities and other abiotic stresses [J]. *Rice*, 2018, 11(1): 51.
- [61] Fu D L, Zhang Z Q, Wallrad L, *et al.* Ca^{2+} -dependent phosphorylation of NRAMP1 by CPK21 and CPK23 facilitates manganese uptake and homeostasis in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2022, 119(40): e2204574119.
- [62] Fang Y J, Ju C F, Javed L, *et al.* Plasma membrane-associated calcium signaling modulates zinc homeostasis in *Arabidopsis* [J]. *Sci Bull*, 2025, 70(9): 1478-1490.
- [63] Liu P Q, Deng Y Y, Tu D Z, *et al.* Human cytochrome P450 enzymes catalyze oxidative metabolism of pectolinarigenin to generate a more active Nrf2 agonist [J]. *Chin Herb Med*, 2025, 17(4): 779-789.

- [64] Dai M J, Zhang L D, Li J, *et al.* Calcium regulates the physiological and molecular responses of *Morus alba* roots to cadmium stress [J]. *J Hazard Mater*, 2024, 480: 136210.
- [65] Wang B F, Xue P, Zhang Y X, *et al.* OsCPK12 phosphorylates OsCATA and OsCATC to regulate H₂O₂ homeostasis and improve oxidative stress tolerance in rice [J]. *Plant Commun*, 2024, 5(3): 100780.
- [66] Sadr S, Namdjoyan S, Mohammadian T. Interactive effect of exogenous melatonin and calcium for alleviation of zinc toxicity in rapeseed (*Brassica napus* L.) seedlings by modulating cellular redox status [J]. *J Soil Sci Plant Nutr*, 2024, 24(2): 4017-4032.
- [67] Hussan M U, Mahmood U, Zarbakhsh S, *et al.* Mitigating Cd stress in alfalfa: The role of melatonin and nano-calcium oxide in enhancing photosynthesis and antioxidant defense [J]. *BMC Plant Biol*, 2025, 25(1): 1099.
- [68] Pottosin I, Dobrovinskaya O. Major vacuolar TPC1 channel in stress signaling: What matters, K⁺, Ca²⁺ conductance or an ion-flux independent mechanism? [J]. *Stress Biol*, 2022, 2(1): 31.
- [69] Lederer S, Liese A, Lee J, *et al.* Sense and sensitivity - decoding calcium signalling across cellular, autocrine, paracrine and endocrine pathways in plant resilience [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2025, 87: 102782.
- [70] Edmond C, Shigaki T, Ewert S, *et al.* Comparative analysis of CAX2-like cation transporters indicates functional and regulatory diversity [J]. *Biochem J*, 2009, 418(1): 145-154.
- [71] Williams L E, Pittman J K. Dissecting pathways involved in manganese homeostasis and stress in higher plant cells [A] // *Cell Biology of Metals and Nutrients* [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010: 95-117.
- [72] Koren'kov V, Park S, Cheng N H, *et al.* Enhanced Cd²⁺-selective root-tonoplast-transport in tobaccos expressing *Arabidopsis* cation exchangers [J]. *Planta*, 2007, 225(2): 403-411.
- [73] Koren'kov V, Hirschi K, Crutchfield J D, *et al.* Enhancing tonoplast Cd/H antiport activity increases Cd, Zn, and Mn tolerance, and impacts root/shoot Cd partitioning in *Nicotiana tabacum* L [J]. *Planta*, 2007, 226(6): 1379-1387.
- [74] Zeng H Q, Xu L Q, Singh A, *et al.* Involvement of calmodulin and calmodulin-like proteins in plant responses to abiotic stresses [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 600.
- [75] Wu Z Y, Liang F, Hong B M, *et al.* An endoplasmic reticulum-bound Ca²⁺/Mn²⁺ pump, ECA1, supports plant growth and confers tolerance to Mn²⁺ stress [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(1): 128-137.
- [76] Luo G Z, Wang H W, Huang J, *et al.* A putative plasma membrane cation/proton antiporter from soybean confers salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Mol Biol*, 2005, 59(5): 809-820.
- [77] Pittman J K, Hirschi K D. CAX-ing a wide net: Cation/H⁺ transporters in metal remediation and abiotic stress signalling [J]. *Plant Biol*, 2016, 18(5): 741-749.
- [78] Yang L, Yao J, Sun J G, *et al.* The Ca²⁺ signaling, Glu, and GABA responds to Cd stress in duckweed [J]. *Aquat Toxicol*, 2020, 218: 105352.
- [79] Huang S G, Roelfsema M R G, Gilliam M, *et al.* Guard cells count the number of unitary cytosolic Ca²⁺ signals to regulate stomatal dynamics [J]. *Curr Biol*, 2024, 34(23): 5409-5416.
- [80] Alam M Z, Choudhury T R, Mridha M A U. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance biomass growth, mineral content, and antioxidant activity in tomato plants under drought stress [J]. *J Food Qual*, 2023, 2023: 2581608.
- [81] Sadak M S. Physiological role of arbuscular mycorrhizae and vitamin B1 on productivity and physio-biochemical traits of white lupine (*Lupinus termis* L.) under salt stress [J]. *Gesunde Pflanz*, 2023, 75(5): 1885-1896.
- [82] Zhang M G, Shi Z Y, Lu S C, *et al.* AMF inoculation alleviates molybdenum toxicity to maize by protecting leaf performance [J]. *J Fungi*, 2023, 9(4): 479.
- [83] Gaši E, Radić T, Čarija M, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi induce changes of photosynthesis-related parameters in virus infected grapevine [J]. *Plants*, 2023, 12(9): 1783.
- [84] Brundrett M C, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity [J]. *New Phytol*, 2018, 220(4): 1108-1115.
- [85] Liu H Y, Lin J S, Luo Z P, *et al.* Constitutive activation of a nuclear-localized calcium channel complex in *Medicago truncatula* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2022, 119(34): e2205920119.
- [86] Bonfante P, Requena N. Dating in the dark: How roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14(4): 451-457.
- [87] Venkateshwaran M, Cosme A, Han L, *et al.* The recent evolution of a symbiotic ion channel in the legume family altered ion conductance and improved functionality in calcium signaling [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(6): 2528-2545.
- [88] Xu X, Wang Q R, Sun T F, *et al.* Structural basis for the activity regulation of *Medicago* calcium channel CNGC15 [J]. *Cell Discov*, 2025, 11(1): 63.
- [89] Cook N M, Gobbato G, Jacott C N, *et al.* Autoactive

- CNGC15 enhances root endosymbiosis in legume and wheat [J]. *Nature*, 2025, 638(8051): 752-759.
- [90] Lam A H C, Cooke A, Wright H, *et al.* Evolution of endosymbiosis-mediated nuclear calcium signaling in land plants [J]. *Curr Biol*, 2024, 34(10): 2212-2220.e7.
- [91] Vernié T, Rich M, Pellen T, *et al.* Conservation of symbiotic signaling since the most recent common ancestor of land plants [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2025, 122(1): e2408539121.
- [92] Han Y, Zveushe O K, Dong F Q, *et al.* Unraveling the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on cadmium uptake and detoxification mechanisms in perennial ryegrass (*Lolium perenne*) [J]. *Sci Total Environ*, 2021, 798: 149222.
- [93] Tong X C, Cao A P, Wang F, *et al.* Calcium-dependent protein kinase genes in *Glycyrrhiza uralensis* appear to be involved in promoting the biosynthesis of glycyrrhizic acid and flavonoids under salt stress [J]. *Molecules*, 2019, 24(9): 1837.
- [94] Lin R, Zhang W J, Tian R, *et al.* CPK27 enhances cold tolerance by promoting flavonoid biosynthesis through phosphorylating HY5 in tomato [J]. *New Phytol*, 2025, 246(5): 2174-2191.
- [95] Baskar V, Venkatesh R, Ramalingam S. *Antioxidants and Antioxidant Enzymes in Higher Plants* [M]. Cham: Springer International Publishing, 2018: 253-268.
- [96] Goncharuk E A, Zagorskina N V. Heavy metals, their phytotoxicity, and the role of phenolic antioxidants in plant stress responses with focus on cadmium: Review [J]. *Molecules*, 2023, 28(9): 3921.
- [97] Rao M J, Zheng B S. The role of polyphenols in abiotic stress tolerance and their antioxidant properties to scavenge reactive oxygen species and free radicals [J]. *Antioxidants*, 2025, 14(1): 74.
- [98] Meng X X, Jia X, Zhao Y H. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on flavonoid content in *Astragali Radix* cultivated in cadmium-contaminated soils [J]. *Front Microbiol*, 2025, 16: 1576236.
- [99] Hristozkova M, Geneva M, Stancheva I, *et al.* Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in attenuation of heavy metal impact on *Calendula officinalis* development [J]. *Appl Soil Ecol*, 2016, 101: 57-63.

[责任编辑 时圣明]