



园艺植物细胞内钙稳态调控机制研究进展

靖吉越, 王三红*

南京农业大学果树生物技术实验室, 园艺学院, 南京210095

*通信作者(wsh3xg@njau.edu.cn)

摘要: 钙是园艺植物必需的营养元素之一, 在植物生长发育、形态建成、逆境调控和信号转导等方面具有不可或缺的作用。园艺植物主要通过根系维管束依靠共质体和质外体途径吸收钙离子(Ca^{2+}), 而植物地上部可以通过非维管束途径进行 Ca^{2+} 的吸收。保持细胞内钙稳态对于植物正常生长发育和应对逆境胁迫具有极为重要的作用。园艺植物细胞质内钙稳态涉及多种钙转运蛋白和细胞器, 形成复杂的调控网络。当细胞质游离 Ca^{2+} 浓度高时, 植物通过 Ca^{2+} -ATPase和 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 反向转运蛋白促进细胞 Ca^{2+} 外流保持胞质内低 Ca^{2+} 浓度; Ca^{2+} 浓度低时, Ca^{2+} 由质膜、内质网和液泡膜上的钙离子通道进入胞质, 增加胞质 Ca^{2+} 浓度。本文综述了园艺植物钙吸收、转运和细胞质内钙稳态的平衡机制等方面的研究进展, 并对未来的研究动态进行了展望。

关键词: 园艺植物; 钙稳态; 钙转运蛋白; 钙离子通道

Research progress on the regulation mechanism of intracellular calcium homeostasis in horticultural plants

JING Jiyue, WANG Sanhong*

Laboratory of Fruit Tree Biotechnology, College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

*Corresponding author (wsh3xg@njau.edu.cn)

Abstract: Calcium is one of the essential nutrient elements for horticultural plants and plays an indispensable role in plant growth, morphogenesis, stress regulation and signal transduction. Horticultural plants mainly absorb calcium ions (Ca^{2+}) through the apoplastic and symplastic pathways in the root vascular bundles, and the above ground parts of plants can absorb Ca^{2+} through non-vascular bundles. Keeping intracellular calcium homeostasis plays an important role in plant growth and development and response to stress. Calcium homeostasis in the cytoplasm of horticultural plants involves a variety of calcium transporters and organelles which forms a complex regulatory network. When the concentration of free Ca^{2+} in cytoplasm is high, plants can promote Ca^{2+} efflux through Ca^{2+} -ATPase and $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ anti-transporter protein. While the concentration of Ca^{2+} in cytoplasm is low, Ca^{2+} enters the cytoplasm by the calcium ion channels on the plasma membrane, endoplasmic reticulum and vacuole membrane to increase the concentration of Ca^{2+} in the cytoplasm. In this paper, the absorption and transport of calcium in horticultural plants and the mechanism of calcium homeostasis in cytoplasm were reviewed, and the related research in the future was prospected.

Key words: horticultural plants; calcium homeostasis; calcium transporter; calcium ion channel

收稿 2022-08-31 修定 2022-11-02

资助 国家重点研发计划(2019YFD1000103)。

钙(calcium, Ca)是植物生长发育所必需的元素,在植物生长发育、逆境调控和形态建成等方面具有十分重要的作用(Perochon等2011)。钙是土壤中存在的最丰富的矿物元素之一,自然条件下,植物主要通过根系从土壤中获得钙,而土壤中的钙主要有无机态钙和有机态钙两大类,其中大部分钙以无机态钙的形式存在于土壤固相中,如:硅酸钙、硫酸钙、碳酸钙等是植物不能直接利用的钙。根系通过钙离子通道、 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 反向转运蛋白和钙泵(P型 Ca^{2+} -ATPase)等吸收和转运钙离子(Ca^{2+}),将 Ca^{2+} 以螯合态的形式在木质部通过水分流动运输到植物的各个部分(Yang和Jie 2005)。尽管土壤中有足够的钙,园艺植物生长过程中仍会出现缺钙的现象,补施钙肥可以提高园艺植物中的钙含量,促进生长,增加产量,但是过量使用钙肥,会改变土壤pH值,带来环境污染等问题。

钙在不同植物种类、部位和器官的变幅很大。一般来说,健康植物的钙含量为0.1%~5%,大部分位于细胞壁,部分储藏于细胞质以及液泡和内质网等细胞器。钙浓度过高或过低都会给植物造成不良影响:如生长受阻,节间缩短,引发组织柔软等生理病害。细胞内钙浓度低会降低细胞壁、细胞膜及膜结合蛋白的稳定性;浓度过高对细胞也有毒性,高浓度的 Ca^{2+} 会使磷酸盐形成沉淀干扰以磷酸为基础的能量代谢(He等2014),还会与镁离子(Mg^{2+})竞争酶结合位点(Dodd等2010)。因此,保证细胞内钙稳态对于植物健康生长有重要作用。外质体、液泡、内质网和高尔基体是植物储存钙的“钙库”,细胞可以通过调节“钙库”以维持细胞内外的离子环境与质膜的结构和功能(Costa等2018)。

Ca^{2+} 是细胞内的第二信使,具有极为重要生理作用,随着现代分子生物学和生物信息学的发展,人们对植物钙的吸收、转运及胞内钙稳态的调控有了更清楚的认识。深入了解钙的吸收和转运的分子机制对于植物生产和应用基础研究具有深刻的意义。本文通过对园艺植物钙的吸收和转运及细胞质钙稳态的平衡机制进行综述,为提高园艺植物对钙的吸收和利用效率提供理论依据。

1 钙的吸收和转运

园艺植物主要通过侧根发生部位和尚未木栓

化的根尖等幼嫩部分进行 Ca^{2+} 的吸收。 Ca^{2+} 主要通过质流转移到根表面,再通过质外体和共质体从表皮细胞转移到皮层,然后转移到中柱。内皮层中的凯氏带是质外体运输的主要屏障,内皮层的木栓质也会阻隔钙向中柱的运输。 Ca^{2+} 必须通过质膜中的钙离子通道(表1)进入内皮层细胞的细胞质(Alcock等2021)。根系吸收钙表现出两种机制:外界钙浓度低时,钙的吸收符合米氏动力学曲线,是典型的主动运输;外界钙浓度高时,钙的吸收受浓度影响较大,并与蒸腾速率呈线性关系。一般情况下,植物主要依靠蒸腾作用通过木质部将 Ca^{2+} 运输到地上部;用脱落酸(abscisic acid, ABA)处理,降低了果树的蒸腾作用,减少钙向地上部的转运(Kalcsits等2019)。

钙是不易移动的元素,果实因蒸腾作用较弱,易出现缺钙症状。白天光强、风速和温度等环境因素影响植物的蒸腾速率,进而影响猕猴桃(*Actinidia deliciosa*)果实钙积累(Montanaro等2014)。夜晚低蒸腾果实钙的吸收和运输通常由木质部汁液流驱使(Brüggewirth等2016)。Bonomelli等(2020)使用 ^{45}Ca 处理柑橘(*Citrus reticulata*)园的土壤后发现:土壤中 ^{45}Ca 活性占56%,根部为19.5%,树干中为14.6%,枝条中为9.6%,果实中仅为0.3%。有学者认为钙可以通过韧皮部/共质体系统进入果实(Song等2018a),也可以通过木质部/质外体途径和韧皮部/共质体途径进入果实(Song等2018b)。梨(*Pyrus pyrifolia*)果实生长初期,钙在果实中均匀分布,随果实的生长发育出现浓度差异,果皮中钙含量最高,种子与果心次之,果肉最低,沿纵剖面钙的浓度从梨果实的果梗至萼洼处逐渐降低(Duan等2019; Wang等2018)。果实缺钙,生产中常用叶面钙肥进行补充,外源钙可通过角质层中的极性途径、角质层中的微裂缝、气孔及果梗与果实的交界处等途径进入果实(Winkler和Knoche 2019)。由于叶面补钙肥效高、见效快,成为园艺植物重要的补钙方式。

2 钙稳态的平衡机制

2.1 外排

虽然钙对植物的生长发育具有不可或缺的作用,但 Ca^{2+} 浓度过高会影响植物的光合作用和分布,

表1 园艺植物细胞中主要的Ca²⁺内流通道
Table 1 Major Ca²⁺ inflow channels in horticultural plant cells

通道类型	激活方式	生理特性	Ca ²⁺ 通道名称	Ca ²⁺ 通道定位	参考文献
非选择性阳离子通道	去极化激活的Ca ²⁺ 通道	允许短暂的Ca ²⁺ 流入	DACC	根、木质部和保卫细胞质膜	Sanyal等2019; Dodd等2010; Demidchik等2007
	超极化激活的Ca ²⁺ 通道	允许大量的Ca ²⁺ 流入	HACC	根毛和伸长区细胞质膜	Sanyal等2019; Dodd等2010; Demidchik等2007
	电压不敏感阳离子通道	允许弱电压下的Ca ²⁺ 流入	VICC	根、木质部和保卫细胞质膜	Sanyal等2019; Dodd等2010; Demidchik等2007
配体门控通道	环核苷酸门控通道	cGMP或cAMP是配体门控通道必需的, 允许K ⁺ 、Na ⁺ 和Ca ²⁺ 通过	CNGC	叶片、根系细胞质膜	Jha等2016; Dodd等2010
机械敏感通道	谷氨酸受体通道	谷氨酸等多种氨基酸引起细胞膜电位去极化并激发瞬间Ca ²⁺ 胞内流	GLRs	根系、叶片和生殖器官上的细胞质膜	Yoshida等2021; Jha等2016; Dodd等2010
	机械敏感钙离子通道	响应机械刺激而参与Ca ²⁺ 胞内流的质膜蛋白	MSL、MCA、OSCA	根系、叶片细胞质膜	Nishii等2021; Tran等2017

抑制种子萌发和植物生长(Wang等2022; White和Broadley 2003)。园艺植物通过富集、排出或增强自身抗性等方式抵御高钙胁迫。Wu等(2011)发现当叶片中Ca²⁺达到饱和时, 金银花(*Lonicera confusa*)会将多余的Ca²⁺通过叶片的气孔排出体外。过量的Ca²⁺在芋头(*Colocasia esculenta*)中可以通过叶片水孔吐水的方式排出, 调节植物体内Ca²⁺浓度, 保证植物的正常生长(Islam和Kawasaki 2015)。高浓度的Ca²⁺能够干扰植物细胞正常的生理功能, 胞质中Ca²⁺浓度需要维持在较低的水平。在细胞内, 高浓度的钙可以干扰钙信号系统、启动抗逆反应, 严重时造成细胞死亡, 还会造成以磷酸为基础的能量代谢紊乱, 影响细胞的结构和功能(Kacprzyk等2017)。因此, 保障园艺植物细胞内Ca²⁺含量平衡对于园艺植物正常生长具有重要作用。大多数植物可以将过多的Ca²⁺转化成草酸钙(Ca₂C₂O₄)晶体、碳酸盐等形式储存起来(Paiva等2019)。尽管如此, 当植物体内草酸钙积累过量时也会通过一些途径将其排出。

植物将多余的Ca²⁺从细胞质外排到“钙库”或胞外, 维持细胞质中Ca²⁺的基础水平是由Ca²⁺/阳离子反转运体(CaCA)超家族和P型Ca²⁺-ATPase (表2)实现的(Sanyal等2019; Emery等2012)。Na⁺/Ca²⁺交换体(NCX)、阳离子/Ca²⁺交换体(CCX)和阳离子/H⁺交换体(CAX)是CaCA超家族的主要成员(Mao等2021; 张宁等2020; Emery等2012), 其中NCX是一种运输能力强、高容量的Ca²⁺转运蛋白, 主要存在于植物液泡膜(Demidchik等2018; Ikeda等2017), 通过促进细胞质内的Ca²⁺转入液泡来调节细胞内的Ca²⁺稳态(Emery等2012); 而CAX是一种运输能力强, 但对Ca²⁺亲和力低的转运蛋白, 主要分布于植物液泡膜, 通常在胞质Ca²⁺浓度水平很高时发挥作用(Mao等2021; Demidchik等2018; Manohar等2011)。CCX1定位细胞质膜, 主要参与调节细胞内的Ca²⁺运输(Ghosh等2022; Yang等2021)。P型Ca²⁺-ATPase也称为“钙泵”, 存在于细胞膜、液泡膜以及核膜等几乎所有的膜系统, 对Ca²⁺具有较高的亲和能力, 但其运输能力较弱(Pottosin和Schönknecht 2007)。“钙泵”由P_{11A}型[或称ER型Ca²⁺-ATPase (ECA)]和P_{11B}型[或称自抑制Ca²⁺-ATPase (ACA)]组成, 通过分解

表2 园艺植物细胞中主要的Ca²⁺交换体
Table 2 Major Ca²⁺ exchangers in horticultural plant cells

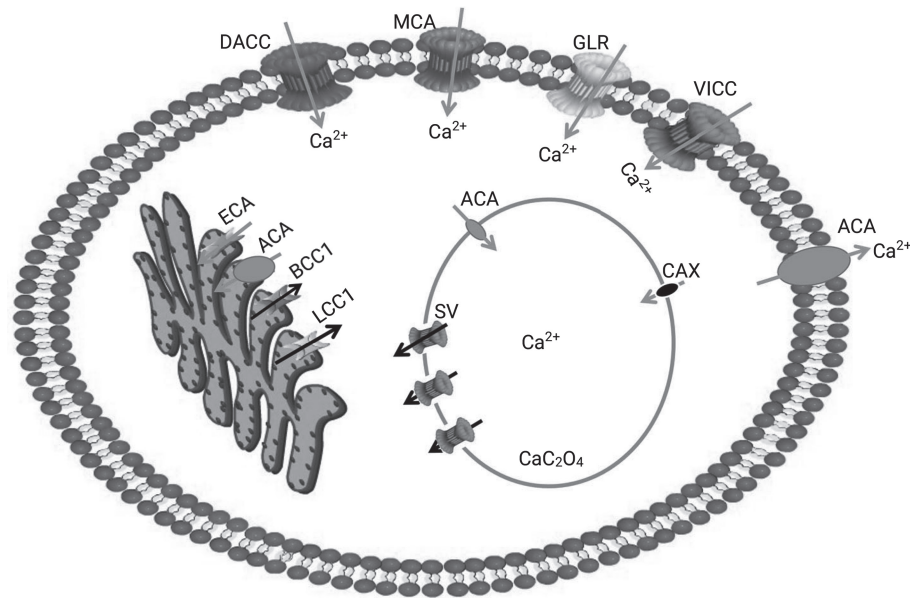
交换体类型	主要交换体	主要功能	Ca ²⁺ 交换体	Ca ²⁺ 交换体定位	参考文献
Ca ²⁺ /阳离子反转运体(CaCA)超家族	Na ⁺ /Ca ²⁺ 交换体	立即降低细胞内的Ca ²⁺ 水平	NCX	园艺植物液泡膜	Demidchik等2018; Ikeda等2017; Emery等2012;
	阳离子/Ca ²⁺ 交换体	立即降低细胞内的Ca ²⁺ 水平	CCX	园艺植物质膜	Ghosh等2022; Yang等2021
	阳离子/H ⁺ 交换体	立即降低细胞内的Ca ²⁺ 水平	CAX	园艺植物液泡膜	Mao等2021; Manohar等2011
P型Ca ²⁺ -ATPase	钙泵	维持静止的Ca ²⁺ 水平	ACA、	质膜、液泡膜、	Pottosin和Schönknecht 2007; Wu等2002
			ECA	内质网膜等	

ATP将细胞内Ca²⁺转运至“钙库”或排出细胞降低胞内钙浓度(Wu等2002)。迄今为止, Ca²⁺作为信号分子和提高植物抗逆性已有大量研究, 而对园艺植物抵抗高钙胁迫机制的研究较少, 许多问题亟待解决。

2.2 园艺植物胞质钙离子的内流系统

细胞质中游离钙([Ca²⁺]_{cyt})的静息浓度通常保持在100~200 nmol·L⁻¹之间, 以防止其对细胞代谢的毒害。细胞质中多余的Ca²⁺通过Ca²⁺/阳离子反转运体(CaCA)超家族和P型Ca²⁺-ATPase外排到“钙库”或者排出体外。那么, “钙库”中的Ca²⁺是否会回到细胞质, 或者当细胞质中的Ca²⁺含量不足时园艺植物是否会将“钙库”中的Ca²⁺重新转运回细胞质中? 答案是肯定的。外界刺激将“钙库”中的Ca²⁺短暂地释放到细胞质, 引起“钙瞬变”, 传递钙信号; 当刺激结束后, Ca²⁺又会重新回到“钙库”中储存(Lindberg等2012)。细胞质膜上存在的非选择性阳离子通道、配体门控通道和机械敏感通道, 液泡膜上存在的电压依赖型钙离子通道(voltage-dependent calcium channel)和配位体激活型钙离子通道(ligand-activated calcium channel)以及内质网上存在的电压依赖型钙离子通道(表1)等均可将“钙库”中储存的Ca²⁺释放到细胞质中, 进行钙信号传递并维持细胞质钙浓度的稳定。

定位于细胞质膜上的钙离子通道(图1)主要分为3类: 非选择性阳离子通道、配体门控通道和机械敏感通道。非选择性阳离子通道受光、植物激素等生理性刺激激活, 对离子选择性不高, 可分为超极化钙离子通道(hyperpolarization-activated Ca²⁺ channel, HACC), 去极化钙离子通道(depolarization-activated Ca²⁺ channel, DACC)和电压不敏感钙离子通道(voltage-insensitive Ca²⁺ channel, VICC)。HACC在膜电位水平超极化到低于-150~-100 mV时被激活, 对Ca²⁺、钡离子(Ba²⁺)、锰离子(Mn²⁺)、Mg²⁺、铬离子(Cd²⁺)及锌离子(Zn²⁺)有通透性。DACC在膜电位高于-50 mV时被激活, 通过促进胞质Ca²⁺浓度升高, 从而促进K⁺的外流, 这种反馈调节可能在K⁺向木质部的装载过程中起重要作用。环核苷酸门控离子通道(cyclic nucleotide-gated channel, CNGC)是电压不敏感型钙离子通道, 也是配体门控通道,

图1 园艺植物细胞中主要的Ca²⁺运输蛋白Fig. 1 Main Ca²⁺ transporters in horticultural plant cells

ACA: P_{11B}型或自抑制Ca²⁺-ATPase; BCC1与LCC1: 电压依赖性Ca²⁺通道; CAX: 阳离子/H⁺交换体; CaC₂O₄: 草酸钙; DACC: 去极化激活的Ca²⁺通道; ECA: P_{11A}型或ER型Ca²⁺-ATPase; GLR: 谷氨酸受体通道; MCA: 机械敏感性离子通道; SV: 慢型液泡通道; VICC: 电压不敏感阳离子通道。

在细胞质膜上, 线粒体膜、液泡膜、叶绿体类囊体膜和核膜上均有存在(Baxter等2008)。谷氨酸受体通道(glutamate receptor-like protein, GLR)属于配体门控通道, 分布于细胞质膜, 在胞质Ca²⁺内流以及应对生物和非生物胁迫等方面具有重要作用(Yoshida等2021; Jha等2016; Dodd等2010)。类机械敏感通道(mechanosensitive-like channel, MSL)、高渗透诱导细胞质增加通道(hyperosmolarity-induced [Ca²⁺]_{cyt} increase channel, OSCA)和中配体通道(midcomplementing channel, MCA)均属于机械敏感性离子通道(mechanosensitive ion channel, MCA), 与Ca²⁺内流有关(Hamilton等2015)。

液泡是植物细胞最大的“钙库”(Costa等2018)。当细胞质中Ca²⁺浓度低时, 液泡中的Ca²⁺会通过钙离子通道进入胞质, 提高胞质钙浓度。电压依赖型钙离子通道受液泡膜两侧膜电位控制, 当液泡内与细胞质之间的膜电势差为正值时, 通道被打开, 该通道对Ca²⁺的通透性超过K⁺, 活性受钆离子(Gd³⁺)抑制; 配位体激活型钙离子通道受环腺苷二磷酸

核糖(cyclic ADP ribose, cADPR)或三磷酸肌醇(inositol triphosphate, IP₃)激活, 对离子选择性极高(Martinoia等2007)。另外, 液泡膜上还存在一种激活慢, 失活也慢, 开放时间较长的慢型液泡(slow vacuole, SV)通道。SV对阳离子具有选择性, 许多一价阳离子和二价阳离子均可通过此通道, 其受钙依赖的磷酸化作用调控, 活性被14-3-3蛋白抑制(White和Broadley 2003)。

内质网(ER)外与细胞膜直接相连, 内与核膜的外膜直接相通, 与囊泡和高尔基体间接相连。ER将细胞内的各种结构联结成一个整体, 通过折叠有效地增加胞内膜面积, 具有承担细胞内物质运输和蛋白质合成的重要作用。Klüsener等(1995)在泻根(*Bryonia dioica*)的茎卷须组织的内质网膜上发现了具有电压依赖性、对Ca²⁺具有强选择性的钙离子通道BCC1; 其开放由Ca²⁺浓度梯度控制, Gd³⁺可以抑制该通道的活性。Klüsener和Weiler (1999)使用平面脂双层技术在独行菜(*Lepidium sativum*)根尖细胞内质网膜上发现了另一种同样具有电压

依赖性,对 Ca^{2+} 具有高度选择性的钙通道LCC1。LCC1开放速度较快,开放时间较短;开放受镧离子(La^{3+})和 Gd^{3+} 抑制。

草酸钙是一种分布十分广泛,结构十分稳定的化合物,在液泡、细胞壁和细胞质中均有分布。草酸钙具有中和草酸和 Ca^{2+} 毒害、调节钠离子(Na^+)和钾离子(K^+)平衡、预警光合作用和提供组织支持等作用(易君文 2016)。越来越多的证据表明,园艺植物将细胞内过多的 Ca^{2+} 以草酸钙结晶的形式储存于液泡等细胞器,防止胞内 Ca^{2+} 浓度过高对细胞产生毒害作用(Paiva 2019)。那么,当园艺植物细胞内游离 Ca^{2+} 的浓度不足时,草酸钙是否会被分解,为园艺植物提供 Ca^{2+} ? Volk等(2002)提出在大藻(*Pistia stratiotes*)叶片生长发育的过程中草酸钙晶体的含量出现波动,当草酸钙含量下降时往往伴随着草酸氧化酶的积累,猜测草酸钙晶体可以在植物细胞中被分解。萌发素(Germin)最初被认为是只存在于单子叶植物中的草酸氧化酶,可以分解草酸钙,在释放出过氧化氢的同时也会将 Ca^{2+} 释放出来。2015年在双子叶植物尖叶杜鹃花(*Rhododendron simsii*)中首次发现与小麦萌发素蛋白(Germin protein)序列相似性较高的类萌发素蛋白(Germin-like protein, GLP)也具有草酸氧化酶的活性和降解草酸的功能(Sakamoto等2015)。易君文(2016)证明‘石硖’龙眼(*Dimocarpus longan*)和‘岭丰糯’荔枝(*Litchi chinensis*)在果实生长发育初期会将多余的钙以草酸钙结晶的方式储存起来,在生长发育后期转化释放,以满足果实迅速生长对钙的需求。从鸭跖草科植物异型孺泪花(*Tinantia anomala*)中观测到分解代谢反应有助于 CaOx 晶体分解释放 Ca^{2+} ,而草酸钙及其分解产物对花粉孢壁的形成具有重要作用(Gębura和Winiarczyk 2016)。

3 总结与展望

钙是园艺植物生长发育必需的元素之一;不同园艺植物钙含量差异较大。许多园艺植物在缺钙条件下,其生理和组织响应也不相同,如在缺钙条件下桃树(*Prunus persica*)砧木‘Garnem’比‘GF 677’表现出更高的耐受性,有研究者认为‘Garnem’中较大的皮层细胞和木质部导管的增生和肥大增

加了气孔导度,从而吸收更多的钙,减轻了‘Garnem’钙缺乏引发的不良影响(Aras等2021)。与‘富士’苹果(*Malus pumila*)相比,‘卡塔琳娜’在果实发育过程中表现出木质部功能性损失更早,钙含量更低,更容易出现苦痘病(Miqueloto等2014)。转录组测序、蛋白质组学的应用为揭示不同园艺植物钙吸收利用差异的遗传基础提供了新途径,而转基因技术的应用有望增强根系钙素吸收或改善园艺植物体内钙合理分配。园艺植物钙素吸收和转运机理与调控机制的研究,可以为分子育种、提高园艺植物钙含量和园艺植物钙利用效率、减少钙缺乏引发的病害提供理论依据,对于园艺产业的持续健康发展具有重大意义。

园艺植物通过多种生理过程的协调保持钙稳态。从宏观角度看,包括根际钙的吸收、器官间的分配,需要多种组织和器官间的信号交流和物质能量转换。从微观角度看,细胞内钙浓度的调节依赖于钙离子通道蛋白和钙离子交换体等钙离子转运蛋白。当细胞内 Ca^{2+} 浓度过高时,园艺植物通过 CaCA 超家族和P型 Ca^{2+} -ATPase将多余的 Ca^{2+} 转入“钙库”储存;当细胞质 Ca^{2+} 浓度低时,通过质膜 Ca^{2+} 内流通道和内质网、液泡 Ca^{2+} 释放通道,以及草酸钙晶体的释放等方式,使胞质 Ca^{2+} 浓度迅速增加,从而维持细胞正常的生命活动或进行信号转导调节细胞活动。虽然目前有关钙稳态机制的研究已经取得了较大的进展,但是仍有一些问题亟待解决。虽然编码钙离子转运蛋白的基因大部分已经被克隆到,但钙离子转运蛋白的亚细胞定位、基因表达的调控因子、时空表达特征和基因功能都有待揭示。随着园艺植物钙代谢研究的进一步深入,钙稳态与钙调节系统框架的进一步构建,将对分子育种和园艺产业可持续发展提供更好的理论支撑。

参考文献(References)

- Alcock TD, Thomas CL, Ó Lochlainn S, et al (2021). Magnesium and calcium overaccumulate in the leaves of a schengen3 mutant of *Brassica rapa*. *Plant Physiol*, 186 (3): 1616–1631
- Aras S, Keles H, Bozkurt E (2021). Physiological and histological responses of peach plants grafted onto different rootstocks under calcium deficiency conditions. *Sci Hort*, 281: 109967

- Baxter J, Moeder W, Urquhart W, et al (2008). Identification of a functionally essential amino acid for *Arabidopsis* cyclic nucleotide gated ion channels using the chimeric *AtCNGC11/12* gene. *Plant J*, 56: 457–469
- Bonomelli C, Fernández V, Martiz J, et al (2020). Absorption and distribution of root, fruit, and foliar-applied ^{45}Ca in ‘Clemenules’ mandarin trees. *J Sci Food Agr*, 100 (12): 4643–4650
- Brüggenwirth M, Winkler A, Knoche M (2016). Xylem, phloem, and transpiration flows in developing sweet cherry fruit. *Trees-Struct Funct*, 30 (5): 1821–1830
- Costa A, Navazio L, Szabo I (2018). The contribution of organelles to plant intracellular calcium signalling. *J Exp Bot*, 69 (17): 4175–4193
- Demidchik V, Maathuis FJM (2007). Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development. *New Phytol*, 175 (3): 387–404
- Demidchik V, Shabala S, Isayenkov S, et al (2018). Calcium transport across plant membranes: mechanisms and functions. *New Phytol*, 220 (1): 49–69
- Dodd AN, Kudla J, Sanders D (2010). The language of calcium signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 593–620
- Duan Y, Xu Y, Wang R, et al (2019). Investigation and prevention of cork spot disorder in ‘Akizuki’ pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai). *HortScience*, 54 (3): 480–486
- Emery L, Whelan S, Hirschi KD, et al (2012). Protein phylogenetic analysis of Ca^{2+} /cation antiporters and insights into their evolution in plants. *Front Plant Sci*, 3: 1
- Gębura J, Winiarczyk K (2016). A study on calcium oxalate crystals in *Tinantia anomala* (Commelinaceae) with special reference to ultrastructural changes during anther development. *J Plant Res*, 129 (4): 685–695
- Ghosh S, Bheri M, Bisht D, et al (2022). Calcium signaling and transport machinery: Potential for development of stress tolerance in plants. *Curr Plant Biol*, 29: 100235
- Hamilton ES, Schlegel AM, Haswell ES (2015). United in diversity: mechanosensitive ion channels in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 66: 113–137
- He H, Veneklaas EJ, Kuo J, et al (2014). Physiological and ecological significance of biomineralization in plants. *Trends Plant Sci*, 19 (3): 166–174
- Ikeda H, Shibuya T, Nishiyama M, et al (2016). Physiological mechanisms accounting for the lower incidence of blossom-end rot in tomato introgression line IL8-3 fruit. *Horticult J*, 86 (3): 327–333
- 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
- Jha SK, Sharma M, Pandey GK (2016). Role of cyclic nucleotide gated channels in stress management in plants. *Curr Genomics*, 17 (4): 315–329
- Kacprzyk J, Brogan NP, Daly CT, et al (2017). The retraction of the protoplast during PCD is an active, and interruptible, calcium-flux driven process. *Plant Sci*, 260: 50–59
- Kalcsits L, Heijden G, Waliullah S, et al (2019). S-ABA-induced changes in root to shoot partitioning of root-applied ^{44}Ca in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Trees-Struct Funct*, 33 (2): 433–442
- Klüsener B, Boheim G, Liss H, et al (1995). Gadolinium-sensitive, voltage-dependent calcium release channels in the endoplasmic reticulum of a higher plant mechanoreceptor organ. *EMBO J*, 14 (12): 2708–2714
- Klüsener B, Weiler EW (1999). A calcium-selective channel from root-tip endomembranes of garden cress. *Plant Physiol*, 119 (4): 1399–1406
- Lindberg S, Kader M, Yemelyanov V (2012). Calcium signalling in plant cells under environmental stress. New York: Springer, 325–360
- Manohar M, Shigaki T, Hirschi KD (2011). Plant cation/ H^{+} exchangers (CAXs): biological functions and genetic manipulations. *Plant Biol*, 13 (4): 561–569
- Mao K, Yang J, Wang M, et al (2021). Genome-wide analysis of the apple CaCA superfamily reveals that MdCAX proteins are involved in the abiotic stress response as calcium transporters. *BMC Plant Biol*, 21 (1): 1–18
- Martinoia E, Maeshima M, Neuhaus HE (2007). Vacuolar transporters and their essential role in plant metabolism. *J Exp Bot*, 58 (1): 83–102
- Miqueloto A, Amarante CVT, Steffens CA, et al (2014). Relationship between xylem functionality, calcium content and the incidence of bitter pit in apple fruit. *Sci Hortic*, 165: 319–323
- Montanaro G, Dichio B, Lang A, et al (2014). Internal versus external control of calcium nutrition in kiwifruit. *J Plant Nutr Soil Sci*, 177 (6): 819–830
- Nishii K, Möller M, Iida H (2021)). Mix and match: Patchwork domain evolution of the land plant-specific Ca^{2+} -permeable mechanosensitive channel MCA. *PLOS One*, 16 (4): e0249735
- Paiva EAS (2019). Are calcium oxalate crystals a dynamic calcium store in plants? *New Phytol*, 223 (4): 1707–1711
- Perochon A, Aldon D, Galaud JP, et al (2011). Calmodulin and calmodulin-like proteins in plant calcium signaling. *Biochimie*, 93 (12): 2048–2053
- Pottosin II, Schönknecht G (2007). Vacuolar calcium channels. *J Exp Bot*, 58 (7): 1559–1569
- Sakamoto A, Nishimura T, Miyaki Y, et al (2015). *In vitro* and *in vivo* evidence for oxalate oxidase activity of a

- germin-like protein from azalea. *Biochem Bioph Res Co*, 458 (3): 536–542
- Sanyal SK, Mahiwal S, Pandey GK (2019). Calcium signaling: a communication network that regulates cellular processes. Singapore: Springer, 279–309
- Song W, Yi J, Kurniadinata OF, et al (2018b). Linking fruit Ca uptake capacity to fruit growth and pedicel anatomy, a cross-species study. *Front Plant Sci*, 9: 575
- Song WP, Chen W, Yi JW, et al (2018a). Ca distribution pattern in litchi fruit and pedicel and impact of Ca channel inhibitor, La^{3+} . *Front Plant Sci*, 8: 2228
- Tran D, Galletti R, Neumann ED, et al (2017). A mechanosensitive Ca^{2+} channel activity is dependent on the developmental regulator DEK1. *Nat Commun*, 8: 1009
- Volk GM, Lynch-Holm VJ, Kostman TA, et al (2002). The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biol*, 4 (1): 34–45
- Wang W, Zhang F, Sun L, et al (2022). Alkaline salt inhibits seed germination and seedling growth of canola more than neutral salt. *Front Plant Sci*, 13: 814755
- Wang Y, Zhang X, Wang Y, et al (2018). The changes of intracellular calcium concentration and distribution in the hard end pear (*Pyrus pyrifolia* cv. 'Whangkeumbae') fruit. *Cell Calcium*, 71: 15–23
- White PJ, Broadley MR (2003). Calcium in plants. *Ann Bot*, 92 (4): 487–511
- Winkler A, Knoche M (2019). Calcium and the physiology of sweet cherries: A review. *Sci Hortic*, 245: 107–115
- Wu G, Li M, Zhong F, et al (2011). *Lonicera confusa* has an anatomical mechanism to respond to calcium-rich environment. *Plant Soil*, 338 (1): 343–353
- Wu Z, Liang F, Hong B, et al (2002). An endoplasmic reticulum-bound $\text{Ca}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$ pump, ECA1, supports plant growth and confers tolerance to Mn^{2+} stress. *Plant Physiol*, 130 (1): 128–137
- Yang HQ, Jie YL (2005). Uptake and transport of calcium in plants. *Physiol Mol Biol Pla*, 31 (3): 227–234
- Yang J, Li W, Guo X, et al (2021). Cation/ Ca^{2+} Exchanger 1 (*MdCCXI*), a plasma membrane-localized Na^{+} transporter, enhances plant salt tolerance by inhibiting excessive accumulation of Na^{+} and reactive oxygen species. *Front Plant Sci*, 12: 746189
- Yi JW (2016). Calcium accumulation and calcium oxalate dynamics in litchi longan and their relationship with germin-like (disseration). Guangzhou: South China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [易君文(2016). 荔枝龙眼钙积累和草酸钙动态及其与类萌发素(germin-like)关系的研究(学位论文). 广州: 华南农业大学]
- Yoshida T, Fernie AR, Shinozaki K, et al (2021). Long-distance stress and developmental signals associated with abscisic acid signaling in environmental responses. *Plant J*, 105 (2): 477–488
- Zhang N, Bai B, Li MY, et al (2020). Research progress on cation/calcium exchanger (CCXs) proteins in plants. *Plant Physiol J*, 56 (10): 2061–2066 (in Chinese with English abstract) [张宁, 白冰, 李明媛等(2020). 植物中阳离子/钙交换体(CCXs)蛋白研究进展. 植物生理学报, 56 (10): 2061–2066]