

DOI: 10.13376/j.cblls/2015065

文章编号: 1004-0374(2015)00-0504-05

钙在植物盐胁迫中的作用

李娜*, 张海林, 李秀芬, 柳超

(郑州澍青医学高等专科学校基础医学部, 郑州 450000)

摘要: 钙(Ca^{2+})既是植物重要的营养元素,也可作为第二信使感受到外界环境刺激,引起一系列保护性生理反应,从而减轻环境胁迫的伤害。盐胁迫严重影响植物(农作物)发育、生长和产量。大量研究表明, Ca^{2+} 对植物盐害具有抗性。现就针对盐胁迫对植物的伤害机制和 Ca^{2+} 在盐胁迫中的功能和调控机制的研究进展进行综述。

关键词: Ca^{2+} ; 盐胁迫; 植物; 调控途径

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A

Function of Ca^{2+} in salt stress in plants

LI Na*, ZHANG Hai-Lin, LI Xiu-Fen, LIU Chao

(Faculty of Basic Medicine, Zhengzhou Shuqing Medical College, Zhengzhou 450000, China)

Abstract: Ca^{2+} is not only a necessary element for plants, but also as the second messenger causes a series of physiological responses in order to protect plants from environmental stress when exposed to environmental stimuli. Salt stress seriously affects plants (crops) development, growth and yield. Studies showed that Ca^{2+} improves plants resistance to salt stress. Some functions and regulatory mechanisms about Ca^{2+} involvement under salt stress were mainly discussed.

Key words: calcium ion; salt stress; plants; regulation pathway

钙(Ca^{2+})不仅是植物的重要的营养元素,也是一种重要的信号分子。 Ca^{2+} 参与种子的萌发、生长分化、形态建成以及开花结果等全过程^[1],以及细胞壁的构成、质膜稳定性和流动性的保护、花粉管生长和作为细胞中不同酶的活化剂。此外, Ca^{2+} 信号是植物应答各种逆境胁迫响应的一个重要组分,在植物抗病、抗虫及适应非生物胁迫反应中起着重要的作用^[2]。

在各种环境胁迫中,盐胁迫是对植物(农作物)生长影响最严重的环境因子之一。在我国已有670万公顷盐碱土耕地,加之工业污染、灌溉农业的发展和农业化肥使用不当等原因,次生盐碱土壤面积不断扩大。盐胁迫影响农作物的发育、生长和产量,严重时会造成植物的死亡^[3-4]。因此,扩大盐碱地作物种植面积,提高作物的产量,加强作物的抗盐生理机制研究显得更为迫切。本文重点综述近年来信号分子 Ca^{2+} 对盐胁迫下植物生理生化等方面的影

响以及调控机制的研究进展。

1 盐胁迫下的植物生理

植物生长在高盐环境下,受到高渗透势的影响称为盐胁迫。盐分胁迫主要包括离子胁迫、渗透胁迫及其造成的一系列次级胁迫如氧化胁迫等。盐胁迫严重干扰植物体内已存在的细胞及整株水平上的水分及离子稳态,造成植物细胞的分子损伤、生长减缓,甚至死亡^[5]。

1.1 渗透胁迫

植物处于盐渍环境时,由于外界环境的渗透势

收稿日期: 2014-08-11; 修回日期: 2014-10-27

基金项目: 河南省教育厅科学技术研究重点项目(13B180288); 河南省教育厅自然科学基金基础研究专项基金(2011B180007)

*通信作者: E-mail: ln877979316@hotmail.com; Tel: 0371-67673815

很低,植物细胞很容易失去水分,表现为水分胁迫而处于生理干旱状态^[6],使得生长、光合等生理过程受抑制,其中生长是植物对盐渍最敏感的生理过程。

1.2 离子胁迫

植物存在高效的离子运输和选择性吸收机制。植物通过对离子的选择性吸收、外排和区域化来维持细胞内生理代谢所要求的动态平衡,使植物不同程度地表现出它们的耐盐性,一旦这种平衡遭到破坏,就表现为盐胁迫,甚至盐伤害。盐离子会打破植物细胞内离子平衡,从而使植物代谢紊乱。同时,盐渍土壤中某种离子含量过高往往排斥植物对其他离子的吸收,形成不平衡的土壤溶液,导致特殊的离子毒害作用。

2 盐胁迫中钙信号的发生以及盐胁迫下Ca²⁺的调节作用

2.1 盐胁迫下诱导细胞内Ca²⁺浓度的增加

当植物遭受盐胁迫时,植物细胞质Ca²⁺浓度增加^[7],即诱发了植物细胞的钙信号。随着测定活细胞内Ca²⁺浓度的方法的发展,人们发现细胞中质膜、液泡膜以及内质网膜上通常都存在着不同的Ca²⁺浓度梯度。细胞内的Ca²⁺浓度处于低水平(100~200 nmol/L)的稳态平衡中,这不仅是保证正常代谢过程所必需的,而且是Ca²⁺信号发生的基础。当植物处于盐胁迫环境中,质膜Ca²⁺通道开放,胞外Ca²⁺内流,同时细胞内钙库(液泡)的Ca²⁺释放,导致细胞质基质和核中Ca²⁺水平迅速升高,起到了钙信号的作用,并引发一系列生理生化过程,适应盐胁迫环境;但是,长期高浓度Ca²⁺会对细胞产生毒害作用,当细胞质基质中Ca²⁺浓度增加到1 mmol/L时,增加的Ca²⁺就与钙调素CaM结合,激活质膜和液泡膜上的钙泵(Ca²⁺-ATPase),将增加的Ca²⁺又泵回到细胞外及液泡Ca²⁺库中,使细胞内的Ca²⁺又恢复到刺激前的低水平,保证Ca²⁺增加是一个短暂性过程^[8]。

2.2 外源Ca²⁺在植物抗盐生理中的作用

盐胁迫条件下,适量增加外源Ca²⁺可以增强植物对盐胁迫的响应,减轻盐胁迫对植物的伤害^[9-11]。Nakamura等^[12]发现,外加Ca²⁺可增加盐胁迫下绿豆根细胞的液泡膜H⁺-ATP酶活性,缓解焦磷酸酶(H⁺-PPase)活性的下降,降低根细胞的H⁺分泌和细胞质的Na⁺浓度。安国勇等^[13]用10 mmol/L CaCl₂处理小麦根细胞发现外源Ca²⁺可以稳定根细胞膜电

位,抑制NaCl引起的细胞膜电位的降低,促进根对钾离子的积累,减少细胞质膜渗漏和降低丙二醛(malonaldehyde, MDA)的含量,从而缓解NaCl胁迫伤害,增强植物的抗盐能力。

2.2.1 外源Ca²⁺对盐胁迫下植物种子萌发的影响

盐胁迫影响种子萌发的各个阶段,这是由于高盐会使植物细胞失水,种子的正常代谢受到阻碍。凤仙花种子、辣椒种子的萌发过程证明,外源Ca²⁺可以提高高盐胁迫下植物种子的发芽率、发芽指数、活力指数,促进下胚轴和胚根的生长^[14-15]。梁海英等^[14]认为,适量的外源Ca²⁺(5~20 mmol/L CaCl₂)对凤仙花种子发芽盐胁迫有一定的缓解效应。张洁宝^[15]认为在NaCl胁迫下,适量的外源Ca²⁺对NaCl胁迫具有一定的缓解作用,与NaCl胁迫处理相比相对电导率降低,种子发芽率增高,胚根长度增加。

2.2.2 外源Ca²⁺对盐害的植物幼苗的缓解效应

盐胁迫可使植物体内发生一系列的生理生化变化,包括膜透性增大、叶绿体分解、膜脂过氧化产物增多等,严重影响植物的生长发育^[16]。钙具有膜保护作用,通过把膜表面的磷酸盐、磷酸脂以及蛋白质的羟基桥连起来,维持盐胁迫下细胞质膜、叶绿体膜和液泡膜的稳定性^[17]以及ATPase的活性来缓解盐胁迫^[18]。这在蕃茄、苜蓿、小麦、水稻、黄瓜、玉米和豌豆等幼苗的生长过程中都得到了证实^[19-26]。颜振兰^[19]认为,100 mmol/L的NaCl胁迫处理的蕃茄幼苗在加入不同浓度的CaCl₂后,盐害效应均呈下降趋势。Na⁺/Ca²⁺比为10时,盐害效应的降低作用最大。柳斌等^[20]认为,外源Ca²⁺和水杨酸(salicylic acid, SA)对苜蓿幼苗的NaCl胁迫都有一定的缓解作用,能够显著($P<0.05$)增加供试苜蓿植株的株高,提高植株叶绿素以及根、叶K⁺的含量,降低植株根、叶Na⁺的含量和Na⁺/K⁺。赵翔等^[21]实验证明,在NaCl胁迫下,外施10 mmol/L CaCl₂可很好地抑制小麦茎叶电导率升高及根中MDA含量上升,促进小麦叶片中叶绿素及根部脯氨酸(proline, Pro)的积累,从而缓解盐伤害。赵可夫等^[22]通过对小麦幼苗自由基清除剂和SOD抑制剂试验证明,盐害效应以及Ca²⁺对盐害效应的降低作用与膜脂过氧化水平提高、膜脂和膜脂脂肪酸组分变化有关。

2.2.3 外源Ca²⁺对盐胁迫叶片光抑制的缓解效应

盐胁迫下叶绿体内离子的组成变化对植物光合作用的影响至关重要。高盐环境不仅是离子毒

害的问题,而且会干扰酶的活性,引起光系统 II (photosystem II, PSII) 结构紊乱。张乃华^[27]采用溶液培养玉米幼苗用 NaCl 模拟盐胁迫条件,研究发现 NaCl 胁迫后的叶片 PSII 最大光化学效率 (Fv/Fm) 明显下降,说明盐胁迫下的玉米叶片的光合机构受到一定程度的伤害,因而对光能吸收和转化效率明显下降。后经 2 mmol/L 和 8 mmol/L 外源 Ca²⁺ 处理后,其叶片的 Fv/Fm 显著升高。这说明 Ca²⁺ 能够显著地缓解 NaCl 胁迫对光合机构的伤害,并对 Ca²⁺ 的可能作用机制进行了探讨,得出 Ca²⁺ 具有缓解 NaCl 胁迫引起玉米光合能力下降的作用。

2.2.4 外源Ca²⁺在NaCl抑制花粉萌发中的作用

高等植物的有性生殖是一个复杂的生物学过程,需要有精确的调控才能顺利完成,花粉在雌蕊柱头上萌发并长出花粉管进入胚囊完成受精,是这个过程的重要阶段。盐胁迫对植物有性生殖过程中的任一环节产生影响,都将导致植物不能完成受精作用,导致结实率降低,造成减产。丁彬^[28]以百合花粉和拟南芥花粉为实验材料,采用花粉液体培养法证明了 NaCl 处理下,花粉体外萌发、在柱头上的萌发和花粉管生长都受到抑制,从花粉细胞内离子含量、质膜透性、脯氨酸含量、SOD 及淀粉酶活性等方面来看,NaCl 胁迫导致花粉内离子平衡遭到破坏,有害物质逐渐积累,花粉的正常代谢不能正常进行,从而抑制了花粉萌发和花粉管的生长。NaCl 处理下,适当增加外源 Ca²⁺ 能够缓解 NaCl 胁迫对花粉的毒害作用,一定程度上促进了花粉萌发和花粉管的生长,降低了盐害。

2.3 盐胁迫下Ca²⁺信号系统参与的调控途径

2.3.1 Ca²⁺参与渗透胁迫的调控途径

盐胁迫引起渗透胁迫主要是通过促有丝分裂原激活的蛋白激酶 (MAPK) 通路^[29-30]得以缓解的。MAPK 途径调节的信号转导是渗透信号传递的主要途径,从细胞表面到细胞核,该级联反应在细胞信号的转换和放大过程中起重要作用。MAPK 级联途径由 3 个成员组成,分别是 MAPK、MAPKK (MAPK kinase) 和 MAP-KKK (MAPKK kinase),这 3 个信号组分按照 MAPKKK-MAPKK-MAPK 的方式依次磷酸化,从而将外源信号级联放大后向下传递。该途径通过蛋白磷酸化和改变相关基因的表达达到适应渗透胁迫的目的,其中 MAPK4 和 MAPK6 主要调节盐胁迫^[31]。目前已知拟南芥中有 AtMPK3 和 AtMPK6,紫花苜蓿中有 SAMK (stress-activated MAPK) 和 SIMK (salt stress-inducible MAPK),烟草中有 SIPK

(SA induced MAPK)。在烟草中检测到了被低渗激活的相对分子质量为 50 × 10³、75 × 10³ 和 80 × 10³ 的蛋白激酶,它们的激活依赖于上游的磷酸化和 Ca²⁺ 的传导^[32]。蛋白激酶的种类和生理机制与植物的种类有关。甜菜根中,参与渗透胁迫的蛋白一种是 Ca²⁺ 依赖的相对分子质量为 51 × 10³ 的 MAP 激酶,另一种是非 Ca²⁺ 依赖的相对分子质量为 46 × 10³ 的蛋白激酶 (CIPK),该酶只被高浓度的渗透胁迫激活^[32]。

2.3.2 Ca²⁺参与离子毒害的调控途径

植物受到盐胁迫时,细胞中的 Ca²⁺ 浓度会出现短暂的上升^[33]。研究表明,植物中离子毒害和渗透胁迫首先引起细胞中第二信使 cGMP 含量持续上升,继而启动 Ca²⁺ 信号^[34]。植物响应离子毒害,调节 Na⁺ 平衡的途径有两种,一种是 SOS 途径。Zhu^[11]从拟南芥根部中分离了一类对盐超敏感的基因 SOS (salt overly sensitive),包括 SOS1、SOS2、SOS3、SOS4、SOS5 对 Na⁺ 和 Li⁺ 敏感。Guo 等^[35]的研究表明,SOS1、SOS2 和 SOS3 是定位在细胞膜上的负责 Na⁺ 外排的信号通路系统,主要调节 Na⁺ 的动态平衡^[36],促使 Na⁺ 排出细胞或者进入液泡储藏。盐胁迫引起的钙信号可以启动植物体的 SOS 途径,SOS3 是植物的耐盐决定因子,它需要与 Ca²⁺ 结合以及 N 末端豆蔻酰化^[37]才能起作用。近年研究发现,在拟南芥中,钙结合蛋白盐 SOS3 作用并激活蛋白激酶 SOS2,从而激活质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 SOS1 调节细胞内钠离子平衡^[38-40],同时通过调控液泡 H⁺/Ca²⁺ 反向转运体 CAX1 (H⁺/Ca²⁺ antiporter1) 来整合细胞内 Ca²⁺ 浓度变化,提高植物的耐盐性^[41]。另一种是 Ca²⁺/CaM 依赖的蛋白磷酸酯酶途径 (CAN) 途径,即一种重要的 Ca²⁺/CAM 依赖的调节盐胁迫的信号转导途径。植物细胞中,CAN (calcineurin) 可以调节 Na⁺ 和 K⁺ 的含量,它通过 K⁺ 高亲和性转运体 TRK1 促进 K⁺ 的吸收,这样因为阳离子的竞争性吸收作用可以减少 Na⁺ 的吸收^[35]。CAN 还可以诱导 ENA1 (encoding plasma membrane P-type ATPase gene 1) 转录,编码质膜上的 P 型 ATPase,促进 Na⁺ 的排出^[36]。

2.4 Ca²⁺信号转导和ABA信号的关系

研究表明, Ca²⁺ 参与了 5 大类植物激素以及茉莉酸、SA 等对植物生长发育的调控过程。Ca²⁺ 信号作为第二信使在激素信号转导,尤其是 ABA 信号转导过程中发挥着重要作用。研究表明,当植物受到如干旱、低温、盐害等环境胁迫时,细胞迅速

积累 ABA; 当胁迫条件去除后, ABA 迅速发生降解降低其含量。植物在各种非生物胁迫的应答中, 胁迫诱导的基因的表达存在着 ABA 依赖途径和 ABA 不依赖途径。在 ABA 依赖途径中, 多数情况下钙信使也参与逆境信号传递。已经证实钙信号在 ABA 调节保卫细胞气孔开闭中起重要作用^[42]。目前在植物细胞中发现 $\text{Ca}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ 依赖的蛋白激酶 (Ca^{2+} dependent protein kinase, CDPK)、 $\text{Ca}^{2+}/\text{CaM}$ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{CBL}$ (calcineurin B-like protein) 三类钙信号系统^[43-45], 它们与逆境胁迫信号转导密切相关^[2]。Nievola 等^[46]也证实 ABA 和 IAA 参与 CAM 信号转导。

3 结论和展望

盐胁迫诱发植物细胞产生钙信号, 诱导钙结合蛋白表达, 促进 Ca^{2+} 与 CaM 和其他 Ca^{2+} 结合蛋白的结合, 调节细胞代谢和基因表达, 促进植物适应逆境, 适量增加外源 Ca^{2+} 可以增强植物的抗盐性。

Ca^{2+} 作为信号传递分子所参与的信号转导途径有多种类型, 主要是通过增加细胞质基质和核基质中的 Ca^{2+} 来活化受体蛋白 CaM 和 CDPKs, 引发下游的蛋白磷酸化和去磷酸化, 进而诱导特异的抗性基因的表达, 然而, 其中的许多细节有待进一步揭示。另外, 植物的耐(抗)盐性是植物体内一系列生理生化过程综合作用的结果, 需要相关的多种复杂逆境信号传递过程的协调作用, 不同信号转导途径之间既相互独立, 又密切联系。分子生物学技术的发展以及对钙信号在植物盐胁迫响应机制中作用的深入分析将极大地促进植物抗盐机理的研究, 为提高农作物的抗盐性提供强有力的理论支撑。

[参 考 文 献]

- [1] 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学[M]. 5版. 北京: 高等教育出版社, 1995: 33-4
- [2] 孙芳夏, 新莉, 尹伟伦. 逆境胁迫下ABA与钙信号转导途径之间的相互调控机制. 生命科学研究, 2012, 16(4): 362-7
- [3] 宋旭丽, 胡春梅, 孟静静, 等. NaCl 胁迫加重强光胁迫下超大甜椒叶片的光系统 II 和光系统 I 的光抑制. 植物生态学, 2011, 35(6): 681-6
- [4] Qin LQ, Li L, Zhang YL, et al. Damaging mechanisms of chilling and salt stress to *Arachis hypogaea* L. leaves. Photosynthetica, 2011, 49(1): 37-42
- [5] 晏斌, 戴秋杰, 刘晓忠, 等. 钙提高水稻耐盐性的研究. 作物学报, 1995, 21(6): 685-90
- [6] 牛东玲, 王启基. 柴达木盆地弃耕地水盐动态分析. 草业学报, 2001, 10(4): 101-6
- [7] Chinnusamy V, Schumaker K, Zhu JK. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signaling in plants. J Exp Bot, 2004, 55: 225-36
- [8] Jian LC, Sun LH, Li JH, et al. Ca^{2+} -homeostasis differs between plant species with different cold-tolerance at 4 °C chilling. Acta Bot Sin, 2000, 42(4): 358-66
- [9] Zhu JK. Plant salt tolerance. Plant Sci, 2001, 6(2): 66-71
- [10] Chen HX, Li PM. Alleviation of photoinhibition by calcium supplement in salt-treated *Rumex* leaves. Physiol Plant, 2007, 129(2): 386-96
- [11] Zhu JK. Regulation of ion homeostasis under salt stress. Plant Biol, 2003, 6(5): 441-5
- [12] Nakamura Y, Kasamo K, Sakata M, et al. Stimulation of the extrusion of protons and H^+ -ATPase activities with the decline in pyrophosphate activity of the tonoplast in intact mug bean roots under high-NaCl stress and its relation to external levels of Ca^{2+} ions. Plant Cell Physiol, 1992, 33: 139-49
- [13] 安国勇, 董发才, 胡楠, 等. 盐胁迫条件下钙对小麦根细胞膜电位和钾离子吸收的影响. 河南大学学报: 自然科学版, 2002, 32(3): 25-8
- [14] 梁海英, 张雪平, 胡志超. Ca^{2+} 对盐胁迫下凤仙花种子发芽的影响. 江苏农业科学, 2011, 39(6): 327-9
- [15] 张洁宝. 外源 Ca^{2+} 和EGTA对NaCl胁迫下辣椒种子萌发和幼苗生理生化特性的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2007
- [16] 杨颖丽, 杨宁, 王莱, 等. 盐胁迫对小麦幼苗生理指标的影响. 兰州大学学报: 自然科学版, 2007, 43(2): 29-34
- [17] 张士功, 高吉寅, 宋景芝, 等. 硝酸钙对小麦幼苗生长过程中盐害的缓解作用. 麦类作物, 1998, 18(5): 60-4
- [18] 晏斌, 戴秋杰, 刘晓忠, 等. 钙提高水稻耐盐性的研究. 作物学报, 1995, 21(6): 685-90
- [19] 颜振兰. Ca^{2+} 对蕃茄幼苗盐害效应的降低作用. 曲阜师范大学学报: 自然科学版, 2000, 26 (2): 89-90
- [20] 柳斌, 周万海, 师尚礼, 等. 外源 Ca^{2+} 和水杨酸对苜蓿幼苗盐害的缓解效应. 中国草地学报, 2011, 33(1): 42-7
- [21] 赵翔, 魏金凤, 汪延良, 等. 外源 Ca^{2+} 和NO缓解小麦幼苗盐害的生理机制. 河南大学学报: 自然科学版, 2009, 39(2): 177-82
- [22] 赵可夫, 卢元芳, 张宝泽, 等. Ca对小麦幼苗降低盐害效应的研究. 植物学报: 英文版, 1993, 35(1): 51-6
- [23] 朱晓军. 钙对盐胁迫下水稻幼苗盐害缓解的效应及机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2004
- [24] 张雪艳, 李堃, 马丽娟, 等. Ca^{2+} 调控对黄瓜幼苗耐盐性生理指标的影响. 北方园艺, 2013, (13): 5-8
- [25] 武燕, 解丹丹, 马小亭, 等. 外源 Ca^{2+} 对盐胁迫下玉米幼苗生理指标的影响. 安徽农业科学, 2014, 42(12): 3471-2
- [26] 刘新星. 盐胁迫及外源 Ca^{2+} 对豌豆幼苗生长的影响研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010
- [27] 张乃华. 外源 Ca^{2+} 对盐胁迫玉米叶片光抑制的缓解效应[D]. 泰安: 山东农业大学, 2004
- [28] 丁彬. 外源钙在NaCl抑制花粉萌发中的作用[D]. 济南: 山东师范大学, 2007
- [29] Zhang SQ, Klessig DF. MAPK cascades in plant defense signaling. Trends Plant Sci, 2001, 6(11): 520-7
- [30] Moralvarez YG, Navavargas JM, Vallevillanueva CH. Osmotic stress induces the activation of a mitogen

- activated protein kinase (MAPK) and a calcium independent protein kinase from beet root. *Plant Sci*, 2004, 167(3): 561-7
- [31] Mehlmer N, Wurzing B, Stael S. The Ca^{2+} dependent protein kinase CPK3 is required for MAPK independent salt stress acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2010, 63(3): 484-98
- [32] 王芳, 万书波, 孟庆伟, 等. Ca^{2+} 在植物盐胁迫响应机制中的调控作用. *生命科学研究*, 2012, 16(4): 362-7
- [33] 戴高兴, 彭克勤, 皮灿辉. 钙对植物耐盐性的影响. *中国农学通报*, 2003, 19(2): 97-101
- [34] Donaldson L, Ludidi N, Knight MR. Salt and osmotic stress cause rapid increases in *Arabidopsis thaliana* cGMP levels. *FEBS Lett*, 2004, 569(13): 317-20
- [35] Guo Y, Halfter U, Zhu JK, et al. Molecular characterization of functional domains in the protein kinase SOS2 that is required for salt tolerance. *Plant Cell*, 2001, 13(6): 1383-400
- [36] Yokoi S, Bressan RA, Hasegawa PM. Salt stress tolerance of plants[R]. JIRCAS Working Report, West Lafayette Purdue University 1165 Horticulture Building, 2002: 25-33
- [37] Ishitani M, Liu JP, Halfter U. SOS3 function in plant salt tolerance requires N myristoylation and calcium binding. *Plant Cell*, 2000, 12(9): 1667-78
- [38] Gong DM, Guo Y, Andre TJ, et al. Biochemical characterization of the *Arabidopsis* protein kinase SOS2 that functions in salt tolerance. *Plant Physiol*, 2002, 130: 256-64
- [39] Guo Y, Qiu QS, Quintero FJ, et al. Transgenic evaluation of activated mutant alleles of SOS2 reveals a critical requirement for its kinase activity and C-terminal regulatory domain for salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2004, 16(2): 435-49
- [40] Sánchez-Barrena MJ, Martínez-Ripoll M, Zhu JK, et al. The structure of the *Arabidopsis thaliana* SOS3: molecular mechanism of sensing calcium for salt stress response. *J Mol Biol*, 2005, 345(5): 1253-64
- [41] Cheng NH, Pittman JK, Zhu JK, et al. The protein kinase SOS2 activates the *Arabidopsis* $\text{H}^+/\text{Ca}^{2+}$ antiporter CAX1 to integrate calcium transport and salt tolerance. *J Biol Chem*, 2004, 279(4): 2922-6
- [42] Schroeder JI, Allen GJ, Hugouvieux V, et al. Guard cell signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2001, 52: 627-58
- [43] Harper JF, Harmon A. Plants symbiosis and parasites: a calcium signalling connection. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2005, 6(7): 555-66
- [44] Kudla J, Xu Q, Harter K, et al. Genes for calcineurin B-like proteins in *Arabidopsis* are differentially regulated by stress signals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(8): 4718-23
- [45] Liu J, Zhu JK. A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance. *Science*, 1998, 280(5371): 1943-5
- [46] Nievola CC, Kraus JE, Freschi L, et al. Temperature determines the occurrence of CAM or C3 photosynthesis in pineapple plantlets grown *in vitro*. *In Vitro Cell Dev Biol-Plant*, 2005, 41(6): 832-7