
科学家阐述植物钙信号编码机理

作者：writer 来源：爱科学

本文原地址：<https://www.iikx.com/news/progress/10186.html>

本文仅供学习交流之用，版权归原作者所有，请勿用于商业用途！

科学家阐述植物钙信号编码机理。植物和动物差别很大，但其在细胞水平却有很多相似之处。例如，动植物细胞都可以利用胞内的钙离子作为媒介来响应外界的环境变化。

钙离子是植物生长必需的中量元素，同时也被称为第二信使。植物细胞感知胞外环境变化后，会编码特异的钙指纹，被胞内钙离子感受器识别后，通过解码过程启动下游各种生理反应来应对环境变化。

多年来，钙信号是如何通过钙结合蛋白解码已经被广泛研究，这其中就包括栾升教授研究组20多年来在植物钙信号解码的研究，发现并构建了复杂的Ca²⁺-CBL-CIPK信号转导网络。最近栾升教授课题组发表的综述文章也系统总结了这方面的研究(Tang et al., Trends Plant Sci., 2020. DOI:10.1016/j.tplants.2020.01.009)，用于纪念Ca²⁺-CBL-CIPK信号转导网络发现20周年。

然而，钙信号是如何编码出来的？这个问题很复杂，我们的知识也很有限。要研究钙信号的编码机制，其关键是发掘介导钙离子进出细胞或者细胞器的钙通道和转运蛋白，研究他们的开与关的机制。

美国加州大学伯克利分校栾升研究组先前发现植物免疫过程中的钙通道复合物CNGC2-CNGC4，并阐明了由受体介导的开关机制（科学网：<http://news.sciencenet.cn/htmlnews/2019/8/428962.shtml>），北京时间2020年6月29日晚23时发表于《自然—植物》（Nature Plants）的综述Calcium spikes, waves and oscillations in plant development and biotic interactions，系统地介绍了近几年植物发育与生物互作过程中钙信号通道蛋白的鉴定和开关机制的研究进展，并提出关于进一步研究的方向和建议。

植物细胞生长发育过程中的周期性钙振荡

真核生物的发育过程大多都涉及钙信号。以极性生长的细胞为模型，人们对生长发育过程中钙离子动力学和作用机理的认识越来越深入。植物的花粉管和根毛就是这方面研究很好的模式系统。这些极性细胞的正常生长需要胞内钙离子形成梯度分布，尖端浓度较高，且呈周期性震荡。这种特异性的钙信号是由多个钙通道协同编码完成的。

花粉管的生长和导向需要CNGCs和GLRs通道的作用

环核苷酸门控通道家族成员CNGC7和CNGC8在花粉萌发过程中功能冗余，它们与CNGC18形成非活性异源四聚体（CNGC18-CNGC8/7）。当胞质钙浓度（ $[Ca^{2+}]_{cyt}$ ）处在低谷时，没有结合 Ca^{2+} 的钙调蛋白CaM2通过与CNGC18-CNGC8/7复合物相互作用激活 Ca^{2+} 通道,使 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 增加。当 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 达到峰值水平时，CaM2结合 Ca^{2+} 并从CNGC18-CNGC8/7异源四聚体解离，从而关闭通道,启动 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 水平的下调（图1a）。因此，由 Ca^{2+} 水平调控的CaM2与CNGC18-CNGC8/7周期性互作是编码花粉管生长中 Ca^{2+} 振荡的分子基础。另外，多个谷氨酸受体样家族成员GLRs参与调节花粉管胞质 Ca^{2+} 动力学，而CORNICHON HOMOLOGs（CNIHs）蛋白控制GLR通道在花粉管中亚细胞定位和活性（图1a）。到底CNGCs和GLRs怎样协同作用从而精确调节钙编码，这是将来的研究热点之一。另一方面，我们必须把钙信号与小肽类激素联系起来，才能真正理解控制花粉管生长的分子网络。

根毛的极性生长需要多个CNGC通道的作用

钙成像分析显示根毛的极性生长需要胞内形成集中在尖端的周期性钙振荡。最近的研究显示,CNGC5，CNGC6，CNGC9和CNGC14是根毛周期性 Ca^{2+} 振荡的主要调控元件。它们之间有着部分功能冗余，其中CNGC14对于正常条件下根毛的发生和胞内钙指纹的编码尤其重要。而NADPH氧化酶RBOHC/RHD2产生的活性氧分子（ROS）可能激活CNGCs（图1b）。

植物-微生物互作过程中的钙峰和钙振荡

植物免疫钙信号的编码

当植物受到病原微生物侵染时，首先通过细胞表面的受体复合物识别病原携带的分子模式(PAMPs)，然后引起胞内 Ca^{2+} ，ROS等的升高，激活模式触发的免疫反应（PTI）。最近的研究发现，在模式植物拟南芥中，细菌鞭毛蛋白肽flg22与FLS2-BAK1受体复合物结合后激活类受体胞质激酶BIK1，接着，BIK1磷酸化CaM门控的CNGC2-CNGC4通道复合物，启动胞外 Ca^{2+} 内流。活化的BIK1和CPKs使 Ca^{2+} 结合态的RBOHD磷酸化，引起ROS的产生。ROS受体HPCA1可以感知ROS，可能使CaM门控的CNGC2-CNGC4复合物（或其它通道）进一步激活，以此触发持续的胞质 Ca^{2+} 升高。其他 Ca^{2+} 通道（例如GLR）或 Ca^{2+} 泵（例如ACA）与CNGCs协同作用形成合适的钙指纹，介导 Ca^{2+} 依赖的免疫反应（图2a）。在水稻中，几丁质与CEBiP-CERK1受体复合物的结合会激活RLCK185。活化的RLCK185直接将CNGC9磷酸化以打开此通道，从而触发 Ca^{2+} 流入。同时，RLCK185可能还调节质膜定位的RBOHs产生ROS，进而通过未知的ROS受体调节CNGC9通道活性（图2b）。

图2.质膜钙通道编码PAMP触发的钙信号

共生信号—细胞核内钙振荡的编码

微生物对植物来说，并非都是有害的，也有很多是益生菌,比如丛植菌根，根瘤菌和放线菌。宿主植物可以和他们建立共生关系。植物为这些微生物提供碳源，而微生物可以为植物提供磷和氮营养，两者互利互惠。在共生关系建立的起始阶段，植物细胞核内钙离子浓度会按一定幅度和频率波动（钙振荡）。这种早期的钙信号是驱动共生关系建立所必需的。

共生微生物的信号分子（如丛植菌根的菌根因子和根瘤菌的结瘤因子）被宿主细胞表面受体识别后，激活下游信号转导蛋白，进而激活核周内质网定位的通道蛋白和转运蛋白DMI1，CNGC15及MCA8（ Ca^{2+} -ATPase），被激活的通道蛋白和转运蛋白组成钙信号编码器（图3a）。因内质网腔钙离子浓度远高于细胞核质，当钙信号编码器激活后，由DMI1，CNGC15将钙快速运到核质空间（钙激增），过高的核质钙离子立即被MCA8泵回内质网腔，使核质钙离子水平下调（钙衰减），从而为下一次钙离子流入细胞核做准备。钙离子通过钙编码器周期性流进和流出细胞核，从而使细胞核内钙离子浓度产生振荡。振荡的钙信号被细胞核定位的钙离子/钙调蛋白依赖的蛋白激酶CCaMK（解码器）识别，以磷酸化的方式激活下游转录因子，启动早期共生信号（图3b）。

图3.钙通道和钙泵协同编码共生过程核内钙振荡

损伤诱导的长距离钙波

动物具有发达的神经系统，可以将局部感知的信号通过动作电位的形式传递到身体其他器官。植物虽然没有神经系统，却可以把局部信号刺激传递到邻近的器官甚至传遍全身。植物是怎样实现长距离信号传递的呢？

自然界中某些特殊的植物（如捕蝇草和含羞草），在受到刺激的时候，会产生类似动物神经的动作电位，以电信号形式介导长距离的信号传递，从而使植物快速做出对外界刺激的响应。然而，绝大部分植物并不会像这些特殊植物一样，拥有对外界刺激如此快速和大幅度的响应。

最近在模式植物拟南芥中的研究发现，钙波和慢波动电位可以作为长距离信号的载体，驱动植物系统性的信号传递。而这其中细胞膜钙离子通道蛋白GLR3.3，GLR3.6及质子泵AHA1可能参与了植物长距离钙波和慢波动电位的产生和传递。

GLRs作为钙离子通道，同时还是谷氨酸受体。当植物被昆虫或其它动物啃食后，维管束内大量的谷氨酸被释放到细胞外，从而激活GLR通道活性使钙离子进入细胞质内。钙离子及其他离子的进出引起细胞膜电位变化，形成在器官水平测到的慢波动电位。钙波，慢电位和H₂O₂协同建立长距离信号，介导非损伤组织的响应（如茉莉酸合成），从而抵御昆虫啃食。（来源：科学网）

相关论文信息：DOI：10.1038/s41477-020-0667-6

作者：栾升等 来源：《自然-植物》

更多 科学进展 请访问 <https://www.iikx.com/news/progress/>

本文版权归原作者所有，请勿用于商业用途，[爱科学iikx.com](https://www.iikx.com)转发