

## 植物 CNGC 功能研究进展

任俊达<sup>1</sup>, 王靖萱<sup>2</sup>, 崔宇星<sup>2</sup>, 王春<sup>3</sup>, 李玮瑜<sup>2\*</sup>, 杜亮<sup>3,4\*</sup>

(1. 北京农学院农业农村部华北都市农业重点实验室, 北京 102206; 2. 北京农学院农业应用新技术北京市重点实验室, 植物生产国家级实验教学示范中心, 北京农学院生物信息学中心, 北京 102206; 3. 北京林业大学北京林木分子设计育种高精尖创新中心, 北京 100083; 4. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083)

**摘要:** 从结构上看, 环状核苷酸门控离子通道 (CNGC) 是孔-环阳离子通道的超家族, 广泛存在于动植物中。根据系统亲缘关系, 拟南芥 CNGC 家族可分为 5 个亚家族群, 它们在抗病、花粉管生长、抗冷热胁迫、抵抗重金属离子毒害和抗盐抗旱等多种信号途径中发挥重要作用, 协助植物细胞应对各种生物与非生物胁迫。主要对 CNGC 基因家族的结构和生物学功能进行综述性介绍, 并对近年来关于该基因家族的最新研究进展进行系统阐述, 为深入理解 CNGC 基因家族在植物生长和发育过程中的重要作用提供帮助。

**关键词:** 环状核苷酸门控离子通道; 植物; 生物学功能

中图分类号: Q78

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2021)06-0895-09

### Research progress of CNGC function in plants

REN Junda<sup>1</sup>, WANG Jingxuan<sup>2</sup>, CUI Yuxing<sup>2</sup>, WANG Chun<sup>3</sup>, LI Weiyu<sup>2</sup>, DU Liang<sup>3,4</sup>

(1. Key Laboratory for Northern Urban Agriculture of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206; 2. Beijing Key Laboratory of New Technology in Agricultural Application, National Demonstration Center for Experimental Plant Production Education, Center for Bioinformatics, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206; 3. Beijing Advanced Innovation Center of Tree Breeding by Molecular Design, Beijing Forestry University, Beijing 100083; 4. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

**Abstract:** From the structural point of view, cyclic nucleotide-gated ion channels (CNGC) are superfamily of pore-cyclic cation channels, which are widely found in plants and animals. According to the phylogenetic relationship, the CNGC gene family in *Arabidopsis* can be divided into five subfamily groups, which play important roles in multiple signal pathways, such as disease resistance, pollen tube growth, resistance to cold and heat stress, resistance to heavy metal ion poisoning, resistance to salt and drought, etc.. This article mainly introduces the structure and biological function of CNGC gene family, and systematically elaborates the latest research progress of this gene family in recent years, which will provide help for in-depth understanding of the important role of CNGC gene family in plant growth and development.

**Key words:** cyclic nucleotide gated ion channel; plant; biological function

## 1 植物 CNGC 的分类

环状核苷酸门控离子通道 (CNGC) 是孔-环阳离子通道的超家族, 这些非选择性阳离子通道广泛存在于动植物中<sup>[1]</sup>。植物环核苷酸门控通道 (CNGCs) 是 1998 年在大麦中筛选钙调蛋白-共转运蛋白 (*Hordeum vulgare* CaM-binding transporter, Hv CBT1)

时首次发现的, 随后在其他植物中也发现了 CNGCs, 如拟南芥<sup>[2]</sup>、水稻<sup>[3]</sup>、番茄<sup>[4]</sup>、梨<sup>[5]</sup>、甘蓝<sup>[6]</sup>和中国枣树<sup>[7]</sup>。根据系统亲缘关系, 拟南芥 CNGC 家族可分为 5 个亚家族群 (I、II、III、IV A 和 IV B)。在其他植物中, CNGCs 鉴定分组都根据拟南芥中的比较 CNGC 家族成员氨基酸序列相似度的方法进行。在小麦中鉴定出的 CNGCs 是规模最大的, 其

收稿日期: 2021-01-24

基金项目: 北京农学院学位与研究生教育改革与发展项目, 北京农学院青年教师科研基金 (QNKJ202001) 和 2021 年度北京市教委科技计划一般项目 (KM202110020010) 共同资助。

作者简介: 任俊达, 博士。E-mail: qdrenjunda@126.com

\* 通信作者: 李玮瑜, 副教授。E-mail: wyl20148304@126.com 杜亮, 讲师。E-mail: duliang@bjfu.edu.cn

中 47 个 TaCNGCs 蛋白被分为 4 个主要类群(I—IV)和 2 个亚类群(IV A 和 IV B)<sup>[8]</sup>。水稻中鉴定了 16 个 CNGC 成员, 分为 4 个主要组 (I—IV) 和 2 个亚组 (IV A 和 IV B)。梨、甘蓝和大白菜<sup>[9]</sup>中分别发现

了 21 个、26 个和 30 个 CNGC 成员, 分为 5 组 (I、II、III、IVA 和 IVB)。植物 CNGC 基因家族在植物生长发育和抗逆境胁迫多个过程中发挥作用。

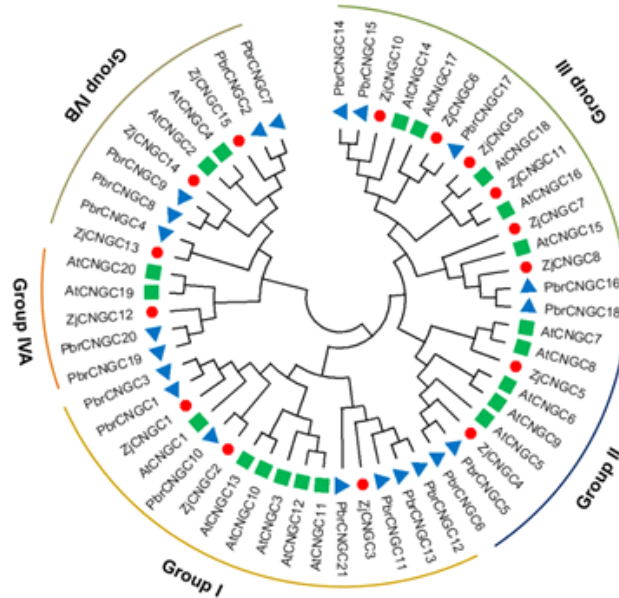


图 1 拟南芥、梨和中国枣树 CNGC 基因家族进化树及分组<sup>[7]</sup>

Figure 1 Evolution tree and grouping of CNGC gene family in *Arabidopsis thaliana*, pear and Chinese *jujube*

## 2 CNGC 结构

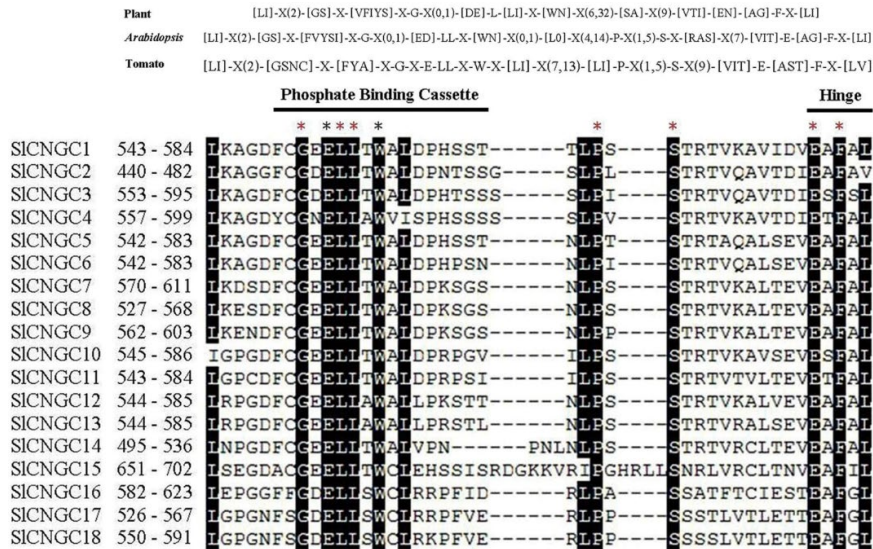
植物 CNGCs 蛋白具有复杂的亚基结构和保守结构域, 包括一个短的胞质 N 端、可能的 6 个跨膜螺旋(S1-S6)、带正电荷的跨膜域(S4)、在 S5 和 S6 之间有一个成孔区域, 以及一个胞质 C 端包含一个 cNMP 结合区域(CNBD)。其中, CNBD 是最保守的区域, 其包含一个磷酸盐结合盒(PBC)和 C 端的钙调蛋白结合域(CaMBD)的铰链区域。植物 CNGC 包含重叠的环状核苷酸结合域 (CNBD) 和 CaMBD, 这是动植物 CNGC 之间的主要区别。动物 CNGC 中的 CaMBD 位于 CNBD 的远端, 靠近 N 端<sup>[10-11]</sup>, 这意味着动植物 CNGC 之间调节蛋白质活性的机制有所不同, 例如, 嗅觉通道中环核苷酸和钙调蛋白的负调节依赖于 N 端和 C 端的相互作用<sup>[12]</sup>, 而在拟南芥中没有发现 AtCNGC1 的 N 端和 C 端之间的相互作用<sup>[2]</sup>。植物 CNGC 特异性序列基序是识别不同植物中新的候选通道的有效方法<sup>[13]</sup>。序列比对分析表明, 大多数 CNGC 具有高度保守的严格基序, 例如图 2 番茄<sup>[4]</sup>中的 PBC 基序[LI]-X(2)-[GSNC]-X-[FYA]-X-G-X-E-LL-X-W-X-[LI]-X(7,13)-[LI]-P-X(1,5)- S-X(9)-[VIT]-E-[AST]-F-X-[LV], 高度保守的氨基酸用中括号之间的字母表示, “X”表示任意氨基酸, 括号中的数字表示氨基酸的数量。具体到

每一个物种, 它们的 CNGC 基序会略有差别, 如图 2 中拟南芥和番茄的特异性基序。PBC 负责结合 cNMP 配体和铰链基序的糖和磷酸盐部分, 该基序是植物 CNGC 特有的基序, 是识别植物 CNGC 区别于其他离子通道蛋白的重要标志。

钙调蛋白 (CaM) 作为真核生物中通用的 Ca<sup>2+</sup> 传感器, 已经被证明对 CNGC 活性很重要, 但有关 CaM 结合特性的研究很少。在 CNGC 中, CaMBD 位于与 CNBD 的 C 末端 α-螺旋重叠的部位。通常, CaMBD 具有 4 个氨基酸残基, Trp-Arg-Thr-Trp (WRTW), 是 CaM 结合所必需的, 这是 CaM 配体结合的前提条件。CaMBD 与 CNBD 的位置关系是 Ca<sup>2+</sup>/CaM 与 cNMP 竞争植物 CNGC 通道变构门控配体的直接因素, 这表明 CaMBD 参与了 Ca<sup>2+</sup> 依赖性脱敏过程<sup>[14-15]</sup>。但是, 科研人员发现拟南芥的 AtCNGC20 中, CaMs 仅绑定到 IQ 区域, 而不是绑定到 CNBD 中的一个区域, 这意味着 CNGC 的调控机制比先前预期的竞争性配体结合模型更复杂<sup>[16]</sup>。此外, 在 AtCNGC11/12 中, CaM 与 IQ motif 的结合是 AtCNGC11/12 实现功能所必需的, 而 IQ 位点突变中断了与 CaM 的结合, 这样就导致通道功能部分或全部丧失<sup>[17]</sup>。然而, Zhang 等<sup>[18]</sup>通过 ATCNGC11 和 ATCNGC12 通道调节的电生理学研究, 利用两电极电压钳技术确定了非洲爪蟾卵母细胞异源表达系

统中 CNGC11 和 CNGC12 的通道活性, 结果表明 CNGC12 可以作为钙活性通道。此外, 环状核苷酸单磷酸酯 (cNMPs) 不会影响爪蟾卵母细胞中 CNGC11 和 CNGC12 的钙通道活性, 但当 CaM1 在

卵母细胞中共表达时, CNGC12 的活性显著增强。这项研究表明, CNGC11 和 CNGC12 之间的 CaM 活性和调节机制是不同的。



所有植物物种<sup>[13]</sup>以及拟南芥和番茄的 CNGC 特异性基序分别显示在比对顶部。高度保守的氨基酸用方括号之间的字母表示, “X”表示任意氨基酸, 括号中的数字表示氨基酸的数量。以黑色突出表示 SICNGC 之间>90%的保守性。排列上方的红色和黑色星号分别表示所有番茄和拟南芥 CNGC 之间以及番茄 CNGC 之间 100%的保守性。

图 2 SICNGC 特异性结构域的多序列比对, 以及简化的结构域<sup>[4]</sup>

Figure 2 Multiple sequence alignments for specific domains, and simplified domains of SICNGC

### 3 CNGCs 的生物学功能

#### 3.1 CNGCs 在植物生长发育中的作用

先前的研究证明 cAMP 和 cGMP 与植物气孔功能、叶绿体发育、赤霉素信号和生殖过程等重要植物生理过程的调控有关<sup>[19]</sup>。在过去的几年中, 越来越多的植物 CNGC 的发现为该领域注入了新的活力, 吸引了大量新研究, 因此诸如 CNGCs 参与花粉的极化尖端生长<sup>[20]</sup>、根毛尖端生长<sup>[21]</sup>、叶片衰老<sup>[22]</sup>以及豆类植物根中的根瘤菌和菌根共生体<sup>[23]</sup>的报道层出不穷。

拟南芥中 CNGC 的 6 个成员 CNGC 7、8、9、10、16 和 18 在花粉粒和花粉管中高度表达<sup>[24]</sup>。其中, CNGC7、CNGC8 和 CNGC18 与花粉管生长期间的 Ca<sup>2+</sup>振荡相关。CNGC18 蛋白不对称地定位在花粉管生长尖端的质膜上, 并且对花粉管尖端生长和花粉管引导至关重要。CNGC7 和 CNGC8 蛋白与 74%的氨基酸序列同一性密切相关, 并且在花粉萌发和雄性育性中发挥作用<sup>[25]</sup>。花粉管生长同时需要 CNGC18、CNGC7 和 CNGC8 蛋白, 但它们在功能上并不是冗余的。最近的一项研究发现<sup>[24]</sup>CNGC8 (或 CNGC7) 与 CNGC18 相互作用, 形成了一个无活性的异四聚体, 在低钙条件下, 无钙钙调蛋白

2 (Apo-CaM2) 与 CNGC18-CNGC8 复合物相互作用, 导致过多的 Ca<sup>2+</sup>流入, 破坏了正常的花粉管生长, 而沉默的 CNGC18-CNGC8 异四聚体就变得活跃。当 Ca<sup>2+</sup>浓度达到细胞中的峰值水平时, 与 Ca<sup>2+</sup>结合的 CaM2 从 CNGC18 / 8 异源四聚体解离, Ca<sup>2+</sup>浓度开始下调。因此, 依赖 Ca<sup>2+</sup>-CaM 的 CNGC 通道活性调节为花粉管生长过程中的钙振荡提供了自动调节反馈机制。

2020 年 Meng 等<sup>[26]</sup>的研究指出 MLO5、MLO9 以及可能的 MLO15 和 MLO1 通过连接卵子信号和经由 SNARE 复合物将 CNGC18 募集到质膜上的 Ca<sup>2+</sup>内流来调节花粉管的引导。而在 *mlo5 mlo9* 双突变体和 *mlo5 mlo9 mlo15* 三突变体花粉管中, 缺少 MLO5、MLO9 和 MLO15 会导致 CNGC18 和 Ca<sup>2+</sup>浓度梯度向胚珠信号方向的移动失败, 胚珠信号与雌蕊的原始生长方向相差约 90°。在这种情况下, 花粉管的生长和排列相互分离, 由此产生的两个潜在的生长点导致曲折的花粉管生长, 甚至转圈。MLO 蛋白参与了局部细胞 Ca<sup>2+</sup>对细胞外刺激的反应。而剔除 *CNGC18* 会损害花粉在柱头的萌发和生长, 而 *CNGC18* 中的两个点突变可能会破坏 cGMP 激活, 从而降低花粉管靶向性。

Tan 等<sup>[27]</sup>发现 3 个 CNGC 家族成员 CNGC5、CNGC6 和 CNGC 9 是拟南芥根毛的结构性生长所必需的。与野生型相比, *cngc5-1cngc6-2cngc9-1* 三重突变体(指定为 *shrh1*) 显示出明显更短的分支根毛表型。*shrh1* 的根毛生长缺陷型可以通过 CNGC5、CNGC6 或 CNGC9 单基因的表达或高浓度外源  $\text{Ca}^{2+}$  的供应来挽救, 但不能通过外部  $\text{K}^{+}$  的供应来挽救。HEK293T 细胞中的胞质  $\text{Ca}^{2+}$  成像和膜片钳数据表明, 这 3 个基因均具有  $\text{Ca}^{2+}$  渗透通道的功能。与野生型相比, 根毛中的胞质  $\text{Ca}^{2+}$  成像进一步显示, 在 *shrh1* 中,  $\text{Ca}^{2+}$  梯度及其在根毛尖端的振荡显著减弱。表型分析表明, CNGC5、CNGC6 和 CNGC9 是拟南芥根毛结构性生长和生长素信号转导必不可少的 3 个关键  $\text{Ca}^{2+}$  通道。

Nawaz 等<sup>[28]</sup>发现, 烟草 CNGCs 的组织特异性表达模式分析表明, 23 个 CNGC 成员在不同组织中差异表达, 说明其在烟草生长发育中起重要作用。*NtabCNGC4* 在种子中表达量最高, *NtabCNGC32* 在幼叶中表达量最高, *NtabCNGC7* 在幼花中表达量最高, *NtabCNGC11* 在茎、根和成熟叶中表达量最高。

豆科植物的生长发育也发现与 CNGCs 有关。近年来, 3 种钙渗透性 CNGCs (MtCNGC15a/b/c) 在蒺藜苜蓿根部的根瘤菌和菌根共生体中的作用已被人们所认识。这些通道与钾离子渗透通道形成复合物, 调节核钙离子释放<sup>[23]</sup>。

### 3.2 CNGCs 在抗病中的作用

植物的整个生活周期中, 都被固着在同一个自然环境, 不能够主动避开害虫和病原菌的侵害, 只能被动接受各种害虫以及病原菌的侵染, 但植物却进化出了两道防线来抵抗病原微生物的感染, 增加了植物的存活率。第一道防线是病原相关分子模式所触发的免疫反应 (PAMP-triggered immunity, PTI), 这个过程是由植物细胞膜表面的模式识别受体 PRR 识别病原菌的病原体相关的分子模式 PAMP 介导的免疫过程; 第二道防线是效应因子触发的免疫反应 (effector-triggered-immunity, ETI), 这个过程是由植物抗病基因编码的抗病蛋白识别病原菌分泌的效应因子所介导的免疫过程。在 ETI 过程中, 植物体发生能够超敏反应 (hypersensitive response, HR), 即植物细胞的主动性死亡过程, 能抑制病原菌的增殖<sup>[29]</sup>。而短暂的细胞质钙浓度的升高是病原相关分子模式(PAMP)触发免疫(PTI)的必要条件, 然而负责这一过程的钙通道仍然是未知的<sup>[30]</sup>。

2019 年 Wang 等<sup>[31]</sup>的研究证明了 OsCNGC9 是免疫反应 (PTI) 的正调节因子, 它是  $\text{Ca}^{2+}$  二价阳

离子渗透选择性内向通道。进一步研究发现, OsCNGC9 通道活性可以通过 OsRLCK185 介导的磷酸化激活。连同几丁质诱导的植物免疫过程中, OsRLCK185 被几丁质受体 OsCERK1 磷酸化的报道, 提出了一个模型, 即 OsCERK1 和 OsRLCK185 在识别后被激活, 从而导致磷酸化和 OsCNGC9 通道活性的增强, 紧接着, OsCNGC9 介导的  $\text{Ca}^{2+}$  内流触发一系列免疫反应, 包括 ROS 爆发和 PTI 相关防御基因的表达, 最终导致水稻的抗病性增强。但是, Tian 等<sup>[32]</sup>的关于 CNGC 磷酸化在识别拟南芥病原体/微生物相关分子模式 (PAMPs / MAMPs) 中的研究为 CNGC 家族正调节 PTI 提供了新的方向。作者指出在拟南芥中 CNGC2 和 CNGC4 仅在特定钙浓度 (即  $1.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 下才是 PTI 的正调节因子, 因为它们的突变体在较低钙浓度 (即  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 下才表现得像野生型, 因此足够的  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对于激活钙依赖性 PTI 必不可少。

Jogawat 等<sup>[33]</sup>的研究结果表明, CNGC19 通道活性是由尚未被识别的激发子激活, 它们存在于印度梨形孢子的细胞壁提取物中。在拟南芥被梨形孢子定植后, CNGC19 介导的途径影响基础免疫和植物激素和硫代葡萄糖苷的水平, 进而影响植物的生长。但是, 在 *cngc19* 突变体中, 由于通道活性的丧失导致了过度定植和对植物健康和生长的有害影响。因此, CNGC19 在梨形孢子定植过程中扮演着守门人的核心角色, 维持着强健的先天免疫, 以确保宿主和寄主之间的相互作用是互利的。此外, CNGC19 也参与油菜素内酯不敏感 1 相关受体激酶 1(BAK1)/ 体细胞胚发生受体激酶 4(SERK4)调节的细胞稳态以抑制细胞死亡<sup>[34]</sup>。通过运用 RNA 干扰 (RNAi) 进行基因筛选, 揭示了超极化激活的 CNGC20 专门调节 bak1 / serk4 细胞死亡。BAK1 直接与 CNGC20 的环状核苷酸结合域 (CNBD) 上的 Thr<sup>560</sup>/Ser<sup>617</sup>/Ser<sup>618</sup>/Thr<sup>619</sup> 位点相互作用, 使 CNGC20 磷酸化, 进而调节 CNGC20 的稳定性。CNGC19 仅在 CNGC20 不存在的情况下才对 bak1 / serk4 细胞死亡发挥作用, 这个发现也支持了 CNGC20 和 CNGC19 形成同型和异型四聚体复合物的模型。

Wang 等<sup>[7]</sup>研究了 ZjCNGCs 对植物原体感染的响应。抗性品种“T11”与感病品种“东早”的抗性差异不显著。另外, *ZjCNGC10* 在抗性品种中表达量下降, 在敏感品种中表达量没有下降, 而 *ZjCNGC13* 和 *ZjCNGC14* 在抗性品种中表达量升高, 在敏感品种中表达量下降, 说明这 4 个基因在抵抗病原体侵染过程中可能具有重要作用。

由真菌灰霉病菌引起的苹果轮纹病是毁灭性疾病之一。迄今为止, 苹果对该病的反应机制仍不清楚。苹果 *MdCNGC1* 基因被发现在双歧杆菌感染条件下高表达, *MdCNGC1* 的表达在不同苹果品种中对 *B. dothidea* 的抗性不同。有趣的是, *MdCNGC1* 的表达没有被其他两种苹果病原体, 苹果褐斑病 (*Marssonina coronaria*) 和苹果树腐烂病菌 (*Valsa ceratosperma*) 诱导。在烟草中, *MdCNGC1* 的异位过表达赋予对细菌和真菌病原体更高的敏感性。值得注意的是, *MdCNGC1* 的过表达减少了交链孢霉或丁香假单胞菌引起的水杨酸 (SA) 积累。在过表达 *MdCNGC1* 的植物中也观察到致病相关 (PR) 基因的诱导减少和 ROS 积累。在烟草中, *MdCNGC1* 的表达也降低了 flg22 和壳聚糖诱导的胍胍质沉积, 并降低拟南芥胍胍质合酶基因 *PMR4* 的同源基因 *NbPMR4* 的表达。这些综合结果表明, *MdCNGC1* 可能是影响植物对细菌和真菌病原菌抗性的消极因素<sup>[35]</sup>。

对于番茄中 CNGC 基因抗病性的研究包括病原真菌合盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*)、瓜果腐霉菌 (*Pythium aphanidermatum*) 和丁香假单胞菌番茄致病变种 (*Pst* DC3000 以及水稻条斑病 (*Xoo*)<sup>[4]</sup>。通过接种 *Pst* DC3000 和 *Xoo* 可以使 *SICNGC16* 表达量上调, 而暴露于菌核病菌中, *SICNGC16* 则下调。但是, *SICNGC17* 和 *SICNGC18* 的表达水平却相反。此外, 尽管病毒诱导的基因沉默分析表明 *SICNGC17* 和 *SICNGC18* 对菌核病菌和腐霉菌具有抗性, 但发现 *SICNGC16* 仅对菌核病菌具有重要作用。最近也有关于 *SICNGC1* 和 *SICNGC14* 参与对水稻条斑病的非寄主抗性的研究。基因沉默分析表明, *SICNGC1* 和 *SICNGC14* 沉默的叶片表现出比对照叶片更严重的 *Xoc* 诱导的超敏反应<sup>[36]</sup>。

病原菌 *Xcc* (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) 诱导甘蓝 CNGC 基因表达水平显著变化。10 个 *BoCNGC* 基因 (组 I 和组 II) 在幼苗中的表达上调, 表明 *BoCNGCs* 对感染特别敏感。有趣的是, III 和 IVA 组没有基因表达改变<sup>[6]</sup>。

### 3.3 CNGCs 在耐寒或耐热性中的作用

冷热胁迫是严重影响植物生长发育、影响作物生产力以及限制植物种类的地理分布的主要环境因子。植物已经进化出一系列的耐寒、耐热机制, 使它们能够在生理和分子水平上适应冷热胁迫。植物对冷热胁迫的适应性和耐受性也是复杂的化学和生物事件, 涉及胁迫的感知、信号转导、基因表达和生理生化变化<sup>[37-40]</sup>。钙渗透通道在植物对温度变化的适应中起着重要的作用<sup>[41]</sup>。

2020 年, Wang 等<sup>[7]</sup>在中国枣树基因组中鉴定的 15 个 *ZjCNGCs* 中发现 *ZjCNGC2*、8、10 和 *ZjCNGC15*, 在处理 24 h 内对冷胁迫响应下调, *ZjCNGC4* 和 *ZjCNGC12* 的表达水平在冷处理 1 h 后分别增加了约 4 倍和 2 倍。此外, 通过酵母双杂交分析对预测结果进行检验, 证实了 *ZjCNGC2* 与 *ZjMAPKK4* 相互作用, 而与 *ZjMAPKs* 没有相互作用, 发现了 *ZjCNGC2* 介导的 *ZjMAPK* 级联参与冷胁迫。有趣的是, *OsCNGC14* 和 *OsCNGC16* 与 *ZjCNGC15* 一样, 同为 *AtCNGC2* 和 *AtCNGC4* 的同源基因, 在水稻耐寒性中起关键作用<sup>[42]</sup>。不同的是, *OsCNGC14* 和 *OsCNGC16* 不仅在耐寒性中起作用, 同时耐热性中也是不可或缺的。在高温和低温胁迫下, *cngc14* 和 *cngc16* 突变体均显示出降低的存活率, 在 *cngc16* 突变体中, 响应热应激而诱导和抑制某些基因的程度有所改变, 并且某些热激因子 (HSF) 和热激蛋白 (HSP) 基因的诱导程度略高。此外, *OsCNGC14* 或 *OsCNGC16* 的丢失减少了或消除了因高温或低温胁迫诱导的胞质钙信号。

2017 年, Kakar 等<sup>[6]</sup>在甘蓝基因组中鉴定了 26 个 CNGC 基因, 并通过分析不同非生物胁迫条件下的转录水平, 以此来研究 CNGCs 潜在功能。RT-qPCR 检测的转录水平表明甘蓝 CNGC 基因对冷胁迫敏感, 将甘蓝在 4 °C 环境中培养 24 h, 26 个 *BoCNGCs* 中有 13 个 *BoCNGCs* 的表达结果是上调的。冷胁迫显著诱导了 I、II 和 IV 组的基因表达水平的变化, 其中 *BoCNGC17* 和 *BoCNGC23* 的表达水平最高。2019 年, Li 等<sup>[9]</sup>在对大白菜冷热胁迫处理的研究中发现, 胁迫之后 *BrCNGC4*、*BrCNGC16* 和 *BrCNGC21* 未检测到表达变化, 于是猜测这些基因很可能在特定的时空发生过变化。在随后的实验中, 设定了 0、3 和 12 h 的胁迫时间梯度。低温胁迫下, LT0-LT3、LT3-LT12 期 *BrCNGC1*、*BrCNGC2*、*BrCNGC3*、*BrCNGC10*、*BrCNGC17*、*BrCNGC22*、*BrCNGC23*、*BrCNGC27* 和 *BrCNGC29* 表达上调, 而 *BrCNGC1*、*BrCNGC3*、*BrCNGC8*、*BrCNGC9*、*BrCNGC12*、*BrCNGC13*、*BrCNGC23*、*BrCNGC24* 和 *BrCNGC30* 在高温胁迫下的特异性表达尤为明显, 据此提出高温胁迫下高表达的基因可能与耐热性有关。综合来看, 30 个基因中, *BrCNGC1*、*BrCNGC3*、*BrCNGC10*、*BrCNGC17* 和 *BrCNGC29* 这 5 个基因在整个温度胁迫实验中都有上调, 这些基因可能在特定环境下发挥作用, 使白菜适应恶劣的环境并继续生长。

2019 年, Niu 等<sup>[43]</sup>在研究中发现, 拟南芥钙调

蛋白同工型 CaM1/4、CaM2/3/5、CaM6 和 CaM7 与 CNGC6 有不同程度的结合, 这种结合依赖于  $Ca^{2+}$  和 IQ6 的存在, IQ6 是 CNGC6 中的一个非典型异亮氨酸谷氨酰胺基元。敲除 *CaM2*、*CaM3*、*CaM5* 和 *CaM7* 基因导致热应激条件下质膜内  $Ca^{2+}$  电流显著增加, 而敲除 *CaM1*、*CaM4* 和 *CaM6* 基因对质膜

$Ca^{2+}$  电流无显著影响。此外, 在热应激条件下, CNGC6 中 IQ6 的缺失导致细胞膜  $Ca^{2+}$  电流显著增加。这些结果表明, 在热应激条件下, CNGC6 介导的  $Ca^{2+}$  内流可能受到 CaM2/3/5 和 CaM7 同工型的负调控, IQ6 在 CaM 结合和通道反馈调节中发挥重要作用。

表 1 CNGC 基因在不同作物中研究进展及功能  
Table 1 Research progress and function of CNGC gene in different crops

| 物种   | 基因              | 功能  | 参考文献            |
|------|-----------------|---|-----------------|
| 拟南芥  | <i>ATCNGC1</i>  | $Pb^{2+}$ 耐受的调控   | [47]            |
|      | <i>ATCNGC2</i>  | 病原体防御; 耐热耐冷性  | [31, 41]        |
|      | <i>ATCNGC3</i>  | 种子萌发; 耐盐性   | [59]            |
|      | <i>ATCNGC4</i>  | 病原体防御; 耐热耐冷性  | [31, 41]        |
|      | <i>ATCNGC5</i>  | 耐盐性; 根毛生长   | [27]            |
|      | <i>ATCNGC6</i>  | 耐盐性; 根毛生长   | [27, 59]        |
|      | <i>ATCNGC7</i>  | 花粉管生长   | [24-25]         |
|      | <i>ATCNGC8</i>  | 花粉管生长   | [24-25]         |
|      | <i>ATCNGC9</i>  | 根毛生长  | [27,59]         |
|      | <i>ATCNGC10</i> | 耐盐性的负调控; $Pb^{2+}$ 耐受性的负调控;<br>调节根向地性、细胞分裂              | [47, 61-63]     |
|      | <i>ATCNGC11</i> | $Pb^{2+}$ 和 $Cd^{2+}$ 吸收; $Pb^{2+}$ 耐受; $Cd^{2+}$ 耐受负调节 | [47]            |
|      | <i>ATCNGC12</i> | 病原体防御   | [31]            |
|      | <i>ATCNGC13</i> | $Pb^{2+}$ 吸收; $Pb^{2+}$ 耐受性的负调节                         | [47]            |
|      | <i>ATCNGC14</i> | 根毛生长  | [59]            |
|      | <i>ATCNGC15</i> | $Pb^{2+}$ 吸收; $Pb^{2+}$ 耐受性的负调节                         | [47]            |
|      | <i>ATCNGC16</i> | $Cd^{2+}$ 耐受的负调控; 花粉的耐热性和耐旱性                            | [47,64]         |
|      | <i>ATCNGC17</i> | 耐盐性   | [65]            |
|      | <i>ATCNGC18</i> | 花粉管生长和引导  | [24-26]         |
|      | <i>ATCNGC19</i> | $Pb^{2+}$ 和 $Cd^{2+}$ 吸收; $Pb^{2+}$ 耐受负调节               | [32-33, 47, 66] |
|      | <i>ATCNGC20</i> | 细胞程序性死亡; 植物生物学反应; 病原体防御;<br>病原体防御; 调节细胞死亡               | [31-33]         |
| 水稻   | <i>OsCNGC14</i> | 增强植物耐寒性耐热性  | [42]            |
|      | <i>OsCNGC16</i> | 增强植物耐寒性耐热性  | [42]            |
|      | <i>OsCNGC9</i>  | PTI 的正调节因子  | [31]            |
| 中国枣树 | <i>ZjCNGC2</i>  | 参与响应冷胁迫   | [7]             |
| 苹果   | <i>MdCNGC1</i>  | 植物对细菌和真菌病原菌抗性   | [35]            |
| 番茄   | <i>SlCNGC1</i>  | 抑制水稻条斑病   | [36]            |
|      | <i>SlCNGC14</i> | 抑制水稻条斑病   | [36]            |

### 3.4 CNGCs 在重金属胁迫中的作用

CNGCs 作为一种  $Ca^{2+}$  渗透通道, 已被认为参与必需阳离子和有毒阳离子的摄取。重金属离子 (包括必需离子的有毒浓度) 会对各种代谢和细胞过程产生负面影响<sup>[44-46]</sup>。除了 AtCNGC1 积极参与植物吸收  $Pb^{2+}$  离子的研究外, 拟南芥 AtCNGC 成员在吸收有毒重金属离子方面的信息相对较少。Moon 等<sup>[47]</sup> 利用一系列 AtCNGC 突变体, 研究了拟南芥 CNGC 家族各成员在离子摄取方面的潜在作用, 特别是重金属  $Pb^{2+}$  和  $Cd^{2+}$  离子, 并测量了 CNGC 拟南芥突变体中初生根的生长, 以确定它们对重金属离子的响应。结果表明, AtCNGC1、AtCNGC10、AtCNGC13、

AtCNGC19 对  $Pb^{2+}$  应激有负向影响, 而 AtCNGC11、AtCNGC13、AtCNGC16、AtCNGC20 对  $Cd^{2+}$  应激有负向影响。因此, *AtCNGC13* 在植物对  $Pb^{2+}$  和  $Cd^{2+}$  的耐受性中发挥负性作用。相反, AtCNGC11 和 AtCNGC15 在拟南芥中似乎积极参与了植物对  $Pb^{2+}$  的耐受性。重金属含量分析表明, AtCNGC11、AtCNGC15、AtCNGC1、AtCNGC13 和 AtCNGC19 是  $Pb^{2+}$  离子进入植物细胞摄取机制的潜在因素, 而 AtCNGC11、AtCNGC15 和 AtCNGC19 可能参与  $Cd^{2+}$  摄取。

另外, 关于烟草 CNGC 对重金属胁迫响应在很久之前就有报道。2019 年, Nawaz 等<sup>[28]</sup> 鉴定并分析

了烟草中的 *CNGC* 基因家族, 以检测 *NtabCNGC* 响应根和叶组织中镉胁迫的表达模式。结果表明, 在这种条件下有 18 个 *NtabCNGC* 基因上调。与对照组相比, *NtabCNGC6* 和 *NtabCNGC7* 分别在叶片和根组织中观察到最高水平的表达量。

### 3.5 CNGCs 在干旱胁迫中的作用

干旱引起的胁迫是最常见的非生物胁迫之一<sup>[48]</sup>。在干旱条件下, 植物通常会关闭其气孔以最大程度地减少水的流失, 但其代价是光合作用能力降低<sup>[49]</sup>。干旱直接影响植物对养分的吸收, 这会降低生长速率并最终导致生物量的积累减少<sup>[50]</sup>。干旱胁迫还会导致植物中 ROS (例如  $H_2O_2$ 、RO 和  $OH^-$ ) 的产生和积累, 可能产生有害影响<sup>[51]</sup>。为应对干旱胁迫, 植物存在从分子、细胞、组织到整体植株不同层次的抗旱机制。化学处理也是植物抵抗干旱胁迫的一个重要领域<sup>[52]</sup>。已发现使用化学化合物处理植物可显著提高植物耐受性, 例如, 水杨酸处理提高了小麦 (*Triticum aestivum*) 幼苗对盐和干旱的抵抗力<sup>[53]</sup>。然而, 植物 *CNGC* 家族不仅参与植物自身抗旱性, 而且响应外源化合物的诱导增强植物抗旱能力。

Nawaz 等<sup>[28]</sup>通过 RT-qPCR 分析干旱胁迫下烟草 *CNGC* 家族基因的表达模式, 发现 *NtabCNGC1*、*NtabCNGC3*、*NtabCNGC7* 等基因表达水平发生显著变化。大部分 *NtabCNGCs* 基因的表达量从第 2 天开始逐渐增加, 并在第 8 天达到高峰, 表明 *CNGCs* 参与了对干旱的后期响应。*NtabCNGC1*、*NtabCNGC6*、*NtabCNGC7* 和 *NtabCNGC28* 在干旱胁迫 8 d 后表达量最高。

已有的研究发现多巴胺可参与多种植物生理生化过程, 例如在浮萍 (*Lemna paucicostata*) 中内源多巴胺可以诱导产生更长的原基, 影响花的发育, 并延长花期<sup>[54]</sup>, 而且在干旱条件下外源多巴胺通过调节植物体内营养物质的吸收、运输和再吸收, 影响营养物质在植物体内的分布, 同时在干旱胁迫下多巴胺显著抑制了叶绿素降解相关基因和衰老相关基因的上调, 表明多巴胺具有重要的抗衰老作用<sup>[55]</sup>, 但多巴胺参与生理生化过程的机理仍未得到解析。Gao 等<sup>[56]</sup>在研究外源多巴胺预处理对干旱胁迫下的苹果幼苗的影响时, 发现多巴胺可能通过增加 *CNGC* 和 *CAM/CML* 家族基因的表达, 激活  $Ca^{2+}$  信号通路, 从而提高苹果的抗旱性。这为研究外源化合物与植物抗旱性的机理提供了帮助。

### 3.6 CNGCs 在耐盐性中的作用

盐胁迫是限制植物生长和生产力的主要环境胁迫之一。为了适应盐胁迫, 植物已经开发出各种策略

来将外源盐度胁迫信号与内源发育线索整合起来, 以优化生长和胁迫响应的平衡<sup>[57]</sup>。已经进行了许多研究以了解植物 *CNGC* 家族对盐分胁迫的反应, Wang 等<sup>[7]</sup>通过基因表达谱分析发现, 为了应对盐胁迫, 大多数 *ZjCNGCs* 下调, 特别是来自 III 和 IVB 组的基因。但是处理后 1 h, *ZjCNGC2*、*ZjCNGC4* 和 *ZjCNGC6* 均呈现高表达, Li 等<sup>[9]</sup>研究大白菜盐胁迫时发现大部分 *CNGC* 基因表达上调, 其中 *BrCNGC7*、*BrCNGC10*、*BrCNGC12*、*BrCNGC13*、*BrCNGC19*、*BrCNGC22* 和 *BrCNGC23* 在 NC0-NC3 和 NC3-NC12 期差异表达显著。但是我们仍不清楚植物 *CNGC* 家族在抵抗盐胁迫时的机理, 甚至存在分歧。盐胁迫导致拟南芥幼苗在数秒内积累了 cGMP, 而 cNMPs 限制  $Na^+$  的流入, *CNGC* 作为公认的 cNMPs 效应物, 这样的结果指向了 *CNGC* 对  $Na^+$  的流入的负调控。有趣的是, *AtCNGC3* 和 *AtCNGC10* 似乎促进了  $Na^+$  的吸收<sup>[47, 59]</sup>。因此, 仍需开展广泛的研究来解析植物 *CNGC* 在抗盐胁迫中的机理。我们把近两年来明确功能的植物 *CNGC* 基因家族成员及其功能收集起来, 用表 1 展示。

## 4 讨论与结论

近年来的研究表明, *CNGC* 基因通过基因家族之间相互作用以及与多种转录因子共同作用, 调控细胞内钙离子浓度, 对植物应对环境胁迫响应及调控生长发育等生理过程具有重要作用。但是, 目前仍有许多科学问题尚待解决。例如, *CNGC* 家族各成员之间有什么功能上的关系? 近年来, 有关异四聚体的报道表明各通道之间在功能上可能并不是独立, 会形成更加复杂的结构。Tian 等<sup>[32]</sup>的研究表明 *CNGC2* 和 *CNGC4* 可能组装成功能性异四聚体  $Ca^{2+}$  通道发挥功能, 而 *CNGC2* 和 *CNGC4* 单独都不是功能通道; cNMP 是作为辅助因子还是它们改变了电压依赖性或其他调节器相互作用? 先前的研究<sup>[10, 58]</sup>推测 CaMBD 在 CNBD 内的位置允许 CaM 与 cNMP 作为通道中的门控配体竞争, 但具体机制仍然不清楚; 是否仅某些 *CNGC* 被 cNMP 选择? 当前我们对 cNMP 和 *CNGC* 的关系, 仅仅了解环状核苷酸门控通道是植物细胞中主要的 cNMP 效应子, 但是是否所有 *CNGC* 都可以作为 cNMP 的效应子, 而且 cNMP 与 *CNGC* 之间是否存在相互选择的机制也仍是我们的困惑。另外, 先前的研究将植物 *CNGC* 归类为配体门控通道, 但在梨<sup>[5]</sup>和拟南芥中的所有 *CNGC* 都包含一个电压传感器样基序 (S4), 并在该基序中具有许多带正电的残基。这一发现可能表

明植物 C 端之间的相互作用中<sup>[11]</sup>, CNGC 发挥门控调控作用方式的多样性。但配体结合和电压传感两种方式是否是共存还是差异化存在于不同 CNGC 中, 还有待将来进一步研究。

### 参考文献:

- [1] DUSZYN M, ŚWIEŻAWSKA B, SZMIDT-JAWORSKA A, et al. Cyclic nucleotide gated channels (CNGCs) in plant signalling-Current knowledge and perspectives[J]. *J Plant Physiol*, 2019, 241: 153035.
- [2] KÖHLER C, NEUHAUS G. Characterisation of calmodulin binding to cyclic nucleotide-gated ion channels from *Arabidopsis thaliana*[J]. *FEBS Lett*, 2000, 471(2/3): 133-136.
- [3] NAWAZ Z, KAKAR K U, SAAND M A, et al. Cyclic nucleotide-gated ion channel gene family in rice, identification, characterization and experimental analysis of expression response to plant hormones, biotic and abiotic stresses[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 853.
- [4] SAAND M A, XU Y P, LI W, et al. Cyclic nucleotide gated channel gene family in tomato: genome-wide identification and functional analyses in disease resistance[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 303.
- [5] CHEN J, YIN H, GU J, et al. Genomic characterization, phylogenetic comparison and differential expression of the cyclic nucleotide-gated channels gene family in pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.)[J]. *Genomics*, 2015, 105(1): 39-52.
- [6] KAKAR K U, NAWAZ Z, KAKAR K, et al. Comprehensive genomic analysis of the CNGC gene family in *Brassica oleracea*: novel insights into synteny, structures, and transcript profiles[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 869.
- [7] WANG L, LI M, LIU Z, et al. Genome-wide identification of CNGC genes in Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) and ZjCNGC2 mediated signalling cascades in response to cold stress[J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 191.
- [8] GUO J, ISLAM M A, LIN H C, et al. Genome-wide identification of cyclic nucleotide-gated ion channel gene family in wheat and functional analyses of TaCNGC14 and TaCNGC16[J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 18.
- [9] LI Q, YANG S, REN J, et al. Genome-wide identification and functional analysis of the cyclic nucleotide-gated channel gene family in Chinese cabbage[J]. *3 Biotech*, 2019, 9(3): 114.
- [10] HUA B G, MERCIER R W, LENG Q, et al. Plants do it differently. A new basis for potassium/sodium selectivity in the pore of an ion channel[J]. *Plant Physiol*, 2003, 132(3): 1353-1361.
- [11] TRUDEAU M C, ZAGOTTA W N. Calcium/calmodulin modulation of olfactory and rod cyclic nucleotide-gated ion channels[J]. *J Biol Chem*, 2003, 278 (21): 18705-18708.
- [12] VARNUM M D, ZAGOTTA W N. Interdomain interactions underlying activation of cyclic nucleotide-gated channels[J]. *Science*, 1997, 278(5335): 110-113.
- [13] ZELMAN A K, DAWE A, BERKOWITZ G A. Identification of cyclic nucleotide gated channels using regular expressions[J]. *Cycl Nucleotide Signal Plants*, 2013, 1016: 207-224.
- [14] ARAZI T, KAPLAN B, FROMM H. A high-affinity calmodulin-binding site in a tobacco plasma-membrane channel protein coincides with a characteristic element of cyclic nucleotide-binding domains[J]. *Plant Mol Biol*, 2000, 42(4): 591-601.
- [15] CHIN K, MOEDER W, ABDEL-HAMID H, et al. Importance of the alphaC-helix in the cyclic nucleotide binding domain for the stable channel regulation and function of cyclic nucleotide gated ion channels in *Arabidopsis*[J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(9): 2383-2393.
- [16] FISCHER C, KUGLER A, HOTH S, et al. An IQ domain mediates the interaction with calmodulin in a plant cyclic nucleotide-gated channel[J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(4): 573-584.
- [17] DEFALCO T A, MARSHALL C B, MUNRO K, et al. Multiple calmodulin-binding sites positively and negatively regulate *Arabidopsis* CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED CHANNEL12[J]. *Plant Cell*, 2016, 28(7): 1738-1751.
- [18] ZHANG Z, HOU C, TIAN W, et al. Electrophysiological studies revealed CaM1-mediated regulation of the *Arabidopsis* calcium channel CNGC12[J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1090.
- [19] MARTINEZ-ATIENZA J, VAN INGELGEM C, ROEF L, et al. Plant cyclic nucleotide signalling: facts and fiction[J]. *Plant Signal Behav*, 2007, 2(6): 540-543.
- [20] FRIETSCH S, WANG Y F, SLADEK C, et al. A cyclic nucleotide-gated channel is essential for polarized tip growth of pollen[J]. *PNAS*, 2007, 104(36): 14531-14536.
- [21] ZHANG S, PAN Y, TIAN W, et al. *Arabidopsis* CNGC14 mediates calcium influx required for tip growth in root hairs[J]. *Mol Plant*, 2017, 10(7): 1004-1006.
- [22] MA W, SMIGEL A, WALKER R K, et al. Leaf senescence signaling: the Ca<sup>2+</sup>-conducting *Arabidopsis* cyclic nucleotide gated channel2 Acts through nitric oxide to repress senescence programming[J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(2): 733-743.
- [23] CHARPENTIER M, SUN J, VAZ MARTINS T, et al. Nuclear-localized cyclic nucleotide-gated channels mediate symbiotic calcium oscillations[J]. *Science*, 2016, 352(6289): 1102-1105.
- [24] PAN Y, CHAI X, GAO Q, et al. Dynamic interactions of plant CNGC subunits and calmodulins drive oscillatory Ca<sup>2+</sup> channel activities[J]. *Dev Cell*, 2019, 48(5): 710-725.e5.
- [25] TUNC-OZDEMIR M, RATO C, BROWN E, et al. Cyclic nucleotide gated channels 7 and 8 are essential for male reproductive fertility[J]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e55277.
- [26] MENG J G, LIANG L, JIA P F, et al. Integration of ovular signals and exocytosis of a Ca<sup>2+</sup> channel by MLOs in pollen tube guidance[J]. *Nat Plants*, 2020, 6(2): 143-153.
- [27] TAN Y Q, YANG Y, ZHANG A, et al. Three CNGC family members, CNGC5, CNGC6, and CNGC9, are required for constitutive growth of *Arabidopsis* root hairs as Ca<sup>2+</sup>-permeable channels[J]. *Plant Commun*, 2020, 1(1): 1-15.
- [28] NAWAZ Z, KAKAR K U, ULLAH R, et al. Genome-wide identification, evolution and expression analysis of cyclic nucleotide-gated channels in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)[J]. *Genomics*, 2019, 111(2): 142-158.
- [29] 杨银, 高志勇. 植物抗病机制的研究进展[J]. *科教导刊*, 2016(26): 138-139,186.
- [30] MOEDER W, PHAN V, YOSHIOKA K. Ca<sup>2+</sup> to the rescue-Ca<sup>2+</sup>channels and signaling in plant immunity[J]. *Plant Sci*, 2019, 279: 19-26.
- [31] WANG J, LIU X, ZHANG A, et al. A cyclic nucleotide-gated channel mediates cytoplasmic calcium elevation and disease resistance in rice[J]. *Cell Res*, 2019, 29(10): 820-831.
- [32] TIAN W, HOU C, REN Z, et al. A calmodulin-gated calcium channel links pathogen patterns to plant immunity[J]. *Nature*, 2019, 572(7767): 131-135.
- [33] JOGAWAT A, MEENA M K, KUNDU A, et al. Calcium



- channel CNGC19 mediates basal defense signaling to regulate colonization by *Piriformospora indica* in *Arabidopsis* roots[J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(9): 2752-2768.
- [34] YU X, XU G, LI B, et al. The receptor kinases BAK1/SERK4 regulate Ca<sup>2+</sup> Channel-mediated cellular homeostasis for cell death containment[J]. *Curr Biol*, 2019, 29(22): 3778-3790.e8.
- [35] ZHANG W, DONG C, ZHANG Y, et al. An apple cyclic nucleotide-gated ion channel gene highly responsive to *Botryosphaeria dothidea* infection enhances the susceptibility of *Nicotiana benthamiana* to bacterial and fungal pathogens[J]. *Plant Sci*, 2018, 269: 94-105.
- [36] ZHANG X R, XU Y P, CAI X Z. SICNGC1 and SICNGC14 suppress *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*-Induced hypersensitive response and non-host resistance in tomato[J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 285.
- [37] DING Y, SHI Y, YANG S. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants[J]. *New Phytol*, 2019, 222(4): 1690-1704.
- [38] RITONGA F N, CHEN S. Physiological and molecular mechanism involved in cold stress tolerance in plants[J]. *Plants (Basel)*, 2020, 9(5). DOI:10.3390/plants9050560.
- [39] SHARMA L, PRIYA M, KAUSHAL N, et al. Plant growth-regulating molecules as thermoprotectants: functional relevance and prospects for improving heat tolerance in food crops[J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(2): 569-594.
- [40] ZHOU Z H, WANG Y, YE X Y, et al. Signaling molecule hydrogen sulfide improves seed germination and seedling growth of maize (*Zea mays* L.) under high temperature by inducing antioxidant system and osmolyte biosynthesis[J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1288.
- [41] HONG-BO S, LI-YE C, MING-AN S, et al. Bioengineering plant resistance to abiotic stresses by the global calcium signal system[J]. *Biotechnol Adv*, 2008, 26(6): 503-510.
- [42] CUI Y, LU S, LI Z, et al. Cyclic nucleotide-gated ion channels 14 and 16 promote tolerance to heat and chilling in rice[J]. *Plant Physiol*, 2020, 183(4): 1794-1808.
- [43] NIU W T, HAN X W, WEI S S, et al. Arabidopsis cyclic nucleotide-gated channel 6 is negatively modulated by multiple calmodulin isoforms during heat shock[J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(1): 90-104.
- [44] WU X, COBBINA S J, MAO G, et al. A review of toxicity and mechanisms of individual and mixtures of heavy metals in the environment[J]. *Environ Sci Pollut Res Int*, 2016, 23(9): 8244-8259.
- [45] SHAHID M, POURRUT B, DUMAT C, et al. Heavy-metal-induced reactive oxygen species: phytotoxicity and physicochemical changes in plants[J]. *Rev Environ Contam Toxicol*, 2014, 232(1): 1-44.
- [46] JAISHANKAR M, TSETEN T, ANBALAGAN N, et al. Toxicity, mechanism and health effects of some heavy metals[J]. *Interdiscip Toxicol*, 2014, 7(2): 60-72.
- [47] MOON J, BELLOEIL C, IANNA M, et al. Arabidopsis CNGC family members contribute to heavy metal ion uptake in plants[J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(2): 413.
- [48] 温琦, 赵文博, 张幽静, 等. 植物干旱胁迫响应的研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(12): 11-15.
- [49] YAMANE K, HAYAKAWA K, KAWASAKI M, et al. Bundle sheath chloroplasts of rice are more sensitive to drought stress than mesophyll chloroplasts[J]. *J Plant Physiol*, 2003, 160(11): 1319-1327.
- [50] SUBRAMANIAN K S, SANTHANAKRISHNAN P, BALASUBRAMANIAN P. Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress[J]. *Sci Hortic*, 2006, 107(3): 245-253.
- [51] LIANG B, LI C, MA C, et al. Dopamine alleviates nutrient deficiency-induced stress in *Malus hupehensis*[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 119: 346-359.
- [52] LIU Q, GAO T, LIU W, et al. Functions of dopamine in plants: a review[J]. *Plant Signal Behav*, 2020, 15(12): 1827782.
- [53] SHAKIROVA F M, SAKHABUTDINOVA A R, BEZRUKOVA M V, et al. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity[J]. *Plant Sci*, 2003, 164(3): 317-322.
- [54] KHURANA J P, TAMOT B K, MAHESHWARI N, et al. Role of catecholamines in promotion of flowering in a short-day duckweed, *Lemna paucicostata* 6746[J]. *Plant Physiol*, 1987, 85(1): 10-12.
- [55] LIANG B, GAO T, ZHAO Q, et al. Effects of exogenous dopamine on the uptake, transport, and resorption of apple ionome under moderate drought[J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 755.
- [56] GAO T, ZHANG Z, LIU X, et al. Physiological and transcriptome analyses of the effects of exogenous dopamine on drought tolerance in apple[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 148: 260-272.
- [57] YU Z, DUAN X, LUO L, et al. How plant hormones mediate salt stress responses[J]. *Trends Plant Sci*, 2020, 25(11): 1117-1130.
- [58] KAPLAN B, SHERMAN T, FROMM H. Cyclic nucleotide-gated channels in plants[J]. *FEBS Lett*, 2007, 581(12): 2237-2246.
- [59] GOBERT A, PARK G, AMTMANN A, et al. *Arabidopsis thaliana* cyclic nucleotide gated channel 3 forms a non-selective ion transporter involved in germination and cation transport[J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(4): 791-800.
- [60] BROST C, STUETRUCKER T, REIMANN R, et al. Multiple cyclic nucleotide-gated channels coordinate calcium oscillations and polar growth of root hairs[J]. *Plant J*, 2019, 99(5): 910-923.
- [61] JIN Y, JING W, ZHANG Q, et al. Cyclic nucleotide gated channel 10 negatively regulates salt tolerance by mediating Na<sup>+</sup> transport in Arabidopsis[J]. *J Plant Res*, 2015, 128(1): 211-220.
- [62] BORSICS T, WEBB D, ANDEME-ONDZIGHI C, et al. The cyclic nucleotide-gated calmodulin-binding channel AtCNGC10 localizes to the plasma membrane and influences numerous growth responses and starch accumulation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Planta*, 2007, 225(3): 563-573.
- [63] CHRISTOPHER D A, BORSICS T, YUEN C Y, et al. The cyclic nucleotide gated cation channel AtCNGC10 traffics from the ER via Golgi vesicles to the plasma membrane of Arabidopsis root and leaf cells[J]. *BMC Plant Biol*, 2007, 7: 48.
- [64] TUNC-OZDEMIR M, TANG C, ISHKA M R, et al. A cyclic nucleotide-gated channel (CNGC16) in pollen is critical for stress tolerance in pollen reproductive development[J]. *Plant Physiol*, 2013, 161(2): 1010-1020.
- [65] LADWIG F, DAHLKE R I, STÜHRWOHLDT N, et al. Phytosulfokine regulates growth in Arabidopsis through a response module at the plasma membrane that includes CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED CHANNEL17, H<sup>+</sup>-ATPase, and BAK1[J]. *Plant Cell*, 2015, 27(6): 1718-1729.
- [66] MEENA M K, PRAJAPATI R, KRISHNA D, et al. The Ca<sup>2+</sup> channel CNGC19 regulates Arabidopsis defense against Spodoptera herbivory[J]. *Plant Cell*, 2019, 31(7): 1539-1562.