

植物中 CBL-CIPK 途径转导特异 Ca^{2+} 信号的分子机制

张成伟, 王天宇, 黎 裕

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: Ca^{2+} 作为植物中普遍存在的第二信使, 其信号传感器 CBL (calcineurin B-like protein) 及与 CBL 互作的蛋白 CIPK (CBL-interacting protein kinase) 所构成的 CBL-CIPK 信号转导途径在转导特异 Ca^{2+} 信号过程中起重要的作用。由于植物同时受多种复杂环境因素影响, 因此必须同时对各种复杂因素作出响应并转导并存的信号。CBL 和 CIPK 在结构、表达以及功能上的特异性构成了 CBL-CIPK 途径能够转导特异 Ca^{2+} 信号的分子基础。本文在介绍 CBL、CIPK 的基础上, 着重对其组合成的 CBL-CIPK 途径转导特异 Ca^{2+} 信号的分子机制进行综述。

关键词: CBL; CIPK; Ca^{2+} 信号

Molecular Mechanisms of Transducing Specific Calcium Signal in CBL-CIPK Pathway in Plants

ZHANG Cheng-wei, WANG Tian-yu, LI Yu

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: In plants, calcium is taken as the ubiquitous second messenger. Its sensor CBL (calcineurin B-like protein) and CBL-interacting protein kinase (CIPK) integrate into the CBL-CIPK pathway, which plays significant roles in transmitting specific calcium signals *in vivo*. Generally, as natural living-forms, plants are not affected by only one environmental condition but several of them simultaneously. Therefore, they have to perceive and transmit those simultaneous signals at the same time. Luckily, the specificities of CBL and CIPK in structure, expression and function provide molecular basis on transducing signals specifically. Here, we first presented basic information about CBL and CIPK, and then focused on reviewing the molecular mechanisms of transducing specific Ca^{2+} signals by CBL-CIPK pathway.

Key words: CBL; CIPK; Ca^{2+} signal

植物时刻生活在各种条件共存的复杂环境中, 但植物区别于动物, 只能被动地面对各种环境胁迫。环境胁迫主要包括各种生物胁迫和非生物胁迫。生物胁迫主要来自昆虫、食草动物、植物病菌等; 非生物胁迫种类众多包括温度、营养、盐、水分等胁迫^[1]。为了适应繁多多变的环境, 减少不利环境对机体的损害, 植物体内演化出了发达的信号转导系统, 感应并传递外界信号以及时做出相应的响应^[2]。植物体内的第二信使可以将感应到的外界

信号在体内进行传导, 比如钙、NO、活性氧等^[3]。目前 Ca^{2+} 被认为是普遍存在的第二信使, 在真核生物的信号转导途径中发挥重要的作用。然而许多胁迫往往是同时发生的, 这就要求植物首先要判断区分出不同的胁迫条件, 并同时传递给体内这些胁迫信号。研究表明植物利用 Ca^{2+} 信号机制来同时响应一系列不同的细胞外刺激, 包括植物激素、病菌侵染和非生物胁迫等^[4-5]。相同的 Ca^{2+} 是如何同时传递并存的不同外界刺激呢? 据近年来的研究结果推

收稿日期: 2009-03-20

修回日期: 2009-05-07

基金项目: 国家“973”计划项目 (2006CB101700); 国家“863”计划项目 (2006AA10Z188)

作者简介: 张成伟, 女, 在读博士, 主要从事玉米抗逆基因相关研究。E-mail: caaschengwei@yahoo.com.cn

通讯作者: 王天宇, 黎裕, 研究员, 研究方向为玉米种质资源。E-mail: yuli@mail.caas.net.cn

测,一个可能的答案是 Ca^{2+} 信号本身的特异性,包括钙瞬变、钙振荡、钙信号的空间定位和钙波,它们还可再具体细分为变化的幅度、强度和持续时间^[2]。如此复杂的 Ca^{2+} 信号,植物在体内又是如何解密并转导这些信号的呢?这就与 Ca^{2+} 结合蛋白(也称 Ca^{2+} 传感器)密切相关, Ca^{2+} 与 Ca^{2+} 传感器结合把信号传递下去。目前已知植物体内存在 Ca^{2+} 传感器来转导众多特异的 Ca^{2+} 信号,研究比较多的有三类蛋白:钙调素及类钙调素蛋白(calmodulin and calmodulin-like proteins)、钙依赖性蛋白激酶(CDPKs)和类钙调磷酸酶 B 蛋白(calcineurin B-like protein, CBLs)^[6]。前两类蛋白的研究相对较早,功能研究已经报道很多,而 CBLs 作为植物特异的 Ca^{2+} 传感器,在植物中广泛存在,因为它们的靶蛋白是一类蛋白激酶 CIPKs(CBL-interacting protein kinase),相对钙调素和 CDPKs 的靶蛋白来说较单一,使人们相对容易探求 CBLs 作为 Ca^{2+} 传感器转导特异 Ca^{2+} 信号的分子机制,因此,CBL 自 1998 年被发现以来,CBL/CIPK 途径转导特异 Ca^{2+} 信号的功能和分子机制越来越受到人们的重视^[7-10]。目前对于 CBL 及 CIPK 的结构,功能研究进展已经报道很多,本文主要对 CBL/CIPK 途径转导特异 Ca^{2+} 信号的分子机制的进展进行综述。

1 CBL 家族

植物中钙传感器 CBL 最初在拟南芥中被克隆出来,由于其序列同酵母里的钙调磷酸酶 B(CNB)和动物里的神经细胞钙传感器(neuronal calcium sensor, NCS)非常相似而被确认并被命名为类钙调磷酸酶 B^[7-8]。目前为止,拟南芥和水稻中均至少存在 10 个 CBL 成员,其成员间的氨基酸序列的一致性分别在 29%~92% 和 40%~92%,相似性分别在 33%~93% 和 44%~94%;预测的蛋白分子量分别在 23.5~26KD 和 23.9~25.9KD,只有 AtCBL10、OsCBL9 和 OsCBL10 均因在 N 端有部分延伸使其预测蛋白分子量变大,分别为 31.7KD、32.9 KD 和 29.9 KD^[11]。

CBL 在结构上也具有同其他钙传感器相似的螺旋-环-螺旋(HLH; helix-loop-helix) EF 手形结构域来结合 Ca^{2+} ^[11]。EF 手形结构中的环由 12 个氨基酸组成,其中第 1、3、5、7、9 和 12 位氨基酸是与 Ca^{2+} 互作的位点;1(天冬氨酸)、6(甘氨酸)和 12(谷氨酸)位氨基酸是高度保守的,其中 6 位上的甘氨酸是维持环结构所必须的,不能被其他任何氨基

酸所代替^[12]。通过比对分析拟南芥中 10 个 CBL,发现它们都含有 4 个 EF 手形结构,而且有趣的是,EF 手形结构活性环之间连接区域的大小在所有的 AtCBL 蛋白中也是绝对保守。比对分析水稻中 10 个 CBL,也同样发现 EF 结构数目和 EF 结构之间的区域非常保守。由此得出,CBLs 之间大小上的差异是由于 N 端或 C 端的不同而产生的,同时暗示出所有植物中 CBLs 的三维结构可能是保守的^[11]。

动物和酵母里几乎所有已知的 NCS 和钙调磷酸酶都被含有 14 个碳的饱和脂肪酸豆蔻酸盐所修饰。肉豆蔻酰化反应是在 N-氨基肽酶去除起始氨基酸甲硫氨酸后的共翻译过程中,肉豆蔻酸盐在 N-豆蔻酰转移酶的催化作用下与肉豆蔻酰化基序 MGXXS/T 的甘氨酸结合。然而只有部分拟南芥 CBL,包括 CBL1、CBL4、CBL5 和 CBL9 含有保守的 N 端肉豆蔻酰化结构域 MGXXS/T,可以发生肉豆蔻酰化反应使得 CBL 被肉豆蔻酸盐所修饰^[11]。

CBL 本身无激酶活性,是通过与靶蛋白 CIPK 结合,使靶蛋白解除自我活性抑制而被激活进而传递信号^[13]。CBL 在植物特定发育过程以及应答多种环境胁迫和植物激素的过程中起重要的作用。CBL 成员中,有的虽然在进化上高度保守,功能有可能存在部分冗余,但却同时具有各自特定的功能^[11]。

在不同的作物中均发现含有数目不等的 CBL。利用同源序列搜索除拟南芥和水稻外的其他作物 EST 和基因组数据库发现苜蓿中有 9 个,小麦中有 11 个,大麦中有 9 个,大豆中有 7 个,松树中有 2 个,藓类 *Physcomitrella patens* 中有 4 个,玉米中至少有 9 个^[11,14]。最初对 CBL 的研究进展主要集中在拟南芥和水稻上,目前在其他植物上的报道也相继出现,如 Mahajan 等^[15]报道了豌豆里的第一个 PsCBL,与拟南芥 AtCBL3 同源;Wang 等^[16]报道了玉米中与拟南芥 CBL4 可能同源的 ZmCBL4;最新又报道了棉花中与纤维细胞伸长相关的 GhCBL2 和 GhCBL3^[17]。

2 CIPK 家族

CIPK 家族是植物中所特有的一类与 CBL 互作的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶^[18-19]。结构上与酵母的 SNF1(sucrose non-fermenting)激酶和动物里的 AMPK(AMP-activated protein kinase)非常相似,因此,CIPKs 被归为植物类 SNF 激酶的 SnRK6 亚组里^[20-21],但是 CIPKs 在功能上不同于 SNF 激酶,二

者具有明显不同的功能和调节方式^[11]。利用酵母双杂交方法和生物信息学分析发现拟南芥中存在 25 个 CIPKs, 水稻中存在 31 个^[11,22-23]。

CIPK 蛋白结构上可分为 N 端保守的 SNF1 型催化激酶域和 C 端调节结构域两大部分。拟南芥各成员间, N 端保守的 SNF1 型催化激酶域氨基酸序列的一致性在 51% ~ 90% (相似性在 63% ~ 96%); C 端调节结构域序列变化程度大, 氨基酸的一致性为 24% ~ 58% (相似性在 36% ~ 69%), 但这个结构域在其他的 SNF1 相关的激酶中不存在^[11]。

N 端催化结构域含有一个活性环, 位于 N 端 DFP 结构域和 C 端 APE 结构域之间, 这个活性环可以作为其他蛋白激酶磷酸化作用的靶位点, 活性环上有一个苏氨酸残基至关重要, 若将其突变成天冬氨酸, CIPK 将成为非 CBL 依赖的组成型高表达活性的激酶^[21-22]。CIPK2 (SOS2) 4 中活性环上的两个残基 S¹⁵⁶ 和 Y¹⁷⁵ 在所有 CIPK 中也是比较保守的, 在体外改变二者任何一个为天冬氨酸都能激活激酶活性^[24]。C 端调节结构域中, 临近激酶催化结构域的位置有一个保守的由 24 个氨基酸组成的 NAF 结构域 (又称 FISL 结构域), 它是与 CBL 互作所必须的结合位点^[22], NAF 在所有的 CIPK 中都高度保守, 拟南芥成员间 NAF 氨基酸序列的一致性在 58% ~ 86%, 相似性在 66% ~ 94%。NAF 除了具有与 CBL 结合的作用外, 还能抑制 CIPK 本身的激酶活性。在 CIPK24 中, 分子内催化结构域和调节结构域相互作用产生自我抑制而使激酶活性失活, 一旦缺失 NAF 结构域则表现为组成型激酶活性, 因此当 CBL 与 CIPK 的 NAF 结合后就等同于去除了分子内的自我抑制而激活 CIPK 活性^[22]。

功能上, CIPK 与 CBL 组合成 CBL-CIPK 途径在植物特定发育过程以及应答多种环境胁迫和植物激素的过程中转导特异的 Ca²⁺ 信号^[9-10]。然而最新研究表明 CIPK 不只仅与 CBL 互作, SOS2 的 NAF 还是 H₂O₂ 信号蛋白 NDPK2 (nucleoside diphosphate kinase 2) 的结合位点, 说明 SOS2 还参与 H₂O₂ 信号途径^[25], 而且在 NAF 区的临近 C 端区域有一个蛋白磷酸酶互作结构域 PPI (protein phosphatase interaction), 使得 CIPK 能够与蛋白磷酸酶 2C (如 ABI1 和 ABI2) 相互作用^[26]。SOS2 除与 CBL (CBL4 和 CBL10)、NDPK2 和 ABI2 互作外, 还被证明与过氧化氢酶 2 和 3 (CAT2、CAT3) 互作, 但结合位点未知^[25,27-28]。综上所述, CIPK 不只通过 CBL-CIPK 途径, 还可通过其他途径发挥功能。

同 CBL 一样, 在不同的作物中均发现含有数目不等的 CIPK。利用同源序列搜索除拟南芥和水稻外的其他作物 EST 和基因组数据库发现苜蓿中有 11 个, 小麦中有 29 个, 大麦中有 14 个, 大豆中有 13 个, 松树中有 7 个, 藓类 *Physcomitrella patens* 中有 3 个^[11]。目前对 CIPK 的研究进展也主要集中在拟南芥和水稻上, 在其他植物上的报道相对较少, Mahajan 等^[15]报道了豆类 (*Pisum sativum*) 里的第一个 PsCIPK; Zhao 等^[29]报道了玉米中 ZmCIPK16; 最新又报道了棉花中与纤维细胞伸长相关的 GhCIPK1^[30]。

3 CBL-CIPK 途径转导特异 Ca²⁺ 信号的分子机制

Ca²⁺ 信号作为植物中的第二信使, 广泛参与植物对多种外界信号刺激的反应, 传递信号以调节下游复杂的生理生化反应, 最终导致生理学效应, 减少外界不利因素的影响^[2]。CBL-CIPK 作为解密特异 Ca²⁺ 信号的系统, 必然存在着多种分子机制以特异转导种类繁多的 Ca²⁺ 信号。概括来讲主要包括: 结构上, CBLs 不同的钙结合属性以及 CBL 与 CIPK 互作的偏好性; 表达上, CBL 和 CIPK 不同的表达模式及二者的亚细胞定位; 功能上, 不同 CBL-CIPK 组合功能上有差异^[9,13]。

3.1 CBLs 不同的钙结合属性

植物在外界环境信号刺激下产生的 Ca²⁺ 信号是如何被分别特异转导下去的呢? 这首先与钙传感器特异的钙结合属性密切相关。钙传感器中的 EF 手形结构是用来结合 Ca²⁺ 的, 标准的 EF 手形结构一致序列为 DKDGDGKIDFEE, 且一个 EF 手形结构域只能通过其内部的活性环结合一个 Ca²⁺, 不同的 EF 手形结构会导致与 Ca²⁺ 结合的属性不同。钙调素 (CaM) 中拥有 4 个 EF 结构域, 它们总是成对地参与 Ca²⁺ 的结合, 而其他钙传感器如 NCS、鸟苷酸环化酶尽管也同样拥有 4 个 EF 手形结构域, 但其与钙的结合方式与 CaM 不同^[31-32], 主要是因为 EF 手形结构的不同, 比如所有 NCS 成员第一个 EF 手形结构活性环里的半胱氨酸都被脯氨酸所替代, 这个 EF 结构域就不能结合 Ca²⁺。此外, 尽管一些钙传感器表现出在单个 EF 手形结构上的序列不同于标准的 EF 手形结构, 但这些不同并非破坏钙结合属性, 而是调节与钙的结合^[32]。

不同的 CBL 与 Ca²⁺ 结合的属性不同, 也主要是由于 CBLs 所特有的 EF 手形结构不同造成的, 正是这种不同的 Ca²⁺ 结合属性提供了 CBL 转导特

异钙信号的分子基础。拟南芥中的 10 个 CBL 第一个 EF 手形结构 (EF1) 虽然保守,但都因为 Ca^{2+} 重要结合位点的单个氨基酸发生替代而不能与 Ca^{2+} 结合:多数是 Y 和 X 位上与 Ca^{2+} 结合的含氧残基被丙氨酸、缬氨酸、异亮氨酸或半胱氨酸所替代;AtCBL5 则是-Z 位上的谷氨酸被赖氨酸所替代;而 AtCBL6 和 AtCBL7 发生了结构上的缺失和插入,表现在 AtCBL6 活性环上的 4 个氨基酸缺失,AtCBL7 第 4 和第 5 位氨基酸之间插入了 5 个额外的氨基酸而破坏了 EF 手形结构。EF2 中,AtCBL6-Z 位上保守的谷氨酸被丙氨酸替代;所有的拟南芥 AtCBL 只有 AtCBL7 Y 位上的天冬酰胺未被赖氨酸或精氨酸所替代。EF3 中,AtCBL7-Z 位上的钙结合位点被甘氨酸所替代,Y 位上的含氧氨基酸被赖氨酸所替代;AtCBL2、3、4、5、8 和 10 Y 位上的含氧氨基酸都被赖氨酸、精氨酸或组氨酸所替代。EF4 中,AtCBL2、3、4、5、6 和 7 Y 位上的含氧氨基酸都被赖氨酸所替代。由此可见,只有 AtCBL7 的 EF2、AtCBL1、AtCBL6 和 AtCBL9 的 EF3、AtCBL1、AtCBL8、AtCBL9 以及 AtCBL10 的 EF4 属于标准的 EF 手形结构,由此,拟南芥 CBL 家族可以依据标准 EF 手形结构的数目分为 3 类:不含任何标准 EF 手形结构的:AtCBL2、3、4 和 5;含有一个标准 EF 手形结构的:AtCBL6、7、8 和 10;含有两个标准 EF 手形结构的:AtCBL1 和 AtCBL9^[11]。不含有任何标准 EF 手形结构的 CBL 并不意味着不能结合 Ca^{2+} ,如 AtCBL2 不含任何标准 EF 手形结构,其晶体结构已经被报道,每个 AtCBL2 分子结合两个 Ca^{2+} ,两个 Ca^{2+} 分别结合在第 1 和第 4 EF 手形结构域上^[33]。在所有推测的水稻 CBLs EF 手形结构序列的变化情况与拟南芥中的相似^[11]。研究已表明所有不同于标准 EF 手形结构的突变都导致活性环构造发生变化,因此导致与钙的结合力显著降低^[12]。由此,CBL 间差异化的 EF 手形结构导致了特异的 Ca^{2+} 结合属性。AtCBL1 拥有两个标准的 EF 手形结构,凝胶阻滞实验和 Ca^{2+} 结合实验表明 AtCBL1 能够结合 Ca^{2+} ^[8]。相反 AtCBL4 因缺少标准的 EF 手形结构与钙的结合力明显降低,AtCBL4 与 Ca^{2+} 因结合力太弱而在凝胶电泳时没有发生迁移^[34]。但是这种不同的 Ca^{2+} 结合属性是如何解密不同环境刺激下的特异 Ca^{2+} 信号,还需要更多的试验去分析证明。

3.2 CBL 与 CIPK 互作的特异性

结合了特异 Ca^{2+} 信号的 CBL 又是如何将信号特异地转导下去呢?这与其靶蛋白 CIPK 密切相

关。体外和体内实验对 CBLs 和 CIPKs 家族之间的特异性互作进行分析,表明 CBL 与 CIPK 的结合存在偏好性^[19,22,35]。结构上非常相似的 AtCBL1 和 AtCBL9 也都有自己特异偏好的 CIPKs;AtCIPK7 和 AtCIPK17 偏好于 AtCBL1,而 AtCIPK21 和 AtCIPK23 则更偏好于 AtCBL9^[11];AtCIPK24 与 AtCBL4 强烈互作,但与 AtCBL2 的互作很微弱,但 AtCBL2 却与 AtCIPK9 的互作比较强^[22]。然而,有一些 CBL 只偏好与一个特定的 CIPK 互作,有些 CIPK 却不与任何的 CBL 互作,说明这些 CIPK 可能与别的靶蛋白相互作用^[22]。

CBL 的结构差异、CIPK 的 NAF 区及其两侧序列结构差异可能决定了互作的特异性,互作的特异性为植物细胞内 CBL-CIPK 功能的特异性提供可能的结构基础。CIPK 中,NAF 本身不足以产生不同 CBL 结合的偏好性,而是两侧的序列信息或距离 NAF 稍远些的序列信息决定着其与 CBL 的特异性互作^[35]。例如全长的 AtCIPK5 与 AtCBL1、AtCBL3 和 AtCBL4 都不互作,而去掉了 N 端只剩下 C 端的 AtCIPK5 与上述 3 个 AtCBLs 都发生了互作,说明 AtCIPK5 的 N 端区域完全阻碍了 C 端区域与上述 3 个 AtCBLs 互作。此外,其他蛋白同时与 CIPK 互作也竞争限制了 CBL 与 CIPK 的结合。NAF 区还可能是 H_2O_2 信号蛋白 NDPK2 (nucleoside diphosphate kinase 2) 的结合位点,当 NDPK2 和 CBL 同时存在时二者存在竞争^[25];CIPK 中与 PP2Cs 结合的 PPI 结构域在结构上与 NAF 结构域似乎有些重叠,暗示着 CBL 和 PP2C 与 CIPK 的结合也存在竞争^[36]。因此,当 NDPK2 和 PP2Cs 存在时,都影响了正常的 CBL 与 CIPK 的结合,使得 CBL-CIPK 途径转导 Ca^{2+} 信号更具有特异性。

除了二者结构上引起的互作特异性外,有些互作还具有钙依赖性,有些则不依赖钙。体外实验表明,AtCBL1 和 AtCIPK1 的互作需要微摩尔的 Ca^{2+} ; Ca^{2+} 可以促进 CBL4-CIPK24 复合体的形成。但 CBL3 与 CIPK11 以及 CBL2 与 CIPK14 的互作则表现为非钙依赖性^[18,36-38]。目前 Ca^{2+} 影响 CBL/CIPK 互作的作用机制尚不清楚。

3.3 CBL 和 CIPK 特异的表达模式

基因的表达模式与它们执行的功能密切相关,因此基因表达模式特异性对于产生功能特异性是非常重要的。基因表达模式特异性包括时空表达特异性和环境胁迫响应特异性,时空表达特异性又包括发育阶段表达特异性和组织表达特异性。研究结果

表明 AtCBLs 和 AtCIPKs 的每个成员都是自己特定的发育阶段表达,特定的组织表达和特定的胁迫响应 3 种表达模式的组合^[8],因此,多种特异 CBL-CIPK 组合的形成取决于 CBL 和 CIPK 特异的表达模式,这是 CBL-CIPK 途径能够解密众多特异 Ca^{2+} 信号的又一分子机制。

拟南芥 CBL 家族不同成员都有自己独特的表达模式,例如 *CBL1* 表达则受早、伤口和冷瞬时强烈诱导,而 *CBL2* 和 *CBL3* 则不受诱导^[8,39-40],但 *CBL1* 和 *CBL2* 都对光有响应,说明 *CBL1* 和 *CBL2* 在信号转导途径中既有重叠的功能又有各自特定的功能;*CBL2* 偏向于在根中表达,而 *CBL3* 则在叶片、茎、根和花中组成型表达,*CBL1* 的启动子——GUS 报告基因在幼苗的子叶、胚轴和根中被检测到,同时也在成熟植株的叶子、根、茎和花器官中被检测到^[8]。同 CBL,拟南芥的 CIPKs 基因也存在表达差异。如 *CIPK9* 除了成熟植株根外在几乎所有的组织中都有表达,主要受 ABA 的诱导,受 NaCl 和旱的轻微诱导,不受冷的影响,而 *CIPK8* 在根中的表达显著高于在叶子、茎、花或长角果中的表达,而且不受任何胁迫的诱导^[41-42]; *CIPK20* 主要在叶子中表达,也不受任何胁迫的诱导,而 *CIPK11* 主要在根和茎的生长点处表达,在叶子中几乎不表达^[37,43]。其他的植物中的 CIPK 也表现出选择性的诱导表达^[44-45]。

特异的时空及特异的胁迫条件下,处于相同表达模式下的 CBL 和 CIPK 易于形成 CBL-CIPK 组合转导特异的 Ca^{2+} 信号。棉花 *GhCBL2* 和 *GhCBL3* 偏好在纤维细胞伸长过程中表达,而 *GhCIPK1* 表达也是如此,酵母双杂结果证明 *GhCIPK1* 与 *GhCBL2* 和 *GhCBL3* 都互作,可以形成 *GhCIPK1*-*GhCBL2* 和 *GhCIPK1*-*GhCBL3* 组合,因此,此二组合可能在棉花纤维伸长过程中起重要作用^[17]。拟南芥 *CBL4* 主要在根中表达,而 *CBL10* 则主要在茎、叶中表达,而 *CIPK24* 在根、茎、叶中都表达,研究表明在盐胁迫下,组合 *CBL4*-*CIPK24* 和 *CBL10*-*CIPK24* 分别在根和地上部分发挥功能^[27-28]。

3.4 CBL 和 CIPK 的亚细胞定位

钙信号特异性重要的一点就是它限定在细胞的特定位置,因此 CBL 的亚细胞位置对于解密特定位置的钙信号就显得至关重要。在许多系统里,N-肉豆蔻酰化作用促进了蛋白与蛋白或蛋白与膜之间的相互作用,但疏水的肉豆蔻酰氨基酸本身对于把蛋白锚定在膜上通常是不够的,肉豆蔻酰化蛋白与膜牢固的结合通常是伴随着临近半胱氨酸残基的棕榈酰

化^[46]。由于很多 CBLs 的 N 端都含有保守的肉豆蔻酰化位点 (myristoylation site) 或棕榈酰化位点 (palmytoylation site) 而使其定位到细胞膜上。CBLs 在质膜和液泡膜上被检测到,说明 CBLs 可以满足解密特定位置钙信号的要求^[9]。AtCBL1、4、5 和 9 能够被肉豆蔻酰化进行脂修饰,而且均存在能够被棕榈酰化的半胱氨酸残基,可能是这种双重的脂修饰作用使它们主要定位在质膜上,其他没有 N 端肉豆蔻酰化位点的 CBLs 也定位到不同的细胞区域^[9,47]。水稻 OsCBL2 和 OsCBL3 定位在子粒糊粉层细胞的液泡膜上,而 OsCBL4 则定位在质膜上^[48]。与 CBLs 不同,CIPKs 不含有任何已知的定位信号或脂修饰结构域,因此,CIPKs 的定位就取决于与其互作的 CBL,那么作为钙传感器的 CBLs 就必须将 CIPKs 定位到特定的亚细胞位置以转导特定的 Ca^{2+} 信号^[11]。例如拟南芥的 AtCBL4 与 AtCBL10 分别将 AtCIPK24 定位到细胞质膜和液泡膜上,由此达到在不同的组织中转导特定 Ca^{2+} 信号的功能^[27-28,49]。玉米中的 ZmCBL3、4、5 均将 ZmCIPK16 定位在质膜上^[29]。

3.5 不同 CBL-CIPK 组合的功能特异性

由于植物中都含有一定数目的 CBL 与 CIPK,再加上上述的 CBL 与 CIPK 结合的偏好性,二者的表达模式和亚细胞定位,决定了会有多种不同的特异的 CBL-CIPK 组合的出现。不同的 CBL-CIPK 组合功能各异为其转导各类繁杂的特异 Ca^{2+} 信号进行生理响应提供了又一分子基础,利用正向和反向遗传学的方法对不同的 CBL-CIPK 组合功能进行了研究,表明不同的 CBL-CIPK 组合通过改变下游蛋白活性,调节下游基因表达来调节植物部分生长发育过程,响应一系列不同的外界刺激,如盐、冷、旱、ABA 等^[48,50]。目前对 CBL-CIPK 组合功能的综述较多^[51-52],所以在此主要对目前功能研究最为清楚的两个组合进行说明:拟南芥中的 AtCBL4/AtCBL10-AtCIPK24 及 AtCBL1/AtCBL9-AtCIPK23。

AtCBL4/AtCBL10-AtCIPK24 主要在盐胁迫下发挥功能(图 1)。植物在高盐胁迫下会产生盐毒害,在细胞水平上去除盐毒害主要通过两条途径:一是通过细胞膜将有毒离子排除体外;二是将有毒离子储藏在细胞器尤其是液泡中^[53]。 Ca^{2+} 信号在体内传递盐信号,根中表现为 CBL4 结合 Ca^{2+} 信号后,结合并激活 CIPK24 形成 AtCBL4-AtCIPK24 组合,并将其牵引到细胞质膜上,被激活

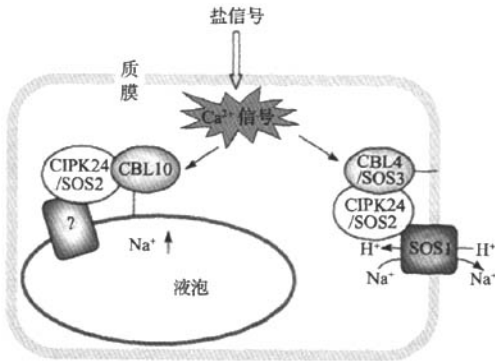


图1 AtCBL4/AtCBL10-AtCIPK24 组合的假定功能模型^[10,27]

Fig.1 Hypothetical model of AtCBL4/AtCBL10-AtCIPK24 function

的 CIPK24 又激活膜上的 Na^+/H^+ 转运体 (Na^+/H^+ antiporter) SOS1, 将植物体内多余的 Na^+ 泵出体外, 以减少 Na^+ 对植物的毒害^[28,54]。而地上部分的茎叶中则表现为 CBL10 结合 Ca^{2+} 信号后, 结合并激活 CIPK24 形成 AtCBL10-AtCIPK24 组合, 并将其牵引到液泡膜上, 然后激活目前未明确的蛋白, 将 Na^+ 转到液泡中以调节细胞内 Na^+ 的平衡, 减少 Na^+ 对植物的毒害^[27]。说明根和地上部分利用不同的 CBL-CIPK 组合通过各自特有的途径减少盐对植物的毒害, 根中是直接将盐排回土壤, 而地上部则直接将 Na^+ 储存到液泡中。

AtCBL1/AtCBL9-AtCIPK23 主要在低钾胁迫下发挥功能(图2)。钾作为植物生长的主要营养元

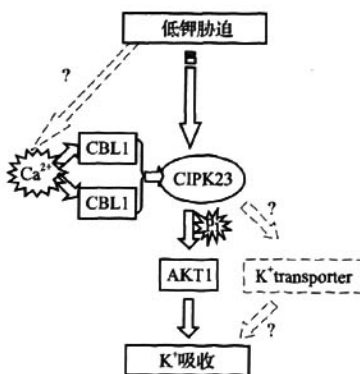


图2 AtCBL1/AtCBL9-AtCIPK23 组合调节 K^+ 吸收的示意模型^[47]

Fig.2 Schematic model for the AtCBL1/AtCBL9-AtCIPK23 pathways regulating K^+ uptake

实线箭头表示确定的作用模式, 而虚线箭头表示假想的作用模式; “Pi”表示磷酸化过程 Arrows in solid lines indicate positive regulation, while arrows in broken lines denote hypothetical regulation. “Pi” means the phosphorylation process

素, 土壤中钾成分随着耕作和水土侵蚀而减少, 植物生活在潜在的低钾条件下, 因此, 植物能在低钾条件下正常生长则变的尤为重要。研究表明在低钾条件下, AtCBL1/AtCBL9 结合并激活 AtCIPK23 形成 AtCBL1/AtCBL9-AtCIPK23 组合, 被牵引到细胞质膜上的 AtCIPK23 激活 K^+ 转运体 (K^+ transporter) AKT1, 进而促进植物对 K^+ 的吸收。目前低钾信号是否是通过 Ca^{2+} 信号传递给 AtCBL1/AtCBL9 的途径不确定, 而且 CIPK23 也有可能通过其他未知的 K^+ 转运体来促进 K^+ 的吸收^[47,55]。

4 展望

Ca^{2+} 作为真核生物普遍存在的第二信使, 复杂并存的外界环境条件下必然产生复杂并存的 Ca^{2+} 信号, 这就要求生物能区分并特异的转导这些 Ca^{2+} 信号。CBL-CIPK 作为植物中特异的 Ca^{2+} 信号转导系统拥有足够的分子机制满足特异转导 Ca^{2+} 信号的需求, 但这些分子机制尚待进一步的实验来分析证明。目前对于拟南芥中 CBL-CIPK 在转导特异 Ca^{2+} 信号应答外界刺激的功能上已经取得了一定的进展, 有些途径研究的也是比较清楚^[28,47,54], 但是有些已经研究了功能的 CBL 或 CIPK, 还没有弄清与其互作的 CIPK 或 CBL 的功能或二者组合的信号转导途径^[56]; 此外有些 CBL 或 CIPK 还没有进行任何功能研究。因此, 应继续对余下未知功能的 CBL 和 CIPK 进行分析, 并且尽可能地找到 CBL/CIPK 组合, 研究其信号转导途径, 旨在最后得到一个模式植物拟南芥中转导特异 Ca^{2+} 信号的一个完整的包含不同发育时期、不同组织、不同胁迫应答的 CBL-CIPK 网络。虽然目前已经在水稻、玉米等作物中展开了 CBL 和 CIPK 的研究, 但除水稻外其他作物中的研究报道还是相对较少, 作为钙信号的重要转导通路, 今后的工作应参考拟南芥和水稻中得到的结果深入研究 CBL-CIPK 网络, 探讨并逐步完善作物转导特异 Ca^{2+} 信号的分子机理, 为作物抗逆性的研究提供基础理论。

参考文献

- [1] Fujita M, Fujita Y, Noutoshi Y, et al. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses; a current view from the points of convergence in the stress signaling networks[J]. Curr Opin Plant Biol, 2006, 9: 436-442
- [2] 尚忠林, 毛国红, 孙大业. 植物细胞内钙信号的特异性[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(2): 93-100
- [3] Gomperts B D, Tatham P E R, Kramer I M. Signal Transduction [M]. Academic Press, San Diego, 2002: 424
- [4] Ehrhardt D W, Wais R, Long S R. Calcium spiking in plant root hairs responding to *Rhizobium* nodulation signals[J]. Cell, 1996,

- 85:673-681
- [5] Kiegle E, Moore C A, Haseloff J, et al. Cell-type-specific calcium responses to drought, salt and cold in the *Arabidopsis* root [J]. *Plant J*, 2000, 23: 267-278
 - [6] 李玉菊, 李小方. 植物中解密 Ca^{2+} 信号转导特异性的机制 [J]. *细胞生物学杂志*, 2005, 27(4): 414-416
 - [7] Liu J, Zhu J K. A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance [J]. *Science*, 1998, 280: 1943-1945
 - [8] Kudla J, Xu Q, Harter K, et al. Genes for calcineurin B-like proteins in *Arabidopsis* are differentially regulated by stress signals [J]. *PNAS*, 1999, 96: 4718-4723
 - [9] Batistic O, Kudla J. Integration and channeling of calcium signaling through the CBL calcium sensor/CIPK protein kinase network [J]. *Planta*, 2004, 219: 915-924
 - [10] Luan S. The CBL CIPK network in plant calcium signaling [J]. *Trends Plant Sci*, 2009, 14: 37-42
 - [11] Kolukisaoglu U, Weinel S, Blazevic D, et al. Calcium sensors and their interacting protein kinases: genomics of the *Arabidopsis* and rice CBL-CIPK signaling networks [J]. *Plant Physiol*, 2004, 134: 43-58
 - [12] Lewit-Bentley A, Rety S. EF-hand calcium-binding proteins [J]. *Curr Opin Struct Biol*, 2000, 10: 637-643
 - [13] Gong D, Guo Y, Schumaker K S, et al. The SOS3 family of calcium sensors and SOS2 family of protein kinases in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2004, 134: 919-926
 - [14] 王茅雁. 玉米类钙调磷酸酶 B 蛋白 ZmCBL1 与 ZmCBL4 基因的克隆与功能分析 [D]. 北京: 中国农业大学, 2007
 - [15] Mahajan S, Sopory S K, Tuteja N. Cloning and characterization of CBL-CIPK signaling components from a legume (*Pisum sativum*) [J]. *FEBS J*, 2006, 273: 907-925
 - [16] Wang M Y, Gu D, Liu T S, et al. Overexpression of a putative maize calcineurin B-like protein in *Arabidopsis* confers salt tolerance [J]. *Plant Mol Biol*, 2007, 65: 733-746
 - [17] Gao P, Zhao P M, Wang J, et al. Co-expression and preferential interaction between two calcineurin B-like proteins and a CBL-interacting protein kinase from cotton [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2008, 46: 935-940
 - [18] Shi J, Kim K N, Ritz O, et al. Novel protein kinases associated with calcineurin B-like calcium sensors in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1999, 11: 2393-2406
 - [19] Halfter U, Ishitani M, Zhu J K. The *Arabidopsis* SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3 [J]. *PNAS*, 2000, 97: 3735-3740
 - [20] Halford N G, Bouly J P, Thomas M. SNF1-related protein kinases (SnRKs): regulators at the heart of the control of carbon metabolism and partitioning [J]. *Adv Bot Res*, 2000, 32: 405-434
 - [21] Hrabak E M, Chan C W, Gribskov M, et al. The *Arabidopsis* CD-PK-SnRK superfamily of protein kinases [J]. *Plant Physiol*, 2003, 132: 666-680
 - [22] Guo Y, Halfter U, Ishitani M, et al. Molecular characterization of functional domains in the protein kinase SOS2 that is required for plant salt tolerance [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 1383-1400
 - [23] Kim K N, Lee J S, Han H, et al. Isolation and characterization of a novel rice Ca^{2+} -regulated protein kinase gene involved in responses to diverse signals including cold, light, cytokinins, sugars and salts [J]. *Plant Mol Biol*, 2003, 52: 1191-1202
 - [24] Gong D, Guo Y, Jagendorf A T, et al. Biochemical characterization of the *Arabidopsis* protein kinase SOS2 that functions in salt tolerance [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130: 256-264
 - [25] Verslues P E, Batelli G, Grillo S, et al. Interaction of SOS2 with nucleoside diphosphate kinase 2 and catalases reveals a point of connection between salt stress and H_2O_2 signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Cell Biol*, 2007, 27(22): 7771-7780
 - [26] Ohta M, Guo Y, Halfter U, et al. A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the protein phosphatase 2C ABI2 [J]. *PNAS*, 2003, 100: 11771-11776
 - [27] Kim B G, Waadt R, Cheong Y H, et al. The calcium sensor CBL10 mediates salt tolerance by regulating ion homeostasis in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2007, 52: 473-484
 - [28] Quan R D, Lin H X, Mendoza I, et al. SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect *Arabidopsis* shoots from salt stress [J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 1415-1431
 - [29] Zhao J F, Sun Z F, Zheng J, et al. Cloning and characterization of a novel CBL-interacting protein kinase from maize [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 69: 661-674
 - [30] Gao P, Zhao P M, Wang J, et al. Identification of genes preferentially expressed in cotton fibers; a possible role of calcium signaling in cotton fiber elongation [J]. *Plant Sci*, 2007, 173: 61-69
 - [31] Burgoyne R D, Weiss J L. The neuronal calcium sensor family of Ca^{2+} -binding proteins [J]. *Biochem J*, 2001, 353: 1-12
 - [32] Haeseleer F, Imanishi Y, Sokal I, et al. Calcium-binding proteins: intracellular sensors from the calmodulin superfamily [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2002, 290: 615-623
 - [33] Nagae M, Nozawa A, Koizumi N, et al. The crystal structure of the novel calcium-binding protein AtCBL2 from *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Biol Chem*, 2003, 278: 42240-42246
 - [34] Ishitani M, Liu J, Halfter U, et al. SOS3 function in plant salt tolerance requires N-myristoylation and calcium binding [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 1667-1678
 - [35] Kim K N, Cheong Y H, Gupta R, et al. Interaction specificity of *Arabidopsis* calcineurin B-like calcium sensors and their target kinases [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124: 1844-1853
 - [36] Sánchez-Barrena M J, Fujii H, Angulo I, et al. The structure of the C-terminal domain of the protein kinase AtSOS2 bound to the calcium sensor AtSOS3 [J]. *Mol Cell*, 2007, 26: 427-435
 - [37] Jeong H J, Jwa N S, Kim K N. Identification and characterization of protein kinases that interact with the CBL3 calcium sensor in *Arabidopsis* [J]. *Plant Sci*, 2005, 169: 1125-1135
 - [38] Akaboshi M, Hashimoto H, Ishida H, et al. The crystal structure of plant-specific calcium-binding protein AtCBL2 in complex with the regulatory domain of AtCIPK14 [J]. *J Mol Biol*, 2008, 377: 246-257
 - [39] Piao H L, Lim J H, Kim S J, et al. Constitutive over-expression of AtGSK1 induces NaCl stress responses in the absence of NaCl stress and results in enhanced NaCl tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2001, 27: 305-314
 - [40] Nozawa A, Koizumi N, Sano H. An *Arabidopsis* SNF1-related protein kinase, AtSR1, interacts with a calcium-binding protein, AtCBL2, of which transcripts respond to light [J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 976-981
 - [41] Gong D, Gong Z, Guo Y, et al. Biochemical and functional characterization of PKS11, a novel *Arabidopsis* protein kinase [J]. *J Biol Chem*, 2002, 277: 28340-28350
 - [42] Gong D, Gong Z, Guo Y, et al. Expression, activation, and biochemical properties of a novel *Arabidopsis* protein kinase [J]. *Plant Physiol*, 2002, 129: 225-234
 - [43] Gong D, Zhang C, Chen X, et al. Constitutive activation and transgenic evaluation of the function of an *Arabidopsis* PKS protein kinase [J]. *J Biol Chem*, 2002, 277: 42088-42096
 - [44] Vranov E, Atchartpongkul S, Villarroel R, et al. Comprehensive analysis of gene expression in *Nicotiana tabacum* leaves acclimated to oxidative stress [J]. *PNAS*, 2002, 99: 10870-10875
 - [45] Liu J, Blaylock L A, Endre G, et al. Transcript profiling coupled with spatial expression analyses reveals genes involved in distinct developmental stages of an arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 2106-2123
 - [46] Resh M D. Fatty acylation of proteins: new insights into membrane targeting of myristoylated and palmitoylated proteins [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1999, 1451: 1-16

(下转第 473 页)

对称系数也在下坝居群的不对称系数范围之内。本研究中的岷江百合与李懋学等^[28]的研究不同,即无 B 染色体。B 染色体的情况比较复杂,它的数目在不同物种和同一个体内不同细胞之间以及减数分裂和有丝分裂各时期都有所不同^[29];同一种内不同株间也有所不同。山丹核型 $2n = 2x = 24 = 2m(2SAT) + 6sm(4SAT) + 4st(4SAT) + 12t$ 与范小峰等^[30]、岳玲等^[11]报道的细叶百合同为 3A 型,但是核型公式差别较大,范小峰等^[30]报道的核型公式为 $2n = 24 = 4m + 10st + 10t$,无随体出现,无近中部染色体;而岳玲等^[11]报道的核型公式为 $2n = 2x = 6sm(2SAT) + 12st + 6t$,有 1 对染色体有随体,且有 6 条染色体都是近中部染色体。如果排除试验误差因素的干扰,可能是因为山丹产地的不同,为了适应不同的环境条件,植物染色体及其外部形态发生了一定程度的变异。


参考文献

- [1] 张云,原雅玲,刘青林.百合品种改良与生物技术研究进展[J].北京林业大学学报,2001,23(6):56-59
- [2] 洪波.百合花卉的研究综述[J].东北林业大学学报,2000,289(2):68-70
- [3] 王永强,智慧,李伟,等.狗尾草属野生近缘种的染色体鉴定[J].植物遗传资源学报,2007,8(2):159-164
- [4] 刘坤,王省芬,迟吉娜,等.美蓉葵有丝分裂核型分析及减数分裂[J].植物遗传资源学报,2009,10(2):286-289
- [5] 詹闻风,党选民,曹振木,等.两个茄子品种的核型分析[J].植物遗传资源学报,2009,10(2):283-285
- [6] Hubert B, Drysdale W, William T S. Lilies of the World[M]. London: Country Life Limited, 1950: 17-19
- [7] 图力古尔,刘立波.吉林省产 5 种百合的核型研究[J].武汉植物学研究,1996,14(1):6-12
- [8] 唐翠.毛百合的核型分析[J].哈尔滨师范大学自然科学学报,2008,24(3):85-88
- [9] 杨利平,刘雪梅,张敦芳.卷丹的细胞学研究[J].植物研究,1997,17(1):85-87
- [10] 李卫民,孟宪纤,高英,等.中药百合的核型分析[J].中国中药杂志,1991,16(5):268-270
- [11] 岳玲,雷家军,王欣.辽宁的四种野生百合(*Lilum* spp.)的核型研究[J].辽宁农业科学,2006(4):5-8
- [12] 邵建章,张定成,杨连珍,等.安徽百合属细胞学研究[J].安徽师范大学学报(自然科学版),1994,17(2):39-43
- [13] 毛钧,张明宇,虞泓.泸定百合普洱居群遗传与变异研究[J].云南大学学报(自然科学版),2003,25(增刊):91-96
- [14] 吴祝华,徐进,宋春雷,等.宜昌百合、泸定百合核型分析[J].林业科技开发,2007,21(3):26-31
- [15] 李标,虞泓,唐坤.紫斑百合居群核型变异式样[J].重庆邮电大学学报(自然科学版),2004,16(1):98-102
- [16] 张绍斌,许介眉,虞泓.云南淡黄花百合 10 居群核型研究[J].云南植物研究,2004,26(4):413-420
- [17] 李国泰.轮叶百合染色体核型分析[J].通化师范学院学报,2004,25(2):74-75
- [18] 杨利平,丁冰,刘香环,等.东北百合属植物的细胞遗传多样性[J].东北林业大学学报,1996,24(5):19-23
- [19] 王欣,雷家军,李明旭.溧丹百合不同居群核型研究[J].中国农学通报,2006,22(10):281-284
- [20] 王红霞,杨保胜.岷江百合居群核型变异研究[J].河南职业技术师范学院学报,2003,3(1):40-43
- [21] 赵祥,张羽.三种百合科植物的染色体组型分析[J].汉中师范学院学报(自然科学版),1996,1:55-59
- [22] 李懋学,张赞平.作物染色体及其研究技术[M].北京:中国农业出版社,1996:1-37
- [23] Levan A, Fredga K, Sandberg A A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes[J]. Hereditas, 1964, 52: 201-220
- [24] Stebbins G L. Chromosomal evolution in higher plants[M]. London: Edward Arnold Ltd, 1971: 72-123
- [25] Arano H. The Karyotypes and the speciations insubfamily Carduoideae of Japan[J]. Jap Journ Bot, 1965, 19(3): 31-67
- [26] 洪德元.植物细胞分类学[M].北京:科学出版社,1990: 91-96
- [27] 谢晓阳,武全安.三倍体川百合的核型与酯酶同工酶鉴定[J].云南植物研究,1993,15(1):57-60
- [28] 李懋学,龙雅宜,龚维忠.岷江百合 B 染色体的初步观察[J].植物学报,1984,26(2):151-155
- [29] 姜立春,彭正松. B 染色体的研究进展[J].吉林师范大学学报(自然科学版),2005(3):51-54
- [30] 范小峰,郭小强,李师翁.子午岭产 4 种百合科植物的核型多样性研究[J].西北植物学报,2000,20(5):882-888

(上接第 468 页)

- [47] Xu J, Li H D, Chen L Q, et al. A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K^+ transporter AKT1 in *Arabidopsis* [J]. Cell, 2006, 125: 1347-1360
- [48] Hwang Y S, Bethke P C, Cheong Y H, et al. A gibberellin-regulated calcineurin B in rice localizes to the tonoplast and is implicated in vacuole function[J]. Plant Physiol, 2005, 138: 1347-1358
- [49] Quintero F J, Ohta M, Shi H, et al. Reconstitution in yeast of the *Arabidopsis* SOS signaling pathway for Na^+ homeostasis[J]. PNAS, 2002, 99: 9061-9066
- [50] Cheong Y H, Kim K N, Pandey G K, et al. CBL1, a calcium sensor that differentially regulates salt, drought, and cold responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2003, 15: 1833-1845
- [51] 邵付菊,王伟,刘全军,等. CBL/CIPK 信号系统在植物细胞中的研究进展[J].安徽农业科学,2008,36(32):13957-13958,14035
- [52] 张俊文,魏建华,王宏芝,等. CBL-CIPK 信号系统在植物应答逆境胁迫中的作用与机制[J].自然科学进展,2008,18(8): 847-856
- [53] Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 2000, 51: 463-499
- [54] Shi H, Quintero F J, Pardo J M, et al. The putative plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 controls long-distance Na^+ transport in plants[J]. Plant Cell, 2002, 14: 465-477
- [55] Cheong Y H, Pandey G K, Grant J J, et al. Two calcineurin B-like calcium sensors, interacting with protein kinase CIPK23, regulate leaf transpiration and root[J]. Plant J, 2007, 52: 223-239
- [56] Tripathi V, Parasuraman B, Laxmi A, et al. CIPK6, a CBL-interacting protein kinase is required for development and salt tolerance in plant[J]. Plant J, 2009, 58: 778-790

植物中CBL-CIPK途径转导特异Ca²⁺信号的分子机制

作者: 张成伟, 王天宇, 黎裕, ZHANG Cheng-wei, WANG Tian-yu, LI Yu
作者单位: 中国农业科学院作物科学研究所, 北京, 100081
刊名: 植物遗传资源学报 
英文刊名: JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES
年, 卷(期): 2010, 11(4)

参考文献(56条)

1. Kudla J;Xu Q;Harter K Genes for calcineurin B-like proteins in Arabidopsis are differentially regulated by stress signals 1999
2. Liu J;Zhu J K A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance 1998
3. 李玉菊;李小方 植物中解密Ca²⁺信号转导特异性的机制[期刊论文]-细胞生物学杂志 2005(04)
4. Vranov E;Atichartpongkul S;Villarroel R Comprehensive analysis of gene expression in Nicotiana tabacum leaves acclimated to oxidative stress[外文期刊] 2002(16)
5. Gong D;Zhang C;Chen X Constitutive activation and transgenic evaluation of the function of an Arabidopsis PKS protein kinase[外文期刊] 2002(44)
6. Gong D;Gong Z;Guo Y Expression, activation, and biochemical properties of a novel Arabidopsis protein kinase[外文期刊] 2002
7. Burgoyne R D;Weiss J L The neuronal calcium sensor family of Ca²⁺-binding proteins[外文期刊] 2001
8. Gan P;Zhao P M;Wang J Identification of genes preferentially expressed in cotton fibers:a possible role of calcium signaling in cotton fiber elongation 2007
9. Ehrhardt D W;Wais R;Long S R Calcium spiking in plant root hairs responding to Rhizobium nodulation signals[外文期刊] 1996
10. Hrabak E M;Chan C W;Gribskov M The Arabidopsis CDPK-SnRK superfamily of protein kinases[外文期刊] 2003(2)
11. Halford N G;Bouly J P;Thomns M SNF1-related protein kinases(SnRKs):regulator at the heart of the control of carbon metabolism and partitioning[外文期刊] 2000
12. Halfter U;Ishitani M;Zhu J K The Arabidopsis SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calciumbinding protein SOS3[外文期刊] 2000
13. Tripathi V;Parasuraman B;Laxmi A CIPK6, a CBL-interacting protein kinase is required for development and salt tolerance in plant 2009
14. Cheong Y H;Pandey G K;Grant J J Two calcineurin B-like calcium sensors, interacting with protein kinase CIPK23, regulate leaf transpiration and root[外文期刊] 2007(2)
15. Shi H;Quintero F J;Pardo J M The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long-distance Na⁺ transport in plants[外文期刊] 2002(2)
16. Hasegawa P M;Bressan R A;Zhu J K Plant cellular and molecular responses to high salinity[外文期刊] 2000
17. Batistic O;Kudla J Integration and channeling of calcium signaling through the CBL calcium sensor/CIPK protein kinase network 2004
18. Fujita M;Fujita Y;Noutoshi Y Crosstalk between abiotic and biotic stress responses:a current view

[from the points of convergence in the stress signaling networks](#) 2006

19. [Kiegle E;Moore C A;Haseloff J Cell-type-specific calcium responses to drought,salt and cold in the Arabidopsis root](#) 2000
20. [张俊文;魏建华;王宏芝 CBL-CIPK信号系统在植物应答逆境胁迫中的作用与机制](#)[期刊论文]-[自然科学进展](#) 2008(08)
21. [邵付菊;王伟;刘全军 CBL/CIPK信号系统在植物细胞中的研究进展](#)[期刊论文]-[安徽农业科学](#) 2008(32)
22. [Cheong Y H;Kim K N;Pandey G K CBL1,a calcium sensor that differentially regulates salt,drought,and cold responses in Arabidopsis](#) 2003
23. [Quintero F J;Ohta M;Shi H Reconstitution in yeast of the Arabidopsis SOS signaling pathway for Na⁺ homeostasis](#)[外文期刊] 2002(13)
24. [Hwang Y S;Bethke P C;Cheong Y H A gibberellin-regulated calcineurin B in rice localizes to the tonoplast and is implicated in vacuole function](#)[外文期刊] 2005(3)
25. [Xu J;Li H D;Chen L Q A protein kinase,interacting with two calcineurin B-like proteins,regulates K⁺ transporter AKT1 in Arabidopsis](#) 2006
26. [Resh M D Fatty acylation of proteins:new insights into membrane targeting of myristoylated and palmitoylated proteins](#) 1999
27. [Liu J;Blaylock L A;Endre G Transcript profiling coupled with spatial expression analyses reveals genes involved in distinct developmental stages of an arbuscular mycorrhizal symbiosis](#)[外文期刊] 2003(9)
28. [Gong D;Gong Z;Gan Y Biochemical and functional characterization of PKS11,a novel Arabidopsis protein kinase](#) 2002
29. [Nozawa A;Koizumi N;Sano H An Arabidopsis SNF1-related protein kinase,AtSR1,interacts with a calcium-binding protein,AtCBL2,of which transcripts respond to light](#) 2001
30. [Piao H L;Lim J H;Kim S J Constitutive over-expression of AtGSK1 induces NaCl stress responses in the absence of NaCl stress and results in enhanced NaCl tolerance in Arabidopsis](#)[外文期刊] 2001(4)
31. [Akaboshi M;Hashimoto H;Ishida H The crystal structure of plant-specific calcium-binding protein AtCBL2 in complex with the regulatory domain of AtCIPK14](#)[外文期刊] 2008(1)
32. [Jeong H J;Jwa N S;Kim K N Identification and characterization of protein kinases that interact with the CBL3 calcium sensor in Arabidopsis](#) 2005
33. [Sánchez-Barrena M J;Fujii H;Angulo I The structure of the C-terminal domain of the protein kinase AtSOS2 bound to the calcium sensor AtSOS3](#) 2007
34. [Kim K N;Cheong Y H;Gupta R Interaction specificity of Arabidopsis calcineurin B-like calcium sensors and their target kinases](#) 2000
35. [Ishitani M;Liu J;Halfter U SOS3 function in plant salt tolerance requires N-myristoylation and calcium binding](#)[外文期刊] 2000
36. [Nagae M;Nozawa A;Koizumi N The crystal structure of the novel calcium-binding protein AtCBL2 from Arabidopsis thaliana](#)[外文期刊] 2003(43)
37. [Hacseleer F;Imanishi Y;Sokal I Calcium-binding proteins:intracellular sensors from the calmodulin](#)

[superfamily](#) 2002

38. [Gomperts B D;Tatham P E R;Kramer I M](#) [Signal Transduction](#) 2002

39. [尚忠林;毛国红;孙大业](#) [植物细胞内钙信号的特异性](#)[期刊论文]-[植物生理学通讯](#) 2003(02)

40. [Zhao J F;Sun Z F;Zheng J](#) [Cloning and characterization of a novel CBL-interacting protein kinase from maize](#) 2009

41. [Quan R D;Lin H X;Mendoza I](#) [SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect Arabidopsis shoots from salt stress](#)[外文期刊] 2007(4)

42. [Kim B G;Waadt R;Cheong Y H](#) [The calcium sensor CBL10 mediates salt tolerance by regulating ion homeostasis in Arabidopsis](#)[外文期刊] 2007(3)

43. [Ohta M;Guo Y;Halfter U](#) [A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the pretein phosphatase 2C ABI2](#) 2003

44. [Verslues P E;Batelli G;Grille S](#) [Interaction of SOS2 with nucleoside diphosphate kinase 2 and catalases reveals a point of connection between salt stress and H2O2 signaling in Arabidopsis thailana](#) 2007(22)

45. [Gong D;Gee Y;Jagendorf A T](#) [Biochemical characterization of the Arabidopsis protein kinase SOS2 that functions in salt tolerance](#)[外文期刊] 2002

46. [Kim K N;Lee J S;Han H](#) [Isolation and characterization of a novel rice Ca²⁺ -regulated protein kinase gene involved in responses to diverse signals including cold, light, cytokinins, sugars and salts](#) 2003

47. [Guo Y;Halfter U;Ishitani M](#) [Molecular characterization of functional domains in the protein kinase SOS2 that is required for plant salt tolerance](#) 2001

48. [Shi J;Kim K N;Ritz O](#) [Novel protein kinases associated with calcineurin B-like calcium sensom in Arabidopsis](#)[外文期刊] 1999

49. [Gao P;Zhao P M;Wang J](#) [Co-expressian and preferential interaction between two calcineurin B-like proteins and a CBL-interacting protein kinase from cotton](#) 2008

50. [Wang M Y;Gu D;Lin T S](#) [Overexpression of a putative maize calcineurin B-like protein in Arabidopsis confers salt tolerance](#)[外文期刊] 2007(6)

51. [Mabajan S;Sopory S K;Tuteja N](#) [Cloning and characterization of CBL-CIPK signaling components from a legume \(Pisum sativum\)](#) 2006

52. [王茅雁](#) [玉米类钙调磷酸酶B蛋白ZmCBL1与ZmCBL4基因的克隆与功能分析](#) 2007

53. [Gong D;Guo Y;Schumaker K S](#) [The SOS3 family of calcium sensors and SOS2 family of protein kinasns in Arabidopsis](#)[外文期刊] 2004

54. [Lewit-Bentley A;Rety S](#) [EF-hand calcium-binding proteins](#)[外文期刊] 2000(6)

55. [Kolukisaoglu U;Weinl S;Blazevic D](#) [Calcium sensom and their interacting protein kinases:genomics of the Arabidopsis and rice CBL-CIPK signaling networks](#) 2004

56. [Luan S](#) [The CBL CIPK network in plant calcium signaling](#)[外文期刊] 2009(1)

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201004014.aspx