

·专题介绍·

非生物逆境胁迫下植物钙信号转导的分子机制

张和臣, 尹伟伦*, 夏新莉*

北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083

摘要 Ca^{2+} 作为植物细胞中最重要的第二信使, 参与植物对许多逆境信号的转导。在非生物逆境条件下, 植物细胞质内的钙离子在时间、空间及浓度上会出现特异性变化, 即诱发生成钙信号。钙信号再通过其下游的钙结合蛋白进行感受和转导, 进而在细胞内引起一系列的生物化学反应以适应或抵制各种逆境胁迫。目前在植物细胞中发现 Ca^{2+} /CDPK、 Ca^{2+} /CaM和 Ca^{2+} /CBL 3类钙信号系统, 研究表明它们与非生物逆境胁迫信号转导密切相关。本文通过从植物在非生物逆境条件下钙信号的感受、转导到产生适应性和抗性等方面, 介绍钙信号转导分子机制的一些研究进展。

关键词 非生物胁迫, 钙信号, 分子机制, 信号转导

张和臣, 尹伟伦, 夏新莉 (2007). 非生物逆境胁迫下植物钙信号转导的分子机制. 植物学通报 24, 114 - 122.

低温、干旱和盐害等一些非生物胁迫严重影响植物的生长和发育(Xiong et al., 2002)。植物为适应各种外界环境刺激, 以最大限度的减少逆境对自身的伤害, 在长期的进化过程中, 从对逆境信号的感知、胞间转导和传递到最终表达各种逆境基因, 产生适应性, 形成了一系列复杂的逆境信号传递的分子机制。其中, 钙离子作为胞内的第二信使, 在植物对各种逆境信号的转导中起着重要作用(Gilroy and Trewavas, 2001)。

植物在很多非生物胁迫下, 其细胞质中的钙离子浓度会出现特异性的变化。一般认为, 细胞质中的这种钙离子浓度的特异性变化是它作为细胞次级信使来区分不同原始信号的一种反应, 并通过与它的作用介质——钙结合蛋白相互作用而将信号继续向下游传递, 进而在细胞内引起一系列的生物化学反应以适应或抵制各种胁迫。

由于干旱和盐碱等自然灾害是未来农林业面临的重大难题, 因此, 通过研究逆境胁迫下钙信号的转导机制, 进而了解植物的抗逆分子机制, 对我们以后进一步通过分子育种手段来提高植物的抗逆特性具有重要的意义。

1 植物对逆境信号的感受及钙信使的产生

植物对干旱、低温及盐害等逆境条件感受能够引发细胞内多条信号转导途径。而细胞外部的这些逆境信号需要细胞感受并跨越细胞膜才能把信息输进细胞, 从而诱导相应基因的表达, 产生各种生物反应。虽然到目前为止还没有发现在植物细胞膜上存在能够感受干旱、低温以及盐害等逆境的受体, 但是这些逆境条件会引起细胞膜渗透压的增加(Boudsocq and Lauricre, 2005), 会引起细胞质壁之间的机械胁迫以及影响膜的流动性等。植物体通过膜的这些变化将外界的这些环境刺激间接由膜上的受体发生感应, 受体接到信号后, 再通过膜上一系列磷酸化反应(主要是G蛋白、磷脂酶介导)激活膜上的钙离子通道, 引起钙离子从钙库释放到细胞质, 从而导致细胞质内钙离子浓度增加(Chinnusamy et al., 2004), 即诱发植物细胞产生了钙信号, 并完成了由膜外到膜内的信号传递过程。但不同的逆境胁迫引发的钙信号, 在变化幅度、时间及空间分布上有所不同, 即产生了不同特征的所谓“钙信号”(Ca²⁺ signature)。如

收稿日期: 2006-04-04; 接受日期: 2006-08-04

基金项目: 国家自然科学基金(No.30571472, 30271096, 30371143, 30460015)和国家“十一五”科技支撑计划课题(No. 2006BAD03A01)

* 通讯作者。E-mail: yinwl@bjfu.edu.cn; xiaxl@bjfu.edu.cn

低温会导致拟南芥细胞质内的钙离子浓度增加幅度较大,而时间只有几秒到几十秒(Knight et al., 1996)。盐胁迫所引起小麦细胞内的钙离子浓度增加幅度较小,但持续时间较长,达几分钟到十几分钟(Bush, 1996);而番茄在低氧胁迫下所引起的“钙信号”会持续几个小时(Price et al., 1994)。逆境胁迫引起细胞质内钙离子浓度的升高主要有两个来源,一是细胞壁,另一个是细胞内钙库,即液泡和内质网。

植物细胞感受刺激后,钙离子通过钙离子转运体(calcium transporters)来调节细胞内钙离子浓度,以产生相应的“钙信号”。在膜上主要有三类钙离子转运体,主要包括:钙通道(calcium channel)、钙离子转运载体(calcium carrier)和钙泵(calcium pump)。细胞膜上的钙通道按电压依赖性可分为去极化钙离子通道(depolarization-activated cation channel, DACC),超极化钙离子通道(hyperpolarization-activated cation channel, HACC)和非电压依赖性通道(voltage-independent cation channel, VACC)3种类型;另外两类钙离子转运体主要包括 H^+/Ca^{2+} 酶(钙离子转运载体)和 Ca^{2+} -ATP酶(钙泵),它们是细胞内钙离子的反转运系统,主要调节细胞质内钙离子的外流,维持胞内钙离子的稳态平衡。在植物细胞膜上广泛分布各种钙离子转运体,而且其调控机制不同,它们的存在使植物对各种逆境胁迫信号的转导变得非常灵活(White and Broadley, 2003)。已经证实,去极化钙离子通道在低温逆境条件下可以启动打开,引起胞内钙离子浓度的上升,从而导致与低温相关的特异“钙信号”产生;而超极化钙离子通道则在干旱逆境条件下诱导的气孔关闭过程中起着重要作用(Mazars et al., 1997; Blatt, 2000)。另外,在很多逆境胁迫条件下, IP_3 和cADTR也能够启动钙库释放钙离子,引起胞内钙离子浓度的迅速升高(Takahashi et al., 2001)。在各种逆境条件下植物细胞首先通过钙离子的内流产生钙信号,在完成传递信号功能后,钙离子再通过 H^+/Ca^{2+} 酶和 Ca^{2+} -ATP酶等反转运系统把细胞质内的钙离子重新运到钙库,即通过钙离子的外流通道来终结相应的逆境信号。

2 钙信号的转导及各种钙信号系统在植物对逆境应答反应中的作用

在细胞中与钙离子结合的信号元件主要包括响应元件(sensor responders)和传感元件(sensor relays)两类蛋白(Sanders et al., 2002)。前者与钙离子结合后能够直接产生信号效果,所以既是钙信号的感应器又是钙信号的效应器,主要是一些钙依赖蛋白激酶(calcium dependent protein kinase, CDPK)类蛋白(Harmon et al., 2001)。它们既含有类似于钙调蛋白的与钙离子结合的结构域,也含有蛋白激酶的结构域。后者与钙离子结合后还必须与目标蛋白相互作用才能产生信号效果,主要是一些蛋白磷酸酶类,目前已经鉴定出包括钙调素(CaM)、钙调磷酸酶B类似蛋白(calcineurin B-like, CBL)等多类钙结合蛋白家族。以上钙信号元件有一个共同特征就是都含有与钙离子结合的EF手型结构区域(Haeseleer et al., 2002)。EF手型结构由12个氨基酸残基组成,其中,在1、3、5、7、9和12位上的氨基酸非常保守,它们组成了该结构的基本框架,而且,为了保持该结构的稳定性,在第6位上的氨基酸——谷氨酸不能被其它氨基酸所取代(Luan et al., 2002)。它们各与一个钙离子结合,引起蛋白构象改变,从而激活该蛋白功能,并与下游蛋白相互作用共同组成多条信号系统,参与植物生长发育的调节及应对外界各种逆境信号的转导。

2.1 Ca^{2+} /CDPK信号系统与植物的抗逆性

CDPK家族有钙依赖蛋白激酶(CDPKs)家族、CDPK关联蛋白激酶(CRKs)家族、钙调素依赖蛋白激酶(CaMKs)家族、钙和钙调素依赖蛋白激酶家族(SnRKs)4种类型(White and Broadley, 2003)。该家族在结构上具有明显的特征,都具有典型的Ser/Thr蛋白激酶保守序列;虽然每个家族响应钙离子的机制不同,但与CaM类似,每个家族成员调控区内都含有与钙离子结合的EF手型结构。CDPK只有当与钙离子结合后才能表现出活性,进而通过磷酸化作用将信号向下游传递。不同的

CDPK在调控区有差异,这种差异通过与不同特征“钙信号”特异反应来介导不同的钙信号,从而将干旱、高盐及冷害等不同逆境、不同强度的环境刺激转化为不同的细胞内反应。此外,多数CDPK在N端含有与蛋白质定位(膜定位)相关的豆蔻酰化位点(MGXXXSK),说明CDPK所调节的底物多数位于细胞膜上。但是,Zhang等(2005b)发现水稻中的OsCDPK14蛋白并不含有该结构,而是作为细胞质中的信号因子来介导信号转导的,说明CDPK家族在调解信号转导中具有多样性和可选择性。近年来通过对拟南芥、水稻等植物研究表明CDPK家族有多个成员,其中拟南芥含有12个亚家族34个成员,水稻有27个成员(Harper et al., 2004),而且它们大多与逆境信号转导有关。已经证实,拟南芥*AtCDPK1*基因和*AtCDPK2*基因在干旱和盐诱导条件下,表达大量增强(Urao et al., 1994);另外,Sheen(1996)证实拟南芥*AtCPK10*和*AtCPK30*参与了对ABA和非生物胁迫的信号转导。Saijo等(2000)研究发现水稻*OsCDPK7*基因的超量表达能够诱导与干旱、冷害及盐害有关基因表达,表明*OsCDPK7*介导了钙信号对干旱、冷害和盐胁迫等逆境信号的转导。Zhang等(2005a)在烟草中克隆得到的*NtCPK4*基因在赤霉素和盐处理条件下其表达显著增加,说明*NtCPK4*基因在调节植物对外界环境胁迫中起着重要作用。

CDPK家族主要是通过一系列的磷酸化和去磷酸化作用来调节CDPK底物的活性完成钙信号的传递过程。目前在植物细胞内共发现几类CDPK的底物:一类是结瘤素,它是一类跨膜转运蛋白,可能在代谢物跨越豆科根瘤共生膜运输时起主要作用;二是质膜质子泵—— H^+ -ATPase;此外,与逆境胁迫有关的一些钾离子和氯离子内流通道、水孔蛋白、 Ca^{2+} -ATPase及逆境诱导型启动子HVA1等都可能是CDPK作用的底物(杨洪强和梁小娥, 2003)。Rodriguez Milla等(2006)通过酵母双杂交方法得到了拟南芥*AtCPK4*和*AtCPK11*蛋白的作用底物*AtDi19*, *AtDi19*是细胞内存在的一小类与胁迫有关的基因家族——*AtDi*编码的蛋白成员之一,它只特异的结合*AtCPK4*和*AtCPK11*蛋白,而与其它*AtCPK*蛋白成员结合很弱或者不结合。所以,CDPK家族主要是通

过调节底物并在下游形成多个支路将信号放大来调节信号传递。

2.2 Ca^{2+} /CaM信号系统与植物的抗逆性

CaM是植物细胞中最重要的一类钙信号传感元件,含有150个左右的氨基酸残基,并且不同钙调素之间结构非常保守。每个钙调素中都含有4个长度为12个氨基酸残基的EF手型结构,它们各与一个钙离子结合,引起钙调素构像发生变化从而激活钙调素行使信号转导功能。钙调素作为一类重要的信号传递信使主要是通过与CaM结合蛋白(CaMBP)结合来调节细胞内的一些生理生化反应。目前已经在植物中发现CaM有多个亚型,不同的CaM亚型可以结合不同的靶酶(CaMBP),也可以竞争结合相同的靶酶(刘宏涛等, 2001)。由于不同的CaM亚型对钙离子结合能力不同,所以它们在调解靶酶及由此参与的钙信号转导途径也存在差异。所以,植物中多个CaM亚型的存在进一步增强了钙信号介导的信号网络的多样性和复杂性(刘曼等, 2005)。Cong等(1997)研究发现热激能引起玉米细胞质内钙调素含量的升高,而且 Ca^{2+} /CaM信号系统及其目标蛋白还参与了许多热激基因的转录调节(Sun et al., 2000; Liu et al., 2003)。有证据表明低温、触摸伤害、水分胁迫及盐胁迫等也能引起细胞内CaM含量的升高;用*AtCaM3*超表达转基因拟南芥研究表明, *AtCaM3*可以抑制冷诱导基因*COR*的表达(Townley and Knight, 2000),说明多种非生物胁迫都与 Ca^{2+} /CaM信号系统有关。钙调素在植物细胞中分布非常广泛,已经发现在植物根、茎、叶等器官中都有CaM的存在,而且CaM不仅存在于细胞质中,孙大业和马力耕(2001)通过多种实验方法,在多种植物体中的细胞壁中也发现了CaM的存在,从而证实了细胞外CaM存在的普遍性并提出了胞外CaM的信号转导机制模型。后来研究发现胞外CaM参与了包括细胞增殖、花粉萌发等多种细胞生理活动,但对于胞外CaM是否介导植物的非生物逆境的信号转导还未有报道。此外,在植物中还存在一些钙调素类似蛋白(CaM-like proteins),它们含有1-6个EF手型结构,与钙调素同源性不高,在拟南芥中主要包括CaBP22、AtCP1、TCH2、TCH3

和 TCH4 等(Ling and Zielinski, 1993; Braam et al., 1997; Jang et al., 1998), 这类蛋白在调节植物对外界的环境刺激中同样起着重要作用; 研究发现在热激条件下能够诱导拟南芥中编码钙调素类似蛋白基因——TCH2、TCH3、TCH4 的表达, 而热激的同时钙离子的螯合剂 EGTA 却能够抑制它们的表达, 说明该类蛋白参与了拟南芥对热激逆境的调节; 而在水稻中发现的一些受 ABA 诱导的基因所编码的钙结合磷酸酶类——EFA27、ABI1、ABI2 等也属于钙调素类似蛋白(White and Broadley, 2003)。

CaM 有两类结合蛋白(CaMBP), 一类依赖于钙离子, 一类不依赖于钙离子。它们在植物体内广泛存在, 且广泛参与包括植物体发育、代谢以及植物对逆境的反应调节等多种生理作用(毛国红等, 2004)。Chung 等(2000)在研究小麦盐胁迫反应中发现了一个在 N 端含有编码 CaMBD 结构域的基因 SCA1, 而且该基因能够被钙调素激活。此外, 在拟南芥、玉米等植物中也发现了该类基因的存在(Geisler et al., 2000; Subbaiah and Sachs, 2000), 且它们都与盐胁迫密切相关。

2.3 Ca^{2+} /CBL 信号系统与植物的抗逆性

CaN 是最先在动物细胞中发现的一种广泛分布的、参与多种信号转导的 Ser/Thr 蛋白磷酸酶家族成员, 有一个催化亚基(CNA)和一个调节亚基(CNB)。两个亚基之间紧密结合, 只有在变性条件下才能分离, 单独的催化亚基只有非常低的活性。其中 CNA 由 521 个氨基酸组成, 含有 5 个结构域, N 端 15-24 位氨基酸之间的区域, 与 CNB 存在交互关系, 可能参与对其催化活性的调节; 14-342 之间为催化域; CNB 结合域位于 343-373 之间; 390-414 之间是 CaM 结合域; 自身抑制域位于 469-486 之间(Guerini, 1997)。CNB 属于钙离子结合蛋白家族, 含有 168 个氨基酸残基, 与 CaM 一样, CNB 也含有 4 个与钙离子结合的 EF 手型结构。钙离子对 CaN 的调节主要是通过 CaM 和 CNB 来实现的。近年来, 对植物钙调磷酸酶蛋白的鉴定及功能研究也逐渐成为信号转导中的热点问题。目前, 在植物中已经发现一类在结构及功能上与 CNB 类似的钙调磷酸酶类似蛋白家族, 即 CBL 家

族。该类蛋白也含有 4 个 EF 手型结构, 而且各个 CBL 成员之间的 EF 手型结构非常保守(Kolukisaoglu et al., 2004)。目前在拟南芥及水稻中已经发现 10 种编码该类蛋白的基因。其中, 对 CBL1、CBL4(SOS3)及 CBL9 的研究较为详尽, 它们在植物的逆境信号转导中起着重要作用, 已经鉴定出 CBL4(SOS3)与植物盐胁迫信号转导密切相关(Liu et al., 1998; Sanchez-Barrena et al., 2005)。Kudla 等(1999)和 Cheong 等(2003)通过对 CBL1 基因缺失发现, 能大大提高植物对干旱和盐胁迫的敏感性, 而且该基因的缺失能够影响一些与胁迫有关的转录因子的表达。Pandey 等(2004)发现拟南芥 AtCBL9 基因的表达在低温、干旱、盐害及 ABA 等多种胁迫下都会发生改变。

CBL 是植物中存在的一类能够结合钙离子小蛋白家族, 缺乏其它功能区域, 它们只能通过与下游蛋白 CIPK (与 CBL 作用的蛋白激酶)相互作用才能将信号向下游传递(Kim, 2000; Batistic and Kudla, 2004)。CIPK 与 CBL 的作用位点位于 CIPK 的 C 端含有 21-24 个氨基酸残基保守序列区域, 即 NAF 区 (Shi et al., 1999; Albrecht et al., 2001)。目前在拟南芥和水稻中已经发现超过 25 种 CIPK 编码基因。所以, 一种 CBL 可能与多种 CIPK 相互作用或者几种 CBL 和一个 CIPK 相互作用, 从而组成很多信号传递的支路(Luan et al., 2002)。不同逆境或者不同逆境程度通过不同信号支路途径向下游传递, 从而引起与逆境因子相应的转录因子或功能基因的表达, 来调节细胞适应和抵抗外来逆境(Kobayashi et al., 2004)。Kim 等(2003b)在水稻中克隆出了一个与 CIPK 家族非常类似的一个基因 OsCK1, 它编码的蛋白可以与 AtCBL3 蛋白相互作用, 并且能够在低温及其它逆境条件下被强烈诱导。Liu 和 Zhu(1998)在对拟南芥的耐盐性相关基因的筛选过程中不但获得了 CBL 家族中一类与盐害密切相关的基因——AtSOS3(即 AtCBL4), 而且获得了它的下游目标蛋白基因 AtSOS2 (AtCIPK24)及由它们共同调控的功能基因 AtSOS1。研究发现 AtSOS1 的表达受 AtSOS3 和 AtSOS2 共同调节, 而且 AtSOS1 编码的蛋白—— Na^+/H^+ 反转运蛋白有助于提高植物的耐盐性(Halter et al., 2000; Shi et

al., 2003; Sanchez-Barrena et al., 2005)。最近, Mahajan 等(2006)对豆荚克隆得到一种 *PsCBL* 和 *PsCIPK* 基因, 通过研究发现, 其表达能够被盐、低温、伤害、钙及水杨酸(SA)诱导。基于以上证据, 可以看出 CBL 家族在植物的逆境信号转导中起着重要作用, 而且存在多条信号转导支路来介导各种逆境胁迫。

此外, 在植物细胞内还含有一些无EF手型结构但能结合钙离子的蛋白, 主要包括磷脂酶 D(PLD)、钙膜联蛋白(annexin)、钙联结蛋白(calnexin)、钙网蛋白(calreticulin)、集钙蛋白(calsequestrin)及 Bip 蛋白(一类热激蛋白)等(White and Broadley, 2003), 它们主要通过一些特异结构域与钙离子结合, 与钙离子结合后能够直接产生信号效果, 并在维持细胞质内钙离子平衡、膜代谢、植物的生殖发育等过程中起着重要作用(Clark et al., 2001; Furuichi et al., 2001)。而且发现磷脂酶 D 和一些钙膜联蛋白与植物的逆境信号转导有关(Ritchie et al., 2002; White et al., 2002)。

3 钙信号转导通路与其它逆境信号通路之间的分子交叉机制

植物从最初对逆境信号的感受到最后对基因转录水平的调节要激活多条信号转导通路, 包括钙信号转导通路, ABA 信号转导通路, MAPK 级联信号通路等, 各个信号通路之间相互交叉、相互调控, 共同完成植物对逆境的抵抗或适应。其中, 钙信使是各个信号传递途径中的交叉节点(cross-talk)(Knight et al., 1998)(图 1)。

在各个信号通路之间相互调控的机制研究上, 研究最多的是 ABA 信号通路和钙信号通路之间相互调控的机制。已经证实, 植物在多种非生物逆境胁迫下都能够不同程度地刺激体内脱落酸(ABA)的合成, 积累 ABA 是植物在逆境胁迫条件下的普遍反应, 它可以作为胞间信使在植物逆境信号传递中起重要调节作用。根据植物在逆境信号传递中是否受 ABA 调控可分为: ABA 依赖途径和非 ABA 依赖途径(Shinozaki and Shinozaki, 1997)。在 ABA 依赖途径中, 多数情况下钙信使也是参与逆境信号传递的。已经证实逆境条件下诱导的气孔

关闭与 ABA 有关, 并且根据在气孔关闭的信号转导过程中是否有钙离子参与可分为: 钙离子依赖型和钙离子非依赖型两种类型(Gilroy et al., 1990), 其中钙离子依赖型是主要类型。在拟南芥、鸭跖草等 ABA 诱导的保卫细胞气孔关闭的信号转导过程中, 钙离子都扮演着重要角色(Leckie et al., 1998; Allen et al., 1999a; Pei et al., 2000)。另外, 研究表明植物细胞内钙离子调节剂 cADPR 也受 ABA 信号诱导, cADPR 可通过释放钙库中的钙离子导致 ABA 诱导的基因 *RD29*、*KIN2* 表达(Leung and Giraudat, 1998; Allen, 1999b)。Sheen (1996)证实 CDPK 参与了 ABA 依赖的转录激活过程, 而 Yan 等(1997)发现 Ca^{2+} /CaM 信号系统参与了干旱和盐

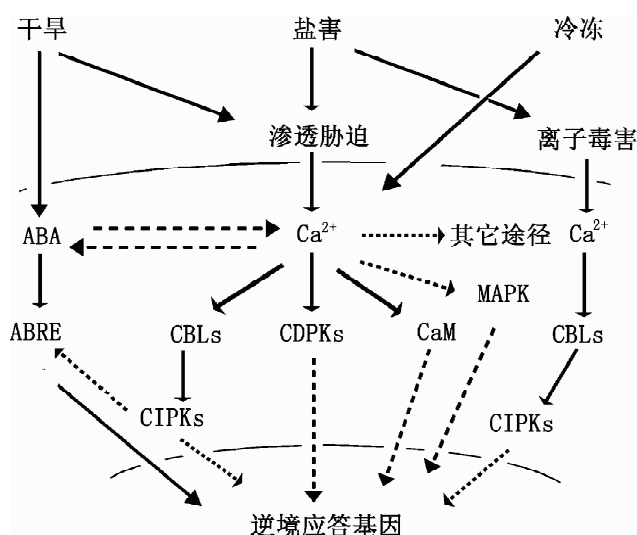


图 1 受钙信使调控的逆境信号传递网络

钙信使及其受体蛋白是各个信号转导途径中的交叉节点, 可能也是其它信号传递途径——ABA 信号转导途径、MAPK 级联信号系统等上游调控元件。它们与很多逆境应答基因的转录调控有关(实线表示已知信号途径, 虚线代表未阐明的信号途径)。

Figure 1 Regulation networks of stress responses to drought, salt and cold stress (Boudsocq and Laurière, 2005)

Ca^{2+} and their interacting proteins may be the cross-talks among ABA-dependent, MAPK and other stress signaling pathways. And they served as the upstream elements play an important role in regulating of some stress genes expression (The real lines mean the known pathways, and the broken lines point to the pathways that are still unclear).

胁迫诱发的 ABA 信号转导过程。最近研究发现, 拟南芥 CBL1、CBL9 及 CBL 的作用蛋白 CIPK3 等都可能与 ABA 逆境信号转导途径有关(Albrecht et al., 2003; Kim et al., 2003a; Pandey et al., 2004)。

另外, 钙信号途径也可能参与了其它信号传递系统。Ludwig 等(2005)、Mahajan 等(2006)研究发现, 钙信使系统参与了 MAPK、SA 等信号转导途径, 证实 CDPK 信号途径的激活可以折中或取代在逆境条件下诱导的 MAPK 信号途径, 而且该过程需要乙烯的参与。以上证据表明植物在信号传递过程中的各个信号系统不是独立的, 而是相互调节, 共同参与。

4 结束语

虽然, 人们对钙信号系统介导的逆境信号转导机制已经取得了不少进展, 多种钙信号系统中的元件已经成功鉴定和分离, 而且对一些信号元件在调节某些生物过程的功能上也取得了一定了解。但是由于在植物细胞内, 钙信号系统参与的生物过程错综复杂, 长期的进化选择压力必然形成了一套严密协调的作用机制, 要完全了解整个钙信号网络仍有一些问题亟待解决: (1) 从植物对逆境信号的感受、钙信号的产生和转导, 到诱导逆境基因的表达, 其钙信号系统中还有许多元件的功能还不甚了解; (2) 我们已经知道在逆境条件下会有钙信号产生, 但是钙信号产生的调控机制还不清楚; (3) 已经发现在植物胞外也存在由钙信号介导的信号传递, 但是其信号传递的网络模型还处于研究的起始阶段; (4) 植物在进化过程中形成了一套非常完善的适应不良环境的机制, 外来逆境条件能引发不同的信号传递途径, 钙信号系统内部各分支途径之间以及钙信号途径与其它信号途径之间存在复杂的交叉转导作用, 研究各种途径之间的交叉作用也将会是今后信号转导研究中的另一个热点。

我们相信随着生物信息学、细胞生物学、基因组学、蛋白质组学的发展及新技术特别是基因工程手段的应用, 最终会全面揭示植物细胞内整个钙信号系统网络及其调节相关生物学过程的分子机制。

参考文献

- 刘宏涛, 李冰, 周人纲 (2001). 钙-钙调素信号系统与环境刺激. *植物学通报* 18, 554-559.
- 刘曼, 毛国红, 孙大业 (2005). 植物的钙调素亚型. *植物生理学通讯* 41, 1-6.
- 毛国红, 宋林霞, 孙大业 (2004). 植物钙调素结合蛋白研究进展. *植物生理与分子生物学报* 30, 481-488.
- 孙大业, 马力耕 (2001). 细胞外钙调素——一种植物中的多肽信使? *中国科学(C 辑)* 31, 289-297.
- 杨洪强, 梁小娥 (2003). 高等植物中的 CDPK 及其生理生化功能. *山东农业大学学报* 34, 284-288.
- Albrecht V, Ritz O, Linder S, Harter K, Kudla J (2001). The NAF domain defines a novel protein-protein interaction module conserved in Ca^{2+} -regulated kinases. *EMBO J* 20, 1051-1063.
- Albrecht V, Weinl S, Blazevic D, D'Angelo C, Batistic O, Kolukisaoglu Ü, Bock R, Schulz B, Harter K, Kudla J (2003). The calcium sensor CBL1 integrates plant response to abiotic stresses. *Plant J* 36, 457-470.
- Allen GJ, Kuchitsu K, Chu SP, Murate Y, Schroeder HI (1999a). Cameleon calcium indicator reports cytoplasmic calcium dynamics in Arabidopsis guard cell. *Plant J* 19, 735-747.
- Allen GJ, Kuchitsu K, Chu SP, Murate Y, Schroeder HI (1999b). Arabidopsis *abi1-1* and *abi2-1* mutations impair abscisic acid induced cytosolic calcium rises in guard cells. *Plant Cell* 11, 1785-1798.
- Batistic O, Kudla J (2004). Integration and channeling of calcium signaling through the CBL calcium sensor/CIPK protein kinase network. *Planta* 216, 915-924.
- Blatt MR (2000). Ca^{2+} signaling and control of guard-cell volume in stomatal movements. *Curr Opin Plant Biol* 3, 196-204.
- Boudsocq M, Lauriere C (2005). Osmotic signaling in plants. Multiple pathways mediated by emerging kinase families. *Plant Physiol* 138, 1185-1194.
- Braam J, Sistrunk ML, Polisensky DH, Xu W, Purugganan MM, Antosiewicz DM, Campbell P, Johnson KA (1997). Plant responses to environmental stresses: regulation and functions of the Arabidopsis *TCH* genes. *Planta* 203, S35-S41.
- Bush DS (1996). Effects of gibberellic acid and environmental factors on cytosolic calcium in wheat aleurone cells. *Planta* 199, 89-99.
- Cheong YH, Kim KN, Pandey GK, Gupta R, Grant JJ, Luan S (2003). CBL, a calcium sensor that differentially regulates salt, drought, and cold responses in Arabidopsis. *Plant Cell* 15,

1833-1845.

- Chinnusamy V, Schumaker K, Zhu JK** (2004). Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signaling in plants. *J Exp Bot* **55**, 225-236.
- Chung WS, Lee SH, Kim JC, Heo WD, Kim MC, Park CY, Park HC, Lim CO, Kim WB, Harper JF** (2000). Identification of a calmodulin-regulated soybean Ca^{2+} -ATPase (SCA1) that is located in the plasma membrane. *Plant Cell* **12**, 1393-1407.
- Clark GB, Sessions A, Eastburn DJ, Roux SJ** (2001). Differential expression of members of the annexin mutigene family in Arabidopsis. *Plant Physiol* **126**, 1072-1084.
- Cong M, Li YJ, Dai X, Tian M, Li ZG** (1997). Involvement of calcium and calmodulin in the acquisition of heat shock induced thermotolerance in maize. *Plant Physiol* **150**, 615-621.
- Furuichi T, Cunningham KW, Muto S** (2001). A putative two pore channel AtTPC1 mediate Ca^{2+} flux in Arabidopsis leaf cells. *Plant Cell Physiol* **42**, 900-905.
- Geisler M, Frangne N, Gomes E, Martinonia E, Palmgren MG** (2000). The ACA4 gene of Arabidopsis encodes a vacuolar membrane calcium pump that improved salt tolerance in yeast. *Plant Physiol* **124**, 1814-1827.
- Gilroy S, Read ND, Trewavas AJ** (1990). Elevation of cytoplasmic Ca^{2+} by caged calcium or caged inositol triphosphate initiates stomatal closure. *Nature* **346**, 769-771.
- Gilroy S, Trewavas A** (2001). Signal processing and transduction in plant cells: the end of the beginning? *Nat Rev Mol Cell Biol* **2**, 307-314.
- Guerini D** (1997). Calcineurin: not just a simple protein phosphatase. *Biochem Biophys Res Commun* **235**, 271-275.
- Haeseleer F, Imanishi Y, Sokal I, Filipek S, Palczewski K** (2002). Calcium-binding proteins: intracellular sensors from the calmodulin superfamily. *Biochem Biophys Res Commun* **290**, 615-623.
- Halfter U, Ishitani M, Zhu JK** (2000). The Arabidopsis SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3. *Proc Natl Acad Sci USA* **97**, 3735-3740.
- Harmon AC, Gribskov M, Gubrium E, Harper JF** (2001). The CDPK superfamily of protein kinases. *New Phytol* **151**, 5859-5867.
- Harper JF, Breton G, Harmon A** (2004). Decoding Ca^{2+} signals through plant protein kinase. *Annu Rev Plant Biol* **55**, 263-288.
- Jang HJ, Pih KT, Kang SG, Lim JH, Jin JB, Piao HL, Hwang I** (1998). Molecular cloning of a novel Ca^{2+} -binding protein that is induced by NaCl stress. *Plant Mol Biol* **37**, 839-847.
- Kim KN, Chong YH, Gupta R, Luan S** (2000). Interaction specificity of Arabidopsis calcineurin B-like calcium sensors and their target kinases. *Plant Physiol* **124**, 1844-1853.
- Kim KN, Chong YH, Grant JJ, Pandey GK, Luan S** (2003a). CIPK3, a calcium sensor-associated protein kinase that regulates abscisic acid and cold signal transduction in Arabidopsis. *Plant Cell* **15**, 411-423.
- Kim KN, Lee JS, Han H, Choi SA, Go SJ, Yoon IN** (2003b). Isolation and characterization of a novel rice Ca^{2+} -regulated protein kinase gene involved in response to diverse signals including cold, light, cytokins, sugars and salts. *Plant Mol Biol* **52**, 1191-1202.
- Knight H, Brand S, Knight MR** (1998). A history of stress alters drought calcium signaling pathways in Arabidopsis. *Plant J* **16**, 251-264.
- Knight H, Trewavas AJ, Knight MR** (1996). Cold calcium signaling in Arabidopsis involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. *Plant Cell* **8**, 489-503.
- Kobayashi Y, Yamamoto S, Minami H, Kagaya Y, Hattori T** (2004). Differential activation of the rice sucrose nonfermenting1-related protein kinase2 family by hyperosmotic stress and abscisic acid. *Plant Cell* **16**, 1163-1177.
- Kolukisaoglu Ü, Weinl S, Blazevic D, Batistic O, Kudla J** (2004). Calcium sensors and their interacting protein kinases: genomics of the Arabidopsis and rice CBL-CIPK signaling networks. *Plant Physiol* **134**, 43-58.
- Kudla J, Xu Q, Harter K, Griessem W, Luan S** (1999). Genes for calcineurin B-like proteins in Arabidopsis are differentially regulated by stress signals. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**, 4718-4723.
- Leckie CP, McAinsh MR, Allen GJ, Sanders D, Hetherington AM** (1998). Abscisic acid-induced stomatal closure mediated by confers ADP-ribose. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**, 15837-15842.
- Leung J, Giraudat J** (1998). Abscisic acid signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **49**, 199-222.
- Ling V, Zielinski RE** (1993). Isolation of an Arabidopsis cDNA sequence encoding a 22 kDa calcium-binding protein (CaBP-22) related to calmodulin. *Plant Mol Biol* **22**, 207-214.
- Liu HT, Li B, Shang ZL, Mu RL, Sun DY, Zhou RG** (2003). Calmodulin is involved in heat shock signal transduction in wheat. *Plant Physiol* **132**, 1186-1195.
- Liu Z, Xia M, Poovaiah BW** (1998). Chimeric calcium/calmodulin-dependent protein kinase in tobacco: differential regulation by

- calmodulin. *Plant Mol Biol* **38**, 889-897.
- Liu J, Zhu JK (1998). A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance. *Science* **280**, 1943-1945.
- Luan S, Kudla J, Rodriguez-Concepcion M, Yalovsky S, Gruissem W (2002). Calmodulins and calcineurin B-like proteins: calcium sensors for specific signal response coupling in plants. *Plant Cell* **14** (suppl), S389-S400.
- Ludwig AA, Saitoh H, Felix G, Freymrk G, Miersch O, Wasternack C, Boller T, Jones JD, Romeis T (2005). Ethylene-mediated cross-talk between calcium-dependent protein kinase and MAPK signaling controls stress response in plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 10736-10741.
- Mahajan S, Sopory SK, Tuteja N (2006). Cloning and characterization of CBL-CIPK signaling components from a legume (*Pisum sativum*). *FEBS J* **273**, 907-925.
- Mazars C, Thion L, Thuleau P, Graziana G, Knight MR, Moreau M, Banjeva R (1997). Organization of cytoskeleton controls the changes in cytosolic calcium of cold-shocked *Nicotiana plumbaginifolia* protoplasts. *Cell Calcium* **22**, 413-420.
- Pandey GK, Cheong YH, Kim KN, Luan S (2004). The calcium sensor calcineurin B-like 9 modulates abscisic acid sensitivity and biosynthesis in Arabidopsis. *Plant Cell* **16**, 1912-1924.
- Pei ZM, Murata Y, Benning G, Thomine S, Klusener B, Allen GJ, Grill E, Schroeder JL (2000). Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells. *Nature* **406**, 731-734.
- Price AH, Taylor A, Ripley SJ, Griffiths A, Trewavas AJ, Knight MR (1994). Oxidative signals in tobacco increase cytosolic calcium. *Plant Cell* **6**, 1301-1310.
- Ritchie SM, Swanson SJ, Gilroy S (2002). From common signaling components to cell specific responses: insights from the cereal aleurone. *Physiol Plantarum* **115**, 342-351.
- Rodriguez Milla MA, Uno Y, Chang IF, Townsend J, Maher EA, Quilici D, Cushman JC (2006). A novel yeast two-hybrid approach to identify CDPK substrates: characterization of the interaction between AtCPK11 and AtDi19, a nuclear zinc finger protein. *FEBS Lett* **580**, 904-911.
- Saijo Y, Hata S, Kyojuka J, Shimamoto K, Izui K (2000). Overexpression of a single Ca^{2+} -dependent protein kinase confers both cold and salt/drought tolerance on rice plant. *Plant J* **23**, 319-327.
- Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper JF (2002). Calcium at the cross-roads of signaling. *Plant Cell* **14**, S401-S417.
- Sanchez-Barrena MJ, Martinez-Ripoll M, Zhu JK, Albert A (2005). The structure of the *Arabidopsis thaliana* SOS: molecular mechanism of sensing calcium for salt stress response. *J Mol Biol* **345**, 1253-1264.
- Sheen J (1996). Ca^{2+} -dependent protein kinases and stress signal transduction in plants. *Science* **274**, 1900-1902.
- Shi J, Kim KN, Ritz O, Albrecht V, Gupta R, Harter K, Luan S, Kudla J (1999). Novel protein kinases associated with calcineurin B-like calcium sensors in Arabidopsis. *Plant Cell* **11**, 2393-2405.
- Shi H, Wu SJ, Zhu JK (2003). Overexpression of a plasma membrane Na^+/H^+ antiporter improves salt tolerance in Arabidopsis. *Nat Biotechnol* **21**, 81-85.
- Shinozaki K, Shinozaki KY (1997). Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol* **115**, 327-334.
- Subbaiah CC, Sachs MM (2000). Maize *cap1* encodes a novel SERCA-type calcium-ATPase with a calmodulin-binding domain. *J Biol Chem* **275**, 21678-21687.
- Sun XL, Li B, Zhou G, Tang W, Bai J, Sun DY, Zhou RG (2000). Binding of the maize cytosolic Hsp70 to calmodulin, and identification of calmodulin-binding site in Hsp70. *Plant Cell Physiol* **41**, 804-810.
- Takahashi S, Katagiri T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2001). Hyperosmotic stress induces a rapid and transient increase in inositol 1, 4, 5-trisphosphate independent of abscisic acid in Arabidopsis cell culture. *Plant Cell Physiol* **42**, 214-222.
- Townley HE, Knight MR (2000). Calmodulin as a potential negative regulator of Arabidopsis *COR* gene expression. *Plant Physiol* **128**, 1169-1172.
- Urao T, Katagiri T, Mizoguchi T (1994). Two genes that encode Ca^{2+} -dependent protein kinase are induced by drought and high salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Gen Genet* **244**, 331-340.
- White PJ, Broadley PJ (2003). Calcium in plant. *Ann Bot* **92**, 487-511.
- White PJ, Bowen HC, Demidchik V, Nichols C, Davies JM (2002). Genes for calcium-permeable channels in the plasma membrane of plant root cells. *Biochim Biophys Acta* **1564**, 299-309.
- Xiong L, Schumaker KS, Zhu JK (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell* **14**, S165-S183.
- Yan W, Jennifer K, Eric M (1997). Abscisic acid signaling through cyclic ADP-ribose in plants. *Science* **278**, 2126-2130.
- Zhang M, Liang S, Lu YT (2005a). Cloning and functional char-

acterization of NtCPK4, a new tobacco calcium-dependent protein kinase. *Biochim Biophys Acta* **1729**, 174-185.

Zhang T, Wang Q, Chen X, Tian C, Wang X, Xing T, Li Y,

Wang Y (2005b). Cloning and biochemical properties of CDPK gene *OsCDPK* from rice. *J Mol Biol* **162**, 1149-1159.

The Mechanism of Ca^{2+} Signal Transduction under Abiotic Stresses in Plants

Hechen Zhang, Weilun Yin*, Xinli Xia*

College of Biological Sciences and Bio-Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract Ca^{2+} acting as a second messenger plays a crucial role in stress signal transduction pathways. In plants, intracellular calcium levels altered in response to multiple abiotic stresses result in calcium signatures. The specific signatures of these calcium transients are achieved via the function of calcium-binding proteins. So far, three families of calcium-binding proteins have been identified in plants, including calcium dependent protein kinases (CDPKs), calmodulin (CaM) and calcineurin B-like proteins (CBLs). The proteins likely recognize specific calcium signatures and relay these signals into downstream responses to accommodate external stimuli. In this review, we summarize the molecular mechanisms of calcium signal transduction under abiotic stresses.

Key words abiotic stress, Ca^{2+} signal, molecular mechanism, signal transduction

Zhang HC, Yin WL, Xia XL (2007). The mechanism of Ca^{2+} signal transduction under abiotic stresses in plants. *Chin Bull Bot* **24**, 114-122.

* Author for correspondence. E-mail: yinwl@bjfu.edu.cn; xiaxl@bjfu.edu.cn

(责任编辑: 孙冬花)

科学出版社生命科学编辑部新书推介 II

《RNA 干扰: 原理与应用》

汤华 主编 7-03-016331-1/Q.1644 定价: 75.00 元 2006 年 10 月出版

本书以该领域最新的研究成果为基础, 重点突出了新发现的微小 RNA(miRNA)的研究进展, 全面系统地描述了 RNA 干扰; 此外, 也系统地介绍了当今 RNA 干扰在多种生物体系中研究的实用技术和方法, 对相关的专业人员颇具参考价值。本书适合于细胞生物学、基因组学、发育生物学、遗传学、神经生物学、医学及兽医学、微生物学、药理学、动植物学等相关领域的专业人员、教师及学生使用。

《中国淡水藻类——系统、分类及生态》

胡鸿钧 魏印心 编著 7-03-016633-7/Q.1665 定价: 195.00 元 2006 年 10 月出版

本书根据藻类显微结构、光合色素组成和超微结构特征及分子系统学研究新成果、新观点, 论述了藻类演化系统, 并收录了我国已发表的绝大多数科、属及淡水习见的 1 572 种淡水藻。每一分类单元均有形态特征描述并附有检索表。此外, 本书还简要论述了浮游藻类生态及水质监测问题。本书既可作为藻类学教材供高等院校师生教学和科研用书, 也可供藻类资源开发等科技工作者参考。

地址: 北京东黄城根北街16号科学出版社科学分社 邮编: 100717 联系人: 阮芯

电话(传真): 010-64034622

欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书(免费)。书目详见网站: <http://www.lifescience.com.cn>