

文章编号: 1005-0906(2010)01-0006-06

玉米 *CBL* 基因的生物信息学分析

李利斌¹, 刘开昌², 王殿峰³, 方志军², 倪中福⁴, 张义荣⁴

(1. 山东省农科院蔬菜所, 济南 250100; 2. 山东省农科院, 济南 250100;

3. 济南市农业局, 济南 250021; 4. 中国农业大学遗传育种系, 北京 100193)

摘要: 利用生物信息学方法从玉米的基因组中鉴定出 10 个 *CBL* 基因, 并对这些基因的染色体分布、进化、蛋白基序、顺式反应元件进行了系统分析。结果表明, 玉米的 *CBL* 基因分为 3 个不同的进化类群, 在基因组中的分布是不均匀的, 而且都含有响应逆境信号的不同顺式反应元件。玉米 *CBL* 基因预测编码的蛋白都含有 3 个 EF- 手型结构, 而且被预测定位在不同的细胞组分中。说明它们可能参与玉米的逆境响应过程, 而且在功能上各不相同。

关键词: 玉米; *CBL* 基因; 遗传进化; 蛋白基序; 顺式反应元件

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Bioinformatics Analysis on Maize *CBL* Genes

LI Li-bin¹, LIU Kai-chang², WANG Dian-feng³, FANG Zhi-jun², NI Zhong-fu⁴, ZHANG Yi-rong⁴

(1. Vegetable Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100;

2. Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100;

3. Jinan Municipal Bureau of Agriculture, Jinan 250021;

4. Department of Genetics and Breeding, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Plant *CBL* genes play very important roles in environmental stress response. Using bioinformatic method, ten *CBL* genes were identified from maize genome. Complete analysis of their chromosome distribution, phylogeny, conserved protein motifs, and cis-acting elements was conducted. The results showed that the maize *CBL* genes were clustered into three different groups, and they were unevenly distributed in maize genome. They also contained different cis-acting elements responsive to environmental stress and hormone signals. The putative *CBL* proteins of maize all had three EF-hands and they were predicted to localize into different sub-cellular compartments. These results suggested that maize *CBL* genes may involve in stress response and hormone signaling, and their biological functions were divergent.

Key words: Maize; *CBL* gene; Phylogeny; Protein motif; Cis-acting elements

土壤盐渍化、干旱、低温等逆境是植物生长、发育的主要环境限制因素。植物长期生存演化形成一套感知逆境胁迫、传导逆境信号并在分子、细胞和生理水平上响应的精细调控机制。研究表明, 逆境胁迫作用于植物细胞, 首先引发细胞内钙离子浓度的改变, 钙离子浓度在时空上的变化代表了某种特定胁迫

信息, 称为钙信号。钙信号通过与其作用的蛋白传导信号, 调控下游早期响应基因的表达。在植物应答逆境胁迫过程中, Ca^{2+} 感受器-作用蛋白-靶基因是关键的调控途径, 控制着胁迫响应基因的开关。其中, 钙信号感受器可分为响应型感受器和依赖型感受器。前者既能结合钙离子, 又具有蛋白激酶活性, 一旦结合钙离子, 即刻改变构象, 通过调控自身分子内作用就可实现其功能或作用。目前, 在植物中研究比较深入的响应型感受器有钙依赖型蛋白激酶家族。依赖型感受器本身不具有酶活性, 结合钙离子后必须与其相互作用的蛋白激酶发生分子间作用, 才能实现其功能。植物中有两类: 一种是钙调素 (CaM); 另一种是近年来发现为植物所特有的钙调磷

收稿日期: 2009-02-24

作者简介: 李利斌(1971-), 男, 山东禹城人, 博士, 主要从事作物抗逆分子生物学和育种研究。Tel: 13589042682

E-mail: henryleesd@yahoo.com.cn

张义荣为本文通讯作者。Tel: 010-62734368

E-mail: yrzhang@cau.edu.cn

酸酶 B 类似蛋白(CBL)。CBL 型钙感受器是仅存在于植物中与动物钙调磷酸酶 B 亚基(CNB)及中枢神经钙感受器(NCS)极其相似的小分子蛋白,即 CBL 或 CBL 钙感受器。CBL 感受器与其相互作用的蛋白激酶 CIPK 构成 CBL-CIPK 信号系统来调节响应钙信号并调节下游基因的表达。研究表明,在双子叶植物拟南芥和单子叶植物水稻基因组中,*CBL* 基因家族均含有 10 个成员,这 10 个 *CBL* 基因在编码区均含有 6 或 7 个内含子,其中 4 个内含子在这 10 个基因编码区中的位置和排列顺序高度保守。*CBL* 基因在植物应答干旱、盐、碱、低温逆境胁迫中具有重要功能。粮食作物特别是关于玉米 *CBL* 研究的报道很少,目前只有 1 个玉米的 *CBL* 基因得到解析和报道。本文利用生物信息学方法,从玉米的基因组中鉴定出 10 个 *CBL* 基因,并对这些基因的染色体分布、遗传进化、蛋白基序、顺式反应元件进行了系统分析,为进一步研究其功能奠定基础。

1 研究方法

利用水稻中已克隆的 *CBL* 基因序列来搜索各类核酸数据库(GeneBank 和 Maize sequence),寻找玉米的相应序列。通过 NCBIblastX 和在 MaizeGDB 中进行 EST 搜索比对来确定基因及其编码序列。利用 Mega 4.1 软件对这些基因进行遗传进化分析,并与拟南芥和水稻等的 *CBL* 基因进行比较分析。利用 PlantsP Feature Scan 对玉米 CBL 蛋白进行结构域预测和分析。利用 Maizesequence 中的结果和 *CBL* 基因所在玉米 BAC 的信息进行染色体定位。通过 *CBL* 编码区和基因组序列的比对来显示基因外显子和内含子的组成。根据编码区序列和其所在 BAC 的序列

得到各个 *CBL* 基因起始密码子 ATG 上游 1 500 bp 的序列。利用 PLANTCARE 对启动子区的顺式反应元件进行预测分析。利用 WoLF PSORT 对基因 CBL 蛋白进行亚细胞定位预测。

2 结果与分析

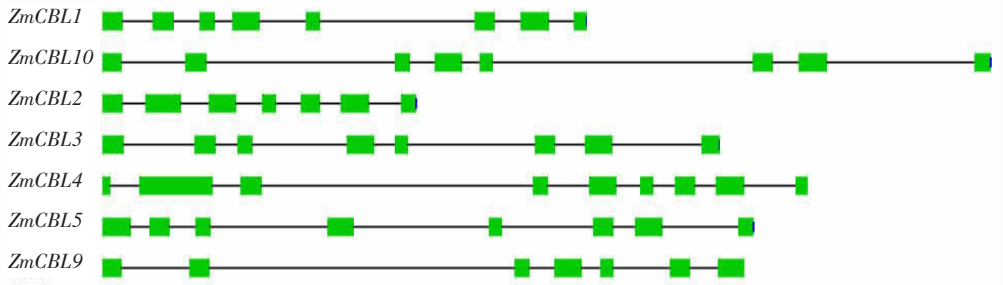
2.1 玉米 *CBL* 的染色体分布及特征

通过各种 Blast 搜索和比对,在玉米的基因组中鉴定出 10 个 *CBL* 基因,在 1、3 号染色体上各有 3 个 *CBL* 基因,而在 4、6、9、10 号染色体上各有 1 个,在其余染色体上还未发现 *CBL* 基因,说明 *CBL* 在染色体上分布不均衡(表 1)。在玉米的 10 个 *CBL* 基因中,8 个在 GeneBank 中有全长 cDNA 序列。*Zm-CBL3* 虽然没有全长 cDNA 序列,但有 EST 序列的支持,通过组装可以得到全长 cDNA 序列,而 *Zm-CBL2* 能和一个较短的 cDNA EU973091 完全匹配,说明 *ZmCBL2* 可能存在可变剪切形式。

基因组序列分析表明,大部分玉米的 *CBL* 基因含有 6~7 个内含子,只有 *ZmCBL4* 含有 8 个内含子(图 1)。它们的 cDNA 序列大小差异不大,在 600~900 bp,而基因组序列差异明显。最小的 *ZmCBL2* 只有 1 296 bp,而 *ZmCBL6*、*ZmCBL7*、*ZmCBL8* 的基因组序列都在 20 000 bp 以上,说明基因组序列大小的差异主要是由非编码区即内含子的大小造成的。序列分析发现 *ZmCBL6* 的第 7 个内含子异常庞大,最后 1 个外显子发生了倒转;*ZmCBL7* 的第 7 和第 8 个外显子发生了倒转,第 6 个内含子异常庞大;而 *ZmCBL8* 最后 1 个外显子发生了倒转,最后 1 个内含子异常庞大。巨大内含子的存在对基因表达的影响需要进一步研究。

表 1 玉米 *CBL* 基因的染色体分布及特征
Table 1 Chromosome location and characters of maize *CBL* genes

基 因 Genes	人工细菌染色体文库克隆 BAC	染色体 Chr	位 置 Location	内含子 Intron	基因组 Genomic	编码区 Cds	序列号 Accession No.
<i>ZmCBL1</i>	AC215189	6	152.38~152.50 Mb	7	2 001bp	636	EF405963
<i>ZmCBL2</i>	AC208452	4	227.16~227.32 Mb	6	1 296 bp	645	EU973091& AI855175
<i>ZmCBL3</i>	AC204073	3	214.94~215.10 Mb	7	2 546 bp	657	CO463675& DY396806
<i>ZmCBL4</i>	AC191532	3	211.38~211.54 Mb	8	2 918 bp	882	BT036948
<i>ZmCBL5</i>	Ac203673	10	5.56~5.72 Mb	7	2 685 bp	672	EU969855
<i>ZmCBL6</i>	AC207374	1	239.68~239.82 Mb	7	29 995 bp	678	EU962348
<i>ZmCBL7</i>	AC212132	3	99.52~99.68 Mb	7	36 036 bp	678	NM_001137822
<i>ZmCBL8</i>	AC209336	1	155.82~155.98 Mb	6	84 950 bp	678	EU961354
<i>ZmCBL9</i>	AC213613	9	82.30~82.46 Mb	6	2 658 bp	639	EU960527
<i>ZmCBL10</i>	AC208424	1	90.38~90.50 Mb	7	3 668 bp	810	NM_001137008



注: *ZmCBL6*、*ZmCBL7*、*ZmCBL8* 存在巨大内含子和少数外显子发生倒转而造成结构无法显示。

Note: *ZmCBL6*, *ZmCBL7*, *ZmCBL8* with huge intron and exon in a small number of reversal caused by the structure can not be displayed.

图 1 玉米 CBL 基因的外显子 - 内含子结构
Fig.1 Exon-intron structure of maize CBL genes

2.2 玉米 CBL 基因的遗传进化分析

利用软件 Mega 4.1 对玉米的 CBL 基因进行进化分析,玉米的 CBL 基因分为 3 个不同的类群(图 2)。*ZmCBL1*、*ZmCBL2*、*ZmCBL3* 分为 1 个类群,*Zm*–

CBL4 单独为 1 类群,其余分为另外 1 个类群。玉米、水稻、拟南芥的 CBL 基因进化分析结果与玉米 CBL 基因进化分析结果一致,也分为 3 个不同的类群,这 3 个类群的基因在功能上可能有所不同(图 3)。

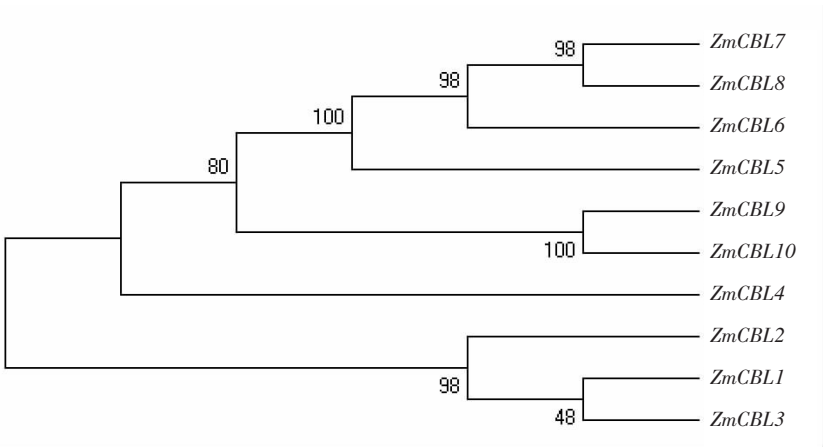


图 2 玉米 CBL 基因的遗传进化分析
Fig.2 Phylogenetic analysis of maize CBL genes

根据玉米、水稻、拟南芥 CBL 基因遗传进化分析结果可知,*ZmCBL1* 和 *OsCBL4* 为直系同源基因;*ZmCBL2* 和 *OsCBL7*、*OsCBL8* 为直系同源基因;*ZmCBL3* 和 *OsCBL5* 为直系同源基因;*AtCBL10*、*ZmCBL4* 和 *OsCBL9*、*OsCBL10* 为直系同源基因;*ZmCBL5*、*OsCBL6* 和 *AtCBL6* 为直系同源基因;*ZmCBL6* 和 *OsCBL3* 为直系同源基因;*ZmCBL7*、*ZmCBL8*、*OsCBL2* 和 *AtCBL7* 为直系同源基因;*ZmCBL9*、*ZmCBL10*、*AtCBL1* 和 *OsCBL10* 为直系同源基因。研究表明,*OsCBL2* 能够响应赤霉素信号,且其表达产物可被定位到液泡中;*OsCBL3* 和 *OsCBL4* 的表达产物被定位到液泡和细胞膜上;*OsCBL8* 也被定位到细胞膜上,且转基因植株的耐盐性有所增强;*OsCBL1*、*OsCBL5*、*OsCBL6* 能够响应干旱胁迫,

OsCBL6 还能响应冷胁迫。*OsCBL1*、*OsCBL3*、*OsCBL5*、*OsCBL6*、*OsCBL7*、*OsCBL10* 在盐胁迫后表达明显上调,PEG 处理后 *OsCBL1*、*OsCBL4*、*OsCBL5*、*OsCBL6*、*OsCBL7*、*OsCBL10* 表达上调,而 *OsCBL3*、*OsCBL5*、*OsCBL6*、*OsCBL7*、*OsCBL8* 在冷胁迫后表达上调。

根据对水稻的 10 个 CBL 基因研究和同源基因在进化上功能的相似性,推测玉米 CBL 基因可能在各种组织器官中都能表达,且表达水平有所不同:*ZmCBL1* 能够响应 PEG 处理;*ZmCBL2* 能够响应盐和冷胁迫;*ZmCBL3* 能够响应旱、盐、冷胁迫和 PEG 处理;*ZmCBL4* 可能参与对盐胁迫的反应;*ZmCBL5* 可能受干旱和盐胁迫上调表达,而受冷胁迫下调表达;*ZmCBL6*、*ZmCBL7*、*ZmCBL8* 可能参与对盐胁迫

和冷胁迫的响应;ZmCBL9、ZmCBL10 在干旱和盐胁迫响应过程中具有重要作用;除 ZmCBL4、ZmCBL7、ZmCBL8 以外都可能响应 ABA。以上分析结果需要进一步的验证。

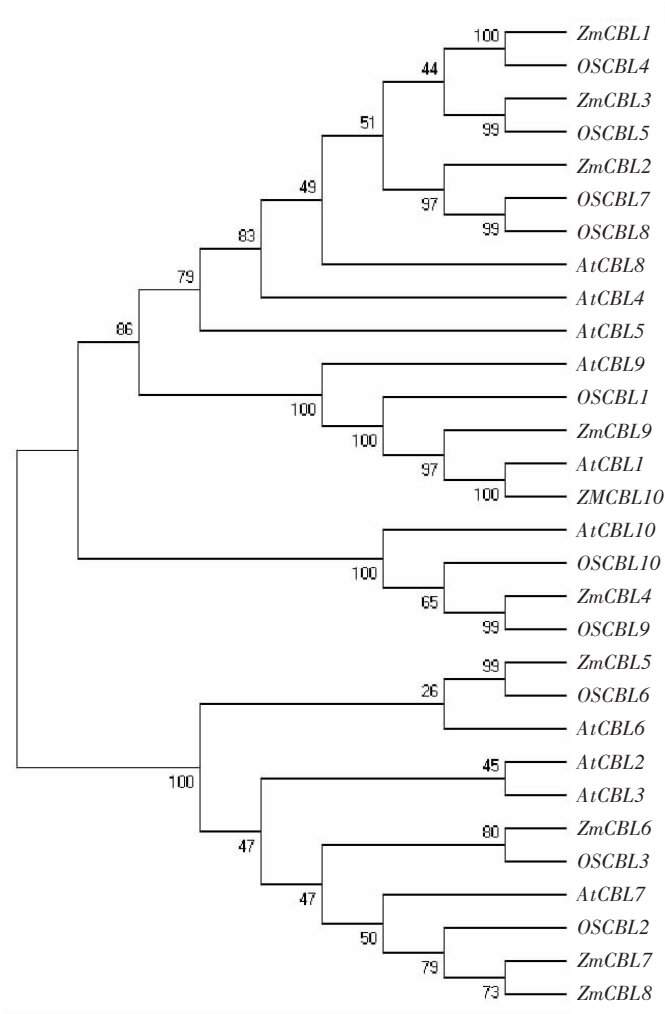


图 3 玉米、水稻、拟南芥 CBL 基因的遗传进化分析

Fig.3 Phylogenic analysis of all maize, rice, and arabidopsis CBL genes

2.3 玉米中 CBL 蛋白的基序和亚细胞定位预测

表 2 玉米中 CBL 蛋白基序分析和亚细胞定位预测

Table 2 Motif analysis of maize on CBL proteins and subcellular localization prediction

基 因 Genes	EF- 手型结构 EF-hand	N- 豆蔻酰化位点 N-myristoylation sites	跨膜结构域 Ransmembrane domain	亚细胞定位预测 Subcellular localization prediction
ZmCBL1	3	1		chloroplast
ZmCBL2	3	1		cytosol
ZmCBL3	3	1		mitochondria
ZmCBL4	3	3	1	chloroplast
ZmCBL5	3	3		chloroplast
ZmCBL6	3			cytosol
ZmCBL7	3	1		cytosol
ZmCBL8	3	3		nuclear
ZmCBL9	3	3		cytosol
ZmCBL10	3	3		cytosol

在分析得到玉米中 *CBL* 基因序列后,对可能编码的蛋白进行了结构分析和亚细胞定位预测(表 2)。结果表明,10 个 *CBL* 蛋白都含有 3 个能与钙离子结合的 EF- 手型结构,除 *ZmCBL6* 外都含有 1~3 个 N- 豆蔻酰化位点。*CBL* 蛋白的豆蔻酰化有助于和 CIPK 结合,从而激活 CIPK 来调节下游基因的表达和植物对逆境的响应。玉米 *CBL* 蛋白的豆蔻酰化可能也具有此功能。另外,*ZmCBL4* 还含有 1 个跨膜结构域,可能与膜定位和跨膜转运有关。亚细胞定位预测表明,玉米 *CBL* 蛋白可被定位到不同的细胞器或者部位中:*ZmCBL1*、*ZmCBL4*、*ZmCBL5* 可被定位到叶绿体,*ZmCBL3* 可被定位到线粒体,*ZmCBL2*、*ZmCBL6*、*ZmCBL7*、*ZmCBL9*、*ZmCBL10* 被定位到细胞质中,而 *ZmCBL8* 被定位到细胞核内。说明在功能和作用机制上可能有所分化。

2.4 玉米 *CBL* 基因的顺式反应元件分析

基因的表达是受顺式反应元件和反式作用因子即转录因子共同调控的,二者的有机结合决定了基因的表达模式和强度。对 *CBL* 基因启动子及上游序列(1500bp)中的顺式反应元件进行分析和预测,结果表明,每个玉米 *CBL* 基因拥有的顺式反应元件各不相同 (表 3)。*ZmCBL1* 拥有 ABA 响应的顺式元件 ABRE、MotifIIb 和 CE1/3、热响应元件 HSE、干旱响

应元件 Mybs、水杨酸响应元件 TCA、赤霉素响应元件 TGA 和 Gare/P-box、茉莉酸甲酯响应元件 CGTCA、逆境和防卫响应元件 W-box;*ZmCBL2* 拥有 ABRE、冷胁迫响应元件 LTR、TCA、CGTCA 和 Gare/P-box;*ZmCBL3* 拥有顺式反应元件 TCA、W-box、MotifIIb 和 Gare/P-box;*ZmCBL4* 拥有顺式反应元件 TCA、CGTCA、Mybs、MotifIIb 和 Gare/P-box;*ZmCBL5* 拥有 ABRE 和 CGTCA;*ZmCBL6* 拥有 LTR、CE1/3、TGA、CGTCA 和 W-box;*ZmCBL7* 拥有 ABRE、CGTCA、Gare/P-box 和 MotifIIb;*ZmCBL8* 拥有 LTR、HSE、TCA、TGA 和 Mybs;*ZmCBL9* 拥有 ABRE、LTR 和 Mybs;*ZmCBL10* 拥有 ABRE、LTR、HSE、CGTCA、Mybs、MotifIIb 和 Gare/P-box。大部分玉米 *CBL* 基因不仅拥有能够响应非生物逆境的顺式反应元件,还拥有响应激素信号脱落酸、水杨酸、茉莉酸甲酯、赤霉素等的顺式元件,而且 *ZmCBL1*、*ZmCBL3*、*ZmCBL6* 拥有逆境和防卫响应元件 W-box。W-box 元件能够和转录因子 WRKY 结合调控逆境和防卫反应,而水杨酸和茉莉酸甲酯在植物抗病反应中具有重要作用。可以推测玉米 *CBL* 基因具有复杂的生物学功能,不仅与非生物逆境抗性有关,而且与生物逆境反应也存在一定关系。

表 3 玉米 *CBL* 基因的顺式反应元件分析
Table 3 Cis-acting elements of maize *CBL* genes

基 因 Genes	ABRE	LTR	CE1/CE3	HSE	TCA	TGA	CGTCA	Mybs	W-box	Gare/P-box	MotifIIb
<i>ZmCBL1</i>	2		1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>ZmCBL2</i>	1	1			1		1			1	
<i>ZmCBL3</i>					1				1	1	
<i>ZmCBL4</i>					1		2	1		1	
<i>ZmCBL5</i>	2						1				
<i>ZmCBL6</i>		1	1			1	1		1		
<i>ZmCBL7</i>	1						1			1	1
<i>ZmCBL8</i>		1		1	1	1		1			
<i>ZmCBL9</i>	1	1						1			
<i>ZmCBL10</i>	1	1		1			1	1		1	1

3 结 论

本文利用生物信息学方法,从玉米的基因组中鉴定出 10 个 *CBL* 基因,它们在基因组中的分布是不均匀的,1 号和 3 号各有 3 个 *CBL* 基因,4、6、9、10 号染色体上各有 1 个基因,在 2、7、8 号染色体上未发现 *CBL* 基因。对这些基因的结构分析发现,它

们都含有 6~8 个内含子,其中多数为 7 个。进化分析结果表明,玉米的 10 个 *CBL* 基因分为 3 个不同的类群,可能在功能上有所不同。蛋白基序分析发现,玉米的 *CBL* 蛋白都含有 3 个能和钙离子结合的 EF- 手型结构和 1~3 个豆蔻酰化位点,而且 *ZmCBL4* 还含有一个跨膜结构域,说明它们能够和钙离子结合,而且可被豆蔻酰化。顺式反应元件分析发

现, 玉米的 10 个 *CBL* 基因都含有逆境响应顺式反应元件, 而且各不相同, 说明它们可能参与不同的逆境反应。玉米 *CBL* 基因在各种胁迫条件下和不同组织器官中的表达、在不同逆境响应中的功能、作用机制以及转基因研究还需进一步深入探讨。

参考文献:

- [1] Xiong L M, Schumaker K S, Zhu J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 165–183.
- [2] Cheong Y, Kim K, Pandey G, et al. *CBL1*, a calcium sensor that differentially regulates salt, drought, and cold responses in arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15: 1833–1845.
- [3] Cheong Y, Pandey G, Grant J, et al. Two calcineurin B-like calcium sensors, interacting with protein kinase CIPK23, regulate leaf transpiration and root potassium uptake in arabidopsis[J]. *The Plant Journal*, 2007, 52: 223–239.
- [4] Fuglsang A, Guo Y, Cuin T, et al. Arabidopsis protein kinase PKS5 inhibits the plasma membrane H⁺-ATPase by preventing interaction with 14–3–3 protein[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19: 1617–1634.
- [5] Gu Z, Ma B, Jiang Y, et al. Expression analysis of the calcineurin B-like gene family in rice(*Oryza sativa* L.) under environmental stresses[J]. *Gene*, 2008, 415: 1–12.
- [6] 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.
- [7] Hwang Y, Bethke P, Cheong Y, et al. A gibberellin-regulated calcineurin B in rice localizes to the tonoplast and is implicated in vacuole function[J]. *Plant Physiology*, 2005, 138: 1347–1358.
- [8] Ishitani M, Liu J, Halfter U, et al. SOS3 function in plant salt tolerance requires n-myristoylation and calcium binding[J]. *The Plant Cell*, 2000, 12: 1667–1677.
- [9] Kim B, Waadt R, Cheong, et al. The calcium sensor *CBL10* mediates salt tolerance by regulating ion homeostasis in arabidopsis[J]. *The Plant Journal*, 2007, 52: 473–484.
- [10] Kolukisaoglu U, Weinl S, Blazevic D, et al. Calcium sensors and their interacting protein kinases: Genomics of the arabidopsis and rice CBL–CIPK signaling networks[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134: 43–58.
- [11] Kudla J, Xu Q, Harfter K, et al. Genes for calcineurin B like proteins in arabidopsis are differentially regulated by stress signals[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 1999, 96: 4718–4723.
- [12] Luan S, Kudla J, Rodriguez C, et al. Calmodulins and calcineurin B-like proteins: Calcium sensors for specific signal response coupling in plants[J]. *The Plant Cell Supplement*, 2002, 389–400.
- [13] Mahajan S, Pandey G, Tuteja N. Calcium- and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2008, 471: 146–158.
- [14] Mahajan S, Sopory S K, Tuteja N. Cloning and characterization of CBL–CIPK signalling components from a legume(*Pisum sativum*)[J]. *FEBS J.*, 2006, 273(5): 907–925.
- [15] Martínez A J, Jiang X, Garciadeblas B, et al. Conservation of the salt overly sensitive pathway in rice[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143, 1001–1012.
- [16] Oh S, Park J, Yoon S, et al. *CBL3* modulates the arabidopsis MTAN enzyme activity[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148: 1883–1896.
- [17] Pandey G, Cheong Y, Kim K, et al. The calcium sensor calcineurin B-Like 9 modulates abscisic acid sensitivity and biosynthesis in arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2004, 16, 1912–1924.
- [18] Pandey G, Grant J, Cheong Y, et al. Calcineurin–B-Like protein *CBL9* interacts with target kinase CIPK3 in the regulation of ABA response in seed germination[C]. *Molecular Plant*, 2008.
- [19] Quan R, Lin H, Mendoza I, et al. SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect arabidopsis shoots from salt stress[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19: 1415–1431.
- [20] Wang M, Gu D, Liu T, et al. Overexpression of a putative maize calcineurin B-like protein in arabidopsis confers salt tolerance[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2007, 65, 733–746.
- [21] 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(7): 1347–1360.
- [22] Zhang H, Yin W, Xia X. Calcineurin B-Like family in *Populus*: comparative genome analysis and expression pattern under cold, drought and salt stress treatment[J]. *Plant Growth Regul*, 2008.
- [23] 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(18): 847–856.
- [24] Ludwig A, Romeis T, Jones J. CDPK-mediated signalling pathways: Specificity and cross-talk[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(395): 181–188.
- [25] Hrabak E M, Chan C W, Gribskov M, et al. The arabidopsis CDPK–SnRK superfamily of protein kinases[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132: 666–680.
- [26] Eulgem T. Dissecting the WRKY web of plant defense regulators[J]. *PLoS Pathog*, 2006, 2(11): 1028–1030.

(责任编辑: 尹 航)