

Identification and Comparison Analysis of Chinese Cabbage and Cabbage *CBL* Genes

Libin Li¹, Zhuo Zhang², Yongqiang Wang¹, Guilan Yang¹, Zonghui Yang¹, Zhaojuan Meng¹, Qiwei Cao^{1*}

¹Key Laboratory of Greenhouse Vegetables Biology of Shandong Province, Shandong Branch of National Improvement Center for Vegetables, Vegetable Research Institute of Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan Shandong

²Fruit Tree Technology Extension Station of Taihe District Jinzhou City Liaoning Province, Jinzhou Liaoning
Email: libin224@126.com, *caoqiwei2004@sina.com

Received: Apr. 6th, 2018; accepted: Apr. 20th, 2018; published: Apr. 27th, 2018

Abstract

Plant *CBL* genes play important roles in stress response and development. However, knowledge about *CBL* genes in important vegetables Chinese cabbage and cabbage is scarce. In this text, systematic comparison was performed on the basis of genomic dissection about *CBL* genes of Chinese cabbage and cabbage. The results showed that there are 16 *CBL* genes in Chinese cabbage and cabbage genome respectively. All of them are located on different chromosomes. Their putative coding sequence size is similar, and their sequence composition, gene structure, and intron number are relatively conserved. But there is somewhat difference for their upstream cis-elements, which suggests that the function of Chinese cabbage and cabbage *CBL* gene members are divergent. This investigation will provide valuable information for further functional dissection of *CBL* genes of Chinese cabbage and cabbage in stress response.

Keywords

Brassica rapa L., *Brassica oleracea* L., *CBL* Gene, Structure, Phylogeny, Cis-Element

大白菜和甘蓝*CBL*基因的鉴定和比较分析

李利斌¹, 张卓², 王永强¹, 杨桂兰¹, 杨宗辉¹, 孟昭娟¹, 曹齐卫^{1*}

¹山东省农业科学院蔬菜花卉研究所, 国家蔬菜改良中心山东分中心, 山东省设施蔬菜生物学重点实验室, 山东 济南

²辽宁省锦州市太和区果树技术推广站, 辽宁 锦州
Email: libin224@126.com, *caoqiwei2004@sina.com

*通讯作者。

文章引用: 李利斌, 张卓, 王永强, 杨桂兰, 杨宗辉, 孟昭娟, 曹齐卫. 大白菜和甘蓝 *CBL* 基因的鉴定和比较分析[J]. 农业科学, 2018, 8(4): 349-359. DOI: 10.12677/hjas.2018.84056

摘要

植物*CBL*基因在逆境应答及发育过程中具有重要功能。然而,有关重要蔬菜大白菜和甘蓝*CBL*的研究缺乏报道。笔者在大白菜和甘蓝*CBL*基因组解析的基础上,对它们进行了系统比较。结果发现,大白菜和甘蓝都有16个*CBL*基因,它们分别位于不同的染色体上,编码区序列大小相似,在序列组成、基因结构和内含子数目上相对保守,在顺式调控元件上存在一定差异。这说明大白菜和甘蓝的*CBL*家族成员存在功能上的分化。本研究为进一步解析大白菜和甘蓝*CBL*基因在逆境应答中的功能提供了有益启示。

关键词

大白菜, 甘蓝, 钙调磷酸酶B亚基蛋白基因, 结构, 进化, 顺式元件

Copyright © 2018 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

作为钙感受器和钙信号系统的重要成员,植物*CBL*基因在生长发育和逆境应答过程中具有重要功能[1][2][3]。目前,越来越多植物物种的*CBL*基因被解析[4][5][6][7],有关*CBL*功能的研究也日益深入。最近研究发现,*CBL*家族不仅在非生物逆境应答中具有重要功能,而且在钾铁等矿质营养吸收,植物根系和种子发育以及生物逆境应答中也具有重要功能。例如,拟南芥*CBL4*和*CBL10*能够和耐盐基因*SOS2*编码的蛋白激酶*CIPK24*互作,调控地上部和根部盐胁迫应答反应[8][9],并且*CBL10*还能够直接和钾离子转运载体*AKT1*结合,调控植物钾离子的吸收平衡[10]。*CBL1*和*CBL9*不仅能够调控钾离子的吸收,而且还参与ABA信号、干旱和盐胁迫应答反应以及花粉萌发和花粉管生长[11][12][13][14][15],*CBL2*和*CBL3*能够调控植物种子发育和高镁胁迫下植物的生长发育[16][17],*CBL5*过表达能够提高植物的抗旱性[18],*CBL7*可以调节氮吸收[19]。*CBL10*还对盐胁迫拟南芥的生殖发育具有重要影响,拟南芥*CBL10*突变体的花药开裂减少,花丝变短,甚至花粉败育[20]。与拟南芥的*CBL10*直系同源的番茄*CBL10*基因,可以与*CIPK6*基因互作,调控病原物感染后番茄细胞的程序性死亡和免疫应答反应[21],水稻的某些*CBL*基因在水稻白叶枯抗性反应中诱导表达[22]。因此,植物的*CBL*基因具有重要的生物学功能,但是有关重要蔬菜大白菜和甘蓝中*CBL*的研究缺乏报道。

大白菜和甘蓝是我国主要栽培蔬菜之一,它们的抗逆性直接影响其产量和品质[23]。因此,系统解析甘蓝和大白菜*CBL*基因,对于揭示*CBL*在重要蔬菜中的功能以及蔬菜抗逆分子育种具有重要意义。目前,有关大白菜和甘蓝*CBL*基因的研究已有报道[24][25],但是有关它们的比较研究还尚未见报道。本文在深入挖掘大白菜和甘蓝*CBL*基因的基础上,对它们的基因结构、蛋白基序、顺式调控元件等进行了系统分析和比较研究,为下一步深入研究大白菜和甘蓝*CBL*基因的功能奠定基础。

2. 材料和方法

利用拟南芥的*CBL*基因序列在芸薹属基因组数据库中(<http://brassicadb.org/brad/>)搜索比对大白菜和

甘蓝的基因组序列，寻找大白菜和甘蓝的 *CBL* 基因序列，并在拟南芥网站 TAIR (<https://www.arabidopsis.org>) 中进行 BLAST 分析，以确定大白菜和甘蓝 *CBL* 序列的真伪。对鉴定出的 *CBL* 基因进行结构分析和遗传进化分析，并对它们启动子序列中的顺式元件进行预测。结构分析利用 GSDS (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>) 在线进行，遗传进化分析利用 MEGA4.1 进行，对大白菜和甘蓝的 *CBL* 蛋白序列进行比对，采用 Bootstrap Test-Neighbor Joining 方法，重复 500 次运算；序列比对采用 DNAMAN 软件，顺式元件预测采用 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 进行在线分析。亚细胞定位预测在 WoLF PSORT (<http://wolfsort.org/>) 中进行。保守的蛋白基序分析利用 motif Scan (http://myhits.isb-sib.ch/cgi-bin/motif_scan) 在线进行。蛋白等电点分析在 DNAMAN 中进行。

3. 结果与分析

3.1. 大白菜和甘蓝 *CBL* 基因的鉴定和特征分析

笔者利用生物信息学的方法深入挖掘，分别从大白菜和甘蓝的基因组中鉴定出 16 个 *CBL* 基因。大白菜染色体 A01 上有 6 个 *CBL* 基因，A02 和 A09 上分别有 2 个 *CBL* 基因，A03 上有 3 个 *CBL* 基因，A06 和 A10 上分别有 1 个 *CBL* 基因。而在甘蓝基因组中，染色体 C01、C02 和 C07 上分别有 4 个、3 个和 5 个 *CBL* 基因，C03 和 C09 上各有 2 个 *CBL* 基因。它们编码区大小为 585 bp 到 822 bp 不等。大白菜 *CBL* 基因除 *BrCBL16* 外显子数为 7 以外，其余外显子数均为 8 (见表 1 和表 2，图 1 和图 2)。而甘蓝 *CBL* 基因外显子情况比较复杂，其中 *Bol033796* 外显子数为 5，*Bol043185* 外显子数为 10，*Bol017520* 和 *Bol033796* 外显子数为 9，*Bol027877* 和 *Bol035821* 外显子数为 7，其余基因外显子数均为 8。等电点分析显示，甘蓝 *CBL* 基因编码蛋白的等电点在 4.23 和 4.90 之间，差异不大，而大白菜的 *CBL* 编码蛋白有三个等电点在 5

Table 1. Molecular feature of Chinese cabbage *CBL* genes

表 1. 大白菜 *CBL* 基因的分子特征

Name	Chr	locus	cds	exons	pI	Subcellular location
<i>BrCBL1</i>	A01	2318789-2320114	642	8	4.41	chlo
<i>BrCBL2</i>	A01	4449274-4451276	642	8	4.43	nucl
<i>BrCBL3</i>	A01	9159114-9160610	666	8	4.62	chlo
<i>BrCBL4</i>	A01	9397063-9398450	822	8	4.64	nucl
<i>BrCBL5</i>	A01	9399149-9400482	681	8	4.54	extra
<i>BrCBL6</i>	A01	11151015-11152289	684	8	6.43	extra
<i>BrCBL7</i>	A02	7361132-7362567	681	8	4.66	cyto
<i>BrCBL8</i>	A02	25418218-25419717	666	8	4.51	extra
<i>BrCBL9</i>	A03	5558818-5559993	717	8	4.59	nucl
<i>BrCBL10</i>	A03	22897484-22899346	642	8	4.38	cyto
<i>BrCBL11</i>	A03	26322227-26320863	681	8	4.55	cyto
<i>BrCBL12</i>	A03	28830456-28831888	750	9	4.22	cyto
<i>BrCBL13</i>	A06	16967951-16969375	666	8	4.71	mito
<i>BrCBL14</i>	A09	6808374-6809938	645	8	5.04	cyto
<i>BrCBL15</i>	A09	15836083-15837869	642	8	4.37	nucl
<i>BrCBL16</i>	A10	10416811-10414782	585	7	5.03	nucl

Table 2. Molecular feature of cabbage *CBL* genes

表 2. 甘蓝 *CBL* 基因的分子特征

基因	染色体	位置	编码区大小	外显子数	等电点	亚细胞定位
<i>Bol013539</i>	C01	2923450:2924919:-	732	8	4.36	cyto
<i>Bol019687</i>	C01	5945569:5947591:+	642	8	4.48	nucl
<i>Bol039648</i>	C01	12826398:12832444:-	759	4	4.42	nucl
<i>Bol039649</i>	C01	12833165:12834563:-	714	8	4.50	nucl
<i>Bol018174</i>	C02	10094646:10095996:-	681	8	4.66	extr
<i>Bol020153</i>	C02	32764538:32766241:-	642	8	4.41	nucl
<i>Bol016477</i>	C02	43888893:43890362:+	666	8	4.51	cyto
<i>Bol017520</i>	C03	53295970:53297424:-	741	9	4.62	cyto
<i>Bol027877</i>	C03	6220816:6221968:-	663	7	4.81	cyto
<i>Bol043185</i>	C07	19459500:19463414:-	780	10	4.47	cyto
<i>Bol022447</i>	C07	36322654:36324095:+	666	8	4.87	cyto
<i>Bol037119</i>	C07	39013053:39015033+	642	8	4.55	nucl, cyto
<i>Bol042297</i>	C07	44223627:44224956:-	681	8	4.55	cyto
<i>Bol033796</i>	C07	46466299:46467724:+	750	9	4.23	cyto
<i>Bol018933</i>	C09	8888828:8890657:-	642	8	4.37	cyto
<i>Bol035821</i>	C09	30161917:30164294:-	618	7	4.90	chlo

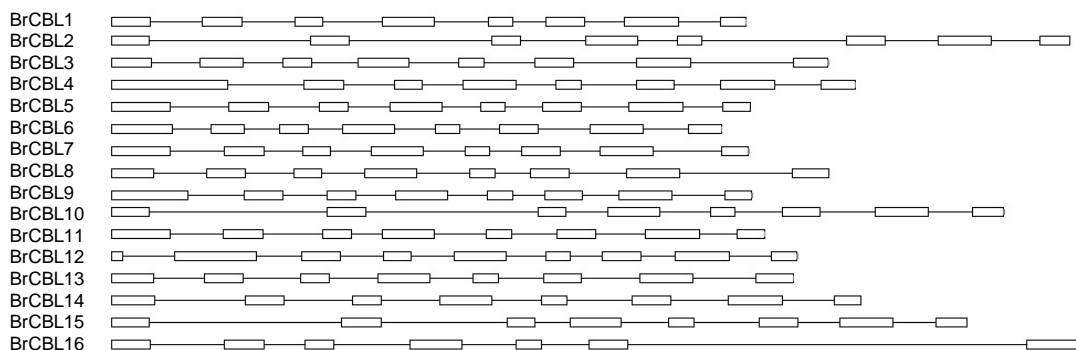


Figure 1. Exon-intron structure of Chinese cabbage *CBLs*

图 1. 大白菜 *CBL* 基因的外显子 - 内含子结构

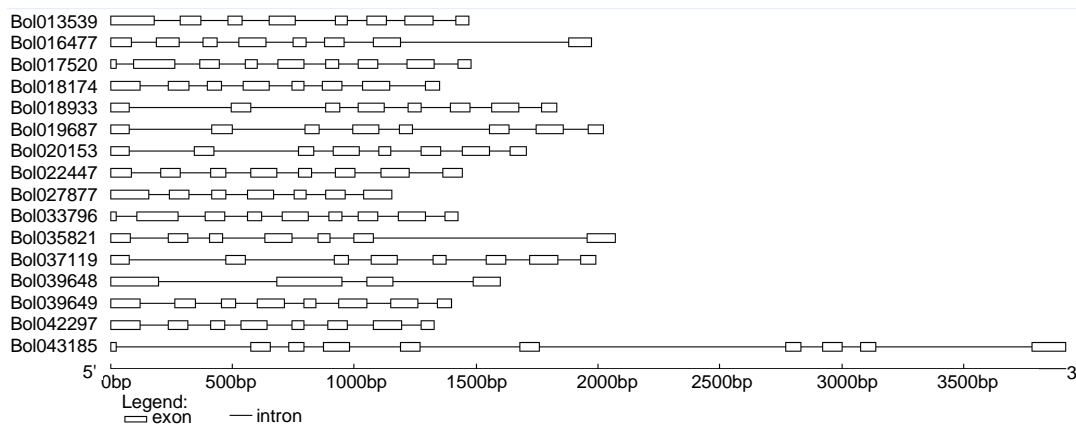


Figure 2. Exon-intron structure of cabbage *CBLs*

图 2. 甘蓝 *CBL* 基因的外显子 - 内含子结构

以上(*BrCBL6*, *BrCBL14* 和 *BrCBL16*), 其余都在在 4.21 和 4.71 之间。亚细胞定位预测发现, 大白菜的 *CBL* 蛋白定位在细胞核和细胞质中的分别有 5 个, 定位在叶绿体、线粒体和胞外基质的分别为 2 个、1 个和 3 个; 而甘蓝 *CBL* 蛋白的亚细胞定位情况与大白菜 *CBL* 蛋白定位情况一致, 分别有 5 个定位于细胞核和细胞质中, 2 个定位于叶绿体中, 3 个位于胞外基质中, 1 个位于线粒体中。

3.2. 大白菜和甘蓝 *CBL* 的遗传进化和序列分析

遗传进化分析发现, 大白菜的 *CBL* 基因分为五个不同的类群(见图 3), 类群 I 有五个基因: *BrCBL4*、*BrCBL5*、*BrCBL6*、*BrCBL8* 和 *BrCBL10*; 类群 II 有两个基因, *BrCBL1* 和 *BrCBL11*; 类群 III 包含三个基因: *BrCBL2*、*BrCBL9* 和 *BrCBL14*; 类群 IV 有两个基因, *BrCBL15* 和 *BrCBL16*; 类群 V 包含四个基因: *BrCBL3*、*BrCBL7*、*BrCBL12* 和 *BrCBL13*。

甘蓝的 *CBL* 基因划为四个不同的类群(见图 4), 类群 I 有四个基因, *Bol018933*、*Bol09687*、*Bol020153* 及 *Bol037119*; 类群 II 包含三个基因 *Bol035821*、*Bol016477* 和 *Bol022447*; 类群 III 有五个基因, *Bol039648*、*Bol039649*、*Bol042297*、*Bol018174* 和 *Bol027877*; 类群 IV 包含四个基因, *Bol017520*、*Bol013539*、*Bol033796* 和 *Bol043185*。从进化分析来看, 大白菜和甘蓝的基因组中存在多个 *CBL* 姊妹对基因, 这可能是基因复制的结果。

从大白菜和甘蓝 *CBL* 蛋白序基序来看(见表 3 和表 4), 这些蛋白都含有 3 个 EF 手结构域。此外, 除 *Bol043185* 外, 其余 *CBL* 都有 1~3 个糖基化位点; 除 *BrCBL4*、7、12 和 *Bol039648*、*Bol018174*、*Bol017520* 和 *Bol03379* 外, 都含有 1~3 个豆蔻酰化位点; 除 *Bol013539*、*Bol039648* 和 *Bol027877* 外, 其余 *CBL* 都含有 1~3 个磷酸激酶 c 磷酸化位点。从大白菜和甘蓝 *CBL* 蛋白序列比对分析结果来看, 它们存在一些十分保守的氨基酸位点, 如 100% 保守的氨基酸位点有多个 f 位点, 还有 K、g、i、e、p、ke、fd 和 fhp, 相对保守的与 CIPK 互作的 FPSF 位点等。这些保守的氨基酸位点可能对 *CBL* 功能的发挥具有重要影响。

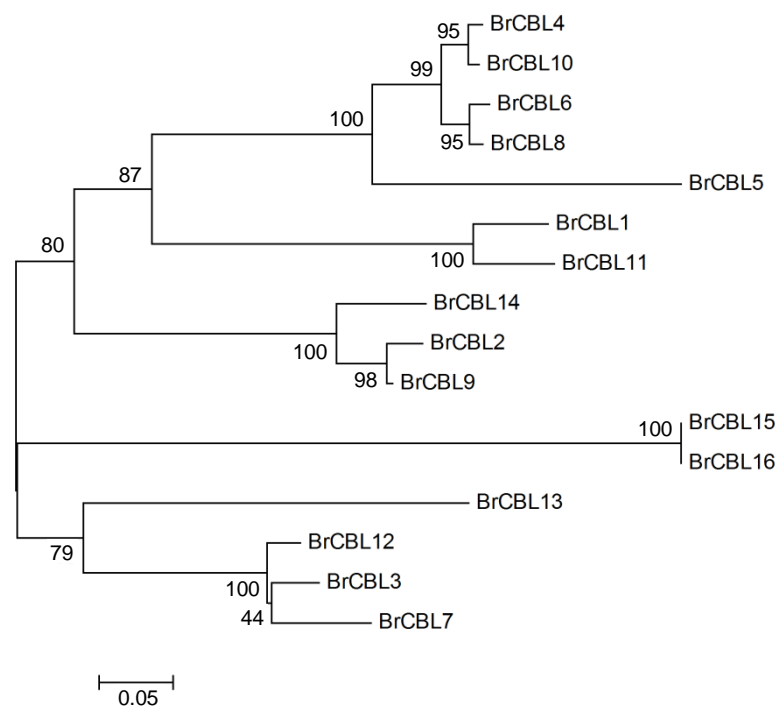


Figure 3. Phylogeny of Chinese cabbage *CBLs*

图 3. 大白菜 *CBL* 基因的遗传进化

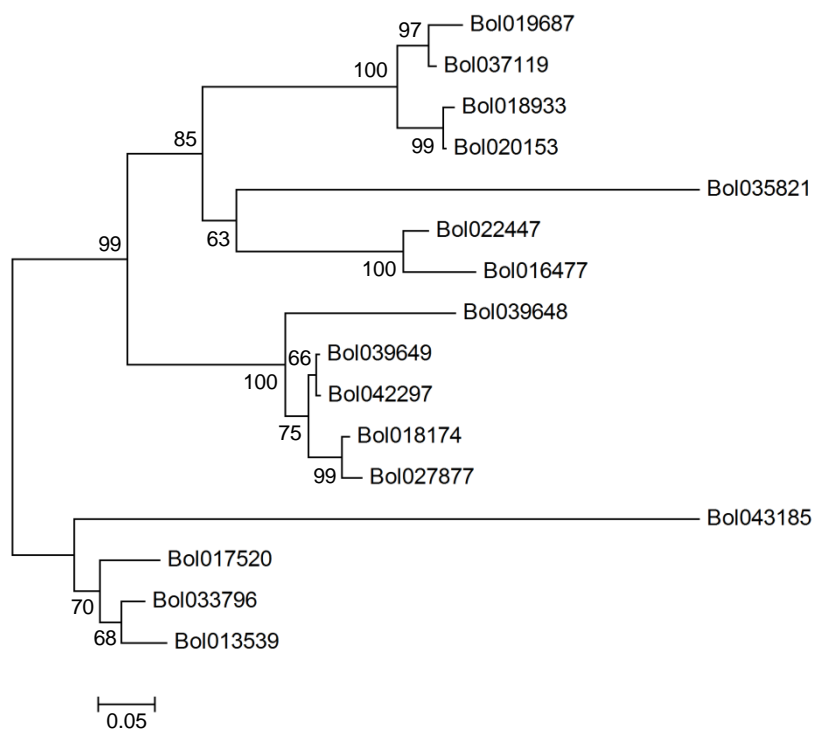


Figure 4. Phylogeny of cabbage *CBLs*
图 4. 甘蓝 *CBL* 基因的遗传进化

Table 3. Motifs of Chinese cabbage *CBL* proteins
表 3. 大白菜 *CBL* 基序分析

gene	<i>N</i> -glycosylation site	<i>N</i> -myristoylation site	PKC phosphorylation site	<i>EF</i> hand
Br <i>CBL</i> 1	1	1	2	3
Br <i>CBL</i> 2	1	1	2	3
Br <i>CBL</i> 3	1	2	1	3
Br <i>CBL</i> 4	1	0	3	2
Br <i>CBL</i> 5	2	1	1	3
Br <i>CBL</i> 6	2	2	1	3
Br <i>CBL</i> 7	1	0	1	3
Br <i>CBL</i> 8	1	1	2	3
Br <i>CBL</i> 9	1	1	1	3
Br <i>CBL</i> 10	1	1	1	3
Br <i>CBL</i> 11	2	1	1	3
Br <i>CBL</i> 12	2	0	3	3
Br <i>CBL</i> 13	1	2	1	3
Br <i>CBL</i> 14	1	1	2	3
Br <i>CBL</i> 15	1	1	1	3
Br <i>CBL</i> 16	1	2	2	3

Table 4. Motifs of cabbage *CBL* proteins
表 4. 甘蓝 *CBL* 蛋白基序分析

基因	N-糖基化位点	豆蔻酰化位点	PKC 磷酸化位点	EF 手结构
Bol013539	1	1	0	3
Bol019687	1	1	2	3
Bol039648	1	0	0	3
Bol039649	2	1	1	3
Bol018174	1	0	1	3
Bol020153	1	1	1	3
Bol016477	1	1	2	3
Bol017520	1	0	2	3
Bol027877	1	1	0	3
Bol043185	0	3	2	3
Bol022447	1	2	2	3
Bol037119	1	1	1	3
Bol042297	2	1	1	3
Bol033796	2	0	3	3
Bol018933	1	1	1	3
Bol035821	3	2	3	3

3.3. 大白菜和甘蓝 *CBL* 基因的顺式调控元件和功能预测

顺式调控元件分析预测可为基因功能的研究提供线索。笔者研究发现,在大白菜和甘蓝的 *CBL* 基因上游序列中(起始密码子 ATG 上游 1500 bp)存在多个应答不同激素和逆境的顺式元件,且不同成员拥有的顺式元件的种类和数目各不相同(见表 5 和表 6)。根据遗传进化和顺式元件分析的结果,推测 *BrCBL1* 在盐胁迫、干旱胁迫、冷胁迫、脱落酸、乙烯、赤霉素、水杨酸等多种激素应答过程中具有一定功能, *BrCBL2* 在脱落酸、茉莉酸甲酯、乙烯、赤霉素以及干旱胁迫、钾铁离子吸收、花粉管萌发伸长等方面具有一定功能, *BrCBL3* 在盐胁迫、热、干旱胁迫及茉莉酸甲酯、赤霉素、生长素等应答中具有一定功能, *BrCBL4* 在盐、干旱胁迫以及茉莉酸甲酯应答方面发挥作用, *BrCBL5* 在茉莉酸甲酯、赤霉素、生长素应答及干旱、温度胁迫应答中具有一定作用, *BrCBL6* 在茉莉酸甲酯、赤霉素、ABA 应答和干旱胁迫、镁离子胁迫、种子发育及花粉管伸长和光反应中具有一定功能, *BrCBL7* 可响应盐胁迫、干旱、低温胁迫及赤霉素、水杨酸信号, *BrCBL8* 可应答茉莉酸甲酯、赤霉素和水杨酸信号,在低温、干旱逆境响应及植物发育过程中具有一定功能, *BrCBL9* 在乙烯和赤霉素信号响应及盐胁迫、干旱、低温胁迫和缺钾应答中具有一定功能, *BrCBL10* 参与植株生长发育、ABA、茉莉酸甲酯、赤霉素信号应答和镁离子胁迫、钾离子吸收、干旱和防卫反应, *BrCBL11* 参与盐、干旱、热胁迫应答以及茉莉酸甲酯、水杨酸等激素信号响应, *BrCBL12* 可响应茉莉酸甲酯、生长素和水杨酸信号,以及热和干旱等逆境胁迫, *BrCBL13* 可响应脱落酸等多种激素信号,在干旱、温度胁迫及钾等养分吸收过程中具有一定功能, *BrCBL14* 可应答脱落酸、赤霉素等多种激素信号以及钾、铁的转运吸收, *BrCBL15* 和 *BrCBL16* 在干旱胁迫及热胁迫应答中具有一定功能。根据甘蓝 *CBL* 顺式元件分析结果以及与拟南芥 *CBL* 基因的遗传进化关系(见图 5),推测甘蓝的各个 *CBL* 成员也具有与拟南芥的直系同源 *CBL* 基因相似的功能。总之,它们在多种激素应答和逆境应答中发挥各不相同的功能。

Table 5. Cis-elements of Chinese cabbage *CBLs***表 5.** 大白菜 *CBL* 顺式元件分析

gene	ABRE /motif IIb	CGTCA -motif	ERE	GARE-motif /P-box	HSE	LTR	MBs	TGA-box /element	TC-rich repeats	TCA -element	w-box
<i>BrCBL1</i>	4		2	1/2		2	3	/1	3	2	
<i>BrCBL2</i>	2	1	2	2			3		3		
<i>BrCBL3</i>		1		/1	2		2	/1		1	
<i>BrCBL4</i>		1					3		2		1
<i>BrCBL5</i>		2		3	3	1	1	1/2	1		
<i>BrCBL6</i>		1		4/1			1				
<i>BrCBL7</i>				2		1	1		2	1	
<i>BrCBL8</i>		2		1/1		2	1			2	
<i>BrCBL9</i>			1	2	1		1		1		
<i>BrCBL10</i>	2/1	1		2			2				3
<i>BrCBL11</i>		2			1		1	/2	1	1	
<i>BrCBL12</i>		4		2/1	1		3	/2	1	3	
<i>BrCBL13</i>	1	1		/1	1	2	2	/1		1	
<i>BrCBL14</i>	2	2	1	3/1				/2	1		
<i>BrCBL15</i>	/1	1		1/1	8		1		1		
<i>BrCBL16</i>		1	2		3		2		4		

注: ABRE 为脱落酸应答元件, CGTCA-motif 为茉莉酸甲酯(MeJA)应答元件, ERE 为乙烯应答元件, GARE-motif 和 P-ox 为赤霉素应答元件, HSE 为热胁迫应答元件, LTR 为低温应答元件, MBS 为干旱应答元件, TC-rich repeats 为逆境和防卫应答元件, TGA-element 为生长素应答元件, TCA-element 为水杨酸应答元件, W box 为病原物应答元件。

Table 6. Cis-elements of cabbage *CBLs***表 6.** 甘蓝 *CBL* 顺式元件

基因	ABRE/ CE3	CGTCA-motif	ERE	GARE-Motif/ Pbox	HSE	LTR	MBS	TCA-element	TC-rich repeats	TGA-box/element	W box
<i>Bol039649</i>	0/1	2		4	3	1	1		1	1	
<i>Bol042297</i>		1		1/1	5		1		4	1	1
<i>Bol039648</i>		8	1	1	1		1	1	1	2	1
<i>Bol018174</i>				1			1		1		
<i>Bol027877</i>					2	1	1	1			2
<i>Bol019687</i>	4	1		1	3	1	3		3		
<i>Bol018933</i>	2		1	2	3	1	1		1		
<i>Bol020153</i>	1	3			3	1	4	1	1		1
<i>Bol017520</i>		1		1	2						
<i>Bol033796</i>	1	4		0/1	1		2		3	3	
<i>Bol013539</i>	3	1	2	1/1		1	1	1	1		
<i>Bol022447</i>	1	2				1	1		1	3	1
<i>Bol016477</i>		1		1	1	2	3	1			
<i>Bol043185</i>	4/2	4		2		1	1	2		3	1
<i>Bol037119m</i>	1	1		4/1			1	3			
<i>Bol035821m</i>	1		1		2		1		2		

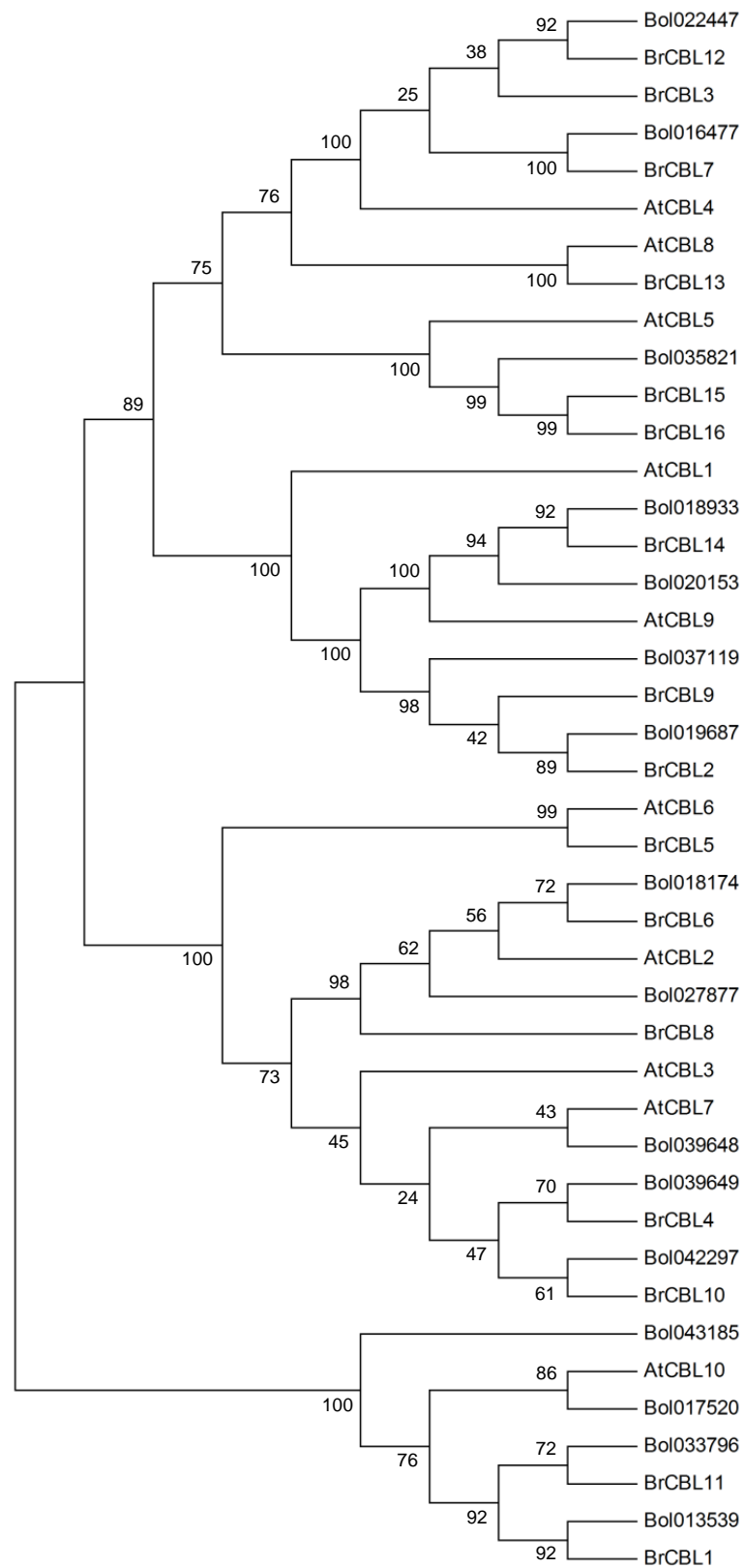


Figure 5. Phylogeny of Chinese cabbage and cabbage *CBLs*

图 5. 大白菜和甘蓝 *CBL* 的遗传进化

4. 结论

笔者从大白菜和甘蓝的基因组中分别鉴定出 16 个 *CBL* 基因, 它们分别位于大白菜和甘蓝不同的染色体上。这些基因在结构和序列上相对保守, 但也存在一定的差异, 而且它们在顺式元件组成上差异较大。因此, 笔者认为大白菜和甘蓝的 *CBL* 基因存在功能上的分化。分析还发现, 在大白菜和甘蓝 *CBL* 基因的上游序列中, 都存在多个应答不同逆境和激素的顺式元件, 由此推测它们具有多样的生物学功能, 不仅参与非生物逆境如温度胁迫、盐胁迫应答等过程, 还参与生物逆境应答过程。本文为进一步研究大白菜和甘蓝 *CBL* 基因的功能奠定了基础。

基金项目

山东省优秀中青年科学家科研奖励基金(BS2011SW042), 国家大宗蔬菜产业技术体系(CARS-23-G14)。

参考文献

- [1] 沈金秋, 郑仲仲, 潘伟槐, 等. 植物 *CBL*-CIPK 信号系统的功能及其作用机理[J]. 植物生理学报, 2014, 50(4): 641-650.
- [2] 董连红, 史素娟, Nuruzzaman Manik, S.M., 等. 植物 *CBL* 基因家族的研究进展[J]. 核农学报, 2015, 29(5): 892-898.
- [3] Sanyal, S.K., Rao, S., Mishra, L.K., *et al.* (2016) Plant Stress Responses Mediated by *CBL*-CIPK Phosphorylation Network. *Enzymes*, **40**, 31-64. <https://doi.org/10.1016/bs.enz.2016.08.002>
- [4] 刘明毓, 纪复勤, 马强, 等. 甜瓜 *CBL* 基因的鉴定和特征分析[J]. 山东农业科学, 2015, 47(10): 17-21.
- [5] 刘淑梅, 王施慧, 刘明毓, 等. 番茄 *CBL* 家族基因的鉴定和遗传进化分析[J]. 分子植物育种, 2015, 13(10): 2268-2273.
- [6] 曹齐卫, 刘明毓, 陈伟, 等. 黄瓜 *CBL* 基因的鉴定和特征分析[J]. 核农学报, 2016, 30(11): 2127-2132.
- [7] 刘思源, 黄海锋, 王旭东, 等. 辣椒全基因组中 *CBL*、CIPK 基因家族的鉴定及特性分析[J]. 分子植物育种, 2017, 15(8): 2977-2985.
- [8] Quan, R., Lin, H., Mendoza, I., *et al.* (2007) SCABP8/*CBL10*, a Putative Calcium Sensor, Interacts with the Protein Kinase SOS2 to Protect Arabidopsis Shoots from Salt Stress. *Plant Cell*, **19**, 1415-1431. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.042291>
- [9] Lin, H., Yang, Y., Quan, R., *et al.* (2009) Phosphorylation of SOS₃-LIKE CALCIUM BINDING PROTEIN8 by SOS₂ Protein Kinase Stabilizes Their Protein Complex and Regulates Salt Tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell*, **21**, 1607-1619. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.066217>
- [10] Ren, X., Qi, G., Feng, H., *et al.* (2013) Calcineurin B-Like Protein *CBL10* Directly Interacts with AKT1 and Modulates K⁺ Homeostasis in Arabidopsis. *Plant Journal*, **74**, 258-266. <https://doi.org/10.1111/tpj.12123>
- [11] Xu, J., Li, H.D., Chen, L.Q., *et al.* (2006) A Protein Kinase, Interacting with Two Calcineurin B-Like Proteins, Regulates K⁺ Transporter AKT1 in Arabidopsis. *Cell*, **125**, 1347-1360. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.06.011>
- [12] Shi, S., Chen, W. and Sun, W. (2011) Comparative Proteomic Analysis of the Arabidopsis *cbl1* Mutant in Response to Salt Stress. *Proteomics*, **11**, 4712-4725. <https://doi.org/10.1002/pmic.201100042>
- [13] Huang, C., Ding, S., Zhang, H., *et al.* (2011) CIPK7 Is Involved in Cold Response by Interacting with *CBL1* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, **181**, 57-64. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.03.011>
- [14] Pandey, G.K., Cheong, Y.H., Kim, K.N., *et al.* (2004) The Calcium Sensor Calcineurin B-Like 9 Modulates Abscisic Acid Sensitivity and biosynthesis in Arabidopsis. *Plant Cell*, **16**, 1912-1924. <https://doi.org/10.1105/tpc.021311>
- [15] Mähns, A., Steinhorst, L., Han, J.P., *et al.* (2013) The Calcineurin B-Like Ca²⁺ Sensors *CBL1* and *CBL9* Function in Pollen Germination and Pollen Tube Growth in Arabidopsis. *Molecular Plant*, **6**, 1149-1162. <https://doi.org/10.1093/mp/sst095>
- [16] Eckert, C., Offenborn, J.N., Heinz, T., *et al.* (2014) The Vacuolar Calcium Sensors *CBL2* and *CBL3* Affect Seed Size and Embryonic Development in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, **78**, 146-156. <https://doi.org/10.1111/tpj.12456>

- [17] Tang, R.J., Zhao, F.G., Garcia, V.J., *et al.* (2015) Tonoplast CBL-CIPK Calcium Signaling Network Regulates Magnesium Homeostasis in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**, 3134-3139. <https://doi.org/10.1073/pnas.1420944112>
- [18] Cheong, Y.H., Sung, S.J., Kim, B.G., *et al.* (2010) Constitutive Overexpression of the Calcium Sensor CBL5 Confers Osmotic or Drought Stress Tolerance in Arabidopsis. *Molecules and Cells*, **29**, 159-165. <https://doi.org/10.1007/s10059-010-0025-z>
- [19] Ma, Q., Tang, R., Zheng, X., *et al.* (2015) The Calcium Sensor CBL7 Modulates Plant Responses to Low Nitrate in Arabidopsis. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **468**, 59-65. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2015.10.164>
- [20] Monihan, S.M., Magness, C.A., Yadegari, R., *et al.* (2016) Arabidopsis Calcineurin B-Like 10 Functions Independently of the SOS Pathway during Reproductive Development in Saline Conditions. *Plant Physiology*, **171**, 369-379. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00334>
- [21] De La Torre, F.D., Gutierrezbeltran, E., Parejajaima, Y., *et al.* (2013) The Tomato Calcium Sensor Cbl10 and Its Interacting Protein Kinase CIPK6 Define a Signaling Pathway in Plant Immunity. *The Plant Cell*, **25**, 2748-2764. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.113530>
- [22] 刘雨萌, 兰金苹, 曹英豪, 等. 水稻类钙调磷酸酶亚基 B 蛋白质在叶片生长和白叶枯病抗性反应中的表达[J]. 植物学报, 2012, 47(5): 483-490.
- [23] 武丽娜, 赵泓, 刘凡. 蔬菜抗渗透胁迫基因工程研究进展[J]. 分子植物育种, 2008, 6(6): 1167-1174.
- [24] 李化银, 姜常松, 张一卉, 等. 大白菜、甘蓝和黑芥 CBL1 基因的比较分析[J]. 山东农业科学, 2014, 46(12): 1-3.
- [25] 李利斌, 纪复勤, 刘立锋, 等. 大白菜 CBL4 基因的比较分析[J]. 山东农业科学, 2015, 47(6): 5-7, 11.

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2164-5507, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>
期刊邮箱: hjas@hanspub.org