

钙依赖型蛋白激酶(CDPKs)在植物中的生理功能*

倪天华, 魏幼璋*

(浙江大学 环境资源学院 华家池校区, 浙江 杭州 310029)

[摘要] 简要介绍了钙依赖型蛋白激酶(Calcium-dependent Protein Kinases, CDPKs)的结构特点及家族成员, 重点对CDPKs在植物环境胁迫、防御反应、生长发育、离子通道调节和激素信号等方面的生理功能研究进展进行了综述和讨论, 并展望了该领域的研究前景。

[关键词] 植物信号; 钙依赖蛋白激酶(CDPKs); 生理功能

[中图分类号] Q945.49 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1671-9387(2002)06-0241-06

胞质 Ca^{2+} 作为植物细胞信号转导中最基本的第二信使, 几乎介导了植物生长发育的全部反应。胞内 Ca^{2+} 的分布严格区域化, 同时保持胞质 Ca^{2+} 的稳态是细胞正常生长的前提条件^[1]。当植物受到各种刺激, 包括光、环境胁迫、病原体侵染和植物激素(赤霉素、脱落酸、生长素、细胞分裂素)等都能引起胞质 Ca^{2+} 浓度的变化, 从而发出钙信号以传递所感受到的刺激信号。钙信号的进一步传递则需经 Ca^{2+} 结合蛋白和钙依赖蛋白激酶等才能完成。但是与胞内 Ca^{2+} 浓度变化相关联的信号转导途径的下游事件, 及其在基因表达和细胞代谢等方面还不清楚^[2]。在不同种类植物中的研究暗示, 一个大的钙依赖(除钙调素CaM和磷脂外)蛋白激酶(CDPKs)基因家族很可能在植物的钙信号传递过程中起着重要作用。

CDPKs是植物和一些原生生物所特有的一类丝氨酸/苏氨酸型蛋白激酶, 它在胞内钙信号的放大并向下级联传递过程中起着十分重要的作用。研究表明, CDPKs参与到了植物环境胁迫反应、病原体的防御反应、生长发育过程、离子通道调节、激素信号等诸多信号传递过程。近年来, 国内外学者对CDPKs的研究十分活跃, 取得了许多重要成果。

1 CDPK超家族

CDPKs属于钙调蛋白激酶的第三家族^[3]。根据C端调控区结构上的差异, 目前已发现CDPKs超家族存在6种类型的蛋白激酶: ①CDPKs是一类钙

依赖蛋白激酶, 也称钙调素类似结构区域的蛋白激酶; ②CRKs是一类与CDPKs相关的激酶, CRKs的C端区与CDPKs的调控区有相似氨基酸序列, 但不与 Ca^{2+} 结合; ③PPCKs是一类磷酸烯醇丙酮酸羧化酶(PEPC)激酶, 只包含1个催化区; ④PRKs是与PPCKs相关的激酶, 其C端区与家族中的其他成员没有相似性; ⑤CCaMKs是受 Ca^{2+} 和CaM同时调节的激酶, 与 Ca^{2+} 及 Ca^{2+} 和CaM复合体都能结合; ⑥CaMKs是CaM依赖的蛋白激酶, 与 Ca^{2+} 和CaM复合体结合。

从催化区和调节区的氨基酸序列组成的进化系统来看, CDPKs和CRKs关系更为接近, 很可能具有共同的祖先。而植物CCaMKs和CaMKs则形成1个与原生动物更接近的群体。通过42个来自拟南芥的CDPK, CRK, PPCK和PRK基因内含子的分析, 其结果也支持这种基因树结构, 同时还表明, PPCKs/PRKs很可能属于CDPKs超家族^[4]。但是CDPKs超家族成员还需要进一步分离鉴定, 各成员之间的关系也需要进一步明确。

目前, 超家族中以CDPKs的研究最为深入, 本文以之为综述对象。

2 CDPK的结构

CDPKs的氨基酸序列在结构上包括了N端激酶催化区、中间高度保守的连接区以及含有结构和功能类似CaM的C端调控区等3个功能区^[5,6]。与其他激酶类相比, CDPKs结构上的独特性在于它的

* [收稿日期] 2001-12-10
[基金项目] 国家自然科学基金资助项目(39670422)
[作者简介] 倪天华(1975-), 男, 四川剑阁人, 在读研究生, 主要从事植物微量元素营养的研究。
* 通讯作者。

调控区中有一段类似于CaM的氨基酸序列。该区内有4个能与 Ca^{2+} 结合的EF手型结构,每个手型结构包含1个由12个氨基酸残基组成,两侧带有2个 α 螺旋的环状结构,这种结构使得CDPKs可以不依赖CaM和磷脂而依赖 Ca^{2+} 被激活^[2]。

3 CDPK的细胞定位及底物

CDPKs已被证明在多种植物、藻类和一些原生生物中存在,并能被多基因家族所编码^[7~10]。CDPKs的细胞内定位涉及质膜、细胞骨架、胞质、叶绿体、线粒体、微粒体膜、共生膜、细胞核、染色质等诸多细胞组分^[2,11]。目前报道最多的是与质膜结合在一起的CDPKs,但至今仍然没有一个推断的CDPK氨基酸序列有足够长的跨膜区域去证实它是整合膜蛋白^[2]。关于CDPKs的细胞内定位机制目前还不清楚,但已有证据表明^[12],CDPKs氨基酸序列的催化区前端的可变区可能在其细胞定位时起作用。Mary等^[13]第1次报道了CDPK的豆蔻酰化是CDPKs定位在质膜上的一个可能机制。

关于CDPKs在体内的底物,迄今推测的主要有3类:一是接瘤素26(一种跨膜运输蛋白);二是质膜质子泵(H^+ -ATPase);三是细胞骨架。而在体外,组蛋白III-S是绝大部分CDPKs的最适外源底物。但不同来源的CDPKs对组蛋白III-S的亲合力不同^[11]。

对CDPKs的细胞内定位及底物还有待于进一步的认识,这也是了解植物CDPKs生理功能的重要途径之一。

4 植物CDPK的生理功能

自从第一个编码CDPK的基因从大豆中分离出来,CDPK基因就不断地从不同植物中被克隆^[2],如拟南芥、胡萝卜、水稻、大豆、绿豆、玉米、烟草、南瓜等。不同植物的CDPK基因组成了一个多基因家族。到目前为止,已发现拟南芥有15个基因成员,大豆和水稻中分别有3个和2个基因成员。数目众多的CDPK基因家族和广泛的细胞内定位都暗示了CDPK在植物信号转导途径中有着多种调节功能。

4.1 CDPK在植物环境胁迫反应中的作用

参与环境胁迫信号的转导是CDPKs的重要作用之一。干旱、冷害、盐害、营养饥饿、光、低渗透等多种环境因子都能引起CDPKs基因的特异性表达和CDPKs mRNA的特异积累^[14~16]。

Sari等^[17]研究钙在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的寒冷驯化和在kin基因诱导过程中的作用时发现,一种CDPK抑制剂和CaM能够抑制thaliana的寒冷驯化和kin基因的诱导;进一步通过限制生长多态性偶联区域定向差异显示法,发现有5个CDPK cDNA受寒冷的调节机制是不同的。对驯化不同阶段细胞CDPKs的全部范围进行放大,显示出不同的CDPK蛋白带在驯化的不同阶段受寒冷的调节也不同。Li等^[18]在水稻中发现一种47 ku CDPKs,其活性在茎的胞质和膜中都以严格的钙依赖方式被冷害诱导,同时也受到盐、干旱和ABA的诱导。另外,对18个水稻品种的比较表明:这种47 ku的CDPK在冷害忍耐型品种中的活性高于冷害敏感型品种。

Saijo等^[19]在转基因水稻中通过改变蛋白质水平,对一个编码CDPK的基因(OsCDPK7)在胁迫条件下过量表达的研究时发现,这些植物对冷害、盐和干旱胁迫的忍耐程度与OsCDPK7的表达水平有很好的相关性,且与盐度和干旱相关的应激基因能够增加OsCDPK7的过量表达,而冷害应激基因则不能。因而Saijo等^[19]认为,虽然引起冷害、盐及干旱忍耐的信号途径的下游事件不相同,但至少说明两个不同的信号途径可能共用同一个CDPK,通过翻译后的调节机制而维持各自的信号特异性。Martin等^[20]则第1次从CDPK的翻译后水平研究CDPK在低温下的活化情况,用免疫印迹法对来自对照和低温处理的2个酶(56 ku CDPK)标本进行分析发现,两个酶的激酶水平相似,但是低温处理酶的激酶活性和自磷酸化活性均明显高于对照。对该CDPK在冷处理12~18 h后的活性测定又表明,该CDPK并未参与低温的初期反应,而是参与了后期对不利条件(低温)的适应过程。由此可以看出,不同CDPK对冷害的感受和反应是很不相同的。

在光反应中也涉及到了CDPKs的作用。Morello等^[21]在转基因水稻中,让1种水稻CDPK同系物OsCDPK2进行过量表达,结果在黄化植株的叶片、茎和花中都检测到了高水平的OsCDPK2,但在照光的绿色叶片中却没有过量表达现象。这些结果证实了OsCDPK2蛋白稳定性是受光调节的。Fratini等^[22]对水稻的CDPKs同系物OsCDPK2(59 ku)和OsCDPK11(61 ku)在光反应中的研究表明,OsCDPK11的mRNA和蛋白质水平不受光的影响;OsCDPK2的表达则与光密切相关,在照光的绿色叶片中几乎检测不到OsCDPK2蛋白质的存

在, 但当植物转入黑暗中后, O sCDPK2 蛋白质的水平急剧增加。这反映出通常定位在叶肉中的 O sCDPK2 的 mRNA 水平迅速增加。由此可以推测, 光对 CDPKs 的基因表达是一个抑制性条件。

对 CDPKs 在其他环境胁迫中的作用报道也很多。例如, 在干旱胁迫条件下, 拟南芥中的 CDPKs 同系物在异源玉米原生质体中瞬时表达后, 能够提高与干旱胁迫相关的可诱导启动子的活性^[23]。Yuasa 等^[3]在一种半咸水轮藻 (*Lamprothamnium succinctum*) 中发现一种 53 ku CDPK 参与了该轮藻在低渗条件下的细胞膨压调节过程。Romeis 等^[24]还发现, 低渗胁迫能够诱导一种烟草 CDPKs cDNA (N tCDPK2) 的磷酸化及其转录产物水平的提高。Mitea 等^[16]则第 1 次报道了葫芦藓 (*Funaria hygrometrica*) 在营养饥饿 (缺 N, P 或 S) 条件下, 一种 *Funaria* CDPK 转录物在 24~48 h 内的表达水平增加。Sugiyama 等^[6]对绿藻 (*Ventricaria ventricosa*) 伤口愈合过程的研究表明, 一种 52 ku CDPK 在其伤口愈合过程中作为 1 种 Ca^{2+} 受体, 参与了有利于伤口愈合的 F-肌动蛋白的形成和收缩过程。

4.2 CDPK 在植物防御反应中的作用

植物能成功地防御微生物的侵染, 依靠的是早期对病原体的感知和诱导正确的信号传导途径以后启动多元防御反应。在基因对反应中, 对病原体的抑制需要一种植物抗性基因, 使得携有相应无毒基因的病原体产生抗体^[25]。Tina 等^[25]在转基因烟草植株上研究了基因对 Cf-9 (蕃茄的抗真菌病原体 *Cladosporium fulvum* 基因) 和 AVR-9 (Cf-9 对应的无毒性基因) 依赖的蛋白激酶的活性, 结果发现, 加入 AVR-9, 激发子 5 min 后, 一种与膜结合的 CDPK 在 68, 70 ku 两种同系物之间互变。进一步的研究表明, 68, 70 ku CDPK 参与了 Cf-9 和 AVR-9 介导的植物防御反应信号转导。Tina 等^[25]后来又从烟草 (*Nicotiana tabacum*) 中分离出 N tCDPK2 和 N tCDPK3 两个 CDPK cDNAs, 发现这 2 个 CDPKs 在受到种属特异性防御诱导时, 其转录产物水平增加。AVR-9 激发子能引起 N tCDPK2 的磷酸化而使其活化。用病毒诱导基因沉默 (VIGS) 法对 N tCDPK2 的研究表明, CDPK 基因沉默的植株在基因对反应中, 种属特异性诱导能降低和延缓植株反应的敏感性, 同时缺少一种伴随性的枯萎显型, 但受分裂素激活的蛋白激酶 WIPK 的 mRNA 积累却保持不变。Romeis 等^[24]推测认为, 这种沉默与

CDPK mRNA 的丢失相关。

植物在抵御病原体攻击时, 常伴随活性氧 (AOS) 的释放和氧化性突变的出现, 使受害植物细胞在感染位点能够限制病原体的扩散。而调节氧化性突变的一个重要酶是质膜 NADPH 氧化酶^[23]。Xing 等^[26]用一种拟南芥 CDPKs (AK1-6H) 在番茄的异位表达研究中发现, 异源 AK1-6H 在番茄的异位表达能够提高 NADPH 氧化酶活性, 并能诱导番茄原生质体中 AOS 的产生。Tina 等^[25]的抑制剂试验也发现, 两个 68, 70 ku CDPKs 是 AOS 合成信号途径的上游事件, 并认为 NADPH 氧化酶的活性化是由 CDPKs 的磷酸化作用引起。

以前认为植物在对病原体刺激反应时, CDPKs 采用的是与动物系统相同的激活机制使 NADPH 氧化酶亚基磷酸化^[27]。后来对几种植物 NADPH 氧化酶克隆的研究表明^[28], 这些酶有着不同的结构, 其氨基酸序列的 N 端有两个突出的 Ca^{2+} 结合序列, 这使得原来的模式受到挑战。但是 CDPKs 的磷酸化位点存在于克隆植物 NADPH 氧化酶的氨基酸序列中, CDPKs 是否通过直接磷酸化作用去活化 NADPH 氧化酶还没有直接证据^[29], 对其进一步探讨无疑是令人十分感兴趣的课题。

CDPKs 在植物防御反应信号途径中有着十分重要的作用, 但是 CDPKs 在防御信号转导以及如何诱导植物产生防御反应的机理还很不清楚。

4.3 CDPK 在植物生长发育过程中的作用

有关植物生长发育过程中的信号转导也涉及到了 CDPKs。Veena 等^[30]在檀香木 (*Santalum*) 中鉴定出了 55, 60 ku 两种 CDPKs, 并发现檀香木 CDPKs (swCDPK) 在胚乳中只能进行瞬时表达, 而在成熟的果实和萌芽阶段则表现出高的积累和活性; 暗示了 swCDPK 很可能参与了这些发育过程, 同时还第 1 次发现在种子休眠或萌芽早期 swCDPK 翻译后的抑制和钝化作用。

Morello 等^[21]在转基因水稻研究中, 让一种水稻 CDPK 同系物 O sCDPK2 进行过量表达时发现, 这些生态学上显型的能产生高水平的 O sCDPK2 重组子的转基因植物, 在种子开始发育前都是正常的, 但随后的种子形成却受到了抑制。因为花能正常发育并产生形成良好的子房和柱头, 花粉囊也充满了花粉粒, 但是仅 3%~7% 的花粉能结出种籽。因而可以认为, 水稻种子在发育过程中可能需要特异的 CDPKs 同系物的调节。Frattini 等^[22]还对 CDPKs 同系物在种子发育过程中的时空表达进行了研究,

结果发现所检测到的两种CDPKs同系物O sCDPK2 (59 ku)和O sCDPK11 (61 ku)的mRNA和蛋白质水平在发育的前期一致增加,但是到了种子开始发育时,两者的蛋白质表达则明显不同,即O sCDPK2蛋白质在种子发育早期的表达水平很低,到后期(施肥后20 d)则维持了较高的水平;而O sCDPK11蛋白质水平从种子发育开始就保持较高的水平,到了施肥后10 d时则迅速下降。Frattini等^[22]分析认为,O sCDPK11蛋白质水平的降低与一种截短的mRNA的大量合成有关。

在性别分化方面也涉及到CDPKs的作用。Kelly等^[31]和Leubner等^[32]都报道过mRNA的互生剪接在性别分化时起作用。Rie N ishiyam a等^[9]则在苔类(*Marchantia polymorpha*)研究中发现,其性别分化有可能由两种CDPK同工酶通过mRNA的互生剪接来调节。

由此可以看出,CDPKs在植物的胚胎形成、种子发育等信号途径中有着十分重要的作用。不同的CDPKs有着不同的作用。而同系物之间在同一信号途径中的作用也往往表现出时间和空间上的差异。

4.4 CDPK在离子通道调节中的作用

关于CDPKs在离子通道调节中的作用,以保卫细胞中的 K^+ 通道研究最多。气孔的开闭是通过保卫细胞的膨压变化来调节,以便对环境信号作出及时的反应。如在缺水引起的气孔关闭过程中,通过ABA与一种未知的保卫细胞质膜或细胞内的受体相结合,抑制内流型 K^+ 通道,增加外流型 K^+ 通道的离子通道闸门传导,导致细胞质的 Ca^{2+} 浓度升高,最终引起气孔关闭,减少水分散失^[33]。Wang等^[33]认为这种通过质膜上 K^+ 通道靶酶,而增加 Ca^{2+} 的离子通道闸门传导的一个可能机制就是CDPK的作用,他们后来的研究也证明CDPK参与了对保卫细胞质膜 K^+ 流动的调节。

Li等^[34]对蚕豆保卫细胞的体外实验的研究表明,一种57 ku的CDPK可以使内流型 K^+ 通道基因KAT1磷酸化。但CDPK对KAT1的直接调控的证据还不多,现在一种证明这种作用的方式是在异种系统中通过电压钳技术来测定分析KAT1的流量。Gerald等^[35]对非洲爪蟾属紫菜(*Xenopus laevis* Oocytes)的内流型 K^+ 通道流量变化与CDPKs的研究发现,卵母细胞中CDPK重组子与KAT1的联合表达改变了KAT1 K^+ 流的动力学特征和流量的大小,它抑制了 K^+ 流量。Gerald等^[35]认为,由于CDPK重组子在卵母细胞中被激活,使

KAT1磷酸化而引起通道传导的改变。

Li等^[34]在研究保卫细胞中CDPKs在 Ca^{2+} 信号转导过程中的作用时发现,CDPK以钙依赖方式对KAT1进行磷酸化。进一步研究还发现,CDPKs只要能正确地装配在质膜上,就可以使KAT1蛋白磷酸化,并且两者之间表现出一定的特异性(另一种不依赖钙但可被ABA激活的保卫细胞激酶AAPK却不能使KAT1蛋白磷酸化)。通过KAT1的氨基酸序列分析以及KAT1在保卫细胞中的表达情况,发现KAT1蛋白包含许多可被蛋白激酶磷酸化的潜在位点。所以通过检验保卫细胞中的CDPK能否磷酸化KAT1蛋白,来证明CDPKs在保卫细胞中的生理功能是合理的。另外,对于CDPK在离子通道调节中的作用,王喜庆等^[36]用膜片钳全细胞记录法,对蚕豆(*Vicia faba*)气孔保卫细胞的研究结果还表明,CDPK介导了钙离子调节保卫细胞内流型 K^+ 通道的信号传递过程。

关于CDPKs对其他离子通道的研究也有报道,如Pei等^[37]在研究CDPKs对蚕豆保卫细胞液泡中 Cl^- 通道的作用时发现,蚕豆液泡膜 Cl^- 通道能被拟南芥CDPKs同系物重组子所激活。

4.5 CDPK在激素信号中的作用

CDPKs在植物激素信号转导中的作用也是一个重要的研究领域。Botella等^[38]发现,生长素处理能够增加绿豆插条CDPKs基因的表达。Abou-El-Saad等^[39]在水稻上则证明了 GA_3 能够影响水稻CDPKs活性。Yang等^[40]研究了水稻(*Oryza sativa*)由油菜素内酯(Brassinolide,简称BL)引起的叶片倾斜与蛋白激活的活性变化、蛋白质磷酸化之间的关系结果表明:一种45 ku CDPKs和钙依赖蛋白磷酸化与BL诱导的水稻叶片倾斜有关。Breviaro等^[14]在ABA信号研究中发现,ABA处理能够抑制水稻胚芽鞘的伸长,也能抑制水稻CDPK cDNA (O sCDPK11)的mRNA表达。这些研究结果说明CDPKs在植物激素信号中也起着重要的作用。

5 结 语

综上所述,CDPKs是细胞信号转导途径中的一个重要组分。众多CDPKs基因从不同种植物中不断地被克隆鉴定,越来越多的试验结果证明^[2],植物CDPKs在多种生理活动中都有着重要的调节作用。同时,植物CDPKs在细胞定位、基因表达模式、生理功能、所受的调节因素等各方面都不同。在

CDPKs 同系物之间也有很大的差异。

植物 CDPKs 的研究起步较晚, 但发展很快。对于 CDPKs 的生理功能和作用机理都还处于探索阶段, 很多结论都有待于进一步证明。生物细胞信号转导途径很多, 而且往往是相互交叉协作进行才能完成一个信号转导。展望今后的研究工作, 一是继

续利用现代分子生物学技术进行 CDPKs 基因的分离和鉴定; 二是在不断获得新结论的同时, 对已有的结论采用多种方法和技术在更宽广的范围内进行再印证; 三是加强对 CDPKs 下游事件的研究, 将会是进一步了解 CDPKs 的生理功能和作用机制的重要环节。

[参考文献]

- [1] Bush D S. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1995, 46: 95- 122
- [2] Yoon G M, Cho H S, Ha H J, et al. Characterization of NcCDPK1, a calcium-dependent protein kinase gene in *Nicotiana tabacum*, and the activity of its encoded protein [J]. *Plant Mol Biol*, 1999, 39: 991- 1001.
- [3] Yuasa T, Okazaki Y, Iwasaki N, et al. Involvement of a calcium-dependent protein kinase in Hypoosmotic Turgor Regulation in a Brackish Water Characeae *Lampyrodium succinctum* [J]. *Plant Cell Physiol*, 1997, 38: 586- 594
- [4] Hamon A C, Gribskov M, Gubrium E, et al. The CDPK superfamily of protein kinase [J]. *New Phytologist*, 2001, 42: 1079- 1087.
- [5] Zhang X R S, Choi J H. Molecular evolution of calmodulin-like domain protein kinase (CDPKs) in plants and protists [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2001, 53: 214- 224
- [6] Sugiyama K, Mori I C, Takahashi K, et al. A calcium-dependent protein kinase Functions in wound healing in *Ventricaria ventricosa* (Chlorophyta) [J]. *Journal of Phycology*, 2000, 36: 1145- 1152
- [7] Pauline D, Greg M, Yan H, et al. Purification of a nitrate reductase kinase from *Spinacea oleracea* leaves, and its identification as a calmodulin-like domain protein kinase [J]. *Planta*, 1998, 206: 435- 442
- [8] Barbaro L, Victor M, Baizabal A, et al. The plasma membrane H^+ -ATPase from beet root is inhibited by a calcium-dependent phosphorylation [J]. *Planta*, 1998, 204: 352- 359
- [9] Rie N Ishiyama, Hiroshi M, Sachiko O, et al. Two mRNA species encoding calcium-dependent protein kinase are differentially expressed in sexual organs of *M. achantia polymorpha* through alternative splicing [J]. *Plant Cell Physiol*, 1999, 40: 205- 212
- [10] Yukiko I, Masamitsu K, Makiko N, et al. Characterization of a calcium-dependent protein kinase of tobacco leaves that is associated with the Plasma membrane and is inducible by sucrose [J]. *Plant Cell Physiol*, 1998, 32: 1176- 1183
- [11] 杨洪强, 梁小娥. 蛋白激酶与植物逆境信号传递途径 [J]. *植物生理学通讯*, 2001, 37 (3): 185- 191
- [12] Hrabak E M, Dimann L J, Satterlee J S, et al. Characterization of eight new members of the calmodulin-like domain protein kinase gene family from *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Mol Biol*, 1996, 31: 405- 412
- [13] Mary E L, Roswitha B H, White T J, et al. Cloning expression and N-terminal myristoylation of CaCPK1 a calcium-dependent protein kinase from zucchini (*Cucurbita pepo* L.) [J]. *Plant Mol Biol*, 1999, 39: 199- 208
- [14] Breviario, Morello D, Giani S, et al. Molecular cloning of two novel rice cDNA sequences encoding putative calcium-dependent protein kinase [J]. *Plant Mol Biol*, 1995, 27: 953- 967
- [15] U Rao T, Katagiri T, Mizoguchi, et al. Two genes that encode Ca^{2+} -dependent protein kinase are induced by drought and high salt stresses in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Gen Genet*, 1994, 244: 331- 340
- [16] Mitra D, Johri M M. Enhanced expression of a calcium-dependent protein kinase from the moss *Funaria hygrometrica* under nutritional starvation [J]. *Journal of Biosciences*, 2000, 25: 331- 338
- [17] Sari T, Veena S, Antonio F M, et al. The induction of Kin genes in cold-acclimating *Arabidopsis thaliana*. Evidence of a role for calcium [J]. *Planta*, 1997, 203: 442- 447.
- [18] Li W G, Komatsu S. Cold stress induced calcium-dependent protein kinase (s) in rice (*Oryza sativa* L.) seedling stem tissues [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101: 355- 363
- [19] Saijo Y, Hata S, Kyoizuka J, et al. Over-expression of a single Ca^{2+} -dependent protein kinase confer both cold and salt/drought tolerance on rice plants [J]. *Plant Journal*, 2000, 23: 319- 327.
- [20] Martin M L, Busconi L. A rice membrane-bound calcium-dependent protein kinase is activated in response to low temperature [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1442- 1449
- [21] Morello L, Frattini M, Giani S, et al. Overexpression of the calcium-dependent protein kinase OsCDPK2 in transgenic rice is repressed by light in leaves and disrupt seed development [J]. *Transgenic Research*, 2000, 9: 453- 462
- [22] Frattini M, Morello L, Breviario D. Rice calcium-dependent protein kinase isoforms OsCDPK2 and OsCDPK1 show different responses to light and different expression patterns during seed development [J]. *Plant Mol Biol*, 1999, 41: 753- 764

- [23] Sheen J. Ca^{2+} -dependent protein kinase and stress signal transduction in plants [J]. Science, 1996, 274: 1900- 1902
- [24] Romeis T, Ludwig A A, Martin R, et al. Calcium-dependent protein kinase play on essential role in a plant defence response [J]. Embo Journal, 2001, 20: 5556- 5567.
- [25] Tina R, Pedro P, Jonathan D G. Jones. Resistance gene dependent activation of a calcium-dependent protein kinase in the plant defence response [J]. The Plant Cell, 2000, 12: 803- 815
- [26] Xing T, Wang X J, Malik K, et al. Ectopic expression of an Arabidopsis Calmodulin-like domain protein kinase-enhanced NADPH oxidase activity and oxidative burst in tomato protoplasts [J]. MOL Plant-microbe Interactions, 2001, 14: 1261- 1264
- [27] Blumwald E, Aharon G S, Lam B C H. Early signal transduction pathways in plant-pathogen interactions [J]. Trends Plant Sci, 1998, 3: 342- 346
- [28] Kerlla, Damude H G, Werner D, et al. A plant homolog of the neutrophil NADPH oxidase gp91phox subunit gene encodes a plasma membrane protein with Ca^{2+} binding motifs [J]. Plant Cell, 1998, 10: 255- 266
- [29] Huang J Z, Huber S C. Phosphorylation of synthetic peptides by a CDPK and plant SNF1-related protein kinase. Influence of proline and basic amino acid residues at selected positions [J]. Plant and Cell Physiol, 2001, 42: 1079- 1087.
- [30] Veena S, Anil, Alice C, et al. Spatio-temporal accumulation and activity of calcium-dependent protein kinases during embryogenesis, seed development and Germination in Sandalwood [J]. Plant Physiol, 2000, 122: 1035- 1043
- [31] Kelly R L, Kuroda M I. Equality for X chromosomes [J]. Science, 1995, 270: 1607- 1610
- [32] Leubner M, Horowitz, Yoder O C, et al. Transcripts at the mating type locus of *Cochliobolus heterostrophus* [J]. Mol Gen Genet, 1997, 256: 661- 673
- [33] Wang X Q, Mu W H. Involvement of calcium-dependent protein kinases in ABA-regulation of stomatal movement [J]. Acta Bot Sinica, 1999, 41: 556- 559
- [34] Li J X, Lee, Sarah M A. Guard cells possess a calcium-dependent protein kinase that phosphorylates the KAT1 potassium channel [J]. Plant Physiol, 1998, 116: 785- 795
- [35] Gerald B, Xiao Z H, Richard M. et al. Co-expression of calcium-dependent protein kinase with the inward rectified guard cell K^+ channel KAT1 alters current parameters in *Xenopus laevis* oocytes [J]. Plant Cell Physiol, 2000, 41: 786- 790
- [36] 王喜庆, 武维华, 张继澍. 钙依赖型蛋白激酶调节保卫细胞膜内向钾离子通道的试验证据 [J]. 植物学报, 1998, 40 (11): 1001- 1009
- [37] Pei Z M, Ward J M, Harper J F, et al. A novel chloride channel in *Vicia faba* guard cell vacuoles activated by the serine/threonine kinase CDPK [J]. Embo Journal, 1996, 15: 6564- 6574
- [38] Botella J R, Arteca J M, Somodervilla M, et al. Calcium-dependent kinase gene expression in response to physiological and chemical stimuli in mungbean (*Vigna radiata*) [J]. Plant Mol Biol, 1996, 30: 1129- 1137.
- [39] Abo-El-Saad M, Wu R. A rice membrane calcium-dependent protein kinase is induced by gibberellin [J]. Plant Physiol, 1995, 108: 787- 793
- [40] Yang G X, Setsuko K. Involvement of calcium-dependent protein kinase in rice (*Oryza sativa* L.) lamina inclination caused by Brassinolide [J]. Plant Cell Physiol, 2000, 41 (11): 1243- 1250

The physiological function of calcium-dependent protein kinases in plants

NI Tian-hua, WEI You-zhang

(College of Environment and Resource, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310029, China)

Abstract: At first, the structural characteristics and members of superfamily are reviewed simply. Then, the physiological functions of calcium-dependent protein kinases (CDPKs) in plants, signaling transduction on environment stress, defense responses, developmental processes, regulation to ion channels and hormones are summarized and discussed. At last, the research perspective in this field is also discussed.

Key words: plant signaling; calcium-dependent protein kinases (CDPKs); physiological function