

# CAMTA/SR 在植物生长发育及其逆境响应中的作用

谷家茂, 王晨扬, 王 峰, 齐明芳, 刘玉凤\*, 李天来

(沈阳农业大学园艺学院, 设施园艺省部共建教育部重点实验室, 北方园艺设施设计与应用技术国家地方联合工程研究中心(辽宁), 沈阳 110866)

**摘要:** 钙调素结合转录因子 CAMTA (calmodulin-binding transcription activators) 是一种广泛存在于植物体中并且可以与钙调素 (calmodulin, CaM) 结合的转录因子家族, 因其对多种信号有响应所以又叫 SR (signal-responsive genes)。该家族在植物生长发育及对逆境的响应中发挥着重要作用。就 CAMTA/SR 的发现、结构及在生长发育和逆境下的作用进行总结, 以期为今后 CAMTA/SR 的研究提供参考。

**关键词:** CAMTA/SR; CaM; 生长发育; 逆境胁迫

**中图分类号:** Q 945

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2021) 04-0613-19

## Roles of CAMTA/SR in Plant Growth and Development and Stress Response

GU Jiamao, WANG Chenyang, WANG Feng, QI Mingfang, LIU Yufeng\*, and LI Tianlai

(Key Laboratory of Protected Horticulture of Education Ministry and Liaoning Province, National & Local joint Engineering Research Center of Northern Horticultural Facilities Design & Application Technology (Liaoning), College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

**Abstract:** Calmodulin-binding transcription activators (CAMTA) are a family of transcription factors that widely exist in plants and can be combined with calmodulin (CaM), they are also called SRs because they are respond to a variety of signals. They play an important role in growth and development as well as in response to stress. In this paper, we summarized the discovery process, structure, and roles of CAMTA/SR in growth and under stress, in order to provide reference for future research on CAMTA/SR.

**Keywords:** CAMTA/SR; CaM; growth and development; stress

在植物生长发育和应对环境变化的过程中转录因子起到了十分重要的调节作用, 它们通过识别和结合靶基因启动子区域特定的顺式作用元件参与调控靶基因的转录活性 (Riechmann & Ratcliffe, 2000; Yamasaki et al., 2013; Chen et al., 2020)。Ca<sup>2+</sup>对基因的转录调控具有重要意义, 依赖于 Ca<sup>2+</sup>的转录调控有很多, 钙调素 (calmodulin, CaM) 就是其中一种。CaM 可以感知细胞内 Ca<sup>2+</sup>浓度的变化, 然后再通过调控下游靶蛋白来完成一系列的细胞活动 (Ikura et al., 2002; Dodd et al., 2010; 曾后清 等, 2015; 刘伟 等, 2020), CaM 一般通过 Ca<sup>2+</sup>/CaM 复合体完成调控, 与 CaM 结合的转

**收稿日期:** 2020-07-05; **修回日期:** 2020-09-04

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31772356); 国家现代农业产业体系建设专项资金项目 (CARS-25)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: yufengliu@syau.edu.cn)

录因子有很多, 如 CAMTA/SR、WRKY 和 bZIP 等 (Choi et al., 2005; Park et al., 2005; Popescu et al., 2007; Du et al., 2009)。近年来许多研究表明 CAMTA/SR 在植物生长发育和对逆境的响应中发挥重要作用。本文中主要就 CAMTA/SR 的发现、结构及在生长发育和逆境响应中的作用进行总结。

## 1 CAMTA/SR 的发现

植物钙调素结合转录因子 CAMTA (calmodulin-binding transcription activators) 是一种广泛存在于植物体中且可与 CaM 结合的转录因子家族, 最早在烟草中被分离出来, 因其在乙烯诱导下表达量迅速升高而被命名为 NtER1 (ethylene response 1), 但实质上是 1 个 CAMTA 蛋白 (Yang & Poovaiah, 2000)。由于该家族基因能被环境信号 (极端温度、UVB、盐和机械损伤)、激素 (乙烯、脱落酸) 和信号分子 (茉莉酸甲酯、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和水杨酸) 快速诱导表达, 因此 *AtCAMTA* 又被命名为 *AtSR* (*Arabidopsis thaliana* signal-responsive genes, Yang & Poovaiah, 2002)。水稻中 CAMTA 被称为 OsCBT (*Oryza sativa* CaM-binding transcription factor, Choi et al., 2005)。目前已经鉴定到 CAMTA/SR 基因家族的物种如表 1 所示, 其中很多物种的 CAMTA/SR 对低温、干旱和盐胁迫等多种逆境都有响应。

表 1 鉴定到 CAMTA/SR 的物种以及数量  
 Table 1 Species and number of CAMTA/SR identified

物种 Species	数量 Number	参考文献 Reference
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	6	Bouché et al., 2002
水稻 <i>Oryza sativa</i>	7	Choi et al., 2005
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	7	Yang et al., 2012
葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	10	Shangguan et al., 2014
玉米 <i>Zea mays</i>	9	Yue et al., 2015
大豆 <i>Glycine max</i>	15	Wang et al., 2014
蒺藜苜蓿 <i>Medicago truncatula</i>	7	Yang et al., 2015
大白菜 <i>Brassica campestris</i> ssp. <i>chinensis</i> Makino	8	Hu et al., 2015
油菜 <i>Brassica napus</i> L.	18	Rahman et al., 2016a
毛白杨 <i>Populus trichocarpa</i>	7	Wei et al., 2017
亚洲棉 <i>Gossypium arboreum</i>	6	Pant et al., 2018
雷蒙德氏棉 <i>Gossypium raimondii</i>	7	
陆地棉 <i>Gossypium hirsutum</i>	9	
普通烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	13	Kalar et al., 2018
绒毛烟草 <i>Nicotiana tomentosiformis</i>	5	
美花烟草 <i>Nicotiana sylvestris</i>	6	
本氏烟草 <i>Nicotiana benthamiana</i>	5	
柑橘 <i>Citrus sinensis</i> , <i>Citrus clementina</i>	9	Zhang et al., 2018
香蕉 <i>Musa acuminata</i>	5	Meer et al., 2019
菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	8	Büyük et al., 2019
亚麻 <i>Linum usitatissimum</i>	9	Ali et al., 2020
木薯 <i>Manihot esculenta</i> Crantz	6	Chang et al., 2020

## 2 CAMTA/SR 的结构特征

CAMTA/SR 家族成员之间具有相似的结构, 从 N 端到 C 端依次为 1 个 CG-1 结构域、1 个免疫球蛋白类转录因子 (transcription factor immunoglobulin, TIG) 结构域、锚定蛋白 (ankyrin, ANK) 重复序列、与钙调素结合的 CaMBD (Ca<sup>2+</sup>-dependent CaM binding domain) 以及数量不一的 IQ 基序

(Bouché et al., 2002; Choi et al., 2005; Poovaiah et al., 2013)。CG-1 结构域为真核多细胞生物所特有的, 大约由 130 个氨基酸组成 (Bouché et al., 2002; Yang & Poovaiah, 2002), 该结构域最初在欧芹中克隆得到, 其编码的蛋白可以与含有 CGCG 的 DNA 序列结合 (da Costa e Silva, 1994)。TIG 结构域存在于许多功能不同的转录因子中, 并且可以和 DNA 发生非特异性结合, 还参与蛋白的二聚化 (Müller et al., 1995; Aravind & Koonin, 1999), Rahman 等 (2016b) 发现有的物种的 CAMTA/SR 不包含 TIG 结构域。ANK 重复序列是许多真核细胞蛋白、病毒的重复串联模块, ANK 重复序列还参与蛋白间的相互作用 (Sedgwick & Smerdon, 1999; Rubtsov & Lopina, 2000)。CaMBD 可以与  $Ca^{2+}$ /CaM 复合体结合 (Choi et al., 2005)。IQ 基序具有重复基序 IQXXXRGXXX, 其与钙调蛋白的结合依赖于  $Ca^{2+}$  也可以不依赖于  $Ca^{2+}$  (Rhoads & Friedberg, 1997; Bähler & Rhoads, 2002; Bouché et al., 2002)。

生物信息分析结果显示几乎所有的 CAMTA/SR 都含有 1 个可以引导蛋白在细胞核中定位的核定位信号 (nuclear localization signal, NLS)。NLS 在不同物种的 CAMTA/SR 上的位置和数量有所不同。Bouché 等 (2002) 发现拟南芥 CAMTA/SR 的 CG-1 结构域中有 1 个 NLS, 而水稻中有 2 个 NLS, 1 个在 N 端的 CG-1 结构域, 1 个在 C 端 (Choi et al., 2005)。Yang 和 Poovaiah (2002) 研究发现 *AtCAMTA3/SR1* 可以与 6 bp 的 (G/A/C) CGCG (T/G/C) 序列结合。CGCG-box 是一种存在于基因启动子中被乙烯、脱落酸和光信号诱导的顺式作用元件。之后发现 *AtCAMTA1* 和 *OsCBT* 中与 DNA 结合的核心序列就是 CGC (C/T) G, 这与植物的两种 ABA 响应元件——ABA 响应元件 (ABA-responsive element, ABRE, CACGTG[T/C/G]) 和 ABRE 耦合元件 (ABRE coupling element, ABRE-CE, [C/A]ACGCG[T/C/A]) 相重叠, 这两种响应元件还作为  $Ca^{2+}$  的响应元件发挥作用 (Hobo et al., 1999; Kaplan et al., 2006; Finkler et al., 2007)。这说明 CAMTA/SR 可以通过与基因启动子的特定区域结合来调控下游基因。

### 3 CAMTA/SR 参与植物的生长发育

拟南芥 *AVPI* (*Arabidopsis V-PPase gene*) 启动子 281 至 244 的 38 bp 是花粉发育的特异性序列, 参与了花粉发育过程中 *V-PPase* 的表达。Mitsuda 等 (2003) 克隆了拟南芥 6 个 *CAMTA*, 发现它们都含有 CGCG-box, 之后通过酵母单杂交, 分离得到了与 38 bp 序列结合的 *AtCAMTA5*, GUS 染色结果表明 *AtCAMTA5* 和 *AtCAMTA1* 在花粉发育过程中都有表达, 而且 *AtCAMTA1* 在花粉发育过程中特异性表达, 通过拟南芥悬浮细胞的体内瞬时效应报告分析进一步得出 *AtCAMTA1* 可以依赖于 38 bp 花粉发育特异性序列中的 CGCG-box 调控基因的表达, 这些都说明 *AtCAMTA1* 和 *AtCAMTA5* 可以调控花粉中 *AVPI* 的表达。*AVPI* 还能通过调控生长素的运输进而调控植物的生长发育 (Li et al., 2005)。Galon 等 (2010) 通过 *AtCAMTA1* 启动子区域融合 *GUS* 报告基因观察花发育过程与 *DR5::GUS* 基因表达检测到的生长素的释放相似 (Aloni et al., 2006), 外源生长素的施用使 T-DNA 插入突变体 *camta1* 下胚轴伸长受到显著抑制, 转录组分析发现突变体的 63 个上调基因中有 17 个生长素相关基因, 这说明 *AtCAMTA1* 与生长素信号通路相关。*ARF18* 和 *DWF4* 分别在生长素和油菜素内酯 (BR) 介导的信号通路中参与调控植物生长发育 (Choe et al., 1998; Chung et al., 2010; Liu et al., 2015)。Yuan 等 (2018) 研究发现在拟南芥 *atcamta3/sr1* 突变体中 *ARF18* 和 *DWF4* 表达受到抑制, *IAA1* 表达也受到抑制, 其他生长素相关基因 *At5g35735*、*IAA19*、*SAUR41* 和 *SAUR9* 则被诱导, BR 介导信号通路中的 *BRL3* 和 *BZR1* 表达分别被诱导和抑制, 这说明 *AtCAMTA3/SR1* 可能通过生长素和 BR

介导的信号通路参与植物生长发育。

果实成熟是植物生长发育过程中一个非常重要而复杂的时期，外界环境以及自身都会对果实成熟产生影响，还有研究表明  $\text{Ca}^{2+}$  与果实成熟相关 (Llop-Tous et al., 2002; 王文雅, 2004; 吕双双, 2009)。Yang 等(2012)发现番茄 7 个 *CAMTA/SR* 在果实发育和成熟过程中差异表达。由于 *CAMTA/SR* 受乙烯诱导，而乙烯又与果实成熟关系密切 (Seymour et al., 2002; Klee & Giovannoni, 2011)，所以 Yang 等 (2012) 又对绿果期番茄进行外源乙烯处理，结果 7 个 *CAMTA/SR* 表达量都升高，番茄果实成熟突变体 *rin* 中 *SICAMTA/SR* 的表达模式也发生了改变，因此作者提出番茄 *CAMTA/SR* 可能作为发育信号、钙信号和乙烯信号的结点在番茄果实发育与成熟中起着重要作用。褚桂花 (2015) 研究发现番茄破色期 4 d 后 *SISR4* 突变体果实中 *PG*、*PE1* 和 *CEL2* 这 3 个与果壁代谢相关基因的表达量升高，这说明 *SISR4* 可能影响了番茄果实的软化。对于该基因调控机理还有待于进一步研究。

衰老是植物生长发育的最终阶段。最初在烟草中分离到的 *NtER1* (*CAMTA*) 受乙烯诱导表达迅速升高，而且衰老叶片中的表达量明显高于嫩叶 (Yang & Poovaiah, 2000)，说明该基因参与了乙烯引起的衰老过程。Nie 等 (2012) 通过 ChIP 实验验证了 *AtCAMTA3/SR1* 可以与 *EIN3* (ethylene insensitive 3) 启动子区结合，拟南芥 *atcamta3/sr1* 突变体中 *EIN3* 表达量升高，但在 *sr1-4D* 突变体中表达量降低，说明 *EIN3* 受 *AtCAMTA3/SR1* 负调控，将 *sr1-1* 和 *sr1-4D* 突变体用外源乙烯处理 3 d 后观察，发现 *sr1-1* 突变体受乙烯诱导的衰老增强，*sr1-4D* 突变体则相反，另外在 *ein3-3 sr1-1* 突变体中 *atcamta3/sr1-1* 的乙烯诱导的衰老表型受到抑制，这些结果都表明 *AtCAMTA3/SR1* 直接参与了乙烯引起的衰老过程。

## 4 CAMTA/SR 与逆境胁迫响应

### 4.1 通用胁迫反应

通用胁迫反应 (general stress response, GSR) 又叫核心逆境响应，是植物在进化过程中形成的为了应答环境胁迫而产生的一系列快速的基本响应 (Kültz, 2005; López-Maury et al., 2008; 曾后清 等, 2015)，其核心是将外界刺激转移到细胞反应，通过生理和代谢的重新调整以应对外界刺激 (Benn et al., 2016)。Walley 等 (2007) 用机械损伤作为胁迫刺激拟南芥叶片后进行全基因组微阵列分析，鉴定到了快速损伤响应 (*rapid wound response*, *RWR*) 基因，生物信息分析发现 *RWR* 启动子中富含 1 种新基序，被命名为快速胁迫响应元件 (*rapid stress response element*, *RSRE*, *CGCGTT*)，同时通过含有 *RSRE* 元件的基因启动子融合荧光素酶报告基因，发现许多刺激，如冷、病虫害等都会快速和瞬时激发 *RSRE* 下游荧光素酶基因的表达，因此把 *RSRE* 认定为是一种胁迫快速响应的 *GSR* 元件。为了鉴定和整合 *GSR* 的调控成分，Benn 等 (2014) 借助已公开的微阵列数据研究快速和瞬时应激响应基因中 *RSRE* 基序，结果发现有  $\text{Ca}^{2+}$  爆发诱导能力的 *flg22* 可以强烈激发 *RSRE* 下游荧光素酶基因的表达，瞬时表达分析发现 *CAMTA3* 介导的 *RSRE* 元件的转录激活具有序列特异性，进一步的试验结果表明 *CAMTA2* 和 *CAMTA4* 在激活这一应激反应的转录中有协同作用。为深入了解 *GSR* 的信号转导过程，Bjornson 等 (2014) 通过 EMS 诱变 *4×RSRE::LUC* 拟南芥进行正向遗传筛选，得到了一种 *RSRE* 活性降低的 *CAMTA3* 缺失突变体 *camta3-4*，这也证实了 Benn 等 (2014) 的结果。*camta3-4 mekk1-5* 双突变体中 *4×RSRE::LUC* 活性的降低与 *camta3-4* 突变体相似，这说明 *CAMTA3* 在激活 *RSRE* 时位于 *MEKK1* 的下游，对于 *CAMTA3* 与 *MEKK1* 介导的级联信号之间的联系还有待深入研究。MEcPP (methylerythritol cyclodiphosphate) 是一种逆行信号代谢物 (Xiao et al.,

2012), Benn 等 (2016) 通过遗传学和药理学方法发现 MEcPP (methylerythritol cyclodiphosphate) 可以通过 CAMTA3 诱导一个应激反应中心, 将信号转导到 GSR 相关基因, 这证实了质体逆行信号代谢物在应激诱导的转录网络中的融合。

## 4.2 CAMTA/SR 与非生物胁迫

### 4.2.1 低温胁迫

在低温胁迫前, 先对植物进行一段时间的亚低温处理, 从而使其耐寒性增强的过程称为冷驯化 (Thomashow, 1999)。关于冷驯化机制的研究主要在冷响应基因、物质代谢以及其他相关的信号通路 (Thomashow, 1999; Chinnusamy et al., 2007; 李卉梓, 2019)。CBF/DREB (C-repeat-binding-factors/dehydration-responsive element binding proteins) 家族在冷响应调控通路中有着重要作用, 该家族可以直接结合一些冷响应基因的启动子区域并且调控这些基因的表达。目前已经鉴定到的 CBF 家族基因有 *CBF1*、*CBF2* 和 *CBF3*, 也被称为 *DREB1b*、*DREB1c* 和 *DREB1a* (Liu et al., 1998; Medina et al., 2011; Miura & Furumoto, 2013)。Doherty 等 (2009) 的研究表明拟南芥 CAMTA3 可以与 *CBF2* 启动子区域的 CM2 (CCGCGT) 基序结合, 正向调控 *CBF2* 的表达, 但是 *camta3* 突变体的耐寒性与野生型差异并不明显, *CAMTA1* 和 *CAMTA3* 在低温下表达模式比较相似, 进一步获得 *camta1 camta3* 双突变体, 经过 7 d 的冷驯化后双突变体的耐寒性减弱, 这说明 *CAMTA1* 和 *CAMTA3* 可能共同参与拟南芥耐冷性的调控。Lee 和 Seo (2015) 通过酵母双杂交和 BiFC 证明了拟南芥 CAMTA3 与 HHP2 (heptahelical protein 2) 互作, 经冷诱导后突变体 *hhp2-1* 中 *CBF2* 的表达情况与在 *camta3* 突变体中相似 (Doherty et al., 2009), 这说明 HHP 可以与 CAMTA3 共同参与对 *CBF* 的转录调控。Kidokoro 等 (2017) 发现在温度骤降时, 拟南芥 *CAMTA3* 和 *CAMTA5* 可以诱导 *CBF1/DREB1b* 和 *CBF2/DREB1c* 的表达, 但是这两个基因不参与温度缓慢降低的响应。

Du 等 (2009) 发现 25 °C 时拟南芥 *camta3/sr1* 突变体与野生型生长状况没有明显差异, 但是 20 °C 时突变体生长明显受到抑制, 同时还发现 SA 含量显著增加, 这说明 *camta3/sr1* 对温度下降非常敏感。之前研究发现低温下 SA 积累会使植物生长受到影响 (Scott et al., 2004), Kim 等 (2013) 检测了 22 °C 下 *camta1 camta2 camta3* 三重突变体、*camta1 camta2*、*camta1 camta3*、*camta2 camta3* 双突变体以及 *camta1*、*camta2*、*camta3* 突变体中的 SA 含量, 发现三重突变体的 SA 含量显著增加, 三重突变体和 *camta3* 突变体中 *ICS1*、*CBP60g* 和 *SARD1* 这些与 SA 积累相关基因的表达量也显著升高, 这表明 *CAMTA1*、*CAMTA2* 和 *CAMTA3* 在功能上存在冗余, 都可以抑制 SA 的合成, 在 4 °C 处理后 3 个基因中只有 *CAMTA3* 被诱导表达, 这或许可以解释为什么 *camta3* 突变体对温度下降敏感 (Du et al., 2009)。为了进一步明确低温下 *CAMTA3* 如何抑制 SA 通路基因表达, Kim 等 (2017) 将 *CAMTA3* 启动子调控 CAMTA3-GFP 变异体蛋白转化进 *camta2 camta3* 双突变体植株, 结果发现 *CAMTA3-GFP* 的表达抑制了双突变体中 SA 通路基因的表达。之前 Du 等 (2009) 提出 *CAMTA3* 抑制 SA 通路基因的表达需要 CaM 与 CaMBD 绑定, Kim 等 (2017) 却发现不包含 CaMBD 的 CAMTA3<sup>334</sup> 对 SA 通路基因的表达的影响更明显, 而且还抑制了 SA 的生物合成, 最终确定 CAMTA3 的 N 端区域 (氨基酸残基 1 ~ 344) 作为 1 个 NRM (N-terminal repression module) 就可以抑制低温下 SA 通路基因的表达。

王晴晴 (2013) 发现油菜 *BnCAMTA1* 受冷胁迫诱导表达升高, 在拟南芥中过表达 *BnCAMTA1* 增强了植株的耐冷性, 酵母单杂交试验证明在酵母细胞中 *BnCAMTA1* 可以与 *AtCBF2* 互作, 这与拟南芥 CAMTA 可以与 *CBF2* 结合调控 *CBF2* 表达的结果 (Doherty et al., 2009) 相同, 这说明 *BnCAMTA1* 确实参与了 CBF 介导的信号通路; 冷胁迫后 *BnCAMTA1* 过表达植株中 *CBF1* 的表达量

比野生型高, 但 *CBF2* 的表达量却比野生型低, 推测 *BnCAMTA1* 可能对 *CBF2* 的表达有抑制作用。前人研究发现冷胁迫后 *CBF2* 沉默植株的 *CBF1* 和 *CBF3* 表达量升高, 说明 *CBF2* 对 *CBF1* 和 *CBF3* 有负调控作用 (Thomashow, 2010)。对于 *BnCAMTA1* 对 *CBF2* 具体调控机制还有待于进一步研究。

可变剪切 (alternative splicing, AS) 对基因的表达调控有重要作用, 而且与外界胁迫关系密切 (Barbazuk et al., 2008; Filichkin et al., 2015; Kimura et al., 2015)。Wei 等 (2017) 分析了冷胁迫下毛果杨 (*Populus trichocarpa*) 和大青杨 (*Populus ussuriensis*) 两种杨树中 *CAMTA* 的可变剪切模式, 首先得到了 *PtCAMTA1* ~ *PtCAMTA7* 这 7 种剪切变异体, 然后通过剪接变异体特异性引物进行 qRT-PCR 分析, 发现冷胁迫下毛果杨 *PtCAMTA* 大部分剪接变异体在根中下调表达, 在叶片中大部分基因短时间内受冷诱导, 但 *CAMTA* 在毛果杨和大青杨叶片中的表达模式不同, 可能是它们之间耐寒性有差异。Kim 等 (2014) 通过 QTL 定位到了 *qSCT1* 和 *qSCT11* 两个与水稻抗冷性相关位点, *CAMTA* 是 *qSCT1* 的候选基因之一, 这将有助于水稻耐寒品种的培育。刘丹丹 (2016) 对 4 °C 处理后的菜薹花粉进行转录组分析, 发现 81 个差异表达的 lncRNA, 对这些 lncRNA 进行靶基因分析, 其中 *CAMTA1*、*CAMTA2* 和 *CAMTA3* 响应低温胁迫, 分析在拟南芥中这 3 个基因低温下的调控过程可能对研究菜薹花粉响应低温胁迫的分子机制有参考作用。

以上研究中不同物种 *CAMTA/SR* 对低温都有响应, 很多都可能与 CBF 介导的信号通路相关。有研究发现低温下同时涉及依赖和非依赖 ABA 信号转导过程 (Liu et al., 2002; Sun et al., 2009), CBF 属于非依赖 ABA 信号途径, 此外许多物种的 *CAMTA/SR* 也响应 ABA, 是否存在低温下与 *CAMTA/SR* 相关的依赖 ABA 信号途径还不得而知。

#### 4.2.2 干旱胁迫

通过对干旱胁迫后的水稻进行转录组分析, Moumeni 等 (2011) 发现 1 个对干旱有响应的 *CAMTA*。Pandey 等 (2013) 研究发现, 经干旱胁迫后 *atcamta1* 突变体植株生长缓慢, 对干旱更加敏感, 且水分利用效率和光系统 II 效率降低; 对基因芯片表达谱分析发现干旱胁迫下 *atcamta1* 突变体中许多渗透平衡、细胞凋亡、DNA 甲基化和光合作用相关基因都发生显著变化, 并且有很多受 *AtCAMTA1* 正调控的基因对胁迫响应和渗透平衡起正调控作用, 对光合作用起负调控作用, 这些调控途径主要通过 *RAB18*、*COR78*、*CBF1* 和 *ERD7* 等应激响应基因来调控, 这些应激响应基因的表达又受 DREB、bHLH 和 MYB 等转录因子的调控, 而这些转录因子又被 *AtCAMTA1* 激活。此外 *AtCAMTA1* 还产生对 ABA 的响应, 综合所得结果认为 *AtCAMTA1* 可能通过调控转录因子的表达和 ABA 的响应来调控干旱恢复。王国平 (2015) 研究发现拟南芥 *AtCAMTA3/SR1* 同样响应干旱胁迫, *atcamta3/sr1* 突变体对干旱敏感, 过表达植株对耐旱性增强。研究表明 *atcamta3/sr1* 突变体中 SA 过量积累 (Du et al., 2009; Kim et al., 2013)。Miura 等 (2013) 的研究表明 SA 的积累会影响植物对干旱的敏感性, PAD4 是 SA 合成途径中的 1 个重要酶 (Zhou et al., 1998)。王国平 (2015) 将 SA 积累被阻断的双突变体 *atcamta3/sr1-1 pad4* 和 *atcamta3/sr1-1* 进行两周干旱胁迫, 发现双突变体更加耐旱; 突变体 *pad4* 与野生型相比对干旱更加敏感, 这说明 *atcamta3/sr1* 对干旱敏感与自身 SA 的过量积累有关。

Li 等 (2014) 发现番茄 *CAMTA/SR* 中的 *SISRIL* 和 *SISR2L* 受干旱胁迫的诱导, 之后通过 VIGS 诱导 *SISRIL* 沉默, 干旱处理后沉默植株抗旱性下降, 叶片水分损失加快, 根系生物量降低, 许多干旱胁迫响应基因表达降低, 这说明 *SISRIL* 可以正向调控番茄的抗旱性。Meer 等 (2019) 在香蕉 *CAMTA/SR* 中发现了与 *AtCAMTA1* 和 *SISRIL* 功能相似的成员, *MuCAMTA1* 经干旱胁迫后上调表达 40 倍, 认为其可能是提高香蕉抗旱性的理想基因。Noman 等 (2019) 研究发现干旱胁迫下过表达

*GmCAMTA12* 的拟南芥植株生长基本正常, 野生型变得干枯, 复水后野生型植株成活率不足 60%, 过表达植株则在 80%以上; 之后用甘露醇处理种子后测定发芽率, 结果发现过表达种子发芽率明显高于野生型。在大豆中过表达 *GmCAMTA12* 提高了毛状根的抗旱性, 脯氨酸含量、MDA 和 CAT 等相关生理指标的测定结果也证明了这一点 (Noman et al., 2019)。张静 (2019) 发现在烟草中过表达柑橘 *CitCAMTA8* 和 *CitCAMTA9* 并进行干旱处理后, 过表达 *CitCAMTA8* 的植株萎蔫程度比野生型轻, 恢复效果较好, 且抗逆相关基因 *NtCAT*、*NtSOD*、*NtPOX2* 和 *NtP5CR* 表达量也明显高于野生型, 进一步说明了 *CitCAMTA8* 的过表达使烟草对干旱的敏感性降低, 由此可以推断 *CitCAMTA8* 正向调控对干旱的响应; 而过表达 *CitCAMTA9* 的植株与野生型没有明显差异。

#### 4.2.3 盐胁迫

Galon 等 (2010) 在拟南芥 *AtCAMTA1* 启动子区域融合 *GUS* 报告基因, 并进行不同浓度梯度的盐胁迫 1 周, 之后对植株进行组织化学分析, 发现随着盐浓度的增加叶片中的 *GUS* 表达量也随着增加。Prasad 等 (2016) 通过高通量 RNA-seq 对拟南芥野生型、*camta3/sr1* 突变体和功能互补植株进行测序, 鉴定到约 3 000 个 CAMTA3/SR1 调控的基因, 其中约有 60% 差异表达基因的启动子区含有 1 个已知的 CAMTA3/SR1 的 DNA 结合位点, 这些基因可能是 CAMTA3/SR1 的靶基因, GO 富集分析揭示 CAMTA3/SR1 在盐胁迫中的潜在作用。ChIP-PCR 结果表明 CAMTA3/SR1 可以结合一些盐响应基因的启动子, 这说明 CAMTA3/SR1 可以直接抑制盐响应基因的表达, 以此负调控植株的耐盐性。褚桂花 (2015) 发现 *SISR4* 可以正向调控盐胁迫响应, 盐胁迫诱导正常植株 *SISR4* 的表达最为明显, *sISR4* 沉默植株的下胚轴生长受到抑制, 对盐胁迫的耐受性降低。胡荣 (2015) 对 5 个不结球白菜品种进行盐胁迫, 测定了 *BcCAMTA3.1* 和 *BcCAMTA5* 的表达情况, 结果显示 *BcCAMTA5* 在品种 '001' 中有胁迫响应, *BcCAMTA3.1* 和 *BcCAMTA5* 在 '006' '009' '012' 和 '602' 4 个品种中有胁迫响应。Shkolnik 等 (2019) 在拟南芥盐胁迫后转录组测序分析发现, 野生型种子在萌发过程中有 1 020 个基因上调, 1 467 个基因下调, 分别有 62% 和 84% 的基因受到 *AtCAMTA6* 的直接或间接控制; 在 *atcamta6* 突变体中许多盐胁迫相关基因 (如 *SOS1*、*NHX1*、*ABIS* 和 *DREB19*) 的表达模式发生了变化, 这些基因的启动子区域很多都包含 ABA 响应元件, 由此可以推断 *AtCAMTA6* 可能通过 ABA 信号通路调控种子萌发过程中对盐胁迫的响应, 也可能通过控制其他转录因子进而协调下游基因参与对盐胁迫的响应, 这与干旱胁迫下 *AtCAMTA1* 的调控机制有相似之处。在对柑橘根部盐胁迫后进行 RNA-seq 测序, GO 富集分析发现 CAMTA 等转录因子在盐胁迫下差异表达, 说明柑橘中同样有 CAMTA 参与了对盐胁迫的响应, 具体的耐盐分子机制还有待于进一步研究 (Xie et al., 2018)。Büyük 等 (2019) 研究了菜豆抗性品种和敏感型品种中 CAMTA 在盐胁迫下的表达, qPCR 结果表明几乎所有 CAMTA 在两个品种间差异表达, 据此推断这类基因在盐胁迫下的应激响应中发挥作用。

### 4.3 CAMTA/SR 与生物胁迫

#### 4.3.1 CAMTA/SR 参与植物对病原体的防御

生物胁迫同样是影响植物生长发育的重要因素, 植物应对病原体对自身影响的过程中进化出了双层先天免疫防御系统 (Chisholm et al., 2006; Jones & Dangel, 2006), 分别为病原体/微生物相关分子模式 (pathogen-associated molecular patterns, PAMPs) 触发免疫 (PAMP-triggered immunity, PTI) 和效应触发免疫 (effector-triggered immunity, ETI)。SA 在植物的先天免疫防御以及系统获得性抗性 (systemic acquired resistance, SAR) 中扮演重要角色 (Vlot et al., 2009; An & Mou, 2011),  $Ca^{2+}$  在植物防御信号通路中也有着不可缺少的作用 (Lecourieux et al., 2006), 许多研究表明

*CAMTA/SR* 对生物胁迫有响应, 尤其对 *AtCAMTA3/SR1* 的研究较多, 且发现其对病原体防御起到负调控作用, 同时很多调控与 SA 相关。

研究发现, 拟南芥 *atcamta3/sr1* 突变体能够自发诱导植物免疫反应, *atcamta3/sr1* 表现出的多为组成型抗病表型, 如生长受到抑制、叶片黄化、抗病相关基因的组成型表达和抗病性增强等 (Galon et al., 2008; Du et al., 2009)。在 *atcamta3/sr1* 突变体中 SA 过量积累, 当其过量表达 SA 降解酶基因 *NahG* 或敲除对 SA 合成起正向调控作用的 *ICS1* 或 *PAD4*, 都可以消除植株的上述抗病表型, 说明这些抗病相关表型的出现都与 SA 的过量积累有关 (Du et al., 2009; 曾后清 等, 2015)。Du 等 (2009) 在拟南芥 *AtCAMTA3/SR1* 的 CaMBD 的氨基酸序列做了 3 处突变 cM1、cM2 和 cM3, 其中 cM1 与 CaM 绑定, 结果发现 cM2 和 cM3 中抗病相关基因 *PRs* 和 SA 信号基因的表达比 *atcamta3/sr1* 中的低, 但明显高于野生型, 可以看出, 没有与 CaM 结合活性的突变体在功能上受到损害, 说明 *AtCAMTA3/SR1* 与  $Ca^{2+}$ /CaM 的结合对植物防御反应的产生十分重要。

*EDS1* (*enhanced disease susceptibility 1*) 是 SA 介导的信号通路上游的免疫调节因子, 对 SA 介导的防御反应起正向调控作用 (Falk et al., 1999)。ChIP 试验证明了 *AtCAMTA3/SR1* 可以直接与 *EDS1* 启动子区域的 CGCG-box 结合, 使 *EDS1* 的表达受到抑制, 进而使 SA 含量降低, 影响到对 *Pst* DC3000 的抗性 (Du et al., 2009)。Nie 等 (2012) 通过 EMSA 和 ChIP 试验证明了 *AtCAMTA3/SR1* 与同样正向调控 SA 介导的防御反应的 *NDR1* (*NON-RACE-SPECIFIC DISEASE RESISTANCE 1*) 结合 (Century et al., 1997), 并且参与调控植物对白粉病菌 (*Golovinomyces cichoracearum*) 的抗病过程。当给拟南芥 6 种 *CAMTA/SR* 单突变体接种核盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 后, *atcamta3/sr1* 突变体对核盘菌的抗病性比野生型和其他突变体更强, 且 *BAK1* 和 *JIN1* 表达量明显高于野生型, 而且这两个基因启动子包含 CGCG 顺式作用元件, *CAMTA3/SR1* 可能是通过调控这两个基因来调控对核盘菌的抗性 (Rahman et al., 2016a)。Rahman 等 (2016b) 给 *atcamta3/sr1* 接种水稻黄单胞菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*), 其 *EDS1*、*CBP60g* 和 *NDR1* 的表达量明显增加, 说明这些基因也可能是 *AtCAMTA3/SR1* 的靶基因, 以此来参与 *AtCAMTA3/SR1* 对 *Xoo* 的非宿主抗性的调控。Yuan 等 (2018) 的 Affymetrix 微阵列分析结果表明 *AtCAMTA3/SR1* 对大多数 PTI、ETI、SA 和 JA 介导的信号通路的免疫相关基因存在负调控作用。此前 Rahman 等 (2016a) 发现 *camta3/sr1* 接种核盘菌后 SA、JA 和乙烯防御信号通路一些相关基因表达量明显升高。EMSA 和 ChIP 试验也进一步证明了 *AtCAMTA3/SR1* 与靶基因启动子区的 CGCG-box 相互作用, 在平衡植物生长和免疫中发挥作用, 而这似乎也说明了 Rahman 等 (2016b) 提出的靶基因的转录调控可能是 *AtCAMTA/SR* 的主要作用。徐雅静 (2019) 通过 EMSA 和启动子活性的 LUC 报告分析确定了 *CBP60g* 是 *AtCAMTA3/SR1* 的直接作用靶标, 而 *SARD1* 可能受其间接调控; 进一步给 *camta3/sr1* 接种核盘菌和 *Xoo*, 发现 *CBP60g* 和 *SARD1* 正向调控两种菌的抗性; 对 SA 通路中关键基因的突变体同样进行接种, 分析得出 SA 也参与了 *CAMTA3/SR1* 对核盘菌抗性的调控。

系统获得性抗性 (SAR) 是植物受到病原菌侵染后在远离侵染点的部位还能产生防御反应, 从而增强对病原体的抵抗力的一种机制, 这其中需要信号分子 SA 的参与 (Malamy et al., 1990; Grant & Lamb, 2006; Mishina & Zeier, 2007)。Jing 等 (2011) 通过一种高通量的 SAR 筛选体系进行大规模的正向遗传学筛选, 得到了 1 个有明显 SAR 缺陷的突变体并命名为 *camta3-3D*, 此外该突变体还表现出对病原体的敏感性增强, *AtCAMTA3/SR1* 过表达植株与该突变体表型相同, 对病原体也更加敏感, 这更进一步证明了 *AtCAMTA3/SR1* 在病原体防御中起负调控作用, 而且还参与调控 SAR。*EDR2* (*enhanced disease resistance 2*) 在植物体内参与调控抗白粉病的关键基因, 而且同样涉及到



SA 信号通路, 在拟南芥中该基因突变增强了植株对白粉病的抗性 (Tang et al., 2005)。Nie 等 (2012) 通过遗传学的方法在筛选 *edr2* 抑制子突变体的过程中, 发现了可以抑制 *edr2* 各种表型的抑制子 *sr1-4D*, 其为显性突变体, 是 *AtCAMTA3/SR1* 的功能获得性突变体, 其突变区域在 *AtCAMTA3/SR1* 的 CaMBD。通过接种不同菌株发现, *sr1-4D* 突变体对多种病原菌的抗性增强, SA 积累也较少。而且 *sr1-4D* 和 *camta3-3D* 的突变位点相同, 都是 *AtCAMTA3/SR1* 上的 C 突变为 T, 使得该基因 IQ 基序的 855 位的 1 个丙氨酸 (Ala-855) 突变为缬氨酸 (Jing et al., 2011; 荆贝贝, 2012; Nie et al., 2012)。但是为什么这个位点的突变会使突变体抗性增强尚不清楚。此外, Nie 等 (2012) 提出, 虽然 *sr1-4D* 使 *edr2* 抗病表型受到抑制, 但是 *AtCAMTA3/SR1* 与 *EDR2* 并不存在直接调控, 或许还有 SA 信号通路的参与。Jing 等 (2011) 和 Nie 等 (2012) 的研究证实了 CAMTA3/SR1 在植物 SAR 中有重要作用, 但是如何调控 SAR 尚不清楚。

哌啶酸 (Pipelicolic, Pip) 和 N-羟基哌啶酸 (N-hydroxypipelicolic acid, NHP) 参与调控植物 SAR (Návarová et al., 2012; Chen et al., 2018)、ALD1 (AGD2-like defense response protein1) 和 FMO1 (flavin-dependent-monooxygenase 1), 是 Pip 和 NHP 生物合成的关键催化酶, 植物受病原菌侵染后, 这两种酶会被诱导而强烈表达 (Bernsdorff et al., 2016)。Kim 等 (2013) 的研究表明, 拟南芥 CAMTA1、CAMTA2 和 CAMTA3 抑制 SA 的合成和免疫基因的表达, 在 *camta1 camta2 camta3* 三重突变体中, *ICS1* 被高度诱导表达, 同时 SA 大量积累而且抗病能力增强。与 Du 等 (2009) 对 *AtCAMTA3/SR1* 的研究一致, Kim 等 (2013) 研究发现, 拟南芥 CAMTA1、CAMTA2 和 CAMTA3 都可以抑制 *ICS1* 的表达并且使 *CBP60g*、*EDS1* 和 *PAD4* 等正向调控 *ICS1* 的基因表达受到抑制。Huang 等 (2020) 通过对拟南芥 *camta1 camta2 camta3* 三重突变体进行正向遗传筛选, 鉴定到 1 个细胞周期蛋白依赖性激酶 CDK8 (cyclin-dependent kinase 8), 发现 *CDK8* 的突变部分抑制了该三重突变体的矮小表型及其介导的自身免疫; 此外, 在未感染的条件下, SA 的生物合成基因如 *ICS1* 和 *EDS5* 的表达在 *cdk8* 中显著下调, 这表明 CDK8 正向调节 SA 稳态和 SAR。Sun 等 (2020) 通过 ChIP 试验也证明了 *CBP60g* 是 *AtCAMTA3/SR1* 的直接靶基因, *atcamta3/sr1* 的自身免疫被 *sard1 cbp60g* 双突变体和 NHP 合成缺陷突变体 *ald1* 和 *fmo1* 所抑制。通过筛选 *camta1 camta2 camta3* 三重突变体的抑制子, 得到了各种阻断 SA 或 NHP 生物合成或信号传导的突变体, 这些突变体几乎可以完全抑制 *camta1 camta2 camta3* 三重突变体的自身免疫。Kim 等 (2020) 研究发现, 拟南芥被病原体侵染后, *CAMTA1*、*CAMTA2* 和 *CAMTA3* 的功能被抑制, *CBP60g* 和 *SARD1* 表达量升高, 从而诱导 *ICS1*、*ALD1* 和 *FMO1* 的表达并促进 SA、Pip 和 NHP 的生物合成, 最终导致防御基因诱导表达; 另外, Pip/NHP 被输送到远端未受感染的叶片, 导致 NPR1 蛋白水平升高, 细胞对低内源 SA 敏感度提高, 同时诱导 NPR1 介导的 *ICS1*、*ALD1* 和 *FMO1* 的表达, 促进 SA、Pip 和 NHP 的生物合成和 SAR 的启动。

植物的自身免疫受体包括模式识别受体 (pattern recognition receptors, PRRs) 和细胞内的核苷酸结合的富含亮氨酸重复序列 (nucleotide binding-leucine-rich repeat, NLR) 受体, 植物的免疫系统 PTI 和 ETI 分别由 PRRs 和 NLR 激活 (Boller & Felix, 2009; Dangl et al., 2013; Jones et al., 2016)。Jacob 等 (2018) 对 *camta3-D* 突变体的 RNA-seq 数据表明, CAMTA/SR 参与了 PTI 和 ETI 的初级转录反应, 并且与 PRRs 和 NLR 介导的抗病途径密切相关, 而且确定了 CAMTA/SR 是这两条信号通路的早期交汇点, 而这可能使 CAMTA/SR 成为病原菌的靶点。此前 Lolle 等 (2017) 研究得出 *camta3* 会激活 NLR, 导致宿主植物细胞的死亡, 而 Jacob 等 (2018) 发现, NLR 对 CAMTA/SR 的调控进一步表明了该家族在植物先天免疫中的重要性。许多研究将 NLR 与自身免疫联系起来 (Bonardi et al., 2011; Zhang et al., 2012; 邢苗苗 等, 2019)。Lolle 等 (2017) 构建了 108 个显性抑制 (dominant-negative)

NLR (DN-NLR) 突变体, 其中包含 *atcamta3/sr1* 突变体, 并对不同突变体的自身免疫抑制进行筛选, 发现了两个可以保卫 CAMTA3 的 NLR-DSC1 (dominant suppressor of CAMTA3 1) 和 DSC2, DSC1 和 DSC2 可以抑制 *atcamta3/sr1* 突变体的自身免疫。

除了在拟南芥中有 CAMTA/SR 参与的对病原体防御的研究报道以外, 其他植物中也有较多研究。水稻中 *AtCAMTA3/SR1* 同源基因 *OsCBT* 的缺失明显抑制水稻生长, 但是突变体植株对水稻黄单胞菌和稻瘟菌的抗性增强, 这说明 *OsCBT* 同样是 1 个应对病原体防御的负调控因子 (Koo et al., 2009)。李小辉 (2014) 发现灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 和 *Pst* DC3000 侵染番茄后 *SISR*s 被诱导表达。Li 等 (2014) 通过 VIGS 技术诱导 *SISR1* 和 *SISR3L* 沉默, 结果发现沉默植株对灰霉菌和 *Pst* DC3000 的抗性增强, 与 *atcamta3/sr1* 突变体可以自发诱导活性氧产生 (Galon et al., 2008) 一样, 这两种沉默植株也可以自发诱导  $H_2O_2$  积累, 同时还发现防御相关基因表达量升高。王悦琳 (2013) 发现在被叶锈菌 (*Puccinia triticina*) 侵染的小麦叶片中 *TaCAMTA4* 表达量明显降低, 推断该基因可能在小麦抵抗叶锈菌侵染过程中起负调控作用, 牛笑南 (2015) 通过 BSMV-VIGS 沉默小麦 *TaCAMTA4* 后发现, 沉默植株的叶片上叶锈菌小种 165 的生长发育受到抑制, 叶锈菌小种 260 引起的 HR (hypersensitive reaction) 死亡面积减小, 这进一步证明了该基因在小麦抵抗叶锈菌侵染的过程中起负调控作用; 通过转录测序后对差异表达基因进行 GO 分析和 Pathway 分析发现, *TaCAMTA4* 的沉默也影响了抗叶锈菌相关基因的表达。Rahman 等 (2016a) 发现在油菜中 *BnCAMTA3A1* 和 *BnCAMTA3C1* 在被核盘菌侵染早期被显著诱导表达。Li 等 (2019) 在陆地棉中得到 1 个黄萎病抗性基因 *GhDSC1*, 将其在拟南芥中表达后发现在拟南芥中响应黄萎病与 JA 信号通路相关基因的表达与 *GhCAMTA3* 的表达模式相似, 说明 *DSC1* 和 *CAMTA3* 在拟南芥对黄萎病的响应中存在协同效应。Chang 等 (2020) 通过 RNA 测序以及 ChIP 等方法证明 MeCAMTA3 通过调控 *cassava-Xam* 相互作用过程中的多种免疫应答和广泛的转录重组负调控植物对木薯细菌性枯萎病的抗性。

既然 *AtCAMTA3/SR1* 对病原体防御起到负调控作用, 那植物在受到病原体侵害时如何消除这种负调控, 然后形成有效的防御作用。Zhang 等 (2014) 通过 CytoTrap 双杂交筛选到 1 个与 *AtCAMTA3/SR1* 互作蛋白 SR1IP1 (SR1 interaction protein 1), 过表达 *SR1IP1* 会使植株对病原体的抗性增强, 进一步研究表明 SR1IP1 是 1 个基于 cullin 3 的 E3 泛素连接酶, 在受到病原体入侵时, 它可以调节 *AtCAMTA3/SR1* 的泛素化和降解, 这都说明该基因是植物防御的正调控因子, 但是这条降解途径如何被激活还不清楚。

#### 4.3.2 CAMTA/SR 参与植物对虫害的防御

Qiu 等 (2012) 发现拟南芥 *atcamta/sr1* 突变体更容易受到食草动物的伤害。当植物受到食草动物伤害时, 防御激素 JA 含量会升高 (Howe & Jander, 2008), 但是在 *atcamta/sr1* 中却发现 JA 含量降低, SA 含量升高 (Qiu et al., 2012), 此前有研究表明 JA 和 SA 之间可以相互协同也有拮抗作用 (Glazebrook, 2005; Beckers & Spoel, 2006; Thaler et al., 2012), 因此 Qiu 等 (2012) 认为可能是 *AtCAMTA3/SR1* 通过调控内源 SA 含量调节 JA 的生物合成。

硫代葡萄糖苷 (glucosinolate, GS) 是一种存在于植物体中与植物病虫害关系密切的物质。也有研究发现  $Ca^{2+}$  与 CaM 和 GS 代谢相关 (Levy et al., 2005; Miao & Zentgraf, 2007; 王军伟 等, 2019)。Laluk 等 (2012) 发现在 *atcamta3/sr1* 中几种与 GS 代谢相关基因表达量明显降低, 可以看出 *AtCAMTA3/SR1* 在硫代葡萄糖苷代谢中有着重要作用。

## 5 有关 CAMTA/SR 的其他研究

植物激素信号调控网络是植物在应对环境变化过程中的重要调控机制, *CAMTA/SR* 在发挥作用时涉及到 SA、JA 和乙烯相关的信号通路, 说明 *CAMTA/SR* 在激素信号响应过程中有着重要作用。BZR1 (brassinazole resistant 1) 和 BZR2 是参与 BRs 介导的信号通路以及调节植物生长发育的转录因子 (He et al., 2002; Ryu et al., 2010; Sun et al., 2010; Yu et al., 2011)。Wang 等 (2013) 在分析拟南芥 BR 信号通路关键组分时鉴定到 AtCAMTA5 可能是 BZR1 的互作蛋白。AtCAMTA5 可以调控 *CBF2* 的表达, 而 *CBF2* 又是 BZR1 和 BZR2 的靶基因 (Wang et al., 2013; Li et al., 2017), 这说明 AtCAMTA5 可能参与 BR 介导的信号通路。

蛋白磷酸化是调控植物生长发育以及应对多种应激反应的一种的翻译后修饰。Lü 等 (2014) 通过对二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon*) 幼苗叶片进行大规模磷酸化蛋白质组分析, 得到了 58 个磷酸化转录因子, 其中有 3 个显著表达的 CAMTA/SR。此前 Jones 等 (2009) 通过质谱法在 AtCAMTA/SR 中也有鉴定到磷酸化位点, 这说明 CAMTA/SR 功能的发挥可能还与蛋白的磷酸化修饰相关。

热处理是一种常见的提高果蔬抗冷性的采后处理方法 (Wang et al., 2012)。王海波等 (2018) 发现, 香蕉经热处理后 3 h 内 *MaCAMTA3* 表达迅速增加, 7 °C 下其表达先下降后上升再降低, 经热处理后再低温贮藏, 其表达基本都比对照高, 这说明 *MaCAMTA3* 可能在热处理诱导香蕉产生抗冷性的过程中发挥着作用。褚桂花 (2015) 报道番茄 *SISR4* 对果实软化以及贮藏性有影响, 推断这类基因可能在果实采后贮藏中有一定作用。

Tokizawa 等 (2015) 发现, 拟南芥根系在 *ALMT1* (*Aluminum-activated malate transporter 1*) 作用下可以分泌苹果酸盐来保护自身不受铝毒伤害, AtCAMTA2 可以正向激活 *AtALMT1*, 说明 AtCAMTA2 可能有助于植物减少铝毒对自身的伤害。Kakar 等 (2018) 发现, 在镉胁迫后烟草叶片中有 4 个 *CAMTA* 显著表达, 根中有 7 个表达, 还有 1 个在根中显著下调。Pant 等 (2018) 发现棉花 *GhCAMTA2A.2* 和 *GhCAMTA7A* 的表达与棉纤维强度成正相关, 说明它们可能参与纤维发育。霍智慧 (2015) 克隆了紫花苜蓿的 *MsCAMTA1* 并进行遗传转化, 为在紫花苜蓿中的功能研究奠定了基础。昌燕李和韦运谢 (2020) 从木薯中克隆到 1 个 *MeCAMTA*, 并进行了生物信息学分析, 以期能够进一步探究该基因在木薯中的功能。随着不同物种 *CAMTA/SR* 不断鉴定, 对其功能的研究也将更为深入。

## 6 总结与展望

综上所述, CAMTA/SR 家族对多种逆境以及激素都存在响应, 其功能丰富而且有很大应用价值。

目前在许多物种中都鉴定到了 *CAMTA/SR*。参考模式植物拟南芥的研究, 或许其他物种的 *CAMTA/SR* 之间也存在功能冗余或者需要协调发挥作用, 这些尚不清楚, 可以通过构建多重突变体等其他技术手段来进一步研究它们的功能。SR1IP1 是植物抗病过程中参与 AtCAMTA3/SR1 泛素化降解的蛋白, 在其他胁迫下 SR1IP1 是否仍能降解以及是否存在其他降解 CAMTA/SR 的过程尚不清楚, 对 CAMTA/SR 其他蛋白翻译后修饰如磷酸化等在逆境中的作用也有待于深入研究。许多物种的 *CAMTA/SR* 成员对 ABA 有响应, 虽然与 *CAMTA/SR* 相结合的顺式作用元件与 ABA 响应元件相似, 但是 *CAMTA/SR* 是否参与 ABA 的信号转导还没有直接证据。目前已经通过测序鉴定出了许多可能

受 CAMTA/SR 调控的靶基因, 但是不同环境下具体的调控机制还需进一步深入研究, 以便更好地明确 CAMTA/SR 的作用。CAMTA/SR 与其他蛋白之间的互作研究以及对 CAMTA/SR 上游的探究有助于构建一个 CAMTA/SR 介导的信号转导调控网络。目前的研究可以看出该家族在抗病和抗逆过程中都有着极为重要的作用。可以通过基因编辑等技术手段进行物种改良, 获得优良的抗病、抗逆品种, 在番茄中已经有研究表明 *SISR4* 参与了果实软化, 但是其中的调控机理还有待于进一步研究, 是否与其他基因存在功能冗余亦不清楚; 在油菜、菜薹、番茄、柑橘和香蕉等作物中都有研究表明该基因家族对逆境的响应, 但是具体的信号通路尚不清楚。

## References

- Ali E, Raza M A, Cai M, Hussain N, Shahzad A N, Hussain M, Ali M, Bukhari S A H, Sun P. 2020. Calmodulin-binding transcription activator (CAMTA) genes family: genome-wide survey and phylogenetic analysis in flax (*Linum usitatissimum*). *PLoS ONE*, 15 (7): e0236454.
- Aloni R, Aloni E, Langhans M, Ullrich C I. 2006. Role of auxin in regulating *Arabidopsis* flower development. *Planta*, 223 (2): 315 - 328.
- An C, Mou Z L. 2011. Salicylic acid and its function in plant immunity. *Journal of Integrative Plant Biology*, 53 (6): 412 - 428.
- Aravind L, Koonin E V. 1999. Gleaning non-trivial structural, functional and evolutionary information about proteins by iterative database searches. *Journal of Molecular Biology*, 287 (5): 1023 - 1040.
- Bähler M, Rhoads A. 2002. Calmodulin signaling via the IQ motif. *FEBS Letters*, 513 (1): 107 - 113.
- Barbazuk W B, Fu Y, McGinnis K M. 2008. Genome-wide analyses of alternative splicing in plants: opportunities and challenges. *Genome Research*, 18 (9): 1381 - 1392.
- Beckers G J, Spoel S H. 2006. Fine-tuning plant defence signalling: salicylate versus jasmonate. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 8 (1): 1 - 10.
- Benn G, Bjornson M, Ke H Y, De Souza A, Balmond E I, Shaw J T, Dehesh K. 2016. Plastidial metabolite MEcPP induces a transcriptionally centered stress-response hub via the transcription factor CAMTA3. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113 (31): 8855 - 8860.
- Benn G, Wang C Q, Hicks D R, Stein J, Guthrie C, Dehesh K. 2014. A key general stress response motif is regulated non-uniformly by CAMTA transcription factors. *The Plant Journal*, 80 (1): 82 - 92.
- Bernsdorff F, Doring A C, Gruner K, Schuck S, Brautigam A, Zeier J. 2016. Pipecolic acid orchestrates plant systemic acquired resistance and defense priming via salicylic acid-dependent and -independent pathways. *The Plant Cell*, 28 (1): 102 - 129.
- Bjornson M, Benn G, Song X S, Comai L, Franz A K, Dandekar A M, Drakakaki G, Dehesh K. 2014. Distinct roles for mitogen-activated protein kinase signaling and CALMODULIN-BINDING TRANSCRIPTIONAL ACTIVATOR3 in regulating the peak time and amplitude of the plant general stress response. *Plant Physiology*, 166 (2): 988 - 996.
- Boller T, Felix G. 2009. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology*, 60: 379 - 406.
- Bonardi V, Tang S J, Stallmann A, Roberts M, Cherkis K, Dangl J L. 2011. Expanded functions for a family of plant intracellular immune receptors beyond specific recognition of pathogen effectors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108 (39): 16463 - 16468.
- Bouché N, Scharlat A, Snedden W, Bouchez D, Fromm H. 2002. A novel family of calmodulin-binding transcription activators in multicellular organisms. *The Journal of Biological Chemistry*, 277 (24): 21851 - 21861.
- Büyük I, İlhan E, Sener D, Özsoy A U, Aras S. 2019. Genome-wide identification of *CAMTA* gene family members in *Phaseolus vulgaris* L. and their expression profiling during salt stress. *Molecular Biology Reports*, 46 (3): 2721 - 2732.
- Century K S, Shapiro A D, Repetti P P, Dahlbeck D, Holub E, Staskawicz B J. 1997. *NDRI*, a pathogen-induced component required for *Arabidopsis* disease resistance. *Science*, 278 (5345): 1963 - 1965.
- Chang Y L, Bai Y J, Wei Y X, Shi H T. 2020. CAMTA3 negatively regulates disease resistance through modulating immune response and extensive

- transcriptional reprogramming in cassava. *Tree Physiology*, tpa0093.
- Chang Yan-li, Wei Yun-xie. 2020. Cloning and prokaryotic expression of *MeCAMTA* gene in cassava. *Molecular Plant Breeding*, 18 (3): 744 - 750.
- 昌燕李, 韦运谢. 2020. 木薯 *MeCAMTA* 基因的克隆与原核表达. *分子植物育种*, 18 (3): 744 - 750.
- Chen Y C, Holmes E C, Rajniak J, Kim J G, Tang S, Fischer C R, Mudgett M B, Sattely E S. 2018. *N*-hydroxy-pipecolic acid is a mobile metabolite that induces systemic disease resistance in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115 (21): E4920 - E4929.
- Chen Y T, Mao W W, Liu T, Feng Q Q, Li L, Li B B. 2020. Genome editing as a versatile tool to improve horticultural crop qualities. *Horticultural Plant Journal*, 6 (6): 372 - 384.
- Chinnusamy V, Zhu J H, Zhu J K. 2007. Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends in Plant Science*, 12 (10): 444 - 451.
- Chisholm S T, Coaker G, Day B, Staskawicz B J. 2006. Host-microbe interactions: shaping the evolution of the plant immune response. *Cell*, 124 (4): 803 - 814.
- Choe S, Dilkes B P, Fujioka S, Takatsuto S, Sakurai A, Feldmann K A. 1998. The *DWF4* gene of *Arabidopsis* encodes a cytochrome P450 that mediates multiple 22 $\alpha$ -hydroxylation steps in brassinosteroid biosynthesis. *The Plant Cell*, 10 (2): 231 - 243.
- Choi M S, Kim M C, Yoo J H, Moon B C, Koo S C, Park B O, Lee J H, Koo Y D, Han H J, Lee S Y, Chung W S, Lim C O, Cho M J. 2005. Isolation of a calmodulin-binding transcription factor from rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Biology Chemistry*, 280 (49): 40820 - 40831.
- Chu Gui-hua. 2015. Cloning and functional research of tomato SR/CAMTA family gene *SISR4* [M. D. Dissertation]. Chongqing: Chongqing University. (in Chinese)
- 褚桂花. 2015. 番茄 SR/CAMTA 转录因子家族基因 *SISR4* 的克隆与功能研究 [硕士论文]. 重庆: 重庆大学.
- Chung H Y, Fujioka S, Choe S, Lee S, Lee Y H, Baek N I, Chung I S. 2010. Simultaneous suppression of three genes related to brassinosteroid (BR) biosynthesis altered campesterol and BR contents, and led to a dwarf phenotype in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Reports*, 29 (4): 397 - 402.
- da Costa e Silva O. 1994. CG-1, a parsley light-induced DNA-binding protein. *Plant Molecular Biology*, 25 (5): 921 - 924.
- Dangl J L, Horvath D M, Staskawicz B J. 2013. Pivoting the plant immune system from dissection to deployment. *Science*, 341 (6147): 746 - 751.
- Dodd A N, Kudla J, Sanders D. 2010. The language of calcium signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 61 (1): 593 - 620.
- Doherty C J, Van Buskirk H A, Myers S J, Thomashow M F. 2009. Roles for *Arabidopsis* CAMTA transcription factors in cold-regulated gene expression and freezing tolerance. *The Plant Cell*, 21 (3): 972 - 984.
- Du L Q, Ali G S, Simons K A, Hou J, Yang T, Reddy A S, Poovaiah B W. 2009. Ca<sup>2+</sup>/calmodulin regulates salicylic-acid-mediated plant immunity. *Nature*, 457 (7233): 1154 - 1158.
- Falk A, Feys B J, Frost L N, Jones J D, Daniels M J, Parker J E. 1999. *EDSI*, an essential component of *R* gene-mediated disease resistance in *Arabidopsis* has homology to eukaryotic lipases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96 (6): 3292 - 3297.
- Filichkin S, Priest H D, Megraw M, Mockler T C. 2015. Alternative splicing in plants: directing traffic at the crossroads of adaptation and environmental stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 24: 125 - 135.
- Finkler A, Kaplan B, Fromm H. 2007. Ca<sup>2+</sup>-responsive *cis*-elements in plants. *Plant Signaling & Behavior*, (1): 17 - 19.
- Galon Y, Aloni R, Nachmias D, Snir O, Feldmesser E, Scrase-Field S, Boyce J M, Bouche N, Knight M R, Fromm H. 2010. Calmodulin-binding transcription activator 1 mediates auxin signaling and responds to stresses in *Arabidopsis*. *Planta*, 232 (1): 165 - 178.
- Galon Y, Nave R, Boyce J M, Nachmias D, Knight M R, Fromm H. 2008. Calmodulin-binding transcription activator (CAMTA) 3 mediates biotic defense responses in *Arabidopsis*. *FEBS Letters*, 582 (6): 943 - 948.
- Glazebrook J. 2005. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 43: 205 - 227.
- Grant M, Lamb C. 2006. Systemic immunity. *Current Opinion in Plant Biology*, 9 (4): 414 - 420.
- He J X, Gendron J M, Yang Y, Li J, Wang Z Y. 2002. The GSK3-like kinase BIN2 phosphorylates and destabilizes BZR1, a positive regulator of the brassinosteroid signaling pathway in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99

- (15): 10185 - 10190.
- Hobo T, Asada M, Koyama Y, Hattori T. 1999. ACGT-containing abscisic acid response element (ABRE) and coupling element 3 (CE3) are functionally equivalent. *The Plant Journal*, 19 (6): 679 - 689.
- Howe G A, Jander G. 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 41 - 66.
- Hu R, Wang Z, Wu P, Tang J, Hou X L. 2015. Identification and abiotic stress analysis of calmodulin-binding transcription activator/signal responsive genes in non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *chinensis* Makino). *Plant Omics Journal*, 8 (2): 141 - 147.
- Hu Rong. 2015. Characterization and functional analysis of BcCAMTA transcription factor family in non-heading Chinese cabbage[M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 胡 荣. 2015. 不结球白菜 BcCAMTA 转录因子家族鉴定和功能分析[硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Huang W J, Wang Y R, Li X, Zhang Y L. 2020. Biosynthesis and regulation of salicylic acid and N-hydroxyphenylacetic acid in plant immunity. *Molecular Plant*, 13 (1): 31 - 41.
- Huo Zhi-hui. 2015. Study on cloning of *MsCAMTA1* gene and alfalfa transformation[M. D. Dissertation]. Harbin: Harbin Normal University. (in Chinese)
- 霍智慧. 2015. 紫花苜蓿 *MsCAMTA1* 基因的克隆及遗传转化研究[硕士论文]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学.
- Ikura M, Osawa M, Ames J B. 2002. The role of calcium-binding proteins in the control of transcription: structure to function. *Bioessays*, 24 (7): 625 - 636.
- Jacob F, Kracher B, Mine A, Seyfferth C, Blanvillain-Baufume S, Parker J E, Tsuda K, Schulze-Lefert P, Maekawa T. 2018. A dominant-interfering *camta3* mutation compromises primary transcriptional outputs mediated by both cell surface and intracellular immune receptors in *Arabidopsis thaliana*. *The New Phytologist*, 217 (4): 1667 - 1680.
- Jing B B, Xu S H, Xu M, Li Y, Li S X, Ding J M, Zhang Y L. 2011. Brush and spray: a high-throughput systemic acquired resistance assay suitable for large-scale genetic screening. *Plant Physiology*, 157 (3): 973 - 980.
- Jing Bei-bei. 2012. Brush and Spray: A high throughput systemic acquired resistance assay suitable for large-scale genetic screening[Ph. D. Dissertation]. Beijing: China Agricultural University. (in Chinese)
- 荆贝贝. 2012. 一种高通量的拟南芥系统获得性抗性检测方法的建立和应用[博士论文]. 北京: 中国农业大学.
- Jones A M, MacLean D, Studholme D J, Serna-Sanz A, Andreasson E, Rathjen J P, Peck S C. 2009. Phosphoproteomic analysis of nuclei-enriched fractions from *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Proteomics*, 72 (3): 439 - 451.
- Jones J D, Dangl J L. 2006. The plant immune system. *Nature*, 444 (7117): 323 - 329.
- Jones J D, Vance R E, Dangl J L. 2016. Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals. *Science*, 354: 6316.
- Kakar K U, Nawaz Z, Cui Z, Cao P, Jin J, Shu Q, Ren X. 2018. Evolutionary and expression analysis of CAMTA gene family in *Nicotiana tabacum* yielded insights into their origin, expansion and stress responses. *Scientific Reports*, 8 (1): 10322.
- Kaplan B, Davydov O, Knight H, Galon Y, Knight M R, Fluhr R, Fromm H. 2006. Rapid transcriptome changes induced by cytosolic  $Ca^{2+}$  transients reveal ABRE-related sequences as  $Ca^{2+}$ -responsive cis elements in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 18 (10): 2733 - 2748.
- Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, Takahashi F, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2017. Different cold-signaling pathways function in the responses to rapid and gradual decreases in temperature. *The Plant Cell*, 29 (4): 760 - 774.
- Kim S M, Suh J P, Lee C K, Lee J H, Kim Y G, Jena K K. 2014. QTL mapping and development of candidate gene-derived DNA markers associated with seedling cold tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Genetics and Genomics*, 289 (3): 333 - 343.
- Kim Y S, An C F, Park S, Gilmour S J, Wang L, Renna L, Brandizzi F, Grumet R, Thomashow M F. 2017. CAMTA-mediated regulation of salicylic acid immunity pathway genes in *Arabidopsis* exposed to low temperature and pathogen infection. *The Plant Cell*, 29 (10): 2465 - 2477.
- Kim Y, Gilmour S J, Chao L M, Park S, Thomashow M F. 2020. *Arabidopsis* CAMTA transcription factors regulate pipecolic acid biosynthesis and priming of immunity genes. *Molecular Plant*, 13 (1): 157 - 168.
- Kim Y, Park S, Gilmour S J, Thomashow M F. 2013. Roles of CAMTA transcription factors and salicylic acid in configuring the low-temperature transcriptome and freezing tolerance of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 75 (3): 364 - 376.
- Kimura S, Higashino Y, Kitao Y, Masuda T, Urade R. 2015. Expression and characterization of protein disulfide isomerase family proteins in bread

- wheat. *BMC Plant Biology*, 15: 73.
- Klee H J, Giovannoni J J. 2011. Genetics and control of tomato fruit ripening and quality attributes. *Annual Review of Genetics*, 45: 41 - 59.
- Koo S C, Choi M S, Chun H J, Shin D B, Park B S, Kim Y H, Park H M, Seo H S, Song J T, Kang K Y, Yun D J, Chung W S, Cho M J, Kim M C. 2009. The calmodulin-binding transcription factor OsCBT suppresses defense responses to pathogens in rice. *Molecular and Cells*, 27 (5): 563 - 570.
- Kültz D. 2005. Molecular and evolutionary basis of the cellular stress response. *Annual Review of Physiology*, 67: 225 - 257.
- Laluk K, Prasad K V, Savchenko T, Celesnik H, Dehesh K, Levy M, Mitchell-Olds T, Reddy A S. 2012. The calmodulin-binding transcription factor SIGNAL RESPONSIVE1 is a novel regulator of glucosinolate metabolism and herbivory tolerance in *Arabidopsis*. *Plant & Cell Physiology*, 53 (12): 2008 - 2015.
- Lecourieux D, Ranjeva R, Pugin A. 2006. Calcium in plant defence-signalling pathways. *The New Phytologist*, 171 (2): 249 - 269.
- Lee H G, Seo P J. 2015. The MYB96-HHP module integrates cold and abscisic acid signaling to activate the CBF-COR pathway in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 82 (6): 962 - 977.
- Levy M, Wang Q, Kaspi R, Parrella M P, Abel S. 2005. *Arabidopsis* IQD1, a novel calmodulin-binding nuclear protein, stimulates glucosinolate accumulation and plant defense. *The Plant Journal*, 43 (1): 79 - 96.
- Li H, Ye K Y, Shi Y T, Cheng J K, Zhang X Y, Yang S H. 2017. BZR1 Positively regulates freezing tolerance via CBF-Dependent and CBF-independent pathways in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 10 (4): 545 - 559.
- Li Hui-zi. 2019. Roles and mechanisms of SIGLRs- and SiCaMs-regulated cold tolerance in tomato [Ph. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- 李卉梓. 2019. SIGLRs 和 SiCaMs 在调控番茄低温抗性中的机制研究 [博士论文]. 杭州: 浙江大学.
- Li J S, Yang H B, Peer W A, Richter G, Blakeslee J, Bandyopadhyay A, Titapiwantakun B, Undurraga S, Khodakovskaya M, Richards E L, Krizek B, Murphy A S, Gilroy S, Gaxiola R. 2005. *Arabidopsis* H<sup>+</sup>-PPase AVP1 regulates auxin-mediated organ development. *Science*, 310 (5745): 121 - 125.
- Li X H, Huang L, Zhang Y F, Ouyang Z G, Hong Y B, Zhang H J, Li D Y, Song F M. 2014. Tomato SR/CAMTA transcription factors SISR1 and SISR3L negatively regulate disease resistance response and SISR1L positively modulates drought stress tolerance. *BMC Plant Biology*, 14: 286.
- Li Xiao-hui. 2014. Functional analysis of mitogen-activated protein kinases, calmodulin-binding transcription activators, NADPH oxidases and S-adenosyl homocysteine hydrolases in tomato biotic and abiotic stress responses [Ph. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- 李小平. 2014. 分裂源激活蛋白二激酶、钙调蛋白结合转录因子、NADPH 氧化酶和腺苷同型半胱氨酸水解酶在番茄抗病抗逆反应中的功能研究 [博士论文]. 杭州: 浙江大学.
- Liu Dan-dan. 2016. Effects of low temperature on pollen development and associated gene expression in Chinese cabbage [M. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- 刘丹丹. 2016. 低温处理对菜心花粉发育及相关基因表达的影响 [硕士论文]. 杭州: 浙江大学.
- Liu J, Hua W, Hu Z Y, Yang H L, Zhang L, Li R J, Deng L B, Sun X C, Wang X F, Wang H Z. 2015. Natural variation in *ARF18* gene simultaneously affects seed weight and silique length in polyploid rapeseed. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112 (37): E5123 - E 5132.
- Liu J Y, Gilmour S J, Thomashow M F, Van Nocker S. 2002. Cold signalling associated with vernalization in *Arabidopsis thaliana* does not involve CBF1 or abscisic acid. *Physiologia Plant*, 114 (1): 125 - 134.
- Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, Abe H, Miura S, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 1998. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 10 (8): 1391 - 1406.
- Liu Wei, Teng Teng, Zhao Yichen, Zhao Degang. 2020. Cloning and expression analysis of *EuCML5* gene in *Eucommia ulmoides*. *Acta Horticulturae Sinica*, 47 (3): 590 - 600. (in Chinese)
- 刘 伟, 滕 腾, 赵懿琛, 赵德刚. 2020. 杜仲类钙调蛋白基因 *EuCML5* 的克隆及表达分析. *园艺学报*, 47 (3): 590 - 600.

- Llop-Tous I, Dominguez-Puigjaner E, Vendrell M. 2002. Characterization of a strawberry cDNA clone homologous to calcium-dependent protein kinases that is expressed during fruit ripening and affected by low temperature. *Journal of Experimental Botany*, 53 (378): 2283 - 2285.
- Lolle S, Greeff C, Petersen K, Roux M, Jensen M K, Bressendorff S, Rodriguez E, Somark K, Mundy J, Petersen M. 2017. Matching NLR immune receptors to autoimmunity in *camta3* mutants using antimorphic NLR alleles. *Cell Host & Microbe*, 21 (4): 518 - 529.
- López-Maury L, Marguerat S, Bahler J. 2008. Tuning gene expression to changing environments: from rapid responses to evolutionary adaptation. *Nature Reviews Genetics*, 9 (8): 583 - 593.
- Lü D W, Li X, Zhang M, Gu A Q, Zhen S M, Wang C, Li X H, Yan Y M. 2014. Large-scale phosphoproteome analysis in seedling leaves of *Brachypodium distachyon* L. *BMC Genomics*, 15 (1): 375.
- Lü Shuang-shuang. 2009. Study on regulation and mechanism of calcium on ethylene-induced muskmelon softening [Ph. D. Dissertation]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. (in Chinese)
- 吕双双. 2009. 钙调控乙烯诱导网纹甜瓜果实软化效果及其作用机制研究 [博士论文]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- Malamy J, Carr J P, Klessig D F, Raskin I. 1990. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*, 250 (4983): 1002 - 1004.
- Medina J, Catala R, Salinas J. 2011. The CBFs: three *Arabidopsis* transcription factors to cold acclimate. *Plant Science*, 180 (1): 3 - 11.
- Meer L, Mumtaz S, Labbo A M, Khan M J, Sadiq I. 2019. Genome-wide identification and expression analysis of calmodulin-binding transcription activator genes in banana under drought stress. *Scientia Horticulturae*, 244: 10 - 14.
- Miao Y, Zentgraf U. 2007. The antagonist function of *Arabidopsis* WRKY53 and ESR/ESP in leaf senescence is modulated by the jasmonic and salicylic acid equilibrium. *The Plant Cell*, 19 (3): 819 - 830.
- Mishina T E, Zeier J. 2007. Pathogen-associated molecular pattern recognition rather than development of tissue necrosis contributes to bacterial induction of systemic acquired resistance in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 50 (3): 500 - 513.
- Mitsuda N, Isono T, Sato M H. 2003. *Arabidopsis* CAMTA family proteins enhance V-PPase expression in pollen. *Plant & Cell Physiology*, 44 (10): 975 - 981.
- Miura K, Furumoto T. 2013. Cold signaling and cold response in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14 (3): 5312 - 5337.
- Miura K, Okamoto H, Okuma E, Shiba H, Kamada H, Hasegawa P M, Murata Y. 2013. *SIZ1* deficiency causes reduced stomatal aperture and enhanced drought tolerance via controlling salicylic acid-induced accumulation of reactive oxygen species in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 73 (1): 91 - 104.
- Moumeni A, Satoh K, Kondoh H, Asano T, Hosaka A, Venuprasad R, Serraj R, Kumar A, Leung H, Kikuchi S. 2011. Comparative analysis of root transcriptome profiles of two pairs of drought-tolerant and susceptible rice near-isogenic lines under different drought stress. *BMC Plant Biology*, 11: 174.
- Müller C W, Rey F A, Sodeoka M, Verdine G L, Harrison S C. 1995. Structure of the NF- $\kappa$ B p50 homodimer bound to DNA. *Nature*, 373 (6512): 311 - 317.
- Návarová H, Bernsdorff F, Doring A C, Zeier J. 2012. Pipecolic acid, an endogenous mediator of defense amplification and priming, is a critical regulator of inducible plant immunity. *Plant Cell*, 24 (12): 5123 - 5141.
- Nie H Z, Zhao C Z, Wu G H, Wu Y Y, Chen Y F, Tang D Z. 2012. SR1, a calmodulin-binding transcription factor, modulates plant defense and ethylene-induced senescence by directly regulating *NDRI* and *EIN3*. *Plant Physiology*, 158 (4): 1847 - 1859.
- Niu Xiao-nan. 2015. Study on the function of *TaCAMTA4* in the process of interaction between wheat and *Puccinia triticina* and *de novo* transcriptome analysis of *TaCAMTA4* regulated genes [M. D. Dissertation]. Baoding: Hebei Agricultural University. (in Chinese)
- 牛笑南. 2015. *TaCAMTA4* 在小麦与叶锈菌互作过程中的功能研究及其调控基因的转录组分析 [硕士论文]. 保定: 河北农业大学.
- Noman M, Jameel A, Qiang W D, Ahmad N, Liu W C, Wang F W, Li H Y. 2019. Overexpression of *GmCAMTA12* enhanced drought tolerance in *Arabidopsis* and soybean. *International Journal of Molecular Sciences*, 20 (19): 4849.
- Pandey N, Ranjan A, Pant P, Tripathi R K, Ateek F, Pandey H P, Patre U V, Sawant S V. 2013. CAMTA 1 regulates drought responses in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics*, 14: 216.
- Pant P, Iqbal Z, Pandey B K, Sawant S V. 2018. Genome-wide comparative and evolutionary analysis of Calmodulin-binding Transcription Activator



- (CAMTA) family in *Gossypium* species. *Scientific Reports*, 8 (1): 5573.
- Park C Y, Lee J H, Yoo J H, Moon B C, Choi M S, Kang Y H, Lee S M, Kim H S, Kang K Y, Chung W S, Lim C O, Cho M J. 2005. WRKY group IId transcription factors interact with calmodulin. *FEBS Letters*, 579 (6): 1545 - 1550.
- Poovaiah B W, Du L Q, Wang H Z, Yang T B. 2013. Recent advances in calcium/calmodulin-mediated signaling with an emphasis on plant-microbe interactions. *Plant Physiology*, 163 (2): 531 - 542.
- Popescu S C, Popescu G V, Bachan S, Zhang Z M, Seay M, Gerstein M, Snyder M, Dinesh-Kumar S P. 2007. Differential binding of calmodulin-related proteins to their targets revealed through high-density *Arabidopsis* protein microarrays. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (11): 4730 - 4735.
- Prasad K, Abdel-Hameed A A E, Xing D H, Reddy A S N. 2016. Global gene expression analysis using RNA-seq uncovered a new role for SR1/CAMTA3 transcription factor in salt stress. *Scientific Reports*, 6: 27021.
- Qiu Y J, Xi J, Du L Q, Suttle J C, Poovaiah B W. 2012. Coupling calcium/calmodulin-mediated signaling and herbivore-induced plant response through calmodulin-binding transcription factor AtSR1/CAMTA3. *Plant Molecular Biology*, 79 (1 - 2): 89 - 99.
- Rahman H, Xu Y P, Zhang X R, Cai X Z. 2016a. *Brassica napus* genome possesses extraordinary high number of *CAMTA* genes and *CAMTA3* contributes to PAMP triggered immunity and resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*. *Frontiers in Plant Science*, 7: 581.
- Rahman H, Yang J, Xu Y P, Munyampundu J P, Cai X Z. 2016b. Phylogeny of plant CAMTAs and role of AtCAMTAs in nonhost resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Frontiers in Plant Science*, 7: 177.
- Rhoads A R, Friedberg F. 1997. Sequence motifs for calmodulin recognition. *FASEB Journal*, 11 (5): 331 - 340.
- Riechmann J L, Ratcliffe O J. 2000. A genomic perspective on plant transcription factors. *Current Opinion in Plant Biology*, 3 (5): 423 - 434.
- Rubtsov A M, Lopina O D. 2000. Ankyrins. *FEBS Letters*, 482 (1 - 2): 1 - 5.
- Ryu H, Cho H, Kim K, Hwang I. 2010. Phosphorylation dependent nucleocytoplasmic shuttling of BES1 is a key regulatory event in brassinosteroid signaling. *Molecules and Cells*, 29 (3): 283 - 290.
- Scott I M, Clarke S M, Wood J E, Mur L A. 2004. Salicylate accumulation inhibits growth at chilling temperature in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 135 (2): 1040 - 1049.
- Sedgwick S G, Smerdon S J. 1999. The ankyrin repeat: a diversity of interactions on a common structural framework. *Trends in Biochemical Sciences*, 24 (8): 311 - 316.
- Seymour G B, Manning K, Eriksson E M, Popovich A H, King G J. 2002. Genetic identification and genomic organization of factors affecting fruit texture. *Journal of Experimental Botany*, 53 (377): 2065 - 2071.
- Shangguan L F, Wang X M, Leng X P, Liu D, Ren G H, Tao R, Zhang C Q, Fang J G. 2014. Identification and bioinformatic analysis of *signal responsive/calmodulin-binding transcription activators* gene models in *Vitis vinifera*. *Molecular Biology Reports*, 41 (5): 2937 - 2949.
- Shkolnik D, Finkler A, Pasmanik-Chor M, Fromm H. 2019. CALMODULIN-BINDING TRANSCRIPTION ACTIVATOR 6: a key regulator of Na<sup>+</sup> homeostasis during germination. *Plant Physiology*, 180 (2): 1101 - 1118.
- Sun T J, Huang J H, Xu Y, Verma V, Jing B B, Sun Y L, Ruiz Orduna A, Tian H N, Huang X C, Xia S T, Schafer L, Jetter R, Zhang Y L, Li X. 2020. Redundant CAMTA transcription factors negatively regulate the biosynthesis of salicylic acid and *N*-hydroxyproline by modulating the expression of *SARD1* and *CBP60g*. *Molecular Plant*, 13 (1): 144 - 156.
- Sun X C, Hu C X, Tan Q L, Liu J S, Liu H E. 2009. Effects of molybdenum on expression of cold-responsive genes in abscisic acid (ABA)-dependent and ABA-independent pathways in winter wheat under low-temperature stress. *Annals of Botany*, 104 (2): 345 - 356.
- Sun Y, Fan X Y, Cao D M, Tang W, He K, Zhu J Y, He J X, Bai M Y, Zhu S, Oh E, Patil S, Kim T W, Ji H, Wong W H, Rhee S Y, Wang Z Y. 2010. Integration of brassinosteroid signal transduction with the transcription network for plant growth regulation in *Arabidopsis*. *Developmental Cell*, 19 (5): 765 - 777.
- Tang D Z, Ade J, Frye C A, Innes R W. 2005. Regulation of plant defense responses in *Arabidopsis* by EDR2, a PH and START domain-containing protein. *The Plant Journal*, 44 (2): 245 - 257.
- Thaler J S, Humphrey P T, Whiteman N K. 2012. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends in Plant Science*, 17 (5): 260 - 270.
- Thomashow M F. 1999. PLANT COLD ACCLIMATION: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annual Review of Plant Physiology*

- & *Plant Molecular Biology*, 50: 571 - 599.
- Thomashow M F. 2010. Molecular basis of plant cold acclimation: insights gained from studying the CBF cold response pathway. *Plant Physiology*, 154 (2): 571 - 577.
- Tokizawa M, Kobayashi Y, Saito T, Kobayashi M, Iuchi S, Nomoto M, Tada Y, Yamamoto Y Y, Koyama H. 2015. SENSITIVE TO PROTON RHIZOTOXICITY1, CALMODULIN BINDING TRANSCRIPTION ACTIVATOR2, and other transcription factors are involved in ALUMINUM-ACTIVATED MALATE TRANSPORTER1 expression. *Plant Physiology*, 167 (3): 991 - 1003.
- Vlot A C, Dempsey D A, Klessig D F. 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, 47: 177 - 206.
- Walley J W, Coughlan S, Hudson M E, Covington M F, Kaspi R, Banu G, Harmer S L, Dehesh K. 2007. Mechanical stress induces biotic and abiotic stress responses via a novel *cis*-element. *PLoS Genetics*, 3 (10): 1800 - 1812.
- Wang C M, Shang J X, Chen Q X, Osés-Prieto J A, Bai M Y, Yang Y, Yuan M, Zhang Y L, Mu C C, Deng Z, Wei C Q, Burlingame A L, Wang Z Y, Sun Y. 2013. Identification of BZR1-interacting proteins as potential components of the brassinosteroid signaling pathway in *Arabidopsis* through tandem affinity purification. *Molecular & Cell Proteomics*, 12 (12): 3653 - 3665.
- Wang G P, Zeng H, Hu X, Zhu Y, Chen Y, Shen C, Wang H, Poovaiah B W, Du L. 2014. Identification and expression analyses of calmodulin-binding transcription activator genes in soybean. *Plant and Soil*, 386 (1 - 2): 205 - 221.
- Wang Guo-ping. 2015. Identification and expression analysis of soybean CAMTAs under stresses and functional study of *Arabidopsis* CAMTA3/SR1 in drought stress response[M. D. Dissertation]. Hangzhou: Hangzhou Normal University. (in Chinese)
- 王国平. 2015. 大豆 CAMTA 基因家族的鉴定及其对逆境的响应与拟南芥 CAMTA3/SR1 参与干旱反应的研究[硕士论文]. 杭州: 杭州师范大学.
- Wang H B, Zhang Z Q, Xu L Y, Huang X M, Pang X Q. 2012. The effect of delay between heat treatment and cold storage on alleviation of chilling injury in banana fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 92 (13): 2624 - 2629.
- Wang Hai-bo, Li Lu, Su Xin-guo, Zhang Zhao-qi, Pang Xue-qun. 2018. Role of *MaCaM* and *MaCAMTA3* genes in heat treatment-induced chilling tolerance of banana fruit. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 46 (5): 40 - 42. (in Chinese)
- 王海波, 李璐, 苏新国, 张昭其, 庞学群. 2018. *MaCaM* 和 *MaCAMTA3* 基因在热处理诱导香蕉抗冷性中的作用. *江苏农业科学*, 46 (5): 40 - 42.
- Wang Junwei, Huang Ke, Huang Yingjuan, Mao Shuxiang, Bai Aimei, Liu Mingyue, Wu Qiuyun. 2019. The research progress of transcription factors regulating glucosinolates biosynthesis in cruciferous vegetables. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (9): 1752 - 1764. (in Chinese)
- 王军伟, 黄科, 黄英娟, 毛舒香, 柏艾梅, 刘明月, 吴秋云. 2019. 十字花科蔬菜硫代葡萄糖苷合成相关转录因子调控研究进展. *园艺学报*, 46 (9): 1752 - 1764.
- Wang Qing-qing. 2013. Role of *Brassica napus* CAMTA1 protein in response to cold stress[M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Normal University. (in Chinese)
- 王晴晴. 2013. 油菜 CAMTA1 参与冷胁迫应答的功能研究[硕士论文]. 武汉: 华中师范大学.
- Wang Wen-ya. 2004. The regulation mechanism of calcium on ethylene biosynthesis and signal transduction and its effect on fruit softening in tomato[Ph. D. Dissertation]. Beijing: China Agricultural University. (in Chinese)
- 王文雅. 2004. 钙对番茄乙烯生物合成和信号转导的调控机理及果实软化的影响[博士论文]. 北京: 中国农业大学.
- Wang Yue-lin. 2013. Cloning and expression of a calmodulin interacting protein *TaCAMTA4* gene in the interaction process between wheat and *Puccinia triticina*[M. D. Dissertation]. Baoding: Hebei Agricultural University. (in Chinese)
- 王悦琳. 2013. 小麦与叶锈菌互作过程中 CaM 靶蛋白 *TaCAMTA4* 基因的克隆及表达分析[硕士论文]. 保定: 河北农业大学.
- Wei M, Xu X M, Li C H. 2017. Identification and expression of CAMTA genes in *Populus trichocarpa* under biotic and abiotic stress. *Scientific Reports*, 7 (1): 17910.
- Xiao Y M, Savchenko T, Baidoo E E, Chehab W E, Hayden D M, Tolstikov V, Corwin J A, Kliebenstein D J, Keasling J D, Dehesh K. 2012. Retrograde signaling by the plastidial metabolite *MEcPP* regulates expression of nuclear stress-response genes. *Cell*, 149 (7): 1525 - 1535.
- Xie R J, Pan X T, Zhang J, Ma Y Y, He S L, Zheng Y Q, Ma Y T. 2018. Effect of salt-stress on gene expression in citrus roots revealed by RNA-seq.

- Functional & Integrative Genomics, 18 (2): 155 - 173.
- Xing Miaomiao, Liu Xing, Kong Congcong, Yang Limei, Zhuang Mu, Zhang Yangyong, Wang Yong, Fang Zhiyuan, Lü Honghao. 2019. Whole-genome identification and evolutionary analysis of cabbage NLR family genes and their expression profiles in response to various disease stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (4): 723 - 737. (in Chinese)
- 邢苗苗, 刘 星, 孔枳枳, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 王 勇, 方智远, 吕红豪. 2019. 甘蓝 NLR 家族全基因组鉴定、进化分析及在不同病害胁迫下的表达分析. *园艺学报*, 46 (4): 723 - 737.
- Xu Ya-jing. 2019. Functions and molecular mechanisms of CAMTA3 in regulating plant resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [M. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- 徐雅静. 2019. CAMTA3 对植物抗核盘菌及水稻白叶枯病菌的调控功能及机制分析 [硕士论文]. 杭州: 浙江大学.
- Yamasaki K, Kigawa T, Seki M, Shinozaki K, Yokoyama S. 2013. DNA-binding domains of plant-specific transcription factors: structure, function, and evolution. *Trends in Plant Science*, 18 (5): 267 - 276.
- Yang T B, Peng H, Whitaker B D, Conway W S. 2012. Characterization of a calcium/calmodulin-regulated SR/CAMTA gene family during tomato fruit development and ripening. *BMC Plant Biology*, 12: 19.
- Yang T B, Poovaiah B W. 2000. An early ethylene up-regulated gene encoding a calmodulin-binding protein involved in plant senescence and death. *The Journal of Biological Chemistry*, 275 (49): 38467 - 38473.
- Yang T B, Poovaiah B W. 2002. A calmodulin-binding/CGCG box DNA-binding protein family involved in multiple signaling pathways in plants. *The Journal of Biological Chemistry*, 277 (47): 45049 - 45058.
- Yang Y J, Sun T, Xu L Q, Pi E, Wang S, Wang H Z, Shen C J. 2015. Genome-wide identification of CAMTA gene family members in *Medicago truncatula* and their expression during root nodule symbiosis and hormone treatments. *Frontiers in Plant Science*, 6: 459.
- Yu X F, Li L, Zola J, Aluru M, Ye H X, Foudree A, Guo H Q, Anderson S, Aluru S, Liu P, Rodermeil S, Yin Y H. 2011. A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 65 (4): 634 - 646.
- Yuan P G, Du L Q, Poovaiah B W. 2018. Ca<sup>2+</sup>/Calmodulin-Dependent AtSR1/CAMTA3 plays critical roles in balancing plant growth and immunity. *International Journal of Molecular Sciences*, 19 (6): 1764.
- Yue R Q, Lu C X, Sun T, Peng T T, Han X H, Qi J S, Yan S F, Tie S G. 2015. Identification and expression profiling analysis of calmodulin-binding transcription activator genes in maize (*Zea mays* L.) under abiotic and biotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 6: 576.
- Zeng Hou-qing, Wang Guo-ping, Wang Hui-zhong, Lin Jin-xing, Du Li-qun. 2015. Functions of calmodlin-binding transcription activators (CAMTAs) in plants. *Plant Physiology Journal*, 51 (5): 633 - 641. (in Chinese)
- 曾后清, 王国平, 王慧中, 林金星, 杜立群. 2015. 植物钙调素结合转录因子 CAMTA/SR 功能的研究进展. *植物生理学报*, 51 (5): 633 - 641.
- Zhang J, Pan X T, Ge T, Yi S L, Lv Q, Zheng Y Q, Ma Y Y, Liu X G, Xie R J. 2018. Genome-wide identification of citrus CAMTA genes and their expression analysis under stress and hormone treatments. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 943: 331 - 340.
- Zhang Jing. 2019. Identification and functional analysis of citrus CAMTA genes [M. D. Dissertation]. Chongqing: Southwest University. (in Chinese)
- 张 静. 2019. 柑橘 CAMTA 基因家族的鉴定与功能的初步研究 [硕士论文]. 重庆: 西南大学.
- Zhang L, Du L Q, Shen C J, Yang Y J, Poovaiah B W. 2014. Regulation of plant immunity through ubiquitin-mediated modulation of Ca<sup>2+</sup>-calmodulin-AtSR1/CAMTA3 signaling. *The Plant Journal*, 78 (2): 269 - 281.
- Zhang Z B, Wu Y L, Gao M H, Zhang J, Kong Q, Liu Y Y, Ba H P, Zhou J M, Zhang Y L. 2012. Disruption of PAMP-induced MAP kinase cascade by a *Pseudomonas syringae* effector activates plant immunity mediated by the NB-LRR protein SUMM2. *Cell Host & Microbe*, 11 (3): 253 - 263.
- Zhou N, Tootle T L, Tsui F, Klessig D F, Glazebrook J. 1998. PAD4 functions upstream from salicylic acid to control defense responses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 10 (6): 1021 - 1030.