



## 研究论文

### Research Article

# 红掌钙结合蛋白基因 *AaCBP1* 的克隆与低温诱导特性分析

刘晓静<sup>✉</sup>, 田丹青<sup>✉</sup>, 潘晓韵<sup>✉</sup>, 葛亚英<sup>✉</sup>, 王炜勇<sup>✉</sup>, 潘刚敏<sup>✉</sup>, 郁永明<sup>✉</sup>

浙江省农业科学院花卉研究开发中心, 杭州, 311202

✉ 通讯作者: yuyongm@163.com; ✉ 作者

分子植物育种, 2013 年, 第 11 卷, 第 7 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2013.11.0007

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

刘晓静等, 2013, 红掌钙结合蛋白基因 *AaCBP1* 的克隆与低温诱导特性分析, 分子植物育种 (online), 11(7): 1042-1046 (doi: 10.5376/mpb.cn.2013.11.0007)

引用格式(英文):

Liu et al., 2013, Molecular Cloning of Calcium-binding Protein *AaCBP1* Gene and Its Expression Under Cold Stress in *Anthurium*, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding), 11(7): 1042-1046 (doi: 10.5376/mpb.cn.2013.11.0007)

**摘要** 钙结合蛋白广泛参与植物多种非生物逆境过程。本研究以红掌 ‘Alabama’ 为材料, 采用 PCR 法, 克隆了 1 个红掌钙结合蛋白基因 *AaCBP1* (GenBank: KC907407), 基因片段长度为 663 bp, 编码 220 个氨基酸, 具有典型的钙结合保守域。通过氨基酸序列比对结果发现, 与红掌 *AaCBP1* 同源性较高的是蓖麻的钙结合蛋白, 相似度在 46% 左右。采用 RT-PCR 方法分析了 *AaCBP1* 在低温下的表达模式, 结果发现 *AaCBP1* 有明显的低温诱导特性, 在低温处理 3 h 表达量就有明显升高。研究表明 *AaCBP1* 基因在红掌低温胁迫响应中具有重要作用, 可为红掌抗寒分子育种奠定重要基础。

**关键词** 红掌; 钙结合蛋白; CBP; 克隆; 低温

## Molecular Cloning of Calcium-binding Protein *AaCBP1* Gene and Its Expression Under Cold Stress in *Anthurium*

Liu Xiaojing<sup>✉</sup>, Tian Danqing<sup>✉</sup>, Pan Xiaoyun<sup>✉</sup>, Ge Yaying<sup>✉</sup>, Wang Weiyong<sup>✉</sup>, Pan Gangmin<sup>✉</sup>, Yu Yongming<sup>✉</sup>

Research and Development Center of Flower, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou, 311202, P.R. China

✉ Corresponding author, yuyongm@163.com; ✉ Authors

**Abstract** Calcium-binding proteins are involved in various abiotic stresses. In this study, *Anthurium* plants ‘Alabama’ were used as experimental materials. Using PCR method, we cloned a Calcium-binding protein gene from *Anthurium* leaves, named *AaCBP1* (KC907407). The length of gene fragment is 663 bp, coding 220 amino acids. Predicted *AaCBP1* protein had a typical calcium binding domain. Multiple gene sequence alignment indicated that *Anthurium* *AaCBP1* show high similarity to a Calcium-binding protein of *Ricinus*, about 46% identical. RT-PCR was used to analysis its expression models under low temperature. The results showed that *AaCBP1* was induced by low temperature, and it was significantly induced by cold at 3 h. This study contributes to the function of *AaCBP1* gene in cold stress response, and lay foundation for plant molecular breeding of cold resistance in *Anthurium*.

**Keywords** *Anthurium*; Calcium-binding protein; CBP; Cloning; Cold stress

### 研究背景

红掌 (*Anthurium andraeanum*) 是近年来全球发展较快、需求量较大的高档盆花和切花花卉。红掌原产热带, 对温度较为敏感。在生产流通的各个环节中, 红掌极易遭受低温冷害, 导致植株生长停止,

叶片黄化和苞片着色不正常等(田丹青等, 2011), 严重影响红掌盆花和切花品质。低温是限制红掌生长发育的重要逆境因子, 如何提高红掌的低温耐性已成为红掌生产和流通过程中的迫切需要解决的问题(田丹青等, 2012)。因此, 深入研究红掌在低温胁迫下的分子响应机制, 对于红掌生产具有十分重要的现实意义和应用价值。

钙结合蛋白是生物体中广泛存在的一类结构保守的调节蛋白。钙结合蛋白通过和  $\text{Ca}^{2+}$  结合, 并

收稿日期: 2013 年 04 月 22 日

接受日期: 2013 年 04 月 24 日

发表日期: 2013 年 05 月 08 日

基金项目: 本研究由浙江省自然科学基金(LQ12C15003)资助



与靶蛋白相互作用,调控植物细胞的发育和对外界刺激的反应。研究表明,钙结合蛋白参与多种生理过程,如基因表达,调节细胞分裂和代谢,生殖发育和细胞膜通道调控等。现在已从多种植物,如拟南芥、大麦、水稻、辣椒、甜菜、丹参和芸豆中成功克隆了钙结合蛋白基因。在拟南芥基因组中发现了50多种钙结合蛋白,其序列相似度由20%~75%不等,这些钙结合蛋白广泛参与了拟南芥的多种生理活动(Tsou et al., 2012; McCormack et al., 2005)。钙离子信号的传导是个复杂的过程,越来越多的钙结合蛋白被发现在植物应答干旱、低温、盐碱等逆境胁迫过程中具有重要作用。在水稻中,CBL基因家族含有10个成员,这10个CBL基因均有6到7个内含子,在水稻逆境防御反应中发挥关键作用(Asano et al., 2002)。在拟南芥中研究表明,CBL1基因可以响应多种非生物逆境,作为基因网络的上游调控因子,对多种逆境途径的基因转录有调节作用(Albrecht et al., 2003)。

本研究以红掌‘Alabama’为研究材料,克隆了一个红掌钙结合蛋白基因 *AaCBP1*, 我们对其核苷酸序列及编码的蛋白特征进行了分析,并对 *AaCBP1* 的低温诱导特性进行了研究。本研究初步解析了红掌钙结合蛋白基因的特点和功能,为探索红掌低温胁迫下的分子响应机理打下了良好基础,同时为红掌抗寒分子育种提供了基因资源。

## 1 结果与分析

### 1.1 红掌钙结合蛋白基因片段克隆

经过红掌 EST 序列的大规模测序,发现一个受冷胁迫诱导的钙结合蛋白,设计特异引物,多次测序确定了该基因序列。获得的基因片段长度为 663 bp,编码 220 个氨基酸(图 1)(GenBank 登录号: KC907407)。

### 1.2 红掌 *AaCBP1* 基因片段序列分析

将获得的基因片段在 Genbank 数据库中进行 BlastX 比对,发现该基因与拟南芥、蓖麻、玉米、水稻、芸豆、胡杨等的钙结合蛋白具有较高的同源性。氨基酸序列比对结果发现,同源性较高的是蓖麻(*Ricinus communis*)的钙结合蛋白,相似度在 46% 左右(图 2)。在 NCBI 进行保守域结构预测发现,结果显示 *AaCBP1* 编码的蛋白有一个植物保守的钙结合结构域,具有该结构域的蛋白可能参与植物多种防御响应(图 3)。我们把该基因命名为 *AaCBP1*。采

用 DNAMAN 对已知物种的钙结合蛋白序列进行比对和系统发育树分析,结果显示红掌 *AaCBP1* 蛋白与芸豆的钙结合蛋白亲缘分支关系较近(图 4)。

```

1 GTTGATTCTCTCTGACAGTGAAGGTA TCGGTGGATCATTTAGTGAAGAGGGCTTATGACAAATGGGACCAA
1 V D S L S D S E K V S V D H L V K R A Y D N W D Q
76 GTTATAGAGTATGATGGCAATGTGCTGTATTCCATAAGCAATAACAAGAGCACCACCAAGTCTCAACCCACA
76 V I E Y D G Q L L L D S I S N N K K H Q R S Q P T
151 AAGGGTACAAATCCAACTGTGGACAACATTTCTGCTATACCTAACCCACAAAATCTATGCTTCTGCTGCT
151 K G Y N P T V D N H F L P I P N P Q N Y Y A S V A
226 GGAGCCCAATTCACAAACAGAAAGGGCAGCAGACAACATCTGCTTCTGCTTACCCACTCTCATATATCA
76 G A Q L Q T E R A A D N T S S F L A L T T P H I S
301 TTTCTGGAAATCATCTTTCAGGAGACTGGTCAAACTCTGGAGATGGGAGCATATGATGACTTCATCTCGAG
101 F S G N H L S G D W S N S Y D V R A P D S F I D E
376 GAGATCCGGTTGAGAAGCTCAGAGATGTTAGAGCAAGAGCAATGCAAGCAAGCAAGCAAGCAAGCAAGCA
126 E I R L R S S E M L E H D D M Q N L L R S F T I G
451 GTTGGTGGGGTTTCAGCAGCAGCGTGAAGCTGTATTCTTATGTCGACTCTCCCTTAGAGTCTCAGGATGCG
151 V S G G F S S T G E A C Y S Y D R A P D S F I D E
526 GATGAATTCGGCAGGAGCGCAGCAAGCAATGGAAAGCTGTGTTGGTTGGCTTAAGCTAAAGCAGCTTTTC
176 D E F G Q E R S K S N G K A V V G W L K L K A A F
601 AGGTGGGTATCTTTGTTAGAAAAGAGCAGCAGAGAGGAGAGCAGCTGGTGGAGCTTGAT
201 R W G I F V R K R A A E R R A Q L V E L D

```

图 1 红掌钙结合蛋白基因核苷酸序列及编码的氨基酸序列  
Figure 1 *Anthurium* calcium-binding protein gene nucleotide sequence and amino acid sequence

### 1.3 红掌 *AaCBP1* 基因低温诱导特性分析

从红掌冷处理和对照样本中分别提取叶片总 RNA,反转录合成 cDNA。以获得的 cDNA 为模板,RT-PCR 检测 *AaCBP1* 在低温下的表达模式。从图 5 可以看出, *AaCBP1* 基因表达受低温诱导,在低温处理 3 h 表达量就有明显升高。而在对照植株中该基因表达稳定,不存在诱导表达。结果表明 *AaCBP1* 基因可能在红掌的低温响应过程中起重要作用。

## 2 讨论

低温等逆境是植物生长、发育的主要环境限制因素,植物经过长期生存演化形成一套感知低温信号的精细调控机制。钙结合蛋白在植物的信号转导过程中起关键作用,其相关机理的研究一直是植物生理学和细胞生物学研究的热点(毛国红等, 2004)。在拟南芥中,钙结合蛋白 CBL1 在干旱胁迫诱导下,基因的表达量上升,但在冷刺激下,基因的表达量却受到抑制, *CBL1* 基因在低温胁迫下具有负调控作用(Albrecht et al., 2003)。在玉米中,10 个 CBL 基因的低温响应特点不同,有的为诱导表达,有的则为抑制表达(Yang and Poovaiah, 2003)。在红掌中,我们克隆得到的 *AaCBP1* 基因为低温诱导表达,其对红掌的低温胁迫响应可能具有正调控作用。由于钙结合蛋白在植物中为多基因家族,在红掌中还可能

Anthurium CBP	VDSLSDSEKVSVDLHLVRAVDNWDQVIEYDGLLSDSISNNKKHQRSQPTK..GYNPTVDNHFLLPIPQPQN..YYASVAG	76
Arabidopsis CBP	LESLNHDQKISADILVRLAYENWKKALEYDGR.LLNCPLVAEKEIKSLLEPKMVAQTAPNHQQLHNQNNR.QTVQG...	331
Rice CBP	SESLDDSKLFDALVRKAYDNWMYALEYDGRKALNSKPKKKAAPTGHVETHPPLSQPASYEQRTSSASMTGSPSPAGGSG	432
Phaseolus CBP	LQSLTFPNQKMSVDSLVRKAYDNWQVVEYDGR.KVLSLNTNMKGRSLATQIMHHSDFPEQCSSAKDKVS..YVSSSEPN	110
Populus CBP	LDLSLNHNQKVSVDLHLVRAVDNWDQVIEYDGR.VLNSLANSKGGKASAAPIVDSS.YERNQYITSDQNKQQ.FTIPSEPS	437
Ricinus CBP	.....VDSVVRAYENWQVIEYDGR.VDLSLTAKNKGRALVAPIVDN..YETNHYISSNQNRQQPYISSEPG	255
Corn CBP	SESLDDSKLFDALVRKAYDNWMYALEYDGRKALNSKPKKKSASTGQVETHAPAGGPTSYQQYLSMSMPGSPSG...	426
Consensus	d vk ay nw eydg l	
Anthurium CBP	AQLQTER.....AADNTSSFLALTTPHISFS.....GNHLSGDWNSNS...	113
Arabidopsis CBP	.HQNAITYSPVPQIDYPO.FAQQHCNQLLP.SFECNVQDYNRSMSSN.....DSSSYNGEDWCPP...	390
Rice CBP	TGTDSTIGYDGNQAATQPSQ.LQSTSANVFPVYDDTFSFLPPSMLMGSDNQETGNDGMGLELGLQQAISQSSQIQPANGV	511
Phaseolus CBP	QQLQITNNYSAGPGLTDYLFGRSDSQMVGTSLTDSQISLSSSNMNYVTGENHE.....NGGNYFAGDWARP...	175
Populus CBP	PQYQAIINHPSVPLIKFP.FVRSDDNAAMTLNNEQAALSGGTDYMSVGTG.....VGDTCFFGDWSRP...	500
Ricinus CBP	PQSQAVNNHPSVPLIEFP.FVRSDDNAIMTVNNEQGLAGGMDHMSVGTG.....VGGSYFSGDWSRP...	319
Corn CBP	.GTDSDAGYVDQASATHPSQ.LQSSSANVQAPYDDTFSFLPPNMLTGSAN.....DAMGLELGLQQVTSQGGTIQIPANGV	499
Consensus		
Anthurium CBP	.....GDGRAYDFFISEEIRLRSSEMLEHDMQNLIRSFITIEVGG.....GFSSTCEACYSYVDSPLESQDADEFQGER	182
Arabidopsis CBP	.....RAAGQGLEDFISEEIRLRSSEMLEHDMQNLIRKTFGICVNTVGTQGGFGQTDSECYGYSIPYQAQIDNT.YRRER	464
Rice CBP	YDDWTRSQNGQFADDFTEDIRKSHQMLESEDMQCLLRVFSMC.....GASTSLOEDAFGFPTYMPSLPLNLFEGEGER	584
Phaseolus CBP	.....RNGQGLEDFIVAEELRLRSSEMLEHDMQNLIRKTFINAEVNMMS...ANLGHNSNESCITYSLQYEPPEMYHHSGLGDDQ	246
Populus CBP	.....RTNGLEDFIETEIRVRSSEMLEHDMQNLIRKTLGMEG..VGMGPGFVHPDEPCYSYSVQAYEPQRDQTYAQER	572
Ricinus CBP	.....RNGQGVDFIETEIRLRSSEMLEHDMQNLIRKTFGIC.....SGFGHSDEACYSYSIQAYEPQIDQAYTQGR	386
Corn CBP	YGDWPRNRDSQYDFDFTEDIRKSHQMLESEDMQCLLRVFSMC.....GASGSLPDDTFNEQSYMPSLPLNLFETER	572
Consensus	d e r s l e dmq ll g	
Anthurium CBP	SKSNCKAVVWGLKKAALRWGIFVRKKAERRAQLVELD.	221
Arabidopsis CBP	NRGSCKAVVWGLKKAALRWGIFVRKKAERRAQLVELD.	503
Rice CBP	TRSSCKAVVWGLKKAALRWGIFVRKKAERRAQLVELDD	624
Phaseolus CBP	GKFSCKAVVWGLKKAALRWGIFVRKKAERRAQLTEHN.	285
Populus CBP	GRGSKAVVWGLKKAALRWGIFVRKKAERRAQLVELD.	610
Ricinus CBP	GRGSKAVVWGLKKAALRWGIFVRKKAERRAQLVELD.	425
Corn CBP	SHSSCKAVVWGLKKAALRWGIFVRKKAERRAQLVELD	612
Consensus	kavvgwglk kaa rwgif rk aaerr q e	

图2 红掌 *AaCBP1* 编码的氨基酸序列与其它物种钙结合蛋白序列的比较

Figure 2 Sequence alignment of *Anthurium AaCBP1* amino acid sequence with calcium-binding protein of other species

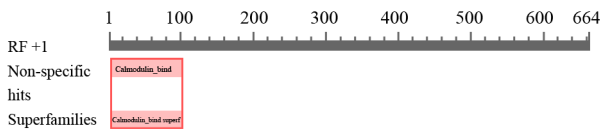


图3 *AaCBP1* 编码的蛋白的保守结构域预测

Figure 3 Conserved domain prediction of *AaCBP1* protein

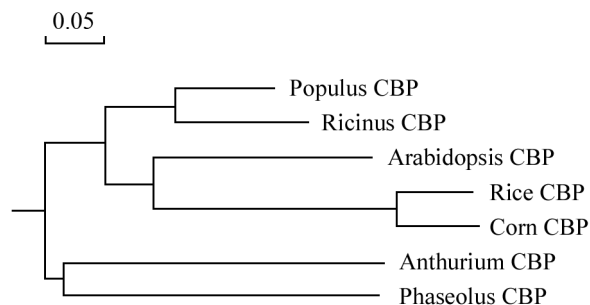


图4 红掌 *AaCBP1* 蛋白与其它物种的钙结合蛋白的系统进化树  
Figure 4 Phylogenetic tree of *Anthurium AaCBP1* and calcium-binding proteins of other species

钙结合蛋白不仅参与植物低温胁迫响应,还在植物生长发育和多种防御反应中发挥重要作用。在拟南芥中发现, CMLs 与植株的病原菌应激反应,盐胁迫等有关(Chiasson et al., 2005; Yamaguchi et al.,

2005)。钙结合蛋白 PCaP2 参与了拟南芥根毛的发育过程 (Kato et al., 2013)。在水稻和萝卜中研究发现,钙结合蛋白在植物胚轴生长和细胞分裂等生长发育过程中有重要作用(Cocucci and Negrini, 1988; Asano et al., 2002)。红掌钙结合蛋白 *AaCBP1* 参与了低温胁迫响应,其在红掌生长发育和其它逆境胁迫中的作用尚不明确,因此,深入研究红掌钙结合蛋白功能具有深远意义和较高应用价值。

## 3 材料与与方法

### 3.1 材料

红掌(*Anthurium andraeanum*) 'Alabama' 幼苗生长于浙江省农科院花卉研究开发中心温室中。大肠杆菌 DH5 $\alpha$  为浙江省农科院花卉研究开发中心实验室保存。

### 3.2 RNA 提取、基因克隆

取红掌叶片 6 $^{\circ}$ C 低温胁迫下 0, 3 h, 6 h, 12 h, 24 h 的样本,利用 Trizol (Invitrogen, USA)法提取叶片的 Total RNA。根据该试剂的说明书进行操作。紫外分光光度计测定总 RNA 230 nm、260 nm、280 nm 和 300 nm 吸收值,计算总 RNA 含量,估测其纯度。然后将 RNA 样本保存于 -80 $^{\circ}$ C 超低温冰箱中备用。

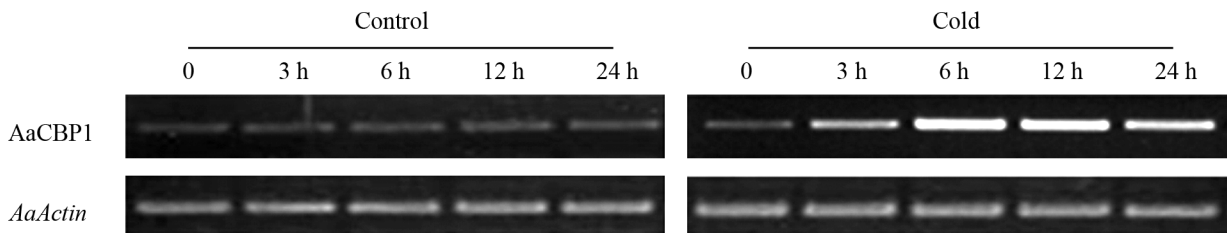


图 5 RT-PCR 分析红掌 *AaCBP1* 基因的低温诱导特性

Figure 5 RT-PCR analysis of induction of *Anthurium AaCBP1* gene expression under low temperature

利用已知的基因序列, 设计特异引物, 克隆钙结合蛋白基因片段, 把克隆得到的片段连接到 T-easy 载体, 转入大肠杆菌 DH5 $\alpha$ , 经多次测序确定基因序列。利用 NCBI、DNAMAN 等软件对核苷酸序列和编码的氨基酸序列进行分析。

### 3.3 RT-PCR 分析基因表达模式

采用 RT-PCR 分析基因的表达模式, 所用引物序列见表 1。从红掌冷处理和对照样本中分别提取总 RNA, 取 1  $\mu$ g 总 RNA 用来做反转录 (Powerscript reverse transcriptase, Clontech, CA, USA)。PCR 扩增条件为: 94  $^{\circ}$ C 预变性 4 min, 随后为特定

循环数的 94  $^{\circ}$ C 变性 30 s, 57  $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72  $^{\circ}$ C 延伸 45 s。其中, *AaCBP1* 设 27 个循环, *Actin* 设 25 个循环。最后一个循环结束后, 72  $^{\circ}$ C 再延伸 5 min。PCR 产物用 1.2 % (w/v) 的琼脂糖凝胶进行分离, EtBr 染色分析。

### 作者贡献

刘晓静是本研究的实验设计和实验研究的执行人; 刘晓静、田丹青和及潘晓韵完成数据分析, 论文初稿的写作; 葛亚英、王炜勇和潘刚敏参与实验设计, 试验结果分析; 郁永明是项目的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

表 1 RT-PCR 所用引物序列

Table 1 Primer sequences for RT-PCR

基因名称	正向引物	反向引物
Gene name	Forward primer	Reverse primer
<i>AaCBP1</i>	5'-GGTTACAATCCAACCTGTGGACAACC-3'	5'-GACTCTAAGGGAGAGTCGACATAAG-3'
<i>Actin</i>	5'-CGAAGGCCAATAGAGAGAAGATG-3'	5'-CAGGCAGCTCATAGGTCTTCTC-3'

### 致谢

本研究由浙江省自然科学基金(LQ12C15003)资助。

### 参考文献

Albrecht V., Weini S., Blazevic D., D'Angelo C., Batistic O., Kolukisaoglu U., Bock R., Schulz B., Harter K., and Kudla J., 2003, The calcium sensor CBL1 integrates plant responses to abiotic stresses, *Plant J.*, 36(4): 457-470  
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3113X.2003.01892.x>  
PMid:14617077

Asano T., Kunieda N., Omura Y., Ibe H., Kawasaki T., Takano M., Sato M., Furuhashi H., Mujin T., Takaiwa F., Wu C.Y., Tada Y.C., Satozawa T., Sakamoto M., and Shimada H., 2002, Rice SPK, a calmodulin-like domain protein kinase, is required for storage product accumulation during seed development: phosphorylation of sucrose synthase is a

possible factor, *Plant Cell*, 14(3): 619-628

<http://dx.doi.org/10.1105/tpc.010454>

PMid:11910009 PMCID:150584

Chiasson D., Ekengren S.K., Martin G.B., Dobney S.L., and Snedden W.A., 2005, Calmodulin-like proteins from *Arabidopsis* and tomato are involved in host defense against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*, *Plant Mol. Biol.*, 58(6): 887-897  
<http://dx.doi.org/10.1007/s11103-005-8395-x>  
PMid:16240180

Cocucci M., and Negrini N., 1988, Changes in the levels of calmodulin and of a calmodulin inhibitor in the early phases of radish (*Raphanus sativus* L.) seed germination -effects of ABA and fusicoccin, *Plant Physiol.*, 88(3): 910-914  
<http://dx.doi.org/10.1104/pp.88.3.910>



- PMid:16666403 PMCID:1055681
- Kato M., Aoyama T., and Maeshima M., 2013, The  $\text{Ca}^{2+}$ -binding protein PCaP2 located on the plasma membrane is involved in root hair development as a possible signal transducer, *Plant J.*, doi: 10.1111/tbj.12155 <http://dx.doi.org/10.1111/tbj.12155>
- Mao G.H., Song L.X., and Sun D.Y., Progress of study on calmodulin-binding proteins in plants, *Zhiwu Shengli Yu Fenzi Shengwu xue Xuebao (Journal of Plant Physiology and Molecular Biology)*, 30(5): 481-488 (毛国红, 宋林霞, 孙大业, 2004, 植物钙调素结合蛋白研究进展, *植物生理与分子生物学学报*, 30(5): 481-488)
- McCormack E., Tsai Y.C., and Braam J., 2005, Handling calcium signaling: Arabidopsis CaMs and CMLs, *Trends Plant Sci.*, 10(8): 383-389 <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.001> PMid:16023399
- Tian D.Q., Ge Y.Y., Pan G.M., Liu X.J., Shen X.L., and Pan X.Y., 2012, Effect of different exogenous substances on cold resistance of Anthurium, *Zhejiang Nongye Kexue (Journal of Zhejiang Agricultural Sciences)*, (8): 1142-1144 (田丹青, 葛亚英, 潘刚敏, 刘晓静, 沈晓岚, 潘晓韵, 2012, 不同外源物质处理对红掌抗寒性的影响, *浙江农业科学*, (8): 1142-1144)
- Tian D.Q., Ge Y.Y., Pan G.M., Shen X.L., He Y., Zhang Z., Liu X.J., Zhu Z.J., 2011, Morphological and physiological characteristics of different cultivars of *Anthurium andraenum* under chilling stress, *Yuanyi Xuebao (Acta Horticulturae Sinica)*, 38(6): 1173-1179 (田丹青, 葛亚英, 潘刚敏, 沈晓岚, 何勇, 张智, 刘晓静, 朱祝军, 2011, 低温胁迫对 3 个红掌品种叶片形态和生理特性的影响, *园艺学报*, 38(6): 1173-1179)
- Tsou P.L., Lee S.Y., Allen N.S., Winter-Sederoff H., and Robertson D., 2012, An ER-targeted calcium-binding peptide confers salt and drought tolerance mediated by CIPK6 in Arabidopsis, *Planta*, 235(3): 539-552 <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-011-1522-9> PMid:21971994
- Yamaguchi T., Aharon G.S., Sottosanto J.B., and Blumwald E., 2005, Vacuolar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter selectivity is regulated by calmodulin from within the vacuole in a  $\text{Ca}^{2+}$ - and pH-dependent manner, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 102(44): 16107-16112 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0504437102> PMid:16249341 PMCID:1276053
- Yang T.B., and Poovaiah B.W., 2003, Calcium/calmodulin-mediated signal network in plants, *Trends Plant Sci.*, 8(10): 505-512 <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2003.09.004> PMid:14557048