

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00875

# 植物钙感受器及其介导的逆境信号途径

郑仲仲<sup>1</sup>, 沈金秋<sup>1</sup>, 潘伟槐<sup>2</sup>, 潘建伟<sup>1</sup>

1. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004;
2. 绍兴文理学院生命科学学院, 绍兴 312000

**摘要:** 钙信号是植物生长发育和逆境响应的重要调控因子, 是植物生理与逆境生物学研究领域中的热点之一。

当植物细胞受到外界逆境刺激时, 其胞内会产生具有时空特异性的  $\text{Ca}^{2+}$  信号变化, 这种变化首先被胞内钙感受器所感知并解码, 再由钙感受器互作蛋白将信号传递到下游, 从而激活下游早期响应基因的表达或相关离子通道的活性, 最终产生特异性逆境响应。植物细胞通过感知胞内钙信号的变化如何识别来自外界不同性质或不同强度的刺激, 是近几年植物生物学家所关注的科学问题。文章主要总结了近几年在植物钙感受器研究领域中的最新进展, 包括钙依赖蛋白激酶(CDPKs)、钙调素(CaMs)、类钙调素蛋白(CMLs)、类钙调磷酸酶 B 蛋白(CBLs)及其互作蛋白激酶(CIPKs)等的结构、功能及其介导的逆境信号途径, 并提供新的见解和展望。

**关键词:** 钙信号; 钙感受器; 信号转导途径; 植物

## Calcium sensors and their stress signaling pathways in plants

ZHENG Zhong-Zhong, SHEN Jin-Qiu, PAN Wei-Huai, PAN Jian-Wei

1. College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China;
2. College of Life Sciences, Shaoxing College of Sciences and Arts, Shaoxing 312000, China

**Abstract:** Calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) signals are a core regulator of plant growth and development and responses to environmental cues and thus highlighted in plant physiological and stress biology. External stimuli trigger specifically intracellular spatial and temporal  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$  variations in plant cells. This  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$  variations will be sensed and decoded by calcium sensors and, in turn, calcium sensor interacting proteins transmit resulting signals to the downstream effectors to activate the expression of early response genes or promote ion channel activities, finally leading to specific stress responses. How the plant cell distinguishes different types or intensity of external stimuli through sensing intracellular spatial and temporal variations of  $\text{Ca}^{2+}$  signals is a scientific issue recently highlighted by plant biologists. This review summarized recent advances in the research field of plant calcium sensors, including the structural characteristics, functional roles, and stress signaling pathways of calcium-dependent protein kinases (CDPKs), calmodulins (CaMs), calmodulin-like proteins (CMLs), and calcineurin B-like proteins (CBLs) and their interacting kinases (CIPKs), and moreover provided new insights and perspectives.

收稿日期: 2012-12-19; 修回日期: 2013-03-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 31171520, 30970255 和 31000741)和浙江省自然科学基金项目(编号: R3100175 和 Y3100207)资助

作者简介: 郑仲仲, 硕士研究生, 专业方向: 植物分子遗传学。E-mail: 464633473@qq.com

通讯作者: 潘建伟, 博士, 教授, 研究方向: 植物分子遗传学。E-mail: jwpan@zjnu.cn

网络出版时间: 2013-4-24 16:38:06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20130424.1638.003.html>

**Keywords:** calcium signaling; calcium sensors; signaling pathways; plants

植物在其生长发育过程中经常会遭遇酷暑、冰冻、干旱、水涝、高盐、酸铝、重金属等非生物胁迫和病毒、细菌、真菌等病原体的生物胁迫,从而阻碍植物的生长与发育,甚至终止生命。为适应各种逆境胁迫,植物在进化过程中逐渐形成对各种逆境信号的识别与解码(Decoding)、信号转导及逆境相关基因的表达等一系列调控机制来应对不断变化的生存环境,从而使自身存活下来。钙信号(Calcium signal,  $\text{Ca}^{2+}$  signal) 是植物细胞逆境生理响应的中心调节者,作为第二信使调控植物生长发育与各种逆境响应<sup>[1]</sup>。因此,深入理解钙信号的感知、解码及其信号转导对研究植物各种逆境响应机制和作物抗逆遗传改良具有重要的理论与实践指导意义。鉴于最近几年在植物钙感受器的作用机理研究领域中已取得较大的进展,本文拟对植物钙感受器及其介导的逆境信号转导做一简要综述。

## 1 植物钙信号

特定的逆境刺激能诱导植物细胞产生具有时空特异性的  $\text{Ca}^{2+}$  信号变化,即钙签名(Calcium signatures)<sup>[2]</sup>。“钙签名”其本质上是一种化学信号密码(Signal code),对植物细胞具有特定的生物学含义。钙信号的解码过程实质上是由钙感受器或解码器(Calcium sensor 或 decoder)对钙信号变化的识别并转化为胞内的基因转录表达活性的过程(图 1)<sup>[1,3]</sup>。当植物细胞遭遇逆境时,胞内钙信号以游离  $\text{Ca}^{2+}$  的瞬时增加将外界逆境信息传递到胞内。这种瞬间增加的游离  $\text{Ca}^{2+}$  来源于胞外  $\text{Ca}^{2+}$  的输入和胞内钙库(如内质网、液泡等)的释放<sup>[4]</sup>。 $\text{Ca}^{2+}$  的输入和输出是通过膜上的转运蛋白和通道蛋白来实现的。生理学研究表明在植物细胞中存在多种钙转运蛋白,但是否存在钙通道蛋白至今仍无确切证据。动物细胞典型的钙通道类似蛋白如瞬时受体电位(Transient receptor potential, TRP)通道蛋白和 1,4,5-三磷酸肌醇受体蛋白在陆生植物中并不存在<sup>[5]</sup>,暗示高等植物在进化过程中可能丢失了这些通路,但形成了植物特异的钙信号机制,以适应植物特有的土壤固着生活方式。

最近的研究表明,非特异性阳离子通道如环核苷酸门控离子通道<sup>[6]</sup>(Cyclic nucleotide-gated ion channels, CNGCs)和类谷氨酸受体(Glutamate-like receptors, GLRs)蛋白通道<sup>[6]</sup>分别介导植物钙防御病原体信号转导和花粉管钙离子的跨质膜内流,提示非特异性阳离子通道对钙签名的形成具有重要决定作用。

根据外界刺激的性质和强度,胞内游离  $\text{Ca}^{2+}$  会呈现多种形式的变化。常见的钙信号变化有 4 种形式:钙瞬变(Calcium transient)、钙振荡(Calcium oscillation)、钙信号的空间定位(Calcium signal space orientation)和钙波(Calcium waves)<sup>[7]</sup>。这些变化通常会呈现重复振荡或成峰状活性,所增加的振幅和性状(如正弦曲线、方波)决定于外界刺激的特异性。这些复杂的  $\text{Ca}^{2+}$  信号在植物体内如何被解码并转导及其如何调控植物生长发育与逆境响应等问题是近几年来植物生理学家所关注的科学问题。

## 2 植物钙信号感受器概述

胞内钙信号的改变首先被钙感受器所感知并解码,再由钙感受器互作蛋白将信号传递到下游,从而激活下游早期响应基因的表达。其中,感受器对钙信号瞬时时空改变的感知和解码是钙信号转导途径中最关键性调控步骤。

已知高等植物具有三类钙感受器:钙依赖性蛋白激酶(Calcium-dependent protein kinases, CDPKs),钙调素(Calmodulins, CaMs)及其类钙调素蛋白(Calmodulin-like proteins, CMLs)和类钙调磷酸酶 B 蛋白(Calcineurin B-like proteins, CBLs)。这些钙感受器均含有复杂的 EF 手型结构域(EF-hand domain)。CaMs 在所有真核生物中均高度保守,而 CMLs、CDPKs 和 CBLs 是植物和一些双鞭毛生物所特有<sup>[8]</sup>。这些钙感受器按其作用模式可分为两类:(1)同时具有  $\text{Ca}^{2+}$  结合功能和蛋白激酶活性的响应型感受器(Sensor responders),这类感受器通过与  $\text{Ca}^{2+}$  结合诱导自身的构象改变来实现其功能<sup>[9]</sup>,如 CDPKs;(2)只含有  $\text{Ca}^{2+}$  结合功能的传递型感受器(Sensor-relays),这类感受器只能通过与其互作蛋白的相互作用才能调控

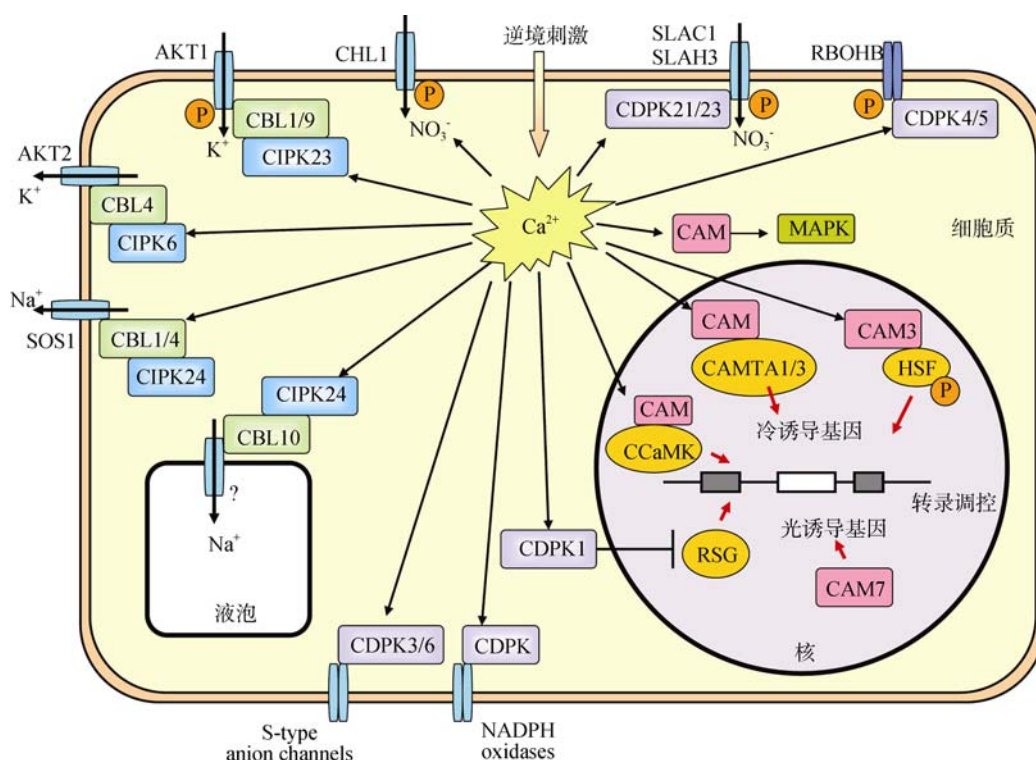


图 1 植物钙信号解码及其各类钙感受器介导的信号途径<sup>[1,3]</sup>

下游基因的表达活性, 如 CaMs/CMLs 和 CBLs, 其中, 与 CBLs 特异性互作的蛋白激酶家族被命名为 CBL 互作蛋白激酶(CBL-interacting protein kinases, CIPKs), 它们相互作用形成 CBL-CIPK 双分子传感器<sup>[10]</sup>, 是近几年来植物逆境信号转导研究的热点之一。

### 3 钙依赖型蛋白激酶 CDPKs

#### 3.1 CDPKs 基因家族

钙依赖型蛋白激酶 CDPKs 是一个多基因家族, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组中已鉴定出 34 个 *AtCDPKs* 和 8 个 *AtCRKs*<sup>[26]</sup>。在水稻(*Oryza sativa*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)中分别鉴定出 31 个和 15 个 *CDPKs*。在番茄(*Solanum lycopersicum*)、玉米(*Zea mays*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、小麦(*Triticum aestivum*)、杨树(*Populus trichocarpa*)等物种中也有 *CDPKs* 的报道。

#### 3.2 CDPKs 结构与功能

CDPKs 是一类仅依赖于  $\text{Ca}^{2+}$  而不依赖于 CaMs 的新型蛋白激酶, 由一个丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶域、一个自我抑制结构域和一个类 CaM 结构域组成。

类 CaM 结构域即为钙结合区, 含有 4 个 EF 手型结构用于结合  $\text{Ca}^{2+}$ <sup>[11]</sup>。所有 CDPK 的激酶域和类 CaM 结构域均被一个自我抑制结构域所隔开, 在胞质钙浓度静息条件下, 自我抑制结构域与激酶域互动从而抑制其激酶活性<sup>[12]</sup>。胞质  $\text{Ca}^{2+}$  浓度上升能促进  $\text{Ca}^{2+}$  与类 CaMs 结构域的 N 端结合导致构象变化, 致使激酶域的自身抑制域移位并激活激酶活性<sup>[13]</sup>, 从而导致分子内的自身磷酸化, 最终激活 CDPK 的激酶活性。

尽管 CDPKs 没有跨膜结构域, 但经脂质修饰(如 N 端豆蔻酰化和 S-酰化)后, CDPKs 能特异性地与质膜、内质网膜和过氧化物酶体膜等结合<sup>[14]</sup>。这种膜结合对 CDPKs 精细调控其结合位点附近的靶蛋白活性具有重要生物学意义。例如 *AtCDPK1* 通过磷酸化抑制内质网膜定位的  $\text{Ca}^{2+}$  泵 ACA2(Autoinhibited calcium ATPase 2)的活性, 相反, 马铃薯 *StCDPK4* 和 *StCDPK5* 通过磷酸化激活质膜 NADPH 氧化酶 RBOHB 的活性, 从而促进活性氧 ROS 的形成<sup>[15]</sup>。

#### 3.3 CDPK 介导的逆境信号途径

最近的研究表明, 植物 CDPKs 参与调控多种逆

境信号途径, 如 OsCDPK21 参与盐、ABA 的胁迫响应<sup>[16]</sup>, 而有的 CDPKs 通过调控 MAPK 介导的信号途径, 参与病原菌的响应和激活 NAPDH 氧化酶, 从而促进 ROS 的形成并启动防御反应<sup>[15]</sup>。真菌诱导因子能迅速诱导 *AtCDPK1* 的表达, 而过表达 *AtCDPK1* 则能促进水杨酸(Salicylic acid, SA)的合成并提高植株的防御能力, 表明 *AtCDPK1* 是拟南芥先天免疫系统的一个重要调控组件<sup>[17]</sup>。单一 CDPK 可参与多种信号途径, 一种逆境胁迫也可被多个 CDPKs 共同调控(图 2)。AtCDPK3 既参与调控盐胁迫响应, 也可参与调控 ABA 响应的气孔运动<sup>[14]</sup>, 但后者需要 AtCDPK6 的协同作用<sup>[18]</sup>, 只有在 *cdpk3cdpk6* 双突变体中, 在响应 ABA 或胞外钙离子时 slow(S)-型的阴离子输出通道的活性才受到显著抑制。然而, 在爪蟾(*Xenopus laevis*)卵母细胞异源系统里, slow(S)-型阴离子输出通道 SLAC1 和 SLAH3 的活性受 AtCDPK21 和 AtCDPK23 协同调控<sup>[19, 20]</sup>。

CDPKs 与各种植物激素如 ABA 和茉莉酸(JA)协同调控保卫细胞。CDPK3 和 CDPK6 协同调控 ABA 介导的气孔运动, 而 JA 介导的气孔运动只依赖于 CDPK6。这表明虽然保卫细胞的钙瞬变受 ABA 和 JA 协同诱导, 但仅 CDPK6 参与 JA 的诱导作用。值得注意的是, 在拟南芥 *cdpk6* 突变体中, 其他响应

途径如活性氧的形成仍受 JA 的诱导, 但 S-型液泡阴离子通道活性却特异性地抑制, 导致 *cdpk6* 突变体未能关闭气孔<sup>[21]</sup>。CDPKs 通过调控 ABA 信号途径来影响保卫细胞的生理功能。例如 CDPK4、CDPK11 和 CDPK32 相互作用并磷酸化 ABA 响应的 bZIP 转录因子如 ABF1 和 ABF4<sup>[22, 23]</sup>。这一研究表明植物 CDPKs 通过调控 ABA 信号转导途径来提高植物对干旱和盐等非生物胁迫的抗性或耐性(图 2)<sup>[24]</sup>。烟草中, 在响应赤霉素(GA)时, NtCDPK1 磷酸化转录激活因子 RSG(Repression of shoot growth)的第 114 位丝氨酸, 磷酸化的 RSG 再与 14-3-3 蛋白结合, 导致 RSG 从核中转移至胞质中, 最终抑制 RSG 的转录激活功能<sup>[25]</sup>。综上所述, CDPKs 是植物激素和逆境胁迫信号途径中的重要调控节点。

## 4 钙调素与类钙调素蛋白(CaMs/CMLs)

### 4.1 CaMs/CMLs 基因家族

CaMs 是由一类进化上保守的小基因家族编码。拟南芥有 7 个同源基因编码 4 类钙调蛋白亚基(CaM1/4; CaM2/3/5; CaM6; CaM7), 它们之间仅相差 1~5 个氨基酸<sup>[27]</sup>。而拟南芥 CMLs 由 50 个同源基因编码。在水稻中发现 5 个 *CaMs*(*CaM1-1*, *1-2*, *1-3*, *2*, *3*)和 32 个 *CML* 基因(*OsCML1-32*)<sup>[28]</sup>, 在烟草中发

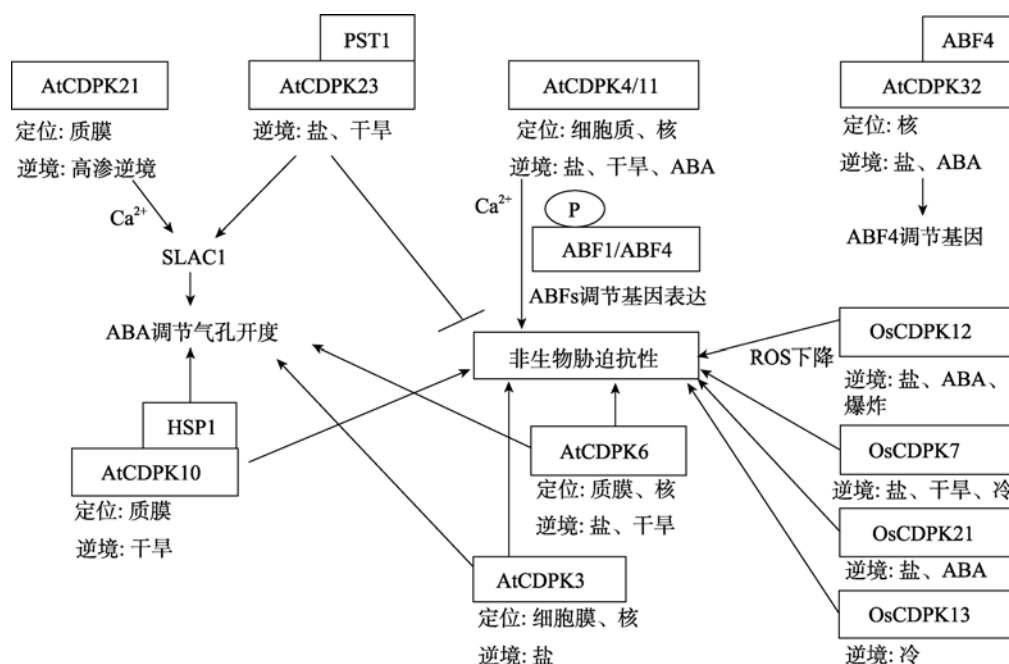


图 2 CDPKs 介导的逆境信号途径<sup>[26]</sup>



现 13 个(*NtCaM1-13*)<sup>[29]</sup>, 马铃薯中 8 个(*PCaM1-8*)<sup>[30]</sup>, 大豆(*Glycine max*)中 5 个(*SCaM1-5*), 在小麦、玉米等植物中也有报道。

#### 4.2 CaMs/CML 结构与功能

钙调素 CaMs 是一类分布最广、具有重要生物学功能的  $\text{Ca}^{2+}$  受体蛋白。CaMs 自身没有激酶活性, 必须通过结合  $\text{Ca}^{2+}$  形成  $\text{Ca}^{2+}$ -CaM 复合体, 才能诱导分子构象发生改变从而激活下游各类靶蛋白<sup>[31]</sup>, 因此, 这类蛋白属于传递型感受器。与典型的 CaM 相比, CMLs 含有不同数量的 EF 手型<sup>[27]</sup>。大部分 CMLs 均为胞质蛋白, 仅有小部分 CMLs 经脂质修饰后与膜结合。如液泡定位的 AtCML15 参与调控  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白 AtNHX1 的活性<sup>[32]</sup>, 而叶绿体定位的 CMLs 在二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)装配过程中起作用<sup>[33]</sup>。

#### 4.3 CaMs/CMLs 介导的逆境信号途径

植物含有多种 CaM 依赖型蛋白激酶(Calmodulin dependent protein kinases, CaMKs), 通过与特异的 CaM 结合从而激活或增强其自身活性。尤其在某些植物中, 含有具有双重调控功能的  $\text{Ca}^{2+}$ /CaM 依赖型蛋白激酶 (Calcium/calmodulin dependent protein kinases, CCaMKs)<sup>[34]</sup>, 这类蛋白激酶既有 CaM 结合域又有一个类似视锥蛋白的  $\text{Ca}^{2+}$  结合域<sup>[35]</sup>。一些质膜和细胞质的类受体蛋白激酶也通过与  $\text{Ca}^{2+}$ /CaM 的互作来激活其活性。如拟南芥在冷胁迫下, AtCRLK1 (Calcium/calmodulin-regulated receptor-like kinase1) 通过与  $\text{Ca}^{2+}$ /CaM 互作激活 MAPK 的信号途径<sup>[36]</sup>, 从而调控植株的冷胁迫响应。植物热激响应信号受 CaM3 的调控, CaM3 激活 CBK3(CaM-binding protein kinase 3)从而磷酸化热休克转录因子 HSF1a (Heat-shock transcription factor A1a), 最终激活热休克蛋白的表达和热激响应<sup>[37]</sup>。此外, CaM 依赖型蛋白磷酸酶 PP7 的过表达同样也增强了热休克蛋白的表达和耐热性<sup>[38]</sup>。这些研究结果表明, CBK3 和 PP7 分别通过磷酸化和去磷酸化控制热休克转录因子 HSF 的活性, 从而调控植物热激耐热性, 但 CaM3 与 CBK3 或 PP7 的结合与分离的分子机理仍有待于进一步研究。

此外, CaMs 也可直接与某些特异的转录因子结合来调控下游基因的表达活性。目前已知有 90 多种

蛋白如 bZIP、WRKY 和 MYB 等转录因子家族中的某些成员既含有 DNA 结合域又能与 CaMs/CMLs 互作<sup>[39-41]</sup>。因此, 把这类转录因子称之为钙调素结合转录激活因子 (Calmodulin binding transcription activators, CAMTAs)。CAMTAs 通过与 CaMs 直接互作来调控植物激素及受逆境信号调控的下游基因的表达<sup>[42]</sup>。例如 CaM 通过激活 CAMTA3 抑制水杨酸 SA 合成负调控因子 EDS1(Enhanced disease susceptibility 1)的转录, 从而提高植株 SA 水平和对病原体的免疫力<sup>[40]</sup>。CaM7 是一个特例, 其本身具有转录因子活性。过表达 *CaM7* 促进了光诱导基因的转录表达, 从而影响植物光形态建成<sup>[43]</sup>。另外, 有些 CAMTAs 如 AtNIG1(NaCl-inducible gene) 和 SUB1(Short under blue light)受  $\text{Ca}^{2+}$  的直接调控<sup>[44,45]</sup>。这些研究结果表明,  $\text{Ca}^{2+}$ /CaMs 对下游信号转导途径中的关键基因的转录调控是植物  $\text{Ca}^{2+}$  解码中的重要环节。AtMAPK8(Mitogen-activated protein kinase 8)参与调控植株受伤后的活性氧形成, 但它的激活既需 CaMs 的结合又需 MAPKK3 的磷酸化作用<sup>[46]</sup>。更有趣的是, CaMs 本身可能具有 MAPK 阻遏蛋白活性, 因为多个 MAPK 磷酸酶(MAPK phosphatases, MKPs)已被鉴定为 CaM 结合蛋白, 其活性受  $\text{Ca}^{2+}$  调控<sup>[47]</sup>。这些研究为真核细胞的两个主要信号系统 MAPK 级联反应和  $\text{Ca}^{2+}$ /CaM 信号途径之间的联系提供了最直接的证据。蛋白质微阵列分析表明某些 CDPKs 和 CIPKs 也特异性地与 CaMs/CMLs 互作<sup>[39]</sup>。 $\text{Ca}^{2+}$ /CaMs/CMLs 同时具有正向和负向的调控机制, 表明 CaMs/CMLs 既可动态调控植物应激反应, 也可微调不同应激反应, 是植物个体适应生存环境的重要调控机制。

### 5 CBL-CIPK 信号系统

#### 5.1 CBLs 和 CIPKs 基因家族

CBLs 是一类与动物钙调磷酸酶 B 亚基(B sub-unit of calcineurin CNB)同源的植物钙感受器。CBLs 自身无酶活性, 必须与 CIPKs 互作才能完成  $\text{Ca}^{2+}$  信号的转导。有关 CBL-CIPK 信号系统的研究, 已有多个物种的 CBLs 和 CIPKs 被鉴定<sup>[48-52]</sup>(表 1), 其中大豆、大麦(*Hordeum vulgare*)和小麦是根据 EST 序列推测得到的<sup>[50]</sup>。

表 1 不同物种被鉴定的 CBLs 和 CIPKs

物种名	CBL 基因数量	CIPK 基因数量
拟南芥( <i>Arabidopsis thaliana</i> )	10	26
水稻( <i>Oryza sativa</i> )	10	31
杨树( <i>Populus</i> )	10	27
玉米( <i>Zea mays</i> )	10	43
四季豆( <i>Phaseolus vulgaris</i> )	2	5
大豆( <i>Glycine max</i> )	7	13
大麦( <i>Hordeum vulgare</i> )	9	14
小麦( <i>Triticum aestivum</i> )	11	29

## 5.2 CBLs 和 CIPKs 的结构及其互作

CBLs 具有典型的  $\text{Ca}^{2+}$  结合结构域, 即 EF-手型结构域, 但它们大多含有不同数量的 EF-手型结构。与 CaM 相比, 目前还没有鉴定出一个 CBL 是含有 4 个典型的 EF-手型, 不同数量典型的 EF-手型暗示了不同的蛋白结合不同的  $\text{Ca}^{2+}$  并促进不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度下钙信号的解码。此外, CBLs 与 CIPKs 互作可进一步调节其与钙的结合模式。AtCBL2 和 AtCBL4 的晶体结构分析显示在其游离状态时分别结合 2 个和 4 个  $\text{Ca}^{2+}$ , 但当它们与其互作激酶形成复合体时分别结合 4 个和两个  $\text{Ca}^{2+}$ <sup>[53]</sup>。因此, CBLs 的多样性是  $\text{Ca}^{2+}$  信号转导多样性的基础。

CIPKs 是植物特有的、与 CBLs 特异作用的一类丝氨酸-苏氨酸蛋白激酶。CIPKs 与 CBLs 互作是通过其 C 端的 NAF 结构域来实现的。NAF 结构域具有双重功能, 既具有 CIPK 分子内部的自我抑制作用, 又能与 CBL 特异性结合从而激活 CIPK 的酶活性<sup>[54,55]</sup>。在 NAF 结构域的旁侧, 还有一个相对保守的 PPI(Protein phosphatase interaction)结构域, 能与 2C 型蛋白磷酸酶(PP2C)特异性结合, 如 ABI1 或 AIP<sup>[56,57]</sup>。在结构上它类似于 KIN2/PAR-1/MARK 激酶亚族的激酶相关结构域 1(KA1)<sup>[58]</sup>。尽管 CIPK-PP2C 互作调控机制目前仍不清楚, 但很可能通过激酶/磷酸酶自身拮抗调控机制来实现。这些 CBLs 与 CIPKs 互作特征决定了 CBL-CIPK 信号系统的复杂性与多样性。

拟南芥 AtCBLs 蛋白定位显示 CBL 的 N 端的可变区决定它们的亚细胞定位。如 AtCBL1/4/5/9 因含 N-豆蔻酰化结构域(N-myristoylation motif)而定位于质膜上, 而 AtCBL2/3/6/10 因无 N-豆蔻酰化结构域

而定位于液泡膜<sup>[59]</sup>。GFP 融合表达显示多个 CIPKs 定位于细胞质和核质中。双分子荧光互补(BiFC)分析显示 CBL 的特异性决定 CBL-CIPK 复合体的亚细胞定位, 从而增加钙信号解码的空间特异性<sup>[59]</sup>。

在 CBL-CIPK 信号系统中, 虽然 CBLs 与 CIPKs 是特异性互作, 但目前尚不能确定的是 CBL 是否还参与调节 CIPK 以外的靶蛋白以及 CIPK 是否可以被其他钙感受器所激活。一些报道显示除 CIPKs 外, CBLs 还可与其他靶蛋白互作, 如 MTAN(5'-Methylthioadenosine nucleosidase)<sup>[60]</sup>和 PI-4K $\beta$ 1 (Phosphatidylinositol 4-OH kinase  $\beta$ 1)<sup>[61]</sup>。MTAN 的活性被钙和 CBL3 选择性地抑制, 而 PI-4K $\beta$ 1 可与 AtCBL1 互作, 但其互作的具体功能仍不清楚。除了 CBL, CIPK 也可与钙依赖的信号系统中的其他成员互作。如前面提到通过蛋白微阵列分析显示 CaMs 和 CMLs 可与 CIPKs 互作, 但目前还不清楚这种互作是否真正激活 CIPK 还是只是物理上的互作<sup>[39]</sup>。蛋白质组学分析发现, AtMAPK7 磷酸化 AtCIPK24, AtMAPK16 磷酸化 AtCIPK23<sup>[62]</sup>, 但 CIPK 的磷酸化位点仍没有被证实。

## 5.3 CBL-CIPK 介导的逆境信号转导途径

CBL-CIPK 信号系统在植物逆境信号转导中起着重要作用。目前, 对于 CBL-CIPK 的生物学功能研究主要集中在模式植物拟南芥和水稻中, 发现 CBL-CIPK 参与调控植物对高盐、低钾、高 pH、低温、干旱、ABA 等非生物胁迫的响应。有关这些逆境响应的调控机理, 国内已有较好的综述<sup>[63]</sup>, 这里不再一一累赘。

值得一提的是, 最近几年在水稻中鉴定了一些新的 CIPK 基因功能。例如植物在缺氧条件下, OsCIPK15 参与调控植物总能量和逆境感受器 SnRK1A(Snf1-related protein kinase 1)以及缺氧信号与依赖 SnRK1 的糖敏感级联反应, 从而促进糖和能量的产生使得水稻植株能在洪涝中生长<sup>[64,65]</sup>。另有研究表明, 31 个 OsCIPKs 有 20 个 OsCIPKs 受干旱、冷、盐、PEG 或 ABA 等非生物胁迫的诱导。过表达 OsCIPK3、OsCIPK12 和 OsCIPK15 可提高水稻转基因植株对冷、干旱和盐胁迫的抗性<sup>[66]</sup>。OsCIPK31::Ds 突变体研究表明, 在非生物逆境胁迫下, OsCIPK31 参与调控种子萌发和幼苗生长等发育过程<sup>[49]</sup>。此外, OsCIPK1、OsCIPK2、OsCIPK10、OsCIPK11 和

*OsCIPK12* 的表达受白叶枯病菌等生物胁迫因子的诱导<sup>[67]</sup>。随着 CBL/CIPK 信号网络胁迫应答途径的深入研究, 在其他植物如玉米<sup>[68,69]</sup>、大麦<sup>[70]</sup>、番茄<sup>[71]</sup>和胡杨(*Populus euphratica*)<sup>[72]</sup>等中也陆续鉴定了 CBLs 和 CIPKs 的生物学功能。

## 6 结语与展望

作为钙信号解码的特异性感受器, CDPKs、CaMs/CMLs 和 CBL-CIPK 分别形成特异性的复杂信号网络, 将钙签名传递到下游, 通过磷酸化机制激活或抑制靶蛋白, 从而调控离子通道或下游目标基因转录活性, 最终启动逆境响应。图 1 简要概括了钙信号及其各类钙感受器介导的信号途径。然而, 各种信号途径之间存在交叉调控(Cross regulation), 比如, CaMs 与 MAPKs 之间、CIPKs 与 MAPKs 之间、CIPKs 与 CaMs、CDPK 之间, 以及各种逆境信号途径与 ABA、ROS 等信号途径之间的交叉调控, 这些交叉调控形成了错综复杂的信号调控网络。

尽管最近几年在植物钙信号系统研究中取得长足进展, 但植物细胞如何利用这些钙感受器精确识别来自外界不同性质的刺激至今没有被彻底弄清楚。因此, 要全面解析植物细胞从识别逆境信号到逆境响应整个过程仍需要很长的道路。

## 参考文献(References):

- [1] Dodd AN, Kudla J, Sanders D. The language of calcium signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61(1): 593–620. DOI
- [2] Kudla J, Batistic O, Hashimoto K. Calcium signals: the lead currency of plant information processing. *Plant Cell*, 2010, 22(3): 541–563. DOI
- [3] Batistič O, Kudla J. Analysis of calcium signaling pathways in plants. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1820(8): 1283–1293. DOI
- [4] Allen GJ, Chu SP, Harrington CL, Schumacher K, Hoffmann T, Tang YY, Grill E, Schroeder JI. A defined range of guard cell calcium oscillation parameters encodes stomatal movements. *Nature*, 2001, 411(6841): 1053–1057. DOI
- [5] Wheeler GL, Brownlee C.  $\text{Ca}^{2+}$  signalling in plants and green algae-changing channels. *Trends Plant Sci*, 2008, 13(9): 506–514. DOI
- [6] Michard E, Lima PT, Borges F, Silva AC, Portes MT, Carvalho JE, Gilliam M, Liu LH, Obermeyer G, Feijó JA. Glutamate receptor-like genes form  $\text{Ca}^{2+}$  channels in pollen tubes and are regulated by pistil D-serine. *Science*, 2011, 332(6028): 434–437. DOI
- [7] 尚忠林, 毛国红, 孙大业. 植物细胞内钙信号的特异性. *植物生理学通讯*, 2003, 39(2): 93–100. DOI
- [8] Harper JF, Harmon A. Plants, symbiosis and parasites: a calcium signalling connection. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2005, 6(7): 555–566. DOI
- [9] Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper JF. Calcium at the crossroads of signaling. *Plant Cell*, 2002, 14(Suppl. 1): S401–S417. DOI
- [10] Hashimoto K, Kudla J. Calcium decoding mechanisms in plants. *Biochimie*, 2011, 93(12): 2054–2059. DOI
- [11] Harmon AC, Gribskov M, Harper JF. CDPKs—a kinase for every  $\text{Ca}^{2+}$  signal? *Trends Plant Sci*, 2000, 5(4): 154–159. DOI
- [12] Harper JF, Breton G, Harmon A. Decoding  $\text{Ca}^{2+}$  signals through plant protein kinases. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, 55: 263–288. DOI
- [13] Chandran V, Stollar EJ, Lindorff-Larsen K, Harper JF, Chazin WJ, Dobson CM, Luisi BF, Christodoulou J. Structure of the regulatory apparatus of a calcium-dependent protein kinase (CDPK): a novel mode of calmodulin-target recognition. *J Mol Biol*, 2006, 357(2): 400–410. DOI
- [14] Mehler N, Wurzinger B, Stael S, Hofmann-Rodrigues D, Csaszar E, Pfister B, Bayer R, Teige M. The  $\text{Ca}^{2+}$ -dependent protein kinase CPK3 is required for MAPK-independent salt-stress acclimation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2010, 63(3): 484–498. DOI
- [15] Kobayashi M, Ohura I, Kawakita K, Yokota N, Fujiwara M, Shimamoto K, Doke N, Yoshioka H. Calcium-dependent protein kinases regulate the production of reactive oxygen species by potato NADPH oxidase. *Plant Cell*, 2007, 19(3): 1065–1080. DOI
- [16] Asano T, Hakata M, Nakamura H, Aoki N, Komatsu S, Ichikawa H, Hirochika H, Ohsugi R. Functional characterisation of OsCPK21, a calcium-dependent protein kinase that confers salt tolerance in rice. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(1–2): 179–191. DOI
- [17] Coca M, San Segundo B. AtCPK1 calcium-dependent protein kinase mediates pathogen resistance in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2010, 63(3): 526–540. DOI
- [18] Mori IC, Murata Y, Yang YZ, Munemasa S, Wang YF, Andreoli S, Tiriach H, Alonso JM, Harper JF, Ecker JR. CDPKs CPK6 and CPK3 function in ABA regulation of guard cell S-type anion and  $\text{Ca}^{2+}$ -permeable channels and stomatal closure. *PLoS Biol*, 2006, 4(10): e327. DOI
- [19] Geiger D, Scherzer S, Mumm P, Marten I, Ache P, Matschi S, Liese A, Wellmann C, Al-Rasheid K, Grill E. Guard cell anion channel SLAC1 is regulated by CDPK protein kinases with distinct  $\text{Ca}^{2+}$  affinities. *Proc Natl Acad Sci*

- USA, 2010, 107(17): 8023–8028. [DOI](#)
- [20] Geiger D, Maierhofer T, Al-Rasheid KAS, Scherzer S, Mumm P, Liese A, Ache P, Wellmann C, Marten I, Grill E. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. *Sci Signal*, 2011, 4(173): ra32. [DOI](#)
- [21] Munemasa S, Hossain MA, Nakamura Y, Mori IC, Murata Y. The *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase, CPK6, functions as a positive regulator of methyl jasmonate signaling in guard cells. *Plant Physiol*, 2011, 155(1): 553–561. [DOI](#)
- [22] Choi H, Park HJ, Park JH, Kim S, Im MY, Seo HH, Kim YW, Hwang I, Kim SY. *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase AtCPK32 interacts with ABF4, a transcriptional regulator of abscisic acid-responsive gene expression, and modulates its activity. *Plant Physiol*, 2005, 139(4): 1750–1761. [DOI](#)
- [23] Zhu SY, Yu XC, Wang XJ, Zhao R, Li Y, Fan RC, Shang Y, Du SY, Wang XF, Wu FQ, Xu YH, Zhang XY, Zhang DP. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(10): 3019–3036. [DOI](#)
- [24] Uno Y, Furihata T, Abe H, Yoshida R, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(21): 11632–11637. [DOI](#)
- [25] Ishida S, Yuasa T, Nakata M, Takahashi Y. A tobacco calcium-dependent protein kinase, CDPK1, regulates the transcription factor REPRESSION OF SHOOT GROWTH in response to gibberellins. *Plant Cell*, 2008, 20(12): 3273–3288. [DOI](#)
- [26] Asano T, Hayashi N, Kikuchi S, Ohsugi R. CDPK-mediated abiotic stress signaling. *Plant Signal Behav*, 2012, 7(7): 817–821. [DOI](#)
- [27] McCormack E, Tsai YC, Braam J. Handling calcium signaling: *Arabidopsis* CaMs and CMLs. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(8): 383–389. [DOI](#)
- [28] Boonburapong B, Buaboocha T. Genome-wide identification and analyses of the rice calmodulin and related potential calcium sensor proteins. *BMC Plant Biol*, 2007, 7(1): 4. [DOI](#)
- [29] Yamakawa H, Mitsuhashi I, Ito N, Seo S, Kamada H, Ohashi Y. Transcriptionally and post-transcriptionally regulated response of 13 calmodulin genes to tobacco mosaic virus-induced cell death and wounding in tobacco plant. *Eur J Biochem*, 2001, 268(14): 3916–3929. [DOI](#)
- [30] Reddy ASN, Day IS, Narasimhulu SB, Safadi F, Reddy VS, Golovkin M, Harnly MJ. Isolation and characterization of a novel calmodulin-binding protein from potato. *J Biol Chem*, 2002, 277(6): 4206–4214. [DOI](#)
- [31] Luan S, Kudla J, Rodriguez-Concepcion M, Yalovsky S, Gruissem W. Calmodulins and calcineurin B-like proteins: calcium sensors for specific signal response coupling in plants. *Plant Cell*, 2002, 14(Suppl): S389–S400. [DOI](#)
- [32] Yamaguchi T, Aharon GS, Sottosanto JB, Blumwald E. Vacuolar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter cation selectivity is regulated by calmodulin from within the vacuole in a  $\text{Ca}^{2+}$ -and pH-dependent manner. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(44): 16107–16112. [DOI](#)
- [33] Yang T, Poovaiah B. *Arabidopsis* chloroplast chaperonin 10 is a calmodulin-binding protein. *Biochem Biophys Res Commun*, 2000, 275(2): 601–607. [DOI](#)
- [34] Singh S, Parniske M. Activation of calcium-and calmodulin-dependent protein kinase (CCaMK), the central regulator of plant root endosymbiosis. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15(4): 444–453. [DOI](#)
- [35] Zhang L, Lu YT. Calmodulin-binding protein kinases in plants. *Trends Plant Sci*, 2003, 8(3): 123–127. [DOI](#)
- [36] Yang TB, Ali GS, Yang LH, Du LQ, Reddy ASN, Poovaiah BW. Calcium/calmodulin-regulated receptor-like kinase CRLK1 interacts with MEKK1 in plants. *Plant Signal Behav*, 2010, 5(8): 991–994. [DOI](#)
- [37] Liu HT, Gao F, Li GL, Han JL, Liu DL, Sun DY, Zhou RG. The calmodulin-binding protein kinase 3 is part of heat-shock signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2008, 55(5): 760–773. [DOI](#)
- [38] Liu HT, Li GL, Chang H, Sun DY, Zhou RG, Li B. Calmodulin-binding protein phosphatase PP7 is involved in thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 2007, 30(2): 156–164. [DOI](#)
- [39] Popescu SC, Popescu GV, Bachan S, Zhang ZM, Seay M, Gerstein M, Snyder M, Dinesh-Kumar SP. Differential binding of calmodulin-related proteins to their targets revealed through high-density *Arabidopsis* protein microarrays. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(11): 4730–4735. [DOI](#)
- [40] Du LQ, Ali GS, Simons KA, Hou JG, Yang TB, Reddy ASN, Poovaiah BW.  $\text{Ca}^{2+}$ /calmodulin regulates salicylic acid-mediated plant immunity. *Nature*, 2009, 457(7233): 1154–1158. [DOI](#)
- [41] Galon Y, Nave R, Boyce JM, Nachmias D, Knight MR, Fromm H. Calmodulin-binding transcription activator



- (CAMTA) 3 mediates biotic defense responses in *Arabidopsis*. *FEBS Lett*, 2008, 582(6): 943–948. [DOI](#)
- [42] Reddy ASN, Ali GS, Celesnik H, Day IS. Coping with stresses: roles of calcium-and calcium/calmodulin-regulated gene expression. *Plant Cell*, 2011, 23(6): 2010–2032. [DOI](#)
- [43] Kushwaha R, Singh A, Chattopadhyay S. Calmodulin7 plays an important role as transcriptional regulator in *Arabidopsis* seedling development. *Plant Cell*, 2008, 20(7): 1747–1759. [DOI](#)
- [44] Guo HW, Mockler T, Duong H, Lin CT. SUB1, an *Arabidopsis* Ca<sup>2+</sup>-binding protein involved in cryptochrome and phytochrome coaction. *Science*, 2001, 291(5503): 487–490. [DOI](#)
- [45] Kim J, Kim HY. Functional analysis of a calcium-binding transcription factor involved in plant salt stress signaling. *FEBS Lett*, 2006, 580(22): 5251–5256. [DOI](#)
- [46] Takahashi F, Mizoguchi T, Yoshida R, Ichimura K, Shinozaki K. Calmodulin-dependent activation of MAP kinase for ROS homeostasis in *Arabidopsis*. *Mol Cell*, 2011, 41(6): 649–660. [DOI](#)
- [47] Lee K, Song EH, Kim HS, Yoo JH, Han HJ, Jung MS, Lee SM, Kim KE, Kim MC, Cho MJ. Regulation of MAPK phosphatase 1 (AtMKP1) by calmodulin in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2008, 283(35): 23581–23588. [DOI](#)
- [48] Weinl S, Kudla J. The CBL-CIPK Ca<sup>2+</sup>-decoding signaling network: function and perspectives. *New Phytol*, 2009, 184(3): 517–528. [DOI](#)
- [49] Piao HL, Xuan YH, Park SH, Je BI, Park SJ, Kim CM, Huang J, Wang GK, Kim MJ, Kang SM, Lee IJ, Kwon TR, Kim YH, Yeo US, Yi G, Son D, Han CD. OsCIPK31, a CBL-interacting protein kinase is involved in germination and seedling growth under abiotic stress conditions in rice plants. *Mol Cell*, 2010, 30(1): 19–27. [DOI](#)
- [50] Yu YH, Xia XL, Yin WL, Zhang HC. Comparative genomic analysis of CIPK gene family in *Arabidopsis* and *Populus*. *Plant Growth Regul*, 2007, 52(2): 101–110. [DOI](#)
- [51] Chen XF, Gu ZM, Xin DD, Hao L, Liu CJ, Huang J, Ma BJ, Zhang HS. Identification and characterization of putative CIPK genes in maize. *J Genet Genomics*, 2011, 38(2): 77–87. [DOI](#)
- [52] Hamada S, Seiki Y, Watanabe K, Ozeki T, Matsui H, Ito H. Expression and interaction of the CBLs and CIPKs from immature seeds of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Phytochemistry*, 2009, 70(4): 501–507. [DOI](#)
- [53] Akaboshi M, Hashimoto H, Ishida H, Saijo S, Koizumi N, Sato M, Shimizu T. The crystal structure of plant-specific calcium-binding protein AtCBL2 in complex with the regulatory domain of AtCIPK14. *J Mol Biol*, 2008, 377(1): 246–257. [DOI](#)
- [54] Batistić O, Kudla J. Plant calcineurin B-like proteins and their interacting protein kinases. *Biochim Biophys Acta*, 2009, 1793(6): 985–992. [DOI](#)
- [55] Albrecht V, Ritz O, Linder S, Harter K, Kudla J. The NAF domain defines a novel protein-protein interaction module conserved in Ca<sup>2+</sup>-regulated kinases. *EMBO J*, 2001, 20(5): 1051–1063. [DOI](#)
- [56] Lee SC, Lan WZ, Kim BG, Li LG, Cheong YH, Pandey GK, Lu GH, Buchanan BB, Luan S. A protein phosphorylation/dephosphorylation network regulates a plant potassium channel. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(40): 15959–15964. [DOI](#)
- [57] Ohta M, Guo Y, Halfter U, Zhu JK. A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the protein phosphatase 2C ABI2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(20): 11771–11776. [DOI](#)
- [58] Sánchez-Barrena MJ, Fujii H, Angulo I, Martínez-Ripoll M, Zhu JK, Albert A. The structure of the C-terminal domain of the protein kinase AtSOS2 bound to the calcium sensor AtSOS3. *Mol Cell*, 2007, 26(3): 427–435. [DOI](#)
- [59] Batistic O, Waadt R, Steinhorst L, Held K, Kudla J. CBL-mediated targeting of CIPKs facilitates the decoding of calcium signals emanating from distinct cellular stores. *Plant J*, 2010, 61(2): 211–222. [DOI](#)
- [60] Oh SI, Park J, Yoon S, Kim Y, Park S, Ryu M, Nam MJ, Ok SH, Kim JK, Shin JS, Kim KN. The *Arabidopsis* calcium sensor calcineurin B-like 3 inhibits the 5'-methylthioadenosine nucleosidase in a calcium-dependent manner. *Plant Physiol*, 2008, 148(4): 1883–1896. [DOI](#)
- [61] Preuss ML, Schmitz AJ, Thole JM, Bonner HK, Otegui MS, Nielsen E. A role for the RabA4b effector protein PI-4Kβ1 in polarized expansion of root hair cells in *Arabidopsis thaliana*. *J Cell Biol*, 2006, 172(7): 991–998. [DOI](#)
- [62] Popescu SC, Popescu GV, Bachan S, Zhang ZM, Gerstein M, Snyder M, Dinesh-Kumar SP. MAPK target networks in *Arabidopsis thaliana* revealed using functional protein microarrays. *Genes Dev*, 2009, 23(1): 80–92. [DOI](#)
- [63] 张俊文, 魏建华, 王宏芝, 王彦珍, 马荣才, 李瑞芬. CBL-CIPK 信号系统在植物应答逆境胁迫中的作用与机制. *自然科学进展*, 2009, 18(8): 847–856. [DOI](#)
- [64] Lee KW, Chen PW, Lu CA, Chen SA, Ho THD, Yu SM. Coordinated responses to oxygen and sugar deficiency allow rice seedlings to tolerate flooding. *Sci Signal*, 2009, 2(91): ra61. [DOI](#)
- [65] Meyer AK, Longin CF, Klose C, Hermann A. New regulator

- for energy signaling pathway in plants highlights conservation among species. *Sci Signal*, 2010, 3(119): jc5. [DOI](#)
- [66] Xiang Y, Huang YM, Xiong LZ. Characterization of stress-responsive CIPK genes in rice for stress tolerance improvement. *Plant Physiol*, 2007, 144(3): 1416–1428. [DOI](#)
- [67] 陈析丰, 顾志敏, 刘峰, 马伯军, 张红生. 生物与非生物胁迫下水稻 CIPK 基因的鉴定分析. *中国水稻科学*, 2010, 24(6): 567–574. [DOI](#)
- [68] Wang MY, Gu D, Liu TS, Wang ZQ, Guo XY, Hou W, Bai YF, Chen XP, Wang GY. Overexpression of a putative maize calcineurin B-like protein in *Arabidopsis* confers salt tolerance. *Plant Mol Biol*, 2007, 65(6): 733–746. [DOI](#)
- [69] Zhao JF, Sun ZF, Zheng J, Guo XY, Dong ZG, Huai JL, Gou MY, He JG, Jin YS, Wang JH, Wang GY. Cloning and characterization of a novel CBL-interacting protein kinase from maize. *Plant Mol Biol*, 2009, 69(6): 661–674. [DOI](#)
- [70] Li RF, Zhang JW, Wu GY, Wang HZ, Chen YJ, Wei JH. HbCIPK2, a novel CBL-interacting protein kinase from halophyte *Hordeum brevisubulatum*, confers salt and osmotic stress tolerance. *Plant Cell Environ*, 2012, 35(9): 1582–1600. [DOI](#)
- [71] Yuasa T, Ishibashi Y, Iwaya-Inoue M. A flower specific calcineurin B-like molecule (CBL)-interacting protein kinase (CIPK) homolog in tomato cultivar Micro-Tom (*Solanum lycopersicum* L.). *Am J Plant Sci*, 2012, 3(6): 753–763. [DOI](#)
- [72] Li DD, Song SY, Xia XL, Yin WL. Two CBL genes from *Populus euphratica* confer multiple stress tolerance in transgenic triploid white poplar. *Plant Cell Tiss Org*, 2012, 109(3): 1–13. [DOI](#)

## • 综合信息 •

### “吴旻人类与医学遗传奖颁奖仪式暨学术研讨会”在京举行

中国遗传学会“吴旻人类与医学遗传奖”颁奖仪式暨学术研讨会于 2013 年 6 月 12 日上午在中国医学科学院肿瘤医院环兴厅举行。

颁奖仪式由中国医学科学院副院长詹启敏主持, 中国遗传学会人类与医学遗传专业委员会主任张学教授介绍“吴旻人类与医学遗传奖”设立情况, 并宣读学会关于公布“首届吴旻人类与医学遗传奖”评审结果的通知文件及获奖名单。中国遗传学会安锡培副秘书长致辞, 他代表学会李家洋理事长和薛勇彪秘书长对参加会议的全体同志表示问候, 并对获奖者表示祝贺。中国医学科学院副院长詹启敏院士、中国医学科学院肿瘤医院院长赫捷教授、中国医学科学院基础医学研究所沈岩院士和北京康为世纪生物科技有限公司王春香董事长讲话。吴旻院士的夫人彭仁玲教授、女儿吴青应邀出席颁奖仪式。

与会同志高度赞扬吴旻院士对中国医学遗传学研究做出的突出贡献。用吴旻院士的名字来命名学会“吴旻人类与医学遗传奖”, 是要学习老一辈科学家为科学研究的奉献精神, 并激励中国遗传学科技工作者在人类与医学遗传学的研究中勇攀高峰。华大深圳研究院院长杨焕明院士、中国医科院医学生物学研究所褚嘉祐研究员、中国人民解放军总医院王秋菊研究员及部分在京的专业委员会委员, 学生高燕宁教授、赵晓航教授和中国医科院肿瘤医院的王明荣教授、林晨教授、刘芝华教授, 学会办公室王长城主任、肖明杰副主任和科技人员等 50 余人参加了会议。

吴旻院士亲自到场为获得首届“吴旻人类与医学遗传贡献奖”的中国医学科学院基础医学研究所沈岩院士颁奖, 为获得首届“吴旻人类与医学遗传创新奖”的中国军事医学科学院放射与辐射医学研究所周钢桥博士、中国医学科学院肿瘤医院张钰博士和中国科学院昆明动物研究所孔庆鹏博士颁奖。吴旻院士为本次颁奖仪式题词: “医学遗传学后继有人, 希望大家继续努力”。颁奖仪式后吴旻院士和参会人员合影留念。

中国医学科学院基础医学研究所张学教授主持了学术研讨会: 周钢桥博士以“HBV 相关肝病的遗传病因研究”、张钰博士以“PLK1 在食管癌中的表达及功能研究”为题汇报了他们的研究成果。