

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

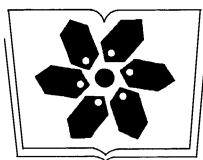
## Acta Ecologica Sinica



第31卷 第9期 Vol.31 No.9 **2011**

中国生态学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 9 期

2011 年 5 月 (半月刊)

## 目 次

|                                                           |                                                     |
|-----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|
| EAM 会议专刊述评——气候变化下旱区农业生态系统的可持续性 .....                      | 李凤民, Kadambot H. M Siddique, Neil C Turner, 等 ( I ) |
| 第二届生态系统评估与管理(EAM)国际会议综述 .....                             | 李朴芳, 赵旭喆, 程正国, 等 (2349)                             |
| 应对全球气候变化的干旱农业生态系统研究——第二届 EAM 国际会议青年学者论坛综述 .....           | 赵旭喆, 李朴芳, Kadambot H. M Siddique, 等 (2356)          |
| 微集雨模式与降雨变律对燕麦大田水生态过程的影响 .....                             | 强生才, 张恒嘉, 莫非, 等 (2365)                              |
| 黑河中游春小麦需水量空间分布 .....                                      | 王 瑶, 赵传燕, 田风霞, 等 (2374)                             |
| 祁连山区青海云杉林蒸腾耗水估算 .....                                     | 田风霞, 赵传燕, 冯兆东 (2383)                                |
| 甘肃小陇山不同针叶林凋落物量、养分储量及持水特性 .....                            | 常雅军, 陈 琦, 曹 靖, 等 (2392)                             |
| 灌水频率对河西走廊绿洲菊芋生活史对策及产量形成的影响 .....                          | 张恒嘉, 黄高宝, 杨 斌 (2401)                                |
| 玛纳斯河流域水资源可持续利用评价方法 .....                                  | 杨 广, 何新林, 李俊峰, 等 (2407)                             |
| 西北旱寒区地理、地形因素与降雨量及平均温度的相关性——以甘肃省为例 .....                   | 杨 森, 孙国钧, 何文莹, 等 (2414)                             |
| 黑河河岸植被与环境因子间的相互作用 .....                                   | 许莎莎, 孙国钧, 刘慧明, 等 (2421)                             |
| 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响 .....                              | 蔡海霞, 吴福忠, 杨万勤 (2430)                                |
| 树锦鸡儿、柠条锦鸡儿、小叶锦鸡儿和鹰嘴豆干旱适应能力比较 .....                        | 方向文, 李凤民, 张海娜, 等 (2437)                             |
| 胡杨异形叶绿素荧光特性对高温的响应 .....                                   | 王海珍, 韩 路, 徐雅丽, 等 (2444)                             |
| 柠条平茬处理后不同组织游离氨基酸含量 .....                                  | 张海娜, 方向文, 蒋志荣, 等 (2454)                             |
| 玛河流域扇缘带盐穗木土壤速效养分的“肥岛”特征 .....                             | 涂锦娜, 熊友才, 张 霞, 等 (2461)                             |
| 摩西球囊霉对三叶鬼针草保护酶活性的影响 .....                                 | 宋会兴, 钟章成, 杨万勤, 等 (2471)                             |
| 燕麦属不同倍性种质资源抗旱性状评价及筛选 .....                                | 彭远英, 颜红海, 郭来春, 等 (2478)                             |
| 光周期对燕麦生育时期和穗分化的影响 .....                                   | 赵宝平, 张 娜, 任长忠, 等 (2492)                             |
| 水肥条件对新老两个春小麦品种竞争能力和产量关系的影响 .....                          | 杜京旗, 魏盼盼, 袁自强, 等 (2501)                             |
| 猪场沼液对蔬菜病原菌的抑制作用 .....                                     | 尚 斌, 陈永杏, 陶秀萍, 等 (2509)                             |
| 不同夏季填闲作物种植对设施菜地土壤无机氮残留和淋洗的影响 .....                        | 王芝义, 郭瑞英, 李凤民 (2516)                                |
| 不同群体结构夏玉米灌浆期光合特征和产量变化 .....                               | 卫 丽, 熊友才, Baoluo Ma, 等 (2524)                       |
| 脱硫废弃物对碱胁迫下油菜幼叶细胞钙分布及 $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性的影响 ..... | 毛桂莲, 许 兴, 郑国琦, 等 (2532)                             |
| 过去 30a 玛纳斯河流域生态安全格局与农业生产力演变 .....                         | 王月健, 徐海量, 王 成, 等 (2539)                             |
| 基于 RS 和转移矩阵的泾河流域生态承载力时空动态评价 .....                         | 岳东霞, 杜 军, 刘俊艳, 等 (2550)                             |
| 毛乌素沙地农牧生态系统能值分析与耦合关系 .....                                | 胡兵辉, 廖允成 (2559)                                     |
| 民勤绿洲农田生态系统服务价值变化及其影响因子的回归分析 .....                         | 岳东霞, 杜 军, 巩 杰, 等 (2567)                             |
| 青岛市城市绿地生态系统的环境净化服务价值 .....                                | 张绪良, 徐宗军, 张朝晖, 等 (2576)                             |
| 基于 3S 技术的祖厉河流域农村人均纯收入空间相关性分析 .....                        | 许宝泉, 施为群 (2585)                                     |
| <b>专论与综述</b>                                              |                                                     |
| 全球变化下植物物候研究的关键问题 .....                                    | 莫非, 赵 鸿, 王建永, 等 (2593)                              |
| 区域气候变化统计降尺度研究进展 .....                                     | 朱宏伟, 杨 森, 赵旭喆, 等 (2602)                             |
| 干旱胁迫下植物根源化学信号研究进展 .....                                   | 李冀南, 李朴芳, 孔海燕, 等 (2610)                             |
| 山黧豆毒素 ODAP 的生物合成及与抗逆性关系研究进展 .....                         | 张大伟, 邢更妹, 熊友才, 等 (2621)                             |
| 旱地小麦理想株型研究进展 .....                                        | 李朴芳, 程正国, 赵 鸿, 等 (2631)                             |
| 小麦干旱诱导蛋白及相关基因研究进展 .....                                   | 张小丰, 孔海燕, 李朴芳, 等 (2641)                             |

期刊基本参数: CN 11-2031/Q \* 1981 \* m \* 16 \* 306 \* zh \* P \* ¥ 70.00 \* 1510 \* 35 \* 2011-05



封面图说: 覆膜-垄作燕麦种植——反映了雨水高效利用和农田水生态过程的优化(详见强生才 P2365)。

彩图提供: 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室莫非 E-mail: mofei371@163.com

## 小麦干旱诱导蛋白及相关基因研究进展

张小丰<sup>1</sup>, 孔海燕<sup>1</sup>, 李朴芳<sup>1</sup>, 李冀南<sup>1</sup>, 熊俊兰<sup>1</sup>, 王绍明<sup>2</sup>, 熊友才<sup>1,2,\*</sup>

(1. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000; 2. 石河子大学生命科学学院, 新疆石河子 832003)

**摘要:** 干旱胁迫条件下, 小麦相关基因受到激活并表达产生干旱胁迫蛋白, 主动适应干旱环境、维持个体存活和产量形成。介绍了小麦中一些干旱诱导蛋白及相关基因的研究进展, 包括不同小麦品种、胁迫程度、发育阶段的差异性反应和共性特征、对主要干旱信号物质 ABA 和  $\text{Ca}^{2+}$  的差异应答、以及新近发现的干旱诱导蛋白及相关基因的生物学特性及主要功能等。对于干旱诱导蛋白来说, 研究手段和目标从过去以单向电泳技术为主、揭示蛋白条带的表达差异转到现在以双向电泳技术为主、以揭示蛋白质组中干旱诱导蛋白结构和功能的耦合。对于干旱诱导蛋白相关基因来说, 研究内容主要包括功能基因和调控基因两大类, 功能基因研究主要集中在 LEA 蛋白基因和透物质合成酶基因等几大类型上, 而调控基因研究主要集中在转录因子和蛋白激酶等相关基因及其作用。对于干旱诱导蛋白及相关基因在小麦栽培管理和产量育种中的应用前景展开了讨论。

**关键词:** 小麦; 干旱相关基因; 干旱诱导蛋白; 脱落酸

## Recent advances in research on drought-induced proteins and the related genes in wheat (*Triticum aestivu* L.)

ZHANG Xiaofeng<sup>1</sup>, KONG Haiyan<sup>1</sup>, LI Pufang<sup>1</sup>, LI Jinan<sup>1</sup>, XIONG Junlan<sup>1</sup>, WANG Shaoming<sup>2</sup>, XIONG Youcai<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup> MOE Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

<sup>2</sup> College of Life Science, Shihezi University, Shihezi 832003, China

**Abstract:** Under drought stress, target genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) need to be activated and expressed to produce drought-induced proteins, enabling plants to actively adapt to drought, and to maintain survival and yield formation. Drought-induced proteins can be divided into two categories according to their function, one are the proteins that prevent cell dehydration with direct protective function such as LEA proteins and metabolic enzymes, etc., and the second are the transcription factors and protein kinases that are involved in cell signal transduction or gene expression regulation with indirect protective function. This paper summarizes recent advances in drought-induced proteins and their related genes in wheat, including the different responses and common features among wheat varieties, stress levels and developmental stages. Also, the different responses to ABA and  $\text{Ca}^{2+}$ , the major drought signals, the biological characteristics and the major functions of the newly-discovered drought-induced proteins and the related genes are discussed. In research on drought-induced proteins, the methods and objectives have shifted from revealing the differences in the expression of protein bands using the one-way electrophoresis-based technique in the past, to currently exploring the coupled structure and function of drought-induced proteins in the proteome with two-dimensional electrophoresis technology. To date, the hot issues of research have focused on the relationship of drought-induced proteins with signal transduction, material transportation, reactive oxygen groups, carbon metabolism and nitrogen metabolism. There are two predominant categories of genes, regulatory genes and functional genes, which are related to drought-induced proteins. The research on functional genes is concentrated on the LEA protein genes, D-responsive protein genes, the gene encoding photosystem II polypeptides

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (30970447 和 31070372); 教育部新世纪优秀人才支持计划项目 (NCET-07-0396); 兰州大学人才引进专项 (582449)

**收稿日期:** 2010-10-31; **修订日期:** 2011-02-21

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiongy@lzu.edu.cn

and the synthase genes of osmotic regulatory substances. The research on regulatory genes is focused on gene transcription factors and the genes related to protein kinases and their roles. According to the latest report (2010), the world's first wheat genome draft has been completed, which has laid the foundation for drawing a complete map of the wheat genome. This important progress will help to reveal the physiological function and ultrastructure of drought-induced proteins in wheat. The experimental material used in this genome sequence mapping is a wheat variety called by "Chinese Spring". It can be used as a critical test line to develop new wheat varieties in the future to cope with food shortages. In recent years, the rapid development of plant "cross talk" theory played a great supporting role for the isolation, identification and sequencing of drought-induced proteins and related genes in wheat. Despite progress in this field, the understanding on the structure and function of some drought-induced proteins and relevant genes still remains unclear because the wheat genome is very large, and there are a lot of duplicate and redundant genes. Finally, the prospect of drought-induced proteins and the related genes in wheat cultivar development and breeding is discussed.

**Key Words:** wheat; drought-related genes; drought-induced protein; abscisic acid (ABA)

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是人工长期驯化的作物。世界上小麦种植面积的 70% 分布于占世界土地面积一半以上的干旱和半干旱地区<sup>[1]</sup>。各种非生物胁迫, 如干旱、冷冻和高盐等严重限制了小麦的高产<sup>[2]</sup>, 其中干旱的危害占首位<sup>[3]</sup>。在全球变暖、环境恶化和人口剧增的背景下, 加强小麦的高产高效和干旱适应性研究对解决粮食问题非常重要。当前, 小麦的干旱胁迫蛋白和相关基因的分离、鉴定和测序等课题已成为基础研究的热点和难点。小麦干旱诱导蛋白及相关基因的组成和调控方式既有高等植物的共性特征, 也有其特异性的一面。本文总结了近年来小麦干旱诱导蛋白及其相关基因的结构特点, 以及它们在小麦适应干旱的过程中所起的重要作用。

## 1 干旱诱导蛋白

植物在干旱环境下, 会产生一系列与此相适应的生理生化反应。缺水可影响植物的新陈代谢、生长发育、胞膜透性和蛋白含量等。而且在缺水条件下, 植物蛋白的含量和种类会发生变化, 有的蛋白不变, 有的蛋白减少, 或者有新的蛋白的合成<sup>[4-6]</sup>。但是有些研究表明, 比起蛋白的增加或新蛋白的出现, 干旱更容易引起蛋白含量的减少或丢失<sup>[6]</sup>。

当植物受到干旱胁迫时, 原来一些蛋白的合成受到抑制。与此同时, 又合成一些新的蛋白质, 这就是干旱诱导蛋白。按功能将其分为两大类: 一类是保护细胞结构以防脱水<sup>[7]</sup>, 起直接保护作用, 如 LEA 蛋白和代谢酶类等; 另一类参与水分胁迫的信号转导或基因的表达调控, 起间接保护作用, 如转录因子和蛋白激酶等<sup>[8]</sup>。干旱诱导蛋白在植物对逆境的适应过程中可以提高植物对干旱的耐胁迫能力<sup>[9]</sup>。

### 1.1 水分胁迫下小麦中干旱诱导蛋白的产生

早期对干旱诱导蛋白的研究大多集中在单向电泳技术上。研究表明, 干旱可以引起植物蛋白种类和数量的变化<sup>[10]</sup>。不同的干旱处理方式, 产生的诱导蛋白是不同的。植物干旱诱导蛋白的表达跟植物的水分状况密切相关。干旱诱导冬小麦幼芽产生 41.5 kD 蛋白亚基<sup>[7]</sup>。小麦幼苗在水分胁迫下, 有 44.2 kD 蛋白亚基产生或大量合成<sup>[11]</sup>。胁迫蛋白的表达在小麦品种间存在差异, 而且跟品种的抗旱性有关, 但在正常供水条件下, 蛋白质组成的改变在品种间的差异往往并不显著<sup>[12]</sup>。有研究表明, 拔节期的不同冬小麦品种在干旱胁迫下, 蛋白条带仅有量的变化; 抗旱品种中 76.5 kD 和 68.7 kD 两条蛋白带显著增强, 不抗旱品种只有 68.7 kD 一条带显著增强。<sup>[13]</sup>不同抗旱品种的冬小麦幼芽在渗透胁迫下, 抗旱强的品种产生了 39.5 kD 和 23.0 kD 的两条新蛋白条带, 抗旱性差的品种则无新条带产生<sup>[14]</sup>。较强抗旱性和中等抗旱性的小麦品种在幼苗期<sup>[15]</sup>和抽穗期<sup>[16]</sup>经干旱胁迫诱导后产生了 66.2 kD 的 D-应答蛋白条带, 而干旱敏感品种中没有出现此条带。然而也有一些研究发现, 蛋白含量的变化趋势同抗旱性表现并不一致<sup>[17]</sup>。

不同抗旱性小麦品种中, 干旱诱导蛋白的表达跟水分胁迫的强度有关<sup>[18]</sup>。受干旱胁迫时, 干旱敏感品种

产生诱导蛋白的时间早于抗旱性品种<sup>[19-21]</sup>。在重度胁迫下,抗旱性强的品种比抗旱性弱的品种诱导蛋白表达量多<sup>[12,21-22]</sup>。不同小麦品种在不同发育阶段可溶性蛋白的变化情况也不同。抗旱性不同的冬小麦品种,可溶性蛋白在生长发育进程出现了以下的规律:从拔节期起,经抽穗期到开花后 14d 和 21d 主要增强带分子量呈现出先升后降的趋势<sup>[13]</sup>。同一品种在不同生育期也有很大的变化,分子量呈现以 76.5 kD 蛋白带为中心先升后降的趋势,品种间的变化类似<sup>[23]</sup>。不同抗旱性小麦品种,在不同器官和组织间也具有蛋白代谢变化的差异性<sup>[18,24]</sup>。

### 1.2 外源 ABA 和 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度对水分胁迫下干旱诱导蛋白产生的影响

施加不同浓度的外源 ABA 可引起冬小麦不同水分诱导蛋白的合成,并且存在抗旱品种的差异性<sup>[11]</sup>。高浓度的 ABA 和渗透胁迫单独处理,均可以引起冬小麦叶片蛋白组成的变化,并诱导产生一些新的蛋白,而且不同抗旱性品种蛋白组成存在差异<sup>[11-12,25]</sup>。外源施加 ABA 和渗透胁迫同时处理,原来胁迫诱导产生的新蛋白和含量增多的蛋白出现消失或下降现象<sup>[12]</sup>。有关研究表明,高浓度的  $\text{Ca}^{2+}$  通道阻塞剂可以抑制水分胁迫诱导蛋白的合成,而低浓度的抑制剂对其影响不大<sup>[11]</sup>。不同浓度的钙调蛋白(CaM)抑制剂对小麦幼苗在水分胁迫时产生的 44.2 kD 蛋白亚基没有明显抑制作用,对悬浮培养细胞中由 ABA 和渗透胁迫所诱导的该蛋白含量的增多影响不大,但能抑制细胞中由 ABA 诱导的 44.2 kD 蛋白亚基百分含量的增加<sup>[26]</sup>。这说明  $\text{Ca}^{2+}$  参与了水分胁迫及 ABA 诱导的干旱蛋白的产生过程。

同等水分胁迫条件下,外源  $\text{Ca}^{2+}$  浓度越小,冬小麦幼苗根中 ABA 含量增加越多,这说明渗透胁迫下根中 ABA 的初始合成与  $\text{Ca}^{2+}$  有关<sup>[27]</sup>。 $\text{Ca}^{2+}$  作为第二信使在激素信号转导尤其是 ABA 信号转导过程中发挥着重要的作用。ABA 及  $\text{Ca}^{2+}$  信号系统通过各种机制,相互或独立地在不同程度上对植物干旱诱导蛋白的合成起着调节作用。<sup>[28]</sup>

### 1.3 干旱胁迫下小麦的比较蛋白质组学

近年来,基于双向电泳和质谱技术的比较蛋白质组学的研究成为热点。与此同时,越来越多的干旱诱导蛋白被发现和鉴定。蛋白质组学研究可在蛋白质水平上研究基因的功能,为解释缺水条件下的生物学机制提供了更多的可能。

通过 3 种基因型(Arvand, Khazar-1 和 Kelk Afghani)小麦的干旱胁迫实验发现,3 种基因型小麦在水分胁迫下蛋白的表达跟充分供水条件下不同,出现的差异蛋白点几乎都是与氧化还原反应相关的蛋白<sup>[29]</sup>。在山荣 3 号和济南 177 两种小麦的两叶期进行干旱处理,处理 24h 后,根和叶的差异蛋白点多是与信号传递、物质运输、活性氧组、碳代谢及氮代谢等功能相关的蛋白<sup>[30]</sup>。在重度干旱的小麦幼苗中发现<sup>[31]</sup>,跟充分供水的小麦相比,重度干旱的小麦幼苗中有 36 个蛋白点出现显著的变化。并且发现,干旱胁迫可以引起一些蛋白结构的异化,而这些结构的异化跟细胞的生理生化有关,如糖和氨基酸的合成、激酶的活性、光合作用、能量代谢、活性氧、活性氧的清除、核酸和蛋白质的合成过程。而缺水对植物的这些过程影响很大。而且一些被鉴定的蛋白多为酶类,并跟植物的糖酵解和糖异生途径、光合系统 II(PS II)、渗透调节、氨基酸合成、活性氧清除、ABA 的积累及基因的表达有关。这些蛋白的发现,可以在分子水平上更好地了解小麦抗旱的生理机制。

## 2 干旱诱导蛋白相关基因

随着研究基因图谱技术的不断完善,有学者已经先后分析了水分胁迫条件下小麦叶片<sup>[32-33]</sup>、小麦幼苗<sup>[34]</sup>和小麦根系<sup>[35]</sup>的基因表达谱,并获得了一批与小麦根系水分胁迫反应相关的候选基因。而且随着基因克隆和转基因等技术的不断发展,在小麦中发现了许多跟干旱诱导蛋白相关的基因。这些基因按其功能可分为两类:第一大类是抗旱相关的功能基因;另一大类是抗旱相关的调控基因。这些干旱胁迫诱导基因产物不仅通过重要的代谢蛋白保护细胞结构,而且起着调节信号转导和基因表达的作用<sup>[36]</sup>。

### 2.1 功能基因

#### 2.1.1 LEA 蛋白基因

1981 年 Dure 等在胚胎发育后期的棉花(*Gossypium* sp.)子叶中分离到了一组丰富表达的 mRNA,命名为

LEA mRNA,其翻译产物即为 LEA 蛋白。高等植物在受到干旱等逆境胁迫中能够积累该蛋白。目前,已相继从小麦中分离和克隆了 4 个 LEA 基因,TaLEA1、TaLEA2、TaLEA3 和 TaLEA4,研究显示它们在提高植物的耐旱方面具有重要作用<sup>[37-40]</sup>。利用农杆菌介导的基因转化技术,将小麦 LEA 基因 TaLEA3 整合到羊草(*L. chinensis*)体内,结果显示,在干旱胁迫下,转基因的羊草的抗旱性比未转化的增强。小麦的 LEA 基因 TaLEA3 的产物可以防止细胞膜遭受破坏<sup>[41]</sup>。将来自小麦的 LEA 基因 PMA1959 和 PMA80 转入水稻,增加了转基因水稻的抗旱性<sup>[42]</sup>。来源于大麦的 LEA 类基因 HVA1 过表达后可以显著提高转基因小麦的抗旱能力<sup>[43]</sup>。通过分析在水分胁迫条件下“洛旱 2 号”小麦根系的基因表达谱发现<sup>[35]</sup>,在差异表达 16 倍以上的 32 个基因中有 6 个编码 LEA 蛋白。小麦 LEA 蛋白基因 D9 在土壤严重干旱胁迫时明显上调表达,复水后 2 小时表达量最高,随后表达量降低并趋于稳定<sup>[44]</sup>。因此,推测该基因与小麦在严重干旱胁迫下的个体存活密切相关,并在水分条件改善的情况下积极修复细胞及组织的损伤。LEA2 蛋白又称脱水素(Dehydrin),小麦在受到干旱、冷害、冻害和外源 ABA 胁迫后会诱导线粒体中类脱水素的积累,其具有稳定细胞膜和细胞质基质中的蛋白的作用<sup>[45]</sup>。研究发现<sup>[46]</sup>,小麦脱水素基因 WCOR410 对细胞原生质膜具有保护作用。小麦类脱水素基因 WZY1-1<sup>[47]</sup>和克隆的小麦脱水素基因 WZY2<sup>[48]</sup>的表达均与干旱胁迫相关。

### 2.1.2 D-应答蛋白基因

编码冬小麦幼苗期水分胁迫 D-应答蛋白的基因与小麦 5A 染色体上的 SSR 分子标记有关联<sup>[49]</sup>。将编码该蛋白的基因暂定名为“RpDD”(Response Protein D of Difference in Water Stress Condition,即水胁迫应答差异蛋白),同时将“RpDD”定位于 5A 染色体短臂 2 对 SSR 引物的一侧,表明了 5A 染色体在小麦的抗旱性及高水分利用效率上贡献突出,而且 D-应答蛋白基因受 1 对显性基因的控制<sup>[50]</sup>。

### 2.1.3 编码光系统 II 多肽的基因

小麦在干旱胁迫下,光合作用会受到明显的抑制<sup>[51]</sup>。研究发现编码光系统 II 多肽的基因在小麦幼苗中受水分胁迫的诱导而下调表达<sup>[49]</sup>,但在小麦根系中一个编码光系统 II 多肽的基因受水分胁迫的诱导而上调表达 22.6 倍<sup>[35]</sup>。

### 2.1.4 渗透调节物质合成酶基因

海藻糖(Trehalose)是一种非还原性二糖,具有保护细胞和生物活性物质在遇到脱水、干旱、高温和冷冻等不良环境时活性免遭破坏的功能<sup>[52]</sup>。TPS 和 TPP 是编码海藻糖合成酶的基因<sup>[53]</sup>。海藻糖合成酶基因 TPS<sup>[54]</sup>在小麦中过表达后可提高转基因小麦的抗旱能力,而二者的融合基因 TPSP 转入小麦后<sup>[55]</sup>,转基因小麦显示出较强的抗旱能力。

植物中果聚糖累积有助于提高植物耐逆境胁迫能力。将从普通六倍体小麦中克隆出的果聚糖合成酶基因 6-SFT 转入烟草后,转基因烟草植株表现出较强的抗旱、抗盐和抗低温的能力<sup>[56]</sup>。

## 2.2 调控基因

一些常见的起调控作用的水分胁迫诱导蛋白,如转录因子和蛋白激酶等,在干旱胁迫信号转导和基因表达调控过程中起着非常重要的作用<sup>[8,57]</sup>。

### 2.2.1 编码转录因子的相关基因

转录因子是可以和基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性作用的 DNA 结合蛋白,转录因子对信号传递、基因的表达调控和蛋白的合成起着非常重要的作用<sup>[58]</sup>。DREB、ERF、MYB、WRKY 和 ZFPs 是小麦中研究比较多的跟干旱胁迫相关的转录因子<sup>[59]</sup>。

DREB 是生物抗胁迫转录因子成员之一。研究<sup>[60]</sup>发现,DRE-结合蛋白 DBF1 和 DBF2 可以与干旱响应基因的顺式作用元件特异性结合,并在 ABA 依赖的小麦水分胁迫反应途径中调节抗旱相关基因 rab17 的表达。小麦 TaDREB1 受低温、盐害和干旱的诱导,调控具有 DRE 元件的基因的表达。DRE-结合转录因子 EREBP/AP2 在小麦抵御干旱过程中发挥着重要的作用<sup>[61]</sup>。从干旱诱导的小麦 cDNA 噬菌体文库中已经克隆到了一个小麦 DREB 类转录因子基因 TaDREB6,而且将一个小麦 DREB 基因定位在特定的染色体上,该基因还参与

了干旱胁迫响应,可能在提高小麦抗旱性中起重要作用,而且小麦 TaDREB6 基因编码的蛋白可能在细胞核内对于干旱胁迫应答反应起调控作用<sup>[62]</sup>。DREB 类转录因子基因 TaAIDFa 位于小麦 3B 染色体上,该基因的过量表达可以提高转基因拟南芥干旱和渗透胁迫的能力<sup>[63]</sup>,并参与了植物逆境胁迫下的信号转导,可调控与逆境胁迫相关基因的表达<sup>[64]</sup>。同其他 DBF2-型转录因子不同,TaAIDFa 不仅受干旱和高盐胁迫的诱导,而且受低温诱导。而且 ABA 在 TaAIDFa 激活转录调节的过程中起着重要的作用<sup>[63]</sup>。将棉花 (*G. hirsutum* L.) 的脱水反应原件结合蛋白基因 GhDREB 转入小麦中,也能够提高小麦的抗旱能力<sup>[65]</sup>。

ERFs 分为 4 个族,是 AP2/ERF 转录因子家族中最大的成员<sup>[66]</sup>。其中 TaERF1 是第 IV 族,是小麦中的第一个 ERF 转录因子。跟发现的其他 ERF 转录因子相比,其同源性比较低,具有高度保守的 DNA 结合位点和 N 端基序,C 端有磷酸化位点,是一个潜在的 TaMAPK1 蛋白激酶磷酸化的底物,它分别含 3 个细胞核和亚细胞定位信号位点(NLSs)。而且它能够结合 GCC-盒和 CRT/DRE 元件。TaERF1 的转录不仅能够被干旱、盐、低温和外源 ABA、乙烯、水杨酸等诱导,而且能被白粉病诱导。TaERF1 的过量表达能够增强转基因拟南芥和烟草的病菌和非生物胁迫。但是转基因小麦对病原体的抗性却没有显著增强,可能是 TaERF1 的量不够,或需要其他蛋白因子的参与或者需要转录前修饰等。这表明 TaERF1 在参与多种信号通路中具有复杂性。具体的机理还需进一步探究<sup>[67]</sup>。

MYB 是较大的转录因子家族之一,其成员都含有 MYB 结构域<sup>[68]</sup>。尽管家族成员很多,但是只有一些跟植物干旱胁迫相关<sup>[69]</sup>。小麦中已经鉴定到 23 个 MYB 基因<sup>[70]</sup>,从小麦种子中分离了 13 个 MYB 基因<sup>[71]</sup>,克隆了 23 个 MYB 基因片段<sup>[70]</sup>。小麦幼苗中的 TaMyb2s 参与了对渗透胁迫的应答反应<sup>[72]</sup>,TaMyb2- II<sup>[73]</sup> 参与了小麦对水分胁迫的应答过程。实验研究发现,在所识别的小麦 MYB 盐胁迫上调基因中,只有 TaMYBsdu1 基因在小麦受到长期干旱时上调表达,说明 TaMYBsdu1 在小麦的干旱胁迫中有潜在的重要作用<sup>[74]</sup>。

WRKY 转录因子含有保守的 WRKY 结构域,WRKY 基因通过与顺式作用元件 W-盒特异结合调控下游目标基因表达<sup>[75]</sup>。当植物受到机械损伤、干旱、冷驯化和热激等非生物胁迫时,能够诱导 WRKY 基因的表达<sup>[76]</sup>。研究<sup>[77]</sup>发现,克隆的 5 个小麦 WRKY 基因,在高渗逆境(20% PEG)下,有 4 个基因(TaWRKY10、TaWRKY46、TaWRKY68-a 和 TaWRKY72-b)在 PEG 处理 4h 后表达显著增强。

锌指蛋白(ZFPs)是真核生物中比较大的转录因子家族之一。Q-型 C2H2 锌指蛋白(ZFPs)是有特殊氨基酸序列 QALGGH 的一个亚族。小麦中 WZF1<sup>[78]</sup> 和 TaZFP<sup>[79]</sup> 就属于 Q-型 ZFPs 转录因子。小麦 TaZFP 含有 EAR 基序,具有抑制转录的功能。基因图谱分析表明,Q-型 C2H2 锌指蛋白在小麦的干旱适应中起着显著的作用。定量 RT-PCR 分析显示,其中 44 个 TaZFP 基因中,有 30 个的 mRNA 在根中提前合成,而且叶和根中 74% 的小麦 TaZFP 蛋白基因在干旱胁迫时下调表达。其中的一些小麦叶片中表达的 TaZFP 基因中有 50% 的表达不受外源 ABA 的诱导,推测,一些 TaZFP 的表达跟独立于 ABA 的信号通路有关<sup>[79]</sup>。而谷物的 lip19 基因编码的 b-型 ZIP 锌指蛋白转录因子能够调节低温胁迫下基因的表达,小麦同源基因 Wlip19 不仅受低温诱导,而且对干旱和外源 ABA 响应<sup>[80]</sup>。

### 2.2.2 编码蛋白磷酸酶/蛋白激酶的基因

蛋白质的磷酸化和脱磷酸化是生物体内能量代谢和信号传递中的重要生化反应<sup>[81-82]</sup>,是通过蛋白磷酸酶/蛋白激酶催化完成的。而 MAPK、SnRK 和 CDPK 等是受非生物和生物胁迫诱导的蛋白激酶家族。蛋白激酶介导的细胞信号转导在植物对外界的胁迫应答中具有重要的作用。

克隆的小麦蛋白磷酸酶 2A (PP2A) 调节亚基 (PR55) 基因 TaBβ-1 编码 512 个氨基酸,预测 TaBβ-1 蛋白分子量为 57.1 kD。在水分胁迫条件下,转 TaBβ-1 基因拟南芥比野生型具有较高的细胞膜稳定性,表明小麦 TaBβ-1 可能参与了对干旱和渗透胁迫的响应,对于增强小麦适应干旱等非生物胁迫能力具有一定作用<sup>[83]</sup>。

MAP 蛋白激酶磷酸酶(MKPs)是 MAPKs 的负调控因子。TMKP1<sup>[84]</sup> 是小麦中第一个发现的 MKPs,被定为在细胞核,在盐胁迫和渗透胁迫下,TMKP1 的表达在干旱敏感小麦中被诱导而在耐旱小麦中被抑制。在 TMPK3 和 TMPK6 分别与 N 端缺失的 TMKP1 融合蛋白的表达发现,融合蛋白从细胞核排出到细胞质,表明

TMKP1 在与 TMPK3 和 TMPK6 的互作中具有亚细胞定位的作用。MKP 在小麦细胞对盐和渗透胁迫中起着重要的作用。而且 TMKP1 可能参与了干旱敏感小麦中 ABA 依赖信号的转导。

小麦蛋白激酶 PKABA1 基因可被脱水诱导<sup>[85]</sup>。小麦中 H1 组蛋白激酶的活性在受水分胁迫时会降低,而且活性的降低与酪氨酸磷酸化失活 342 kD 大小的 Cdc2 类似激酶的比例相关<sup>[86]</sup>。抗旱小麦品种中克隆的 TaPK7 同时具有磷酸化丝氨酸/苏氨酸和酪氨酸的活性,并且参与了渗透胁迫的应答<sup>[87]</sup>。

干旱胁迫后的小麦中已经分离出了新基因 W55a<sup>[88]</sup>,W55a 基因对小麦根部抵挡干旱可能有增强作用。在小麦中 W55a 可能编码一种新的蛋白激酶(SnRK2)<sup>[89]</sup>,该蛋白激酶在信号转导途径中起着重要的作用。SnRKs 是重要的蛋白激酶家族之一,在植物中分为 SnRK1、SnRK2 和 SnRK3 三个亚族<sup>[90]</sup>。报道称 SnRK2 蛋白激酶家族参与了高渗胁迫应答和 ABA 信号通路<sup>[91]</sup>。关于小麦 SnRK2 家族报道的比较少,其中小麦 SnRK2 成员 PKABA1 被 ABA 和高渗胁迫诱导<sup>[92]</sup>。近年来被克隆的小麦 TaSnRK2.4<sup>[93]</sup>,TaSnRK2.7<sup>[94]</sup>和 TaSnRK2.8<sup>[95]</sup>是编码 SnRK2 家族成员的基因,它们的表达易受干旱和低温的诱导。TaSnRK2.4 对 ABA 敏感小,TaSnRK2.7 对 ABA 不敏感。转 TaSnRK2.8 植株中,ABA 合成和信号基因表达显著增强,而且 ABA 依赖和 ABA 独立信号通路相关基因表达明显增强。这表明 TaSnRK2.7 可能参与了 ABA 独立信号通路,TaSnRK2.8 参与了 ABA 独立和 ABA 依赖的交互信号通路。转基因 TaSnRK2.4 的拟南芥增强了对干旱、盐和冻害胁迫的能力,同时在生理水平上减少了叶片水分的散失,提高了相对含水量和渗透势,增强了细胞膜的稳定性,提高了光合效率,而且对于转 TaSnRK2.4 基因拟南芥的生长和产量没有显著地负作用。因此 TaSnRK2.4 可用于提高转基因作物的非生物胁迫和育种能力。TaSnRK2.7 和 TaSnRK2.8 参与了糖类代谢,降低渗透势,提高了光系统 II 的活力,促进根的生长。

钙依赖蛋白激酶家族 CDPKs 在生物响应信号通路中具有重要的作用。TaCPK7 和 TaCPK12 是小麦中关联比较近的两个 CDPK 蛋白激酶基因,它们在 PEG、盐、低温胁迫和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、ABA 处理中的表达模式不同。TaCPK7 受 PEG、盐、低温胁迫和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的诱导明显,但对 ABA 的诱导不明显。而 TaCPK12 不受前面四种胁迫的影响,但在 ABA 的处理下,上调表达。表明它们在受非生物胁迫和化学处理中具有相反的表达模式<sup>[96]</sup>。

蛋白激酶的信号转导是通过蛋白激酶的级联反应应答的,其不仅介导乙烯信号通路<sup>[97]</sup>,而且和 DNA 结合蛋白的互作中对病原体信号通路也有反应<sup>[98]</sup>。其中小麦 TaMAPK1 蛋白激酶在与转录因子 TaERF1 的互作表明其可能参与了多种生物和非生物胁迫的信号通路反应<sup>[67]</sup>。

### 2.2.3 新发现的与干旱诱导蛋白相关的其它调控基因

小麦中还发现或克隆了其它跟水分胁迫蛋白相关的调控基因。从小麦的 cDNA 文库中,已经克隆了小麦第 1 个胁迫相关蛋白(universal stress protein, USP)基因 W1,而且该基因受干旱的诱导<sup>[99]</sup>。应用噬菌体原位杂交技术从小麦旱胁迫 cDNA 文库中克隆了一个水分胁迫诱导基因片段 W89,同源性分析发现 W89 与一个水稻干旱诱导蛋白(BAD67956)的同源性为 66%,推测 W89 可能是一个新的小麦干旱诱导基因,它编码的蛋白可能与其它蛋白或转录因子相互作用,参与小麦早期干旱胁迫下的信号转导<sup>[100]</sup>。从普通小麦及其近缘种中克隆的 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)基因参与了脱水胁迫的应答反应<sup>[101]</sup>。钙调素(CaM)是真核生物中普遍存在的高度保守的钙结合蛋白,从条锈菌诱导的小麦叶片中分离出一个编码 CaM 基因的 cDNA 序列,经氨基酸序列分析确定其为一个新的小麦 CaM 亚型,暂被命名为 TaCaM5。TaCaM5 编码 149 个氨基酸,编码的蛋白不含跨膜区,无信号肽,而且被定位在细胞内,并参与了干旱环境下的 Ca<sup>2+</sup>-CaM 信号转导途径<sup>[102]</sup>。小麦基因 TaLRI1 编码的蛋白具有典型的富含亮氨酸 N 末端保守域和富含亮氨酸的核酸酶抑制因子保守域。该蛋白为弱酸性蛋白,水分胁迫过程中,TaLRI1 基因在小麦根系中的表达量呈先升高后降低的趋势,以胁迫处理 12h 的表达量最高,推测该基因在水分胁迫反应过程中发挥重要的功能<sup>[103]</sup>。分离的小麦半胱氨酸蛋白酶基因 TaCP<sup>[104]</sup>在受到 PEG、NaCl 和低温胁迫时,转录水平明显上调,而对外源 ABA 的诱导却不明显。而且增强了转 TaCP 基因拟南芥的耐旱性和 CP 酶的活性。

### 2.2.4 小麦中干旱诱导蛋白及其相关基因的调控机制

植物对干旱的适应受基因调控,在水分胁迫条件下,植物中一些基因得以表达或抑制,引起形态、生理生

化及生物物理等方面的变化,以适应干旱胁迫的环境。然而植物对干旱的应答是复杂的,干旱胁迫后小麦会产生一系列复杂的物质及信号的变化,而且不同时期、不同干旱程度、不同品种对干旱的响应也不完全一样。在小麦中,干旱胁迫的响应有其独立的和交互的应答信号途径来促进或抑制基因的表达,编码一系列对胁迫应答响应的干旱诱导蛋白,从而促进植物对干旱胁迫的适应。小麦作为重要的粮食作物,其对干旱的响应具有共性,也有自己的调节模式,小麦干旱调节机制也一直是研究的热点之一,其基本模式如图 1。

小麦受到干旱等外界刺激后,产生一系列相关的物理或化学信号,这些信号到达靶细胞后转换成胞内信号,并启动胞内各种信号转导系统,包括依赖 ABA 和不依赖 ABA 的信号途径,继而通过各种蛋白激酶的磷酸化和去磷酸化对原初信号进行级联放大,在相关结合蛋白因子的帮助下,激活相关转录因子跟目标基因的顺式作用元件结合,启动或者关闭下游基因的转录和表达,表达产物在胞内或者胞外直接或者间接作用,最终小麦在生理生化水平上发生变化来响应生物和非生物的胁迫。然而具体的机理还不清楚,而且,其他非生物胁迫和生物胁迫信号也参与了干旱胁迫的响应,而且干旱响应也可以提高小麦对其他信号的响应。随着一系列干旱等其他胁迫响应基因和蛋白的发现,以及各种信号的识别和信号通路的发现,还有拟南芥等模式作物中胁迫信号响应机理的研究将加深小麦干旱机理的进一步理解。

### 3 研究展望

虽然小麦干旱胁迫诱导蛋白和相关基因的研究已取得了一定的进展,但小麦的基因组非常大,而且存在大量的重复基因和冗余基因。一些干旱诱导蛋白和相关基因的功能还不十分了解,相比拟南芥等其他模式植物的研究还存在很大的差距。而且植物对干旱的适应有着非常复杂的生理生态过程,随着研究思路不断拓宽,研究技术的不断更新,以及其他植物的抗旱研究的进展,小麦的抗旱性研究会取得更快的发展,会不断发现新的干旱诱导蛋白和相关基因。不同信号物质与干旱诱导蛋白产生之间的相互关系的研究,可以更深层地理解植物的抗旱机理。对干旱诱导蛋白及相应的编码基因的发现及研究可以在分子水平上改良作物的抗逆性状从而为实现小麦的高产提供更多的理论指导。小麦的抗旱研究会在宏观与微观之间建立一个良好的平台。今后的研究将会在以下几个方面取得更大的进展,主要包括干旱诱导蛋白的发现、识别、定位、功能及相关基因的调节机制的阐明;干旱诱导蛋白及其相关基因在干旱信号转导中的作用;干旱诱导蛋白功能基因及相关调控基因的克隆及其在抗旱育种方面的应用等。

自从 Sears<sup>[105]</sup> 创建了小麦品种“中国春”的一系列非整倍体材料,并利用它们进行基因的染色体定位后,许多学者先后利用这些材料分析了蛋白质的表达差异<sup>[106-107]</sup>。另外,据新华社最新报道(2010)([http://article.daqi.com/lt\\_fast/2613661.html](http://article.daqi.com/lt_fast/2613661.html)),英国科学家已经将“中国春”的实验小麦品种的基因组的物理性图谱测定完毕,为下一步测定小麦商业品种的基因组序列奠定了坚实的基础。因此可以预见,小麦干旱诱导蛋白及相关基因方面的研究将会以全新的速度发展。

### References:

- [1] Zhang L G, Deng X P. Advances in studies on physiology and biochemistry of wheat drought resistance. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2000, 18(3): 24-27.
- [2] Tester M, Bacic A. Abiotic stress tolerance in grasses. From model plants to crop plants. *Plant Physiology*, 2005, 137(3): 791-793.

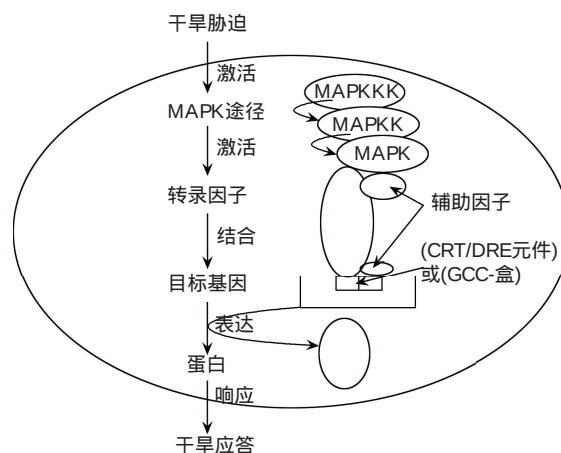


图 1 小麦在受到干旱胁迫时诱导蛋白应答的基本模式

Fig. 1 The basic model of drought-induced proteins response to drought stress in wheat

- [ 3 ] Boyer J S. Plant productivity and environment. *Science*, 1982, 218(4571): 443-448.
- [ 4 ] Salekdeh G H, Siopongco J, Wade L J, Ghareyazie B, Benett J. Proteomic analysis of rice leaves during drought stress and recovery. *Proteomics*, 2002, 2(9): 1131-1145.
- [ 5 ] Salekdeh G H, Siopongco J, Wade L J, Ghareyazie B, Benett J. A proteomic approach to analyzing drought- and salt-responsiveness in rice. *Field Crops Research*, 2002, 76(2/3): 199-219.
- [ 6 ] Demirevska K, Zasheva D, Dimitrov R, Simova-Stoilova L, Stamenova M, and Feller U. Drought stress effects on rubisco in wheat: changes in the rubisco large subunit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(6): 1129-1138.
- [ 7 ] Li N Y, Gao J F. Effect of osmotic stress on isoelectric point and subunit composition of proteins in shoots of wheat. *Acta University Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 1997, 25(3): 6-11.
- [ 8 ] Shi Y W, Gao S M, Wang Y L, Li X. Drought-induced proteins and the expression and regulation of correlative genes in plant. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2007, 44(2): 126-131.
- [ 9 ] Zhang H Y, Zhu Z H. Research progress in drought-induced proteins in plants. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2004, 5(3): 268-270.
- [ 10 ] Zhou G, Zou C L, Qiu L H, Huang L P, Yang L T, Li Y R. Differential expression profile of proteins in sugarcane roots under PEG stress. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2010, 29(4): 408-412.
- [ 11 ] Yu J N, Gao J F, Cui S P, Wei J K. Effect of  $\text{Ca}^{2+}$  on induced protein of wheat under water stress. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1999, 17(1): 72-77.
- [ 12 ] Shen B, Li Y Y. Effect of osmotic stress and abscisic acid on proteins in leaves of winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1996, 22(3): 288-294.
- [ 13 ] Xu M J, Liu G R, Yang X J, Wang L J. The influence of water stress to protein metabolism of winter wheat cultivars with different drought resistance ability. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2002, 20(3): 85-92.
- [ 14 ] Dai M, Deng X P, Yang S S, Cao R, Guo H B, Zhang F. Effects of water stress on protein expression and physiological properties of different genotype wheat (*Triticum aestivum* L.) sprouts. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(9): 2149-2156.
- [ 15 ] Zhang J, Xie H M, Lv S Z, Wang H L. Relationship between drought resistance and response protein of winter wheat during seedling stage under water stress. *Journal of Triticeae Crops*, 2007, 27(2): 303-308.
- [ 16 ] Shi F, Xie H M, Zhang X K. Study on protein variation and drought resistance of different cultivars of winter wheat during heading stage in the drought induced condition. *Journal of Triticeae Crops*, 2005, 25(3): 32-36.
- [ 17 ] Gao J H, Liang Z S, Zhao R Y, Liao X J, Jia X H, Zhao J G. Effects of water stress on the physiological characters of seedlings of different wheat varieties. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(10): 141-145.
- [ 18 ] Ren J H. The difference of protein metabolism between two distinct drought resistant wheat varieties under water stress. *Journal of Triticeae Crops*, 2001, 21(3): 90-92.
- [ 19 ] Li N Y, Gao J F. Effects of water stress on protein in shoots of drought tolerant and drought sensitive cultivars of winter wheat. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, 15(1): 85-90.
- [ 20 ] Zhao T H, Shen X Y, Yang D G, Ma X F. Effect of water stress on proteins in seedlings leaves of different drought-resistant maize hybrids. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2002, 33(6): 408-410.
- [ 21 ] Labhili M, Joudrier P, Gautier M F. Characterization of cDNAs encoding *Triticum durum* dehydrins and their expression patterns in cultivars that differ in drought tolerance. *Plant Science*, 1995, 112(2): 219-230.
- [ 22 ] Yu Q, Zhang L S. The expression of dehydrin in wheat leaves under drought stress and its relationship with water. *Journal of Northwest A & Forestry University: Natural Science Edition*, 2010, 38(2): 69-75.
- [ 23 ] Xu M J, Liu G R, Yang X J, Wang L J. The study of drought induced protein of winter wheat cultivars. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2002, 25(4): 11-15.
- [ 24 ] Ren J H. Simple analysis of the difference of protein metabolism between two distinct drought resistant wheat varieties under water stress. *Journal of Yulin College*, 1999, 10(2): 61-63.
- [ 25 ] Shen B, Li Y Y. Effect of different concentration of ABA on drought-induced proteins in winter wheat. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 1994, (Suppl): 65-70.
- [ 26 ] Yu J N, Zhang L S, Gao J F, Cui S P, Wei J K. Influence of trifluoperazine (TFP) \ABA on induced-protein of wheat seedlings and suspended culture cells. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2001, 21(5): 918-923.
- [ 27 ] Guo X L, Li G M, Wang R W, Pang H M. Effects of calcium/calmodulin on content of abscisic acid of wheat seedling under osmotic stress. *Plant Physiology Communications*, 2001, 37(2): 124-125.
- [ 28 ] Sun F, Xia X L, Yin W L. The mutual regulations between ABA and calcium signal transduction pathways under abiotic stress. *Genomics and Applied Biology*, 2009, 28(2): 391-397.

- [29] Hajheidari M, Abdollahian-Noghabi M, Askari H, Heidari M, Sadeghian, S Y, Ober E S, Salekdeh G H. Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress. *Proteomics*, 2005, 5(4): 950-960.
- [30] Peng Z Y, Wang M C, Li F, Lv H G, Li C L, Xia G M. A proteomic study of the response to salinity and drought stress in an introgression strain of bread wheat. *Molecular & Cellular Proteomics*, 2009, 8(12): 2676-2686.
- [31] Caruso G, Cavaliere C, Foglia P, Gubbiotti R, Samperi R, Lagana A. Analysis of drought responsive proteins in wheat (*Triticum durum*) by 2D-PAGE and MALDI-TOF mass spectrometry. *Plant Science*, 2009, 177(6): 570-576.
- [32] Wang Z, Zang Q W, Guo Z A, Jing R L. A preliminary study on gene expression profile induced by water stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) Seedling. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31(8): 842-849.
- [33] Pang X B, Mao X G, Jing R L, Shi J F, Gao T, Chang X P, Li Y F. Analysis of gene expression profile responded to water stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedling. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(2): 333-336.
- [34] Xu Z D, Jing R L, Gan Q, Zeng H P, Sun X H, Leung H, Lu T G, Liu G Z. Drought-tolerant gene screening in wheat by using rice microarray. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2007, 15(5): 821-827.
- [35] Li Y C, Meng F R, Wang X, Chen L, Ren J P, Niu H B, Li L, Yin J. Gene expression profiling in roots of wheat cultivar "Luohan 2" under water stress. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(12): 2126-2133.
- [36] Ge P, Guo G F, Yan Y M. Progress in studies on drought resistance mechanisms in wheats. *Biotechnology Bulletin*, 2010, (4): 22-27.
- [37] Yu J N, Zhang L S, Zhang J S, Shan L, Chen S Y. Cloning of a novel stress-tolerant gene-TaLEA3 from wheat and the functional analysis in yeast. *Journal of Biotechnology*, 2004, 20(6): 832-838.
- [38] Yu J N, Zhang J S, Shan L, Chen S Y. Two new group 3 *LEA* genes of wheat and their functional analysis in yeast. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(11): 1372-1381.
- [39] Zhao Y M, Yang J X, Yu J N, Yuan J F. Transformation of a stress-tolerant gene in wheat, TaLEA2, into arabidopsis thaliana. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(1): 1-6.
- [40] Wang J Y, Li Y C, Wang X, Meng F R, Ren J P, Niu H B, Yin J. Cloning and characterizing of TaLEA4 gene in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(2): 183-186.
- [41] Wang L J, Li X F, Chen S Y, Liu G H. Enhanced drought tolerance in transgenic *Leymus chinensis* plants with constitutively expressed wheat *TaLEA3*. *Biotechnology Letters*, 2009, 31(2): 313-319.
- [42] Cheng Z Q, Targolli J, Huang X Q, Wu R. Wheat *LEA* genes, PMA80 and PMA1959, enhance dehydration tolerance of transgenic rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Breeding*, 2002, 10(1/2): 71-82.
- [43] Sivamani E, Bahieldin A, Wraith J M, Al-Niemi T, Dyer W E, Ho T H D, Qu R D. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expression the barley *HVA1* gene. *Plant Science*, 2000, 155(1): 1-9.
- [44] Zhang H, Song G Q, Ji W Q, Hu Y G. Gene induction by drought stress in wheat variety Xiaoyan 22 and their expression analysis. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2009, 17(4): 670-676.
- [45] Borovskii G B, Stupnikova I V, Antipina A I, Vladimirova S V, Voinikov V K. Accumulation of dehydrin-like proteins in the mitochondria of cereals in response to cold, freezing, drought and ABA treatment. *BMC Plant Biology*, 2002, 2: 5-5.
- [46] Danyluk J, Perron A, Houde M, Limin A, Fowler B, Benhamou N, Sarhan F. Accumulation of an acidic dehydrin in the vicinity of the plasma membrane during cold acclimation of wheat. *The Plant Cell*, 1998, 10(4): 623-638.
- [47] Zhang X J, Zang L S, Yang Y. Analysis of wheat dehydrin like gene during water stress condition by semi-quantitative RT-PCR. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(11): 2158-2162.
- [48] Huang F P, Zhang L S, Wang L P, Jiang B, Wen J L. Cloning and sequence analysis of a new dehydrin gene (WZY2) from wheat. *Journal of Northwest Agriculture & Forestry University: Natural Science Edition*, 2009, 37(2): 93-99.
- [49] Zhang J. Molecular marker and response protein of winter wheat during seedling stage in the water stress condition. Shanxi: Thesis for Masters Degree of Northwest Agriculture & Forestry University, 2007.
- [50] Wang J, Xie H m, Zhang C X, Wang H L. Heredity analysis and gene mapping of winter wheat's response protein in seedling stage under water stress. *Journal of Triticeae Crops*, 2009, 29(3): 396-400.
- [51] Reddy R A, Chaitanya K V, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(11): 1189-1202.
- [52] Chary S N, Hicks G R, Choi Y G, Carter D, Raikhel N V. Trehalose-6-phosphate synthase/phosphatase regulates cell shape and plant architecture in arabidopsis. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 146(1): 97-107.
- [53] Goddijn O J M, van Dun K. Trehalose metabolism in plants. *Trends in Plant Science*, 1999, 4(8): 315-319.
- [54] Du L P, Xu H J, Ye X G, Lin Z P. Transgenic wheat plants with Trehalose-6-phosphate synthase (TPS) gene and identification of their function.

- Journal of Triticeae Crops, 2007, 27(3): 369-373.
- [55] Li Y C, Wang X, Chen H L, Meng F R, Chen L, Yin J. Obtaining of transgenic wheat plants with TPSP fusion gene and preliminary assay of drought tolerance. Journal of Triticeae Crops, 2009, 29(2): 195-198.
- [56] Gao X, She M Y, Yin G X, Yu Y, Bie X M, Du L P, Xu H J, Ye X G. Isolation and functional determination of fructan biosynthesis enzyme encoding gene 6-SFT from common wheat (*Triticum aestivum* L.). Science & Technology Review, 2009, 27(23): 70-75.
- [57] Xiong L M, Schumaker K S, Zhu J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. The Plant Cell, 2002, 14(Suppl): 165-183.
- [58] Singh K B, Foley R C, Oñate-Sánchez L. Transcription factors in plant defense and stress responses. Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5(5): 430-436.
- [59] Umezawa T, Fujita M, Fujita Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future. Current Opinion in Biotechnology, 2006, 17(2): 113-122.
- [60] Kizis D, Pagès M. Maize DRE-binding proteins DBF1 and DBF2 are involved in *rab17* regulation through the drought-responsive element in an ABA-dependent pathway. The Plant Journal, 2002, 30(6): 679-689.
- [61] Shen Y G, Zhang W K, He S J, Zhang J S, Liu Q, Chen S Y. An EREBP/AP2-type protein in *Triticum aestivum* was a DRE-binding transcription factor induced by cold, dehydration and ABA stress. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(5): 923-930.
- [62] Ni Z Y, Xu Z S, Liu L, Li L C, Chai Y, Chen M, Ma Y Z. Isolation and characterization of a transcription factor TaDREB6 gene from *Triticum aestivum* L. Journal of Triticeae Crops, 2008, 28(3): 357-363.
- [63] Xu Z S, Ni Z Y, Liu L, Nie L N, Li L C, Chen M, Ma Y Z. Characterization of the *TaAIDFa* gene encoding a CRT/DRE-binding factor responsive to drought, high-salt, and cold stress in wheat. Molecular Genetics and Genomics, 2008, 280(6): 497-508.
- [64] Zheng J C, Xu Z S, Hu Y G, Liu T, Li L C, Chen M, Ma Y Z. Screening of the interacting proteins of DREB transcription factor TaAIDFa in wheat. Journal of Triticeae Crops, 2010, 30(2): 189-193.
- [65] Gao S Q, Chen M, Xia L Q, Xiu H J, Xu Z S, Li L C, Zhao C P, Cheng X G, Ma Y Z. A cotton (*Gossypium hirsutum*) DRE-binding transcription factor gene, *GhDREB*, confers enhanced tolerance to drought, high salt, and freezing stresses in transgenic wheat. Plant Cell Reports, 2009, 28(2): 301-311.
- [66] Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, Shinshi H S. Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice. Plant Physiology, 2006, 140(2): 411-432.
- [67] Xu Z S, Xia L Q, Chen M, Cheng X G, Zhang R Y, Li L C, Zhao Y X, Lu Y, Ni Z Y, Liu L, Qiu Z G, Ma Y Z. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (TaERF1) that increases multiple stress tolerance. Plant Molecular Biology, 2007, 65(6): 719-732.
- [68] Jin H L, Martin C. Multifunctionality and diversity within the plant MYB-gene family. Plant Molecular Biology, 1999, 41(5): 577-585.
- [69] Abe H, Urao T, Ito T, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. *Arabidopsis* AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. The Plant Cell, 2003, 15(1): 63-78.
- [70] Chen R M, Ni Z F, Nie X L, Qin Y X, Dong G Q, Sun Q X. Isolation and characterization of genes encoding Myb transcription factor in heat (*Triticum aestivum* L.). Plant Science, 2005, 169(6): 1146-1154.
- [71] Himi E, Noda K. Red grain colour gene (R) of wheat is a myb-type transcription factor. Euphytica, 2005, 143(3): 239-242.
- [72] Jia D S, Mao X G, Jing R L, Zhang X K, Chang X P. Cloning and expression of transcription factor TaMyb2s in wheat. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(8): 1323-1329.
- [73] Wang A P, Liang S M, Song C S, Dong Q, Yang W D. Study on the change of TaMyb2-II gene expression in wheat under drought stress. Journal of Shanxi Agricultural University: Natural Science Edition, 2008, 28(3): 255-256.
- [74] Rahaie M, Xue G P, Naghavi M R, Alizadeh H, Schenk P M. A MYB gene from wheat (*Triticum aestivum* L.) is up-regulated during salt and drought stresses and differentially regulated between salt-tolerant and sensitive genotypes. Plant Cell Reports, 2010, 29(8): 835-844.
- [75] Hara K, Yagi M, Kusano T, Sano H. Rapid systemic accumulation of transcripts encoding a tobacco WRKY transcription factor upon wounding. Molecular and General Genetics Mgg, 2000, 263(1): 30-37.
- [76] Sanchez-Ballesta M T, Lluch Y, Gosalbes M J, Zacarias L, Granell A, Lafuente M T. A survey of genes differentially expressed during long-term heat-induced chilling tolerance in citrus fruit. Planta Medica, 2003, 218(1): 65-70.
- [77] Wu H L, Ni Z F, Yao Y Y, Guo G G, Sun Q X. Cloning and expression analysis of WRKY gene in common wheat. Progress in Natural Science, 2008, 18(4): 378-387.
- [78] Sakamoto A, Minami M, Huh G H, Iwabuchi M. The putative zinc-finger protein WZF1 interacts with a cis-acting element of wheat histone genes. European Journal of Biochemistry, 1993, 217(3): 1049-1056.
- [79] Kam J, Gresshoff P M, Shorter R, Xue G P. The Q-type C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> zinc finger subfamily of transcription factors in *Triticum aestivum* is predominantly

- expressed in roots and enriched with members containing an EAR repressor motif and responsive to drought stress. *Plant Molecular Biology*, 2008, 67(3): 305-322.
- [80] Kobayashi F, Maeta E, Terashima A, Kawaura K, Ogihara Y, Takumi S. Development of abiotic stress tolerance via bZIP-type transcription factor LIP19 in common wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(4): 891-905.
- [81] Cohen P. Protein phosphorylation and hormone action. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1988, 234(1275): 115-144.
- [82] Ichimura K, Mizoguchi T, Yoshida R, Yuasa T, Shinozaki K. Various abiotic stresses rapidly activate *Arabidopsis* MAP kinases ATMPK4 and ATMPK6. *The Plant Journal*, 2000, 24(5): 655-665.
- [83] Liu S H, Wang C X, Mao X G, Liu H M, Li A, Jing R L. Cloning of protein phosphatase 2A regulatory subunit gene TaBP-1 and its expression patterns under abiotic stresses in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(11): 2197-2208.
- [84] Zaïdi I, Ebel C, Touzri M, Herzog E, Evrard J L, Schmit A C, Masmoudi K, Hanin M. TMKP1 is a novel wheat stress responsive MAP kinase phosphatase localized in the nucleus. *Plant Molecular Biology*, 2010, 73(3): 325-338.
- [85] Holappa L D, Walker-Simmons M K. The wheat abscisic acid responsive protein kinase mRNA, PKABA1, is up-regulated by ehydration, cold temperature and osmotic stress. *Journal of Plant Physiology*, 1995, 108(3): 1203-1210.
- [86] Schuppler U, He P H, John P C L, Munns R. Effect of water stress on cell division and cell-division-cycle 2-like cell-cycle kinase activity in wheat leaves. *Journal of Plant Physiology*, 1998, 117(2): 667-678.
- [87] Zhang H Y, Mao X G, Jing R L, Xie H M, Chang X P. Cloning and expression analysis of TaPK7 under different abiotic stresses in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(2): 177-182.
- [88] Xu Z S, Liu L, Ni Z Y, Liu P, Chen M, Li L C, Chen Y F, Ma Y Z. W55a encodes a novel protein kinase that is involved in multiple stress responses. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, 51(1): 58-66.
- [89] Boudsocq M, Droillard M J, Barbier-Brygoo H, Laurière C. Different phosphorylation mechanisms are involved in the activation of sucrose non-fermenting 1 related protein kinases 2 by osmotic stresses and abscisic acid. *Plant Molecular Biology*, 2007, 63(4): 491-503.
- [90] Estelle M H, Chan C W M, Gribskov M, Harper J F, Choi J H, Halford N, Kudla J, Luan S, Nimmo H G, Sussman M R, Tomas M, Walker-Simmons K, Zhu J K, Harmon A C. The Arabidopsis CDPK-SnRK superfamily of protein kinases. *Plant Physiology*, 2003, 132(2): 666-680.
- [91] Boudsocq M, Droillard M J, Barbier-Brygoo H, Laurière C. Different phosphorylation mechanisms are involved in the activation of sucrose non-fermenting 1 related protein kinases 2 by osmotic stresses and abscisic acid. *Plant Molecular Biology*, 2007, 63(4): 491-503.
- [92] Johnson R, Wagner R, Verhey S, Walker-Simmons M K. The ABA-responsive kinase PKABA1 interacts with a seed-specific ABA response element binding factor, TaABF, and phosphorylates TaABF peptide sequences. *Plant Physiology*, 2002, 130: 837-846.
- [93] Mao X G, Zhang H Y, Tian S J, Chang X P, Jing R L. TaSnRK2.4, an SNF1-type serine/threonine protein kinase of wheat (*Triticum aestivum* L.), confers enhanced multistress tolerance in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(3): 683-696.
- [94] Zhang H Y, Mao X G, Jing R L, Chang X P, Xie H M. Characterization of a common wheat (*Triticum aestivum* L.) TaSnRK2.7 gene involved in abiotic stress responses. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(3): 975-988.
- [95] Zhang H Y, Mao X G, Wang C S, Jing R L. Overexpression of a common wheat gene TaSnRK2.8 enhances tolerance to drought, salt and low temperature in *Arabidopsis*. *PLoS One*, 2010, 5(12): e16041-e16041.
- [96] Geng S F, Zhao Y L, Tang L C, Zhang R Z, Sun M H, Guo H Z, Kong X Y, Li A L, Mao L. Molecular evolution of two duplicated CDPK genes CPK7 and CPK12 in grass species: a case study in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Gene*, 2011, 1: 10-24.
- [97] Broekaert W F, Delaure S L, De Bolle M F, Cammue B P. The role of ethylene in host-pathogen interactions. *Annual Review Phytopathology*, 2006, 44(10): 393-416.
- [98] Yap Y K, Kodama Y, Waller F, Chung K M, Ueda H, Nakamura K, Oldsen M, Yoda H, Yamaguchi Y, Sano H. Activation of a novel transcription factor through phosphorylation by WIPK, a wound-induced mitogen-activated protein kinase in tobacco plants. *Plant Physiology*, 2005, 139(1): 127-137.
- [99] Liu L, Xu Z S, Zhang R Y, Ni Z Y, Chen Y F, Li L C, Chen M, Ma Y Z. Cloning and expression analysis of a stress-related gene W1 in wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2008, 9(4): 423-427.
- [100] Zhang R Y, Xu Z S, Li L C, Chen M, Ma Y Z. Cloning and expression analysis of a novel abiotic stress-induced wheat genes. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(5): 875-881.
- [101] Li K, Nie X J, Fang G Y, Wang L, Yue H, She K J, Song W N. Cloning and expression of a NCED gene in wheat and its relative species. *Acta Agronomicae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, 19(6): 55-59.
- [102] Liu X Y, Wang X J, Xue J, Deng L, Cai G L, Tang C L, Wei G R, Huang L L, Kang Z S. Cloning and expression analysis of a novel calmodulin isoform TaCaM5 from wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(6): 953-960.
- [103] Meng F R, Ran C H, Liu H, Chen L, Li J H, Yin J, Li Y C. Cloning and characterization of a leucine-rich repeat (LRR) protein gene TaLRII

- in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology Communications*, 2010, 46(7): 671-676.
- [104] Zang Q W, Wang C X, Li X Y, Guo Z A, Jing R L, Zhao J, Chang X P. Isolation and characterization of a gene encoding a polyethylene glycol-induced cysteine protease in common wheat. *Journal of Biosciences*, 2010, 35(3): 379-388.
- [105] Sears E R. The aneuploids of common wheat. University of Minnesota Agricultural Experiment Station Technical Bulletin, 1954, 572: 1-58.
- [106] Payne P I, Holt L M, Jarvis M G, Jackson E A. Two-dimensional fractionation of the endosperm proteins of bread wheat (*Triticum aestivum*). biochemical and genetic studies. *Cereal Chemistry*, 1985, 62(5): 319-326.
- [107] Islam N, Woo S H, Tsujimoto H, Kawasaki H, Hirano H. Proteome approaches to characterize seed storage proteins related to ditelocentric chromosomes in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Proteomics*, 2002, 2(9): 1146-1155.

#### 参考文献:

- [1] 张林刚, 邓西平. 小麦抗旱性生理生化研究进展. *干旱地区农业研究*, 2000, 18(3): 24-27.
- [7] 李妮亚, 高俊凤. 干旱对小麦幼芽蛋白质组分及等电点的影响. *西北农业大学学报*, 1997, 25(3): 6-11.
- [8] 史玉炜, 高述民, 王燕凌, 李霞. 植物干旱诱导蛋白及相关基因的表达与调控. *新疆农业科学*, 2007, 44(2): 126-131.
- [9] 张宏一, 朱志华. 植物干旱诱导蛋白研究进展. *植物遗传资源学报*, 2004, 5(3): 268-270.
- [10] 周桂, 邹成林, 丘立杭, 黄丽萍, 杨丽涛, 李杨瑞. 聚乙二醇胁迫下甘蔗根系蛋白质差异表达图谱分析. *华中农业大学学报*, 2010, 29(4): 408-412.
- [11] 俞嘉宁, 高俊凤, 崔四平, 魏建昆.  $\text{Ca}^{2+}$  对水分胁迫下小麦诱导蛋白产生的影响. *干旱地区农业研究*, 1999, 17(1): 72-77.
- [12] 沈波, 李云荫. 渗透胁迫和脱落酸对冬小麦叶片蛋白质的影响. *作物学报*, 1996, 22(3): 288-294.
- [13] 徐民俊, 刘桂茹, 杨学举, 王丽军. 水分胁迫对抗旱性不同冬小麦品种可溶性蛋白质的影响. *干旱地区农业研究*, 2002, 20(3): 85-92.
- [14] 戴明, 邓西平, 杨淑慎, 曹让, 郭宏波, 张芳. 水分胁迫对不同基因型小麦幼芽蛋白质表达和某些生理特性的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2149-2156.
- [15] 张洁, 谢惠民, 吕树作, 王宏礼. 水分胁迫条件下冬小麦幼苗应答蛋白的表达及其与品种抗旱性的关系. *麦类作物学报*, 2007, 27(2): 303-308.
- [16] 石峰, 谢惠民, 张晓科. 冬小麦不同抗旱品种抽穗期干旱诱导蛋白差异与抗旱性的研究. *麦类作物学报*, 2005, 25(3): 32-36.
- [17] 郜俊红, 梁宗锁, 赵荣艳, 廖静韵, 贾新合, 赵建国. 水分胁迫对不同小麦品种幼苗生理特性的影响. *中国农学通报*, 2008, 24(10): 141-145.
- [18] 任建宏. 水分胁迫下不同抗旱性小麦品种根中蛋白质代谢的差异. *麦类作物学报*, 2001, 21(3): 90-92.
- [19] 李妮亚, 高俊凤. 水分胁迫对抗旱性不同的冬小麦幼芽蛋白质的影响. *干旱地区农业研究*, 1997, 15(1): 85-90.
- [20] 赵天宏, 沈秀瑛, 杨德光, 马秀芳. 水分胁迫对不同抗旱性玉米幼苗叶片蛋白质的影响. *沈阳农业大学学报*, 2002, 33(6): 408-410.
- [22] 于茜, 张林生. 干旱胁迫下小麦叶片脱水素的表达与水分的关系. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2010, 38(2): 69-75.
- [23] 徐民俊, 刘桂茹, 杨学举, 王丽军. 冬小麦品种干旱诱导蛋白的研究. *河北农业大学学报*, 2002, 25(4): 11-15.
- [24] 任建宏. 浅析水分胁迫下不同抗旱小麦品种蛋白质代谢的差异. *榆林高等专科学校学报*, 1999, 10(2): 61-63.
- [25] 沈波, 李云荫. 不同浓度脱落酸对冬小麦干旱诱导蛋白的影响. *华北农学报*, 1994, 9(增刊1): 65-70.
- [26] 俞嘉宁, 张林生, 高俊凤, 崔四平, 魏建昆. 三氟啦嗪(TFP)、ABA 处理对小麦幼苗及悬浮培养细胞中诱导蛋白的影响. *西北植物学报*, 2001, 21(5): 918-923.
- [27] 郭秀林, 李广敏, 王睿文, 逢焕民.  $\text{Ca}^{2+}/\text{CaM}$  对渗透胁迫下小麦幼苗根和叶中 ABA 含量的影响. *植物生理学通讯*, 2001, 37(2): 124-125.
- [28] 孙芳, 夏新莉, 尹伟伦. 逆境胁迫下 ABA 与钙信号转导途径之间的相互调控机制. *基因组学与应用生物学*, 2009, 28(2): 391-397.
- [32] 王转, 臧庆伟, 郭志爱, 景蕊莲. 小麦幼苗期水分胁迫所诱导基因表达谱的初步分析. *遗传学报*, 2004, 31(8): 842-849.
- [33] 庞晓斌, 毛新国, 景蕊莲, 施俊凤, 高婷, 吕小平, 李彦舫. 小麦幼苗水分胁迫应答基因表达谱分析. *作物学报*, 2007, 33(2): 333-336.
- [34] 许州达, 景瑞莲, 甘强, 曾海攀, 孙学辉, Hei L, 路铁刚, 刘国振. 用水稻基因芯片筛选小麦耐旱相关基因. *农业生物技术学报*, 2007, 15(5): 821-827.
- [35] 李永春, 孟凡荣, 王潇, 陈雷, 任江萍, 牛洪斌, 李磊, 尹钧. 水分胁迫条件下“洛旱2号”小麦根系的基因表达谱. *作物学报*, 2008, 34(12): 2126-2133.
- [36] 葛培, 郭广芳, 晏月明. 小麦抗旱机理研究进展. *生物技术通报*, 2010, (4): 22-27.
- [37] 俞嘉宁, 张林生, 张劲松, 山仑, 陈受宜. 小麦耐逆基因-TaLEA3 的克隆及在酵母中的功能分析. *生物工程学报*, 2004, 20(6): 832-838.
- [39] 赵咏梅, 杨建雄, 俞嘉宁, 原江锋. 小麦耐逆基因 TaLEA2 转化拟南芥的研究. *西北植物学报*, 2006, 26(1): 1-6.
- [40] 王静英, 李永春, 王潇, 孟凡荣, 任江萍, 牛洪斌, 尹钧. 小麦 TaLEA4 基因的克隆和表达. *麦类作物学报*, 2008, 28(2): 183-186.

- [44] 张宏, 宋国琦, 吉万全, 胡银岗. 小麦品种小偃 22 干旱诱导基因及其表达分析. 农业生物技术学报, 2009, 17(4): 670-676.
- [47] 张晓娟, 张林生, 杨颖. 水分胁迫下小麦类脱水素基因表达的半定量 RT-PCR 分析. 西北植物学报, 2007, 27(11): 2158-2162.
- [48] 黄发平, 张林生, 王路平, 蒋斌, 文建雷. 小麦脱水素基因 WZY2 的克隆及其序列分析. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2009, 37(2): 93-99.
- [49] 张洁. 冬小麦幼苗期水分胁迫应答蛋白及其分子标记的研究. 陕西: 西北农林科技大学, 2007.
- [50] 王婧, 谢惠民, 张春霞, 王宏礼. 冬小麦幼苗期水分胁迫应答蛋白遗传分析及基因初步定位. 麦类作物学报, 2009, 29(3): 96-100.
- [54] 杜丽璞, 徐惠君, 叶兴国, 林忠平. 小麦转 TPS 基因植株的获得及其初步功能鉴定. 麦类作物学报, 2007, 27(3): 369-373.
- [55] 李永春, 王潇, 陈焕丽, 孟凡荣, 陈雷, 尹钧. 转 TPSP 融合基因小麦植株的获得及抗旱性初步鉴定. 麦类作物学报, 2009, 29(2): 195-198.
- [56] 高翔, 茂云, 殷桂香, 于洋, 别晓敏, 杜丽璞, 徐惠君, 叶兴国. 小麦果聚糖合成酶基因 6-SFT 克隆和功能验证. 科技导报, 2009, 27(23): 70-75.
- [62] 倪志勇, 徐兆师, 刘丽, 李连城, 柴岩, 陈明, 马有志. 小麦转录因子 TaDREB6 基因的克隆及鉴定. 麦类作物学报, 2008, 28(3): 357-363.
- [64] 郑甲成, 徐兆师, 胡银岗, 刘婷, 李连城, 陈明, 马有志. 小麦 DREB 转录因子 TaAIDFa 的互作蛋白筛选. 麦类作物学报, 2010, 30(2): 189-193.
- [72] 贾东升, 毛新国, 景蕊莲, 张晓科, 吕小平. 小麦转录因子 TaMyb2s 的克隆及表达. 作物学报, 2008, 34(8): 1323-1329.
- [73] 王爱萍, 梁素明, 宋长水, 董琦, 杨武德. 干旱胁迫下小麦 TaMyb2-II 基因的表达水平变化研究. 山西农业大学学报: 自然科学版, 2008, 28(3): 255-256.
- [77] 吴华玲, 倪中福, 姚颖垠, 郭刚刚, 孙其信. 15 个普通小麦 WRKY 基因的克隆与表达分析. 自然科学进展, 2008, 18(4): 378-387.
- [83] 刘诗航, 王彩香, 毛新国, 刘惠民, 李昂, 景蕊莲. 小麦蛋白磷酸酶 2A 调节亚基基因 TaB $\beta$ -1 的克隆及其在非生物胁迫下的表达特性. 中国农业科学, 2010, 43(11): 2197-2208.
- [87] 张洪映, 毛新国, 景蕊莲, 谢惠民, 吕小平. 小麦 TaPK7 基因的克隆及其在多种胁迫条件下的表达分析. 麦类作物学报, 2008, 28(2): 177-182.
- [99] 刘丽, 徐兆师, 张瑞越, 倪志勇, 陈耀锋, 李连城, 陈明, 马有志. 小麦胁迫相关基因 W1 的克隆及表达模式分析. 植物遗传资源学报, 2008, 9(4): 423-427.
- [100] 张瑞越, 徐兆师, 李连城, 陈明, 马有志. 一个新的小麦非生物胁迫诱导基因的克隆及表达特性. 中国农业科学, 2007, 40(5): 875-881.
- [101] 李康, 聂小军, 方桂英, 王乐, 岳华, 余奎军, 宋卫宁. 普通小麦及其近缘种 NCED 基因的克隆及表达分析. 西北农业学报, 2010, 19(6): 55-59.
- [102] 刘新颖, 王晓杰, 薛杰, 夏宁, 邓麟, 蔡高磊, 汤春蕾, 魏国荣, 黄丽丽, 康振生. 小麦钙调素新亚型 TaCaM5 的克隆及表达分析. 作物学报, 2010, 36(6): 953-960.
- [103] 孟凡荣, 冉彩华, 刘浩, 陈雷, 李金花, 尹钧, 李永春. 小麦富含亮氨酸重复(LRR)蛋白基因 TaLR11 的克隆及其特征分析. 植物生理学通讯, 2010, 46(7): 671-676.

# ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 9 May, 2011 (Semimonthly)

## CONTENTS

|                                                                                                                                                              |                                                             |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| Guest Editorial from EAM Workshop—Sustainability of agricultural ecosystems in arid regions in response to climate change .....                              |                                                             |
| ..... LI Fengmin, Kadambot H. M Siddique, Neil C Turner, et al ( I )                                                                                         |                                                             |
| Overview on the 2 <sup>nd</sup> international workshop on ecosystem assessment and management ( EAM) .....                                                   |                                                             |
| ..... LI Pufang, ZHAO Xuzhe, CHENG Zhengguo, et al (2349)                                                                                                    |                                                             |
| Arid agricultural ecology in response to global change: Overview on Young Scholar Forum of the 2 <sup>nd</sup> International Workshop on                     |                                                             |
| EAM .....                                                                                                                                                    | ZHAO Xuzhe, LI Pufang, Kadambot H. M Siddique, et al (2356) |
| The effects of micro-rainwater harvesting pattern and rainfall variability on water ecological stoichiometry in oat ( <i>Avena sativa</i> L.)                |                                                             |
| field .....                                                                                                                                                  | QIANG Shengcai, ZHANG Hengjia, MO Fei, et al (2365)         |
| Spatial variation of water requirement for spring wheat in the middle reaches of Heihe River basin .....                                                     |                                                             |
| ..... WANG Yao, ZHAO Chuanyan, TIAN Fengxia, et al (2374)                                                                                                    |                                                             |
| Model-based estimation of the canopy transpiration of Qinghai spruce ( <i>Picea crassifolia</i> ) forest in the Qilian Mountains .....                       |                                                             |
| ..... TIAN Fengxia, ZHAO Chuanyan, FENG Zhaodong (2383)                                                                                                      |                                                             |
| Litter amount and its nutrient storage and water holding characteristics under different coniferous forest types in Xiaolong Mountain,                       |                                                             |
| Gansu Province .....                                                                                                                                         | CHANG Yajun, CHEN Qi, CAO Jing, et al (2392)                |
| Effect of irrigation frequency on life history strategy and yield formation in Jerusalem artichoke ( <i>Helianthus tuberosus</i> L.) in oasis                |                                                             |
| of Hexi Corridor .....                                                                                                                                       | ZHANG Hengjia, HUANG Gaobao, YANG Bin (2401)                |
| The evaluation method of water resources sustainable utilization in Manas River Basin .....                                                                  |                                                             |
| ..... YANG Guang, HE Xinlin, LI Junfeng, et al (2407)                                                                                                        |                                                             |
| Correlation of topographic factors with precipitation and surface temperature in arid and cold region of Northwest China: a case                             |                                                             |
| study in Gansu Province .....                                                                                                                                | YANG Sen, SUN Guojun, HE Wenying, et al (2414)              |
| The relationship between riparian vegetation and environmental factors in Heihe River Basin .....                                                            |                                                             |
| ..... XU Shasha, SUN Guojun, LIU Huiming, et al (2421)                                                                                                       |                                                             |
| Effects of drought stress on the photosynthesis of <i>Salix paraqulesia</i> and <i>Hippophae rhamnoides</i> seedlings .....                                  |                                                             |
| ..... CAI Haixia, WU Fuzhong, YANG Wanqin (2430)                                                                                                             |                                                             |
| The comparison of drought resistance between <i>Caragana species</i> ( <i>Caragana arborescens</i> , <i>C. korshinskii</i> , <i>C. microphylla</i> ) and two |                                                             |
| chickpea ( <i>Cicer arietinum</i> L.) cultivars .....                                                                                                        | FANG Xiangwen, LI Fengmin, ZHANG Haina, et al (2437)        |
| Response of chlorophyll fluorescence characteristics of <i>Populus euphratica</i> heteromorphic Leaves to high temperature .....                             |                                                             |
| ..... WANG Haizhen, HAN Lu, XU Yali, et al (2444)                                                                                                            |                                                             |
| Free amino acid content in different tissues of <i>Caragana korshinskii</i> following all shoot removal .....                                                |                                                             |
| ..... ZHANG Haina, FANG Xiangwen, JIANG Zhirong, et al (2454)                                                                                                |                                                             |
| “Fertile Island” features of soil available nutrients around <i>Halostachys caspica</i> shrub in the alluvial fan area of Manas River watershed .....        |                                                             |
| ..... TU Jinna, XIONG Youcai, ZHANG Xia, et al (2461)                                                                                                        |                                                             |
| Analysis of the activities of protective enzymes in <i>Bidens pilosa</i> L. inoculated with <i>Glomus mosseae</i> under drought stress .....                 |                                                             |
| ..... SONG Huixing, ZHONG Zhangcheng, YANG Wanqin, et al (2471)                                                                                              |                                                             |
| Evaluation and selection on drought-resistance of germplasm resources of <i>Avena</i> species with different types of ploidy .....                           |                                                             |
| ..... PENG Yuanying, YAN Honghai, GUO Laichun, et al (2478)                                                                                                  |                                                             |
| Ecophysiological mechanism of photoperiod affecting phenological period and spike differentiation in oat ( <i>Avena nuda</i> L.) .....                       |                                                             |
| ..... ZHAO Baoping, ZHANG Na, REN Changzhong, et al (2492)                                                                                                   |                                                             |
| Effects of water and fertilization on relationship between competitive ability and seed yield of modern and old spring wheat varieties .....                 |                                                             |
| ..... DU Jingqi, WEI Panpan, YUAN Ziqiang, et al (2501)                                                                                                      |                                                             |

- Inhibitory effect of biogas slurry from swine farm on some vegetable pathogen ..... SHANG Bin, CHEN Yongxing, TAO Xiuping, et al (2509)
- Effects of different summer catch crops planting on soil inorganic N residue and leaching in greenhouse vegetable cropping system ..... WANG Zhiyi, GUO Ruiying, LI Fengmin (2516)
- Photosynthetic characterization and yield of summer corn (*Zea mays* L.) during grain filling stage under different planting pattern and population densities ..... WEI Li, XIONG Youcai, Baoluo Ma, et al (2524)
- Effects of desulfurization waste treatment on calcium distribution and calcium ATPase activity in oil-sunflower seedlings under alkaline stress ..... MAO Guilian, XU Xing, ZHENG Guoqi, et al (2532)
- The evolution between ecological security pattern and agricultural productive force in Manas River Basin for the past 30 years ..... WANG Yuejian, XU Hailiang, WANG Cheng, et al (2539)
- Spatio-temporal analysis of ecological carrying capacity in Jinghe Watershed based on Remote Sensing and Transfer Matrix ..... YUE Dongxia, DU Jun, LIU Junyan, et al (2550)
- The coupling relationship and emergy analysis of farming and grazing ecosystems in Mu Us sandland ..... HU Binghui, LIAO Yuncheng (2559)
- Dynamic analysis of farmland ecosystem service value and multiple regression analysis of the influence factors in Minqin Oasis ..... YUE Dongxia, DU Jun, GONG Jie, et al (2567)
- Environment purification service value of urban green space ecosystem in Qingdao City ..... ZHANG Xuliang, XU Zongjun, ZHANG Zhaohui, et al (2576)
- The spatial relationship analysis of rural per capital revenue based on GIS in Zulihe River basin, Gansu Province ..... XU Baoquan, SHI Weiqun (2585)

### Review and Monograph

- The key issues on plant phenology under global change ..... MO Fei, ZHAO Hong, WANG Jianyong, et al (2593)
- Recent advances on regional climate change by statistical downscaling methods ..... ZHU Hongwei, YANG Sen, ZHAO Xuzhe, et al (2602)
- Current progress in eco-physiology of root-sourced chemical signal in plant under drought stress ..... LI Jinan, LI Pufang, KONG Haiyan, et al (2610)
- ODAP biosynthesis: recent developments and its response to plant stress in grass pea (*Lathyrus sativus* L.) ..... ZHANG Dawei, XING Gengmei, XIONG Youcai, et al (2621)
- Current progress in plant ideotype research of dryland wheat (*Triticum aestivum* L.) ..... LI Pufang, CHENG Zhengguo, ZHAO Hong, et al (2631)
- Recent advances in research on drought-induced proteins and the related genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) ..... ZHANG Xiaofeng, KONG Haiyan, LI Pufang, et al (2641)

# 2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

| 排序<br>Order | 期刊<br>Journal                           | 总被引频次<br>Total citation | 排序<br>Order | 期刊<br>Journal | 影响因子<br>Impact factor |
|-------------|-----------------------------------------|-------------------------|-------------|---------------|-----------------------|
| 1           | 生态学报                                    | 11764                   | 1           | 生态学报          | 1.812                 |
| 2           | 应用生态学报                                  | 9430                    | 2           | 植物生态学报        | 1.771                 |
| 3           | 植物生态学报                                  | 4384                    | 3           | 应用生态学报        | 1.733                 |
| 4           | 西北植物学报                                  | 4177                    | 4           | 生物多样性         | 1.553                 |
| 5           | 生态学杂志                                   | 4048                    | 5           | 生态学杂志         | 1.396                 |
| 6           | 植物生理学通讯                                 | 3362                    | 6           | 西北植物学报        | 0.986                 |
| 7           | JOURNAL OF INTEGRATIVE<br>PLANT BIOLOGY | 3327                    | 7           | 兽类学报          | 0.894                 |
| 8           | MOLECULAR PLANT                         | 1788                    | 8           | CELL RESEARCH | 0.873                 |
| 9           | 水生生物学报                                  | 1773                    | 9           | 植物学报          | 0.841                 |
| 10          | 遗传学报                                    | 1667                    | 10          | 植物研究          | 0.809                 |

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

客座编辑 Guest Editors LI Fengmin XIONG Youcai Neil Turner Kadambot Siddique

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 31 卷 第 9 期 (2011 年 5 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 9 2011

|               |                                                                                                                    |                 |                                                                                                                                                                                 |
|---------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 编 辑           | 《生态学报》编辑部<br>地址:北京海淀区双清路 18 号<br>邮政编码:100085<br>电话:(010)62941099<br>www.ecologica.cn<br>shengtaixuebao@rcees.ac.cn | Edited by       | Editorial board of<br>ACTA ECOLOGICA SINICA<br>Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China<br>Tel:(010)62941099<br>www.ecologica.cn<br>Shengtaixuebao@rcees.ac.cn |
| 主 编           | 冯宗炜                                                                                                                | Editor-in-chief | FENG Zong-Wei                                                                                                                                                                   |
| 主 管           | 中国科学技术协会                                                                                                           | Supervised by   | China Association for Science and Technology                                                                                                                                    |
| 主 办           | 中国生态学会<br>中国科学院生态环境研究中心<br>地址:北京海淀区双清路 18 号<br>邮政编码:100085                                                         | Sponsored by    | Ecological Society of China<br>Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS<br>Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China                                 |
| 出 版           | 科 学 出 版 社<br>地址:北京东黄城根北街 16 号<br>邮政编码:100717                                                                       | Published by    | Science Press<br>Add:16 Donghuangchenggen North Street,<br>Beijing 100717, China                                                                                                |
| 印 刷           | 北京北林印刷厂                                                                                                            | Printed by      | Beijing Bei Lin Printing House,<br>Beijing 100083, China                                                                                                                        |
| 发 行           | 科 学 出 版 社<br>地址:东黄城根北街 16 号<br>邮政编码:100717<br>电话:(010)64034563<br>E-mail:journal@cspg.net                          | Distributed by  | Science Press<br>Add:16 Donghuangchenggen North<br>Street, Beijing 100717, China<br>Tel:(010)64034563<br>E-mail:journal@cspg.net                                                |
| 订 购           | 全国各地邮局                                                                                                             | Domestic        | All Local Post Offices in China                                                                                                                                                 |
| 国外发行          | 中国国际图书贸易总公司<br>地址:北京 399 信箱<br>邮政编码:100044                                                                         | Foreign         | China International Book Trading<br>Corporation<br>Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China                                                                                      |
| 广告经营<br>许 可 证 | 京海工商广字第 8013 号                                                                                                     |                 |                                                                                                                                                                                 |



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元