

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

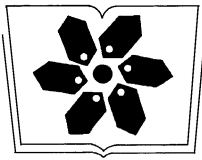
Acta Ecologica Sinica



第 31 卷 第 11 期 Vol.31 No.11 **2011**

中国生态学学会
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 11 期 2011 年 6 月 (半月刊)

目 次

微生物介导的碳氮循环过程对全球气候变化的响应·····	沈菊培, 贺纪正 (2957)
巢湖蓝藻水华形成原因探索及“优势种光合假说”·····	贾晓会, 施定基, 史绵红, 等 (2968)
我国甜菜夜蛾间歇性暴发的非均衡性循环波动·····	文礼章, 张友军, 朱 亮, 等 (2978)
庞泉沟自然保护区华北落叶松林的自组织特征映射网络分类与排序·····	张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 等 (2990)
上海大莲湖湖滨带湿地的生态修复·····	吴 迪, 岳 峰, 罗祖奎, 等 (2999)
芦芽山典型植被土壤有机碳剖面分布特征及碳储量·····	武小钢, 郭晋平, 杨秀云, 等 (3009)
土壤微生物群落结构对中亚热带三种典型阔叶树种凋落物分解过程的响应·····	张圣喜, 陈法霖, 郑 华 (3020)
中亚热带几种针、阔叶树种凋落物混合分解对土壤微生物群落碳代谢多样性的影响·····	陈法霖, 郑 华, 阳柏苏, 等 (3027)
桂西北喀斯特峰丛洼地表层土壤养分时空分异特征·····	刘淑娟, 张 伟, 王克林, 等 (3036)
重金属 Cd 胁迫对红树蚬的抗氧化酶、消化酶活性和 MDA 含量的影响·····	赖廷和, 何斌源, 范航清, 等 (3044)
海南霸王岭天然次生林边缘效应下木质藤本与树木的关系·····	乌玉娜, 陶建平, 奚为民, 等 (3054)
半干旱黄土丘陵区不同人工植被恢复土壤水分的相对亏缺·····	杨 磊, 卫 伟, 莫保儒, 等 (3060)
季节性干旱对中亚热带人工林显热和潜热通量日变化的影响·····	贺有为, 王秋兵, 温学发, 等 (3069)
新疆古尔班通古特沙漠南缘多枝桉柳光合作用及水分利用的生态适应性·····	王珊珊, 陈 曦, 王 权, 等 (3082)
利用数字图像估测棉花叶面积指数·····	王方永, 王克如, 李少昆, 等 (3090)
野生大豆和栽培大豆光合机构对 NaCl 胁迫的不同响应·····	薛忠财, 高辉远, 柳 洁 (3101)
水磷耦合对小麦次生根特殊根毛形态与结构的影响·····	张 均, 贺德先, 段增强 (3110)
应用物种指示值法解析昆崙山植物群落类型和植物多样性·····	孙志强, 张星耀, 朱彦鹏, 等 (3120)
基于 MSIASM 方法的中国省级行政区体外能代谢分析·····	刘 晔, 耿 涌, 赵恒心 (3133)
不同生态区烟草的叶面腺毛基因表达·····	崔 红, 冀 浩, 杨惠娟, 等 (3143)
B 型烟粉虱对 23 种寄主植物适应度的评估和聚类分析·····	安新城, 郭 强, 胡琼波 (3150)
杀虫剂啶虫脒和毒死蜱对捕食蜘蛛血细胞 DNA 的损伤作用·····	李 锐, 李生才, 刘 佳 (3156)
杀真菌剂咪鲜安对蓼花臂尾轮虫的影响·····	李大命, 陆正和, 封 琦, 等 (3163)
长、短期连续孤雌生殖对蓼花臂尾轮虫生活史和遗传特征的影响·····	葛雅丽, 席貽龙 (3170)
专论与综述	
区域景观格局与地表水环境质量关系研究进展·····	赵 军, 杨 凯, 邵 俊, 等 (3180)
露水对植物的作用效应研究进展·····	叶有华, 彭少麟 (3190)
葡萄座腔菌科研究进展——鉴定, 系统发育学和分子生态学·····	程燕林, 梁 军, 吕 全, 等 (3197)
人工林生产力年龄效应及衰退机理研究进展·····	毛培利, 曹帮华, 田文侠, 等 (3208)
树木年轮在干扰历史重建中的应用·····	封晓辉, 程瑞梅, 肖文发, 等 (3215)
植物中逆境反应相关的 WRKY 转录因子研究进展·····	李 冉, 娄永根 (3223)
研究简报	
三江源地区高寒草原土壤微生物活性和微生物量·····	任佐华, 张于光, 李迪强, 等 (3232)
3 种黑杨无性系水分利用效率差异性分析及相关 <i>ERECTA</i> 基因的克隆与表达·····	郭 鹏, 夏新莉, 尹伟伦 (3239)
猕猴桃园节肢动物群落重建及主要类群的生态位·····	杜 超, 赵惠燕, 高欢欢, 等 (3246)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 298 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 33 * 2011-06



封面图说: 盘锦市盘山县水稻田——盘锦市位于辽宁省西南部, 自古就有“鱼米之乡”的美称。这里地处温带大陆半湿润季风气候, 有适宜的温度条件和较长的生长期以供水稻生长发育, 农业以种植水稻为主, 年出口大米达 1 亿多公斤, 是国家级水稻高产创建示范区和重要的水稻产区。

彩图提供: 沈菊培博士 中国科学院生态环境研究中心 E-mail: jpshe@reccs.ac.cn

植物中逆境反应相关的 WRKY 转录因子研究进展

李 冉, 娄永根*

(浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310029)

摘要: WRKY 转录因子是植物体内一类比较大的转录因子家族, 它在植物的生长发育以及抗逆境反应中起着非常重要的作用。综述了 WRKY 转录因子在植物应对冻害、干旱、盐害等非生物胁迫与病原菌、虫害等生物胁迫反应中的重要调控功能, 并概括了 WRKY 转录因子在调控这些逆境反应中的机制。

关键词: WRKY 转录因子; 逆境; 调控功能; 机制

Research advances on stress responsive WRKY transcription factors in plants

LI Ran, LOU Yonggen*

Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China

Abstract: WRKY proteins, which contain one or two high conserved WRKYGQK peptide sequence and a zinc finger motif, are a large family of transcription factors (TFs) in plants. There are 74 and 109 WRKY TFs in *Arabidopsis* and rice, respectively. WRKY TFs regulate expression of genes by binding to W-box in the promoters of the target genes. It has been well documented that WRKY TFs play important roles in plant growth and development, such as lateral root development, senescence, trichome and seed coat development, sugar metabolism, sesquiterpene synthesized and seed germination, and responses to various abiotic and biotic stresses. In this paper, the roles of WRKY TFs in plant stress responses and their regulation mechanism were summarized. Up to now, 10 WRKY TFs have been found to be involved in plant responses against abiotic stresses, including cold, drought, salinity and phosphate starvation, and near 30 WRKY TFs have been reported to function in plant defense against pathogens and herbivores. The WRKY TFs, as positive or negative regulators, can manipulate a lot of processes in plant stress responses by joining the signaling pathways. They may localize upstream or downstream of the signaling pathways, and thus involve in early or late events of the plant stress response. Several WRKY TFs in *Arabidopsis* and tobacco, for example, *AtWRKY53* and *AtWRKY33*, have been proven to be downstream of MAPK cascades that play important roles in plant development and defense response. Plant can activate hormone signaling pathways when suffered from pathogens or herbivores, and jasmonic acid (JA), salicylic acid (SA), and ethylene (ET) are the three most known defense signal molecules in plants. SA-dependent defense pathway plays a central role in pathogen-induced systemic acquired resistance (SAR) and NPR1 is a key regulator of SAR downstream of SA. In *Arabidopsis*, rice and tobacco, some WRKY TFs lying upstream or downstream of NPR1 are involved in NPR1-mediated defense responses, and thus regulate plant resistance to pathogen. Induced plant herbivore resistance is mainly related to JA signaling pathway. Two WRKY TFs, *NaWRKY3* and *NaWRKY6*, in tobacco *Nicotiana attenuata* have been found to regulate herbivore-induced JA levels and the subsequent defense responses, suggesting their important roles in plant defense against herbivores. WRKY TFs may also be regulators for cross-talk between SA- and JA-dependent signal pathways. In *Arabidopsis*, for example, *AtWRKY70* activates SA- but inhibits JA-mediated responses; in contrast, *AtWRKY25* and *AtWRKY33* have a different role: both of them activate JA- whereas inhibit SA-mediated responses. In addition to the regulation mechanisms stated as above, WRKY TFs can also manipulate the plant stress responses by interacting with other

基金项目: 浙江省科技厅项目 (2006C22003, 2006C30040)

收稿日期: 2010-04-24; 修订日期: 2010-10-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yglou@zju.edu.cn

molecules, such as receptor proteins and biochemical enzymes. Moreover, WRKY TFs may be implicated in miRNAs-mediated pathways, which regulate a lot of processes in plant growth and development, and defense responses. Because of a large family, WRKY proteins have been found to have distinct and overlapping functions. Therefore, elucidating how these WRKY proteins regulate the plant defense and how they interact with each other will be hot topics for future studies.

Key Words: WRKY transcription factor; stress; regulating function; mechanism

植物在遭受生物(病原菌入侵、植食性昆虫取食等)与非生物(冻害、干旱、盐害等)逆境时,体内转录组会发生很大的变化,其中一部分转录因子被激活,进而调控一些下游防御反应基因的表达^[1-3]。转录因子可以结合基因启动子中的顺式作用元件,达到调控基因转录的目的。与植物逆境反应相关的转录因子有好多种,目前研究比较多的几大类,包括 WRKY、MYB、ERF、NAC 等转录因子家族。

WRKY 转录因子在植物界中广泛存在,并且是植物当中一类比较大的转录因子家族。这类转录因子的蛋白包括一个或两个保守的 WRKYGQK 序列(由此而命名为 WRKY),并且 C 端通常有锌指结构^[4]。WRKY 蛋白可以和启动子序列中的 W-box 结合来调节靶标基因的表达。

WRKY 转录因子可以调控植物的一些生长发育过程。如大豆中的 *GmWRKY13*^[5] 和拟南芥中的 *AtWRKY75*^[6] 与侧根的生长有关;水稻的 *OsWRKY31* 也与侧根的形成和延伸有关^[7]。拟南芥中的 *AtWRKY6* 和水稻中的 *OsWRKY23* 可以引发衰老的进程,而 *AtWRKY70* 可以负调控衰老反应^[8-10]。拟南芥中的 *AtTGG2* 是一个编码 WRKY 转录因子的基因,它在拟南芥表皮毛状体以及种皮的形成中起了重要的作用^[11]。另外,WRKY 转录因子还参与了植物的一些新陈代谢过程,如大麦中的 *SUSIBA2* 参与了体内的糖代谢^[12],棉花中的 *GaWRKY1* 调控倍半烯的生物合成^[13]。水稻中的 *OsWRKY71* 以及大麦中的 *HvWRKY38* 可以抑制糊粉细胞中 GA 诱导的 α -淀粉酶的活性,从而抑制种子的萌发^[14-17]。目前对于 WRKY 转录因子报道最多的是在植物应对外界生物和非生物逆境时所发挥的作用。最近 Pandey 和 Somssich^[18] 综述了 WRKY 转录因子在植物防御反应中的重要作用,他们总结了拟南芥、水稻和其它一些植物中 WRKY 转录因子的研究进展以及在病原菌胁迫反应中的作用,同时对 WRKY 转录因子的一些调控机制做了一些探讨,但对于非生物胁迫和植食型昆虫诱导的 WRKY 转录因子没做具体的总结。本文更详细的综述了 WRKY 转录因子在植物应对非生物与生物逆境中的功能,并从不同的角度概括了 WRKY 转录因子调控植物逆境反应的机理。

1 非生物胁迫相关的 WRKY 转录因子

非生物胁迫包括冻害、干旱、盐害等。在这些恶劣的外界环境下,植物的生理生化过程会发生一些改变,其中 WRKY 转录因子起了一定的调控作用。迄今为止,已报道的与非生物胁迫相关的 WRKY 转录因子主要有 10 个(表 1)。Ramamoorthy 等^[19]对水稻的 103 个 WRKY 转录因子在不同非生物胁迫(冻害、干旱、盐害)下的表达情况进行了分析,结果发现其中的 54 个基因在不同的非生物胁迫下会诱导表达,在这些基因中有的表达量会上调有的则下调,反映了 WRKY 转录因子对于植物的非生物胁迫反应有正调控和负调控之分,同时他们还发现有的基因只受一种胁迫因子的诱导,而有的则可受几种胁迫因子的诱导,说明这些转录因子的调控具有一定的特异性。Zhou 等^[5]把大豆的 3 个转录因子 *GmWRKY13*、*GmWRKY21*、*GmWRKY54* 过量表达拟南芥中,发现过量表达 *GmWRKY21* 的转基因植株可以抗冷害;而过量表达 *GmWRKY54* 的植株对干旱和盐害都具有一定的忍耐性;过量表达 *GmWRKY13* 的植株对盐害和甘露醇胁迫易感。Wei 等^[20]通过把遏蓝菜中的 *TcWRKY53* 过量表达烟草中,发现 *TcWRKY53* 是一个渗透胁迫反应的负调控因子。拟南芥中的 *AtWRKY75*、*AtWRKY6*、*AtWRKY42* 是磷酸盐胁迫反应调控的关键因子,当 *AtWRKY75* 基因沉默时,转基因植株对磷酸盐缺乏时表现得易感^[6]。过量表达 *AtWRKY6* 转基因植株对磷酸盐缺乏时也表现得易感,通过染色质免疫共沉淀(CHIP, Chromatin Immunoprecipitation)证明了 *AtWRKY6* 可以和磷酸盐转运相关的 *PHO1* 基因的启动子结合,说明 *AtWRKY6* 通过调节 *PHO1* 基因的表达来应对磷酸盐缺乏的胁迫反应^[21]。过量表达拟南芥中的

AtWRKY25 和 *AtWRKY33* 增强了植物对 NaCl 的胁迫反应^[22]。

表 1 非生物胁迫相关的 WRKY 转录因子

Table 1 Abiotic stresses related WRKY TFs

植物 Species	转录因子 TFs	研究方法 Method	诱导物 Inducer	功能 Function	上下游关系 Interaction	参考文献 Reference
大豆 <i>Glycine max</i> L.	<i>GmWRKY13</i> 、 <i>27</i> 、 <i>54</i>	过量表达 拟南芥	NaCl、冷害、 干旱、ABA	参与非生物逆境胁迫反应		[5]
遏蓝菜 <i>Thlaspi caerulescens</i>	<i>TcWRKY53</i>	过量表达 烟草	NaCl、冷害、 干旱、SA	渗透胁迫反应的负调控因子	可能与 ERF 转录因 子互作	[20]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtWRKY75</i>	基因沉默	磷酸盐缺乏	参与磷酸盐缺乏的胁迫反应		[6]
	<i>AtWRKY6</i> 、 <i>42</i>	过量表达 插入突变	磷酸盐缺乏	通过调节 <i>PHO1</i> 基因的表达参 与磷酸盐缺乏的胁迫反应	调控 <i>PHO1</i> 基因的 表达	[21]
	<i>AtWRKY25</i> <i>AtWRKY33</i>	过量表达 插入突变	NaCl、冷害、 甘露醇、ABA	参与 NaCl 的胁迫反应	由 MAPK4 调控	[22]
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	<i>OsWRKY11</i>	过量表达	热击、干旱	参与热击和干旱的胁迫反应		[23]

2 生物胁迫相关的 WRKY 转录因子

生物胁迫主要包括病原菌的侵染和植食性昆虫的取食。病原菌的入侵或植食性昆虫的取食会迅速激活水杨酸(SA, salicylic acid)、茉莉酸(JA, jasmonic acid)、乙烯(ET, ethylene)等信号转导途径,导致植物大量基因转录水平发生变化,并引起一些蛋白的修饰发生改变^[24]。转录水平的改变是通过转录因子和基因启动子中特异的 DNA 序列结合来实现的。许多基因芯片的结果表明,当病原菌入侵或植食性昆虫取食植物后,植物体内的一些 WRKY 转录因子的表达水平会发生改变^[2-3,25]。Ryu 等^[26]研究了 45 个水稻 WRKY 转录因子在不同生物胁迫下的表达情况,发现其中 15 个可以被稻瘟病菌 *Magnaporthe grisea* 诱导表达,15 个当中有 12 个可以同时被细菌 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) 诱导;他们还研究了防御反应相关信号分子对 WRKY 转录因子的影响,发现 *OsWRKY45* 和 *OsWRKY62* 在水杨酸处理的叶片中诱导表达,而 *OsWRKY10*、*OsWRKY82* 和 *OsWRKY85* 在茉莉酸诱导的叶片中表达,*OsWRKY30* 和 *OsWRKY82* 可以同时被水杨酸和茉莉酸诱导表达,说明 WRKY 转录因子参与了植物的诱导防御反应。植物的诱导防御系统是一个错综复杂的“网络”结构,在这个网络中,WRKY 转录因子在哪些节点中起调控作用成为目前研究的热点。

2.1 病原菌诱导相关的 WRKY 转录因子

病原菌诱导的植物防御反应涉及了植物体内大量基因的表达,包括了一些感受病原菌的受体蛋白、MAPK 蛋白激酶级联、转录因子、各种信号途径相关基因以及下游的病程相关蛋白(PR)等^[27]。其中 WRKY 转录因子起了很重要的调控作用。通过过量表达和基因沉默等方法对拟南芥和水稻中的 WRKY 转录因子进行研究,表明很多都参与了植物应对病原菌的胁迫反应(表 2)。其中,一些可以正调控病原菌的胁迫反应,还有一些对病原菌的胁迫反应起到了负调控的作用。过量表达水稻中的 *WRKY13*、*WRKY31*、*WRKY53*、*WRKY45*、*WRKY03*、*WRKY89*、*WRKY71*,都可以提高水稻对病原菌的抗性;而沉默这些基因后,水稻表现对病原菌易感。拟南芥中的 *AtWRKY38*、*AtWRKY62*、*AtWRKY11*、*AtWRKY17* 是对病原菌抗性的负调控因子,通过插入突变沉默这些基因后拟南芥对病原菌的抗性增强,而过量表达 *AtWRKY38*、*AtWRKY62* 后,拟南芥对病原菌的抗性减弱。

2.2 植食性昆虫诱导相关的 WRKY 转录因子

对于植食性昆虫诱导的 WRKY 转录因子的报道还比较少,但一些芯片数据表明植食性昆虫取食植物后,WRKY 转录因子的表达水平会发生变化^[2,24]。烟草天蛾的取食可以强烈的诱导烟草中的 *NaWRKY3* 和 *NaWRKY6* 基因的表达^[2]。Skibbe 等^[45]通过基因沉默的方法研究了 *NaWRKY3* 和 *NaWRKY6* 基因的功能,在沉默植株 *ir-wrky3* 和 *ir-wrky6* 中,烟草天蛾生长的速率明显强于正常植株,一些蛋白酶抑制剂的含量也明显低于正常植株,说明两个基因的沉默使得烟草对烟草天蛾的抗性减弱。在沉默植株中 JA 和 JA-IIe/Leu 的含量以

及 JA 合成途径中关键基因 *LOX2* 的表达都要低于正常植株,而外施 JA 可以补回由于 *WRKY3* 和 *WRKY6* 沉默所带来的烟草直接和间接防御的减弱,说明 *NaWRKY3* 和 *NaWRKY6* 调控了 JA 的合成以及 JA 介导的防御反应。

表 2 与病原菌和植食性昆虫诱导相关的 WRKY 转录因子

Table 2 Pathogens and herbivory related WRKY TFs						
植物 Species	转录因子 TFs	研究方法 Method	诱导物 Inducer	功能 Function	上下游关系 Interaction	参考文献 Reference
水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	<i>OsWRKY23</i>	过量表达 到拟南芥	<i>Pyricularia oryzae</i> Cav、 SA、暗诱导	参与病原菌诱导反应		[10]
	<i>OsWRKY31</i>	过量表达 基因沉默	<i>Magnaporthe grisea</i> , MeJA,机械损伤	参与 auxin 信号途径和防 御反应		[7]
	<i>OsWRKY71</i>	过量表达	SA,ACC,MeJA, 机械损伤,XOO	参与病原菌诱导反应	位于 <i>OsNPR1</i> 上 游的调控元件	[28]
	<i>OsWRKY89</i>	过量表达 基因沉默	MeJA,ABA,UV-B, 机械损伤,白背飞虱	参与稻瘟病菌和白背飞 虱诱导的反应		[29]
	<i>OsWRKY45</i>	过量表达 基因沉默	SA,BTH	参与稻瘟病菌诱导的 SA 信号途径	调控 <i>GST,P450</i> 基 因的表达	[30]
	<i>OsWRKY13</i>	过量表达	SA,BTH,INA,JA,ETH	激活 SA 介导的信号途径 而抑制 JA 介导的信号 途径		[31]
	<i>OsWRKY53</i>	过量表达	<i>Magnaporthe grisea</i>	参与病原菌诱导反应		[32]
	<i>OsWRKY03</i>	过量表达	SA,BTH,ACC,MeJA, XOO,光	调控 SA 或 JA 信号途径	位于 <i>OsNPR1</i> 上 游的调控元件	[33]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtWRKY27</i>	插入突变		负调控对茄科雷尔氏菌 的抗病性		[34]
	<i>AtWRKY3、4</i>	插入突变 过量表达	<i>PstDC3000</i> ,SA	<i>AtWRKY3</i> 和 <i>AtWRKY4</i> 正调控对死体营养病原 菌的抗性, <i>AtWRKY4</i> 负 调节对活体营养病原菌 的抗性		[35]
	<i>AtWRKY38、62</i>	插入突变 过量表达	<i>PstDC3000</i> ,SA	负调控病原菌诱导反应	和 <i>HDA19</i> 互作	[36]
	<i>AtWRKY41</i>	过量表达	<i>PstDC3000</i> ,Pta	参与病原菌诱导反应		[37]
	<i>AtWRKY25</i>	插入突变 过量表达	<i>PsmES4326</i> ,SA,ACC	负调控 SA 介导的对 <i>Pseudomonas syringae</i> 的 抗性	由 <i>MAPK4</i> 调控	[38]
	<i>AtWRKY62</i>	过量表达 插入突变	SA,MeJA	负调控 JA 相关基因的 表达	细胞质 <i>NPR1</i> 下 游转录因子	[39]
	<i>AtWRKY33</i>	过量表达 插入突变	SA,百草枯, <i>PstDC3000</i>	调控病原菌诱导的 SA 和 JA 信号途径之间的互作	由 <i>MAPK4</i> 调控	[40]
	<i>AtWRKY18、40、60</i>	插入突变	<i>PstDC3000</i> , <i>Botrytis cinerea</i>	通过互作调控病原菌诱 导反应		[41]
	<i>AtWRKY11、17</i>	插入突变	<i>PstDC3000</i>	负调控对病原菌的基础 抗性		[42]
	<i>AtWRKY70</i>	过量表达 插入突变	SA,MeJA,ACC,CF	激活 SA 介导的防御基因 表达而抑制 JA 介导的防 御基因表达		[43-44]

续表						
植物 Species	转录因子 TFs	研究方法 Method	诱导物 Inducer	功能 Function	上下游关系 Interaction	参考文献 Reference
烟草 <i>Nicotiana</i>	<i>NaWRKY3</i> 、6	基因沉默	Wound, <i>Manduca sexta</i> 's oral secretions	调控植食性昆虫诱导的 JA 合成	位于 JA 合成途径上游的调控元件	[45]
<i>attenuata</i>	<i>NtWRKY12</i>		TMV, <i>Agrobacterium tumefaciens</i> , SA	调控 PR-1a 基因的表达		[46]
辣椒 <i>Capsicum annuum</i>	<i>CaWRKY1</i>	基因沉默 过量表达	Different pathogens, SA	负调控病原菌诱导反应		[47]
葡萄 <i>Vitis</i>	<i>VvWRKY2</i>	过量表达 到烟草中	Wound、 <i>Plasmopara viticola</i>	参与病原菌诱导反应		[48]
<i>vinifera</i>	<i>VvWRKY1</i>	过量表达 到烟草中	SA、ETH、H ₂ O ₂	参与真菌病原菌诱导反应		[49]

ACC: 1-aminocyclo-1-carboxylic acid; BTH: thiazazole-7-carbothioc acid S-methyl ester; CF: *Erwinia carotovora* subsp *carotovora* SCC3193 culture filtrates; INA: 2, 6-dichloroi-sonicotinic acid; MeJA: methyl jasmonate; *Pta*: *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605; *Psm*ES4326: *P. syringae* pv. *maculicola* strain ES4326; *Pst*DC3000: *Pseudomonas syringae* pv *tomato* strain DC3000; TMV: Tobacco mosaic virus; *XOO*; *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*

3 WRKY 转录因子调控植物逆境反应的机理

WRKY 转录因子在整个植物防御反应中的位置错综复杂,有的位于上游,参与早期的一些信号途径;有的则位于下游,直接调控防御反应的表达^[50]。Maleck 等^[51]利用芯片技术研究了系统获得抗性相关基因的表达,发现在与 SAR 相关的 26 个基因的启动子中都存在数量不一的 W-box,26 个基因启动子中 W-box 的平均拷贝数为 4.3 个,说明 WRKY 转录因子与众多防御反应相关基因的表达调控相关。W-box 经常在启动子中成簇出现,说明 WRKY 转录因子可能和其他同类的蛋白互作共同调控一个基因的表达。

3.1 WRKY 转录因子的自调控

WRKY 基因本身启动子中也存在着 W-box,说明 WRKY 转录因子之间可以自我调控。Xu 等^[41]利用酵母双杂交证明了拟南芥中的 *WRKY18*、40、60 转录因子之间可以相互调节。Kim 等^[36]利用 BiFC 技术在体内也同样证明了 *WRKY18*、40、60 转录因子之间的互作。Skibbe 等^[45]利用 *NaWRKY3* 和 *NaWRKY6* 基因沉默突变体,证明了烟草中的 *WRKY3* 位于 *WRKY6* 上游,*WRKY3* 是接受损伤信号,而 *WRKY6* 特异性地接受虫害诱导的损伤信号。WRKY 转录因子之间存在的互作可能是由于植物中的 WRKY 转录因子功能上的冗余造成的。

3.2 参与 MAPK 信号级联途径

有丝分裂原蛋白激酶(MAPK)信号级联广泛存在于高等生物中,在植物中,它参与了生长、发育以及应对各类生物和非生物的胁迫反应^[52]。MAPK 信号级联包括 MAPKKK、MAPKK、MAPK,通过依次磷酸化,最终 MAPK 磷酸化和激活下游的转录效应子^[53],其中 WRKY 转录因子是一个潜在的效应子。Asai 等^[54]研究了拟南芥的 MAPK 级联在植物免疫反应中的作用,其中 *AtWRKY22/29* 是位于 *MPK3/6* 下游的调控植物应对病原菌的响应因子。Andreasson 等^[55]通过酵母双杂交证实 *MKS1* 位于 *MPK4* 下游,而 *MKS1* 可以和 *WRKY25* 和 *WRKY33* 互作,体外蛋白互作实验也证实了 *WRKY25* 和 *WRKY33* 是 *MPK4* 的底物,可以被 *MPK4* 磷酸化。利用酵母双杂交同样证实了烟草 *WRKY1* 可以被 *SIPK* 磷酸化^[56]。在拟南芥中,*MEKK1* 可以和 *AtWRKY53* 蛋白结合来调控叶片的衰老反应,在体外同样证实了 *AtWRKY53* 可以被 *MEKK1* 磷酸化,这种磷酸化增强了 *AtWRKY53* 的 DNA 结合活性^[57]。

3.3 参与激素信号转导途径

植物的防御反应涉及了很多信号分子的激活以及他们之间的互作,其中研究比较清楚的主要有 3 种信号分子,分别为 SA、JA 以及乙烯。*NPR1* 基因是 SA 介导的系统获得抗性(SAR)的一个关键的调节因子,在拟南芥中,过量表达 *NPR1* 基因可以提高对病原菌的抗性,在 *NPR1* 沉默植株中 SA 诱导的 *PR* 基因、表达减弱,植

株变得对病原菌易感^[58-60]。Mao 等^[39]研究表明拟南芥 *AtWRKY62* 是位于细胞质 *NPR1* 下游并且可以负调控 JA 信号途径相关基因的表达。在过量表达 *OsWRKY71* 水稻中, *OsNPR1* 和 *OsPR1b* 是组成型表达的, 说明 *OsWRKY71* 可能是位于 *OsNPR1* 上游的调控元件^[28]。van Verk 等^[46]的研究证实烟草中的 *NtWRKY12* 可以调控 *PR-1a* 基因的表达。Wang 等^[61]利用一种可控制的转录策略结合芯片技术, 鉴定了 8 个 *NPR1* 直接调控的 WRKY 转录因子, 其中 *WRKY18* 可以正调控 SAR; *WRKY58* 是一个防御反应的负调控因子, 它可能的功能是防止在病原菌还未达到危害级别时植物表现出 SAR; *WRKY70* 可以负调控 SA 的生物合成, 但可以激活 SA 介导的防御反应。这些都说明 WRKY 转录因子在 SA 介导的植物抗病信号途径中发挥了重要的调控作用。Thibaud-Nissen 等^[62]利用染色质免疫共沉淀及芯片技术 (CHIP-on-chip) 发现拟南芥 TGA 转录因子可以调控 *AtWRKY51* 基因。TGA 可以和 *NPR1* 蛋白互作, 是 SA 介导的防御反应的关键调控因子, 而 *AtWRKY51* 可以被病原菌和 SA 诱导表达^[63], 说明 *AtWRKY51* 基因是位于 TGA 转录因子下游, 调控了 SA 介导的防御反应。Turck 等^[64]利用 CHIP 技术结合 PCR 鉴定了 *PcWRKY1* 在病原菌诱导的情况下, 可以和自身启动子中的 W-box 以及 *PcPR1* 和 *PcWRKY3* 基因启动子中的 W-box 结合, 说明 *PcWRKY1* 除了自我调控, 还调控了 SA 介导的防御基因 *PcPR1* 和 *PcWRKY3* 基因的表达。另外, 烟草中的 *NaWRKY3* 和 *NaWRKY6* 调控了 JA 的合成以及 JA 介导的防御反应^[45]。

众多研究表明 JA 和 SA 信号途径是相互拮抗的, 而乙烯信号途径对 JA 信号途径是一种增效作用, 最近研究表明 SA 和乙烯信号途径也是相互拮抗的^[65]。在 SA 和 JA 之间的互作中一些基因起到了重要的调控作用, 如 *NPR1*、谷氧还蛋白 *GRX480*、*MPK4* 以及 WRKY 转录因子^[66]。WRKY 转录因子参与了激素之间的互作最为典型的例子是拟南芥 *AtWRKY70*。Li 等^[43]通过过量表达和基因沉默研究了 *AtWRKY70* 在植物防御反应中的作用, *AtWRKY70* 在 SA 和病原菌处理时都可以被诱导, 而 MeJA 不能诱导 *AtWRKY70* 基因的表达; 过量表达 *AtWRKY70* 基因后, 植物可以组成性表达 SA 介导的对病原菌的抗性; 相反的, 沉默 *AtWRKY70* 基因则激活了 JA 介导的对病原菌的抗性以及相关防御基因的表达。说明 *AtWRKY70* 可以激活 SA 介导的防御而抑制 JA 介导的防御。Li 等^[44]利用两种分别由 SA 和 JA 信号转导途径控制抗性的病原菌, 进一步证实了 *AtWRKY70* 参与了 SA 和 JA 信号途径之间的互作。拟南芥中的 *WRKY25* 和 *WRKY33* 是位于 *MPK4* 下游的转录因子^[55], 而 *MPK4* 可以激活 JA 信号途径而抑制 SA 信号途径^[67], 所以 *WRKY25* 和 *WRKY33* 潜在的调控了 SA 和 JA 信号途径之间的互作。Zheng 等^[38, 40]分别利用过量表达和插入突变研究了拟南芥 *WRKY25* 和 *WRKY33* 基因在植物防御反应中的作用, 结果表明 *WRKY25* 和 *WRKY33* 确实可以抑制病原菌诱导的 SA 信号途径而激活 JA 信号途径。另外水稻中的 *OsWRKY13*^[31]和拟南芥中 *AtWRKY41*^[37]在 SA 和 JA 互作中也起了重要的作用。

3.4 其他调控机制

Shen 等^[68]通过酵母双杂交以及体内蛋白结合实验, 证实了大麦感受病原菌的 MLA 受体蛋白与 *HvWRKY1/2* 转录因子存在着互作, *HvWRKY1/2* 是大麦对病原菌抗性的负调控因子, 而 MLA 受体蛋白和 *HvWRKY1/2* 转录因子互作后解除了这种阻遏作用。Kim 等^[36]利用酵母双杂交以及 BiFC 技术从体外和体内同时证明了 *WRKY38*、62 可以和组蛋白脱乙酰基酶 *HDA19* 互作, *WRKY38*、62 是拟南芥防御的负调控因子, 当病原菌入侵时 *HDA19* 和 *WRKY38*、62 互作, 从而解除 *WRKY38*、62 的阻遏作用。miRNA 是植物体内一类小的、内源性的 RNA, 它可以调控植物很多生长发育过程, 最近一些研究表明它还参与了植物应对病原菌和植食性昆虫的防御反应^[69-71]。Zhang 等^[72]利用生物信息学的方法预测了玉米 zma-miR17 的靶标基因可能是一个 WRKY 转录因子。说明在植物中可能存在一些 miRNA 调控了防御反应相关的 WRKY 转录因子, 对于 miRNA 的调控机理目前还不清楚。

4 展望

WRKY 转录因子作为植物应对外界生物与非生物胁迫中重要的响应蛋白, 已经越来越多的引起了人们的关注。从甘薯中发现第一个 WRKY 转录因子至今, 利用转录组学、蛋白组学、生物信息学、遗传学等方法, WRKY 转录因子在植物中的功能已经被慢慢发掘出来。它不但参与了植物生长发育和新陈代谢过程, 更重

要的是它还参与了植物应对外界生物以及非生物的胁迫反应。WRKY 转录因子存在于防御信号途径的各个位置,一些早期的受体蛋白、MAPK 级联、SA 和 JA 等激素信号途径以及下游调控蛋白都可以和 WRKY 转录因子进行互作。WRKY 转录因子是一类庞大的家族,已有研究表明在行使某个功能上 WRKY 转录因子存在着冗余^[36,41]。因此,进一步阐明 WRKY 转录因子在植物防御网络中的调控与作用机理以及 WRKY 转录因子间的相互协调机理,将是今后的一个重要研究方向。同时,WRKY 作用机理的阐明,对于培育抗逆境作物品种具有重要的理论与实践意义。

References:

- [1] Zhu J K. Cell signaling under salt, water and cold stresses. *Current Opinion Plant Biology*, 2001, 4(5): 401-406.
- [2] Hui D Q, Iqbal J, Lehmann K, Gase K, Saluz H P, Baldwin I T. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*: V. microarray analysis and further characterization of large-scale changes in herbivore-induced mRNAs. *Plant physiology*, 2003, 131(4): 1877-1893.
- [3] Zhao J W, Wang J L, An L L, Doerge R W, Chen Z J, Grau C R, Meng J L, Osborn T C. Analysis of gene expression profiles in response to *Sclerotinia sclerotiorum* in *Brassica napus*. *Planta*, 2007, 227(1): 13-24.
- [4] Ülker B, Somssich I E. WRKY transcription factors: from DNA binding towards biological function. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(5): 494-498.
- [5] Zhou Q Y, Tian A G, Zou H F, Xie Z M, Lei G, Huang J, Wang C M, Wang H W, Zhang J S, Chen S Y. Soybean WRKY-type transcription factor genes, *GmWRKY13*, *GmWRKY21*, and *GmWRKY54*, confer differential tolerance to abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Biotechnology Journal*, 2008, 6(5): 486-503.
- [6] Devaiah B N, Karthikeyan A S, Raghothama K G. WRKY75 transcription factor is a modulator of phosphate acquisition and root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2007, 143(4): 1789-1801.
- [7] Zhang J, Peng Y L, Guo Z J. Constitutive expression of pathogen-inducible *OsWRKY31* enhances disease resistance and affects root growth and auxin response in transgenic rice plants. *Cell Research*, 2008, 18(4): 508-521.
- [8] Robatzek S, Somssich I E. A new member of the *Arabidopsis* WRKY transcription factor family, *AtWRKY6*, is associated with both senescence- and defence-related processes. *The Plant Journal*, 2001, 28(2): 123-133.
- [9] Ülker B, Mukhtar M S, Somssich I E. The WRKY70 transcription factor of *Arabidopsis* influences both the plant senescence and defense signaling pathways. *Planta*, 2007, 226(1): 125-137.
- [10] Jing S J, Zhou X, Song Y, Yu D Q. Heterologous expression of *OsWRKY23* gene enhances pathogen defense and dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Growth Regulation*, 2009, 58(2): 181-190.
- [11] Johnson C S, Kolevski B, Smyth D R. TRANSPARENT TESTA GLABRA2, a trichome and seed coat development gene of *Arabidopsis*, encodes a WRKY transcription factor. *Plant Cell*, 2002, 14(6): 1359-1375.
- [12] Sun C X, Palmqvist S, Olsson H, Borén M, Ahlandsberg S, Jansson C. A novel WRKY transcription factor, SUSIBA2, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the *iso1* promoter. *Plant Cell*, 2003, 15(9): 2076-2092.
- [13] Xu Y H, Wang J W, Wang S, Wang J Y, Chen X Y. Characterization of GaWRKY1, a cotton transcription factor that regulates the sesquiterpene synthase gene (+)- δ -cadinene synthase-A. *Plant Physiology*, 2004, 135(1): 507-515.
- [14] Zhang Z L, Xie Z, Zou X L, Casaretto J, Ho T H D, Shen Q J. A rice WRKY gene encodes a transcriptional repressor of the gibberellin signaling pathway in aleurone cells. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1500-1513.
- [15] Xie Z, Zhang Z L, Zou X L, Yang G X, Komatsu S, Shen Q J. Interactions of two abscisic-acid induced WRKY genes in repressing gibberellin signaling in aleurone cells. *Plant Journal*, 2006, 46(2): 231-242.
- [16] Xie Z, Zhang Z L, Hanzlik S, Cook E, Shen Q J. Salicylic acid inhibits gibberellin-induced α -amylase expression and seed germination via a pathway involving an abscisic-acid-inducible WRKY gene. *Plant Molecular Biology*, 2007, 64(3): 293-303.
- [17] Zou X L, Neuman D, Shen Q J. Interactions of two transcriptional repressors and two transcriptional activators in modulating gibberellin signaling in aleurone cells. *Plant Physiology*, 2008, 148(1): 176-186.
- [18] Pandey S P, Somssich I E. The role of WRKY transcription factors in plant immunity. *Plant Physiology*, 2009, 150: 1648-1655.
- [19] Ramamoorthy R, Jiang S Y, Kumar N, Venkatesh P N, Ramachandran S. A comprehensive transcriptional profiling of the WRKY gene family in rice under various abiotic and phytohormone treatments. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49(6): 865-879.
- [20] Wei W, Zhang Y X, Han L, Guan Z Q, Chai T Y. A novel WRKY transcriptional factor from *Thlaspi caerulescens* negatively regulates the osmotic stress tolerance of transgenic tobacco. *Plant Cell Report*, 2008, 27(4): 795-803.
- [21] Chen Y F, Li L Q, Xu Q, Kong Y H, Wang H, Wu W H. The WRKY6 transcription factor modulates PHOSPHATE1 expression in response to low Pi stress in *Arabidopsis*. *Plant cell*, 2009, 21(11): 3554-3566.
- [22] Jiang Y Q, Deyholos M K. Functional characterization of *Arabidopsis* NaCl-inducible WRKY25 and WRKY33 transcription factors in abiotic stresses. *Plant Molecular Biology*, 2009, 69: 91-105.
- [23] Wu X, Shiroto Y, Kishitani S, Ito Y, Toriyama K. Enhanced heat and drought tolerance in transgenic rice seedlings overexpressing *OsWRKY11*

- under the control of *HSP101* promoter. *Plant Cell Report*, 2009, 28(1): 21-30.
- [24] Zhou G X. Transcriptional Analysis of Rice Plants Infested by Rice Stripped Stem Borer *Chilo suppressalis* (Walker) and the Functional Characterization of a Defense-related Gene *OsHI-LOX*. Hangzhou: Zhejiang University, 2009.
- [25] Ralph S, Oddy C, Cooper D, Yueh H, Jancsik S, Kolosova N, Philippe R N, Aeschliman D, White R, Huber D, Ritland C E, Benoit F, Rigby T, Nantel A, Butterfield Y S, Kirkpatrick R, Chun E, Liu J, Palmquist D, Wynhoven B, Stott J, Yang G, Barber S, Holt R A, Siddiqui A, Jones S J M, Marra M A, Ellis B E, Douglas C J, Ritland K, Bohlmann J. Genomics of hybrid poplar (*Populus trichocarpax deltoides*) interacting with forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*): normalized and full-length cDNA libraries, expressed sequence tags, and a cDNA microarray for the study of insect-induced defences in poplar. *Molecular Ecology*, 2006, 15(5): 1275-1297.
- [26] Ryu H S, Han M, Lee S K, Cho J I, Ryoo N, Heu S, Lee Y H, Bhoo S H, Wang G L, Hahn T R, Jeon J S. A comprehensive expression analysis of the *WRKY* gene superfamily in rice plants during defense response. *Plant Cell Report*, 2006, 25(8): 836-847.
- [27] Jones J D G, Dangl J L. The plant immune system. *Nature*, 2006, 444(7117): 323-329.
- [28] Chujo T, Kato t, Yamada K Takai R, Akimoto-Tomiya C, Ando S, Minami E, Nagamura Y, Kaku H, Shibuya N, Yasuda M, Nakashita H, Umemura K, Okada A, Okada K, Nojiri H, Yamane H. Characterization of an elicitor-induced rice *WRKY* gene, *OsWRKY71*. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2008, 72(1): 240-245.
- [29] Wang H H, Hao J J, Chen X J, Hao Z N, Wang X, Lou Y G, Peng Y L, Guo Z J. Overexpression of rice *WRKY89* enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65(6): 799-815.
- [30] Shimono M, Sugano S, Nakayama A, Jiang C J, Ono K, Toki S, Takatsuji H. Rice *WRKY45* plays a crucial role in benzothiadiazole-inducible blast resistance. *Plant Cell*, 2007, 19(6): 2064-2076.
- [31] Qiu D Y, Xiao J, Ding X H, Xiong M, Cai M, Cao Y L, Li X H, Xu C G, Wang S P. *OsWRKY13* mediates rice disease resistance by regulating defense-related genes in salicylate-and jasmonate-dependent signaling. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2007, 20(5): 492-499.
- [32] Chujo T, Kato T, Yamada K, Takai R, Akimoto-Tomiya C, Ando S, Minami E, Nagamura Y, Kaku H, Shibuya N, Yasuda M, Nakashita H, Umemura K, Okada A, Okada K, Nojiri H, Yamane H. Involvement of the elicitor-induced gene *OsWRKY53* in the expression of defense-related genes in rice. *Bioscience Biotechnology Biochemistry*, 2007, 1769: 497-505.
- [33] Liu X Q, Bai X Q, Qian Q, Wang X J, Chen M S, Chu C C. *OsWRKY03*, a rice transcriptional activator that functions in defense signaling pathway upstream of *OsNPR1*. *Cell Research*, 2005, 15(8): 593-603.
- [34] Mukhtar M S, Deslandes L, Auriac M C, Marco Y, Somssich I E. The *Arabidopsis* transcription factor *WRKY27* influences wilt disease symptom development caused by *Ralstonia solanacearum*. *Plant Journal*, 2008, 56(6): 935-947.
- [35] Lai Z B, Vinod K M, Zheng Z Y, Fan B F, Chen Z X. Roles of *Arabidopsis WRKY3* and *WRKY4* transcription factors in plant responses to pathogens. *BMC Plant Biology*, 2008, 8: 68-68.
- [36] Kim K C, Lai Z B, Fan B F, Chen Z X. *Arabidopsis WRKY38* and *WRKY62* transcription factors interact with histone deacetylase 19 in basal defense. *Plant Cell*, 2008, 20(9): 2357-2371.
- [37] Higashi K, Ishiga Y, Inagaki Y, Toyoda K, Shiraishi T, Ichinose Y. Modulation of defense signal transduction by flagellin-induced *WRKY41* transcription factor in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Genetics And Genomics*, 2008, 279(3): 303-312.
- [38] Zheng Z Y, Mosher S L, Fan B F, Klessig D F, Chen Z X. Functional analysis of *Arabidopsis WRKY25* transcription factor in plant defense against *Pseudomonas syringae*. *BMC Plant Biology*, 2007, 7: 2-2.
- [39] Mao P, Duan M R, Wei C H, Li Y. *WRKY62* transcription factor acts downstream of cytosolic *NPR1* and negatively regulates jasmonate-responsive gene expression. *Plant Cell Physiology*, 2007, 48(6): 833-842.
- [40] Zheng Z Y, Qamar S A, Chen Z X, Mengiste T. *Arabidopsis WRKY33* transcription factor is required for resistance to necrotrophic fungal pathogens. *The Plant Journal*, 2006, 48(4): 592-605.
- [41] Xu X P, Chen C H, Fan B F, Chen Z X. Physical and functional interactions between pathogen-induced *Arabidopsis WRKY18*, *WRKY40*, and *WRKY60* transcription factors. *Plant Cell*, 2006, 18(5): 1310-1326.
- [42] Journot-Catalino N, Somssich I E, Roby D, Kroj T. The transcription factors *WRKY11* and *WRKY17* act as negative regulators of basal resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2006, 18(11): 3289-3302.
- [43] Li J, Brader G, Palva E T. The *WRKY70* transcription factor: a node of convergence for jasmonate-mediated and salicylate-mediated signals in plant defense. *Plant cell*, 2004, 16(2): 319-331.
- [44] Li J, Brader G, Kariola T, Palva E T. *WRKY70* modulates the selection of signaling pathways in plant defense. *The Plant Journal*, 2006, 46(3): 477-491.
- [45] Skibbe M, Qu N, Galis I, Baldwin I T. Induced plant defenses in the natural environment: *Nicotiana attenuata WRKY3* and *WRKY6* coordinate responses to herbivory. *The Plant Cell*, 2008, 20(7): 1984-2000.
- [46] van Verk M C, Pappaioannou D, Neeleman L, Bol J F, Linthorst H J M. A novel *WRKY* transcription factor is required for induction of *PR-1a* gene expression by salicylic acid and bacterial elicitors. *Plant Physiology*, 2008, 146(4): 1983-1995.
- [47] Oh S K, Baek K H, Park J M, Yi S Y, Yu S H, Kamoun S, Choi D. *Capsicum annuum WRKY* protein *CaWRKY1* is a negative regulator of pathogen defense. *New Phytologist*, 2008, 177(4): 977-989.
- [48] Mzid R, Marchive C, Blancard D, Deluc L, Barrieu F, Corio-Costet M F, Drira N, Hamdi S, Lauvergeat V. Overexpression of *VvWRKY2* in tobacco enhances broad resistance to necrotrophic fungal pathogens. *Physiologia Plantarum*, 2007, 131(3): 434-447.
- [49] Marchive C, Mzid R, Deluc L, Barrieu F, Pirrello J, Gauthier A, Corio-Costet M F, Regad F, Cailleteau B, Hamdi S, Lauvergeat V. Isolation

- and characterization of a *Vitis vinifera* transcription factor, *VtWRKY1*, and its effect on responses to fungal pathogens in transgenic tobacco plants. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(8): 1999-2010.
- [50] Eulgem T, Somssich I E. Networks of WRKY transcription factors in defense signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(4): 366-371.
- [51] Maleck K, Levine A, Eulgem T, Morgan A, Schmid J, Lawton K A, Dangel J L, Dietrich R A. The transcriptome of *Arabidopsis thaliana* during systemic acquired resistance. *Nature Genetics*, 2001, 26(4): 403-410.
- [52] Pitzschke A, Schikora A, Hirt H. MAPK cascade signalling networks in plant defence. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(4): 421-426.
- [53] Fiil B K, Petersen K, Petersen M, Mundy J. Gene regulation by MAP kinase cascades. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(5): 615-621.
- [54] Asai T, Tena G, Plotnikova J, Willmann M R, Chiu W L, Gomez-Gomez L, Boller T, Ausubel F M, Shen J. MAP kinase signalling cascade in *Arabidopsis* innate immunity. *Nature*, 2002, 415(6875): 977-983.
- [55] Andreasson E, Jenkins T, Brodersen P, Thorgrimsen S, Petersen N H T, Zhu S J, Qiu J L, Micheelsen P, Rocher A, Petersen M, Newman M A, Nielsen H B, Hirt H, Somssich I, Mattsson O, Mundy J. The MAP kinase substrate MKS1 is a regulator of plant defense responses. *The EMBO Journal*, 2005, 24(14): 2579-2589.
- [56] Menke F L H, Kang H G, Chen Z X, Park J M, Kumar D, Klessig D F. Tobacco transcription factor *WRKY1* is phosphorylated by the MAP kinase SIPK and mediates HR-like cell death in tobacco. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2005, 18(10): 1027-1034.
- [57] Miao Y, Laun T M, Smykowski A, Zentgraf U. *Arabidopsis* MEKK1 can take a short cut: it can directly interact with senescence-related WRKY53 transcription factor on the protein level and can bind to its promoter. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65(1/2): 63-76.
- [58] Cao H, Bowling S A, Gordon A S, Dong X N. Characterization of an *Arabidopsis* mutant that is nonresponsive to inducers of systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 1994, 6(11): 1583-1592.
- [59] Cao H, Glazebrook J, Clarke J D, Volko S, Dong X N. The *Arabidopsis* NPR1 gene that controls systemic acquired resistance encodes a novel protein containing ankyrin repeats. *Cell*, 1997, 88(1): 57-63.
- [60] Cao H, Li X, Dong X N. Generation of broad-spectrum disease resistance by overexpression of an essential regulatory gene in systemic acquired resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, 95(11): 6531-6536.
- [61] Wang D, Amornsiripanitch N, Dong X N. A genomic approach to identify regulatory nodes in the transcriptional network of systemic acquired resistance in plants. *PLoS Pathogens*, 2006, 2(11): e123-e123.
- [62] Thibaud-Nissen F, Wu H, Richmond T, Redman J C, Johnson C, Green R, Arias J, Town C D. Development of *Arabidopsis* whole-genome microarrays and their application to the discovery of binding sites for the TGA2 transcription factor in salicylic acid-treated plants. *The Plant Journal*, 2006, 47(1): 152-162.
- [63] Dong J X, Chen C H, Chen Z X. Expression profiles of the *Arabidopsis* WRKY gene superfamily during plant defense response. *Plant Molecular Biology*, 2003, 51(1): 21-37.
- [64] Turck F, Zhou A F, Somssich I E. Stimulus-dependent, promoter-specific binding of transcription factor WRKY1 to its native promoter and the defense-related gene *PcPR1-1* in Parsley. *The Plant Cell*, 2004, 16(10): 2573-2585.
- [65] Diezel C, von Dahl C C, Gaquerel E, Baldwin I T. Different lepidopteran elicitors account for crosstalk in herbivory-induced phytohormone signaling. *Plant Physiology*, 2009, 150(3): 1576-1586.
- [66] Koornneef A, Pieterse C M J. Crosstalk in defense signaling. *Plant Physiology*, 2008, 146(3): 839-844.
- [67] Petersen M, Brodersen P, Naested H, Andreasson E, Lindhart U, Johansen B, Nielsen H B, Lacy M, Austin M J, Parker J E, Sharma S B, Klessig D F, Martienssen R, Mattsson O, Jensen A x B, Mundy J. *Arabidopsis* MAP kinase 4 negatively regulates systemic acquired resistance. *Cell*, 2000, 103(7): 1111-1120.
- [68] Shen Q H, Saijo Y, Mauch S, Biskup C, Bieri S, Keller B, Seki H, Ülker B, Somssich I E, Schulze-Lefert P. Nuclear activity of MLA immune receptors links isolate-specific and basal disease-resistance responses. *Science*, 2007, 315(5815): 1098-1103.
- [69] Jones-Rhoades M W, Bartel D P, Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annual Review Plant Biology*, 2006, 57: 19-53.
- [70] Pandey S P, Shahi P, Gase K, Baldwin I T. Herbivory-induced changes in the small-RNA transcriptome and phytohormone signaling in *Nicotiana attenuata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(12): 4559-4564.
- [71] Navarro L, Jay F, Nomura K, He S Y, Voinnet O. Suppression of the microRNA pathway by bacterial effector proteins. *Science*, 2008, 321(5891): 964-967.
- [72] Zhang Z X, Wei L Y, Zou X L, Tao Y S, Liu Z J, Zheng Y L. Submergence-responsive microRNAs are potentially involved in the regulation of morphological and metabolic adaptations in maize root cells. *Annals of Botany*, 2008, 102(4): 509-519.

参考文献:

- [24] 周国鑫. 二化螟取食胁迫下的水稻转录组分析及相关基因 OsHI-LOX 的功能解析. 杭州: 浙江大学, 2009.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 11 June, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Responses of microbes-mediated carbon and nitrogen cycles to global climate change	SHEN Jupei, HE Jizheng (2957)
Formation of cyanobacterial blooms in Lake Chaohu and the photosynthesis of dominant species hypothesis	JIA Xiaohui, SHI Dingji, SHI Mianhong, et al (2968)
Unbalanced cyclical fluctuation pattern of intermittent outbreaks of beet armyworm <i>Spodoptera exigua</i> (Hübner) in China	WEN Lizhang, ZHANG Youjun, ZHU Liang, et al (2978)
Self-organizing feature map classification and ordination of <i>Larix principis-rupprechtii</i> forest in Pangquangou Nature Reserve	ZHANG Qindi, ZHANG Jintun, Suriguga, et al (2990)
Ecological effects of lakeside wetlands restoration in Dalian Lake, Shanghai	WU Di, YUE Feng, LUO Zukui, et al (2999)
Soil organic carbon storage and profile inventory in the different vegetation types of Luya Mountain	WU Xiaogang, GUO Jinping, YANG Xiuyun, et al (3009)
Response of soil microbial community structure to the leaf litter decomposition of three typical broadleaf species in mid-subtropical area, southern China	ZHANG Shengxi, CHEN Falin, ZHENG Hua (3020)
The decomposition of coniferous and broadleaf mixed litters significantly changes the carbon metabolism diversity of soil microbial communities in subtropical area, southern China	CHEN Falin, ZHENG Hua, YANG Bosu, et al (3027)
Spatiotemporal heterogeneity of topsoil nutrients in Karst Peak-Cluster depression area of Northwest Guangxi, China	LIU Shujuan, ZHANG Wei, WANG Kelin, et al (3036)
Effects of cadmium stress on the activities of antioxidant enzymes, digestive enzymes and the membrane lipid peroxidation of the mangrove mud clam <i>Geloina coaxans</i> (Gmelin)	LAI Tinghe, HE Binyuan, FAN Hangqing, et al (3044)
The edge effects on tree-liana relationship in a secondary natural forest in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island, China	WU Yuna, TAO Jianping, XI Weimin, et al (3054)
Soilwater deficit under different artificial vegetation restoration in the semi-arid hilly region of the Loess Plateau	YANG Lei, WEI Wei, MO Baoru, et al (3060)
The diurnal trends of sensible and latent heat fluxes of a subtropical evergreen coniferous plantation subjected to seasonal drought ..	HE Youwei, WANG Qiubing, WEN Xuefa, et al (3069)
Ecological adaptability of photosynthesis and water use for <i>Tamarix ramosissima</i> in the southern periphery of Gurbantungut Desert, Xinjiang	WANG Shanshan, CHEN Xi, WANG Quan, et al (3082)
Estimation of leaf area index of cotton using digital Imaging	WANG Fangyong, WANG Keru, LI Shaokun, et al (3090)
Different response of photosynthetic apparatus between wild soybean (<i>Glycine soja</i>) and cultivated soybean (<i>Glycine max</i>) to NaCl stress	XUE Zhongcai, GAO Huiyuan, LIU Jie (3101)
Effects of water and phosphorus supply on morphology and structure of special root hairs on nodal roots of wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)	ZHANG Jun, HE Dexian, DUAN Zengqiang (3110)
Applications of species indicator for analyzing plant community types and their biodiversity at Kunyushan National Forest Reserve ..	SUN Zhiqiang, ZHANG Xingyao, ZHU Yanpeng, et al (3120)
Societal metabolism for chinese provinces based on multi-scale integrated analysis of societal metabolism (MSIASM)	LIU Ye, GENG Yong, ZHAO Hengxin (3133)
Comparative gene expression analysis for leaf trichomes of tobacco grown in two different regions in China	CUI Hong, JI Hao, YANG Huijuan, et al (3143)
Performance evaluation of B biotype whitefly, <i>Bemisia tabaci</i> on 23 host plants	AN Xincheng, GUO Qiang, HU Qiongbo (3150)
Studies of hemocytes DNA damage by two pesticides acetamiprid and chlorpyrifos in predaceous spiders of <i>Pardosa astrigera</i> Koch ..	LI Rui, LI Shengcai, LIU Jia, (3156)
Effects of the fungicide prochloraz on the rotifer <i>Brachionus calyciflorus</i>	LI Daming, LU Zhenghe, FENG Qi, et al (3163)
Effects of long- and short-term successive parthenogenesis on life history and genetics characteristics of <i>Brachionus calyciflorus</i>	GE Yali, XI Yilong (3170)
Review and Monograph	
Review of the relationship between regional landscape pattern and surface water quality	ZHAO Jun, YANG Kai, TAI Jun, et al (3180)
Review of dew action effect on plants	YE Youhua, PENG Shaolin (3190)
Advances in Botryosphaeriaceae: identification, phylogeny and molecular ecology	CHENG Yanlin, LIANG Jun, LÜ Quan, et al (3197)
Advances in research on the mechanisms of age-related productivity decline of planted forests	MAO Peili, CAO Banghua, TIAN Wenxia, et al (3208)
The application of tree-ring on forest disturbance history reconstruction	FENG Xiaohui, CHENG Ruimei, XIAO Wenfa, et al (3215)
Research advances on stress responsive WRKY transcription factors in plants	LI Ran, LOU Yonggen (3223)
Scientific Note	
The soil microbial activities and microbial biomass in Sanjiangyuan Alpine grassland	REN Zuohua, ZHANG Yuguang, LI Diqiang, et al (3232)
The differences of water use efficiency (WUE) among three <i>Populus deltoids</i> clones, and the cloning and characterization of related gene, <i>PdERECTA</i>	GUO Peng, XIA Xinli, YIN Weilun (3239)
Arthropod community reestablishment and niche of the main groups in kiwifruit orchards	DU Chao, ZHAO Huiyan, GAO Huanhuan, et al (3246)

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 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 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 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

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 11 期 (2011 年 6 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 11 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn 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 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 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 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 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