

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

生态学报

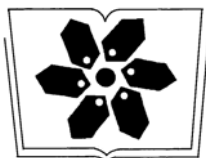
Acta Ecologica Sinica



第34卷 第6期 Vol.34 No.6 **2014**

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 34 卷 第 6 期 2014 年 3 月 (半月刊)

目次

前沿理论与学科综述

- 全球气候变暖对凋落物分解的影响..... 宋 飘,张乃莉,马克平,等 (1327)
- 从系统到景观:区域物质流分析的景观取向 张晓刚,曾 辉 (1340)
- 论湿地生态系统服务的多维度价值评估方法..... 宋豫秦,张晓蕾 (1352)
- 保幼激素在昆虫中的分子作用机理..... 金敏娜,林欣大 (1361)
- 岩画和壁画类文物微生物病害研究进展..... 李 强,葛琴雅,潘晓轩,等 (1371)
- 基于 3S 技术的图们江流域湿地生态安全评价与预警研究 朱卫红,苗承玉,郑小军,等 (1379)
- 跨界保护区网络构建研究进展..... 王 伟,田 瑜,常 明,等 (1391)

个体与基础生态

- 速生树种尾巨桉和竹柳幼苗耗水特性和水分利用效率..... 邱 权,潘 昕,李吉跃,等 (1401)
- 三种增温情景对入侵植物空心莲子草形态可塑性的影响..... 褚延梅,杨 健,李景吉,等 (1411)
- 气象要素及土壤理化性质对不同土地利用方式下冬夏岩溶作用的影响 刘 文,张 强,贾亚男 (1418)
- 施用纳米碳对烤烟氮素吸收和利用的影响..... 梁太波,尹启生,张艳玲,等 (1429)
- 基于 Voronoi 图的林分空间模型及分布格局研究 刘 帅,吴舒辞,王 红,等 (1436)
- 近自然毛竹林空间结构动态变化..... 仇建习,汤孟平,沈利芬,等 (1444)
- 基于种实性状的无患子天然群体表型多样性研究..... 刁松峰,邵文豪,姜景民,等 (1451)
- 不同林分起源的相容性生物量模型构建..... 符利勇,雷渊才,孙 伟,等 (1461)

种群、群落和生态系统

- 毛竹材用林林下植被群落结构对多花黄精生长的影响..... 樊艳荣,陈双林,杨清平,等 (1471)
- 温度和 CO₂ 浓度升高下转 *Bt* 水稻种植对土壤活性碳氮和线虫群落的短期影响
..... 陈 婧,陈法军,刘满强,等 (1481)
- 中国东北地区近 50 年净生态系统生产力的时空动态 李 洁,张远东,顾峰雪,等 (1490)
- 遥感与 GIS 支持下的盘锦湿地水禽栖息地适宜性评价..... 董张玉,刘殿伟,王宗明,等 (1503)
- 秦岭火地塘林区土壤大孔隙分布特征及对导水性能的影响..... 陆 斌,张胜利,李 侃,等 (1512)
- 磷浓度对铜绿微囊藻、大型溞和金鱼藻三者相互作用的影响..... 马剑敏靳 萍,郭 萌,等 (1520)
- 普生轮藻浸提液对两种淡水藻类的化感抑制作用及其数学模型..... 何宗祥,刘 璐,李 诚,等 (1527)
- 北京永定河-海河干流河岸带植物的区系分析 修 晨,欧阳志云,郑 华 (1535)
- 基于河流生境调查的东河河流生境评价..... 王 强,袁兴中,刘 红,等 (1548)

景观、区域和全球生态

应用 SWAT 模型研究潮河流域土地利用和气候变化对径流的影响 郭军庭,张志强,王盛萍,等 (1559)

长白山不同海拔树木生长对气候变化的响应差异..... 陈 力,尹云鹤,赵东升,等 (1568)

石家庄市空气花粉散布规律及与气候因子的关系..... 李 英,李月丛,吕素青,等 (1575)

不同放牧梯度下呼伦贝尔草甸草原土壤碳氮变化及固碳效应..... 闫瑞瑞,辛晓平,王 旭,等 (1587)

南四湖区农田土壤有机质和微量元素空间分布特征及影响因素..... 武 婕,李玉环,李增兵,等 (1596)

资源与产业生态

跨国土地利用及其生态影响 陆小璇 (1606)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 288 * zh * P * ¥ 90.00 * 1510 * 30 * 2014-03



封面图说: 图们江河流中段——图们江位于吉林省东南边境,发源于长白山东南部的石乙水,河流的绝大部分是中国与朝鲜的界河,下游很小一段为俄罗斯与朝鲜的界河,并由这里流入日本海,我国珲春距离日本海最近的地方仅有 15km。图们江是我国重要的国际性河流之一,随着我国经济的迅速崛起,图们江地区进入到多国合作联合开发阶段,湿地生态系统处于中度预警状态,并有向重度预警发展的趋势,生态安全面临的威胁越来越严重。对该区域进行湿地生态安全评价与预警研究,可为图们江流域生态环境的可持续发展提供依据。图中河道的远方为朝鲜、河道近方为中国。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@ 163.com

DOI: 10.5846/stxb201306061380

金敏娜, 林欣大. 保幼激素在昆虫中的分子作用机理. 生态学报, 2014, 34(6): 1361-1370.

Jin M N, Lin X D. Molecular mechanisms of the insect juvenile hormone. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(6): 1361-1370.

保幼激素在昆虫中的分子作用机理

金敏娜, 林欣大 *

(中国计量学院生命科学学院, 浙江省生物计量与检验检疫重点实验室, 杭州 310018)

摘要: 随着分子生物学技术的快速发展, 对生态环境中各类生物的研究, 包括对生物某些特定基因结构和功能的研究等逐步拓展和加深。保幼激素 (Juvenile Hormone, JH) 是由咽侧体 (Corpus Allatum, CA) 分泌的, 在昆虫发育、变态和生殖过程中起重要作用的激素。目前对 JH 信号传导途径的作用机理还不十分清楚。现有研究表明, *Kruppel homolog-1* (*Kr-h1*) 是一种含 C₂H₂ 锌指结构的转录因子, 处于保幼激素信号途径下游, 在保幼激素信号通路中起着重要作用。已报道的 *Kr-h1* 基因的功能主要包括: 调控幼虫生长发育和变态, 与蜜蜂的觅食行为密切相关, 参与果蝇幼体神经细胞的形成等等。对就近十年来 *Kr-h1* 基因的特性和功能研究作一个综述以了解不同昆虫中保幼激素的分子作用机制, 为开发生物农药奠定理论基础, 也为维护良好的生态环境作出理论贡献。

关键词: 生态环境; 保幼激素; 信号通路; *Kruppel homolog-1*; 锌指结构

Molecular mechanisms of the insect juvenile hormone

JIN Minna, LIN Xinda *

College of Life Sciences, China Jiliang University, Provincial Key Laboratory of Biometrology and Inspection & Quarantine, Hangzhou 310018, China

Abstract: Following the rapid development of molecular biology techniques, many studies have been carried out of specific gene structures and functions, including those in ecological environments. Juvenile hormone (JH) is an important insect hormone that regulates insect larval development, reproduction, and metamorphosis, although the molecular mechanism behind this remains unclear. The transcription factor *Kruppel-homolog 1* (*Kr-h1*) acts downstream of the JH receptor and plays a key role in the JH signaling pathway. It has been identified in over 21 insect species, and sequence analysis has shown it to contain 2—8 C₂H₂-type zinc-finger motifs, which are highly conserved among *Kr-h1* proteins. We previously found that zinc-fingers Zn2—Zn7 are more conserved than others in all insect species we compared. Interestingly, we found that the jewel wasp *Nasonia vitripennis* only contains two zinc-fingers, Zn4 and Zn7, while the body louse *Pediculus humanus corporis* contains all zinc-fingers except Zn7. As *N. vitripennis* and *P. humanus* were the only two parasitoids among the 21 insect species examined, it is possible that zinc fingers might be lost during evolution. Studies in *Drosophila melanogaster*, *Bombyx mori*, *Tribolium castaneum*, and *Frankliniella occidentalis* revealed that *Kr-h1* is required for embryonic development and metamorphosis, and that its down-regulation results in development of the precocious phenotype. Knockdown of *Kr-h1* by RNAi in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* showed that this gene is required for normal wing and external genitalia development. *Kr-h1* is also involved in neuron development, the regulation of photoreceptor maturation, larval growth, insect development and metamorphosis, and the formation of *Drosophila melanogaster* neurons. In addition, it controls the foraging behavior of honey bees through affecting the expression of the cGMP-mediated activation of protein kinase G. The expression of *Kr-h1* is induced by JH and its mimics. The *Bombyx mori*

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (2010CB126200)

收稿日期: 2013-06-06; 修订日期: 2013-10-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linxinda@cjlu.edu.cn

juvenile hormone response element (bmJHRE), located 141 bp upstream of *Kr-h1*, includes an E-box with the sequence CACGTG. bmJHRE was found in the genomic sequence of all seven insect species that we previously analyzed, and the E-box was highly conserved in all species (100%). The E-boxes of *Tribolium castaneum Kr-h1* (*TcKr-h1*) and *Apis mellifera Kr-h1* (*AmKr-h1*) are close to the *Kr-h1* promoter, while those of *Bombyx mori Kr-h1* (*BmKr-h1*), *Acyrtosiphon pisum Kr-h1* (*ApKr-h1*), *Drosophila melanogaster Kr-h1* (*DmKr-h1*), *Nasonia vitripennis Kr-h1* (*NvKr-h1*), and *Nilaparvata lugens Kr-h1* (*NlKr-h1*) are not. JH also interacts with the hormone ecdysone (Ecd), and research from *D. melanogaster*, *B. mori*, and *T. castaneum* suggests that *Kr-h1* is a key factor in the JH-Ecd interaction. JH mimics methoprene treatment, which increases the expression of *Kr-h1* while reducing that of *Broad (Br)*, a transcription factor located downstream of Ecd and its receptor that plays an important role in the ecdysone signaling pathway. This indicates that *Br* expression might be inhibited by *Kr-h1*. Although much progress has been made in understanding insect hormone signaling pathways, several key questions still remain. For example, what is the role of *Kr-h1* in linking the JH and Ecd signaling pathways? How many other genes form a close connection in the JH signaling cascade? This review highlights the characteristics and functions of *Kr-h1* that have been elucidated during the past decade. It also summarizes our understanding of the molecular mechanism of JH, establishes a theoretical basis for the development of biological pesticide, and contributes theoretically to the maintenance of a good ecological environment.

Key Words: ecological environment; juvenile hormone; signaling pathway; *krüppel-homolog 1*; zinc finger; RNA interference

1 保幼激素 (Juvenile Hormone, JH) 及其受体

保幼激素 (Juvenile Hormone, JH) 是由昆虫咽侧体分泌的重要激素^[1], 其主要功能包括保持幼虫的特性、维持前胸腺和促进卵巢成熟, 调控昆虫的发育、变态和生殖等过程^[2-4]。近年来随着分子生物学的不断发展, 一些国内外研究团队以果蝇 (*Drosophila melanogaster*)、赤拟谷盗 (*Tribolium castaneum*) 和德国小蠊 (*Blattella germanica*) 等为研究对象, 借助 RNA 干扰和蛋白互作等技术在 JH 受体鉴定、JH 调控昆虫胚后发育、生殖过程及 JH 与蜕皮激素 (Ecd) 的相互作用等方面做了大量的研究工作。例如, 在红椿 (*Pyrrhocoris apterus*) 中, JH 可以阻止由 Ecd 引起的幼虫变态, 从而维持蜕皮后的幼虫状态。在沙蟋 (*Gryllus firmus*) 的研究中, 发现 JH 与沙蟋的翅型分化有关。戴华国等还通过褐飞虱 (*Nilaparvata lugens*) 若虫体背点滴保幼激素类似物烯虫酯 (Methoprene) 来证实褐飞虱翅型分化的敏感期是 3 龄末 4 龄初^[5]。但 Daimon 等在家蚕 (*Bombyx mori*) 的 *dimolting (mod)* 突变体 (缺少 P450 环氧酶而不能合成 JH) 中, 发现在 2 龄幼虫过后仍能发育成为早熟蛹^[6]。这个结果暗示家蚕早期低龄幼虫对保幼激素缺失不敏感, 因此, JH 可能还有其他功能或作用

机制^[7]。

1.1 JH 受体

了解保幼激素分子作用的机制, 很大程度上受限于 JH 受体的鉴定。在过去的 20 多年里国内外研究者对 JH 受体的克隆与鉴定做了大量的实验和研究^[8-9]。

早在 1986 年 Wilson 等在 *Met* 突变体果蝇对 JH 抗性研究中, 发现过量的 JH 处理可以诱导果蝇幼虫生成假瘤 (pseudotumor), 而 *Met* 突变体对这种诱导作用的耐受能力远比正常果蝇强^[10]。*methoprene-tolerant (Met)* 属于 bHLH-PAS 转录因子基因家族^[11-12], 在果蝇对保幼激素类似物烯虫酯的抗性研究中, 也有发现 *Met* 突变体对烯虫酯的耐受能力比正常果蝇强^[13], 并且 *Met* 突变体抑制烯虫酯诱导功能的发挥, 制约雌性果蝇卵黄发育。Miura 等人研究表明 JH 能强烈而特异地结合 *Met*, 并迅速诱导 *Met* 进行转录^[14]。离体转录翻译的果蝇 *Met* 与 JHIII 有生理水平上的亲和力, 反之 JHIII 也可以诱导 *Met* 进行转录、翻译合成 JH 受体蛋白 *Met*。以上结果表明 *Met* 是最有可能的 JH 受体。

然而 Pursley 等发现 *Met* 基因缺失的突变体果蝇除了产卵延后、生殖力下降以外, 胚后发育一切正常, 这就与 *Met* 作为 JH 受体应有的表型相矛盾的。

进一步研究发现 *Met* 有一个旁系同源基因 *Germ cell-expressed (Gce)* [15]。*Met* 和 *Gce* 具有部分的功能重叠性,*Gce* 能明显提高 *Met* 突变体对烯虫酯的敏感性,只有两个基因的双突变体才会有致死性 [16],并且 *Gce* 与 JHIII 也有生理水平上的亲和力 [17]。此外,对赤拟谷盗 *Met* 基因进行 RNA 干扰发现化蛹提前而形成早熟蛹,这种表型与 JH 缺失的表型相似,也为 *Met* 是 JH 受体的说法提供有力的证据 [18]。就目前而言,JH 受体包括 *Met* 和 *Gce* [19-20]。

1.2 JH 受体相关蛋白

在果蝇的研究中发现 bHLH-PAS (basic Helix-Loop-Helix-Per/Arnt/Sim) 与核受体 (如 *Met* 和 *Gce*) 结合形成异源二聚体,作为主要成分参与保幼激素信号通路 [19,21-22]。在伊蚊 (*Aedes*) 的研究中发现 MET 和 cycle (CYC) 都属于 bHLH-PAS 转录因子,两者结合形成的二聚体,再与 bHLH-PAS 转录激活物 steroid receptor coactivator (SRC/FISC) 结合形成 MET/CYC/FISC 聚合物,将 JH 信号传递给下游应答基因 *Kr-h1* 和 *Hairy*,从而引起幼虫的生理反应 [11]。Sang 等猜想 MET 可以招募不同的 DNA 结合域 bHLH-PAS 来发挥作用 [11]。

2 *Kr-h1* 基因

JH 从咽侧体分泌后,与载体蛋白形成复合体,经血液循环到达细胞核,与核受体 (*Met*、*Gce* 等) 或相关复合物特异性结合,进而对 JH 信号进行转换并启动细胞内特定基因 *Krüppel-homolog 1 (Kr-h1)* 转录,最终影响昆虫生长发育和引起相关形态等的变化 [23]。早在 1896 年, Schuh 等在果蝇中发现了 *Krüppel (Kr)* 基因,该基因编码的蛋白是一类具有锌指结构域的转录因子,并且通过原位杂交在果蝇基因组和真核生物中发现 *Krüppel* 有多种同源基因 (*Krüppel-homologous gene*),经过克隆、分析及鉴定,结果显示 *Krüppel-homologous gene* 具有调控果蝇生长发育的作用 [24]。后来在果蝇研究中的表明 *Kr-h1* 基因参与 JH 信号传导途径,并发挥其生理功能。随后鉴定了 JH 受体 *Met* 和 *Gce*,并且发现 *Kr-h1* 处于它们的下游,从而逐步形成了 JH-Met(协同 *Gce*)-*Kr-h1* 调控模式,开始了 *Kr-h1* 研究的新篇章,被广泛应用于全变态和不全变态昆虫的研究中。*Kr-h1* 基因影响神经细胞分化,调控胚胎、蜕皮等发育过程,球

菜叶蛾 (*Agrotis ipsilon*) *AiKr-h1* 基因与雄性幼虫的性行为成熟密切相关,借助德国小蠊 (*Blattella germanica*) *Kr-h1* 基因,可以探索昆虫不全变态发育和全变态发育的差异 [25]。

近年来对 *Kr-h1* 的研究逐渐增多,除了家蚕、黑腹果蝇、蜜蜂 (*Apis mellifera*) 和赤拟谷盗之外,通过 NCBI 检索还发现了疟蚊 (*Anopheles gambiae*)、埃及伊蚊 (*Aedes aegypti*)、致倦库蚊 (*Culex quinquefasciatus*)、红火蚊 (*Solenopsis invicta*)、拟暗果蝇 (*Drosophila pseudoobscura*)、蚂蚁 (*Camponotus floridanus*)、吸血红椿 (*Rhodnius prolixus*) [23]、红椿 (*Pyrrhocoris apterus*) [23]、熊蜂 (*Bombus terrestris*)、苜蓿切叶蜂 (*Megachile rotundata*)、球菜夜蛾 [26] 等昆虫均有 *Kr-h1* 或 *Kr-h1* 同源基因。

2.1 *Kr-h1* 基因的结构

最早是从果蝇中分离出了 *Kr-h1* 的突变体等位基因,分别是 *kr-h²-kr-h⁵*,发现这些基因都是蛹致死因子,与 *kr-h¹* 并没有互补关系,突变位点位于远离 *Kr-hα* 启动子或者在第一个内含子的起始端 [27]。

早在 1986 年, Schun 等人就提出 *Kr-h1* 翻译后的氨基酸是一种含有 2 个 Cys 和 2 个 His 的锌指结构,*Kr-h1* 基因的原初转录产物存在可变剪接,主要有 3 种剪接产物:*Kr-h1α*、*Kr-h1β* 和 *Kr-h1λ* [24]。*Kr-h1α* 和 *Kr-h1λ* 主要调控昆虫的蛹期变态及幼虫-蛹的过程 [28];而 *Kr-h1β* 在胚胎中含量极其丰富,在昆虫的胚胎发育及卵-幼虫的发育过程中起到主要调控作用 [27,29]。现有研究表明 *Kr-h1* 蛋白是一种含 C₂H₂ 锌指结构的转录因子,处于保幼激素受体 *Met* 下游。根据 NCBI 上的信息,查询结果显示目前为止拥有完整的 8 个锌指结构 (Zn1—Zn8) 的 *Kr-h1* 基因共有 18 个。将这 18 个 *Kr-h1* 基因和克隆的褐飞虱 *Kr-h1* 翻译后进行氨基酸序列比对 (图 1),结果显示 8 个锌指结构保守性存在明显差异,Zn1 和 Zn8 的保守性较低,Zn2—Zn7 的保守性相对较高。此外 8 个锌指的长短差别很大,尤其是 Zn4 特别短,其次是 Zn7 (图 1)。

此外,还找到了两个 *Kr-h1* 全长基因,分别是人头虱 (*Pediculus humanus corporis*) 的 *PhcKr-h1* 基因和丽蝇蛹集金小蜂的 (*Nasonia vitripennis*) *NvKr-h1* 基因。将这两个基因翻译成氨基酸后与上述的 19 种 *Kr-h1* 蛋白进行比较分析,结果发现所有所有

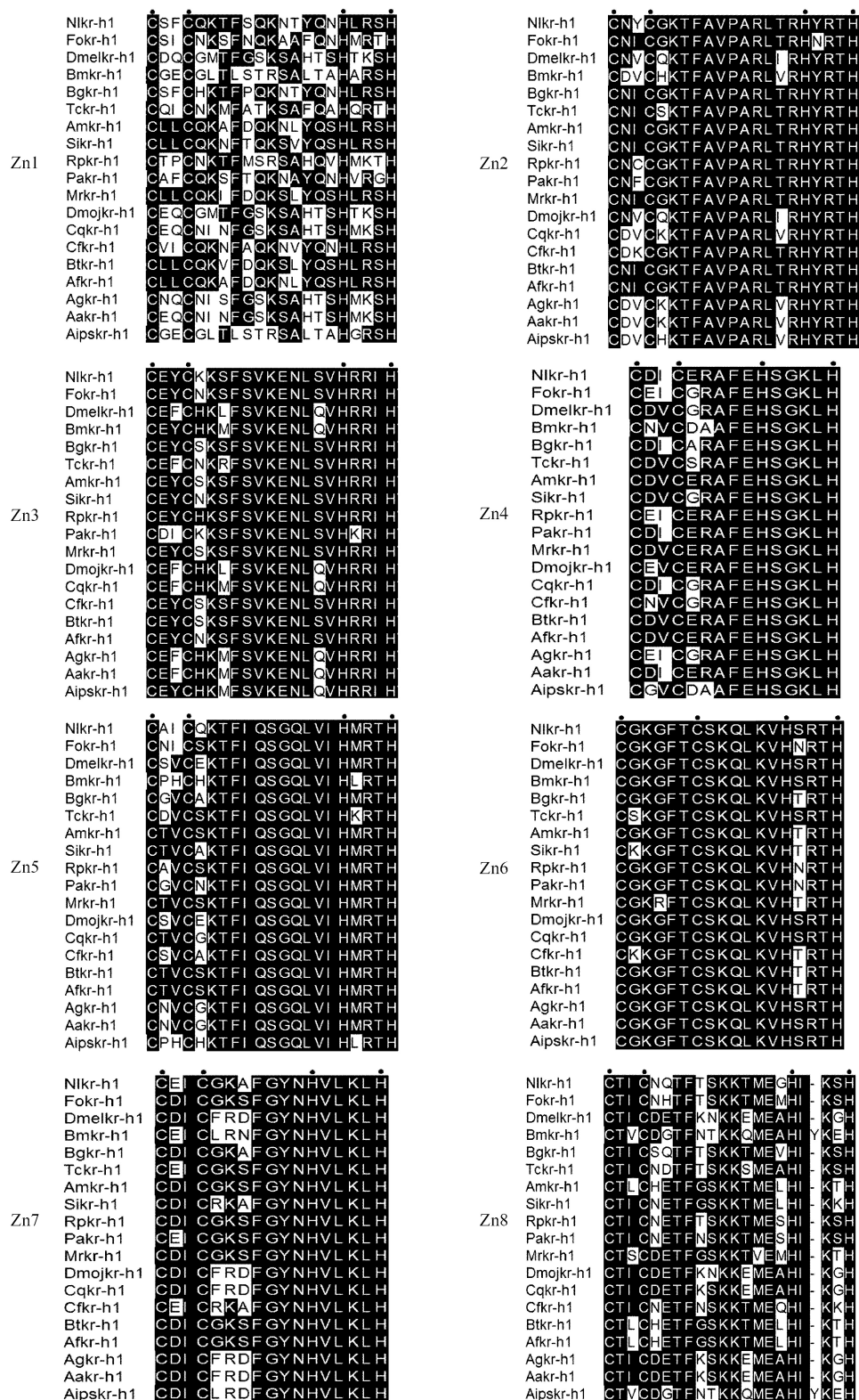


图1 Kr-h1 蛋白 8 个锌指结构的系统发育分析

Fig.1 Phylogenetic analysis of 8 Zinc fingers from Kr-h1 protein

DmKr-h1; *Drosophila mojavensis* (XP_002002302.1); NilKr-h1; *Nilaparvata lugens* (KF414525); FoKr-h1; *Frankliniella occidentalis* (BAJ41257.1); DmelKr-h1; *Drosophila melanogaster* (NP_477467.1), BmKr-h1; *Bombyx mori* (BAL04727.1), BgKr-h1; *Blattella germanica* (CCC55948.1); Tckr-h1; *Tribolium castaneum* (NP_001129235.1), AmKr-h1; *Apis mellifera* (NP_001011566.1); Sikr-h1; *Solenopsis invicta* (EFZ20948.1); Rpkkr-h1; *Rhodnius prolixus* (AEW22980.1); Pakr-h1; *Pyrrhocoris apterus* (AEW22979.1); Mrkr-h1; *Megachile rotundata* (XP_003704983.1); Cqkr-h1; *Culex quinquefasciatus* (XP_001863529.1); Cfr-h1; *Camponotus floridanus* (EFN62423.1); Btkr-h1; *Bombus terrestris* (ACX50259.1); Afr-h1; *Apis florea* (XP_003692418.1); Agkr-h1; *Anopheles gambiae* (XP_318706.4); AaKr-h1; *Aedes aegypti* (XP_001655162.1); AiKr-h1; *Agrotis ipsilo* (AEL97587.1)

Kr-h1 蛋白均有 Zn4, 因此猜想该锌指的功能最为普遍, 此外还发现人头虱的 Kr-h1 蛋白除了 Zn7 外其余锌指都有, 而丽蝇蛹集金小蜂的 Kr-h1 蛋白只有 Zn4 和 Zn7 (图 2)。非常有意思的是人头虱和丽蝇蛹集金小蜂都属于寄生类昆虫, 所以推测 Kr-h1 基因的锌指结构可能在这两种昆虫的长期进化过程中出

现部分退化, 表现出 Kr-h1 锌指蛋白个数的缺失, 从另一方面来说, 也可能 8 个锌指结构在结构上有一定的冗余性。总而言之, 根据 Kr-h1 锌指蛋白基因的分布情况分析不同物种 Kr-h1 的差异, 有助于更清晰地了解该基因的结构功能与特点。

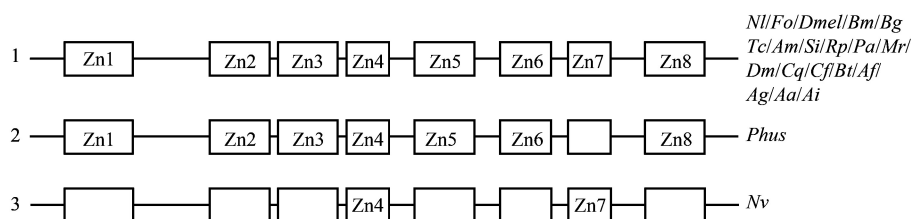


图 2 Kr-h1 蛋白锌指分布图

Fig.2 Zinc fingers distribution of Kr-h1 proteins

Drosophila mojavensis (Dmoj, XP_002002302.1); *Nilaparvata lugens* (NI); *Frankliniella occidentalis* (Fo, BAJ41257.1), *Drosophila melanogaster* (Dm, NP_477467.1); *Bombyx mori* (Bm, BAL04727.1); *Blattella germanica* (Bg, CCC55948.1); *Tribolium castaneum* (Tc, NP_001129235.1); *Apis mellifera* (Am, NP_001011566.1); *Solenopsis invicta* (Si, EFZ209 48.1); *Rhodnius prolixus* (Rp, AEW22980.1); *Pyrrhocoris apterus* (Pa, AEW22979.1); *Megachile rotundata* (Mr, XP_003704983.1); *Culex quinquefasciatus* (Cq, XP_001863529.1); *Camponotus floridanus* (Cf, EFN62423.1); *Bombus terrestris* (Bt, ACX50259.1); *Apis florae* (Af, XP_003692418.1); *Anopheles gambiae* (Ag, XP_318706.4); *Aedes aegypti* (Aa, XP_001655162.1); *Agrotis ipsilo* (Ai, AEL97587.1); 2; *Pediculus humanus corporis* (Phus, XP_002428656.1); 3; *Nasonia vitripennis* (Nv, ABQ84984.1)

2.2 Kr-h1 基因的功能

研究发现, 在果蝇^[27]、赤拟谷盗^[30]等全变态发育昆虫的胚胎期和幼虫期, Kr-h1 基因胚胎发育和胚后幼虫蜕皮发育过程中表达比较活跃, 蛹期则几乎消失或不表达。在西花蓟马 (*Frankliniella occidentalis*)^[31]、德国小蠊^[32]等不全变态发育昆虫中, Kr-h1 基因在胚胎和早期若虫期表达活跃, 在若虫末期表达非常低。因此在昆虫成虫即将形成的分界段, Kr-h1 的表达非常低甚至消失, 暗示该基因的主要功能发挥在胚胎及幼虫 (或若虫) 时期。

迄今为止有关 Kr-h1 基因的功能研究主要集中在以下几个方面: 调控昆虫生长发育、促进神经元细胞的形成以及影响蜜蜂的觅食行为和雄性球菜夜蛾的性行为成熟 (表 1)。

2.2.1 调控生长发育及变态

近年来, 通过各种分子生物学手段探究该基因的功能。通过荧光定量 PCR 技术检测 Kr-h1 在果蝇的胚胎及早期幼虫生长发育阶段的表达水平, 结果显示该基因的表达量在胚胎和幼虫中表达量高, 并且 DmKr-h1 在变态发育过程中起到重要的调控作用^[27-28, 33]。也有大量研究表明 DmKr-h1 通过 JH 受体 Met 和 Gce 传递保幼激素信号, 维持幼虫形态, 调

控幼虫的生长发育与变态^[16, 19]。

Hiroto 等在家蚕 (*Bombyx mori*) 的研究中发现 Kr-h1 基因在家蚕的 4 龄末 5 龄初时期 (V0) 表达量很高, 在 5 龄后 1d (V1) 时期表达量低下, 在 5 龄后 2d (V2) 时期表达量更低^[34]。随着家蚕幼虫的不断发育, BmKr-h1 的表达明显下降, 这说明 BmKr-h1 具有调控幼虫生长发育的功能。有实验者通过对赤拟谷盗和西花蓟马的研究来初步分析 Kr-h1 基因在完全变态发育和不完全变态发育两类昆虫中的功能^[32]。赤拟谷盗的生长发育属于完全变态发育, TcKr-h1 的功能类似于 DmKr-h1 和 BmKr-h1, 起到调控胚胎发育、早期幼虫生长发育及后期变态过程的作用^[30, 35]。西花蓟马 Kr-h1 在胚胎期转录水平非常高, 幼虫和前蛹期较低, 蛹期则相当低, 这表明 FoKr-h1 可能在胚胎、幼虫及蛹等阶段起着调控作用^[31]。

此外, 不少研究者通过改变外源保幼激素或保幼类似物的浓度来处理家蚕早期幼虫, 引发幼虫额外蜕皮形成超龄幼虫或提前成熟化蛹^[28]。从分子水平上来说, 家蚕的这些形态变化与 Kr-h1 的变化有关, 即 Kr-h1 的表达水平在一定程度上决定了幼虫的蜕皮与变态发育。用吡丙醚 (pyriproxyfen) 处理家蚕幼虫, 前蛹和早期蛹虽然能发育成蛹但最终死

亡^[31]。利用 RNAi 技术将德国小蠊倒数第二龄或第三龄若虫的 *Kr-h1* 表达水平下调,结果导致早熟成虫的形成^[32,36]。

表 1 *Kr-h1* 基因的功能
Table 1 Function of *Kr-h1* gene

物种 Species	分类 Category	功能 Function		参考文献 References
		调控 Regulation	行为 Behavior	
果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	双翅目 Diptera	调控胚胎和幼虫发育,促使光感受器(神经细胞)的成熟 Embryonic and larvae development, regulate the maturation of photoreceptor		[16, 19, 2728, 33, 37, 38]
家蚕 <i>Bombyx mori</i>	鳞翅目 Lepidoptera	调控早期幼虫发育及变态过程 Early larvae development and metamorphosis		[34, 39]
球莴夜蛾 <i>Agrotis ipsilon</i>	鳞翅目 Lepidoptera		促使性行为成熟 Maturation of sexual behavior	[26]
赤拟谷盗 <i>Tribolium castaneum</i>	鞘翅目 Coleoptera	调控早期幼虫发育,维持幼虫形态及阻止变态 Early larvae development, maintain larva morphology, metamorphosis		[30]
德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>	蜚蠊目 Blattaria	影响翅和背部腺体的发育 Development of wings and dorsal glands		[32]
西花蓟马 <i>Frankliniella occidentalis</i>	缨翅目 Thysanoptera	调控幼虫生长发育和变态过程 Larvae development and metamorphosis		[31]
蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	膜翅目 Hymenoptera		与觅食行为有关 Foraging behavior	[40, 41]
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	同翅目 Homoptera	影响翅型和外生殖器的发育 Development of wings and genitals		

在褐飞虱的 *Kr-h1* 研究中发现,*NIKr-h1* 在胚胎、1 龄及 2 龄若虫中的表达量相对较高(Jin 等未发表资料)。利用 RNAi 技术将 3 龄若虫的 *NIKr-h1* 沉默,结果发现成虫的足、翅和生殖器发育明显异常。此外 *NIKr-h1* 在大脑、翅、中肠及卵巢中表达活跃,推测 *NIKr-h1* 在胚胎发育、若虫生长及成虫成熟具有重要的调控作用。

2.2.2 促进神经元细胞形成

有研究表明, *Kr-h1* 参与果蝇幼体神经系统发育,促使光感受器的发育和成熟^[37]。在果蝇幼体的蘑菇体神经元细胞中,无论是处于初始分化阶段还是神经突形成阶段, *DmKr-h1* 表达量均下调,这表明神经元形态发生时期 *DmKr-h1* 表达下调为其正常发育所需^[37]。Duportets 等人在球莴夜蛾雄性虫体的研究中发现, *AiKr-h1* 在不同组织中均有不同程度的表达,其中在腿部、胸部、大脑、触角叶中的表达量比触角、翅膀及腹部中高,尤其在脑部表达较高,因此怀疑 *AiKr-h1* 与幼体神经元形成有一定联系^[26]。

2.2.3 影响行为

Fussnecker 等研究发现 *Kr-h1* 基因也与蜜蜂的觅食行为有关^[40]。 *AmKr-h1* 在蜜蜂的脑部大量表达。工蜂是主要觅食群体,通过荧光定量 PCR 检测到工蜂体内 *AmKr-h1* 的表达水平远高于生育蜂群。研究表明 *AmKr-h1* 启动子有应答大脑中 cGMP 信号传导的元件, *AmKr-h1* 基因影响 cGMP 介导蛋白激酶 G (Protein Kinase G, PKG) 的激活^[42]。有意思的是, Duportets 等的研究发现 *AiKr-h1* 可能与雄性球莴夜蛾的性行为成熟有关^[26]。

2.3 *Kr-h1* 基因的调控

2.3.1 JH 或 JH 类似物(JHA)对 *Kr-h1* 表达的影响

近年来国内外研究者们纷纷表明 JH 可能通过 JH 受体基因 *Met* 及其下游基因 *Kr-h1* 发挥其维持幼虫形态或抑制变态的作用^[31, 39, 42-45]。用 JH 及 JHA 处理家蚕幼虫,并通过 qPCR 检测不同龄期幼虫体内 *BmKr-h1* 的表达水平,结果发现当 JH 或 JHA 浓度增加,将引起家蚕幼虫额外蜕皮而形成超龄幼虫;

若人为降低保幼激素含量,则会导致幼虫提前化蛹,即“小”蛹。此外关于果蝇和赤拟谷盗 JH 信号通路的研究中,证实 *Kr-h1* 是一种重要的 JH 信号传递介质,并且随着 JH 的变化而影响转录水平^[45-46]。

用 JHA 和对照组丙酮(Acetone)处理家蚕幼虫 V3(5 龄后 3d 的幼虫),结果发现 *Kr-h1* 的表达量在 JHA 处理后的 V3 体内与 V0 时期一样高,而在丙酮处理后的 V3 体内表达量非常低,说明在 JH 存在的条件下家蚕 *Kr-h1* 基因仍能正常表达而不受龄期的影响^[34]。用吡丙醚(Pyriproxifen)处理西花蓟马和捕食性蓟马(*Haplothrips brevitubus*),结果表明吡丙醚可以诱导 *Kr-h1* 的表达^[31]。

因此,JH 及 JHA 可以诱导 *Kr-h1* 基因表达,*Kr-h1* 接收由 JH 受体 Met 传递的 JH 信号,调控其自身的转录表达。

3.3.2 *Kr-h1* 上游调控元件

先前已经在云杉卷叶蛾(*Choristoneura fumiferana*)保幼激素酯酶(JH esterase)的启动子(Promoter)区域发现了一个 30 bp 的保幼激素反应元件(*CfJHRE*)^[47]。Kayukawa 等对家蚕 *Kr-h1* 基因的调控作了较深入的研究,发现在 *BmKr-h1* 上游 2 kb 附近有一个大小为 141 bp 的保幼激素应答元件 *kJHRE*,该元件包含有一段 CACGTG 序列,称之为 E-box。bHLH-PAS 家族转录因子 BmMet2 接受 JH 信号并与另一个 bHLH-PAS 家族转录因子 BmSRC2 作用形成二聚体(JH/BmMet2/BmSRC2),从而 JH/BmMet2/BmSRC2 定位在 *kJHRE* 元件上,并激活 *BmKr-h1*^[46]。值得一提的是,结合已发表资料参考文献^[46],通过序列比对发现,在果蝇、赤拟谷盗、蜜蜂、丽蝇蛹集金小蜂、豌豆蚜(*Acyrtosiphon pisum*)以及褐飞虱 *Kr-h1* 基因的上游均含有 E-box(图 3)。其中目前研究发现 *TcKr-h1* 和 *AmKr-h1* 的 E-box 距离 *Kr-h1* 启动子比较近,而 *BmKr-h1*、*ApKr-h1*、*DmKr-h1*、*NvKr-h1* 和 *NlKr-h1* 的 E-box 距离启动子相对较远。

3 *Kr-h1* 与 Broad complex (BrC) 的互作关系

3.1 JH 和 Ecd 的互作

JH 和 Ecd 是调控昆虫发育和变态的两种最为重要的激素^[48-49],两者之间相互作用、相互影响。Wang 等人采用蜕皮激素和保幼激素类似物处理三眠蚕,结果用保幼激素类似物处理后的三眠蚕比正常的大,成为超龄幼虫,而蜕皮激素处理后的三眠蚕

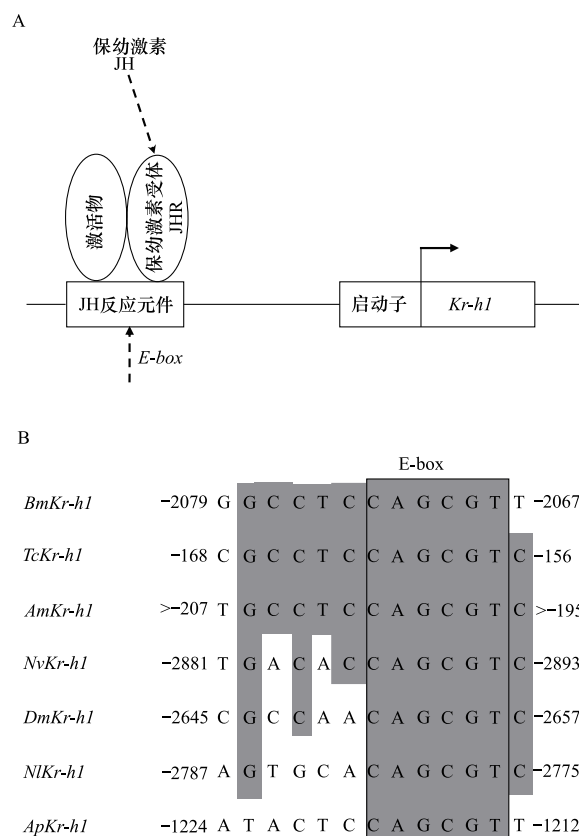


图 3 *Kr-h1* 基因的部分上游调控序列

Fig.3 Partial sequence of *Kr-h1* upstream region

提前蜕皮,继而因不完全蜕皮致死^[48]。有研究发现果蝇与家蚕和赤拟谷盗不同,外源保幼激素处理不能诱导幼虫额外蜕皮形成超龄幼虫,但持续给幼虫喂食高浓度的保幼激素将导致预成虫腹部发育异常^[50]。JH 可以通过调控或者抑制 Ecd 来影响昆虫的变态发育过程^[51],所以说 JH 和 Ecd 是在昆虫生长发育和成虫发育时期的两种重要信号传递者,调控昆虫的生长发育、蜕皮及成虫的成熟。

3.2 *Kr-h1* 与 Br 的互作

Br(*BrC*)是蜕皮激素的转录因子基因,通过蜕皮激素受体复合物传递蜕皮信号至 *Br*,引起该基因大量转录并促使幼虫蜕皮或变态。*Br* 在蜕皮激素信号传导途径中扮演着重要的角色,也是连接保幼激素与蜕皮激素信号通路的节点。

在果蝇的研究中发现 JH 通过 Met 和 Gce 传递信号,促使 *DmKr-h1* 基因表达上调,而 *DmKr-h1* 却抑制 *DmBr* 的表达^[16]。家蚕的 *BmKr-h1* 可以延迟 *Bombyx mori* *Br* (*BmBr*) 基因的表达,*BmKr-h1* 对 *BmBr* 有抑制作用^[31,52]。用吡丙醚处理西花蓟马和捕食性蓟马,研究结果发现吡丙醚可以诱导 *FoKr-h1*

的表达,而 *FoKr-h1* 抑制 *Frankliniella occidentalis Br* (*FoBr*) 的表达。*FoKr-h1* 在胚胎、幼虫及前蛹期均有不同程度的表达,直到蛹期才停止表达,而与此同时 *FoBr* 则进行大量转录和表达。遗憾的是,在蓟马中缺乏 RNAi 技术而未能进一步明确 *FoKr-h1* 和 *FoBr* 的功能^[31]。

研究还发现赤拟谷盗 *Kr-h1* 和 *Br* 也有类似的相互作用机制^[45,53]。*TcKr-h1* 在蛹期前均有表达,而蛹期后未见表达。通过 RNA 干扰等研究发现 *TcKr-h1* 是 *Tribolium castaneum Met* (*TcMet*) 下游基因,在蛹期 *TcMet* 的调控并由 *TcMet* 传递保幼激素信号,促使幼虫维持形态。有意思的是,在保幼激素类似物 Methoprene 处理后, *TcKr-h1* 与 *Tribolium castaneum Br* (*TcBr*) 表达量出现了相反的趋势,表现出 *TcKr-h1* 对 *TcBr* 基因的抑制作用。*TcKr-h1* 是作为 JH 应答基因,在 JH 信号传达途径中联系 *TcMet*,并且对蜕皮激素信号传导途径中 *TcBr* 基因有抑制作用,因此 *TcKr-h1* 和 *TcBr* 可能是联系保幼激素和蜕皮激素两大信号通路的关键基因。

虽然在家蚕、黑腹果蝇及赤拟谷盗中 *Kr-h1* 对 *Br* 均有抑制作用(图 4),但是这种说法尚待进一步研究明确,因此 *Kr-h1* 与 *Br* 在保幼激素和蜕皮激素信号传导中的分子作用机制待进一步研究^[50]。

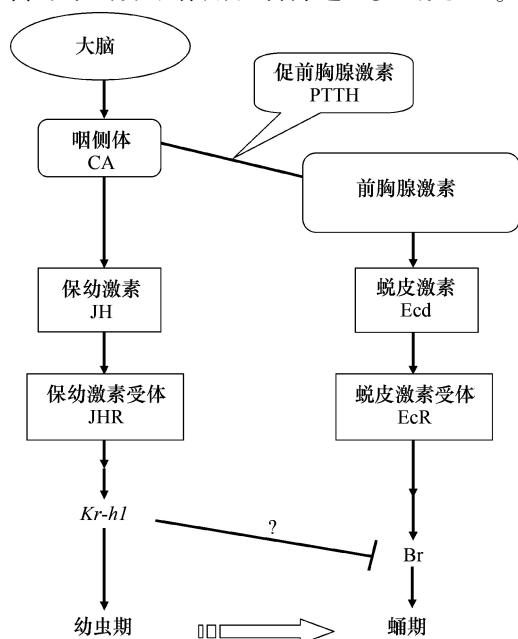


图 4 *Kr-h1* (JH 信号) 和 *Br* (Ecd 信号) 的互作关系

Fig.4 Interaction between *Kr-h1* (JH signaling) and *Br* (Ecd signaling).

4 结论与展望

综上所述,通过多方面、多角度地挖掘 JH 及其相关的分子研究;JH 应答基因(反应元件)、JH 受体鉴定及其相关蛋白研究、JH 与 Ecd 的交互作用等,逐步了解转录因子 *Kr-h1* 的特性与功能。目前已经证实了 JH 是通过 JH 受体基因 *Met* 调控下游基因 *Kr-h1*,并引起相应的生理学反应,当然在 JH 的这一信号通路中还涉及诸多蛋白或转录因子的协助。JH-Met-*Kr-h1* 的调控模式是一个比较复杂的过程但是至少现在比较肯定的是 *Kr-h1* 可以传递保幼激素信号并调控昆虫早期生长发育和变态。

总言之,*Kr-h1* 的研究还有不少问题亟需回答。例如 *Kr-h1* 与 *Br* 如何搭建桥梁,连接 JH 和 Ecd 信号传导途径? 上游保幼激素反应元件核心区域 E-box 与启动子的距离,与 *Kr-h1* 的功能是否有关? 有什么样的关联? *Kr-h1* 和哪些相关基因形成紧密联系的级联反应? 对 *Kr-h1* 的深入研究必将有助于我们更加清晰的了解 JH 作用的分子机制,相信在不远的将来可以研制出更为安全的生物农药,维护生态环境安全,同时也有助于解决农业害虫危害造成的大量粮食损失问题。

References:

- [1] Hang Z J, Li Q R, Zhong Y J, Cao Y. Hormone adjustment of insect development by metamorphosis. *Guangdong Sericulture*, 2004, 38(2): 42-45.
- [2] Hiruma K, Kaneko Y. Hormonal regulation of insect metamorphosis with special reference to juvenile hormone biosynthesis. *Current Topics in Developmental Biology*, 2013, 103: 73-100.
- [3] Shelby J A, Madewell R, Moczek A P. Juvenile hormone mediates sexual dimorphism in horned beetles. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 2007, 308(4): 417-427.
- [4] Riddiford L M, Truman J W, Mirth C K, Shen Y C. A role for juvenile hormone in the prepupal development of *Drosophila melanogaster*. *Development*, 2010, 137(7): 1117-1126.
- [5] Dai H G, Wu X Y, Wu S W. The change of juvenile hormone titer and its relation with wingdimorphism of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Acta Entomologica Sinica*, 2001, 44(1): 27-32.
- [6] Daimo T, Kozaki T, Niwa R, Kobayashi I, Furuta K, Namiki T, Uchino K, Banno Y, Katsuma S, Tamura T, Mita K, Sezutsu H, Nakayama M, Itoyama K, Shimada T, Shinoda T. Precocious metamorphosis in the juvenile hormone-deficient mutant of the silkworm, *Bombyx mori*. *PLoS Genetics*, 2012, 8(3): e1002486.

- [7] Zhou S T, Guo W, Song J C. Molecular mechanisms of juvenile hormone action. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2012, 49(5): 1087-1094.
- [8] Judith H W. Regulating genes for metamorphosis: concepts and results//*Proceedings of the International Symposium on Molecular Insect Science*. New York: Plenum Press, 1990: 91-98.
- [9] Bajgar A, Jindra M, Dolezel D. Autonomous regulation of the insect gut by circadian genes acting downstream of juvenile hormone signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(11): 4416-4421.
- [10] Wilson T G, Fabian J. A *Drosophila melanogaster* mutant resistant to a chemical analog of juvenile hormone. *Developmental Biology*, 1986, 118(1): 190-201.
- [11] Shin S W, Zou Z, Saha T T, Raikhel A S. bHLH-PAS heterodimer of methoprene-tolerant and Cycle mediates circadian expression of juvenile hormone-induced mosquito genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(41): 16576-16581.
- [12] Li M, Mead E A, Zhu J S. Heterodimer of two bHLH-PAS proteins mediates juvenile hormone-induced gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(2): 638-643.
- [13] Charles J P, Iwema T, Epa V C, Takaki K, Rynes J, Jindra M. Ligand-binding properties of a juvenile hormone receptor, Methoprene-tolerant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(52): 21128-21133.
- [14] Miura K, Oda M, Makita S, Chinzei Y. Characterization of the *Drosophila Methoprene-tolerant* gene product. *FEBS Journal*, 2005, 272(5): 1169-1178.
- [15] Pursley S, Ashok M, Wilson T G. Intracellular localization and tissue specificity of the *Methoprene-tolerant (Met)* gene product in *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 30(8/9): 839-845.
- [16] Abdou M A, He Q Y, Wen D, Zyaan O, Wang J, Xu J J, Baumann A A, Joseph J, Wilson T G, Li S, Wang J. *Drosophila Met* and *Gce* are partially redundant in transducing juvenile hormone action. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2011, 41(12): 938-945.
- [17] Baumann A, Fujiwara Y, Wilson T G. Evolutionary divergence of the paralogs *Methoprene tolerant (Met)* and *germ cell expressed (gce)* within the genus *Drosophila*. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56(10): 1445-1455.
- [18] Godlewski J, Wang S L, Wilson T G. Interaction of bHLH-PAS proteins involved in juvenile hormone reception in *Drosophila*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2006, 342(4): 1305-1311.
- [19] Bernardo T J, Dubrovsky E B. The *Drosophila* juvenile hormone receptor candidates methoprene-tolerant (MET) and germ cell-expressed (GCE) utilize a conserved LIXXL motif to bind the FTZ-F1 nuclear receptor. *Journal of Biological Chemistry*, 2012, 287(10): 7821-7833.
- [20] Abdou M, Peng C, Huang J H, Zyaan O, Wang S, Li S, Wang J. Wnt signaling cross-talks with JH signaling by suppressing Met and gce expression. *PLoS One*, 2011, 6(11): e26772.
- [21] Lindebro M C, Poellinger L, Whitelaw M L. Protein-protein interaction via PAS domains: role of the PAS domain in positive and negative regulation of the bHLH/PAS dioxin receptor-Arnt transcription factor complex. *EMBO Journal*, 1995, 14(14): 3528-3539.
- [22] Travis J B, Edward B D. Molecular mechanisms of transcription activation by juvenile hormone: A critical role for bHLH-PAS and nuclear receptor proteins. *Insects*, 2012, 3(1): 324-338.
- [23] Jindra M, Palli S R, Riddiford L M. The juvenile hormone signaling pathway in insect development. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58(1): 181-204.
- [24] Schuh R, Aicher W, Gaul U, Côte S, Preiss A, Maier D, Seifert E, Nauber U, Schuroder C, Kemler R, Jäckle H. A conserved family of nuclear proteins containing structural elements of the finger protein encoded by Krüppel, a *Drosophila* segmentation gene. *Cell*, 1986, 47(6): 1025-1032.
- [25] Huang J H, Lozano J, Belles X. Broad-complex functions in postembryonic development of the cockroach *Blattella germanica* shed new light on the evolution of insect metamorphosis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 2013, 1830(1): 2178-2187.
- [26] Duportets L, Bozzolan F, Abrieux A, Maria A, Gadenne C, Debernard S. The transcription factor *Krüppel homolog 1* is linked to the juvenile hormone-dependent maturation of sexual behavior in the male moth, *Agrotis ipsilon*. *General and Comparative Endocrinology*, 2012, 176(2): 158-166.
- [27] Beck Y, Pecasse F, Richards G. *Krüppel*-homolog is essential for the coordination of regulatory gene hierarchies in early *Drosophila* development. *Developmental Biology*, 2004, 268(1): 64-75.
- [28] Minakuchi C, Zhou X F, Riddiford L M. *Krüppel homolog 1 (Kr-h1)* mediates juvenile hormone action during metamorphosis of *Drosophila melanogaster*. *Mechanisms of Development*, 2008, 125(1/2): 91-105.
- [29] Pecasse F, Beck Y, Ruiz C, Richards G. *Krüppel-homolog*, a stage-specific modulator of the prepupal ecdysone response, is essential for *Drosophila metamorphosis*. *Developmental Biology*, 2000, 221(1): 53-67.
- [30] Minakuchi C, Namiki T, Shinoda T. *Krüppel homolog 1*, an early juvenile hormone-response gene downstream of *Methoprene-tolerant*, mediates its anti-metamorphic action in the red flour beetle *Tribolium castaneum*. *Developmental Biology*, 2009, 325(2): 341-350.
- [31] Minakuchi C, Tanaka M, Miura K, Tanaka T. Developmental profile and hormonal regulation of the transcription factors broad and *Krüppel homolog 1* in hemimetabolous thrips. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2011, 41(2): 125-134.
- [32] Lozano J, Belles X. Conserved repressive function of *Krüppel homolog 1* on insect metamorphosis in hemimetabolous and holometabolous species. *Scientific Reports*, 2011, 1: 163-169.
- [33] Benevolenskaya E V, Frolov M V, Birchler J A. *Krüppel homolog (Kr-h)* is a dosage-dependent modifier of gene expression in *Drosophila*. *Genetical Research*, 2000, 75(2): 137-142.
- [34] Hiroto M, Kakei M, Iwami M, Sakurai S. Hormonal regulation of the death commitment in programmed cell death of the silkworm anterior silk glands. *Journal Insect Physiology*, 2012, 58(12): 1575-1581.

- [35] Sheng Z T, Xu J Q, Bai H, Zhu F, Palli S R. Juvenile hormone regulates vitellogenin gene expression through insulin-like peptide signaling pathway in the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286(49): 41924-41936.
- [36] Belles X. Origin and evolution of insect metamorphosis // *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 2011.
- [37] Fichelson P, Brigui A, Pichaud F. Orthodenticle and *Krüppel* homolog 1 regulate *Drosophila* photoreceptor maturation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(20): 7893-7898.
- [38] Shi L, Lin S W, Grinberg Y, Beck Y, Grozinger C M, Robinson G E, Lee T. Roles of *Drosophila Krüppel-homolog 1* in neuronal morphogenesis. *Developmental Neurobiology*, 2007, 67(12): 1614-1626.
- [39] Feyereisen R, Jindra M. The silkworm coming of age—early. *PLoS Genetics*, 2012, 8(3): e1002591.
- [40] Fussnecker B, Grozinger C. Dissecting the role of *Kr-h1* brain gene expression in foraging behavior in honey bees (*Apis mellifera*). *Insect Molecular Biology*, 2008, 17(5): 515-522.
- [41] Martins J R, Nunes F, Cristino A S, Simões Z, Bitondi M. The four hexamerin genes in the honey bee: structure, molecular evolution and function deduced from expression patterns in queens, workers and drones. *BMC Molecular Biology*, 2010, 11: 23-42.
- [42] Shpigler H, Patch H M, Cohen M, Fan Y L, Grozinger C M, Bloch G. The transcription factor *Krüppel* homolog 1 is linked to hormone mediated social organization in bees. *BMC Evolutionary Biology*, 2010, 10: 120-132.
- [43] Zhang Z L, Xu J J, Sheng Z T, Sui Y P, Palli S R. Steroid receptor co-activator is required for juvenile hormone signal transduction through a bHLH-PAS transcription factor, methoprene tolerant. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286(10): 8437-8447.
- [44] Jindra M, Charles J P, Iwema T, Iwema T, Epa V C, Takaki K, Konopova B, Smykal V, Rynes J. Signaling through the JH receptor Met and the repressor of metamorphosis *Kr-h1* is common to insects//24th International Congress of Entomology. Daegu, 2012.
- [45] Parthasarathy R, Tan A J, Palli S R. bHLH-PAS family transcription factor methoprene-tolerant plays a key role in JH action in preventing the premature development of adult structures during larval-pupal metamorphosis. *Mechanisms of Development*, 2008, 125(7): 601-616.
- [46] Kayukawa T, Minakuchi C, Namiki T, Togawa T, Yoshiyama M, Kamimura M, Mita K, Imanishi S, Kiuchi M, Ishikawa Y, Shinoda T. Transcriptional regulation of juvenile hormone-mediated induction of *Krüppel* homolog 1, a repressor of insect metamorphosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(29): 11729-11734.
- [47] Kethidi D R, Perera S C, Zheng S, Feng Q L, Krell P, Retnakaran A, Palli S R. Identification and characterization of a juvenile hormone (JH) response region in the JH esterase gene from the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Journal of Biological Chemistry*, 2004, 279(19): 19634-19642.
- [48] Wang H B, Ali S M, Moriyama M, Iwanaga M, Kawasaki H. 20-hydroxyecdysone and juvenile hormone analog prevent precocious metamorphosis in recessive trimolter mutants of *Bombyx mori*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2012, 42(2): 102-108.
- [49] Zera A J. Evolutionary genetics of juvenile hormone and ecdysteroid regulation in *Gryllus*: a case study in the microevolution of endocrine regulation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2006, 144(3): 365-379.
- [50] Zhou X, Riddiford L M. Broad specifies pupal development and mediates the ‘status quo’ action of juvenile hormone on the pupal-adult transformation in *Drosophila* and *Manduca*. *Development*, 2002, 129(9): 2259-2269.
- [51] Ye G Y, Hu C, Gong H. Effects of juvenile hormone and ecdysteroid on ovarian development of the Japanese oak silkworm *Antheraea yamamai*. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1999, 25(3): 276-280.
- [52] Piulachs M D, Pagone V, Bellés X. Key roles of the *Broad-Complex* gene in insect embryogenesis. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2010, 40(6): 468-475.
- [53] Suzuki Y, Truman J W, Riddiford L M. The role of Broad in the development of *Tribolium castaneum*: implications for the evolution of the holometabolous insect pupa. *Development*, 2008, 135(3): 569-577.

参考文献:

- [1] 黄志君, 李庆荣, 钟仰进, 曹阳. 昆虫变态发育的激素调控. *广东蚕业*, 2004, 38(2): 42-45.
- [5] 戴华国, 吴晓毅, 武淑文. 褐飞虱体内保幼激素滴度变化及其与翅型分化的关系. *昆虫学报*, 2001, 44(1): 27-32.
- [7] 周树堂, 郭伟, 宋佳晟. 保幼激素的分子作用机制研究. *应用昆虫学报*, 2012, 49(5): 1087-1094.
- [51] 叶恭银, 胡萃, 龚和. 保幼激素和蜕皮激素对天蚕卵巢发育的影响. *浙江农业大学学报*, 1999, 25(3): 276-280.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.34, No.6 Mar., 2014 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Impacts of global warming on litter decomposition SONG Piao, ZHANG Naili, MA Keping, et al (1327)
- From system to landscape: the other orientation of regional material flow analysis ZHANG Xiaogang, ZENG Hui (1340)
- A multi-dimensional approach for wetland ecosystem service valuation SONG Yuqin, ZHANG Xiaolei (1352)
- Molecular mechanisms of the insect juvenile hormone JIN Minna, LIN Xinda (1361)
- Microbial deterioration in ancient cave and wall paintings LI Qiang, GE Qinya, PAN Xiaoxuan, et al (1371)
- Study on ecological safety evaluation and warning of wetlands in Tumen River watershed based on 3S technology
..... ZHU Weihong, MIAO Chengyu, ZHENG Xiaojun, et al (1379)
- A review of transboundary protected areas network establishment WANG Wei, TIAN Yu, CHANG Ming, et al (1391)

Autecology & Fundamentals

- Water consumption characteristics and water use efficiency of *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* and bamboo-willow
seedlings QIU Quan, PAN Xin, LI Jiyue, et al (1401)
- Three warming scenarios differentially affect the morphological plasticity of an invasive herb *Alternanthera philoxeroides*
..... CHU Yanmei, YANG Jian, LI Jingji, et al (1411)
- The influence of meteorological factors and soil physicochemical properties on karst processes in six land-use patterns in summer
and winter in a typical karst valley LIU Wen, ZHANG Qiang, JIA Yanan (1418)
- Effects of nanocarbon application on nitrogen absorption and utilization of flue-cured tobacco
..... LIANG Taibo, YIN Qisheng, ZHANG Yanling, et al (1429)
- The stand spatial model and pattern based on voronoi diagram LIU Shuai, WU Shuci, WANG Hong, et al (1436)
- Dynamic analysis of spatial structure in a close-to-nature *Phyllostachys edulis* stands
..... QIU Jianxi, TANG Mengping, SHEN Lifen, et al (1444)
- Phenotypic diversity in natural populations of *Sapindus mukorossi* based on fruit and seed traits
..... DIAO Songfeng, SHAO Wenhao, JIANG Jingmin, et al (1451)
- Development of compatible biomass models for trees from different stand origin ... FU Liyong, LEI Yuancai, SUN Wei, et al (1461)

Population, Community and Ecosystem

- The impact of understory vegetation structure on growth of *Polygonatum cyrtoneura* in extensively managed *Phyllostachys edulis*
plantation FAN Yanrong, CHEN Shuanglin, YANG Qingping, et al (1471)
- Short-term effects of CO₂ concentration elevation, warming and transgenic *Bt* rice cropping on soil labile organic carbon and
nitrogen, and nematode communities CHEN Jing, CHEN Fajun, LIU Manqiang, et al (1481)
- Temporospatial variations in net ecosystem productivity in Northeast China since 1961
..... LI Jie, ZHANG Yuandong, GU Fengxue, et al (1490)
- Assessment of the habitat suitability for waterfowls in the Panjin, Liaoning with GIS and remote sensing
..... DONG Zhangyu, LIU Dianwei, WANG Zongming, et al (1503)
- Distribution of soil macropores and their influence on saturated hydraulic conductivity in the Huoditang forest region of the
Qinling Mountains LU Bin, ZHANG Shengli, LI Kan, et al (1512)

- Influences of phosphorus concentration on interactions among *Microcystis aeruginosa*, *Daphnia magna* and *Ceratophyllum demersum* ...
 MA Jianmin, JIN Ping, GUO Meng, et al (1520)
- Allelopathic inhibition and mathematical models of *Chara vulgaris* extracts on two freshwater algae species
 HE Zongxiang, LIU Lu, LI Cheng, et al (1527)
- Flora analysis of riparian vegetation in Yongding-Haihe river system, China XIU Chen, OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua (1535)
- Stream habitat assessment of Dong River, China, using *River Habitat Survey* method
 WANG Qiang, YUAN Xingzhong, LIU Hong, et al (1548)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Appling SWAT model to explore the impact of changes in land use and climate on the streamflow in a Watershed of Northern
 China GUO Juntong, ZHANG Zhiqiang, WANG Shengping, et al (1559)
- Climate response of tree growth along an altitudinal gradient in the Changbai Mountains, Northeast China
 CHEN Li, YIN Yunhe, ZHAO Dongsheng, et al (1568)
- The dispersion of airborne pollen and its relationship with major climatic parameters in Shijiazhuang
 LI Ying, LI Yuecong, LÜ Suqing, et al (1575)
- The change of soil carbon and nitrogen under different grazing gradients in Hulunber meadow steppe
 YAN Ruirui, XIN Xiaoping, WANG Xu, et al (1587)
- Spatial distribution and influencing factors of farmland soil organic matter and trace elements in the nansihu region
 WU Jie, LI Yuhuan, LI Zengbing, et al (1596)

Resource and Industrial Ecology

- Transnational land use and its potential environmental consequence LU Xiaoxuan (1606)

《生态学报》2014 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 薛建辉

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 34 卷 第 6 期 (2014 年 3 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 34 No. 6 (March, 2014)

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	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
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 90.00 元