

水稻 *WRKY* 转录调控因子基因功能研究进展

宋 钰^{1,2} 荆邵娟^{1,2} 余迪求^{1,*}
(¹中国科学院 西双版纳热带植物园 植物分子实验室, 云南 昆明 650223; ²中国科学院研究生院, 北京 100049; * 通讯联系人, E-mail: ydq@xtbg.ac.cn)

Research Progress on Function Analysis of Rice *WRKY* Genes

SONG Yu^{1,2}, JING Shao-juan^{1,2}, YU Di-qiu^{1,*}
(¹Laboratory of Plant Molecular Biology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; * Corresponding author, E-mail: ydq@xtbg.ac.cn)

Abstract: *WRKY* DNA binding transcription factors play pivotal roles in the regulation of plant development, substance metabolism, resistance, and senescence. Based on the clear genome of rice, studies on *WRKY* gene function are dramatically enhanced nowadays. And several evidences implicate *WRKY* factors in transcriptional reprogramming during rice resistance response, senescence process, sugar metabolism, and plant architecture. In addition, previous nomenclature of rice *WRKY* proteins was confusing. Therefore it is necessary to collate the corresponding *WRKY* proteins and review the recent progress of *WRKY* protein research.

Key words: rice; *WRKY* gene; transcription factor; gene function

摘 要: *WRKY* 转录调控因子的生物学功能涉及植物生长发育、物质代谢、抗病耐逆、氧化衰老等诸多方面。水稻全基因组测序完成后,水稻 *WRKY* 转录调控因子基因的功能研究随之逐渐开展,目前已经发现它在植物抗病、耐逆、衰老、糖代谢以及形态建成方面发挥重要作用。随着研究的深入,水稻 *WRKY* 基因的编号未能统一,很容易让人混淆,有必要进行校正。结合作者实验室的一些研究结果,对水稻 *WRKY* 基因家族的研究现状进行了综述,以期为进一步深入开展 *WRKY* 基因家族的研究提供帮助。

关键词: 水稻; *WRKY* 基因; 转录调控因子; 基因功能

中图分类号: Q943. 2; S511.03 文献标识码: A 文章编号: 1001-7216(2009)05-0447-09

水稻全基因组测序工作的完成使水稻成为粮食作物中基因背景最为清晰的物种^[1],也为其他单子叶植物基因组测序工作提供了很好的参考。同其他生物一样,水稻基因组中也包括编码转录调控因子的基因,其中一些转录调控因子家族拥有上百个成员基因,比如 *MYB* 家族、*WRKY* 家族、*AP2/EREBP* 家族、*bHLH* 家族、*bZIP* 家族、*C2H2* 家族和 *NAC* 家族等^[2-3],它们在水稻的生长发育和耐逆抗病过程中都发挥着重要的生物学功能。

真核生物中的转录调控因子又称反式作用因子,是一类通过与其靶基因启动子区域的顺式作用元件特异性结合,从而影响靶基因转录水平发生显著变化的 DNA 结合蛋白。这种结合的特异性反映在转录调控蛋白特殊的空间结构和顺式作用元件基本对应的核酸序列上。*WRKY* 转录调控因子家族中大部分成员具有典型的 *WRKY*GQK 结构域,部分为 *WRKY*GKK^[4],而在水稻中又发现了新的 *WRKY* 结构域 *WRKY*GEK^[5]。*WRKY* 转录调控因子蛋白结合的 DNA 序列是 W 盒(T)TGACC(A/T),一般认为核心序列是 TGAC 的启动子序列

就具备一定的 W 盒功能^[6]。

到目前为止,通过生物信息学的方法已经在水稻的两个栽培种粳稻日本晴和籼稻 93-11 中分别预测到 103 个和 102 个 *WRKY* 基因^[7-8]。自 2000 年第一个水稻 *WRKY* 基因 *OsWRKY4* 被克隆后^[9],已有数篇报道揭示,水稻 *WRKY* 基因的功能广泛地涉及了由病毒^[10]、细菌和真菌^[11-13]等引起的病害反应及水杨酸(SA)和茉莉酸(JA)相关的信号通路^[11]。Qiu 等^[9]对水稻 *WRKY* 基因非生物逆境胁迫后的表达谱进行分析,结果表明一些 *WRKY* 基因很可能涉及了水稻的耐逆反应。进一步功能分析发现,外源性高表达 *OsWRKY45* 会增强转基因拟南芥对干旱胁迫的耐性^[14],内源性过表达

收稿日期: 2008-12-15; 修改稿收到日期: 2009-02-20。
基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-YW-N-007); 国家自然科学基金资助项目(30370803); 科技部国家科技基础条件平台项目(2005DKA21006); 中国科学院“百人计划”择优支持项目。

第一作者简介: 宋 钰(1982-),男,硕士研究生。

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

OsWRKY11 可以增强水稻对高温和干旱胁迫的耐性^[15]。这些研究从遗传学的角度证实了水稻 WRKY 转录因子参与植物耐逆性的推测。其次, 还发现外源性高表达 *OsWRKY23* 会加快转基因拟南芥叶片衰老^[16], 而一些报道也推测 *OsWRKY17*^[17]、*OsWRKY4* 和 *OsWRKY82*^[18] 很可能在水稻的衰老过程中发挥一定的作用。此外, 还报道了外源性高表达 *OsWRKY72* 可以影响转基因拟南芥植株的形态建成^[19], 内源性过表达 *OsWRKY31* 会影响水稻根的形态建成^[20]。由此可见, 水稻 WRKY 基因的功能具有重要性和多样性。

结合本实验室的相关结果, 对水稻 WRKY 转录调控因子家族成员的分类情况和已报道水稻 WRKY 转录调控因子基因的功能作一综述, 以期对未来的研究有所帮助。

1 水稻 WRKY 转录调控因子的系统分组和编号

2004 年, Shen 实验室^[21-22]和我们实验室^[5]分别报道了 77 个和 97 个水稻 WRKY 转录调控因子成员的基因注释及各成员分组情况。2005 年, Wu 等^[8]和 Zhang 等^[23]各自发表了关于水稻 WRKY 转录调控因子家族成员的分组情况。而最新发表在《植物学报》上的分组情况则是由 Shen 实验室进一步完善^[24]。以上 4 个小组的分组基本上利用了 Etlgem 等的分组原则: 第一类成员蛋白序列含有两个典型的 WRKY 结构域和 Cys2-His2 锌指型结构; 第二类成员拥有一个典型的 WRKY 结构域和 Cys2-His2 锌指型结构; 第三类则以其成员含有一个典型的 WRKY 结构域和 Cys2-His/Cys 锌指型结构为基本特征^[4]。由于在分类过程中对 WRKY 成员命名的差异, 除了本实验室和 Shen 实验室保持一致以外, 其他两组的命名序号存在较大差异。比如由 Xie 等^[22]和我们命名的 *OsWRKY72*, 在 Wu 等^[8]的文章中被命名为 *OsWRKY92*, 在 Zhang 等^[23]的文章中被命名为 *OsWRKY78*。此类问题造成了行文和说明的不便, 也困扰着国内外同行^[7]。统计目前已发表文章的使用情况, 大部分根据 Xie 等和我们的编号, 两篇采用 Wu 等的编号, 而 Zhang 等的编号基本未被采纳。根据优先原则, 建议使用本实验室和 Shen 实验室一致的编号, 并调整 *OsWRKY55* 和 *OsWRKY100* 的命名(同 *OsWRKY31* 与 *OsWRKY89* 调换)。我们主要采用随机编号的方式依次将新发现的基因顺次编号^[5, 21-22, 24], 这种

编号方式在不破坏原有编号次序的情况下有利于新鉴定基因的命名和排序。为了便于查阅, 我们将 3 种编号方式统筹成表(表 1)。

比较两种主要的编号方式和基因注释可以发现都存在问题。虽然 Wu 等^[8]对水稻 WRKY 的编号总体上采用了顺染色体的位置命名, 但其中 20 多个成员的顺序并不符合该规则, 如从 *OsWRKY96* (*Os12g02470*) 到 *OsWRKY100* (*Os12g02400*) 都没有绝对顺染色体位置命名(表 1)。其次, *Os03g21710*、*Os11g02520*、*Os12g02400*、*Os12g02440* 等 4 个 WRKY 蛋白由 Wu 等命名为 *OsWRKY32*、*OsWRKY89*、*OsWRKY100*、*OsWRKY98*, 而 Xie 等则命名为 *OsWRKY44*、*OsWRKY100*、*OsWRKY81*、*OsWRKY56*, 但是两组 WRKY 蛋白的序列不一致^[8, 22]。值得注意的是, 不能排除在水稻中有新的 WRKY 基因被鉴定, 这些新的成员将无法采用顺染色体的位置命名的方式, 如 *Os04g04300* 和 *Os08g09840*^[7], 我们将其补充命名为 *OsWRKY101* 和 *OsWRKY102*(表 1)。

2 水稻 WRKY 转录调控因子的生物学功能初步分析

表达谱分析有助于对基因功能作初步的推测, 主要采用 Northern 杂交、RT-PCR、Microarray 等分子生物学方法。模式植物拟南芥 WRKY 转录调控因子的功能研究一开始就进行了表达谱的分析, 成功地预测了在植物耐逆和抗病反应中发挥重要生物学功能的成员基因。更进一步的遗传学研究则证实这些 WRKY 转录调控因子在调控植物免疫反应方面具有普遍性^[25]。近年来在水稻中也证实了一些 WRKY 家族成员参与植物免疫反应, 有 *OsWRKY12*^[26]、*OsWRKY13*^[27]、*OsWRKY45*^[13-14]、*OsWRKY53*^[12] 和 *OsWRKY71*^[28-29]。除参与生物逆境的应答反应外, 一些水稻 WRKY 转录调控因子还受盐害、干旱、低温、高温^[5, 7, 14-15]和辐射^[30]等非生物逆境的诱导。此外, 还有研究表明水稻 WRKY 家族成员在调控植物的衰老过程和形态建成过程中具有重要作用。

2.1 参与抗病

植物中大多数 WRKY 转录调控因子参与抗病反应的信号传递。由于对水稻 WRKY 基因家族的研究起步较晚, 目前大多数结果只停留在利用病原菌处理后的表达谱分析上。用稻瘟病菌(*Magnaporthe grisea*)和白叶枯病菌(*Xanthomonas oryzae*

表1 水稻 *WRKY* 家族成员 3 种编号校对
Table 1. The proof list of corresponding *WRKY* family members in rice.

基因座				基因座			
Locus number	Xie et al	Wu et al	Zhang et al	Locus number	Xie et al	Wu et al	Zhang et al
LOC_Os01g08710	79	1	90	LOC_Os05g49620	19	60	*
LOC_Os01g09080	97	2	26	LOC_Os05g50610	8	61	44
LOC_Os01g09100	10	3	27	LOC_Os05g50700	92	62	52
LOC_Os01g14440	1	4	29/ 96	LOC_Os06g05380	73	63	5
LOC_Os01g18584	9	6	88	LOC_Os06g06360	93	64	64
LOC_Os01g40260	77	7	20	LOC_Os06g30860	55	65	6
LOC_Os01g40430	27	8	32	LOC_Os06g44010	28	66	4
LOC_Os01g43550	12	9	23	LOC_Os07g02060	29	67	49
LOC_Os01g43650	11	10	24	LOC_Os07g27670	95	69	87
LOC_Os01g46800	15	11	21/ 97	LOC_Os07g39480	78	70	59
LOC_Os01g47560	16	12	35	LOC_Os07g40570	96	68	55
LOC_Os01g51690	26	13	36	LOC_Os07g48260	47	72	79
LOC_Os01g53040	14	14	33	LOC_Os08g09800	*	*	*
LOC_Os01g53260	23	15	31	LOC_Os08g09810	*	*	*
LOC_Os01g54600	13	16	84	LOC_Os08g09900	*	*	*
LOC_Os01g60490	22	17	38	LOC_Os08g13840	25	73	56
LOC_Os01g60520	18	18	*	LOC_Os08g17400	82	74	48
LOC_Os01g60540	20	19	40	LOC_Os08g29660	69	75	53
LOC_Os01g60600	86	20	*	LOC_Os08g38990	30	76	47
LOC_Os01g60640	21	21	68	LOC_Os09g09630	98	77	62
LOC_Os01g61080	24	22	22	LOC_Os09g16510	74	80	82/ 100
LOC_Os01g62510	103	23	*	LOC_Os09g25060	76	81	58
LOC_Os01g74140	17	24	28	LOC_Os09g25070	62	82	14
LOC_Os02g08440	71	25	18	LOC_Os09g30400	80	83	13
LOC_Os02g16540	39	26	54	LOC_Os10g18110	99	85	1
LOC_Os02g26430	42	27	50	LOC_Os10g42850	2	86	65
LOC_Os02g47060	66	29	57	LOC_Os11g02470	52	87	7/ 104
LOC_Os02g53100	32	30	17	LOC_Os11g02480	46a	88	8
LOC_Os03g20550	31	31	72	LOC_Os11g02520	89	89	*
LOC_Os03g21710	*	32	19	LOC_Os11g02530	40	90	10
LOC_Os03g33020	84	33	*	LOC_Os11g02540	50	91	11
LOC_Os03g45450	60	34	25	LOC_Os11g29870	72	92	78
LOC_Os03g53050	87	35	*	LOC_Os11g45850	61	94	66
LOC_Os03g55080	3	37	3	LOC_Os12g01180	57	95	73
LOC_Os03g55164	4	36	2	LOC_Os12g02400	*	100	*
LOC_Os03g58420	6	38	80/ 102	LOC_Os12g02420	46b	99	76
LOC_Os03g63810	88	39	81	LOC_Os12g02440	*	98	101
LOC_Os04g21950	51	40	42	LOC_Os12g02450	64	97	75
LOC_Os04g39570	35	41	37	LOC_Os12g02470	65	96	74
LOC_Os04g46060	36	42	*	LOC_Os12g32250	85	101	*
LOC_Os04g50920	37	43	34	LOC_Os12g40570	83	102	*
LOC_Os04g51560	68	44	30		*	5	*
LOC_Os05g03900	100	45	60		*	55	*
LOC_Os05g04640	5	46	43		*	77	*
LOC_Os05g09020	67	47	63		*	78	*
LOC_Os05g14370	90	48	45		*	84	*
LOC_Os05g25700	75	49	70	LOC_Os03g21710	44	*	*
LOC_Os05g25770	45	50	71	LOC_Os12g02440	56	*	*
LOC_Os05g27730	53	51	61	LOC_Os12g02400	81	*	*
LOC_Os05g39720	70	52	69	LOC_Os02g43560	34	28	12/ 98/ 99
LOC_Os05g40060	48	53	62	LOC_Os07g17230	94	71	51/ 103
LOC_Os05g40070	91	54	*	LOC_Os11g45920	41	93	67
LOC_Os05g40080	54	56	93	LOC_Os04g04300	101	*	*
LOC_Os05g46020	7	57	46	LOC_Os05g45230	58	*	*
LOC_Os05g49100	49	58	85	LOC_Os08g09840	102	*	*
LOC_Os05g49210	43	59	86				

* 表示无确切对应; 下划线表示存在错误。水稻 *WRKY* Locus number 源自 <http://plantfdb.bio.uni-potsdam.de/v3.0>。
*, Not found; Underline indicates that it may have mistake. The rice *WRKY* Locus numbers come from <http://plantfdb.bio.uni-potsdam.de/v3.0>。
©1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

pv. *oryzae*) 处理后的基因分析显示, 超过 1/3 的 *WRKY* 基因表达水平发生显著变化^[11], 其中较为详尽的研究主要集中在对 *OsWRKY2*、*OsWRKY1*、*OsWRKY45* 和 *OsWRKY13* 在病害侵染过程中的分析。*OsWRKY2* 在抗病过程中的作用首先是利用其在白叶枯病菌、水杨酸 (SA)、茉莉酸甲酯 (MeJA) 和乙烯利处理后受诱导的表达谱推断的, 转基因水稻的功能研究发现过表达 *OsWRKY2* 基因后水稻内源的抗病基因 *OsNPR1*、*OsPR1b*、*ZB8* 和 *POX 22.3* 的表达水平均显著上调^[26]。*OsWRKY1* 在抗病过程中的作用首先是利用 SA 和 MeJA 处理后的表达谱分析发现的, 它的表达量在处理 0.5 h 就有明显增强, 过表达 *OsWRKY1* 的转基因水稻对白叶枯病的抗性得到了增强, 而且抗病相关基因 *OsNH1* 和 *OsPR1* 的表达量也在转基因水稻中显著增强^[28]。与此同时, 另一研究小组还发现 *OsWRKY71* 受真菌壳聚糖 (chitin oligosaccharide) 和真菌脑苷脂 (fungal cerebroside) 的诱导, 它的表达量也在处理后 0.5 h 就明显增加, 基因芯片分析发现过表达 *OsWRKY71* 的转基因水稻编码几丁质酶 (chitinase) 的 6 个基因和 *PR5* 基因的表达量显著增强^[29, 31-33]。这些都为过表达 *OsWRKY71* 的转基因水稻增强对白叶枯病抗性的分子机理提供了证据; 类似的是 *OsWRKY53* 基因, 同 *OsWRKY71* 的表达谱相似, 它也受上述两种真菌物质和稻瘟病菌诱导^[12, 31-32], 且过表达转基因植株内 *PBZ1*、*PR14*、*Chitinase1*、*PR5* 和 *Chitinase2* 的表达量也显著增强, 进而表现出对稻瘟病的抗性^[12]。与 *OsWRKY71* 不同的是 *OsWRKY45*, *OsWRKY71* 过表达水稻中 *NH1* 的表达量是显著增强的, *OsWRKY45* 的水稻突变体和 *NH1* 的水稻突变体都不会影响对方的表达水平, 而 *OsWRKY45* 的突变体和过表达水稻都不会显著影响抗病相关基因 *PR1a* 和 *PR1b* 的表达, 但却能显著抑制和诱导 *GST* 和 *P450* 的表达, 更为深入的结果还表明 BTH 诱导的 *OsWRKY45* 在水稻抵抗稻瘟病过程中发挥重要的作用^[13, 34]; 另外, 在白叶枯病菌和稻瘟病菌侵染水稻的过程中发现被诱导的 *OsWRKY13*^[35] 可以调控部分水杨酸信号途径上游或者下游的基因^[36], 过表达 *OsWRKY13* 的转基因水稻还表现出对白叶枯病菌和稻瘟病菌的明显抗性^[27], *OsWRKY13* 表达受抑制的转基因水稻则对上述病害更加敏感。这些结果强有力地说明, *OsWRKY13* 可以通过调控作用激活水稻的抗病反应, 更为细致的工作还找到了在

此抗病反应信号途径中调控 *OsWRKY13* 的上游元件^[37]。

另外, 很多实验室在对水稻进行抗病实验的同时也筛选到一些表达量受影响的 *WRKY* 基因。在亲和性稻瘟病菌侵染水稻的过程中, *OsWRKY28*、*OsWRKY56*、*OsWRKY45*、*OsWRKY72*、*OsWRKY26*^[38] 和 *OsWRKY52* 基因显著上调 5 倍以上^[39]; 在水稻矮缩病毒侵染水稻 9 d 后, *OsWRKY77*、*OsWRKY55*、*OsWRKY8* 基因显著上调 2 倍以上^[10]; 在半寄生植物菟丝子 (*Striga hermonthica*) 与水稻相互作用的过程中, *OsWRKY19*、*OsWRKY45*、*OsWRKY62*、*OsWRKY76* 和 *OsWRKY77* 等基因显著上调 5 倍以上^[40]。

2.2 参与耐逆

在很多植物中都发现 *WRKY* 转录调控因子参与逆境耐受的信号转导过程, 如大麦 (*Hordeum vulgare*) 的 *HvWRKY38* 受冷害和干旱的诱导^[41], 沙漠药用常绿灌木三齿拉瑞阿 (*Larrea tridentata*) 的 *LtWRKY21* 基因可以激活脱落酸信号转导途径并参与脱落酸介导的抗旱性的建立^[42]。在筛选水稻受逆境诱导的 *WRKY* 转录调控因子的研究工作中发现, *OsWRKY8*、*OsWRKY9*、*OsWRKY12*、*OsWRKY13*、*OsWRKY14*、*OsWRKY16*、*OsWRKY17*、*OsWRKY21*、*OsWRKY23*、*OsWRKY24*、*OsWRKY26*、*OsWRKY30* 和 *OsWRKY45* 在高盐、干旱、冷害、高温等逆境因子胁迫中不同程度地被诱导^[5]。外源高表达转基因拟南芥遗传学分析证实 *OsWRKY45* 参与植物耐干旱和盐害的胁迫反应, 这种转基因拟南芥耐旱性和耐盐性的改变与脱落酸 (ABA) 依赖型的多个耐逆基因相关^[14]。进一步得到的 *OsWRKY45* 内源过表达转基因水稻也表现出了较好的耐旱性, 而新近的实验还发现, *OsWRKY11* 内源过表达转基因水稻也表现出了耐旱性^[15]。此外, Wang 等^[30] 发现 *OsWRKY89* 的过表达增强了转基因水稻对紫外辐射的耐受能力, 这种耐受能力是通过改善水稻叶片表面的蜡质代谢和叶绿素分布实现的。

相关的表达谱分析结果也显示, 在冷害处理下 15 个 *WRKY* 基因的表达量显著下降, 而 *OsWRKY79* 基因的表达量显著上调; 在干旱处理下 19 个 *WRKY* 基因的表达量显著上调; 在盐害处理下 25 个 *WRKY* 基因的表达量显著上调, 而 *OsWRKY74* 基因的表达量显著下降; 另外在激素 ABA 的处理下 10 个 *WRKY* 基因的表达量显著上

调, 6 个 *WRKY* 基因的表达量显著下降^[7]。

2.3 与衰老相关

在拟南芥 *WRKY* 蛋白的研究中, 直接报道与衰老相关的 *WRKY* 转录调控因子有 *AtWRKY6*^[43]、*AtWRKY53*^[44] 和 *AtWRKY70*^[45]。另外还有一些间接的结果暗示 *AtWRKY3*、*AtWRKY4*、*AtWRKY7* 和 *AtWRKY11* 可能参与衰老调控^[43]。到目前为止还没有直接的证据证实水稻 *WRKY* 转录调控因子调控水稻的衰老进程, 但是有一些证据暗示了这种相关性。在水稻剑叶衰老早期进程中被诱导表达的 *WRKY* 基因有 *OsWRKY4* 和 *OsWRKY82*^[18], 而水稻在缺铁情况下发生的衰老过程中 *OsWRKY17* 表达水平上调^[17]。此外, *OsWRKY23* 主要在水稻衰老叶片中表达, 并促进高表达转基因拟南芥离体叶片在黑暗处理中的衰老进程^[16]。

2.4 参与糖代谢

最早在甜薯中克隆到的 *WRKY* 基因 *SPFI* 基因的功能涉及调控糖代谢信号途径^[46]。大麦中的 *WRKY* 蛋白 *HvWRKY46* (*SUSIBA2*) 可以通过特异地结合到异构淀粉酶 1 (*isol*: isoamylase1) 基因启动子区域的 *SURE* 元件和 *W* 盒序列, 在转录水平上调 *isol* 基因的表达^[47]。受水杨酸诱导的 *HvWRKY38* 蛋白质通过特异地结合到 α -淀粉酶 (*Amy32b*) 基因启动子区的 *W* 盒序列诱导 α -淀粉酶基因的表达, 并阻断赤霉素信号途径^[48]; 而与 *HvWRKY38* 高度同源的 *OsWRKY71* 蛋白也可以通过与 α -淀粉酶基因启动子区的 *W* 盒序列结合进而抑制赤霉素诱导的 *Amy32b* 基因的表达^[21]。进一步研究发现水稻糊粉层细胞中 *OsWRKY24*、*OsWRKY51*、*OsWRKY71*、*OsWRKY72* 等基因受脱落酸诱导表达。瞬时表达体系证实 *OsWRKY24* 和 *OsWRKY45* 蛋白能有效地抑制 *ABA* 信号转导途径, 而 *OsWRKY72* 和 *OsWRKY77* 则激活 *ABA* 信号转导途径^[22, 49]。更进一步的研究则显示 *ABA* 诱导的两个基因 *OsWRKY51* 和 *OsWRKY71* 在水稻种子的糊粉层细胞中能有效地抑制赤霉素信号转导途径^[50]。另外还发现水稻悬浮细胞在糖饥饿条件下会诱导 *OsWRKY62*、*OsWRKY67*、*OsWRKY45* 等多个 *WRKY* 基因的表达量发生变化^[51]。

2.5 参与形态建成

有关 *WRKY* 转录调控因子调控植物形态建成最经典的例证是 *AtWRKY44* (*TTG2*) 可以通过和其他相关基因的作用调控毛状体的发生与否, 数目

和分叉情况, 暗示 *AtWRKY44* 对表皮毛状体的形态建成有贡献^[52]。较为深入的研究还发现 *AtWRKY44* 还参与调控拟南芥根毛细胞的分化^[53], 而 *RNAi* 抑制 *AtWRKY75* 的表达后促进了拟南芥不定根和根毛的生长, 这种调控作用独立于其参与磷代谢的功能^[54]。在水稻形态建成过程中参与进来的 *WRKY* 转录调控因子研究目前只有两例。过表达 *OsWRKY31* 抑制了水稻不定根的形成, 进而影响水稻根的形态建成^[20], 同时还发现这种影响伴随着对生长素响应反应的干预。有关生长素响应生理反应的研究发现, 生长素信号途径的紊乱会导致极性运输的正常进行, 会表现出顶端优势丧失的表型出现^[55], 而异源高表达 *OsWRKY72* 转基因拟南芥就出现了这类表型^[19]。另外比较内源性过表达 *OsWRKY31* 水稻和外源性高表达 *OsWRKY72* 拟南芥根的生长情况, 可发现转基因植株均出现不定根生长受抑制的典型表型 (图 1)。因此, 可以认为, 水稻的一些 *WRKY* 转录调控因子很可能通过影响生长素信号途径进而影响植物的形态建成, 而此类研究的深入很可能会丰富生长素响应基因、*WRKY* 转录调控因子和植物抗病基因构成的调控网络。

3 水稻 *WRKY* 转录因子参与广泛的转录调控

在拟南芥、烟草和大麦等多个物种中已经有结果显示, *WRKY* 蛋白可以直接结合到一些靶基因启动子区的 *W* 盒上而对相关靶基因进行转录水平的调控。如拟南芥的 *WRKY* 蛋白可以直接结合在抗病相关基因 *PRI* 和 *NPR1* 的启动子区对其进行调控, 进而影响植物的免疫反应^[25], 大麦的 *WRKY* 蛋白可以直接通过结合启动子区调控 *ISO1* 基因和 *Amy32b* 基因的表达水平, 从而影响糖代谢途径^[47, 56]。有关水稻 *WRKY* 基因调控相关抗病基因的直接证据目前还没有, 但是由于 *OsNH1* 和 *AtNPR1* 的高度同源性^[57], 有关 *OsWRKY45* 和 *OsWRKY71* 的研究已经暗示对 *OsNH1* 基因表达水平调控的两种作用模式^[13, 28]。比较 *OsWRKY71* 和 *OsWRKY45* 的相关结果可知, 这两个水稻基因很可能都处于 *SA* 相关的信号通路中, 但前者对抗病信号的调控依赖于 *NH1* 而后者不依赖。除在高表达 *OsWRKY71* 的转基因水稻中检测到 *NH1* 基因和 *PRI* 基因显著增强外, 在 *OsWRKY12* 和 *OsWRKY13* 两种转基因水稻中也发现 *NH1* 基因和 *PRI* 基因显著增强^[26-27], 这些结果都说明这 3 个

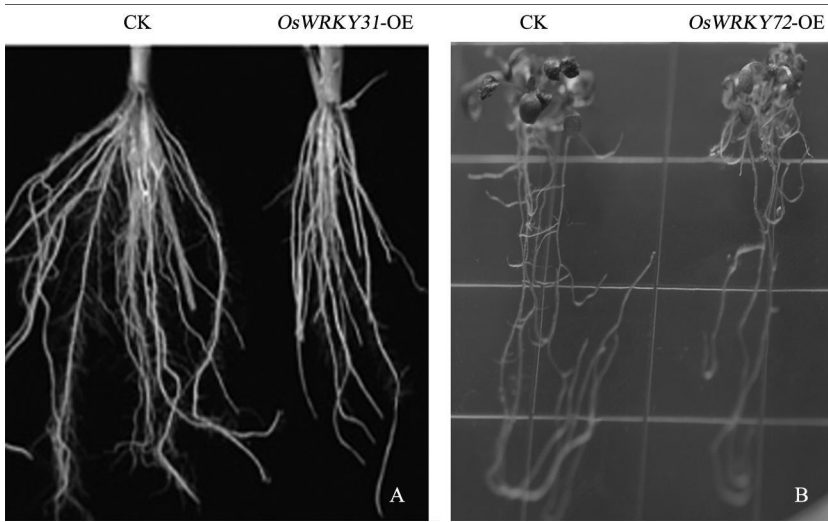


图 1 *OsWRKY31* 过表达转基因水稻和 *OsWRKY72* 高表达转基因拟南芥侧根减少表型

Fig. 1. Reduced lateral root number in both *OsWRKY31*-overexpressing rice and *OsWRKY72*-overexpressing *Arabidopsis*.

A- 过表达 *OsWRKY31* 的转基因水稻(*OsWRKY31*-OE) 侧根较对照(CK) 少^[20]; B- 过表达 *OsWRKY72* 的转基因拟南芥(*OsWRKY72*-OE) 侧根较对照(CK) 少。

A, Lateral root in *OsWRKY31*-overexpressing rice (*OsWRKY31*-OE); B, Lateral root in *OsWRKY72*-overexpressing *Arabidopsis* (*OsWRKY72*-OE).

水稻 *WRKY* 基因很可能处于抗病信号途径中 *NH1* 的上游。此外,还有报道在研究功能基因的过程中发现其启动子区有较多 W 盒,很可能受到 *WRKY* 基因的调控。如 *OsWRKY71* 可以结合在 *Amy32b* 基因启动子区的 W 盒上^[50]。水稻倍半萜环化酶基因 *OsDTC2* 的启动子区就有 6 个 W 盒(− 1709 bp至− 1450 bp), Nemoto 等^[38] 推测水稻 *WRKY* 转录调控因子对其具有调控作用。最后,一些研究则关注了调控 *WRKY* 基因的上游基因,发现 *OsWRKY13* 很可能受 PRE2 和 PRE4 蛋白的调控,这种调控也建立在 *OsWRKY13* 启动子区的特异序列上^[37]。

4 水稻 *WRKY* 转录调控因子和拟南芥 *WRKY* 转录调控因子功能的相互印证及研究展望

生物信息学的研究过程中,无论是多个物种间 *WRKY* 序列的比较,还是单个物种内 *WRKY* 序列的进化树构建,都以 *WRKY* 基因的分子进化思想为基础。从低等植物苔藓(*Physcomitrella patens*)和蕨类(*Ceratopteris richardii*)到高等植物拟南芥和水稻都发现了 *WRKY* 基因^[59],另外在原生生物蓝氏贾第鞭毛虫(*Giardia lamblia*)和细胞黏质霉菌盘基网柄菌(*Dictyostelium discoideum*) 基因组中

也发现了 *WRKY* 基因^[23],因而 *WRKY* 蛋白并非植物特有。有意思的是,无论是在蓝氏贾第鞭毛虫和盘基网柄菌中还是在苔藓和蕨类植物中,发现的 *WRKY* 蛋白基本上都含有两个 *WRKY* 结构域,而在拟南芥(66/72) 和水稻(89/103) 中的大多数 *WRKY* 蛋白则只含有一个 *WRKY* 结构域。这一发现暗示 *WRKY* 蛋白的进化关系是由含有两个 *WRKY* 结构域的蛋白向含有一个结构域的蛋白进化。基于这一思想,可以在多个物种间建立 *WRKY* 蛋白的进化关系。通过序列的比对可以部分地预示两个物种间存在近缘关系的 *WRKY* 蛋白具有相似的生物学功能,而这种功能相似性的确定需要分子生物学和遗传学的进一步证明。目前已经有报道提及拟南芥 *WRKY* 蛋白、水稻 *WRKY* 蛋白以及其他物种的 *WRKY* 蛋白的功能存在一定的相似性。相关的 *WRKY* 蛋白在表 2 中列举。

就目前的研究而言,已经发现植物的 *WRKY* 基因受多种生物逆境因子包括病毒、细菌、真菌、卵菌、线虫和昆虫等^[59-61],以及多种非生物逆境因子如低温、高温、干旱、高盐、光(辐射)、高湿和损伤等诱导^[5, 62]。同时发现植物的 *WRKY* 基因在不同发育阶段和生理状况如休眠、开花、胚胎发育、衰老、饥饿等情况下表达^[4, 63]。另外,植物的 *WRKY* 基因表达水平受不同的激素和信号分子包括脱落酸、赤

表 2 已报道的水稻 *WRKY* 蛋白的直向同系物

Table 2. The reported orthologs of rice *WRKY* proteins in another species.

WRKY 蛋白	同源序列	与拟南芥直系同源的蛋白质	与其他物种直系同源的蛋白质	参考文献
WRKY protein	Sequence homology	Orthology in <i>Arabidopsis</i>	Orthology in other species	Reference
OsWRKY8	AtWRKY71/28	AtWRKY28		本实验室 Our laboratory
OsWRKY12	AtWRKY57/29	AtWRKY29		Liu 等 ^[26]
OsWRKY13	AtWRKY65/70	AtWRKY70		Qiu 等 ^[27]
OsWRKY23	AtWRKY24/56	AtWRKY56		本实验室 Our laboratory
OsWRKY28	AtWRKY18/40	AtWRKY40	HvWRKY1	Eulgem 等 ^[25]
OsWRKY33	AtWRKY3/4	AtWRKY3	PcWRKY1	Eulgem 等 ^[25]
OsWRKY45	AtWRKY70/46	AtWRKY46/41		Shimono 等 ^[13]
OsWRKY53	AtWRKY33/26	AtWRKY33	PcWRKY1	Chujo 等 ^[12]
OsWRKY71	AtWRKY18/40	AtWRKY18	HvWRKY38	Mare 等 ^[41]
OsWRKY72	AtWRKY45/75	AtWRKY75		本实验室 Our laboratory

霉素、生长素、水杨酸、茉莉酸, 以及一氧化氮和双氧水处理而变化^[50, 60, 62, 64], 并广泛参与了水杨酸、茉莉酸、脱落酸、赤霉素、生长素等相关的信号网络^[11, 22, 64]。目前许多研究结果证实, 不同的激素信号途径存在广泛的交叉^[66], 特别是植物抗病反应(水杨酸或茉莉酸途径)、植物耐逆反应(脱落酸和活性氧)与发育(赤霉素和生长素)信号途径的交叉。如我们克隆的 *WRKY* 基因 *OsWRKY45* 和 *OsWRKY72*^[14, 19] 与报道的 *OsWRKY1*^[33, 50]、*OsWRKY31*^[20] 和 *OsWRKY89*^[30], 它们的表达变化不仅影响转基因植物的耐逆性, 而且也改变了转基因植物的抗病性或生长素相关的生长发育。因此, 可认为对水稻 *WRKY* 转录调控因子的研究应该运用高表达和高抑制两套系统全面地考查转基因植物的生理发育、耐逆性变化和抗病性变化, 进而更加确切地诠释该基因的功能。

参考文献:

[1] Yu J, Wang J, Lin W, et al. The genomes of *Oryza sativa*: A history of duplications. *PLoS Biol*, 2005, 3(2): 266-281.

[2] Xiong Y Q, Liu T Y, Tian C G, et al. Transcription factors in rice: A genome-wide comparative analysis between monocots and eudicots. *Plant Mol Biol*, 2005, 59: 191-203.

[3] Qu L J, Zhu Y X. Transcription factor families in *Arabidopsis*: Major progress and outstanding issues for future research. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9(5): 544-549.

[4] Eulgem T, Rushton P J, Robatzek S, et al. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 199-206.

[5] Qiu Y P, Jing S J, Fu J, et al. Cloning and analysis of expression profile of 13 *WRKY* genes in rice. *Chin Sci Bull*, 2004, 49(20): 2159-2168.

[6] Ciolkowski I, Wanke D, Birkenbihl R P, et al. Studies on DNA-binding selectivity of WRKY transcription factors lend structural clues into WRKY-domain function. *Plant Mol Biol*, 2008, 68(1/2): 81-92.

[7] Ramamoorthy R, Jiang S Y, Kumar N, et al. A comprehensive transcriptional profiling of the *WRKY* gene family in rice under various abiotic and phytohormone treatments. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(6): 865-879.

[8] Wu K L, Guo Z J, Wang H H, et al. The WRKY family of transcription factors in rice and *Arabidopsis* and their origins. *DNA Res*, 2005, 12(1): 9-26.

[9] Kim C Y, Lee S H, Park H C, et al. Identification of rice blast fungal elicitor-responsive genes by differential display analysis. *Mol Plant Microbe Interact*, 2000, 13(4): 470-474.

[10] Shimizu T, Satoh K, Kikuchi S, et al. The repression of cell wall- and plastid-related genes and the induction of defense-related genes in rice plants infected with rice dwarf virus. *Mol Plant Microbe Interact*, 2007, 20(3): 247-254.

[11] Ryu H S, Han M, Lee S K, et al. A comprehensive expression analysis of the *WRKY* gene superfamily in rice plants during defense response. *Plant Cell Rep*, 2006, 25(8): 836-847.

[12] Chujo T, Takai R, Akimoto-Tomiya C, et al. Involvement of the elicitor-induced gene *OsWRKY53* in the expression of defense-related genes in rice. *Biochim Biophys Acta*, 2007, 1769(7/8): 497-505.

[13] Shimono M, Sugano S, Nakayama A, et al. Rice WRKY45 plays a crucial role in benzothiadiazole-inducible blast resistance. *Plant Cell*, 2007, 19(6): 2064-2076.

[14] Qiu Y P, Yu D Q. Overexpression of the stress-induced *OsWRKY45* enhances disease resistance and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Environ & Exp Bot*, 2009, 65(1): 25-47.

[15] Wu X L, Shiroto Y, Kishitani S, et al. Enhanced heat and drought tolerance in transgenic rice seedlings overexpressing *OsWRKY11* under the control of *HSP101* promoter. *Plant Cell Rep*, 2009, 28(1): 21-30.

[16] Jing S J, Zhou X, Song Y, et al. Heterologous expression of *OsWRKY23* gene enhances pathogen defense and cell senescence in *Arabidopsis*. *Plant Growth Regul*, 2009, 58(2): 181-190.

[17] Sperotto R A, Boff T, Duarte G L, et al. Increased senescence associated gene expression and lipid peroxidation induced by iron deficiency in rice roots. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(1): 183-195.

[18] Liu L, Zhou Y, Zhou G, et al. Identification of early senescence associated genes in rice flag leaves. *Plant Mol Biol*, 2008, 67(1/2): 37-55.

- [19] 宋 钰, 刘冬梅, 余迪求. 高表达水稻 *WRKY72* 基因影响拟南芥生长素信号传导. *云南植物研究*, 2008, 30(6): 699-705.
- [20] Zhang J, Peng Y L, Guo Z J. Constitutive expression of pathogen-inducible *OsWRKY131* enhances disease resistance and affects root growth and auxin response in transgenic rice plants. *Cell Res*, 2008, 18: 508-521.
- [21] Zhang Z L, Xie Z, Zou X L, et al. A rice *WRKY* gene encodes a transcriptional repressor of the gibberellin signaling pathway in aleurone cells. *Plant Physiol*, 2004, 134(4): 1500-1513.
- [22] Xie Z, Zhang Z L, Zou X L, et al. Annotations and functional analyses of the rice *WRKY* gene superfamily reveal positive and negative regulators of abscisic acid signaling in aleurone cells. *Plant Physiol*, 2005, 137(1): 176-189.
- [23] Zhang Y J, Wang L J. The WRKY transcription factor superfamily: Its origin in eukaryotes and expansion in plants. *BMC Evol Biol*, 2005, 5(1): 1-12.
- [24] Ross C A, Liu Y, Shen Q X J. The *WRKY* gene family in rice (*Oryza sativa*). *J Integr Plant Biol*, 2007, 49(6): 827-842.
- [25] Eulgem T, Somssich I E. Networks of WRKY transcription factors in defense signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(4): 366-371.
- [26] Liu X Q, Bai X Q, Qian Q, et al. OsWRKY03, a rice transcriptional activator that functions in defense signaling pathway upstream of OsNPR1. *Cell Res*, 2005, 15(8): 593-603.
- [27] Qiu D Y, Xiao J, Ding X H, et al. OsWRKY13 mediates rice disease resistance by regulating defense-related genes in salicylate- and jasmonate-dependent signaling. *Mol Plant Microbe Interact*, 2007, 20(5): 492-499.
- [28] Liu X Q, Bai X Q, Wang X J, et al. OsWRKY71, a rice transcription factor, is involved in rice defense response. *J Plant Physiol*, 2007, 164(8): 969-979.
- [29] Chujo T, Kato T, Yamada K, et al. Characterization of an elicitor-induced rice *WRKY* gene, *OsWRKY71*. *Biosci Biotech Biochem*, 2008, 72(1): 240-245.
- [30] Wang H H, Hao J J, Chen X J, et al. Overexpression of rice *WRKY89* enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants. *Plant Mol Biol*, 2007, 65(6): 799-815.
- [31] Chujo T, Takai R, Kaku H, et al. Isolation and characterization of two elicitor-responsive genes encoding WRKY DNA-binding proteins from rice. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45: S51-S51.
- [32] Chujo T, Okada K, Kaku I, et al. Characterization of elicitor-responsive genes encoding WRKY DNA-binding proteins from rice. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: S175-S175.
- [33] Chujo T, Takai R, Minami E, et al. Characterization of elicitor-responsive WRKY transcription factor, OsWRKY71, from rice. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: S82-S82.
- [34] Shimono M, Sugano S, Jiang C J, et al. A WRKY transcription factor plays a role in BTH-inducible disease resistance in rice. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: S83-S83.
- [35] Wen N, Chu Z, Wang S. Three types of defense-responsive genes are involved in resistance to bacterial blight and fungal blast diseases in rice. *Mol Genet Gen*, 2003, 269(3): 331-339.
- [36] Cao Y L, Ding X H, Cai M, et al. The expression pattern of a rice disease resistance gene *Xa3/Xa26* is differentially regulated by the genetic backgrounds and developmental stages that influence its function. *Gene*, 2007, 177: 523-533.
- [37] Cai M, Qiu D Y, Yuan T, et al. Identification of novel pathogen-responsive *cis*-elements and their binding proteins in the promoter of *OsWRKY13*, a gene regulating rice disease resistance. *Plant Cell Environ*, 2008, 31(1): 86-96.
- [38] Gloria M C. Analysis of the interaction transcriptome during biotrophic invasion by the blast fungus, *Magnaporthe oryzae* [PhD dissertation]. Kansas, USA: Kansas State University, 2007: 88-90.
- [39] Wang H H, Xie K, Wu K L, et al. Isolation of a rice *WRKY* gene *OsWRKY52*, whose expression is induced by *Magnaporthe grisea*. *Prog Biochem Biophys*, 2005, 32(10): 937-946.
- [40] Swarbrick P J, Huang K, Liu G, et al. Global patterns of gene expression in rice cultivars undergoing a susceptible or resistant interaction with the parasitic plant *Striga hermonthica*. *New Phytol*, 2008, 179(2): 515-529.
- [41] Mar C, Mazzucotelli E, Crosatti C, et al. Hv-WRKY38: A new transcription factor involved in cold- and drought-response in barley. *Plant Mol Biol*, 2004, 55(3): 399-416.
- [42] Zou X L, Shen Q X J, Neuman D. An ABA inducible *WRKY* gene integrates responses of creosote bush (*Larrea tridentata*) to elevated CO₂ and abiotic stresses. *Plant Sci*, 2007, 172(5): 997-1004.
- [43] Robatzek S, Somssich I E. A new member of the *Arabidopsis* WRKY transcription factor family, AtWRKY6, is associated with both senescence and defense-related processes. *Plant J*, 2001, 28(2): 123-133.
- [44] Miao Y, Laun T, Zimmermann P, et al. Targets of the WRKY53 transcription factor and its role during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2004, 55(6): 853-867.
- [45] Ulker 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.
- [46] Ishiguro S, Nakamura K. Characterization of a cDNA-encoding a novel DNA-binding protein, SPF1, that recognizes *Sp8* sequences in the 5' upstream regions of genes coding for sporamin and beta-amylase from sweet potato. *Mol Gen Genet*, 1994, 244(6): 563-571.
- [47] Sun C X, Palmqvist S, Olsson H, et al. A novel WRKY transcription factor, SUSIBA2, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the *isol* promoter. *Plant Cell*, 2003, 15(9): 2076-2092.
- [48] Xie Z, Zhang Z L, Hanzlik S, et al. Salicylic acid inhibits gibberellin-induced alpha-amylase expression and seed germination via a pathway involving an abscisic acid-inducible *WRKY* gene. *Plant Mol Biol*, 2007, 64(3): 293-303.
- [49] Zhang Z L, Shin M, Zou X, et al. A negative regulator encoded by a rice *WRKY* gene represses both abscisic acid and gibberellins signaling in aleurone cells. *Plant Mol Biol*, 2009, 1070(1/2): 139-151.
- [50] Xie Z, Zhang Z L, Zou X L, et al. Interactions of two abscisic acid induced *WRKY* genes in repressing gibberellin signaling in aleurone cells. *Plant J*, 2006, 46(2): 231-242.
- [51] Wang H J, Wan A R, Hsu C M, et al. Transcriptomic adaptations in rice suspension cells under sucrose starvation. *Plant Mol Biol*, 2007, 63(4): 441-463.

- [52] 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.
- [53] Ishida T, Hattori S, Sano R, et al. *Arabidopsis TRANSPARENT TESTA GLABRA2* is directly regulated by R2R3 MYB transcription factors and is involved in regulation of GLABRA2 transcription in epidermal differentiation. *Plant Cell*, 2007, 19(8): 2531-2543.
- [54] Devaiah B N, Karthikeyan A S, Raghothama K G. WRKY75 transcription factor is a modulator of phosphate acquisition and root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, 143(4): 1789-1801.
- [55] Dai Y, Wang H Z, Li B H, et al. Increased expression of *MAP KINASE KINASE7* causes deficiency in polar auxin transport and leads to plant architectural abnormality in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18(2): 308-320.
- [56] Sun C X, H^Lglund A S, Olsson H, et al. Antisense oligodeoxynucleotide inhibition as a potent strategy in plant biology: Identification of *SUSIBA2* as a transcriptional activator in plant sugar signaling. *Plant J*, 2005, 44(1): 128-138.
- [57] Yuan Y X, Zhong S H, Li Q, et al. Functional analysis of rice *NPRI*-like genes reveals that *OsNPRI/NH1* is the rice ortholog conferring disease resistance with enhanced herbivore susceptibility. *Plant Biotech J*, 2007, 5(2): 313-324.
- [58] Nemoto T, Okada A, Okada K, et al. Promoter analysis of the rice stemar-13-ene synthase gene *OsDT2*, which is involved in the biosynthesis of the phytoalexin oryzalexin S. *Biochim Biophys Acta*, 2007, 1769(11/12): 678-683.
- [59] Ulker B, Somssich I E. WRKY transcription factors: From DNA binding towards biological function. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(5): 491-498.
- [60] Grunewald W, Karimi M, Wieczorek K, et al. A role for At-WRKY23 in feeding site establishment of plant-parasitic nematodes. *Plant Physiol*, 2008, 148(1): 358-368.
- [61] Skibbe M, Qu N, Galis I, et al. Induced plant defenses in the natural environment: *Nicotiana attenuata* WRKY3 and WRKY6 coordinate responses to herbivory. *Plant Cell*, 2008, 20(7): 1984-2000.
- [62] Miller G, Shulaev V, Mittler R. Reactive oxygen signaling and abiotic stress. *Physiol Plant*, 2008, 133(3): 481-489.
- [63] Contento A L, Kim S J, Bassham D C. Transcriptome profiling of the response of *Arabidopsis* suspension culture cells to Suc starvation. *Plant Physiol*, 2004, 135(4): 2330-2347.
- [64] Palmieri M C, Sell S, Huang X, et al. Nitric oxide-responsive genes and promoters in *Arabidopsis thaliana*: A bioinformatics approach. *J Exp Bot*, 2008, 59(2): 177-186.
- [65] Nemhauser J L, Hong F X, Chory J. Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. *Cell*, 2006, 126(3): 467-475.

欢迎订阅 2010 年《中国农业科学》(中、英文版)

《中国农业科学》(中、英文版)由农业部主管、中国农业科学院主办。主要刊登农牧业基础科学和应用基础科学研究论文、综述、简报等。设有作物遗传育种;耕作栽培·生理生化;植物保护;土壤肥料·节水灌溉·农业生态环境;园艺;园林;贮藏·保鲜·加工;畜牧·兽医等栏目。读者对象是国内外农业科研(所)、农业大专院校的科研、教学人员。

《中国农业科学》(中文版)影响因子、总被引频次连续多年居全国农业科技期刊最前列或前列。1999 年起连续 10 年获“国家自然科学基金重点学术期刊专项基金”资助;2001 年入选中国期刊方阵双高期刊;1999 年获“首届国家期刊奖”,2003、2005 年获“第二、三届国家期刊奖提名奖”;2004-2006 年连续荣获第四、五届全国农业优秀期刊特等奖;2001 年起 6 次被中国科学技术信息研究所授予“百种中国杰出学术期刊”称号;2008 年获中国科学技术信息研究所“精品科技期刊”称号,以及武汉大学中国科学评价中心“权威期刊”称号。在北京大学《中文核心期刊要目总览(2004 年版)》中位居“农业综合类核心期刊表”首位。2010 年起中文版改为半月刊,将有更多最新农业科研成果通过《中国农业科学》及时报道。

《中国农业科学》(英文版)(*Agricultural Sciences in China*)于 2002 年创刊,2006 年 1 月起正式与国际著名出版集团 Elsevier 合作,海外发行由 Elsevier 全面代理,全文数据在 ScienceDirect 平台面向世界发行。2010 年起英文版页码增至 160 页。

《中国农业科学》(中文版)为大 16 开本,每月 1、16 日出版,国内外公开发售。每期 224 页,定价 49.50 元,全年定价 1188.00 元,国内统一连续出版物号:CN 11-1328/S,国际标准连续出版物号:ISSN 0578-1752,邮发代号:2-138,国外代号:BM43。

《中国农业科学》(英文版)为大 16 开,每月 20 日出版,国内外公开发售。每期 160 页,国内定价 36.00 元,全年 432.00 元,国内统一连续出版物号:CN 11-4720/S,国际标准连续出版物号:ISSN 1671-2927,邮发代号:2-851,国外代号:1591M。

地址:北京市中关村南大街 12 号《中国农业科学》编辑部;邮政编码:100081;电话:010-82109808, 82106279,

82106283, 82106282;传真:010-82106247;网址:www.ChinaAgriSci.com;E-mail:zgnykx@mail.caas.net.cn