

# 荆州黑麦 *NPR1* 同源基因 *ScNPR1* 的克隆与特性分析

许玲<sup>1,2</sup>, 孙晓波<sup>2</sup>, 张旭<sup>2</sup>, 余桂红<sup>2</sup>, 李建宏<sup>1</sup>, 马鸿翔<sup>2</sup>

(1. 南京师范大学生命科学学院, 江苏南京 210097; 2. 江苏省农业科学院生物技术研究所, 江苏南京 210014)

**摘要:** 为了明确荆州黑麦 *ScNPR1* 基因的功能, 对荆州黑麦 *NPR1* 同源基因 *ScNPR1* 进行克隆并分析了其表达特性。利用同源序列法和 RACE 技术从荆州黑麦中克隆得到 *NPR1* 同源基因的 3 185 bp 全长 cDNA 序列, 该基因包含了一个编码 507 个氨基酸 (1 524 bp) 的开放阅读框、终止密码子 TGA、5' 端 1 517 bp 的非编码区和 3' 端 144 bp 的非编码区, 命名为 *ScNPR1*。利用生物信息学软件对其结构进行分析, *ScNPR1* 编码的氨基酸序列与已知的小麦、水稻 *NPR1* 基因编码的氨基酸序列具较高的同源性, 分别达到 92.4% 和 90.3%。荧光定量 PCR 发现, *ScNPR1* 基因在小麦不同器官中均有表达, 在叶、茎、根中表达较高; *ScNPR1* 基因在植物抗病相关信号分子水杨酸、茉莉酸和乙烯处理后上调表达, 在白粉病菌、纹枯病菌和赤霉病菌的诱导下, *ScNPR1* 基因也上调表达。研究结果表明, *ScNPR1* 基因与水杨酸和乙烯信号转导途径有关, 参与寄主对病原菌侵染的防御反应。

**关键词:** 荆州黑麦; *ScNPR1*; 克隆; 抗病性

中图分类号: S512.5; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2011)02-0209-08

## Cloning and Characterization of *NPR1* Homolog Gene *ScNPR1* in *Secale Cereale* Cv Jingzhouheimai

XU Ling<sup>1,2</sup>, SUN Xiao-bo<sup>2</sup>, ZHANG Xu<sup>2</sup>, YU Gui-hong<sup>2</sup>, LI Jian-hong<sup>1</sup>, MA Hong-xiang<sup>2</sup>

(1. College of Life Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China; 2. Institute of Bio-tech, Jiangsu Academy of Agricultural Science, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** *NPR1* is a key regulator in plant systemic acquired resistance (SAR). *Scnpr1* gene was isolated by homologous cloning and RACE (rapid amplification of cDNA ends) method from *Secale Cereale* cv JingzhouHeimai. The full-length cDNA of *Scnpr1* gene was 3185 bp, which contained an open reading frame with the length of 1524 bp DNA encoding a 507 amino acids, untranslated region of 1517 bp at 5'-end and 144 bp at 3' end. The predicted protein *Scnpr1* shares high homology with a reported *NPR1* from barley (72%) and a rice *NPR1* (65%) by using bioinformatics analysis for the structure of *ScNPR1*. Its expression pattern was clarified by LightCycler Real Time PCR. The expression of *Scnpr1* was regulated by signal molecules MJ, ET, SA, and upregulated when treated with the pathogens of *Erysiphe cichoracearum*, *Rhizoctonia cerealis* and *Fusarium graminearum*. The results indicated that *Scnpr1* gene was the homologous gene of *NPR1* gene in *Secale Cereale*. The expression of *Scnpr1* gene was relevant to ET and SA signal transduction pathways, and it potentially involved in host defense responses to wheat pathogen.

**Key words:** *Secale Cereale* cv Jingzhouheimai; *ScNPR1*; Clone; Disease resistance

\* 收稿日期: 2010-10-25 修回日期: 2010-12-10

基金项目: 农业生物转基因品种培育专项 (2008ZX08002-001, 2009ZX08002-011B); 农业部行业专项 (201103013); 江苏省农业自主创新项目 (cx10128; cx09635)。

作者简介: 许玲 (1983-), 女, 硕士, 主要从事小麦分子生物学研究。

通讯作者: 马鸿翔 (1965-), 男, 研究员, 博士生导师, 主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: hxma@jaas.ac.cn

病害是影响植物生长并导致其产量下降和品质变劣的重要因素之一。植物在长期进化过程中形成了一套复杂的防御病原微生物侵染的抗性机制。系统获得抗性 (Systemic acquired resistance, SAR) 是一种对多种真菌具有广谱抗性的诱导防卫反应抗性。SAR 的发生伴随着系统性水杨酸 (Salicylic acid, SA) 含量的增加和病程相关 (Pathogenesis-related, PR) 蛋白的表达。病程相关基因非表达子 1 (Non-expresser of PR1, NPR1) 是 SAR 的重要转录因子, NPR1 与细胞核内的包含碱性亮氨酸拉链 (Basic leucine zipper, bZIP) 的 TGA 转录因子相互作用, 引起下游抗病基因的表达。研究发现, *AtNPR1* 基因突变后, 拟南芥突变体影响了 SAR 的激活从而提高了多种病菌的感病性<sup>[1-4]</sup>。相反, 过量表达 *AtNPR1* 基因的拟南芥增强了对细菌和线虫的抗性<sup>[5]</sup>。*AtNPR1* 基因在番茄中过量表达后, 转基因番茄对真菌和细菌具有广谱抗性<sup>[6]</sup>。过量表达 *AtNPR1* 基因提高了转基因水稻植株对白叶枯病菌的抗性<sup>[7]</sup>, 改良了转基因小麦对赤霉病菌的抗性<sup>[8]</sup>。

从模式植物拟南芥中克隆的 *AtNPR1* 基因编码的蛋白包含一个锚蛋白重复序列 ANK (Ankyrin Repeat Domain) 和一个 BTB/POZ (Broad-Complex, Tramtrack, and Bric-a-brac/Pox virus and Zinc Finger) 结构域, 这两个结构域参与蛋白质之间的相互作用<sup>[9]</sup>, NPR1 可能通过与其他蛋白的相互作用参与调节 SA 介导的植物防卫反应。NPR1 基因在其他植物中存在同源基因, 在烟草、番茄、水稻、大麦、玉米、大豆、苹果、葡萄<sup>[10]</sup> 等植物中的同源基因已被分离和克隆。荆州黑麦 (*Secale Cereale* cv Jingzhouheimai) 是原产我国的优异小麦近缘种资源, 具有良好的赤霉病、纹枯病和白粉病抗性<sup>[11,12]</sup>。本研究以拟南芥 NPR1 基因保守序列设计引物从荆州黑麦分离得到 NPR1 同源基因全长 cDNA 序列, 对其基因结构进行了分析, 并在此基础上研究了该基因在不同组织和病原菌及植物抗病相关信号分子诱导下的表达特征, 以明确该基因的功能, 为转基因抗病品种的培育提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

荆州黑麦 (*Secale Cereale* cv Jingzhouheimai) 由江苏省农业科学研究院生物技术所保存,

纹枯病菌 (*Rhizoctonia cerealis*)、白粉病菌 (*Erysiphe cichoracearum*) 和禾谷镰刀菌 (*Fusarium graminearum*) 由本地田间病株上分离培养而得。

### 1.2 NPR1 保守区及其 cDNA 全长的获得

利用接种白粉病菌 12 h 的荆州黑麦叶片提取总 RNA, 按照 TaKaRa 公司提供的方法 (PrimeScript™ Reverse Transcriptase) 合成 cDNA 第一条链, 并用其作模板进行 PCR 扩增。根据已知的 NPR1 保守序列设计引物: N-F1 (5'-CTT-GACTCTGAYGATGTWGAGCTA-3'), N-R1 (5'-ACYTGAGCAATRTCCATTGCTAC-3'), 通过 RT-PCR 方法扩增 NPR1 片段, 反应条件是: 95℃ 预变性 5 min; 95℃, 30 s, 58℃, 45 s, 72℃, 1 min, 30 个循环; 72℃, 10 min 补平末端。扩增产物经琼脂糖凝胶电泳分离, 回收并克隆到 pEASY-T1 (Clontech) 载体上, 进行测序分析, 测序由上海 invitrogen 公司完成。根据获得的 *Sc-NPR1* 保守区段设计 5'-RACE 和 3'-RACE 的特异性引物, RACE 程序按照 Clontech 公司提供的试剂盒的说明书进行 (SMARTer™ RACE cDNA Amplification Kit)。

#### 5'-RACE 特异性引物

P1: 5'-ATGTCCATTGCTACTCTTGCCCTCA-3';

P2: 5'-CCACGAAGACAGTCACCAGCCAAT-3';

P3: 5'-TCCATCAAATGTAAAATCGGAA GGC-3';

P4: 5'-ATTTTTGAGTCACAGTGTCTACGGC-3';

#### 3'-RACE 特异性引物

P5: 5'-AGGGCAGACTAACCTTGATGATG-3';

P6: 5'-AAGAAAAGCAGTTCAAATCGCA AAG-3';

采用 TaKaRa 公司 PrimerSTAR DNA Polymerase, 反应体系 25 μL, 包括 2 μL cDNA, 2 μL 2.5 mmol · L<sup>-1</sup> dNTP, 2.5 μL 10 μmol · L<sup>-1</sup> 通用引物 (第一轮反应, 第二轮开始均为 0.5 μL 10 μmol · L<sup>-1</sup> 通用引物), 0.5 μL 10 μmol · L<sup>-1</sup> GSP 引物, 1 U PrimerSTAR DNA Polymerase 及缓冲液 (10×)。反应条件是: 98℃ 预变性 3 min; 98℃, 10 s, 58℃ (5'-RACE 第二轮开始每轮

反应增加 2℃), 20s, 72℃, 2 min 30s, 30 个循环; 72℃, 10 min 补平末端。扩增产物经琼脂糖凝胶电泳分离, 回收并克隆到 pEASY-T1 载体上, 送往 invitrogen 公司进行测序分析。

### 1.3 *NPR1* 基因结构及生物信息学分析

搜索 GeneBank 中登录的其他 *NPR1* 基因, 将获得的基因序列在 GenBank 上进行 Blast 比较, 用 Clustwl 和 Dnaman 软件分析。

### 1.4 基因表达分析

取荆州黑麦成株期根、茎、叶、节和穗等组织, 提取总 RNA, 以荆州黑麦 actin 基因为内参, 采用实时定量 PCR 法研究其在不同组织器官的表达模式。

将三叶期的荆州黑麦叶片分别以白粉病菌、纹枯病菌和赤霉病菌诱导处理 0、2、4、8、12、24、36、48 和 72 h, 以 SA(水杨酸)、JA(茉莉酸)和 ET(乙烯)处理 0、2、4、8、12、24 h, 收集处理后的叶片, 提取总 RNA, 用于 RT-PCR 和荧光定量分析表达特性。以荆州黑麦 actin 基因作为内参基因, 按照 TaKaRa 公司 PrimeScript Reverse Transcriptase 手册提供的相关方法进行。实时荧光定量 PCR 引物:

目的基因引物: RT-F CTAAAATCATC GTCTCCCT; RT-R ATTCCCAAATAATC-CCCA

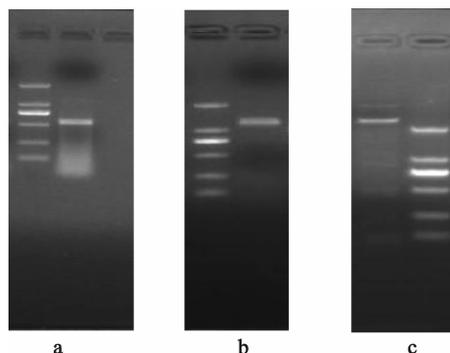
内参基因引物: actin-F TACTCCCTCA-CAACAACC; actin-R GCTCCTGCTCATAAT-CAA

利用软件进行表达水平分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 荆州黑麦 *ScNPR1* 基因全长 cDNA 序列的克隆

根据已知的水稻、大麦、小麦、拟南芥和烟草的 *NPR1* 基因保守区段设计的一对简并引物, 从白粉病菌处理的荆州黑麦叶片 cDNA 中扩增出 1 条约 500 bp 的带, 与预期片段大小一致(图 1a)。根据其保守区域, 设计特异引物, 进行 3'-RACE 扩增, 获得了预期 1.3 kb 的条带(图 1b), 利用 5'-RACE 扩增, 获得了预期约 2.3 kb 的条带(图 1c)。将克隆的 cDNA 片段、3'末端核苷酸序列及 5'末端核苷酸序列进行拼接, 获得了荆州黑麦 *ScNPR1* 基因 3 185 bp 全长 cDNA 序列。



a. RT-PCR result of fragment conserved region; b. RT-PCR result of 3'-RACE; c. RT-PCR result of 5'-RACE.

图 1 *ScNPR1* 保守区域、3'-RACE 和 5'-RACE 的 RT-PCR 扩增

Fig. 1 RT-PCR for cloning the *ScNPR1* gene in *Secale Cereale* cv *Jingzhouheimai*

### 2.2 *ScNPR1* 基因序列分析

克隆的全长 *ScNPR1* 基因序列包含了一个编码 507 个氨基酸 (1 524 bp) 的开放阅读框、终止密码子 TGA、5'端 1 517 bp 的非编码区和 3'端 144 bp 的非编码区。根据得到的编码区核苷酸序列推测, 该基因可编码一条 507 个氨基酸残基的多肽, 其中含有 BTB/POZ(图 2 中下划线部分)和锚蛋白重复序列(图 2 中阴影部分), 核苷酸序列分析发现在起始密码子上游的非编码区存在 4 个 W 框(图 2 中黑框部分)。由此可以断定, 得到的 *ScNPR1* 基因是 *NPR1* 在荆州黑麦中的一个同源基因。

### 2.3 *ScNPR1* 氨基酸序列的同源性比较与系统发育分析

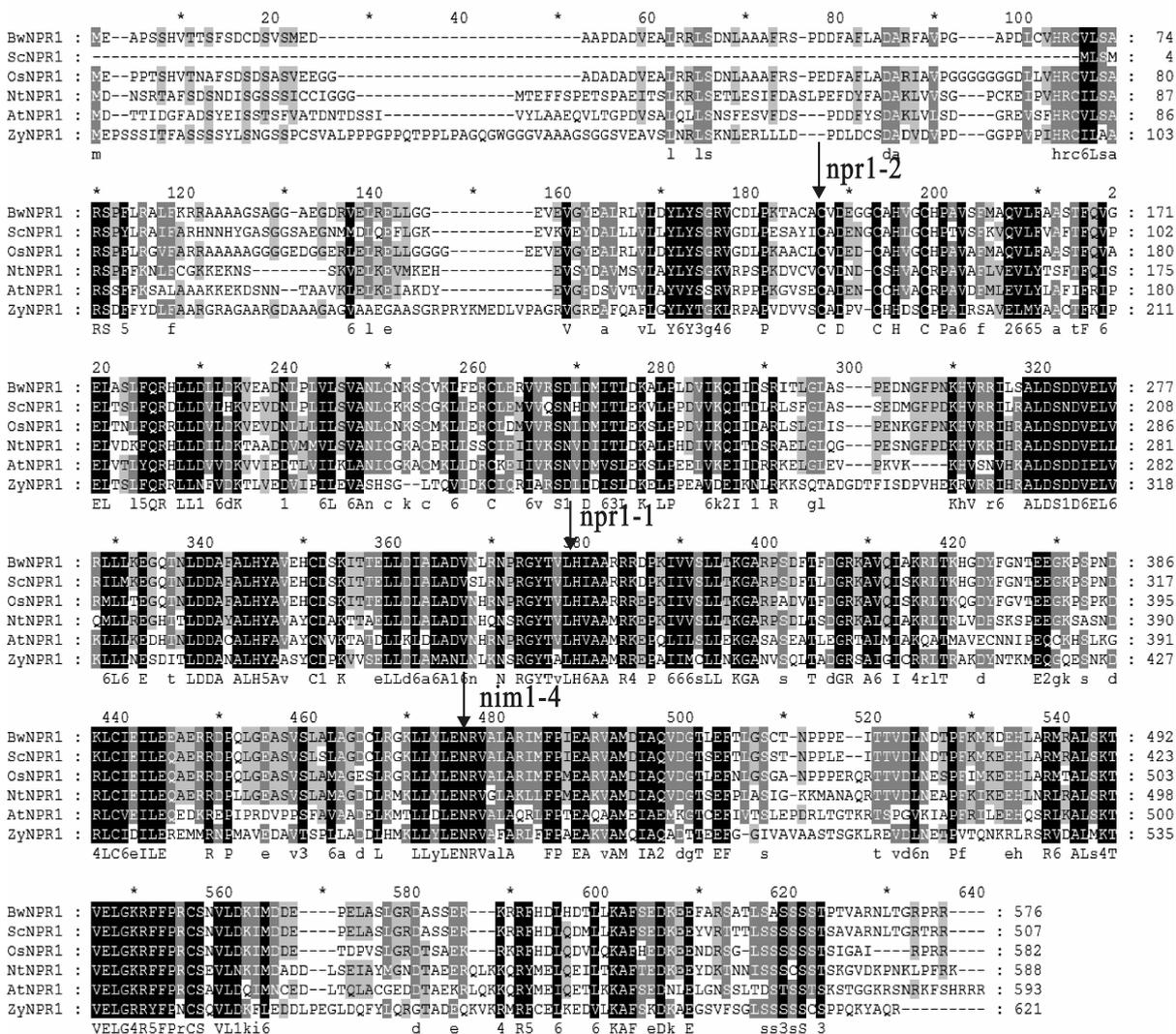
利用 ClustalX 软件将推导的氨基酸序列与已知大麦、水稻、烟草、拟南芥和玉米的 *NPR1* 进行同源性比较发现, 对 *NPR1* 的功能起关键作用的氨基酸具有保守性(图 3), 如 npr1-1(H), npr1-2(C), nim1-4(R)(图 3 中箭头及黑色字体表示), 在上述 5 个物种 *NPR1* 及荆州黑麦同源蛋白 *ScNPR1* 中完全相同, 并且 *ScNPR1* 与小麦 *NPR1* (*TaNPR1*, 登陆号: AX049430. 1) 同源性最高, 达到 92.4%; 其次与水稻 *NPR1* (*OsNPR1*, 登陆号: NM\_189701. 1) 同源性达 90.3%; 与烟草 *NPR1* (*NtNPR1*, 登陆号: AF480488) 的同源性为 54.8%; 与拟南芥 *NPR1* (*AtNPR1*, 登陆号: AY088183) 的同源性为 42.5%; 与玉米 *NPR1* (*ZyNPR1*, 登陆号: AAT24362) 的同源性为 40.0%。



### 2.6 病原菌诱导 *ScNPR1* 的表达特性

*ScNPR1* 在正常情况下仅有微量表达,但在白粉病菌、纹枯病菌和赤霉病菌诱导下表达明显增强(图 7A、图 7B 和图 7C)。从曲线图可以发现, *ScNPR1* 在白粉病菌诱导 2 h 时表达量第一次达到最高峰,随后降低,但在 12 h 和 36 h 时又再次上升,似乎呈现与光周期反应一致的趋势; *ScNPR1* 对纹枯病菌诱导的反应速度相对白粉病菌

较慢,直到 48 h 时表达量才急剧上升,达到最高峰。但是在禾谷镰刀菌的诱导下,短时间内(2 h 内) *NPR1* 基因的表达量有所降低,但随着处理时间的延长, *NPR1* 基因的表达量急剧上升,并在 36 h 时达到最高峰。这些结果表明, *ScNPR1* 在白粉病菌、纹枯病菌和禾谷镰刀菌诱导下的表达模式有所不同。



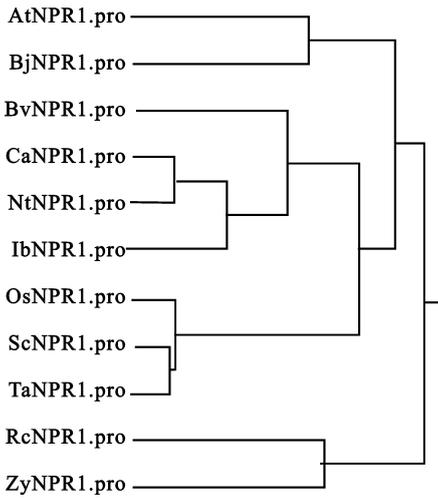
黑色表示同源性 100%,深灰色表示同源性 75%,浅灰色表示同源性 50%。*npr1-1*(H),*npr1-2*(C),*nim1-4*(R)的氨基酸用箭头指示。

Black, dark gray and light gray boxes represent 100%, 75% and 50% similarity, respectively. The *npr1-1* (H), *npr1-2* (C) and *nim1-4* (R) was indicated by arrows

图 3 *ScNPR1* 与 *AtNPR1* (AY088183), *NtNPR1* (AF480488), *OsNPR1* (NM\_189701.1) 及 *ZyNPR1* (AAT24362) 蛋白质序列比较

Fig. 3 Alignment of protein sequences among *ScNPR1*, *AtNPR1* (AY088183), *NtNPR1* (AF480488), *OsNPR1* (NM\_189701.1) and *ZyNPR1* (AAT24362)

100% 90% 80% 70% 60% 50% 40%



AtNPR1 (AY088183); BjNPR1 (ABC94642. 2); NtNPR1 (AF480488); CaNPR1(ABG38308. 1); IbNPR1 (ABM64782. 1); BvNPR1(ABM55236. 1); OsNPR1 (NM\_189701. 1); RcNPR1 (XP\_002520549. 1); ZyNPR1 (AAT24362); TaNPR1 (AX049430. 1)

图4 ScNPR1 和NPR1 进化树分析

Fig. 4 Phylogenetic tree of ScNPR1 and other NPR1 proteins based on amino acid residues using DNAMAN software

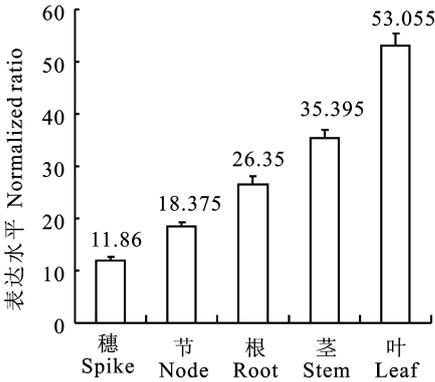


图5 ScNPR1 基因在荆州黑麦不同组织中的表达差异

Fig. 5 Real-Time PCR analysis of the ScNPR1 gene in root, stem, leaf, internode and spike of Secale Cereale

### 3 讨论

NPR1 最初是通过筛选拟南芥突变体 (SAR 途径改变) 得到的<sup>[13]</sup>, 拟南芥 NPR1 蛋白含 BTB/POZ 和锚蛋白重复序列 (ANK)<sup>[14]</sup>。研究表明, ANK 结构域是 NPR1 基因与 TGA 转录因子结合的元件, 同时位于 NPR1 蛋白内的 npr1-1、npr1-2 和 nim1-4 氨基酸位点突变则会造成 NPR1 蛋白不能结合 TGA 蛋白, 从而导致 SAR 诱导失败, 引起植株感病<sup>[15-17]</sup>。本研究自荆州黑麦中获得的 ScNPR1 氨基酸序列与前人获得的 NPR1 序列比较表明, ScNPR1 具有已知 NPR1 蛋白的 BTB/POZ 和 ANK 结构域, 同时在 npr1-1 (H), npr1-2 (C), nim1-4 (R) 位点具有高度一致性。NPR1 除与 TGA 结合外, 还可以与转录因子 WRKY 结合。WRKY 蛋白是一类存在于高等植物中的 DNA 结合蛋白, 能识别防卫相关基因启动子区的以 TGAC 为核心序列的 W 框<sup>[18]</sup>。拟南芥 NPR1 启动子中存在 3 个 W 框, SA 诱导表达的 WRKY 蛋白能与这些 W 框特异性结合, 在转录水平对 NPR1 的表达进行调控<sup>[19]</sup>。同样, 对本研究克隆的 ScNPR1 基因的核苷酸序列分析表明, 在其起始密码子上游存在 4 个 W 框。由此可见, 本研究得到的基因是 NPR1 在荆州黑麦中的同源基因。

拟南芥 AtNPR1 基因在拟南芥中以较低水平无组织特异性表达, 同样水稻 OsNPR1 基因的表达也没有组织特异性<sup>[20]</sup>, 本研究克隆的 ScNPR1 基因在不同器官中均有表达, 在叶、茎和根中表达量较高, 具有一定的组织表达差异, 其原因有待进一步研究。

水杨酸 (SA) 是系统获得性抗性信号转导途

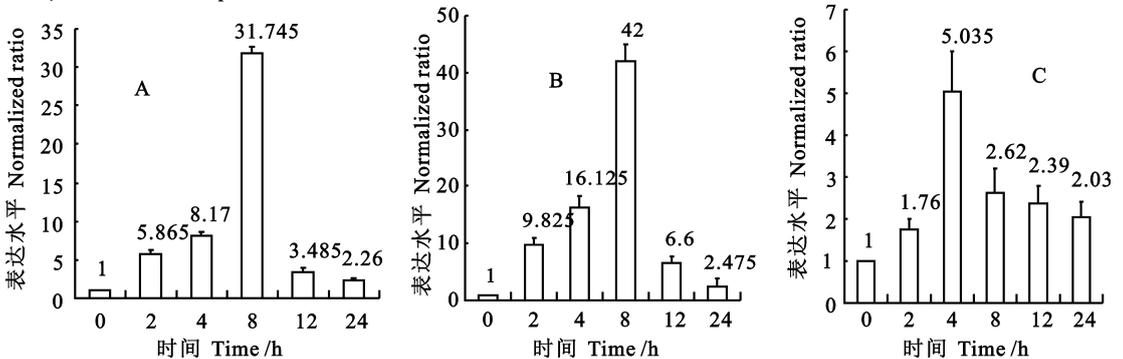
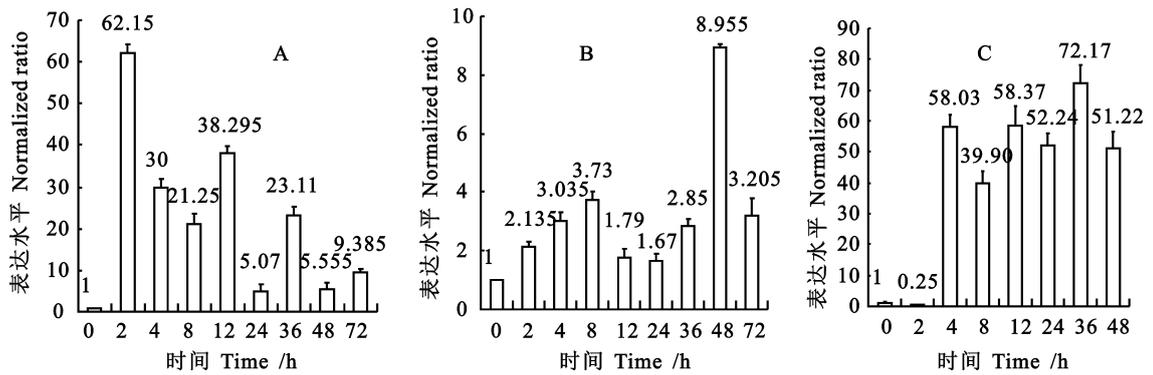


图6 水杨酸、茉莉酸和乙烯诱导荆州黑麦ScNPR1 基因表达分析

Fig. 6 Real-Time PCR analysis of the induction of the ScNPR1 gene by 5 mM SA (A), 2 mM JA (B), and 2 mM ET (C)



A. 白粉病菌; B. 纹枯病菌; C. 禾谷镰刀菌

A. *Cichoracearum*; B. *Rhizoctonia cerealis*; C. *Fusarium graminearum*

图 7 病原菌诱导下 *ScNPR1* 基因表达分析

Fig. 7 Real-Time PCR analysis of the expression of *ScNPR1* in response to infection with *Erysiphe*

径中的重要信号分子, SA 的积累能够激发系统获得性抗性反应<sup>[9]</sup>。 *NPR1* 是 SA 下游的重要转录因子, SA 可促使 *NPR1* 活化, 并由细胞质转移到细胞核内, 与细胞核内的包含碱性亮氨酸拉链 (bZIP) 的 TGA 转录因子相互作用, 引起下游抗病基因的表达<sup>[19]</sup>, SA 处理或病原菌侵染可以使 *AtNPR1* 的表达量增加 2~3 倍<sup>[20]</sup>。本试验中采用 SA 对荆州黑麦幼苗进行诱导, 结果发现 *ScNPR1* 的表达量在 SA 处理 8 h 时最高, 随后降低。诱导系统抗性是植物中的另一重要抗病机制, 与系统获得性抗性一样, 也可以使植物免受多种病原菌侵害, 但其不依赖于 SA<sup>[21]</sup>, 而需要茉莉酸 (JA) 和乙烯 (ET) 作为信号参与, *NPR1* 也是位于 JA 和 ET 下游的重要的调节子<sup>[22]</sup>, 本实验采用 JA 和 ET 对荆州黑麦幼苗的诱导, 结果发现 *ScNPR1* 的表达量在处理 8 h 和 4 h 时最高, 随后降低。这说明 *ScNPR1* 基因不仅是系统获得性抗性, 也是诱导系统抗性抗病反应途径中重要的调控因子。

起先人们怀疑 *NPR1* 可能不存在转录水平调控植物抗病能力, 而 Yu 等<sup>[23]</sup> 研究发现, 像 *AtWRKY18* 等 WRKY 转录因子能结合 *NPR1* 启动子区域的 W-box, 并且正向调节其表达, 从而激活下游因子, 增强 PR 基因表达。若将 W-box 序列突变, 使其不能与 WRKY 识别、结合, 则导致启动子不能激活下游防卫基因的表达, 从而无法表现抗性。因此, *NPR1* 是在转录水平调控植物抗性的。本研究以白粉病菌、纹枯病菌和禾谷镰刀菌的诱导都能增强 *ScNPR1* 基因的表达, 不同病原菌诱导下 *ScNPR1* 基因的表达时间有差异, 可能

与这三种病原菌侵染植物的过程和模式有关。

#### 参考文献:

- [1] Dong X. *NPR1*, all things considered[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7: 547-552.
- [2] Le Henanff G, Heitz T, Mestre P, *et al.* Characterization of vitis vinifera *NPR1* homologs involved in the regulation of pathogenesis-related gene expression [J]. *BMC Plant Biology*, 2009, 9: 49-54.
- [3] Malnoy M, Jin Q, Borejsza W E, *et al.* Overexpression of the apple *MpNPR1* gene confers increased disease resistance in *Malus x domestica* [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2007, 20(12): 1568-80.
- [4] Liu Y, Schiff M, Marathe R, *et al.* Tobacco *rar1*. EDS1 and *NPR1/NIM1* like genes are required for N-mediated resistance to tobacco mosaic virus [J]. *The Plant Journal*, 2002, 30(4): 415-29.
- [5] Cao H, Li X, Dong X. Generation of broad-spectrum disease resistance by overexpression of an essential regulatory gene in systemic acquired resistance [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1998, 95: 6531-6536.
- [6] Lin W C, Lu C F, Wu J W, *et al.* Transgenic tomato plants expressing the Arabidopsis *NPR1* gene display enhanced resistance to a spectrum of fungal and bacterial diseases [J]. *Transgenic Research*, 2004, 13: 567-581.
- [7] Chern M S, Fitzgerald H A, Yadav R C, *et al.* Evidence for a disease-resistance pathway in rice similar to the *NPR1*-mediated signaling pathway in Arabidopsis [J]. *The Plant Journal*, 2001, 27: 101-113.
- [8] Makandar R, Essig J S, Schapaugh M A, *et al.* Genetically engineered resistance to fusarium head blight in wheat by expression of arabidopsis *NPR1* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, 19: 123-129.
- [9] Cao H, Glazebrook J, Clarke J, *et al.* The Arabidopsis *npr1* gene that controls systemic acquired resistance encodes a novel protein containing ankyrin repeats [J]. *Cell*, 1997, 88: 57-

63.

[10]李惠敏,吕建珍,覃屏生,等. NPR1 基因研究进展[J]. 广西师范大学学报(自然科学版),2003,21(3):67-71.

[11]刘朝晖,张旭,李浩兵,等. 小麦纹枯病和白粉病双抗源的初步鉴定[J]. 江苏农业研究,1999,20(3):16-20.

[12]刘宗镇,汪志远,赵文俊. 小麦品种资源抗赤霉病研究[J]. 上海农业学报,1985,1(2):75-84.

[13]Cao H, Bowling S A, Gordon A S, *et al.* Characterization of an Arabidopsis mutant that is nonresponsive to inducers of systemic acquired resistance [J]. *The Plant Cell*, 1994, 6: 1583-1592.

[14] Ryals J, Weymann K, Lawton K, *et al.* The Arabidopsis NIM1 protein shows homology to the mammalian transcription factor inhibitor 1 kappa B [J]. *The Plant Cell*, 1997, 9: 425-439.

[15] Zhang Y, Goritschnig S, Dong X, *et al.* A gain-of-function mutation in a plant disease resistance gene leads to constitutive activation of downstream signal transduction pathways in suppressor of npr1-1, constitutive 1 [J]. *The Plant Cell*, 2003, 15: 2636-2646.

[16] Liu G, Holub E B, Alonso J M, *et al.* An Arabidopsis NPR1-like gene, NPR4, is required for disease resistance [J]. *The Plant Journal*, 2005, 41: 304-318.

[17] Depres D, DeLong C, Glaze S, *et al.* The Arabidopsis NPR1/NIM1 protein enhances the DNA binding activity of a subgroup of the TGA family of bZIP transcription factors [J]. *The Plant Cell*, 2000, 12: 279-290.

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

[19] Loake G, Grant M. Salicylic acid in plant defence—the players and protagonists [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10: 466-472

[20] Alvarez M E, Pennell R I, Meijer P J, *et al.* Reactive oxygen intermediates mediate a systemic signal network in the establishment of plant immunity [J]. *Cell*, 1998, 92: 773-784.

[21] Pieterse C J, Wees S M, Hoffland E, *et al.* Systemic resistance in Arabidopsis induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene expression [J]. *The Plant Cell*, 1996(8): 1225-1237.

[22] Pieterse C M J, Wees S C M, Pelt J A, *et al.* A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in Arabidopsis [J]. *The Plant Cell*, 1998, 10: 1571-1580.

[23] Yu D Q, Chen C H, Chen Z X. Evidence for an important role of WRKY DNA binding proteins in the regulation of NPR1 gene expression [J]. *The Plant Cell*, 2001, 13: 1527-1539.

[24] Yuan Y, Zhong, S, Li Q, *et al.* Functional analysis of rice NPR1-like genes reveals that OsNPR1/NH1 is the rice disease resistance with enhanced herbivore susceptibility [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2007, 5(2): 313-324.

农学/农作物类核心期刊表

排序	刊名	排序	刊名
1	作物学报	9	种子
2	中国水稻科学	10	核农学报
3	麦类作物学报	11	农业生物技术学报
4	玉米科学	12	中国棉花
5	杂交水稻	13	作物杂志
6	棉花学报	14	植物遗传资源学报
7	中国油料作物学报	15	中国烟草科学
8	大豆科学		

资料来源:《中文核心期刊要目总览》(2008年版)。