

植物WRKY转录因子的研究进展

李岢, 周春江*

河北师范大学生命科学院, 石家庄050024

摘要: WRKY转录因子是植物中的超级转录调控因子家族之一, WRKY蛋白通过特异性结合启动子区域的W-Box来调控基因的表达。它们具有多种生物学功能, 参与了植物的生长发育、生物和非生物胁迫响应和激素信号的转导等进程, WRKY蛋白既能成为激活因子, 亦可成为抑制因子。本文综述了近年来有关WRKY转录因子功能的研究进展。

关键词: WRKY; 转录因子; 胁迫响应; 衰老

Research Progress in WRKY Transcription Factors in Plants

LI Ke, ZHOU Chun-Jiang*

College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China

Abstract: WRKY transcription factors are one of the largest families of transcriptional regulators found exclusively in plants. WRKY proteins regulate genes by specifically binding to the W-Box in promoter regions. They have diverse biological functions in plant development, biotic and abiotic stress responses and hormone signal transduction. WRKYs can act as transcriptional activators or repressors. This review paper discusses the research progresses in WRKY function in recent years.

Key words: WRKY; transcription factor; stress response; senescence

植物的生长发育依赖众多功能基因的有序表达, 在遭受生物和非生物胁迫时, 胁迫耐受相关基因在转录水平上发生变化, 其表达和修饰是植物对胁迫应答的重要部分。转录因子直接或间接作用于启动子来激活或抑制下游基因的转录, 通过调控靶基因转录效率使植物对各种因素产生及时的反应(Porto等2014)。

WRKY家族是植物特有的转录因子, 在多种生物学代谢和反应进程中发挥重要作用(Rushton等2010)。WRKY家族蛋白因其N-端的60个氨基酸组成的高度保守的WRKY结构域而得名(Agarwal等2011)。目前, 大量的WRKY家族成员在各种植物中被相继发现, 例如模式植物拟南芥含有72个成员(Eulgem和Somssich 2007), 水稻中有大于100个成员(Song等2010), 大豆中则多至197个(Schmutz等2010)。由于WRKY蛋白结构高度变化, 功能也不尽相同, 在目前对WRKY蛋白的研究中, 主要针对的是其在植物生长发育过程和生物及非生物胁迫中的调控作用(Pandey和Somssich 2009; Bakshi和Oelmuller 2014; Okay等2014)。本文阐述了WRKY蛋白的结构特点及分类, 并重点综述其在胁迫响应、激素信号传递和衰老过程中的调控作用。

1 WRKY转录因子的结构特点及分类

WRKY蛋白N-端的WRKY结构域中含有一段高度保守的WRKYGQK七肽序列(其有可能被修饰为WRKYGEK或WRKYGKK), 同时其C-端普遍包含了一个锌指结构域。这两者是WRKY特异性与启动子中的W-Box序列(C/T)TGAC(T/C)结合必不可少的组件(Wang等2013)。随着VQ蛋白被报道作为WRKY蛋白的共同作用因子参与到基因表达调控中, 说明WRKY转录因子可以与不同蛋白因子互作来发挥功能(Cheng等2012; Chi等2013)。

根据蛋白所含WRKY结构域的数量和锌指结构域的特征, WRKY家族被分成了3类, 第I类含有2个WRKY结构域, 第II类含有1个WRKY结构域, 两者所包含的锌指结构均为 C_2H_2 ($C-X_{4-5}-C-X_{22-23}-H-X_1-H$)型, 第III类同第II类一样, 仅含有1个WRKY结构域, 但其锌指结构为 C_2HC ($C-X_7-C-$

收稿 2014-07-03 修定 2014-08-14

资助 国家自然科学基金(30971767)、河北省杰出青年科学基金项目(C2014205165)和河北省教育厅重点项目(ZD20131006)。

* 通讯作者(E-mail: cjzhou@hebtu.edu.cn; Tel: 0311-80787527)。

X₂₃-H-X₁-C)型(Bakshi和Oelmuller 2014)。但是, 依旧有少数的WRKY蛋白与这3类特征并不相符, 例如拟南芥中的AtWRKY10的结构与第I类特征相符, 但是它只包含了1个WRKY结构域, 这可能是N-端的WRKY结构域丢失的缘故(Rushton等2010)。

2 WRKY转录因子在生物胁迫中的作用

生物胁迫主要包括病原菌的侵染和植食性昆虫取食造成的伤害等。生物胁迫的发生会迅速激活水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和乙烯(ethylene, ET)等信号通路, 造成相关基因转录水平发生变化。WRKY转录因子在植物的先天防御反应中扮演着重要角色(Eulgem和Somssich 2007), 如部分WRKY蛋白成为丝裂原激活蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)的底物而发挥作用(Popescu等2009)。

在拟南芥中, 过表达AtWRKY38和AtWRKY62后, 植株所受侵染伤害提高(Mao等2007; Kim等2008)。AtWRKY33受病原菌的诱导表达, 使植株抵御黑斑病菌和灰霉菌侵染的能力提升, 同时其与含VQ结构域的SIB1和SIB2共同作用, 激活植株的抗病反应(Zheng等2006; Lai等2011; Birkenbihl等2012)。AtWARK22和AtWARK29是MAPK介导植物抵抗病原菌侵染信号转导途径的下游重要组成部分(Asai等2002)。atwrky18突变体表现出少许的灰霉菌抗性, atwrky40突变体和atwrky60突变体则没有明显的表型, 但是atwrky18/40和atwrky18/60双突变体适当减少了细菌的生长, 而其三突变体的抗菌作用更加显著(Xu等2006; Rushton等2012)。AtFLD (FLOWERING LOCUS D)被报道参与了免疫反应引起的AtWRKY38、AtWRKY65和AtWRKY53基因的表达, 同时影响了AtWRKY29和AtWRKY6启动子的组蛋白修饰(Singh等2014)。

HvWRKY1和HvWRKY2被报道与大麦的MLA (mildew-resistance locus A)共同作用参与到ETI (effector-triggered immunity)过程中来提升其对白粉病的抵抗力(Wei等2002; Shen等2007)。在水稻中, OsWRKY45-1和OsWRKY45-2作为一对等位基因在水稻与细菌的相互作用中扮演者相反的角色, 过表达这两个基因均能够调控水稻对稻瘟病菌的抗性, 但在对白叶枯病病菌的反应中OsWRKY45-1

是负调控因子, 而OsWRKY45-2是正调控因子(Tao等2009; Shimono等2012)。NaWRKY3和NaWRKY6共同响应植食性动物对烟草的伤害, 将二者之一或全部沉默将导致烟草更易受到植食性动物的伤害, 同时也减少了烟草天蛾引出的JA的含量(Skibbe等2008)。辣椒中的CaWRKY27通过参与SA、JA和ET信号通路来调控转基因烟草对茄科雷尔氏菌的敏感性, 过表达该基因能够明显增强烟草的抵抗力(Dang等2014)。2个棉花WRKY基因 GhWRKY39-1和GhWRKY40在烟草中过量表达后, 均能够影响植株对茄科雷尔氏菌的敏感性, GhWRKY40还能提高植株对伤害的耐受性(Shi等2014; Wang等2014)。

3 WRKY转录因子在非生物胁迫中的作用

非生物胁迫包括干旱胁迫、高盐胁迫、冷热胁迫和氧化胁迫等, 主要是因为不良环境所引起的植物生长逆境。相较于生物胁迫防御机制的深入研究, WRKY转录因子在非生物胁迫方面的研究逐渐取得进展, WRKY基因在诸多非生物胁迫中被显著和快速地诱导表达(Bakshi和Oelmuller 2014)。

3.1 干旱和高盐胁迫

干旱和高盐胁迫不但影响细胞的离子和渗透平衡, 还会严重削弱植物的光合作用和细胞能量供给, 引起代谢平衡紊乱, 多个WRKY蛋白被报道参与了植物对干旱和高盐胁迫的响应(Golldack等2011; Tripathi等2014)。拟南芥中有近2 000个干旱响应基因, 其中就有包含编码WRKY的基因, 这些干旱响应基因中约2/3受到脱落酸(abscisic acid, ABA)的诱导(Huang等2008)。

LtWRKY21在干旱胁迫下表现出极高的表达量, 同时又是ABA信号通路的一个激活因子(Zou等2004)。AtWRKY57通过提高拟南芥ABA水平来增强其对干旱的耐受性(Jiang等2012)。在拟南芥中过表达野生大豆GsWRKY20提高了转基因植株的干旱耐受性, 在气孔闭合上表现得对ABA更加敏感, 降低了失水率和气孔密度(Luo等2013)。共表达AtWRKY28和AtbHLLH17能够显著提升多种非生物胁迫的耐受性, 包括干旱、高盐和氧化胁迫(Babitha等2013)。最近关于小麦中与干旱胁迫相关的WRKY基因被报道, 包括TaWRKY16、Ta-

WRKY17、*TaWRKY19-C*、*TaWRKY24*、*TaWRKY59*、*TaWRKY61*和*TaWRKY82* (Okay等2014)。过表达*AtWRKY25*和*AtWRKY33*能够通过影响SOS (salt overly sensitive)通路来提高拟南芥对高盐环境的耐受性(Jiang和Deyholos 2009)。相似地, 过表达*OsWRKY45*在使水稻的耐盐、耐旱性得到提高的同时还增强了植株的免疫力(Tao等2011)。对*AtWRKY15*的研究显示, 其介导的盐胁迫响应可能参与到一个多器官协调的信号通路中(Vanderauwera等2012)。而过表达棉花*GhWRKY39-I*能够提高转基因烟草对盐的耐受性(Shi等2014)。

3.2 冷热胁迫

当环境温度超出植物的耐受限度时将会给植物带来严重的伤害。在拟南芥939个冷相关基因中, 有8个是WRKY基因, 6个冷诱导的WRKY基因的表达在*ice1*中显著提高, 表明WRKY基因是主要的早期冷调控基因(Lee等2005)。*GsWRKY20*除了能够提高干旱耐受性, 同时也是一个冷诱导基因(Luo等2013)。对于低温敏感性植物, 成熟的花粉对于冷胁迫异常敏感。*AtWRKY34*在低温处理下表达量提升, 同时GUS (β -glucuronidase)分析显示其在花粉中特异性表达(Zou等2010)。研究显示, *AtWRKY34*是拟南芥成熟花粉冷敏感性的负调因子, *atwrky34*突变体在冷处理下其花粉的存活率明显高于野生型。*AtWRKY39*是一个典型的热诱导转录因子, 属于第II类WRKY蛋白, 响应多种胁迫反应。*atwrky39*突变体对热处理更加敏感, 在萌发率和成活率降低的同时, 提高了离子渗透率。相对于野生型而言, 过表达*AtWRKY39*带来了耐热性的提升(Li等2010)。

3.3 氧化胁迫

植物通过对活性氧的应答来维持正常的代谢活动, 部分WRKY基因为了响应活性氧(reactive oxygen species, ROS)引起的非生物胁迫而上调表达, 从而赋予了植株对胁迫的耐受性。在对拟南芥的活性氧胁迫中, *AtWRKY6*、*15*、*18*、*22*、*25*、*26*、*30*、*33*、*39*、*40*、*45*、*46*、*53*、*55*和*75*均表达上调, *AtWRKY60*的表达量有所下调(Kangasjärvi等2005)。与氧化胁迫有关的WRKY基因并不仅针对活性氧做出反应, 它们存在于多种生物学进程中, 参与了众多的胁迫响应, 例如At-

WRKY25 (Davletova等2005)、*AtWRKY28* (Babitha等2013)和*AtWRKY15* (Vanderauwera等2012)。

3.4 营养胁迫

营养的缺乏不利于植物的正常生长, 尤其是磷和碳源的缺乏。*AtWRKY75*是磷胁迫响应过程中一个重要的成员, 降低*AtWRKY75*的表达量使植株对于磷的缺乏更为敏感, 同时它还是部分磷缺乏诱导基因的正调控因子(Devaiah等2007)。*AtWRKY6*通过调节*PHO1*的表达来响应低磷胁迫(Chen等2009)。*AtWRKY45*和*AtWRKY65*响应碳源的缺乏(Contento等2004), 3个水稻WRKY基因因蔗糖的缺乏而上调(Wang等2007), 在拟南芥中过表达*OsWRKY72*增强了植株对糖缺乏的敏感性(Song等2010)。

4 WRKY转录因子在植物激素信号通路中的作用

众多的WRKY基因参与到植物不同的激素信号通路中, 调节通路的相关基因来响应植物激素的信号。WRKY转录因子主要参与到ABA、SA和JA的通路中(Schluttenhofer等2014)。

部分WRKY作为正向调节因子参与到ABA介导的耐旱反应中, 而部分WRKY成为种子萌发的负调节因子。*AtWRKY2*在有ABA参与的萌发抑制及发芽后的生长过程中起到负调控的作用(Jiang和Yu 2009)。对*atwrky63*突变体的研究表明, *AtWRKY63*对于植株应答ABA和响应干旱胁迫有着重要的作用(Ren等2010)。WRKY因子的目标多与ABA信号通路相关, 例如ABF2、ABF4、ABI4、ABI5、DREB1 α 、RD29A等(Rushton等2012)。*AtWRKY18*、*40*和*60*相互作用, 共同参与到ABA信号通路的调节中(Chen等2010)。

*AtWRK39*在SA或茉莉酸甲酯(methyl jasmonic acid, MeJA)的处理下诱导表达, 参与调节SA和JA信号通路的协同作用来间接响应高温胁迫(Li等2010)。SA诱导的疾病防御基因*AtPRI*在*atwrky38*和*atwrky62*中的表达得到增强, 而双突变体中的表达量更高。过表达*AtWRKY38*或*AtWRKY62*降低了植株对疾病的抵抗力, 同时*AtPRI*的表达被抑制(Kim等2008)。*AtWRKY70*对于SA和JA信号通路是重要的, 但并不是必需的, 还存在与*AtWRKY70*作用相同的调节因子(Ren等2008)。*AtWRKY50*和

AtWRKY51既可以正向调控SA信号通路,也可以对JA通路进行负调控(Gao等2011)。OsWRKY45在SA引起的防御反应中起重要作用,敲除*Os-WRKY45*显著影响SA介导的对真菌的抵抗力,过表达则可以提供更强的防御反应(Matsushita等2013; Nakayama等2013)。

5 WRKY转录因子在衰老过程中的作用

叶片衰老是一个完整的发育和高度调控的阶段,主要包括叶绿素、蛋白质等大分子物质的降解及营养物质的转运,释放的营养物质被转运到活跃生长的幼叶和生殖器官,最终贮存于果实和种子中(Lim等2007; Zhou等2009; Zhang和Zhou 2013)。WRKY转录因子在叶片衰老过程中扮演着重要的角色,积极地参与到调控过程中。目前,关于WRKY转录因子在叶片衰老过程中的作用,研究较为深入的依旧是模式植物拟南芥。Guo等(2004)通过对拟南芥转录组的分析,发现WRKY转录因子是调控衰老相关基因表达的第二大转录因子家族。

*AtWRKY22*的转录被光抑制并受到黑暗诱导,在H₂O₂的处理下大量上调表达。在黑暗诱导下,过表达*AtWRKY22*导致叶片明显早衰,*atwrky22*则是延缓衰老的表型(Zhou等2011)。*AtWRKY22*不但能够影响它自己的下游基因,还能够影响*At-WRKY6*、*53*和*70*,暗示了可能存在反馈调节通路(Miao等2013)。

*AtWRKY53*在衰老中的作用被深入研究,其被大量的未知机制紧密调节,不但存在于衰老信号通路中,同时也参与到多种胁迫之中。通过被调控基因启动子中W-Box元件的上下游序列的参与,*AtWRKY53*既可以作为转录激活因子行使功能,又可以作为转录抑制因子参与调控进程,还可以通过负反馈调节来影响自身的表达。过表达该基因能够加速叶片的衰老进程,敲除该基因则延缓衰老(Miao等2004)。*AtWRKY53*的表达被H₂O₂和JA诱导,受到SA的抑制(Miao和Zentgraf 2007)。*AtWRKY53*可以与拟南芥E3泛素连接蛋白UPL5相互作用,通过自身的修饰和降解来调控衰老进程(Miao和Zentgraf 2010)。单链DNA结合蛋白WHIRLY1 (WHY1)在拟南芥叶片衰老期间,以发育依赖性的形式,作为*AtWRKY53*上游的一个抑

制因子发挥作用。*atwhy1*突变体显示早衰表型,其中*AtWRKY53*和*SAG12*的表达水平提高(Miao等2013)。

*AtWRKY6*在叶片衰老过程和病菌防御反应中上调表达,通过影响SIRK (senescence induced receptor kinase)对衰老进程产生影响(Robatzek和Somssich 2001, 2002)。研究表明,*AtWRKY54*与*AtWRKY70*共同作用来负调控叶片的衰老进程,它们可能与*AtWRKY53*参与同一个调控网络(Besseau等2012)。*AtWRKY75*是通过基因芯片筛选到的叶片衰老正向调节基因,其RNAi植株和*atwrky75*突变体植株均能够显著延缓拟南芥莲座叶的衰老进程(Li等2012)。*AtWRKY57*作为JA和生长素调节通路的节点,参与到拟南芥的叶片衰老中,能够抑制JA诱导的叶片衰老进程(Jiang等2014)。

6 结论与展望

WRKY蛋白属于植物特有的转录因子家族,自第一个WRKY蛋白被发现以来(Ishiguro和Nakamura 1994),通过遗传学和分子生物学的方法,WRKY家族的研究获得了丰富的成果。WRKY除了参与植物的生长发育和新陈代谢过程,更重要的是,它还参与植物对于生物胁迫和非生物胁迫的响应。最近的报道指出,水稻*dlf1* (*oswrky11*)突变体具有株高变矮和晚花的特征,在野生型中敲除*Dlf1*能够出现长日照下早花的表型(Cai等2014)。WRKY可以与MAPK类蛋白激酶作用,通过自身的磷酸化来激活调控下游基因的功能,如*AtWRKY34*可以被MPK3/MPK6磷酸化来参与到花粉及花粉管的发育过程中(Guan等2014)。

近年来,对于WRKY蛋白参与植物响应生物胁迫和非生物胁迫过程的研究逐渐成为主流。生物胁迫方面主要是针对病原菌抵抗力方向的研究,WRKY转录因子多通过参与SA、JA和ET信号通路来调控植株的抗病性,大部分的WRKY转录因子过表达后能够增强植物对病菌的抵抗力。迄今为止的报道中,WRKY与植物多种非生物胁迫反应有关,如干旱、冻害、高温、高盐、高活性氧和营养匮乏等。植物对于部分胁迫的反应需要通过激素通路的调节来实现,WRKY主要与ABA、JA和SA信号通路有关,这些通路与植物耐旱、抗病和衰老密切相关。WRKY家族参与的复杂信号

网络需要更进一步的研究。通过对WRKY家族的研究, 采用转基因技术对作物进行改良, 将有助于作物在不良环境中的生长, 提高其抗逆性。

在一定的生长环境中, 作物的早衰会严重影响产量, 尤其是叶片早衰会明显降低光合作用所积累的生物量。WRKY转录因子在植物叶片衰老方面的研究成果相对较少, 现有成果仅局限于模式植物拟南芥, 在作物领域的研究基本处于空白的状态, 而且对于WRKY在叶片衰老中的调控机制尚不完全清楚。因此, 研究WRKY在作物自然衰老和逆境衰老过程中发挥的作用以及在衰老相关激素信号通路中的功能, 具有广阔的空间。

随着系统生物学的发展, 对于基因的研究步入了新的水平, 不再是仅仅对基因的某一功能进行研究, 而是着眼于定位基因在植物某一进程中的各个系统性网络中所处的位置, 最终确定基因的系统性功能。WRKY家族广泛参与到植物的生物学进程中, 因此对于其功能的系统性研究是非常必要的。

参考文献

- Agarwal P, Reddy MP, Chikara J (2011). WRKY: its structure, evolutionary relationship, DNA-binding selectivity, role in stress tolerance and development of plants. *Mol Biol Rep*, 38 (6): 3883~3896
- Asai T, Tena G, Plotnikova J, Willmann MR, Chiu WL, Gomez-Gomez L, Boller T, Ausubel FM, Sheen J (2002). MAP kinase signalling cascade in *Arabidopsis* innate immunity. *Nature*, 415 (6875): 977~983
- Babitha KC, Ramu SV, Pruthvi V, Mahesh P, Nataraja KN, Udayakumar M (2013). Co-expression of *AtbHLH17* and *AtWRKY28* confers resistance to abiotic stress in *Arabidopsis*. *Transgenic Res*, 22 (2): 327~341
- Bakshi M, Oelmuller R (2014). WRKY transcription factors: jack of many trades in plants. *Plant Signal Behav*, 9 (1): e27700
- Besseau S, Li J, Palva ET (2012). WRKY54 and WRKY70 co-operate as negative regulators of leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 63 (7): 2667~2679
- Birkenbihl RP, Diezel C, Somssich IE (2012). *Arabidopsis* WRKY33 is a key transcriptional regulator of hormonal and metabolic responses toward *Botrytis cinerea* infection. *Plant Physiol*, 159 (1): 266~285
- Cai Y, Chen X, Xie K, Xing Q, Wu Y, Li J, Du C, Sun Z, Guo Z (2014). DIF1, a WRKY transcription factor, is involved in the control of flowering time and plant height in rice. *PLoS One*, 9 (7): e102529
- Chen H, Lai Z, Shi J, Xiao Y, Chen Z, Xu X (2010). Roles of *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40 and WRKY60 transcription factors in plant responses to abscisic acid and abiotic stress. *BMC Plant Biol*, 10: 281
- Chen YF, Li LQ, Xu Q, Kong YH, Wang H, Wu WH (2009). The WRKY6 transcription factor modulates *PHOSPHATE1* expression in response to low Pi stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21 (11): 3554~3566
- Cheng Y, Zhou Y, Yang Y, Chi YJ, Zhou J, Chen JY, Wang F, Fan B, Shi K, Zhou YH et al (2012). Structural and functional analysis of VQ motif-containing proteins in *Arabidopsis* as interacting proteins of WRKY transcription factors. *Plant Physiol*, 159 (2): 810~825
- Chi Y, Yang Y, Zhou Y, Zhou J, Fan B, Yu JQ, Chen Z (2013). Protein-protein interactions in the regulation of WRKY transcription factors. *Mol Plant*, 6 (2): 287~300
- Contento AL, Kim SJ, Bassham DC (2004). Transcriptome profiling of the response of *Arabidopsis* suspension culture cells to Suc starvation. *Plant Physiol*, 135 (4): 2330~2347
- Dang F, Wang Y, She J, Lei Y, Liu Z, Eulgem T, Lai Y, Lin J, Yu L, Lei D et al (2014). Overexpression of *CaWRKY27*, a subgroup IIe WRKY transcription factor of *Capsicum annuum*, positively regulates tobacco resistance to *Ralstonia solanacearum* infection. *Physiol Plant*, 150 (3): 397~411
- Davletova S, Schlauch K, Coutu J, Mittler R (2005). The zinc-finger protein Zat12 plays a central role in reactive oxygen and abiotic stress signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 139 (2): 847~856
- Devaiah BN, Karthikeyan AS, Raghothama KG (2007). WRKY75 transcription factor is a modulator of phosphate acquisition and root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143 (4): 1789~1801
- Eulgem T, Somssich IE (2007). Networks of WRKY transcription factors in defense signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 10 (4): 366~371
- Gao QM, Venugopal S, Navarre D, Kachroo A (2011). Low oleic acid-derived repression of jasmonic acid-inducible defense responses requires the WRKY50 and WRKY51 proteins. *Plant Physiol*, 155 (1): 464~476
- Golldack D, Luking I, Yang O (2011). Plant tolerance to drought and salinity: stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network. *Plant Cell Rep*, 30 (8): 1383~1391
- Guan Y, Meng X, Khanna R, LaMontagne E, Liu Y, Zhang S (2014). Phosphorylation of a WRKY transcription factor by MAPKs is required for pollen development and function in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 10 (5): e1004384
- Guo Y, Cai Z, Gan S (2004). Transcriptome of *Arabidopsis* leaf senescence. *Plant Cell Environ*, 27 (5): 521~549
- Huang D, Wu W, Abrams SR, Cutler AJ (2008). The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors. *J Exp Bot*, 59 (11): 2991~3007
- Ishiguro S, Nakamura K (1994). 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 β -amylase from sweet potato. *Mol Gen Genet*, 244 (6): 563~571
- Jiang W, Yu D (2009). *Arabidopsis* WRKY2 transcription factor medi-

- ates seed germination and postgermination arrest of development by abscisic acid. *BMC Plant Biol*, 9: 96
- Jiang Y, Deyholos MK (2009). Functional characterization of *Arabidopsis* NaCl-inducible WRKY25 and WRKY33 transcription factors in abiotic stresses. *Plant Mol Biol*, 69 (1~2): 91~105
- Jiang Y, Liang G, Yang S, Yu D (2014). *Arabidopsis* WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid- and auxin-mediated signaling in jasmonic acid-induced leaf senescence. *Plant Cell*, 26 (1): 230~245
- Jiang Y, Liang G, Yu D (2012). Activated expression of WRKY57 confers drought tolerance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 5 (6): 1375~1388
- Kangasjärvi J, Jaspers P, Kollist H (2005). Signalling and cell death in ozone-exposed plants. *Plant Cell Environ*, 28 (8): 1021~1036
- Kim KC, Lai Z, Fan B, Chen Z (2008). *Arabidopsis* WRKY38 and WRKY62 transcription factors interact with histone deacetylase 19 in basal defense. *Plant Cell*, 20 (9): 2357~2371
- Lai Z, Li Y, Wang F, Cheng Y, Fan B, Yu JQ, Chen Z (2011). *Arabidopsis* sigma factor binding proteins are activators of the WRKY33 transcription factor in plant defense. *Plant Cell*, 23 (10): 3824~3841
- Lee BH, Henderson DA, Zhu JK (2005). The *Arabidopsis* cold-responsive transcriptome and its regulation by ICE1. *Plant Cell*, 17 (11): 3155~3175
- Li S, Zhou X, Chen L, Huang W, Yu D (2010). Functional characterization of *Arabidopsis thaliana* WRKY39 in heat stress. *Mol Cells*, 29 (5): 475~483
- Li Z, Peng J, Wen X, Guo H (2012). Gene network analysis and functional studies of senescence-associated genes reveal novel regulators of *Arabidopsis* leaf senescence. *J Integr Plant Biol*, 54 (8): 526~539
- Lim PO, Kim HJ, Nam HG (2007). Leaf senescence. *Annu Rev Plant Biol*, 58: 115~136
- Luo X, Bai X, Sun X, Zhu D, Liu B, Ji W, Cai H, Cao L, Wu J, Hu M et al (2013). Expression of wild soybean WRKY20 in *Arabidopsis* enhances drought tolerance and regulates ABA signalling. *J Exp Bot*, 64 (8): 2155~2169
- Mao P, Duan M, Wei C, Li Y (2007). WRKY62 transcription factor acts downstream of cytosolic NPR1 and negatively regulates jasmonate-responsive gene expression. *Plant Cell Physiol*, 48 (6): 833~842
- Matsushita A, Inoue H, Goto S, Nakayama A, Sugano S, Hayashi N, Takatsuji H (2013). The nuclear ubiquitin proteasome degradation affects WRKY45 function in the rice defense program. *Plant J*, 73 (2): 302~313
- Miao Y, Jiang J, Ren Y, Zhao Z (2013). The single-stranded DNA-binding protein WHIRLY1 represses WRKY53 expression and delays leaf senescence in a developmental stage-dependent manner in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163 (2): 746~756
- Miao Y, Laun T, Zimmermann P, Zentgraf U (2004). Targets of the WRKY53 transcription factor and its role during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 55 (6): 853~867
- Miao Y, Zentgraf U (2007). The antagonist function of *Arabidopsis* WRKY53 and ESR/ESP in leaf senescence is modulated by the jasmonic and salicylic acid equilibrium. *Plant Cell*, 19 (3): 819~830
- Miao Y, Zentgraf U (2010). A HECT E3 ubiquitin ligase negatively regulates *Arabidopsis* leaf senescence through degradation of the transcription factor WRKY53. *Plant J*, 63 (2): 179~188
- Nakayama A, Fukushima S, Goto S, Matsushita A, Shimono M, Sugano S, Jiang CJ, Akagi A, Yamazaki M, Inoue H et al (2013). Genome-wide identification of WRKY45-regulated genes that mediate benzothiadiazole-induced defense responses in rice. *BMC Plant Biol*, 13: 150
- Okay S, Derelli E, Unver T (2014). Transcriptome-wide identification of bread wheat WRKY transcription factors in response to drought stress. *Mol Genet Genomics*, doi: 10.1007/s00438-014-0849-x
- Pandey SP, Somssich IE (2009). The role of WRKY transcription factors in plant immunity. *Plant Physiol*, 150 (4): 1648~1655
- Popescu SC, Popescu GV, Bachan S, Zhang Z, Gerstein M, Snyder M, Dinesh-Kumar SP (2009). MAPK target networks in *Arabidopsis thaliana* revealed using functional protein microarrays. *Genes Dev*, 23 (1): 80~92
- Porto MS, Pinheiro MPN, Batista VGL, dos Santos RC, de Albuquerque Melo Filho P, de Lima LM (2014). Plant promoters: an approach of structure and function. *Mol Biotechnol*, 56 (1): 38~49
- Ren CM, Zhu Q, Gao BD, Ke SY, Yu WC, Xie DX, Peng W (2008). Transcription factor WRKY70 displays important but no indispensable roles in jasmonate and salicylic acid signaling. *J Integr Plant Biol*, 50 (5): 630~637
- Ren X, Chen Z, Liu Y, Zhang H, Zhang M, Liu Q, Hong X, Zhu JK, Gong Z (2010). ABO3, a WRKY transcription factor, mediates plant responses to abscisic acid and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J*, 63 (3): 417~429
- Robotzke S, Somssich IE (2001). A new member of the *Arabidopsis* WRKY transcription factor family, AtWRKY6, is associated with both senescence- and defence-related processes. *Plant J*, 28 (2): 123~133
- Robotzke S, Somssich IE (2002). Targets of AtWRKY6 regulation during plant senescence and pathogen defense. *Genes Dev*, 16 (9): 1139~1149
- Rushton DL, Tripathi P, Rabara RC, Lin J, Ringler P, Boken AK, Langum TJ, Smidt L, Boomsma DD, Emme NJ et al (2012). WRKY transcription factors: key components in abscisic acid signalling. *Plant Biotechnol J*, 10 (1): 2~11
- Rushton PJ, Somssich IE, Ringler P, Shen QJ (2010). WRKY transcription factors. *Trends Plant Sci*, 15 (5): 247~258
- Schluttenhofer C, Pattanaik S, Patra B, Yuan L (2014). Analyses of *Catharanthus roseus* and *Arabidopsis thaliana* WRKY transcription factors reveal involvement in jasmonate signaling. *BMC Genomics*, 15 (1): 502
- Schmutz J, Cannon SB, Schlueter J, Ma J, Mitros T, Nelson W, Hyten DL, Song Q, Thelen JJ, Cheng J et al (2010). Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*, 463 (7278): 178~183
- Shen Q-H, Saijo Y, Mauch S, Biskup C, Bieri S, Keller B, Seki H, Ulker B, Somssich IE, Schulze-Lefert P (2007). Nuclear activity

- of MLA immune receptors links isolate-specific and basal disease-resistance responses. *Science*, 315 (5815): 1098~1103
- Shi W, Hao L, Li J, Liu D, Guo X, Li H (2014). The *Gossypium hirsutum* WRKY gene *GhWRKY39-1* promotes pathogen infection defense responses and mediates salt stress tolerance in transgenic *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell Rep*, 33 (3): 483~498
- Shimono M, Koga H, Akagi A, Hayashi N, Goto S, Sawada M, Kurihara T, Matsushita A, Sugano S, Jiang CJ et al (2012). Rice WRKY45 plays important roles in fungal and bacterial disease resistance. *Mol Plant Pathol*, 13 (1): 83~94
- Singh V, Roy S, Singh D, Nandi AK (2014). *Arabidopsis* FLOWER-ING LOCUS D influences systemic-acquired-resistance-induced expression and histone modifications of WRKY genes. *J Biosci*, 39 (1): 119~126
- Skibbe M, Qu N, Galis I, Baldwin IT (2008). Induced plant defenses in the natural environment: *Nicotiana attenuata* WRKY3 and WRKY6 coordinate responses to herbivory. *Plant Cell*, 20 (7): 1984~2000
- Song Y, Ai C-R, Jing S-J, Yu D-Q (2010). Research progress on functional analysis of rice WRKY genes. *Rice Sci*, 17 (1): 60~72
- Tao Z, Kou Y, Liu H, Li X, Xiao J, Wang S (2011). *OsWRKY45* alleles play different roles in abscisic acid signalling and salt stress tolerance but similar roles in drought and cold tolerance in rice. *J Exp Bot*, 62 (14): 4863~4874
- Tao Z, Liu H, Qiu D, Zhou Y, Li X, Xu C, Wang S (2009). A pair of allelic WRKY genes play opposite roles in rice-bacteria interactions. *Plant Physiol*, 151 (2): 936~948
- Tripathi P, Rabara RC, Rushton PJ (2014). A systems biology perspective on the role of WRKY transcription factors in drought responses in plants. *Planta*, 239 (2): 255~266
- Vanderauwera S, Vandenbroucke K, Inze A, van de Cotte B, Muhlenbock P, De Rycke R, Naouar N, Van Gaever T, Van Montagu MC, Van Breusegem F (2012). AtWRKY15 perturbation abolishes the mitochondrial stress response that steers osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (49): 20113~20118
- Wang C, Deng P, Chen L, Wang X, Ma H, Hu W, Yao N, Feng Y, Chai R, Yang G et al (2013). A wheat WRKY transcription factor TaWRKY10 confers tolerance to multiple abiotic stresses in transgenic tobacco. *PLoS One*, 8 (6): e65120
- Wang HJ, Wan AR, Hsu CM, Lee KW, Yu SM, Jauh GY (2007). Transcriptomic adaptations in rice suspension cells under sucrose starvation. *Plant Mol Biol*, 63 (4): 441~463
- Wang X, Yan Y, Li Y, Chu X, Wu C, Guo X (2014). *GhWRKY40*, a multiple stress-responsive cotton WRKY gene, plays an important role in the wounding response and enhances susceptibility to *Ralstonia solanacearum* infection in transgenic *Nicotiana benthamiana*. *PLoS One*, 9 (4): e93577
- Wei F, Wing RA, Wise RP (2002). Genome dynamics and evolution of the *Mla* (powdery mildew) resistance locus in barley. *Plant Cell*, 14 (8): 1903~1917
- Xu X, Chen C, Fan B, Chen Z (2006). Physical and functional interactions between pathogen-induced *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40, and WRKY60 transcription factors. *Plant Cell*, 18 (5): 1310~1326
- Zhang H, Zhou C (2013). Signal transduction in leaf senescence. *Plant Mol Biol*, 82 (6): 539~545
- Zheng Z, Qamar SA, Chen Z, Mengiste T (2006). *Arabidopsis* WRKY33 transcription factor is required for resistance to necrotrophic fungal pathogens. *Plant J*, 48 (4): 592~605
- Zhou C, Cai Z, Guo Y, Gan S (2009). An *Arabidopsis* mitogen-activated protein kinase cascade, MKK9-MPK6, plays a role in leaf senescence. *Plant Physiol*, 150 (1): 167~177
- Zhou X, Jiang Y, Yu D (2011). WRKY22 transcription factor mediates dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Mol Cells*, 31 (4): 303~313
- Zou C, Jiang W, Yu D (2010). Male gametophyte-specific WRKY34 transcription factor mediates cold sensitivity of mature pollen in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 61 (14): 3901~3914
- Zou X, Seemann JR, Neuman D, Shen QJ (2004). A WRKY gene from creosote bush encodes an activator of the abscisic acid signaling pathway. *J Biol Chem*, 279 (53): 55770~55779