

# 植物 WRKY 转录因子家族基因抗病 相关功能的研究进展

王磊<sup>1</sup>, 高晓清<sup>1</sup>, 朱苓华<sup>1</sup>, 周永力<sup>1</sup>, 黎志康<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>中国农业科学院作物科学研究所 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081; <sup>2</sup>国际水稻研究所, 菲律宾马尼拉)

**摘要:** 植物基因组中, 数目众多的转录因子参与植物的生长发育、物质代谢、响应生物和/或非生物胁迫等多种生物进程。WRKY 基因家族是植物重要的转录因子家族, 在抗病信号转导途径中起重要调控作用, 因而成为分子植物病理研究领域中的热点。本文综述了 WRKY 转录因子基因在植物抗病反应中的作用和调节机制的最新研究进展, 以期为进一步深入研究 WRKY 基因家族在植物抗病反应中的作用, 阐明植物抗病信号转导途径提供帮助。

**关键词:** WRKY; 转录因子; 防卫反应; 信号途径

## Advances in Research on Function of WRKY Transcription Factor Genes in Plant Resistance

WANG Lei<sup>1</sup>, GAO Xiao-qing<sup>1</sup>, ZHU Ling-hua<sup>1</sup>, ZHOU Yong-li<sup>1</sup>, LI Zhikang<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences Chinese Academy of Agricultural Sciences Beijing 100081; <sup>2</sup> International Rice Research Institute, Metro Manila, Philippines)

**Abstract** Numerous transcription factors play important roles in the regulation of plant development, substance metabolism, and diverse biotic and abiotic stresses. Among them, WRKY family plays a vital role in signaling transduction of disease resistance. In this study, we have surveyed the genes in WRKY transcription factor family induced by plant disease pathogens and their regulation mechanisms involved in the resistance responses. These results will supply some suggestions for the further research about the molecular regulation of WRKY transcription factors in the plants resistance.

**Key words** WRKY; Transcription factor; Defense reaction; Signaling pathway

在植物的生长发育、应答外界环境生物、非生物刺激等各种生理生化反应过程中, 存在复杂的调控网络。在参与调控网络的各种组分中, 转录因子具有十分重要的作用。转录因子 (transcription factor, TF) 又称为反式作用因子, 是一类能与真核基因启动子区域中的顺式作用元件 (*cis*-acting element) 发生特异性互作、对转录具有激活或抑制作用的 DNA 结合蛋白<sup>[1]</sup>。自 1987 年第一个转录因子基因克隆以来, 在高等植物中已发现数百种编码转录因子的基因。根据已经完成的拟南芥基因组测序结果, 预计有 3018 个编码转录因子或与转录相关的基因, 约

占估计基因总数的 16.9%。拟南芥中转录因子数量之大、种类之多, 表明了高等植物转录调控的复杂性, 同时也表明转录因子研究的重要性。有关高等植物转录因子编码基因的结构和功能及其在植物改良中的应用研究, 已成为植物基因表达调控领域的热门课题<sup>[2]</sup>。

植物防卫反应可分为互作的两部分, 一是病原相关分子模式 (pathogen-associated molecular pattern, PAMP) 激发的抗性 (PAMP-triggered immunity, PTI), 通过识别病原物特异分子而产生并激活下游促细胞分裂素蛋白 (mitogen-activated protein, MAP)

收稿日期: 2010-05-13      修回日期: 2010-09-28

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30571200)

作者简介: 王磊, 在读硕士, 主要从事水稻抗病基因的遗传转化。E-mail: wlsansh84428@126.com

通讯作者: 周永力, 研究员, 博士生导师, 研究方向为水稻抗病分子遗传与分子育种。E-mail: zhouy@caas.net.cn

激酶级联反应和防卫基因。二是效应物激发的抗性 (effector-triggered immunity, ETI), 由植物抗病蛋白识别特异病原物效应物产生。该两种抗性激活与系统获得抗性 (systemic acquired resistance, SAR) 类似, 主要有依赖于水杨酸 (SA)、茉莉酸 (JA) 调控的信号转导途径<sup>[3]</sup>。大量的转录因子, 包括 WRKY 基因家族, 参与调控植物的防卫反应和信号转导途径。

WRKY 转录因子家族成员众多, 在不同的植物中克隆到大量的 WRKY 成员。在拟南芥中, 通过序列相似性鉴定了 70 个 WRKY 基因; 水稻基因组中, 通过生物信息学预测有 100 多个 WRKY 成员。尽管鉴定或预测了许多 WRKY 家族基因, 但只有一小部分基因得到了功能验证。WRKY 蛋白在正常和多种胁迫条件下作为转录因子参与多种生物进程, 发挥十分重要的作用<sup>[4]</sup>。本文将主要介绍 WRKY 基因家族调控植物防卫反应的研究进展, 为进一步研究 WRKY 调控植物抗病反应的分子机理提供参考。

## 1 WRKY 转录因子的结构特点

转录因子在结构上具有共同特点: 一般包括 DNA 结合区 (DNA-binding domain)、转录调控区 (transcription regulation domain) (包括激活区和抑制区)、寡聚化位点 (oligomerization site) 及核定位信号 (nuclear localization signal NLS) 等 4 个功能区<sup>[1]</sup>。

WRKY 转录因子因含有保守的 WRKY 结构域而得名。WRKY 域的主要功能是结合目的基因 DNA, 这是 WRKY 蛋白生物学活性必需的。WRKY 结构域由约 60 个氨基酸组成, 其靠近氨基 (N) 末端有 7 个保守的氨基酸残基 WRKYGQK 和锌指结构, 属于锌指型 (Zinc-finger type) 转录调控因子。WRKYGQK 是 WRKY 结构域的核心序列, 该序列发生变化可能导致该结构域减弱甚至失去 DNA 结合活性<sup>[5]</sup>。

WRKY 转录调控因子蛋白能与目标基因启动子的 W 盒 (T)TGACC(A/T)和 SURE (sugar-responsive cis-element) 结合, 调控目标基因的转录。多项研究表明, 经分离纯化的 WRKY 蛋白以及经病原体或防卫反应信号分子诱导的植物细胞核提取物都能与 W 盒结合。当 W 盒的核心序列 TGAC 中的任一核苷酸被替换, WRKY 蛋白与之结合的能力会减弱或消失。因此, W 盒可用于识别和筛选 WRKY 目标

基因<sup>[6]</sup>。大多数目标基因启动子中都含有若干 W 盒, 它们之间位置相近, 或同向或呈回文结构排列。这种排列方式并不是简单的叠加, 而具有协同效应。高度保守的 WRKY 结构域与 W 盒间的特异性结合并没有成为 WRKY 家族成员参与众多生理生化反应的限制条件, 因为 W 盒在数量、排列方式、侧翼序列上的不同可以结合不同的 WRKY 转录因子, 从而调控不同的目标基因, 参与多种信号传导及调控途径<sup>[7]</sup>。

WRKY 蛋白还具有核定位序列和亮氨酸拉链 (leucine zipper, Lzs) 结构, 表明 WRKY 蛋白定位于细胞核, 以同源二聚体或异源二聚体的形式调控靶基因的表达。此外, WRKY 蛋白中还存在富含丝氨酸/苏氨酸域 (serine/threonine rich region)、富含谷氨酰胺域 (glutamine-rich region) 和富含脯氨酸域 (proline-rich region) 等与转录激活功能相关的结构域<sup>[8]</sup>。

Deslandes 等<sup>[9]</sup>在拟南芥中发现一个 WRKY 蛋白-RRSHR。该蛋白除了含有上述保守的结构域以外, 还含有植物 R 基因所具有的结构域: 核苷酸结合位点 (nucleotide-binding site, NBS)、富含亮氨酸结构域 (leucine-rich repeat domain, LRR) 以及 Toll 白介素-1 受体结构域 (Toll-Interleukin-1 receptor, TR), 这是目前研究发现的第一个同时含有 WRKY 域及 NLS 结构域的 R 基因。

## 2 WRKY 蛋白参与植物防卫反应

为研究 WRKY 基因在多种胁迫反应中的作用, 目前主要采用 RT-PCR、cDNA 或 oligo 芯片或 cDNA real time PCR, 在基因组水平上, 综合研究多种条件下 WRKY 家族成员的表达谱变化。研究数据表明, WRKY 基因的转录受到多种生物和非生物胁迫的调控。在多项对与植物防卫反应相关的 WRKY 家族进行的研究中发现, 当植物受到不同病原, 如病毒、细菌、真菌和卵菌侵染 (表 1) 以及防御信号物质诱导 (表 2) 时, WRKY 基因的转录、蛋白合成及结合活性都有显著变化<sup>[10]</sup>, 从而调节不同的抗性反应。

分析已发表公布的水稻基因组数据库, 水稻基因组中包含 100 多个基因编码 WRKY 转录因子。在过去的研究中至少有 4 个 WRKY 基因被报道参与抗病: *OsWRKY03*<sup>[36]</sup>、*OsWRKY13*<sup>[33]</sup>、*OsWRKY45*<sup>[37]</sup>、*OsWRKY71*<sup>[28]</sup>。Ryu 等<sup>[13]</sup>分析经 SA、JA 及病原菌侵染处理后的水稻 WRKY 家族基因转录表达

谱, 结果有大量的 WRKY 基因受到上述激素的诱导或抑制, 至少有 7 个 WRKY 基因受到 SA 或 JA 不同的调控。R an an oorthy 等<sup>[38]</sup>检测了 12 个受 JA 调控的 WRKY 基因, 其中 11 个同时受 SA 调控, 表明 SA 和 JA 信号转导途径存在互作, 也说明水稻 WRKY 基因在植物抗病反应中非常重要。

表 1 受病原物诱导表达的 WRKY 基因

Table 1 The WRKY genes induced by pathogens

病原菌 Pathogen	植物 P lant	WRKY 家族基因 WRKY genes	参考文献 Refe ren ce
<i>Sclerotinia sclerotium</i> , <i>A ltemaria brassicae</i>	<i>Brassia napus</i> L. 油菜	13 个 BrWRKY	[ 10]
<i>Phytophthora sojae</i>	<i>Petroselinum crispum</i> 欧芹	WRKY1	[ 11]
<i>Magnaporthe grisea</i>	<i>Oryza sativa</i> L. 水稻	OsWRKY53	[ 12– 13]
<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Ltemaria brassicola</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY33	[ 14]
<i>Blumeria graminis oomycete</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY54	[ 15]
<i>Hyphoperonospora parasitica</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY54	[ 16]
<i>Xanthomonas oryzae</i> pv <i>Oryzae</i>	<i>Oryza sativa</i> L. 水稻	OsWRKY71	[ 17]
<i>Pseudomonas syringae</i> pv <i>tomato</i> (Pst)	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY11, AtWRKY17	[ 18]
<i>Pseudomonas syringae</i> pv <i>syringae</i> 61	<i>Capsicum frutescens</i> L. 红辣椒	CaWRKY2	[ 19]
<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv <i>Vesicatoria</i>			
<i>Pseudomonas syringae</i> Botrytis cinerea	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY18, AtWRKY40, AtWRKY60	[ 20]
<i>Hyphoperonospora parasitica</i> Ca k2	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY33	[ 21]
<i>Pseudomonas syringae</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY25	[ 22]
Tobacco mosaic virus (TMV)	<i>Nicotiana tabacum</i> 烟草	TDBA12	[ 23]
Tobacco mosaic virus (TMV)	<i>Nicotiana tabacum</i> 烟草	WIZZ-like protein	[ 24]
Tobacco mosaic virus (TMV)	<i>Capsicum annuum</i> Linn 辣椒	CaWRKY-a	[ 25]
<i>Xanthomonas campestris</i> pv <i>vesicatoria</i> (Xcv)			
Elicitor of <i>Phytophthora sojae</i>	<i>Petroselinum crispum</i> 欧芹	WRKY4, WRKY5	[ 26]

表 2 参与抗病相关信号转导途径的 WRKY 基因

Table 2 WRKY genes involving signaling transduction pathways of disease resistance

代谢途径 Pathway	植物 P lant	WRKY 家族基因 WRKY genes	参考文献 Refe ren ce
SA	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY18	[ 27]
	<i>Oryza sativa</i> L. 水稻	OsWRKY71	[ 28]
	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	TRANSPARENT TESTA, GLABRA2 (TTG2)	[ 29]
JA	<i>Gossypium</i> spp 棉花	GaWRKY1	[ 30]
	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY70	[ 31]
	<i>Arabidopsis thaliana</i> 拟南芥	AtWRKY62	[ 32]
	<i>Oryza sativa</i> L. 水稻	OsWRKY13	[ 33]
GA <sub>3</sub>	<i>Oryza sativa</i> L. 水稻	OsWRKY71	[ 34]
ABA	<i>Oryza sativa</i> L. 水稻	OsWRKY51, OsWRKY71	[ 35]

3 WRKY 蛋白在植物防卫反应中的调控作用

WRKY 家族成员广泛参与植物的抗病防卫反应, 包括正调控抗病反应和负调控抗病反应。研究其对抗病信号途径中组分的调节作用有助于阐明植

物抗病信号转导途径及作用机制。

3.1 WRKY 转录因子的正调控作用

通常 WRKY 转录因子通过直接或间接的激活 R 基因参与植物对病原物的防卫反应。PR-1 和

*NPRI* 启动子区域含有 W 盒, WRKY 转录因子与 *PR-1* 结合后能够迅速激活植物早期防卫反应信号传递,与 *NPRI* 结合能够调控 *NPRI* 参与 *R* 基因表达<sup>[6]</sup>。拟南芥中,转录因子 *AWRKY3*和 *AWRKY4* 在植物对腐生病原菌抗性中起正调控作用, *AtWRKY3* 和 *AtWRKY4* 单突变体以及双突变体均使拟南芥对真菌 (*B. cinerea*) 敏感性增加, *AtWRKY4* 超表达能增强拟南芥对假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 的抗性<sup>[39]</sup>。

### 3.2 WRKY 转录因子的负调控作用

许多 WRKY 转录因子作为防卫信号的负调控子起作用,如 *AWRKY7* - *11* - *17* - *18* - *23* - *25* - *27* - *38* - *40* - *41* - *48* - *53* - *58* - *60* 和 - *62*。同时, *AWRKY38*和 *AWRKY62* 还参与拟南芥对病原细菌基础抗性的负调控<sup>[12]</sup>; *AWRKY48* 在拟南芥对假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 有毒小种的基础抗性中起负调控作用<sup>[40]</sup>。 *AWRKY48* 突变体中 *PR1* 表达产物增加,细菌生长量减少,而超表达 *AWRKY48* 基因则表型相反。

### 3.3 WRKY 转录因子的其他调控方式

在对拟南芥 WRKY 家族研究时发现一种 WRKY 转录因子新调控方式, *AWRKY53* 转录因子在防卫信号中有双重作用。 *AWRKY53* 突变体对真菌 (*R. solanacearum*) 抗性减弱,而对假单胞菌 (*P. syringae*) 抗性增强。同样具有双重调控作用的还有 *AWRKY41* 转录因子,超表达 *AWRKY41* 拟南芥对假单胞菌有毒小种抗性增强,对软腐病菌 (*Erwinia carotovora*) 抗性减弱<sup>[38]</sup>。

## 4 植物防卫反应中的 WRKY 转录因子调控网络

通过表达谱分析和突变体研究,可以分析单个或多个 WRKY 转录因子与某表型的互作调控关系。Ramanamirthy<sup>[38]</sup> 通过 BLAST 检索,在粳稻日本晴基因组中确定了 103 个编码 WRKY 结构域的候选基因。随后采用 RT-Q-PCR 分析它们在正常条件、不同生物胁迫以及多种植物激素处理下的表达谱。在 5 种不同植物激素 (ABA、GA<sub>3</sub>、IAA、JA、SA) 处理条件下,41 个 WRKY 基因在至少一种激素处理下可检测到明显的表达差异。其中有 11 个基因对 3 种激素组成的 7 个不同组合都有感应,5 个基因同时受 JA 和 SA 调控,表明不同的植物激素信号转导途径之间可能存在复杂的互作网络。另外利用酵母单杂交技术在水稻中检测到 6 个与 *OsWRKY3* 启动子

中的功能顺式调控元件结合的蛋白,其中也包括 *OsWRKY13* 自身<sup>[41]</sup>,它们在植物体内的互作还有待于进一步分析。

近 10 年的研究表明,WRKY 转录因子组成了一个复杂且高度互作调控的网络。WRKY 转录因子从多个水平参与调控植物抗病反应,它们直接或间接调控下游的目标基因、激活或抑制其他转录因子的表达、利用多种前馈和反馈方式调控 WRKY 基因等。此外,WRKY 转录因子还存在于核染色质的结合与调控作用,这从其他层面增加了 WRKY 转录因子调控网络的复杂性<sup>[42]</sup>。

目前根据生物信息学分析拟南芥和水稻基因表达的海量数据,使描绘该调控网络成为可能。经同一胁迫条件处理后表达发生变化的 WRKY 家族成员被认为可能处于同一调控网络中。对多种表达谱结果经聚类 and Pearson Correlation Coefficient (PCC) 相关分析可得到不同的功能基因簇。在拟南芥中发现 2 个主要的共调控网络 (COR-A、COR-B) 和 2 个较小的网络 (COR-C、COR-D)。利用从水稻中分离的病原真菌 *Magnaporthe oryzae* FR13 和两种非水稻病原菌,小麦中的 *M. oryzae* BR32 和马唐草中的 *M. grisea* BR29 侵染拟南芥,进行表达聚类和 PCC 分析表明 COR-A 中包括多个参与植物病原物互作的 *AWRKY* 基因,该结果与他人的研究结果和芯片分析结果吻合,证明利用该方法进行转录因子共调控网络分析的可行性<sup>[43]</sup>。通过同源 WRKY 基因分析,可以将水稻与拟南芥两大模式植物的 WRKY 转录因子共调控网络 (coregulation networks) 整合,进一步完善 WRKY 家族调控网络模型。

## 5 展望

关于 WRKY 转录因子在防卫反应中的大量研究已表明 WRKY 转录因子在寄主病原物互作中的重要性。WRKY 转录因子正调控与负调控的协作可以使植物抗性广谱持久。前几年的研究主要关注于 WRKY 转录因子对植物抗病信号途径的调控和作用机制,目前越来越多的研究者开始注重从不同层次研究 WRKY 转录因子的调控作用,如 WRKY 家族成员之间的相互作用以及 WRKY 对自身作用的调控<sup>[41]</sup>,在 WRKY 蛋白与防卫信号的互作、与特异目标基因位点的识别过程中对其他共同参与的辅助分子<sup>[44]</sup>的研究,整个 WRKY 转录因子调控网络的建立等。

WRKY 转录调控网络可使植物在受到病原物

侵染时体内的生理状态达到一个平衡,既能迅速有效阻止病原物,又能限制防卫反应对植物的生长发育的妨碍。对 WRKY 转录因子功能的解析以及共调控网络的构建,可以为病原物与植物防卫的协同进化研究提供有价值的信息,还可以发现植物基因中作用于相同生物进程或信号转导途径的新的功能基因组合,该结果将用于揭示传统遗传分析还未鉴定到的基因协作途径,意义十分重大。目前结合多种 DNA 探针和质谱分析,如分离的核染色质片段、同位素标记氨基酸的蛋白质组学,可以用于转录因子的鉴定和体外的相关蛋白分析<sup>[45-46]</sup>,甚至获得与全部 WRKY 转录因子相关的所有蛋白信息,以便详尽解析该网络。

#### 参考文献

- [1] 刘强,张贵友,陈受宜.植物转录因子的结构与调控作用[J].科学通报,2000,45(14):1465-1474
- [2] Gong W, Shen Y P, Ma L G, et al Genomewide ORF cloning and analysis of *Arabidopsis* transcription factor genes[J]. Plant Physiology, 2004, 135: 773-782
- [3] Naoumkin M, He X, Dixon R. Elicitor-induced transcription factors for metabolic reprogramming of secondary metabolism in *Medicago truncatula*[J]. BMC Plant Biol 2008, 8: 132
- [4] Eugén T, Somssich I E. Networks of WRKY transcription factors in defense signaling[J]. Curr Opin Plant Biol 2007, 10: 366-371
- [5] Dong J, Chen C, Chen Z. Expression profiles of the *Arabidopsis* WRKY gene superfamily during plant defense response[J]. Plant Mol Biol 2003, 51: 21-37
- [6] Yu D, Chen C, Chen Z. Evidence of important role of WRKY DNA binding proteins in the regulation of *NPR1* gene expression[J]. Plant Cell 2001, 13: 1527-1539
- [7] 吴坤陆. WRKY 基因家族的进化及水稻 WRKY 基因表达谱的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2005
- [8] Ulker B, Somssich I E. WRKY transcription factors from DNA binding towards biological function[J]. Curr Opin Plant Biol 2004, 7: 491-498
- [9] Deslandes L, Olivier J, Theuclier F, et al Resistance to *Ralstonia solanacearum* in *Arabidopsis thaliana* is conferred by the recessive RRS1-R gene, a member of a novel family of resistance genes[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99: 2404-2409
- [10] Yang B, Jiang Y, Rahman M H, et al Identification and expression analysis of WRKY transcription factor genes in canola (*Brassica napus* L.) in response to fungal pathogens and hormone treatments[J]. BMC Plant Biol 2009, 9: 68
- [11] Eugén T, Rushton P J, Schmelzer E, et al Early nuclear events in plant defence signaling: rapid gene activation by WRKY transcription factors[J]. EMBO J 1999, 18: 4689-4699
- [12] Kim K C, Lai Z, Fan B, et al *Arabidopsis* WRKY38 and WRKY62 transcription factors interact with histone deacetylase 19 in basal defense[J]. Plant Cell 2008, 20: 2357-2371
- [13] 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[J]. Plant Cell Rep 2006, 25: 836-847
- [14] Zheng Z, Qamar S A, Chen Z, et al *Arabidopsis* WRKY33 transcription factor is required for resistance to necrotrophic fungal pathogens[J]. Plant J 2006, 48: 592-605
- [15] Kalle M, Barth M, Somssich I E, et al Members of the *Arabidopsis* WRKY group III transcription factors are part of different plant defense signaling pathways[J]. Mol Plant Microbe Interact 2003, 16: 295-305
- [16] Knoth C, Ringler J, Dangl J L, et al *Arabidopsis* WRKY70 is required for full RPP4-mediated disease resistance and basal defense against *Hyaloperonospora parasitica*[J]. Mol Plant Microbe Interact 2007, 20: 120-128
- [17] Liu X Q, Bai X Q, Qian Q, et al OsWRKY03, a rice transcriptional activator that functions in defense signaling pathway upstream of OsNPR1[J]. Cell Res 2005, 15: 593-603
- [18] Noëlle J C, Inre E S, Dominique R, et al The transcription factors WRKY11 and WRKY17 act as negative regulators of basal resistance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell 2006, 18: 3289-3302
- [19] Oh S K, So Y Y, Yu S H, et al CaWRKY2, a chili pepper transcription factor is rapidly induced by incompatible plant pathogens[J]. Mol Cells 2006, 22: 58-64
- [20] Xu X, Chen C, Fan B, et al Physical and functional interactions between pathogen-induced *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40, and WRKY60 transcription factors[J]. Plant Cell 2006, 18: 1310-1326
- [21] Lippok B, Bickenbühl R P, Rivory G, et al Expression of AtWRKY33 encoding a pathogen- or PAMP-responsive WRKY transcription factor is regulated by a composite DNA motif containing W box elements[J]. Mol Plant Microbe Interact 2007, 20: 420-429
- [22] Zheng Z, Mosher S L, Fan B, et al Functional analysis of *Arabidopsis* WRKY25 transcription factor in plant defense against *Pseudomonas syringae*[J]. BMC Plant Biol 2007, 7: 2
- [23] Yang P, Wang Z, Fan B, et al A pathogen- and salicylic acid-induced WRKY DNA-binding activity recognizes the elicitor response element of the tobacco class I chitinase gene promoter[J]. Plant J 1999, 18: 141-149
- [24] Yoda H, Ogawa M, Yamaguchi Y, et al Identification of early-responsive genes associated with the hypersensitive response to tobacco mosaic virus and characterization of a WRKY-type transcription factor in tobacco plants[J]. Mol Genet Genomics 2002, 267: 154-161
- [25] Park C J, Shin Y C, Lee B J, et al A hot pepper gene encoding WRKY transcription factor is induced during hypersensitive response to tobacco mosaic virus and *Xanthomonas campestris*[J]. Planta 2006, 223: 168-179
- [26] Cornack R S, Eugén T, Rushton P J, et al Leucine zipper containing WRKY proteins widen the spectrum of immediate early elicitor-induced WRKY transcription factors in parsley[J]. Biochim Biophys Acta 2002, 1576: 92-100
- [27] Chen C H, Chen Z X. Potentiation of developmentally regulated plant defense response by AtWRKY18, a pathogen-induced *Arabidopsis* transcription factor[J]. Plant Physiol 2002, 129: 706-716
- [28] Liu X, Bai X, Wang X, et al OsWRKY71, a rice transcription factor is involved in rice defense response[J]. Plant Physiol 2007, 164: 969-979
- [29] 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[J]. Plant Cell 2007, 19: 2531-2543
- [30] Xu Y H, Wang J W, Wang S, et al Characterization of GsWRKY1, a cotton transcription factor that regulates the sesquiterpene synthase gene -delta cadinene synthase-A[J]. Plant Physiol 2004, 135: 507-515
- [31] McGarrah K C, Dombrecht B, Manners J M, et al Repressor and activator type ethylene response factors functioning in jasmonate signaling and disease resistance identified via a genomewide screen of *Arabidopsis* transcription factor gene expression[J]. Plant Physiol 2005, 139: 949-959

- [ 32 ] Mao P, Duan M, Wei C, et al WRKY62 transcription factor acts downstream of cytosolic NPR1 and negatively regulates jasmonate-responsive gene expression[ J]. *Plant Cell Physiol* 2007, 48: 833-842
- [ 33 ] Qiu D, Xiao J, Ding X, et al OsWRKY13 mediates rice disease resistance by regulating defense-related genes in salicylate and jasmonate-dependent signaling[ J]. *Mol Plant Microbe Interact* 2007, 20: 492-499
- [ 34 ] Zhang Z L, Xie Z, Zou X, et al A rice WRKY gene encodes a transcriptional repressor of the gibberellin signaling pathway in aleurone cells[ J]. *Plant Physiol* 2004, 134: 1500-1513
- [ 35 ] Xie Z, Zhang Z L, Zou X, et al Interactions of two abscisic acid induced WRKY genes in repressing gibberellin signaling in aleurone cells[ J]. *Plant J* 2006, 46: 231-242
- [ 36 ] Liu X Q, Bai X Q, Qian Q, et al OsWRKY03, a rice transcriptional activator that functions in defense signaling pathway upstream of OsNPR1[ J]. *Cell Res* 2005, 15: 593-603
- [ 37 ] Shinono M, Sugano S, Nakayama A, et al Rice WRKY45 plays a crucial role in benzothiadiazole inducible blast resistance[ J]. *Plant Cell* 2007, 19: 2064-2076
- [ 38 ] Rengasamy Ramanorathy, ShurYe Jiang, Nadinuthu Kumar, et al A comprehensive transcriptional profiling of the WRKY gene family in rice under various abiotic and phytohormone treatments[ J]. *Plant Cell Physiol* 2008, 49( 6): 865-879
- [ 39 ] Lai Z, Vinod K M, Zheng Z, et al Roles of *Arabidopsis* WRKY3 and WRKY4 transcription factors in plant responses to pathogens[ J]. *BMC Plant Biol* 2008, 8: 68
- [ 40 ] Xing D H, Lai Z B, Zheng Z Y, et al Stress and pathogen induced *Arabidopsis* WRKY48 is a transcriptional activator that represses plant basal defense[ J]. *Mol Plant* 2008, 1: 459-470
- [ 41 ] Cai M, Qiu D, Yuan T, et al Identification of novel pathogen-responsive cis elements and their binding proteins in the promoter of *OsWRKY3*, a gene regulating rice disease resistance[ J]. *Plant Cell Environ* 2008, 31: 86-96
- [ 42 ] Shree P P, Inre E S. The role of WRKY transcription factors in plant immunity[ J]. *Plant Physiology* 2009, 150: 1648-1655
- [ 43 ] Stefano B, Pamela A, Odile F R, et al Characterization of WRKY coregulatory networks in rice and *Arabidopsis*[ J]. *BMC Plant Biology* 2009, 9: 120
- [ 44 ] Qiu J L, Füll B K, Petersen K, et al *Arabidopsis* MAP kinase 4 regulates gene expression through transcription factor release in the nucleus[ J]. *EMBO J* 2008, 27: 2214-2221
- [ 45 ] Dèardin J, Kingston R E. Purification of proteins associated with specific genomic loci[ J]. *Cell* 2009, 136: 175-186
- [ 46 ] Mittler G, Butter F, Mann M. A SILAC-based DNA protein interaction screen that identifies candidate binding proteins to functional DNA elements[ J]. *Genome Res* 2009, 19: 284-293

(上接第 79 页)

#### 参考文献

- [ 1 ] 高立志, 张寿洲, 周毅, 等. 中国野生稻的现状调查[ J]. *生物多样性*, 1996, 4(3): 160-166
- [ 2 ] 任民, 陈成斌, 荣廷昭, 等. 桂东南地区普通野生稻遗传多样性研究[ J]. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(6): 1-8
- [ 3 ] 杨庆文, 余丽琴, 张万霞, 等. 原异位保护普通野生稻种质资源的遗传多样性比较研究[ J]. *中国农业科学*, 2005, 38(6): 1073-1079
- [ 4 ] 盖红梅, 陈成斌, 沈法富, 等. 广西武宣濠江流域普通野生稻居群遗传多样性及保护研究[ J]. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(2): 156-162
- [ 5 ] 林色标, 陈丽华, 洪彬艺. 漳浦县野生稻“浦野一号”的特征特性与利用价值[ J]. *福建稻麦科技*, 2004, 22(4): 31
- [ 6 ] 李晨, 潘大建, 毛兴学, 等. 用 SSR 标记分析高州野生稻的遗传多样性[ J]. *科学通报*, 2006, 51(5): 551-558
- [ 7 ] 陈成斌. 广西北回归线上野生稻遗传多样性探讨[ J]. *亚热带植物科学*, 2001, 30(4): 5-9
- [ 8 ] Scott O R, A mold J B. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues[ J]. *Plant Molecular Biology*, 1985, 5: 69-76
- [ 9 ] Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals[ J]. *Genetics* 1978, 89: 583-590
- [ 10 ] Wright S. Surface of selective values revisited[ J]. *Amer Nat* 1978, 131: 115-123
- [ 11 ] Nei M. Genetic distance between populations[ J]. *The American Naturalist* 1972, 106: 283-292
- [ 12 ] 杨庆文. 中国普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) 的遗传多样性及其保护研究[ D]. 北京: 中国农业大学农学与生物技术学院, 2004
- [ 13 ] 王效宁. 海南普通野生稻的遗传多样性研究[ D]. 海口: 华南热带农业大学农学院, 2006
- [ 14 ] 王乃元. 野生稻 (*O. rufipogon*) 新胞质改良不育系稻米品质的研究[ J]. *作物学报*, 2006, 32(2): 253-259
- [ 15 ] 金燕, 卢宝荣. 遗传多样性的取样策略[ J]. *生物多样性*, 2003, 11(2): 155-161
- [ 16 ] Xie Z W, Lu Y Q, Ge S, et al Clonality in wild rice (*Oryza rufipogon* poaceae) and its implications for conservation management[ J]. *American Journal of Botany*, 2001, 88(6): 1058-1064