



邓江霞,张国良,李边豪,等. WRKY 类转录因子在植物激素 ABA、SA 和 JA 信号转导中的作用[J]. 黑龙江农业科学, 2023(10):138-144.

# WRKY 类转录因子在植物激素 ABA、SA 和 JA 信号转导中的作用

邓江霞,张国良,李边豪,黄志炜,赵宏亮,张 叶

(淮阴工学院 生命科学与食品工程学院,江苏 淮安 223003)

**摘要:**WRKY 转录因子是植物最大的基因家族之一,参与植物的生物胁迫及非生物胁迫响应,调控相应基因的表达。ABA、SA 及 JA 的信号转导受 WRKY 转录因子的调控,为了详细了解 WRKY 转录因子在各植物激素信号转导途径中的调控机制,本文针对 WRKY 转录因子对 ABA 信号转导途径的正负调控方式、WRKY 转录因子对 SA 信号转导的 3 种调控方式(ICS 途径、PAL 途径及结合顺式作用元件)以及 WRKY 转录因子对 JA 信号转导的两种调控方式(调节 JA 生物合成基因和 MYC2 介导的 JA 信号通路)进行综述,并对深入研究 WRKY 转录因子在错综复杂的植物激素信号转导过程中的调控作用研究进行了展望。

**关键词:**WRKY 转录因子;ABA;SA;JA

植物在生长过程中经常遭受多种逆境胁迫,如干旱、冷害、盐害等。在逆境下植物通过调节自身的生长发育来适应外界环境的变化。在植物受到环境刺激时,植物激素的信号通路被激活,从而在响应各种生物和非生物胁迫中发挥重要作用,其中转录因子在植物抵御各种环境胁迫时具有重要功能<sup>[1]</sup>。

WRKY 转录因子(Transcription Factor,简称 TF)是植物最大的转录因子家族之一,因其 N 端特有的由 60 个氨基酸组成的高度保守七肽 WRKYGQK 氨基酸序列的 WRKY 结构域得名,是植物中一种转录调控因子,通过与基因启动子中的特异性元件结合来参与植物的生物胁迫及非生物胁迫响应,如棉花(*Gossypium* spp.)GhWRKY7、葡萄(*Vitis vinifera* L.)VqWRKY6、柑橘(*Citrus*)CsWRKY65 的抗病性<sup>[2-4]</sup>;油莎豆(*Cyperus esculentus*)CeWRKY8、大豆(*Glycine max* L.)GmWRKY13、GmWRKY21、GmWRKY54 的抗旱耐盐性<sup>[5-6]</sup>等。目前植物激素脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)及茉莉酸(JA)信号转导途径响应植物逆境胁迫已经有较多研究,WRKY 转录因子也对植物激素 ABA<sup>[7-10]</sup>、SA<sup>[11-13]</sup>及 JA<sup>[13-16]</sup>的调控及信号转导

发挥着重要作用。本文结合国内外研究现状,综述了 WRKY 转录因子在 ABA、SA 及 JA 信号转导途径中的作用,其中概述了 WRKY 转录因子对 ABA 信号转导途径的正调控和负调控两种调控方式;对 SA 信号转导途径的 ICS 途径、PAL 途径及结合顺式作用元件 3 种调控方式;调节 JA 生物合成基因及 MYC2 介导的 JA 信号通路两种 JA 信号转导调控方式。植物激素的信号转导是非常复杂的,本综述为深入研究 WRKY 转录因子在错综复杂的植物激素信号转导过程中的调控机制提供参考。

## 1 WRKY 转录因子

### 1.1 结构特征

WRKY 转录因子家族是近年来研究比较广泛的转录因子家族之一。Rushton 等<sup>[17]</sup>从野燕麦中鉴定出了两种 WRKY 蛋白,并证明了其 DNA 结合区域有特殊的锌指基序。WRKY 转录因子最主要的结构特征是其 DNA 结合区域有 N 端 WRKY 结构域和 C 端锌指基序<sup>[18-19]</sup>,这也是该转录因子名称的由来。其中,N 端 WRKY 结构域由 60 个氨基酸组成的高度保守七肽 WRKYGQK 氨基酸序列组成,且其  $\alpha$ -螺旋结构很少,更多的是以  $\beta$ -片层折叠构成<sup>[20-21]</sup>;C 端锌指基序是由保守的半胱氨酸(Cys)和组氨酸(His)结合一个锌原子形成类似手指状的 DNA 结合结构域<sup>[22]</sup>。一般情况下,WRKY 结构域 N 端是保守的七肽 WRKYGQK,但也有一些 WRKY 转录因子的 N 端可能是 WKKYGQK、WRKYGMK、WSKYGQK、WKRYGQK、WVKYGQK 和 WRKYGKK

收稿日期:2023-05-20

基金项目:全国重大农业技术协同推广计划项目(2021-ZYXT-02-1);植物分子遗传国家重点实验室开放课题(2009);江苏省现代农业重点研发计划重点项目(BE2021323)。

第一作者:邓江霞(1996—),女,硕士研究生,从事植物逆境生理相关研究。E-mail:2088525815@qq.com。

通信作者:张国良(1976—),男,博士,教授,硕导,从事植物逆境生理相关研究。E-mail:hgzgl@126.com。

的氨基酸序列<sup>[23-25]</sup>,七肽氨基酸之间的差异影响 WRKY 结构域的结构,从而实现 WRKY TF 靶基因的协同和选择性调节<sup>[26]</sup>。

## 1.2 类型

Ishiguro 和 Nakamura 于 1994 年从甘薯 (*Ipomoea batatas* Lam) 中分离鉴定出第一个 WRKY 转录因子,根据 WRKY 结构域的数量和锌指基序的模式可以将 WRKY 转录因子分为 3 组(I、II、III),第 II 组的 WRKY 转录因子可以进一步分为 5 个不同的亚族,分别是 IIa、IIb、IIc、II d、II e<sup>[27]</sup>,共 7 组。第 I 组含有 2 个 WRKY 结构域和一个 C2-H2 型锌指基序,第 II 组含有一个 WRKY 结构域和一个 C2-H2 型(C-X4-5-C-X22-23-H-X1-H)锌指基序,第 III 组含有一个 WRKY 结构域和一个 C2-HC 型(C-X7-C-X23-H-X1-C)锌指基序<sup>[19,28-30]</sup>。这些蛋白通过与靶基因启动子区的 W-box[(T)TGAC(C/T)]特异性结合来调节靶基因的表达<sup>[31]</sup>,从而在植物受到生物或非生物胁迫时做出响应,以调控植物向更有利的方向发展。据报道,I 组基因是最古老的 WRKY 家族成员,它们可能保留或丢失了 N 末端的 WRKY 结构域。第 II 组和第 III 组是第 I 组的后代,它们在 N 末端只有一个 WRKY 结构域<sup>[32]</sup>。WRKY 转录因子利用其 C 端的锌指结构参与蛋白质-蛋白质相互作用,并协助 DNA 的结合来调控靶基因的表达<sup>[33-34]</sup>。有学者从双滴虫目(Diplomonadida)、真菌(Fungus)和变形虫(Amoeba)等非植物中发现了一组 WRKY 转录因子,该转录因子不属于之前提到的 7 组中的任何一组;此外,在开花植物中已经进化出了一种含有抗性(R)蛋白和典型的 WRKY 结构域的 WRKY 基因,并将其归为第八组(RW1-RW8),该 R 蛋白-WRKY 基因在开花植物中进化了多次,每种类型都局限于特定的开花植物中<sup>[35]</sup>。

## 2 WRKY 转录因子在植物激素信号转导中的作用

植物在生长进化过程中会受到各种外源因素的刺激,影响其正常生长和繁殖,为抵御外界因素的影响,植物会形成一些防御体系以抵御这些外界因素的刺激,其中一套防御体系就是通过一些植物激素的信号转导途径激活防御基因的表达,从而抵御外界不利因素的影响,这些信号转导途径包括 ABA 信号转导途径、SA 信号转导途径及 JA 信号转导途径等。

### 2.1 WRKY 转录因子在 ABA 信号转导中的作用

ABA 作为植物激素中的重要成员,在植物应对生物胁迫及非生物胁迫响应中发挥重要作用。WRKY 转录因子作为植物体内一个重要的基因家族,其在 ABA 信号转导途径中也有着不可或缺的地位和作用。

#### 2.1.1 WRKY 转录因子负调节 ABA 信号转导

转录因子的转录调控通常可分为正调控和负调控两种,WRKY 作为一类转录调控因子,其在植物体内的转录水平也有正调控和负调控之分。

在水稻(*Oryza sativa* L.)中的 WRKY 转录因子 OsWRKY50 是一个转录抑制因子,可以和基因 OsNCED5 启动子特异性结合来抑制其转录表达,表明 OsWRKY50 基因通过抑制 ABA 生物合成关键酶的表达来调控 ABA 信号转导,从而抑制种子萌发<sup>[36]</sup>。在干旱胁迫下,OsWRKY5 转录因子通过与 OsMYB2 启动子区的重复 W-box 结合抑制 OsMYB2 调节通路,负调节 ABA 介导的气孔关闭,使得其在干旱胁迫下抗旱性减弱<sup>[37]</sup>。棉花(*Gossypium* spp.)中 GHWRKY21 基因沉默的植株,其耐旱性显著提高,而 GhWRKY21 基因过表达的转基因烟草的耐旱性却明显降低了。GhWRKY21 可以与 GHHAB 启动子的 W-box 直接结合,负调节 ABA 介导的抗旱性<sup>[38]</sup>。GhWRKY17 基因的过表达增强了转基因植物对 ABA 的敏感性,其种子萌发率降低,芽长和根长均受到抑制,干旱胁迫下,转基因植物的内源 ABA 水平降低,ABA 诱导基因的表达水平降低,对干旱的敏感性增强,进一步证明 GhWRKY17 基因在 ABA 信号通路中发挥作用,且在种子萌发及后期生长过程中作为 ABA 负调节器发挥作用<sup>[39]</sup>。高粱[*Sorghum bicolor* (L.) Moench] SbWRKY55 基因可以与锌指蛋白 SbFYVE1 结合,并阻断 ABA 信号通路,在 Sb-WRKY55 过表达的转基因高粱中,参与 ABA 生物合成途径的基因表达水平下降,这是因为 SbWRKY55 可以与调节内源 ABA 合成的 ABA-GE 水解基因 SbBGLU22 启动子区的 W-box 序列特异性结合,并抑制其转录,从而降低植物内源 ABA 水平,负调节高粱的耐盐性<sup>[40]</sup>。

研究拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) WRKY 转录因子在 ABA 信号转导中的作用,发现 HY5 可以直接与 ABI5 启动子结合并激活 ABI5 的表达,而 AtWRKY40 能够与 JM17 特异性结合形成二聚体,并将 JM17 招募到 ABI5 启动子区,从

而抑制了 HY5 的转录激活活性,这表明 *AtWRKY40* 在拟南芥种子萌发及幼苗发育过程中通过 JM17-WRKY40 和 HY5-ABI5 的模块组成负调节 ABA 信号转导<sup>[41]</sup>,此外,*AtWRKY40*、*AtWRKY18* 和 *AtWRKY60* 与 ABA 受体 CHLH/ABAR 相互作用,以抑制 ABA 应答基因的表达,其中,*AtWRKY40* 作为一种负调节因子,能够抑制 *ABI5* 基因的表达<sup>[42]</sup>,表明 *AtWRKY40* 基因通过 *ABI5* 基因的表达负调控 ABA 信号转导。转录抑制因子 *GhWRKY40* 能够与编码膜联蛋白(ANNs)的基因 *GhANN1* 启动子 W-box 区结合,并抑制 *GhANN1* 的表达,而 *GhANN1* 基因参与了 ABA 依赖性途径,过表达 *GhANN1* 基因植物体内 ABA 含量增高,可见,转录因子 *GhWRKY40* 是通过形成 *GhANN1*-ABA-*GhWRKY40* 环,来微调棉花对盐胁迫的响应<sup>[43]</sup>。来自沙漠植物 *Larrea tridentata* 的 *LtWRKY21* 激活 ABA 诱导基因 *HVA22* 的启动子,并结合 VP1 和 *ABI5*,形成 *ABI1* 下游的复合物,以控制 ABA 相关基因的表达<sup>[44]</sup>,表明 *LtWRKY21* 基因通过形成 ABA 生物合成的中间产物的方式调控 ABA 生物合成,以调控其对胁迫的响应。

### 2.1.2 WRKY 转录因子正调节 ABA 信号转导

*OsWRKY24* 和 *OsWRKY45* 作为抑制因子参与 ABA 的信号转导,但 *OsWRKY72* 和 *OsWRKY77* 积极调节水稻中 ABA 诱导启动子<sup>[45]</sup>。WRKY 家族基因除了负调节 ABA 信号通路外,还可以正调节 ABA 信号转导。拟南芥 *AtWRKY8* 基因受 ABA 诱导表达,该基因通过调控 ABA 信号转导途径正调控植物抗病毒响应<sup>[46]</sup>。过表达枇杷 (*Eriobotrya japonica*) *EjWRKY17* 基因促进了 ABA 介导的气孔关闭,并显著上调了 ABA 生物合成表达<sup>[47]</sup>。毛竹 (*Phyllostachys heterocycla*) WRKY 转录因子家族的成员 *PheWRKY86* 基因作为干旱胁迫反应的正调节因子,可以与 ABA 合成关键酶基因 *NCED1* 启动子区的 W-box 元件结合,促进植物体内 ABA 的合成,从而增强植物抗旱性<sup>[48]</sup>。*CsWRKY2* 基因作为正调节因子,通过调节下游 ABA 信号通路在植物对寒冷和干旱胁迫的响应中促进 ABA 的合成<sup>[49]</sup>。*WRKY75* 转录因子可以通过 W 盒序列与 *GLK1* 和 *GLK2* 的启动子结合并抑制 *GLK* 表达,以促进叶片衰老和种子萌发,而 ABA 介导的叶片衰老的负调节因子 *SIBs* 可以与 *WRKY75* 形成复合物抑制 *WRKY75* 的转录,减弱 ABA 诱导的叶片衰老的敏感性,以应

对 ABA 信号转导<sup>[50]</sup>。转录因子 *GOLDEN2-LIKE1(GLK1)* 和 *GLK2* 的 GARP 家族可以与 *WRKY40* 形成转录模块,激活 ABA 信号通路,通过 ABA 信号成分 *PYL/PYRs-PP2Cs-SnRKs* 来抑制 *ABI5* 基因的表达,以达到调节 ABA 信号转导途径的目的<sup>[51]</sup>。

### 2.2 WRKY 转录因子在 SA 信号转导中的作用

SA 是广泛存在于植物体内的小分子酚类物质,在植物生物/非生物胁迫及免疫响应中发挥重要作用。SA 的生物合成可以通过两种不同的途径进行,一种是苯丙氨酸解氨酶(PAL)途径,另一种是异分支酸合酶(ICS)途径<sup>[52]</sup>。PAL 和 ICS 是两种合成途径的关键酶。在 ICS 途径中,分支酸(CA)在异分支酸合酶(ICS1)的作用下分解生成异分支酸(ISC),随后 *ISA* 在两种蛋白 *EDS5* 和 *PBS3* 的作用下合成 SA。

为了深入了解衰老和植物防御信号通路的相互作用,Ülker 等<sup>[53]</sup>研究明确了发育衰老的负调控因子 *AtWRKY70* 在 SA 介导的信号级联中的作用,并进一步剖析拟南芥衰老开始期间信号转导通路的串扰。

2.2.1 WRKY 转录因子通过 ICS 途径调控 SA 信号转导 van Verk 等<sup>[54]</sup>在研究拟南芥原生质体中 WRKY 转录因子与 SA 生物合成的关系时,发现在 1 kb *ICS1* 启动子中存在大量 TGAC 核心序列(位置-725,-648,-460,-445 和-278),虽然不包含真正的 W-box[(T)TGAC(C/T)],但位于-445 和-460 的两个 TGAC 核心序列可以与 *WRKY28* 特异性结合,激活 *ICS1* 基因的表达,从而促进 SA 的生物合成;在 SA 生物合成基因和 SA 信号转导基因的启动子中也发现了 W-box<sup>[55]</sup>,*NbWRKY40* 通过与 *ICS1* 启动子的 W-box 元件特异性结合以促进 SA 的合成,以此来限制番茄花叶病毒(ToMV)的感染,增强抗病性<sup>[56]</sup>。

2.2.2 WRKY 转录因子通过 PAL 途径调控 SA 信号转导 当杨树(*Populus L.*)受到外界干旱环境影响时,其 *PtrWRKY75* 基因通过与苯丙氨酸解氨酶 1(PAL1)启动子特异性结合,激活 *PAL1* 基因表达,被激活的 *PAL1* 通过促进 SA 生物合成增加活性氧(ROS)的积累,随后导致气孔孔径变小,减少植物蒸腾作用,增强其抗旱性<sup>[57]</sup>。响应辣椒疫霉病(*Phytophthora capsici*)的转录因子 *CaWRKY19* 和 *CaWRKY65* 受 SA 诱导上调表达,*CaWRKY50* 受 MeJA 诱导上调表达,*CaWRKY49* 同时受到 SA 和 MeJA 抑制下调表



达<sup>[58]</sup>。番茄(*Solanum lycopersicum*)的 *SlWRKY46* 基因过表达降低了 PAL 活性,抑制 SA 信号通路,增强了番茄对灰霉菌的易感性<sup>[59]</sup>。SA 处理强烈诱导了菊花 [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] *CmWRKY15-1* 的表达,在菊花易感品种金巴中, *CmWRKY15-1* 的过表达增加了对菊花白锈病感染的耐受性,菊花 *CmWRKY15-1* 基因通过促进 SA 合成途径关键基因 *ICS1*、*PAL* 的表达增加植物内源 SA 含量,从而提高对菊花白色锈病菌的抗性<sup>[60]</sup>。

**2.2.3 WRKY 转录因子结合顺式作用元件调控 SA 信号转导** WRKY 转录因子结合顺式作用元件调控 SA 信号转导,抵御不利环境的影响。陈永萍等<sup>[61]</sup>在研究油柰(*Prunus salicina* Lindley) *PsWRKY33* 基因启动子功能时发现,该启动子区域含有 ABRE、ARE、LTR、MYB 和 W-box 等响应不同植物激素等顺式作用元件,对转基因作物进行低温和 SA 胁迫时,低温胁迫下 *PsWRKY33* 基因启动子区域不同片段表达上调,而 SA 胁迫下的各片段表达下调, *PsWRKY33* 基因可能参与低温和 SA 的应答反应。茶树 [*Camellia sinensis* (L.) O. Ktze] *CsWRKY14* 基因启动子区域存在一些应激相关的顺式作用元件,能够激活 SA 合成代谢途径提高内源 SA 含量,并激活 SA 诱导的病原体相关基因的表达,从而对茶树水泡枯萎病产生正调控作用。这表明 *CsWRKY14* 在对环境应激的反应中发挥作用<sup>[62]</sup>。苹果 (*Malus domestica* Borkh.) *MdWRKY17* 能够直接与 SA 分解代谢基因 *MdDMR6* 的启动子结合并促进其表达,打破植物体内的 SA 平衡,降低对炭疽病的抗性,表明 *MdWRKY17* 基因通过调控 SA 的生物合成来影响苹果对炭疽病的抗性<sup>[63]</sup>。拟南芥 *AtWRKY46* 可以与细胞核中 SA 生物合成的核心信号受体 NPR1 相互作用,通过与 *AtWRKY6* 基因启动子的 W-box 结合以诱导其响应 SA 信号传导的表达, NPR1-WRKY46-WRKY6 信号级联在调控拟南芥叶片衰老中发挥重要作用<sup>[64]</sup>。

### 2.3 WRKY 转录因子在 JA 信号转导中的作用

JA 通过两种主要机制促进叶片衰老,一种是参与 JA 生物合成途径基因的调节,另一种是 MYC2 介导的 JA 信号通路<sup>[65-66]</sup>。小麦 (*Triticum aestivum* L.) *TaWRKY42-B* 通过与 JA 生物合成基因 *TaLOX3* 相互作用来促进叶片衰老,进而促进 JA 的积累<sup>[67]</sup>,表明 *TaWRKY42-B* 转录因子通过参与 JA 生物合成途径基因的调节以促进叶片衰老。

WRKY 转录因子通过与 JA 生物合成的中间产物相互作用,以调控 JA 信号通路。对马蓝 [*Strobilanthes cusia* (Nees) O. Ktze.] 的根、茎和叶中 WRKY 基因的表达分析表明,高表达的 10 个 WRKY 基因均可响应 ABA、MeJA 和 SA 的诱导<sup>[68]</sup>。葡萄 (*Vitis vinifera* L.) *VvWRKY1* 转录因子可以结合 1-脂氧合酶 (LOX) 基因启动子并激活其转录,从而诱导 JA 生物合成,随后诱导 JA 响应基因的表达,增强对霜霉病的抗性<sup>[69]</sup>,表明 *VvWRKY1* 转录因子通过与 JA 生物合成的中间产物 LOX 结合以诱导 JA 生物合成并增强其对霜霉病的抗性。拟南芥 *AtWRKY57* 基因通过与 JA 信号通路的负调节因子 JAZ 蛋白发生物理交互,从而负调控 JA 诱导的叶片衰老<sup>[70]</sup>。王自娥等<sup>[71]</sup>在研究岷江百合 (*Lilium regale* Wilson) *LrWRKY4* 基因的功能分析时,推测 *LrWRKY4* 基因作为正调节因子参与岷江百合的抗尖孢镰刀菌防卫反应,通过参与 JA/SA 介导的信号传导途径,诱导防卫相关基因的表达。黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) *CsWRKY10* 基因的过表达促进了黄瓜灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 孢子的萌发和菌丝体的伸长,抑制了 JA 介导的抗性信号通路,对黄瓜灰霉菌抗性产生负调节作用<sup>[72]</sup>。Higashi 等<sup>[73]</sup>研究了拟南芥中鞭毛蛋白诱导的 WRKY41 转录因子对防御信号转导的调节, *AtWRKY41* 过表达的拟南芥组成性表达 *PR5* 基因,但抑制茉莉酸甲酯诱导的拟南芥植物防御素 1.2 (*PDF1.2*) 基因表达<sup>[74]</sup>,表明 WRKY41 可能是水杨酸和茉莉酸途径的关键调节因子。这些基因在胁迫或非胁迫条件下对提高不同植物的产量和质量具有重要作用<sup>[75]</sup>。

### 3 总结与展望

WRKY 转录因子在植物激素 ABA、SA 和 JA 信号转导中的调控机制已被广泛研究。WRKY 转录因子在 ABA 信号转导途径中可以与 ABA 生物合成关键酶相互作用以调控植物种子萌发及幼苗生长,也可以与特定的转录因子结合形成转录模块以调控 ABA 信号转导;WRKY 转录因子对 SA 信号转导的调控主要从 SA 的 ICS 途径、PAL 途径及结合特定的顺式作用元件的方式进行;WRKY 转录因子调控 JA 信号转导主要通过 JA 生物合成基因及其中间产物相互作用,以调控植物叶片的衰老及对外源微生物的抵御能力。目前对于 WRKY 转录因子在植物激素信号传导途径中的作用仅限于 WRKY 转录因子

对单一激素的研究,而一些转录因子同时对多个激素的胁迫均有响应;植物激素信号转导的调控机制高度复杂,一些 WRKY 转录因子在多种植物激素信号转导中的调控机制仍不清晰。WRKY 转录因子在植物激素信号转导中的调控机制大多是利用转录因子自身的 WRKY 结构域与下游靶基因的 W-box 特异性结合,看似同样或类似的调控却表现出完全相反的结果,因此解析其复杂的调控机制及其在植物激素信号转导过程的交互作用,对于增强植物抗逆性研究及明确 WRKY 转录因子在植物激素信号转导途径的作用具有重要的意义。

### 参考文献:

- [1] 王计平,史华平,毛雪,等. 转录因子网络与植物对环境胁迫的影响[J]. 应用生态学报,2006,9:1740-1746.
- [2] 曾焱明,胡广,贾培,等. 棉花 WRKY7 基因克隆及其对黄萎病抗性分析[J]. 华北农学报,2022,37(6):191-200.
- [3] 张洁,姜长岳,王跃进. 中国野生毛葡萄转录因子 VqWRKY6 与 VqbZIP1 互作调控抗白粉病功能分析[J]. 中国农业科学,2022,55(23):4626-4639.
- [4] WANG W J, LI T, CHEN Q, et al. Transcription factor CsWRKY65 participates in the establishment of disease resistance of citrus fruits to *penicillium digitatum*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(20):5671-5682.
- [5] 史先飞,高宇,黄旭升,等. 油莎豆 CeWRKY 转录因子响应非生物胁迫的功能表征[J]. 草业学报,2023, 32(8):186-201.
- [6] ZHOU Q Y, TIAN A G, ZOU H F, et al. Soybean WRKY-type transcription factor genes, *GmWRKY13*, *GmWRKY21*, and *GmWRKY54*, confer differential tolerance to abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. Plant Biotechnology Journal, 2008, 6(5):486-503.
- [7] 项争,蔡兼,谌殷蕾,等. 毛白杨抗病相关转录因子基因 *Pt-WRKY1* 的表达特性分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2014, 33(4):853-859.
- [8] 洪克前,谷会,陈丽. 香蕉 MaWRKY1 转录因子在果实和幼苗诱导抗冷性中表达分析[J]. 热带作物学报,2021, 42(2):303-309.
- [9] LU Y, LIU Z Q, XU Y H, et al. Auto- and cross-repression of three *Arabidopsis* WRKY transcription factors WRKY18, WRKY40, and WRKY60 negatively involved in ABA signaling[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2013, 32(2):399-416.
- [10] ULLAH A, SUN H, HAKIM X, et al. A novel cotton WRKY-gene, *GhWRKY6-like*, improves salt tolerance by activating the ABA signaling pathway and scavenging of reactive oxygen species[J]. Physiologia Plantarum, 2018, 162:439-454.
- [11] 李静. 棉花 GhWRKY44 基因的分离及其功能分析[D]. 泰安:山东农业大学,2014.
- [12] 王其娟,陈利钢,余迪求. 过表达 AtWRKY71 影响植物对病原菌 *Pseudomonas syringae* 的抗性[J]. 植物分类与资源学报,2015, 37(5):577-585.
- [13] LI J, BRADER G, PALVA E T. The WRKY70 transcription factor: a node of convergence for jasmonate-mediated and salicylate-mediated signals in plant defense. [J]. The Plant Cell Online, 2004, 16(2):319-331.
- [14] WANG Z, LIU L, SU H, et al. Jasmonate and aluminum crosstalk in tomato: identification and expression analysis of WRKYs and ALMTs during JA/Al-regulated root growth[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 154:409-418.
- [15] 彭喜旭,胡耀军,唐新科,等. 茉莉酸和真菌病原诱导的水稻 WRKY30 转录因子基因的分离及表达特征[J]. 中国农业科学,2011, 44(12):2454-2461.
- [16] 王丽芳,于涌颀,杜希华,等. 茉莉酸等 3 种因素刺激番茄 *LeWRKY1* 的表达特征分析[J]. 中国农学通报,2010, 26(23):73-76.
- [17] RUSHTON P J, MACDONALD H, HUTTLY A K, et al. Members of a new family of DNA-binding proteins bind to a conserved cis-element in the promoters of *alpha-Amy2* genes[J]. Plant Molecular Biology, 1995, 29(4):691-702.
- [18] JIANG J, MA S, YE N, et al. WRKY transcription factors in plant responses to stresses[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2017, 59:86-101.
- [19] 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.
- [20] WANG J N, LIN Y L, ZHU Q J, et al. NMR assignments and characterization of the DNA-binding domain of *Arabidopsis* transcription factor WRKY11[J]. Magnetic Resonance Letters, 2021, 1(2):112-120.
- [21] PANDEY B, GROVER A, SHARMA P. Molecular dynamics simulations revealed structural differences among WRKY domain-DNA interaction in barley (*Hordeum vulgare*) [J]. BMC Genomics, 2018, 19(1):132.
- [22] MAEO K, HAYASHI S, KOJIMA-SUZUKI H, et al. Role of conserved residues of the WRKY domain in the DNA-binding of tobacco WRKY family proteins[J]. Bioscience, Biotechnology and Biochemistry, 2001, 65(11):2428-2436.
- [23] HUANG S, GAO Y, LIU J, et al. Genome-wide analysis of WRKY transcription factors in *Solanum lycopersicum* [J]. Molecular Genetics and Genomic, 2012, 287:495-513.
- [24] XIE Z, ZHANG Z L, ZOU X, et al. Annotations and functional analyses of the rice WRKY gene superfamily reveal positive and negative regulators of abscisic acid signaling in aleurone cells[J]. Plant Physiology, 2004, 137(1):176-189.
- [25] VERK V, MARCEL C, PAPPALOANNOU D, et al. A novel WRKY transcription factor is required for induction of PR-1a gene expression by salicylic acid and bacterial elicitors[J]. Plant Physiology, 2008, 146:1983-1995.
- [26] CHEN X, LI C, WANG H, et al. WRKY transcription factors: evolution, binding, and action[J]. Phytopathology Research, 2019, 1:1-15.
- [27] 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[J]. Molecular and General Genetics, 1994, 244(6):563-571.

- [28] CHEN F, HU Y, VANNOZZI A, et al. The WRKY transcription factor family in model plants and crops [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2017, 36(5-6): 311-335.
- [29] BI C, XU Y, YE Q, et al. Genome-wide identification and characterization of WRKY gene family in *Salix suchowensis* [J]. Peer J Computer Science, 2016, 4(9): e2437.
- [30] WU K L, GUO Z J, WANG H H, et al. The WRKY family of transcription factors in rice and *Arabidopsis* and their origins[J]. DNA Research, 2005, 12(1): 9-26.
- [31] WANG Z, ZHU Y, WANG L, et al. A WRKY transcription factor participates in dehydration tolerance in *Boea hygrometrica* by binding to the W-box elements of the galactinol synthase (*BhGolSI*) promoter[J]. Planta, 2009, 230: 1155-1166.
- [32] ZHANG Y J, WANG L J. The WRKY transcription factor superfamily: its origin in eukaryotes and expansion in plants[J]. BMC Evolutionary Biology, 2005, 5(1): 1-12.
- [33] RUSHTON P J, IMRE E S, PATRICIAR, et al. WRKY transcription factors[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(5): 247-258.
- [34] PHUKAN U J, GAJENDRA S J, RAKESH K S. WRKY transcription factors: molecular regulation and stress responses in plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 760.
- [35] RINERSON C I, RABARA R C, TRIPATHI P, et al. The evolution of WRKY transcription factors[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15(1): 1-18.
- [36] HUANG S Z, HU L J, ZHANG S H, et al. Rice *OsWRKY50* mediates ABA-dependent seed germination and seedling growth, and ABA-independent salt stress tolerance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(16): 8625.
- [37] LIM C, KANG K, SHIMY, et al. Inactivating transcription factor *OsWRKY5* enhances drought tolerance through abscisic acid signaling pathways [J]. Plant Physiology, 2021, 188(4): 1900-1916.
- [38] WANG J Y, WANG L J, YAN Y, et al. *GhWRKY21* regulates ABA-mediated drought tolerance by fine-tuning the expression of *GhHAB* in cotton[J]. Plant Cell Reports, 2021, 40(11): 2135-2150.
- [39] YAN H R, JIA H H, CHEN X B, et al. The cotton WRKY transcription factor *GhWRKY17* functions in drought and salt Stress in transgenic *Nicotiana benthamiana* through ABA signaling and the modulation of reactive oxygen species production[J]. Plant and Cell Physiology, 2014, 55(12): 2060-2076.
- [40] SONG Y S, ZHENG H X, SUI Y, et al. *SbWRKY55* regulates sorghum response to saline environment by its dual role in abscisic acid signaling[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135: 2609-2625.
- [41] WANG T J, HUANG S Z, ZHANG A, et al. JM17-WRKY40 and HY5-ABI5 modules regulate the expression of ABA-responsive genes in *Arabidopsis* [J]. The New Phytologist, 2021, 230(2): 567-584.
- [42] SHANG Y, YAN L, LIU Z Q, et al. The Mg-chelatase H subunit of *Arabidopsis* antagonizes a group of WRKY transcription repressors to relieve ABA-responsive genes of inhibition[J]. The Plant Cell, 2010, 22(6): 1909-1935.
- [43] ZHANG D Y, LI J N, NIU XX, et al. *GhANN1* modulates the salinity tolerance by regulating ABA biosynthesis, ion homeostasis and phenylpropanoid pathway in cotton[J]. Environmental and Experimental Botany, 2021, 185 (Pii): 104427.
- [44] CHEN H, LAI Z, SHI J, et al. Roles of *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40 and WRKY60 transcription factors in plant responses to abscisic acid and abiotic stress[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 281.
- [45] XIE Z, RUAS P, SHENQ J. Regulatory networks of the phytohormone abscisic acid[J]. Vitamins & Hormones, 2005, 72: 235-269.
- [46] 孙淑豪, 余迪求. WRKY 转录因子家族调控植物逆境胁迫响应[J]. 生物技术通报, 2016, 32(10): 66-76.
- [47] WANG D, CHEN Q, CHEN W, et al. A WRKY transcription factor, *EjWRKY17*, from *Eriobotrya japonica* enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 5593.
- [48] 夏燕, 王丹, 刘新亚, 等. 枇杷抗旱相关的 *EjWRKY17* 基因及其编码蛋白与应用: CN113214371A[P]. 2023-07-26.
- [49] WANG Y, SHU Z, WANG W, et al. *CsWRKY2*, a novel WRKY gene from *Camellia sinensis*, is involved in cold and drought stress responses [J]. Biologia Plantarum, 2016, 60(3): 1-9.
- [50] ZHANG H, ZHANG L, JI Y, et al. *Arabidopsis* sigma factor binding protein1 (SIB1) and SIB2 inhibit WRKY75 function in abscisic acid-mediated leaf senescence and seed germination [J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73 (1): 182-196.
- [51] AHMAD R, LIU Y T, WANG T J, et al. GOLDEN2-LIKE transcription factors regulate *WRKY40* expression in response to abscisic acid[J]. Plant Physiology, 2019, 179: 1844-1860.
- [52] VERBERNE M C, MULJONO R A B, Verpoorte R. Salicylic acid biosynthesis[J]. New Comprehensive Biochemistry, 1999, 33(8): 295-312.
- [53] ÜLKER B, MUKHTAR M S, SOMSSICH I E. The WRKY70 transcription factor of *Arabidopsis* influences both the plant senescence and defense signaling pathways[J]. Planta, 2007, 226(1): 125-137.
- [54] van VERK M C, JOHN F B, HUUB J M L. WRKY transcription factors involved in activation of SA biosynthesis genes[J]. BMC Plant Biology, 2011, 11(1): 89-89.
- [55] LI J, BRADER G, PALVA E T. The WRKY70 transcription factor: a node of convergence for jasmonate-mediated and salicylate-mediated signals in plant defense[J]. The Plant Cell Online, 2004, 16(2): 319-331.
- [56] JIANG Y, ZHENG W, LI J, et al. *NbWRKY40* positively regulates the response of *Nicotiana benthamiana* to tomato Mosaic Virus via salicylic acid signaling[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 11: 603518.
- [57] ZHANG Y, ZHOU Y, ZHANG D, et al. *PtWRKY75* overexpression reduces stomatal aperture and improves drought tolerance by salicylic acid-induced reactive oxygen species accumulation in poplar [J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 176(3): 104117.
- [58] 徐晓美, 李颖, 衡周, 等. 响应辣椒疫霉菌诱导的 *CaWRKY*

- 转录因子筛选及其信号通路分析[J]. 中国农学通报, 2022, 38(32): 22-31.
- [59] LIU S, ZHANG Q, GUAN C, et al. Transcription factor WRKY14 mediates resistance of tea plants (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) to blister blight[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2021, 115: 101667.
- [60] BI M, LI X, YAN X, et al. Chrysanthemum WRKY15-1 promotes resistance to *Puccinia horiana* Henn. via the salicylic acid signaling pathway[J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 160-170.
- [61] 陈永萍, 何水林, 刘志钦, 等. 油菜 *PsWRKY33* 基因启动子的克隆与表达分析[J]. 福建农业学报, 2022, 37(2): 170-177.
- [62] SHAN D Q, WANG C Y, ZHENG X D, et al. MKK4-MPK3-WRKY17-mediated salicylic acid degradation increases susceptibility to *Glomerella* leaf spot in apple[J]. *Plant Physiology*, 2021, 2(2): 1202-1219.
- [63] ZHANG D Y, ZHU Z, GAO J, et al. The NPR1-WRKY46-WRKY6 signaling cascade mediates probenazole/salicylic acid-elicited leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(5): 924-936.
- [64] PAN S, ZHANG S J, LI Y J, et al. Over-expression of SlWRKY46 in tomato plants increases susceptibility to *Botrytis cinerea* by modulating ROS homeostasis and SA and JA signaling pathways [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166: 1-9.
- [65] HE Y H, FUKUSHIGE H, GANS H. Evidence supporting a role of jasmonic acid in *Arabidopsis* leaf senescence[J]. *Plant Physiology*, 2002, 128(3): 876-884.
- [66] ZHANG Y, JI T T, LI T T, et al. Jasmonic acid promotes leaf senescence through MYC2-mediated repression of CATALASE2 expression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Science*, 2020, 299: 110604.
- [67] MARCHIVE CHLOË, LÉON CÉLINE, CHRISTIAN K, et al. Over-expression of *VvWRKY1* in grapevines induces expression of jasmonic acid pathway-related genes and confers higher tolerance to the downy mildew [J]. *The Public Library of Science*, 2013, 8(1): e54185.
- [68] ZHAO M, ZHANG X, LIU Y, et al. A WRKY transcription factor, TaWRKY42-B, facilitates initiation of leaf senescence by promoting jasmonic acid biosynthesis [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 1-22.
- [69] JIANG Y, LIANG G, YANG S, et al. *Arabidopsis* WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid- and auxin-mediated signaling in jasmonic acid-induced leaf senescence [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(1): 230-245.
- [70] 郭志英, 李卿, 吴循循, 等. 马蓝 WRKY 转录因子家族生物信息学及表达特征分析 [J]. 药学报, 2022, 57(9): 2864-2875.
- [71] 王自娥, 邓婕, 梁婷婷, 等. 岷江百合 WRKY 转录因子基因的克隆与功能分析 [J]. 西北植物学报, 2021, 41(12): 1983-1993.
- [72] LIU M, ZHANG Q, WANG C, et al. CsWRKY10 mediates defence responses to *Botrytis cinerea* infection in *Cucumis sativus* [J]. *Plant Science*, 2020, 300: 110640.
- [73] HIGASHI K, ISHIGA Y, INAGAKI Y, et al. Modulation of defense signal transduction by flagellin-induced WRKY41 transcription factor in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2008, 279(3): 303-312.
- [74] WONG L J, LEE N C. Utility of oligonucleotide array-based CGH for detection of intragenic deletions [J]. *Meeting of the Society-for-inherited-metabolic-disorders*, 2008, 93(3): 265.
- [75] AHMAD P, RASOOL S, GUL A, et al. Jasmonates: multi-functional roles in stress tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 813.

## Role of WRKY Transcription Factors in Plant Hormone ABA, SA and JA Signal Transduction

DENG Jiangxia, ZHANG Guoliang, LI Bianhao, HUANG Zhiwei, ZHAO Hongliang, ZHANG Ye

(School of Life Science and Food Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223003, China)

**Abstract:** WRKY transcription factors are one of the largest gene family in plants. They are involved in plant response to biotic stress and abiotic stress and regulates the expression of corresponding genes. Some studies have shown that the signal transduction of ABA, SA, and JA were regulated by WRKY transcription factors. In order to gain a detailed understanding of the regulatory mechanisms of WRKY transcription factors in various plant hormone signal transduction pathways. This article focused on the positive and negative regulation of the ABA signal transduction pathway by WRKY transcription factors. The three regulatory modes of WRKY transcription factor on SA signal transduction - ICS pathway, PAL pathway, and binding cis acting elements. A review was presented on the two regulatory mechanisms of WRKY transcription factors on JA signal transduction: regulating JA biosynthesis genes and MYC2 mediated JA signaling pathways, with a view provide reference for further research on the regulatory mechanisms of WRKY transcription factors in complex plant hormone signal transduction processes.

**Keywords:** WRKY transcription factor; ABA; SA; JA