



水稻-病原互作中的重要角色: WRKY 类转录因子

成洪涛, 王石平*

华中农业大学生命科学技术学院, 作物遗传改良国家重点实验室, 国家植物基因研究中心(武汉), 武汉 430070

* 联系人, E-mail: swang@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2014-05-10; 接受日期: 2014-06-15

国家自然科学基金重点项目(批准号: 31330062)资助

doi: 10.1360/052014-97

摘要 植物在与病原的长期斗争中, 发展了一套复杂、但是高效的防御体系. 多基因参与调控这一防御体系, 而转录因子在这些基因的表达过程中发挥重要调控作用. 近年研究揭示, WRKY 类转录因子或是作为转录激活子, 或是作为转录抑制子, 在水稻应对病原侵害的反应过程中扮演重要角色. 本文综述了水稻 WRKY 转录因子在抗病反应中所起的作用、发挥功能的作用方式、介导的信号转导路径和调控机制等, 为更深入研究水稻 WRKY 基因家族的功能, 阐明水稻抗病信号转导路径提供一些思路.

关键词

病害
防卫反应
水稻
WRKY
信号转导
转录因子

植物在生长发育过程中, 经常受到各种病原(如细菌、真菌、病毒、线虫等)的侵袭, 造成病害. 为了能够生存与繁衍后代, 植物在与病害漫长而频繁的攻防战中, 发展进化出了一套复杂、精巧、高效的防御体系. 植物免疫或抗病(在农业生产中更倾向于使用后者)分为多种类型. 在遗传学水平上, 根据免疫的强度和速度, 可分为质量抗性和数量抗性. 质量抗性可由单个主效抗病(major disease resistance, MR)基因调控, 抗性水平高, 速度快, 但是一般有病原生理小种特异性^[1]. 数量抗性由多个基因或数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)调控, 一般抗性水平较低, 但是通常具有广谱和持久抗性^[2]. 在分子水平上, 植物免疫可分为病原相关分子模式/植物来源损伤相关分子模式(pathogen-associated molecular pattern/plant-derived damage-associated molecular pattern, PAMP)诱导的免疫(PAMP-triggered immunity, PTI)和效应子诱导的免疫(effector-triggered immunity,

ETI)^[3]. PTI 由位于细胞膜的模式识别受体(pattern recognition receptor, PRR)类蛋白激活, 它一般抗性水平低, 无病原种类或病原生理小种特异性, 故这类抗性又被称为基础抗性^[4]. 目前已经报道的 PRR 类蛋白主要是受体蛋白激酶和无激酶活性的受体类蛋白^[5]. ETI 由位于细胞质中的核苷酸结合-富亮氨酸重复(leucine-rich repeat, LRR)类抗病或 R(disease resistance)蛋白激活, 一般抗性水平高, 但是具有病原生理小种特异性, 故这类抗性又被称为基因-对-基因抗性(gene-for-gene resistance)或病原特异性抗病反应. 但是也有抗性水平高和有病原生理小种特异性的 PTI 以及抗性水平低的 ETI^[5]. 所以调控质量抗性的 MR 基因既可以是激活 ETI 的 R 类基因, 也可以是激活 PTI 的 PRR 类基因^[1]. 不论是哪一种类型的免疫, 都要激活一系列防卫相关基因来抵抗病原对宿主的侵害. 转录因子是调控防卫基因表达的重要调节因子^[6,7]. WRKY 蛋白作为植物所特有的转录因子, 在

引用格式: 成洪涛, 王石平. 水稻-病原互作中的重要角色: WRKY 类转录因子. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 784–793

Cheng H T, Wang S P. WRKY-type transcription factors: a significant factor in rice-pathogen interactions. SCIENTIA SINICA Vitae, 2014, 44: 784–793, doi: 10.1360/052014-97

植物-病原互作中也发挥作用^[8,9]. 不断积累的信息提示, WRKY 转录因子在水稻(*Oryza sativa* L.)与细菌和真菌病原互作过程中都扮演重要角色.

1 WRKY 转录因子的结构特征和分类

WRKY 蛋白属于大的蛋白质家族, 存在于不同植物物种中, 都包含 1~3 种保守的模体, 从而使不同物种中的 WRKY 蛋白的分类和命名相对一致.

1.1 WRKY 转录因子的基本结构和它结合的顺式调控元件的特征

WRKY 转录因子的命名主要来源于它的一个显著的特点: 4 个连续保守的氨基酸“WRKY”. WRKY 转录因子通常含有 1 或 2 个保守 WRKY 模体. 这种模体除了经典的 WRKYGQK 外, 还包括一些变体. 这种变化主要集中在 R, K, G, Q 残基, 而且比较拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)和水稻的 WRKY 蛋白序列可以发现, WRKYGKK 和 WRKYGEK 是水稻 WRKY 蛋白的 2 种主要的变体^[10,11]. 除此之外, 水稻 WRKY 蛋白的 WRKY 模体也包含一些不典型的变体, 如 WKYGGQK, WRKYSEK 和 WIKYGGQK 等^[11,12]. 另外, WRKY 蛋白还有保守的 C₂H₂ 或 C₂HC 类型的锌指模体. 由 WRKY 模体和锌指模体共同组成的 WRKY DNA 结合结构域通常包含 60 个氨基酸^[13]. Yamasaki 等人^[14]采用核磁共振的方法, 解析了拟南芥 WRKY4 蛋白的羧基端 WRKY DNA 结合结构域的结构; 它包括 1 个四链的 β -折叠, 1 个包含着锌原子的半胱氨酸/组氨酸残基在 β -折叠的一端, WRKYGQK 模体则位于 β -折叠的氨基端; WRKY 模体通过一个甘氨酸残基与 β -折叠序列的中部结合, 这种结构有助于色氨酸残基参与的疏水作用以及 β -折叠的稳定性, 同时借助此结构便于 WRKY 蛋白进入 DNA 的沟中与靶序列作用.

WRKY 转录因子的另一个特征就是通过结合到 W 盒(C/TTGACT/C)^[8]或类 W 盒(TTGAC, TTGACA, TGACC/T)顺式调控元件上激活或抑制基因表达^[13,15,16]. W 盒和类 W 盒的侧翼序列也影响 WRKY 蛋白的结合^[17]. 另外, WRKY 蛋白也可以结合到其他的一些非 W 盒和非类 W 盒的顺式调控元件上. 如大麦(*Hordeum vulgare* L.)中的 WKRY 蛋白 SUSIBA2 (sugar signaling in barley)除了可以结合在 W 盒上, 还

可以结合糖响应原件(AAACTAAGAAAGACCG-ATGGAAAA, AATACCAAAAAATAATAATAAAA, CGAAAAAATAAGAAAATGAAAT; 核心序列为 AA/TAA)上^[18]; 水稻 WRKY13 除了可以结合在 W 和类 W 盒上, 还可以结合到病原响应原件 PRE4 (pathogen-responsive cis-element 4; TACTGCGC-TTAGT) 上^[19,20]; 烟草(*Nicotiana tabacum* L.) WRKY12 蛋白可以结合到顺式元件 TTTTCCAC 上^[21].

1.2 水稻 WRKY 转录因子的分类

WRKY 蛋白的分类基于 WRKY 模体的数目和锌指模体的特点^[10,13]. 第 I 类 WRKY 蛋白含有 2 个 WRKY 模体和 2 个 C₂H₂ 锌指模体; 第 II 类含有一个 WRKY 模体和一个 C₂H₂ 锌指模体; 第 III 类含有一个 WRKY 模体和一个 C₂HC 锌指模体. 根据进化的关系, 第 II 类的 WRKY 蛋白又可以进一步分为亚类^[13]. 水稻中的 WRKY 蛋白分类基本遵循这一原则(图 1). 但是, 水稻中有些 WRKY 蛋白没有或没有完整的锌指模体(C₂XX, “X”代表任意氨基酸); 这类 WRKY 蛋白被归入第 IV 类^[10,12]. 另外, 根据水稻中第 I 类和第 IV 类成员的锌指模体的不同, 又可以进一步分为 a 和 b 2 个亚类; I a 成员含有 2 个 WRKY 模体和 2 个 C₂H₂ 锌指模体, I b 成员含有 2 个 WRKY 模体和 2 个 C₂HC 锌指模体; IVa 成员含有 C₂XX, IVb 成员缺少锌指模体^[10,12].

1.3 水稻 WRKY 转录因子的命名

水稻 WRKY 家族在粳稻中至少有 98 个成员, 在籼稻中至少有 102 个成员^[10]. 由于不同研究小组先后预测的水稻基因组中 WRKY 基因的数目不同, 造成对水稻 WRKY 基因编号较混乱, 导致同一个 WRKY

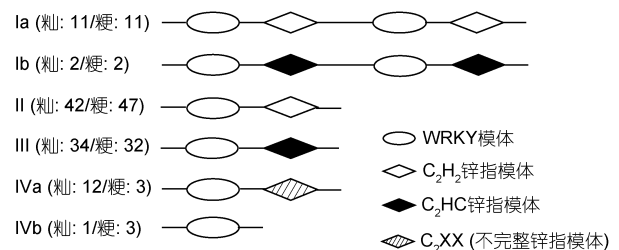


图 1 水稻 WRKY 蛋白家族的成员分为 4 (I~IV) 大类
括号中的数字为各类成员在籼稻和粳稻中的数量

基因在不同的文献中有不同的编号. 此前主要有 4 类命名方法^[10,11,22,23]. 最近, 相关研究人员重新命名了水稻 *WRKY* 基因, 根据最新的水稻基因组的序列进行统一编号, 将水稻 *WRKY* 基因从 1 编号至 125^[24]. 本文将采用这个统一编号.

2 调控水稻-病原互作的 *WRKY* 转录因子

目前, 水稻 *WRKY* 家族中至少 1/13 的成员被证实参与调控水稻应对细菌性和真菌性病原的侵害. 而间接信息提示, 可能还有更多 *WRKY* 蛋白也调控水稻-病原的互作.

2.1 增强水稻抗病反应的 *WRKY* 转录因子

至少有 9 个水稻 *WRKY* 基因被证实促进水稻的抗病反应(图 2). 这些基因编码的 *WRKY30* 和 *WRKY53* 的分类属于 Ia 类; *WRKY71* 属于 IIa 类; *WRKY13* 属于 II d 类; *WRKY22*, *WRKY55/WRKY31* (之前的文献曾将其命名为 *WRKY31*^[25]), *WRKY45*, *WRKY47*, *WRKY104/WRKY89* (之前的文献曾将其命名为 *WRKY89*^[26]) 属于 III 类. 在这 9 个基因中, 对 *WRKY13* 和 *WRKY45* 基因的功能研究更深入.

超量表达 *WRKY13* 的转基因水稻增强了对细菌性病害——白叶枯病和真菌性病害——稻瘟病的抗性^[27,28]. 根据抗性分类, *WRKY13* 是一个对白叶枯病和稻瘟病都有作用的微效(在分类群体中对抗性的贡

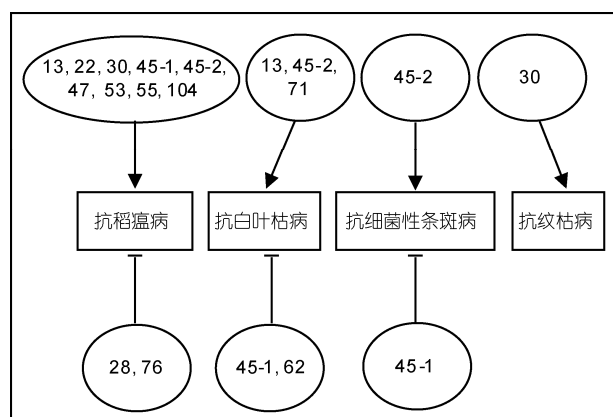


图2 已报道的调控水稻-病原互作的水稻 *WRKY* 转录因子
数字代表 *WRKY* 转录因子的编号, 其中 *WRKY55* 在之前的文献中曾将其命名为 *WRKY31*^[25], *WRKY104* 在之前的文献中曾将其命名为 *WRKY89*^[26]. 箭头代表增强水稻抗病反应, “T”型线条代表抑制水稻抗病反应

献率小于 10%)抗病 QTL, 参与调控数量抗性^[29]. 但是, 在携带抗白叶枯病 *MR* 基因 *Xa3/Xa26* 的水稻品种中抑制 *WRKY13* 表达, 转基因水稻对白叶枯病的抗性水平降低, 说明 *WRKY13* 在 *Xa3/Xa26* 启动的质量抗性信号转导路径的下游发挥作用^[28,30]. *Xa3/Xa26* 编码 LRR 受体激酶类细胞膜蛋白^[31], 这类蛋白属于 PRR 范畴. 但是 *Xa3/Xa26* 是否调控 PTI 还不清楚. *WRKY13* 是一个转录抑制子, 它不仅可以抑制其他基因表达, 也可以调控其自身基因表达. *WRKY13* 通过结合到其自身基因启动子的互补 DNA 链的类 W 盒 (TTGAC) 或该类 W 盒的互补链 (GTCAA) 上抑制其自身基因表达. 在没有病原侵染时, *WRKY13* 结合在 TTGAC 或 GTCAA 元件上的程度高, 而感染病原后, 这种结合水平减弱, 说明 *WRKY13* 通过自我转录抑制, 使其基因在没有病原侵染时维持在低表达水平^[20]. 另外, 在水稻抗病反应中, *WRKY13* 还特异性地结合在其自身启动子的一个非 W 和非类 W 盒的 PRE4 (TACTGCGCTTAGT) 元件上, 可能通过与其他蛋白互作, 激活其自身基因表达^[19,20].

WRKY45 位点至少有 2 种等位基因——*WRKY45-1* 和 *WRKY45-2*, 它们编码的蛋白有 10 个氨基酸的差别^[32]. *WRKY45-1* (之前的文献曾将其命名为 *WRKY45*^[33]) 是一个转录激活子^[33]. 分别超量表达这对等位基因, 增强水稻对稻瘟病的抗性^[32,33]. 超量表达 *WRKY45-2* 还可以增强水稻对白叶枯病和细菌性条斑病的抗性^[32]. 在携带 *Xa3/Xa26* 基因的水稻品种中抑制 *WRKY45-2* 表达, 转基因水稻对白叶枯病的抗性水平降低, 说明 *WRKY45-2* 和 *WRKY13* 一样, 也在 *Xa3/Xa26* 启动的信号转导路径的下游发挥作用^[32]. 采用染色质免疫共沉淀技术分析证实 *WRKY13* 可以结合在 *WRKY45-2* 的启动子上; 抑制 *WRKY13*, *WRKY45-2* 表达增强, 说明 *WRKY13* 可能直接抑制 *WRKY45-2* 表达, 在 *Xa3/Xa26* 启动的抗病信号转导路径上它们是上下游关系^[30,32].

WRKY71 是转录抑制子^[34]. 超量表达 *WRKY71* 增强水稻对白叶枯病的抗性^[35]. 超量表达 *WRKY22*, *WRKY30*, *WRKY47*, *WRKY53*, *WRKY104/WRKY89* 或 *WRKY55/WRKY31* 的转基因水稻对稻瘟病的抗性增强^[25,26,36-39]. 但是, 抑制 *WRKY55/WRKY31* 的表达的水稻对稻瘟病的抗性没有变化^[25], 说明 *WRKY55/WRKY31* 可能有功能冗余, *WRKY* 家族的其他成员可以顶替它的功能. 另外, 超量表达 *WRKY30* 的转基因

水稻同时提高了对稻瘟病和纹枯病的抗性^[37].

2.2 负调控抗病反应的水稻 WRKY 转录因子

至少有 4 个水稻 WRKY 基因被证实负向调控水稻抗病反应(图 2). 这些基因编码的 WRKY28, WRKY62 和 WRKY76 分类属于 IIa 类, WRKY45-1 属于 III 类. 超量表达 WRKY62 使不含 MR 基因的水稻更易感白叶枯病, 使携带 MR 基因 Xa21 的水稻对白叶枯病抗性水平降低, 说明 WRKY62 既负向调控基础抗性, 又是 Xa21 介导的质量抗性的负调控因子^[40]. Xa21 和 Xa3/Xa26 一样, 也是属于 PRR 类的 LRR 受体激酶^[41], 但是它是否调控 PTI 还有待证实.

WRKY45-1 虽然正向调控抗稻瘟病, 但是负向调控水稻抗白叶枯病和细菌性条斑病; 超量表达 WRKY45-1 基因组 DNA 的转基因水稻对白叶枯病和细菌性条斑病的感病性增强, 而 WRKY45-1 插入突变体水稻株系对这两种病害的抗性增强, 说明 WRKY45-1 负向调控水稻对细菌性病害的抗性^[32]. 但是, 超量表达 WRKY45-1 cDNA 的转基因水稻可以增强水稻对白叶枯病的抗性^[42]. 有意思的是, 在一个携带 WRKY45-1 和 WRKY45-2 的水稻分离群体中, WRKY45-1 是一个对白叶枯病的主效抗病 QTL(对抗性的贡献率 17%), 说明在复杂的抗病过程中, 通过 WRKY45-1 部分抑制水稻抵抗病原菌反应可能是平衡各种生理反应所必需的^[43]. 另外, 直接和间接实验证据都证明, 在水稻抗白叶枯病信号转导路径中, WRKY13 位于 WRKY45-1 的上游, WRKY13 通过结合在 WRKY45-1 启动子的类 W 盒(TTGAC 和 TGACT)上直接抑制其表达^[20,30].

WRKY28 和 WRKY76 都是转录抑制子, 超量表达 WRKY28 或 WRKY76 都使水稻更易感稻瘟病^[44,45]. 体外喷施稻壳酮可以降低植株体内和体外稻瘟菌的生长, 而抑制稻壳酮合成相关基因则增加了水稻对稻瘟菌的感病性^[46,47]. 超量表达 WRKY76 的转基因植株对稻瘟病的感病性增强, 可能至少部分是由于抑制了稻壳酮、樱花素等植物保卫素的积累^[45].

2.3 可能有更多的 WRKY 转录因子参与调控水稻-病原互作

基因表达分析发现, 许多水稻 WRKY 基因的表达都受到病原侵害的影响. 例如, 至少 31 个水稻 WRKY 基因受稻瘟病菌诱导, 除已知参与调控水稻抗

稻瘟病的 WRKY 基因(WRKY13, WRKY28, WRKY45, WRKY47, WRKY53, WRKY55/WRKY31, WRKY76 和 WRKY104/WRKY89)外, 还包括 WRKY7, WRKY10, WRKY11, WRKY19, WRKY20/WRKY40(之前的文献曾将其命名为 WRKY40^[48]), WRKY24, WRKY26, WRKY32, WRKY35/WRKY37(之前的文献曾将其命名为 WRKY37^[48]), WRKY58/WRKY112(之前的文献曾将其命名为 WRKY112^[48]), WRKY62, WRKY64, WRKY67, WRKY70, WRKY71, WRKY74, WRKY77, WRKY79/WRKY19(之前的文献曾将其命名为 WRKY19^[48]), WRKY81/WRKY84(之前的文献曾将其命名为 WRKY84^[49]), WRKY89/WRKY82(之前的文献曾将其命名为 WRKY82^[49]), WRKY94/WRKY83(之前的文献曾将其命名为 WRKY83^[49])和 WRKY96/WRKY85(之前的文献曾将其命名为 WRKY85^[49])^[38,48,49]. 白叶枯病菌也影响水稻 WRKY 基因表达. 除了已知促进水稻抗白叶枯病的 WRKY13, WRKY45-2 和 WRKY71 的表达被白叶枯病菌诱导外, 白叶枯病菌还诱导或抑制 WRKY10, WRKY14, WRKY24, WRKY42, WRKY51, WRKY68 和 WRKY74 的表达^[30]. 大量水稻 WRKY 基因的表达受不同病原菌的影响, 提示 WRKY 转录因子可能在水稻-病原互作的调控中扮演重要角色.

3 包含 WRKY 基因的水稻抗病信号转导路径

每个植物个体中都有多条抗病信号转导路径, 它们相互作用, 组成一个复杂的信号传递网络^[50,51]. 水杨酸、茉莉酸和乙烯是植物抗病信号转导路径上的重要信号分子^[51]. 水杨酸和茉莉酸/乙烯一般被认为分别在植物对活体营养型和坏死营养型病原菌抗性中起作用^[52,53]. 大部分的研究结果都表明, 水杨酸和茉莉酸/乙烯之间存在相互拮抗作用; 也有部分的研究表明, 水杨酸和茉莉酸/乙烯之间也存在协同作用^[50,51]. 除此之外, 生长素、脱落酸、细胞分裂素、赤霉素和油菜素内酯也被报道参与植物-病原互作的调控. 生长素、脱落酸和赤霉素在植物-病原互作中一般扮演负调控因子的作用, 而细胞分裂素和油菜素内酯则起正调控植物抗性的作用^[51,54-56]. 而 WRKY 蛋白在调控和平衡不同抗病信号转导路径的互作中发挥功能^[57].

3.1 调控水稻-病原互作的 WRKY 转录因子涉及的信号转导路径

通过分析水稻抗白叶枯病和感白叶枯病反应过程中体内激素含量变化, 推测在水稻抗白叶枯病反应中依赖于水杨酸的信号转导路径和依赖于茉莉酸的信号转导路径有拮抗作用; 但是, 在抗病过程中, 这 2 条信号转导路径似乎交替发挥功能^[58]. 激活 *WRKY13* 增强水稻对白叶枯病的抗性, 伴随着水杨酸含量升高和茉莉酸含量降低, 说明 *WRKY13* 介导的抗性可能需要激活水杨酸信号转导路径和抑制茉莉酸信号转导路径^[27,28]. 激活 *WRKY45-2* 增强水稻对白叶枯病的抗性只伴随着茉莉酸含量升高, 水杨酸含量无变化; 抑制 *WRKY45-1* 增强水稻对白叶枯病的抗性伴随着水杨酸和茉莉酸含量都升高. 说明这对等位基因在不同信号转导路径发挥功能, *WRKY45-2* 介导的抗性可能需要激活依赖于茉莉酸的信号转导路径, 而 *WRKY45-1* 可能在依赖于水杨酸和依赖于茉莉酸的信号转导路径中都抑制抗白叶枯病反应^[32]. 在抗白叶枯病信号转导路径中, *WRKY13* 位于 *WRKY45-1* 或 *WRKY45-2* 的上游^[20,32], 提示 *WRKY13* 和 *WRKY45* 可能是依赖于水杨酸和依赖于茉莉酸的信号转导路径交替调控水稻抗白叶枯病反应的调节因子. 在大麦糊粉层细胞中, 水稻 *WRKY71* 通过抑制 *OsGAMYB* 表达来阻碍赤霉素信号的转导^[59]. 赤霉素含量升高的水稻表现出对白叶枯病和稻瘟病更敏感, 而增强赤霉素的代谢或抑制赤霉素的合成的水稻增强对这两种病害的抗性^[59-61]. 这些结果表明, 赤霉素负向调控水稻对细菌和真菌类病害的反应. 因此, 进一步研究可以探索是否 *WRKY71* 介导的抗白叶枯病反应与抑制依赖于赤霉素的信号转导路径有关.

稻瘟病菌可以侵害水稻的各种组织^[62]. 外源施加水杨酸可以减少稻瘟病菌引起的叶瘟症状^[63]. 缺少水杨酸的转基因水稻更易感叶瘟和由根组织侵染的稻瘟病菌^[64,65]. 这些研究结果说明, 水杨酸在水稻抵抗从叶和根组织侵害的稻瘟病菌中发挥重要作用. 超量表达 *WRKY104/WRKY89* 增强水稻对稻瘟病的抗性伴随着水杨酸含量升高, 说明该 *WRKY* 蛋白可能通过激活了依赖于水杨酸的信号转导路径调控抗病反应^[26]. 但是, *WRKY30* 促进水稻对稻瘟病和纹枯病的抗性似乎是通过依赖于茉莉酸的信号转导路径^[37].

3.2 多个 WRKY 转录因子可以在同一条抗病信号转导路径发挥功能

除了上述在抗病反应中 *WRKY13* 直接抑制 *WRKY45* 表达外^[20,30], 其他证据也提示水稻的一条抗病信号转导路径可能有多个 *WRKY* 转录因子发挥功能. 如在水稻-白叶枯病菌互作过程中, *WRKY13* 至少还影响 *WRKY10*, *WRKY24* 和 *WRKY42* 表达; 超量表达 *WRKY13* 抑制 *WRKY24* 和 *WRKY42* 表达, 而激活 *WRKY10* 表达; 抑制 *WRKY13* 激活 *WRKY24* 和 *WRKY42* 表达, 但是抑制 *WRKY10* 表达^[30]. 虽然 *WRKY10*, *WRKY24* 和 *WRKY42* 是否调控水稻-病原互作尚不清楚, 因为 *WRKY13* 是转录抑制子, 而且 *WRKY13* 可与 *WRKY24* 和 *WRKY42* 启动子结合^[20,30], 这些结果提示, *WRKY13* 直接和间接调控这 3 个 *WRKY* 基因表达.

在水稻-白叶枯病菌互作中, *WRKY45-2* 也影响 *WRKY13* 表达; 超量表达 *WRKY45-2* 增强水稻对白叶枯病的抗性, 伴随 *WRKY13* 表达量升高; 而抑制 *WRKY45-2* 使水稻更感白叶枯病伴随 *WRKY13* 表达量降低; 说明在抗白叶枯病过程中, *WRKY45-2* 可能还反馈激活 *WRKY13* 表达^[32]. 另外, 苯并噻二唑诱导水稻抗稻瘟病, *WRKY45-1* 在苯并噻二唑诱导的抗病反应中扮演重要角色. 苯并噻二唑除了诱导 *WRKY45-1* 表达外, 还诱导作为抗病反应负调控因子的 *WRKY62* 和 *WRKY76* 的表达^[33], 提示在水稻-病原互作中 *WRKY45-1*, *WRKY62* 和 *WRKY76* 可能同一条信号转导路径中发挥功能. 其他研究结果也提示, 在抗病反应中 *WRKY45-1* 和 *WRKY62* 可能位于同一条信号转导路径, 水杨酸可以诱导 *WRKY45-1* 和 *WRKY62* 表达^[48].

NH1/OsNPR1 (*NPR1* homologue/rice non-expressor of pathogenesis-related genes 1) 正向调控水稻抗白叶枯病^[66]. 水稻抗白叶枯病反应初期伴随着 *PR1b* 被迅速诱导表达^[67]. 超量表达 *WRKY71* 增强水稻对白叶枯病的抗性, 伴随 *NH1/OsNPR1* 和 *PR1b* 表达增强, 说明在抗病信号传递过程中, *WRKY71* 可能在 *NH1/OsNPR1* 和 *PR1b* 的上游发挥功能^[35]. 超量表达 *WRKY12/WRKY03* (之前的文献曾将其命名为 *WRKY03*^[68]) 也可以诱导 *NH1/OsNPR1* 和 *PR1b* 表达增强^[68], 说明在抗病反应中, *WRKY71* 和 *WRKY12/WRKY03* 可能同一条信号转导路径上发挥作用, 但是还需要证明 *WRKY12/WRKY03* 是否参与调控水

稻-病原互作.

4 调控水稻-病原互作的 *WRKY* 基因在拟南芥中的同源基因

根据进化分析结果, 多数调控水稻-病原互作的水稻 *WRKY* 基因在拟南芥中的同源基因也调控拟南芥-病原的互作. 在正向调控水稻抗病反应的 8 个 *WRKY* 基因中, 至少 6 个基因在拟南芥中的同源基因也正向调控抗病反应. 例如, *WRKY13* 是拟南芥 *AtWRKY70* 的直系同源基因^[11,69]; *AtWRKY70* 和 *WRKY13* 一样也是通过激活依赖于水杨酸的信号转导路径和抑制依赖于茉莉酸的信号转导路径促进拟南芥的抗病反应^[70]. 水稻 *WRKY53* 在拟南芥中的直系同源基因是 *AtWRKY33*^[11,69]; 超量表达 *AtWRKY33* 的拟南芥增强了对坏死营养型真菌的抗性^[71]. *AtWRKY18* 是水稻 *WRKY71* 的直系同源基因^[11,69], 它增强拟南芥对细菌性病害的抗性^[72]. 水稻 *WRKY45*, *WRKY55/WRKY31* 和 *WRKY104/WRKY89* 的同源性高^[11], 它们可能来源于同一个祖先 *WRKY* 基因; *WRKY45* 在拟南芥中的直系同源基因是 *AtWRKY46*^[11,69]; 超量表达 *AtWRKY46* 的拟南芥对细菌性病害的抗性增强^[73].

在负向调控水稻抗病反应的 4 个 *WRKY* 基因中, 3 个基因在拟南芥中的同源基因也负向调控拟南芥的抗病反应. 例如, 水稻 *WRKY62* 和 *WRKY76* 在水稻 *WRKY* 基因中同源性最高, 它们在拟南芥中的同源基因是 *AtWRKY40*; 水稻 *WRKY28* 在拟南芥中的直系同源基因是 *AtWRKY60*^[11,69]. *AtWRKY18*, *AtWRKY40* 和 *AtWRKY60* 具有很高的同源性, 三者可以物理和功能上相互作用; *AtWRKY40* 或 *AtWRKY60* 与 *AtWRKY18* 共超量表达时削弱了 *AtWRKY18* 对病原的抗性, 而 *atwrky18atwrky40*, *atwrky18atwrky40* 和 *atwrky18atwrky40atwrky60* 双或三突变体则增强了植株抗性^[74].

这些研究结果提示, *WRKY* 转录因子调控宿主应对病原侵害的方式在水稻和拟南芥中可能高度保守. 因此, 如果知道水稻或拟南芥中的一个 *WRKY* 基因调控宿主-病原互作, 可以推测这个 *WRKY* 基因在拟南芥或水稻中的直系同源基因可能也参与调控宿主-病原互作以及调控方式(正向或反向调控抗病反

应). 水稻 *WRKY12/WRKY03* 正向调控抗病相关基因 *NH1/OsNPR1* 和 *PR1b* 所在的信号转导路径^[68]. *WRKY12/WRKY03* 在拟南芥中的直系同源基因是 *AtWRKY22*^[11,69]; 淹水能提高拟南芥的免疫反应, 而 *AtWRKY22* 促进这种免疫反应^[75]. 因此, 值得深入研究 *WRKY12/WRKY03* 是否也能促进水稻的免疫反应.

5 调控水稻-病原互作的 *WRKY* 转录因子也可以调控水稻的其他生理活动

与水稻-病原互作相关的 *WRKY* 基因的超量表达或表达被抑制的转基因水稻经常被观察到有其他性状的变化, 说明这些 *WRKY* 转录因子也参与调控水稻的其他生理活动. 这可能是因为一个转录因子通常会调控多个靶基因表达, 而有的靶基因又有多种功能.

5.1 调控水稻对非生物胁迫的反应

在已经鉴定的调控水稻-病原互作的 *WRKY* 基因中, 部分基因也调控水稻对非生物胁迫的反应. 而且这些既调控对生物胁迫反应又调控对非生物胁迫反应的 *WRKY* 基因中, 多数基因在调控水稻应对这两类胁迫中发挥相反作用, 提示如果利用这类 *WRKY* 基因改良水稻时需要综合考虑它们对其他性状的影响.

虽然激活 *WRKY13* 或 *WRKY45-2* 可以增强水稻的广谱抗性, 但是超量表达 *WRKY13* 或 *WRKY45-2* 的转基因水稻对高盐、冷害和干旱更敏感^[20,28,76]. 转录因子 *SNAC1*(STRESS-RESPONSIVE NAC 1)正向调控水稻对干旱和高盐的耐受能力^[77]. *WRKY13* 负向调控水稻抵抗干旱和高盐, 至少部分因为 *WRKY13* 蛋白通过结合在 *SNAC1* 启动子的类 W 盒(TTGACT)上, 抑制其表达^[20]. *WRKY45-1* 增强水稻对稻瘟病的抗性, 但是负向调控水稻对干旱和冷害的反应^[76]. *WRKY76* 也在调控水稻的生物和非生物胁迫反应中扮演着双重对立的角色, *WRKY76* 负向调控对稻瘟病的抗性, 但是超量表达 *WRKY76* 的水稻却增加了对冷害的耐受能力^[44]. *WRKY104/WRKY89* 是一个例外, 它既增强水稻对生物胁迫的抗性, 又增强水稻对非生物胁迫的耐受力, 超量表达 *WRKY104/WRKY89* 不仅增强了

对稻瘟病和白背飞虱(*Sogatella furcifera*)的抗性,同时还提高了对紫外照射的耐受性^[26]。

5.2 调控水稻的其他性状

至少 3 个调控水稻-病原互作的 *WRKY* 基因也影响水稻的发育。例如, *WRKY13* 除了调控生物和非生物胁迫外,超量表达 *WRKY13* 的转基因水稻的开花时间推迟了大约 7 天,而株高降低了大约 6 cm,说明 *WRKY13* 可能还参与调控营养和生殖发育^[28]。因此, *WRKY13* 是一个多效基因。 *WRKY55/WRKY31* 增强水稻对稻瘟病的抗性,但是超量表达 *WRKY55/WRKY31* 的转基因植株侧根数目减少,增强了生长素响应基因的表达,提示该基因可能通过调控依赖于生长素的信号转导路径影响根发育^[25]。 *WRKY104/WRKY89* 除了促进水稻对稻瘟病的抗性外,超量表达 *WRKY104/WRKY89* 的转基因植株表现出生长迟缓,以及由于茎的节间长度减小降低了株高,说明该基因可能也调控水稻的营养生长^[26]。

6 结论和展望

至少 12 个位点的 13 个 *WRKY* 基因参与调控水

稻与稻瘟病菌、白叶枯病菌、细菌性条斑病菌和纹枯病菌的互作。这些 *WRKY* 转录因子或是作为转录激活子或是抑制子,通过不同信号转导路径正向或负向调控水稻的抗病反应。多个 *WRKY* 蛋白也可以在同一条信号转导路径上调控水稻应对病原的侵害。基因表达分析揭示,可能还有更多 *WRKY* 基因参与调控水稻抗病反应,值得进一步鉴定和分析这些基因的功能。这些研究结果说明, *WRKY* 转录因子在水稻-病原互作中扮演重要角色。因此,深入研究这类转录因子在水稻-病原互作中的功能和调控对象,将有助于最终阐明水稻抗病的分子机理。

因为转录因子通常在抗病信号转导路径的中游发挥功能,在防卫反应中不需要参与直接识别病原物质,故不会因为病原的变异使其丧失调控宿主-病原互作的功能。因此, *WRKY* 基因可以作为水稻广谱和持久抗性改良的候选基因。但是,因为有些 *WRKY* 基因参与调控多种生理活动,利用这类基因改良水稻抗性需要综合考虑对其他性状的影响。可以利用病原特异诱导的或组织特异性的启动子调控 *WRKY* 基因表达,通过遗传转化技术利用 *WRKY* 基因改良水稻。

参考文献

- 1 Zhang H, Wang S. Rice versus *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*: a unique pathosystem. *Curr Opin Plant Biol*, 2013, 16: 188–195
- 2 Kou Y, Wang S. Broad-spectrum and durability: understanding of quantitative disease resistance. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13: 181–185
- 3 Jones J D, Dangl J L. The plant immune system. *Nature*, 2006, 444: 323–329
- 4 Thomma B P, Nurnberger T, Joosten M H. Of PAMPs and effectors: the blurred PTI-ETI dichotomy. *Plant Cell*, 2011, 23: 4–15
- 5 Monaghan J, Zipfel C. Plant pattern recognition receptor complexes at the plasma membrane. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15: 349–357
- 6 Singh K, Foley R C, Oñate-Sánchez L. Transcription factors in plant defense and stress responses. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5: 430–436
- 7 Eulgem T, Somssich I E. Networks of WRKY transcription factors in defense signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10: 366–371
- 8 Pandey S P, Somssich I E. The role of WRKY transcription factors in plant immunity. *Plant Physiol*, 2009, 150: 1648–1655
- 9 Agarwal P, Reddy M P, Chikara J. WRKY: its structure, evolutionary relationship, DNA-binding selectivity, role in stress tolerance and development of plants. *Mol Biol Rep*, 2011, 38: 3883–3896
- 10 Ross C A, Liu Y, Shen Q J. The *WRKY* gene family in rice (*Oryza sativa*). *J Int Plant Biol*, 2007, 49: 827–842
- 11 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: 9–26
- 12 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. *Plant Physiol*, 2005, 137: 176–189
- 13 Eulgem T, Rushton P J, Robatzek S, et al. The *WRKY* superfamily of plant transcription factors. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 199–206
- 14 Yamasaki K, Kigawa T, Inoue M, et al. Solution structure of an *Arabidopsis* *WRKY* DNA binding domain. *Plant Cell*, 2005, 17: 944–956
- 15 Ulker B, Somssich I E. *WRKY* transcription factors: from DNA binding towards biological function. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7: 491–498

- 16 Yuan T, Wang S. Pathogen-responsive *cis*-elements. In: Méridon J M, Ramawa K G, eds. Plant Defence: Biological Control. Heidelberg: Springer, 2012. 363–378
- 17 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: 81–92
- 18 Sun C, 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 *iso1* promoter. *Plant Cell*, 2003, 15: 2076–2092
- 19 Cai M, Qiu D, 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: 86–96
- 20 Xiao J, Cheng H, Li X, et al. Rice WRKY13 regulates crosstalk between abiotic and biotic stress signaling pathways by selective binding to different *cis*-elements. *Plant Physiol*, 2013, 163: 1868–1882
- 21 van Verk M C, Pappaioannou D, Neeleman L, et al. A novel WRKY transcription factor is required for induction of *PR-1a* gene expression by salicylic acid and bacterial elicitors. *Plant Physiol*, 2008, 146: 1983–1995
- 22 仇玉萍, 荆邵娟, 付坚, 等. 13 个水稻 WRKY 基因的克隆及其表达谱分析. *科学通报*, 2004, 49: 1860–1869
- 23 Zhang Y, Wang L. The WRKY transcription factor superfamily: its origin in eukaryotes and expansion in plants. *BMC Evol Biol*, 2005, 5: 1–28
- 24 Rice WRKY Working Group. Nomenclature report on rice WRKY's—Conflict regarding gene names and its solution. *Rice*, 2012, 5: 3
- 25 Zhang J, Peng Y L, Guo Z J. Constitutive expression of pathogen-inducible *OsWRKY31* enhances disease resistance and affects root growth and auxin response in transgenic rice plants. *Cell Res*, 2008, 18: 508–521
- 26 Wang H, Hao J, Chen X, et al. Overexpression of rice *WRKY89* enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants. *Plant Mol Biol*, 2007, 65: 799–815
- 27 Qiu D, Xiao J, Ding X, et al. *OsWRKY13* mediates rice disease resistance by regulating defense related genes in salicylate and jasmonate-dependent signaling. *Mol Plant Microbe Interact*, 2007, 20: 492–499
- 28 Qiu D, Xiao J, Xie W, et al. Rice gene network inferred from expression profiling of plants overexpressing *OsWRKY13*, a positive regulator of disease resistance. *Mol Plant*, 2008, 1: 538–551
- 29 Hu K, Qiu D, Shen X, et al. Isolation and manipulation of quantitative trait loci for disease resistance in rice using a candidate gene approach. *Mol Plant*, 2008, 1: 786–793
- 30 Qiu D, Xiao J, Xie W, et al. Exploring transcriptional signalling mediated by *OsWRKY13*, a potential regulator of multiple physiological processes in rice. *BMC Plant Biol*, 2009, 9: 74
- 31 Sun X, Cao Y, Yang Z, et al. *Xa26*, a gene conferring resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, encoding a LRR receptor kinase-like protein. *Plant J*, 2004, 37: 517–527
- 32 Tao Z, Liu H, Qiu D, et al. A pair of allelic *WRKY* genes play opposite roles in rice bacteria interactions. *Plant Physiol*, 2009, 151: 936–948
- 33 Shimono M, Sugano S, Nakayama A, et al. Rice *WRKY45* plays a crucial role in benzothiadiazole inducible blast resistance. *Plant Cell*, 2007, 19: 2064–2076
- 34 Chujo T, Kato T, Yamada K, et al. Characterization of an elicitor-induced rice *WRKY* gene, *OsWRKY71*. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2008, 72: 240–245
- 35 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: 969–979
- 36 Chujo T, Takai R, Akimoto-Tomiyama C, et al. Involvement of the elicitor-induced gene *OsWRKY53* in the expression of defense related genes in rice. *Biochim Biophys Acta*, 2007, 1769: 497–505
- 37 Peng X, Hu Y, Tang X, et al. Constitutive expression of rice *WRKY30* gene increases the endogenous jasmonic acid accumulation, *PR* gene expression and resistance to fungal pathogens in rice. *Planta*, 2012, 236: 1485–1498
- 38 Wei T, Ou B, Li J, et al. Transcriptional profiling of rice early response to *Magnaporthe oryzae* identified *OsWRKYs* as important regulators in rice blast resistance. *PLoS One*, 2013, 8: e59720
- 39 Abbruscato P, Nepusz T, Mizzi L, et al. *OsWRKY22*, a monocot *WRKY* gene, plays a role in the resistance response to blast. *Mol Plant Pathol*, 2012, 13: 828–841
- 40 Peng Y, Bartley L E, Chen X, et al. *OsWRKY62* is a negative regulator of basal and *Xa21*-mediated defense against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice. *Mol Plant*, 2008, 1: 446–458
- 41 Song W Y, Wang G L, Chen L L, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*. *Science*, 1995, 270: 1804–1806
- 42 Shimono M, Koga H, Akagi A, et al. Rice *WRKY45* plays important roles in fungal and bacterial disease resistance. *Mol Plant Pathol*,

- 2012, 13: 83–94
- 43 Kou Y, Li X, Xiao J, et al. Identification of genes contributing to quantitative disease resistance in rice. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 1263–1273
- 44 Chujo T, Miyamoto K, Shimogawa T, et al. OsWRKY28, a PAMP-responsive transrepressor, negatively regulates innate immune responses in rice against rice blast fungus. *Plant Mol Biol*, 2013, 82: 23–37
- 45 Yokotani N, Sato Y, Tanabe S, et al. WRKY76 is a rice transcriptional repressor playing opposite roles in blast disease resistance and cold stress tolerance. *J Exp Bot*, 2013, 64: 5085–5097
- 46 Hasegawa M, Mitsuhashi I, Seo S, et al. Phytoalexin accumulation in the interaction between rice and the blast fungus. *Mol Plant Microbe Interact*, 2010, 23: 1000–1011
- 47 Toyomasu T, Usui M, Sugawara C, et al. Reverse-genetic approach to verify physiological roles of rice phytoalexins: characterization of a knockdown mutant of *OsCPS4* phytoalexin biosynthetic gene in rice. *Physiol Plant*, 2013, 150: 55–62
- 48 Berri S, Abbruscato P, Faivre-Rampant O, et al. Characterization of WRKY co-regulatory networks in rice and *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol*, 2009, 9: 120–141
- 49 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: 836–847
- 50 Thaler J S, Humphrey P T, Whiteman N K. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends Plant Sci*, 2012, 17: 260–270
- 51 Derksen H, Rampitsch C, Daayf F. Signaling cross-talk in plant disease resistance. *Plant Sci*, 2013, 207: 79–87
- 52 Glazebrook J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu Rev Phytopathol*, 2005, 43: 205–227
- 53 Spoel S H, Johnson J S, Dong X. Regulation of tradeoffs between plant defenses against pathogens with different lifestyles. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 18842–18847
- 54 Robert-Seilaniantz A, Grant M, Jones J D. Hormone crosstalk in plant disease and defense: more than just jasmonate-salicylate antagonism. *Annu Rev Phytopathol*, 2011, 49: 317–343
- 55 Bari R, Jones J D. Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant Mol Biol*, 2009, 69: 473–88
- 56 Yang D L, Yang Y, He Z. Roles of plant hormones and their interplay in rice immunity. *Mol Plant*, 2013, 6: 675–685
- 57 Pieterse C M, Van der Does D, Zamioudis C, et al. Hormonal modulation of plant immunity. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2012, 28: 489–521
- 58 Liu H, Li X, Xiao J, et al. A convenient method for simultaneous quantification of multiple phytohormones and metabolites: application in study of rice-bacterium interaction. *Plant Methods*, 2012, 8: 2
- 59 Xie Z, Zhang Z L, Zou X, et al. Interactions of two abscisic-acid induced WRKY genes in repressing gibberellin signaling in aleurone cells. *Plant J*, 2006, 46: 231–242
- 60 Yang D L, Li Q, Deng Y W, et al. Altered disease development in the *eui* mutants and *Eui* overexpressors indicates that gibberellins negatively regulate rice basal disease resistance. *Mol Plant*, 2008, 1: 528–537
- 61 Qin X, Liu J H, Zhao W S, et al. Gibberellin 20-oxidase gene *OsGA20ox3* regulates plant stature and disease development in rice. *Plant Microbe Interact*, 2013, 26: 227–239
- 62 Li H, Wang S. Disease resistance. In: Zhang Q F, Wing R A, eds. *Genetics and Genomics of Rice*. New York: Springer, 2013. 161–175
- 63 Manandhar H K, Jørgensen H J, Mathur S B, et al. Resistance to rice blast induced by ferric chloride, di-potassium hydrogen phosphate and salicylic acid. *Crop Prot*, 1998, 17: 323–329
- 64 Yang Y, Qi M, Mei C. Endogenous salicylic acid protects rice plants from oxidative damage caused by aging as well as biotic and abiotic stress. *Plant J*, 2004, 40: 909–919
- 65 Duan L, Liu H, Li X, et al. Multiple phytohormones and phytoalexins are involved in disease resistance to *Magnaporthe oryzae* invaded from roots in rice. *Physiol Plant*, 2014, doi: 10.1111/ppl.12192
- 66 Chern M, Fitzgerald H A, Canlas P E, et al. Overexpression of a rice *NPR1* homolog leads to constitutive activation of defense response and hypersensitivity to light. *Mol Plant Microbe Interact*, 2005, 18: 511–520
- 67 Shen X, Yuan B, Liu H, et al. Opposite functions of a rice mitogen-activated protein kinase during the process of resistance against *Xanthomonas oryzae*. *Plant J*, 2010, 64: 86–99
- 68 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: 593–603
- 69 Song Y, Ai C R, Jing S J, et al. Research progress on functional analysis of rice WRKY genes. *Rice Sci*, 2010, 17: 60–72
- 70 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. *Plant Cell*, 2004, 16: 319–331
- 71 Zheng Z, Qamar S A, Chen Z, et al. *Arabidopsis* WRKY33 transcription factor is required for resistance to necrotrophic fungal pathogens.

- Plant J, 2006, 48: 592–605
- 72 Chen C, Chen Z. Potentiation of developmentally regulated plant defense response by AtWRKY18, a pathogen-induced *Arabidopsis* transcription factor. *Plant Physiol*, 2002, 129: 706–716
- 73 Hu Y, Dong Q, Yu D. *Arabidopsis* WRKY46 coordinates with WRKY70 and WRKY53 in basal resistance against pathogen *Pseudomonas syringae*. *Plant Sci*, 2012, 186: 288–297
- 74 Xu X, Chen C, Fan B, et al. Physical and functional interactions between pathogen-induced *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40, and WRKY60 transcription factors. *Plant Cell*, 2006, 18: 1310–1326
- 75 Hsu F C, Chou M Y, Chou S J, et al. Submergence confers immunity mediated by the WRKY22 transcription factor in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 2699–2713
- 76 Tao Z, Kou Y, Liu H, et al. 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*, 2011, 62: 4863–4874
- 77 Hu H, Dai M, Yao J, et al. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 12987–12992

WRKY-Type Transcription Factors: a Significant Factor in Rice-Pathogen Interactions

CHENG HongTao & WANG ShiPing

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, National Center of Plant Gene Research (Wuhan), College of Life Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Plants have developed a complex but efficient defense system during the long-term struggle with pathogens. Multiple genes are involved in the regulation of this defense system. Transcription factors have great effects on the expression of these defense-responsive genes. Recent studies have revealed that WRKY-type transcription factors, which act either as transcriptional activators or transcriptional repressors, play important roles in rice's response to pathogen infection. In this review, we focus on the roles of rice WRKYs in disease resistance, involved defense signaling pathways, and regulatory mechanisms. This knowledge will facilitate further study of the functions of WRKYs in rice-pathogen interactions and elucidation of rice defense signaling network.

disease, defense response, rice, WRKY, signal transduction, transcription factor

doi: 10.1360/052014-97