

· 综述 ·

WRKY12 调控植物发育的分子机制

董悦^{1,2}, 王远达^{1,2}, 王志敏^{1,2}, 魏大勇^{1,2}, 汤青林^{1,2}

1 西南大学 园艺园林学院 南方山地园艺学教育部重点实验室, 重庆 400715

2 重庆市蔬菜学重点实验室, 重庆 400715

董悦, 王远达, 王志敏, 等. *WRKY12* 调控植物发育的分子机制. 生物工程学报, 2021, 37(1): 142-148.

Dong Y, Wang YD, Wang ZM, et al. Molecular mechanism of *WRKY12* in regulating plant development. Chin J Biotech, 2021, 37(1): 142-148.

摘要: *WRKY* 转录因子是高等植物中最大的转录因子家族之一, 参与植物多个生长发育进程, 其调控网络复杂。*WRKY12* 是具有典型代表性的 *WRKY* 家族成员。文中对 *WRKY12* 在多个生长发育过程中的最新调控机制进行了综述, 并且比较了 *WRKY12* 与 *WRKY13* 之间的功能差异。这为深入研究 *WRKY12* 调控植物发育机制提供参考, 也为探索 *WRKY* 家族其他成员自我调控以及 *WRKY* 家族因子之间的协同机制提供较为清晰的研究思路和借鉴策略。

关键词: *WRKY12*, *WRKY13*, 生长发育, 分子机制

Molecular mechanism of *WRKY12* in regulating plant development

Yue Dong^{1,2}, Yuanda Wang^{1,2}, Zhimin Wang^{1,2}, Dayong Wei^{1,2}, and Qinglin Tang^{1,2}

1 Key Laboratory of Horticulture Science for Southern Mountainous Regions, Ministry of Education, College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Chongqing Key Laboratory of Olericulture, Chongqing 400715, China

Abstract: *WRKY* transcription factors are one of the largest families of transcription factors in higher plants and involved in regulating multiple and complex growth and development processes in plants. *WRKY12* is a typical member of *WRKY* family. This article summarizes recent research progresses on the regulatory mechanism of *WRKY12* in multiple growth and development processes, and analyzes the functional differences between *WRKY12* and *WRKY13*. It provides a useful reference for further studying the molecular mechanism of *WRKY12* in plant complex developments. It also provides clearer research ideas and reference strategies for exploring the self-regulation of other *WRKY* member and the mutual regulatory relationships between different *WRKY* family genes.

Keywords: *WRKY12*, *WRKY13*, development, molecular mechanism

Received: April 28, 2020; **Accepted:** June 15, 2020

Supported by: Natural Science Foundation of Chongqing, China (Nos. cstc2019jcyj-zdxmX0022, cstc2019jcyj-msxmX0335), Technology Innovation and Application Development Project of CQ CSTC, China (Nos. cstc2019jcsx-gksbX0114, cstc2018jcsx-mszdX0010).

Corresponding author: Qinglin Tang. Tel: +86-23-68251274; E-mail: swutql@163.com

重庆市自然科学基金 (Nos. cstc2019jcyj-zdxmX0022, cstc2019jcyj-msxmX0335), 重庆市技术创新与应用发展专项 (Nos. cstc2019jcsx-gksbX0114, cstc2018jcsx-mszdX0010) 资助。

网络出版时间: 2020-06-23

网络出版地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1998.Q.20200622.1351.001.html>

WRKY 转录因子是高等植物中最大的转录因子家族之一,在植物的种子萌发与休眠、开花、结果、抗逆和信号传导等过程中发挥着重要的作用。目前,*WRKY* 转录因子通过其保守结构域与目的基因启动子区域的 *W-box* 特异性结合,从而激活或抑制目的基因的表达,进而参与植物的各个生命活动。*WRKY12* 的 N 端具有保守的 *WRKYGQK* 功能域, C 端含有 1 个 C_2H_2 结构域,是典型的 *WRKY* 家族 IIc 亚族的成员,其调控植物多个生命活动的功能机制较为复杂。因此,本文主要针对 *WRKY12* 在植物多个生长发育过程中的最新调控机制进行较为系统地综述,同时对比较分析 *WRKY13* 在相应过程中的反馈调节机制。希望能为 *WRKY12* 在发育调控中的精细作用机制研究提供参考,特别是为 *WRKY* 家族其他成员作用机制的深入探索提供一套较为全面的研究思路和借鉴策略。

1 *WRKY12* 的蛋白结构、基因表达模式、亚细胞定位

WRKY 家族具有非常显著的结构特点,其蛋白结构基本含有 1-2 个 *WRKY* 结构域(为 DNA 结合域),该结构域约由 60 个高度保守的氨基酸残基组成,包括位于 N 端的 *WRKYGQK* 七肽序列和位于 C 端的锌指结构。位于 N 末端的 *WRKYGQK* 是保守的核心序列,位于 C 端的序列由 C_2H_2 或 C_2HC 型锌指结构组成^[1]。*WRKY* 氨基酸残基也可能以 *WRRY*、*WSKY*、*WKRY*、*WVKY* 或 *WKKY* 等形式出现。根据 *WRKY* 结构域的数量和 C 末端锌指结构域的类型,*WRKY* 大家族可以分成 3 类: I 类通常含有 2 个 *WRKY* 结构域,其锌指结构为 C_2H_2 型; II 类含有 1 个 *WRKY* 结构域,锌指结构也为 C_2H_2 型; III 类含有 1 个 *WRKY* 结构域和 C_2HC (与 I 类和 II 类的 C_2H_2 不同)型锌指结构。另外,依据氨基酸序列特点,II 类 *WRKY* 又可进一步分为 IIa、IIb、IIc、II d

和 IIe 共 5 个亚类^[2]。研究表明:受 *WRKY* 调控的靶基因启动子区大都含有 *W-box* (TTGACC/T)。其中 TGAC 是 *W-box* 的核心序列,且高度保守,一旦当中任一核苷酸发生改变都会影响 *WRKY* 蛋白与之结合的能力^[2]。

研究表明,*WRKY12* 蛋白 N 端含有 1 个 *WRKYGQK* 结构域, C 端为 C_2H_2 型锌指结构,是典型的 *WRKY* 家族 II 类中 IIc 亚族的成员^[3]。它的亚细胞定位于细胞核内,为核内蛋白,特异性表达于植物的根、茎及叶脉等组织中,基因的表达量在整个营养生长阶段呈上升趋势。一定程度上,其特定的基因表达模式表明它主要调控植物营养生长后期及生殖生长过程^[3-5]。

2 *WRKY12* 调控开花

WRKY12 参与植物生长发育的各个过程,其中, Li 等的研究结果表明,其参与拟南芥的开花调控,可以在短日照条件下促进开花^[3]。植物的开花调节主要有光周期途径、春化途径、自主途径、温度途径、年龄途径以及赤霉素途径等六大途径。在赤霉素途径中,当植株体内的赤霉素受体蛋白感知到内源或外源的赤霉素存在时,则会招募 GA INSENSITIVE (GAI)、REPRESSOR of *gal-3* (RGA)、RGA-LIKE1 (RGL1)、RGA-LIKE2 (RGL2) 和 RGA-LIKE3 (RGL3) 这 5 个 DELLA 蛋白,使其发生泛素化降解,从而导致各种转录因子的释放和激活。这些转录因子随后会调节下游信号转导级联并调节对赤霉素的反应。研究发现, At*WRKY12* 可与拟南芥 DELLA 蛋白家族中的 GAI 和 RGL1 相互作用,并能直接结合到开花整合子 *FRUITFULL* (*FUL*) 启动子区域的 *W-box* 并诱导 *FUL* 表达,从而促进开花^[3]。最近 Ma 等的研究也表明, At*WRKY12* 还可以与 *SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE10* (*SPL10*) 相互作用,通过年龄途径调控开花^[4]。*SPL10* 是年龄途径关键作用因子 miR156 的靶基

因, SPL10 可以结合到 *WRKY12* 启动子区域并诱导其转录;同时, SPL10 还可以与 *WRKY12* 发生互作,协同激活 *miR172b* 的转录从而促进开花^[4]。

Yu 等发现, 芒属植物南荻 *Miscanthus lutarioriparius* 的 *MIWRKY12* 基因可以调控植株开花^[5]。在 *atwrky12* 拟南芥突变体中过表达 *MIWRKY12*, 植株表现为早花表型。通过分析测量转基因植株中开花相关基因的转录本丰度, 发现拟南芥中 *MIWRKY12* 的过表达对 *CONSTANS* 的表达水平有重大影响。此外, *FLOWERING LOCUS T (FT)*、*LEAFY (LFY)*、*APETALA1 (API)*、*CAULIFLOWER (CAL)* 和 *FRUITFULL (FUL)* 等开花相关基因的表达量均在转基因植株中上调。这些结果都表明了 *MIWRKY12* 可以对开花时间产生影响^[5]。

同时, 研究还发现, *WRKY12* 的同一亚族成员 *WRKY13* 也能调控开花, 但令人感兴趣的是其调控方向与 *WRKY12* 相反^[3]。与 *WRKY12* 相似, *WRKY13* 也能通过赤霉素途径和年龄途径参与开花调控。在赤霉素途径中, *WRKY13* 与 *GAI* 和 *RGL1* 相互作用, 并能直接结合到开花整合子 *FUL* 启动子区域的 W-box 抑制其开花; 在年龄途径中, SPL10 可以结合到 *WRKY13* 启动子区域并抑制其转录; 同时, SPL10 还可以与 *WRKY13* 发生互作, 协同抑制 *miR172b* 的转录从而延迟开花^[4]。Li 等为了探讨二者作用相反的原因, 在进一步测定了两个基因的表达时间谱后发现: *WRKY13* 的基因表达量随着苗龄的增长逐渐下降, 这与 *WRKY12* 正好相反。另外, 二者启动子区域都存在着 W-box, 彼此都可以结合到对方的启动子上; 交换二者的启动子区域时, 其表达方式与原来正好相反, 这表明二者之间存在着相互拮抗的调节关系^[3]。

当然, 在 *WRKY* 家族中还有其他成员也能参与开花调节, 如 *WRKY25*、*WRKY71*、*WRKY75* 等皆被证明与开花相关, 且都是通过赤霉素途径

调控开花, 但具体的作用机制并不完全相同^[6-8]。

3 *WRKY12* 参与次生细胞壁形态建成

植物次生细胞壁是木质纤维素的来源, 可用于生产第二代生物燃料, 其组成和结构的遗传改良可以减少细胞壁的顽固性, 增加生物量产量, 从而提高燃料作物的生物燃料生产。其发育受到多种转录因子的调控, 例如 *NAM*、*NAC*、*MYB* 和 *WRKY* 等^[9-11]。南荻被认为是一种产生木质纤维素材料的天然作物, 在北美、亚洲和欧洲被广泛研究, 是最有前途的生物能源作物之一。Yu 等从南荻中分离出 *MIWRKY12* 基因, 鉴定了其分子特性, 并研究其对拟南芥次生细胞壁形成的潜在影响^[5]。首先, Yu 等通过原位杂交分析发现 *MIWRKY12* 在南荻的维管束鞘、厚壁组织和薄壁组织中均有表达; 然后, 他们将 *MIWRKY12* 基因导入次生细胞壁增厚的 *atwrky12* 突变株, 构建了 *atwrky12+35S::MIWRKY12* 株系。最后通过免疫组织化学法和甲苯胺蓝染色法检测野生型、*atwrky12* 和 *atwrky12+35S::MIWRKY12* 株系的茎干切片中髓薄壁组织细胞的纤维素和木聚糖含量。结果显示, 在 *atwrky12+35S::MIWRKY12* 株系与野生型株系中均未检测到纤维素和木聚糖, 而 *atwrky12* 株系中检测出了纤维素和木聚糖, 即 *MIWRKY12* 的外源表达成功挽救了 *AtWRKY12* 突变引起的次生细胞壁增厚表型。由此可知, *MIWRKY12* 在拟南芥中起作用, 并对拟南芥次生细胞壁的形成具有负调控作用。

有意思的是, Li 等的研究表明 *AtWRKY13* 能够正向调控拟南芥次生细胞壁的建成^[12]; 他们发现 *WRKY13* 突变后导致拟南芥的茎秆较为纤弱, *atwrky13* 突变体的茎直径和维管束数量明显减少, 且 *WRKY13* 能上调木质素途径基因转录水平和茎中木质素含量^[11]。此外, 次生细胞壁合成基因 *NAC SECONDARY WALL THICKENING PROMOTING FACTOR2 (NST2)* 是 *WRKY13* 的直

接下游靶点。

4 WRKY12 增强细胞性软腐病等病害的抗性

据研究报道,植物 WRKY 家族中许多成员都与植物的抗病性有关,例如水稻 OsWRKY45 是水稻抗稻瘟病的正调控因子,而 AtWRKY8 和 AtWRKY48 在对假单胞杆菌 *Pseudomonas syringae* 抗性调节中都起着负调控作用^[13]。据 Kim 报道,大白菜 *Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis* BrWRKY12 基因可以增强其对软腐病菌 *Pectobacterium carotovorum* ssp. *carotovorum* (*Pcc*) 的抗性,过表达 BrWRKY12 可以减少大白菜软腐病的发生^[14];他们从大白菜中分离并鉴定了 BrWRKY12 基因,发现在 *Pcc* 感染大白菜后 BrWRKY12 的表达上调。然后将 BrWRKY12 在拟南芥中进行了异源表达,当 *Pcc* 感染转基因植株后,BrWRKY12 的表达上调,且转基因植株对 *Pcc* 的抗性增强。值得注意的是,其同源基因 AtWRKY12 的表达下调。为了进一步阐明 AtWRKY12 在病原体防御中的作用,他们用 *Pcc* 去感染 *atwrky12* 突变体植株,结果表明 *atwrky12* 突变体与野生型相比,对 *Pcc* 的抗性没有明显的差异,这就表明 AtWRKY12 不影响植株的抗病性,也说明 WRKY12 在大白菜与拟南芥中存在功能差异^[14]。同时发现,在过表达 BrWRKY12 的拟南芥转基因株系中,茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 信号传导途径中防御相关基因 *PLANT DEFENSIN1.2* (*PDF1.2*) 和 *POLYGALACTURONASE-INHIBITING PROTEIN2* (*PGIP2*) 的表达量增加^[14]。由此说明,BrWRKY12 通过转录激活防御相关基因,增强了对 *Pcc* 的抗性。

此外,Wen 等的研究也发现,WRKY12 可参与挪威云杉 *Picea abies* 对小孢子菌 *Heterobasidion parviporum* 的防御过程,在病菌侵染挪威云杉幼苗的早期,WRKY12 转录因子被大量诱导^[15]。

据 Cheng 等研究发现,WRKY13 也可以增强植物的抗病性^[16]。水稻 OsWRKY13 是拟南芥 AtWRKY70 的同源基因。水稻 OsWRKY13 超量表达能增强转基因植株对白叶枯病的抗性,它可以通过激活水杨酸 (Salicylic acid, SA) 信号传导途径和抑制茉莉酸信号传导途径参与水稻抗病反应。而且,John 等研究表明 OsWRKY13 基因在水稻植株发育和抗病性相关的生理通路中起着重要的调控作用^[17];他们对水稻进行真菌侵染试验后分析 OsWRKY13 表达情况,发现抗病品种中 OsWRKY13 的表达量均高于未感染的对照和易感病品种;同时他们还发现:受 WRKY13 调控的 3 个基因 *TIFY DOMAIN PROTEIN9* (*TIFY9*)、*WRKY12* 和 *PATHOGEN-RELATED2* (*PR2*) 在病原菌侵染的抗纹枯病品种中均有诱导表达。其中在病原菌侵染的抗鞘腐病品种中 WRKY12 和 PR2 的表达较高^[17]。他们还将 OsWRKY13 导入易感病品种的水稻植株中,构建了 OsWRKY13 过表达株系,检测分析发现,与野生型相比,转基因植株中 OsWRKY13 的表达水平和 WRKY12、TIFY9、PR2 的共表达水平均高于野生型^[17]。这些转基因植株对病原菌的抗性都大大增强。

5 WRKY12 负调重金属镉耐性

镉是一种广泛存在的对植物有毒的污染物。谷胱甘肽 (Glutathione, GSH) 依赖的植物螯合蛋白 (PHYTOCHELATIN, PC) 合成途径在镉的解毒机制中起关键作用。Han 等发现了 AtWRKY12 在调控镉耐受性方面的功能^[18]。研究发现,镉胁迫会抑制 AtWRKY12 的表达,atwrky12 功能缺失突变体对镉的耐受性增强,而过表达 AtWRKY12 的植株对镉的敏感性增加。AtWRKY12 的过表达和功能缺失分别通过抑制或释放 PC 合成途径相关基因的表达,与镉积累的增加和减少相关。瞬时表达实验表明,AtWRKY12 可抑制 PC 合成途径中 γ -谷氨酰半胱氨酸合成酶 (γ -glutamylcysteine

生长发育过程中分别起着促进和抑制的相反作用,但是它们却同属于 WRKY 家族的 IIc 亚族,并且蛋白结构十分相似。以拟南芥 *AtWRKY12* 和 *AtWRKY13* 为例,二者在蛋白序列上相似性达到了 43.6%,仅比对蛋白的 C 端时,发现它们拥有高达 81.1%的相似性^[3]。所以,它们在功能上的差异值得进一步的分析和探讨。

Li 等在研究中分析,拟南芥 *AtWRKY12* 和 *AtWRKY13* 在开花调控方面功能的差异性可能是由于两者的相互拮抗,构成了一个苗龄依赖性的平衡调节子^[3]。在生殖生长阶段,*AtWRKY13* 大量表达导致开花相关基因被抑制,确保植株不会提早开花。而随着植株的生长,内源性赤霉素的含量逐渐上升,诱导 *AtWRKY12* 的表达。此外,*AtWRKY13* 也能通过一个反馈调节机制诱导 *AtWRKY12* 的表达。逐渐丰富的正向调节子又抑制 *AtWRKY13* 导致开花相关基因的含量上升,从而导致植株正常开花^[3]。也就是说两者都可以通过结合到对方的启动子区域的 W-box 来调节彼此的表达。在 Li 等的研究基础上, Ma 等进一步证实了 *AtWRKY12* 和 *AtWRKY13* 的功能差异确实与苗龄相关,二者可参与年龄途径调控开花。值得注意的是,近些年的研究也发现,在拟南芥 74 个 WRKYs 中,83%的基因启动子区域至少含有 2 个完整的 W-box,58%有 4 个或更多,这表明 WRKY 蛋白之间可能存在复杂的相互调控网络^[21]。

当然,目前对 *WRKY12* 功能的研究还不够全面,随着研究技术的发展,我们对其及其家族的研究也会越来越深入。近些年来,转录组测序等技术越来越多地应用于对 WRKY 家族的研究。例如, Wu 等通过对转录组的分析发现 WRKY 转录因子可与异三聚体 G 蛋白偶联信号通路中的基因相互作用,调节植物对微量营养元素的反应^[22]。Li 等对两个甜度不同的梨 *Pyrus ussuriensis* 的品种进行转录组测序,找出了差异基因 *PuSWEET15*,还发现 *PuWRKY31* 蛋白可以结合

到其启动子区域并诱导其表达^[23]。Yang 等对进行冷胁迫处理的茄子进行转录组测序,筛选出了差异表达基因 *SmWRKY26* 和 *SmWRKY32*,证实了其可参与茄子对冷胁迫的响应^[24]。Ren 等对毛白杨 *Populus tomentosa* Carr.进行了转录组和代谢组分析,发现热激处理下 *PtWRKR13* 和 *PtWRKR50* 的表达量下调^[25]。

这些例子也为我们提供了参考,未来我们或许可以参考同家族其他成员的研究思路,利用高通量转录组学、蛋白质组学、代谢组学等研究手段对 *WRKY12* 进行更深入地研究,继续探索 *WRKY12* 在植株中的调控网络,为分析其如何发挥信号协同和信号拮抗的作用奠定生物化学基础,从而帮助人们深入了解 WRKY 转录因子之间的自我调控和交叉调控机制。

REFERENCES

- [1] Eulgem T, Rushton PJ, Robatzek S, et al. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 199-206.
- [2] Rushton PJ, Somssich IE, Ringler P, et al. WRKY transcription factors. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(5): 247-258.
- [3] Li W, Wang HP, Yu DQ. *Arabidopsis* WRKY transcription factors WRKY12 and WRKY13 oppositely regulate flowering under short-day conditions. *Mol Plant*, 2016, 9(11): 1492-1503.
- [4] Ma ZB, Li W, Wang HP, et al. WRKY transcription factors WRKY12 and WRKY13 interact with SPL10 to modulate age-mediated flowering. *J Integr Plant Biol*, 2020.
- [5] Yu YC, Hu RB, Wang HM, et al. MIWRKY12, a novel *Miscanthus* transcription factor, participates in pith secondary cell wall formation and promotes flowering. *Plant Sci*, 2013, 212: 1-9.
- [6] 王芳秀,黎舒佳,余迪求. *WRKY25* 过量表达导致拟南芥在长光照下开花提前. *植物分类与资源学报*, 2011, 33(6): 653-659.
Wang FX, Li SJ, Yu DQ. Overexpression of *WRKY25* causes early flowering in *Arabidopsis* under long-day conditions. *Plant Divers Resour*, 2011, 33(6): 653-659

- (in Chinese).
- [7] Yu YC, Liu ZH, Wang L, et al. WRKY 71 accelerates flowering via the direct activation of *FLOWERING LOCUS T* and *LEAFY* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2016, 85(1): 96-106.
- [8] Zhang LP, Chen LG, Yu DQ. Transcription factor WRKY75 interacts with DELLA proteins to affect flowering. *Plant Physiol*, 2018, 176(1): 790-803.
- [9] Wang HZ, Avci U, Nakashima J, et al. Mutation of WRKY transcription factors initiates pith secondary wall formation and increases stem biomass in dicotyledonous plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(51): 22338-22343.
- [10] Wang HZ, Dixon RA. On-off switches for secondary cell wall biosynthesis. *Mol Plant*, 2012, 5(2): 297-303.
- [11] Nakata MT, Takahara M, Sakamoto S, et al. High-throughput analysis of *Arabidopsis* stem vibrations to identify mutants with altered mechanical properties. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 780.
- [12] Li W, Tian ZX, Yu DQ. *WRKY13* acts in stem development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci*, 2015, 236: 205-213.
- [13] Qiu YP, Yu DQ. Over-expression of the stress-induced *OsWRKY45* enhances disease resistance and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Environ Exp Bot*, 2009, 65(1): 35-47.
- [14] Kim HS, Park YH, Nam H, et al. Overexpression of the *Brassica rapa* transcription factor WRKY 12 results in reduced soft rot symptoms caused by *Pectobacterium carotovorum* in *Arabidopsis* and Chinese cabbage. *Plant Biol (Stuttg)*, 2014, 16(5): 973-981.
- [15] Wen Z, Raffaello T, Zeng Z, et al. Chlorophyll fluorescence imaging for monitoring effects of *Heterobasidion parviporum* small secreted protein induced cell death and *in planta* defense gene expression. *Fungal Genet Biol*, 2019, 126: 37-49.
- [16] Cheng HT, Liu HB, Deng Y, et al. The WRKY45-2 WRKY13 WRKY42 transcriptional regulatory cascade is required for rice resistance to fungal pathogen. *Plant Physiol*, 2015, 167(3): 1087-1099.
- [17] Jimmy JL, Babu S. Gene network mediated by *WRKY13* to regulate resistance against sheath infecting fungi in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci*, 2019, 280: 269-282.
- [18] Han YY, Fan TT, Zhu XY, et al. WRKY12 represses *GSHI* expression to negatively regulate cadmium tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2019, 99(1/2): 149-159.
- [19] Sheng YB, Yan XX, Huang Y, et al. The WRKY transcription factor, WRKY13, activates *PDR8* expression to positively regulate cadmium tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 2019, 42(3): 891-903.
- [20] Zhang Q, Cai W, Ji TT, et al. WRKY13 enhances cadmium tolerance by promoting *D-CYSTEINE DESULFHYDRASE* and hydrogen sulfide production. *Plant Physiol*, 2020, 183(1): 345-357.
- [21] Zhang M, Chen Y, Nie L, et al. Transcriptome-wide identification and screening of WRKY factors involved in the regulation of taxol biosynthesis in *Taxus chinensis*. *Sci Rep*, 2019, 8(1): 5197.
- [22] Wu TY, Krishnamoorthi S, Goh H, et al. Crosstalk between heterotrimeric G protein-coupled signaling pathways and WRKY transcription factors modulating plant responses to suboptimal micronutrient conditions. *J Exp Bot*, 2020: eraa108.
- [23] Li XY, Guo W, Li JC, et al. Histone acetylation at the promoter for the transcription factor PuWRKY31 affects sucrose accumulation in pear fruit. *Plant Physiol*, 2020, 182(4): 2035-2046.
- [24] Yang Y, Liu J, Zhou XH, et al. Identification of *WRKY* gene family and characterization of cold stress-responsive *WRKY* genes in eggplant. *Peer J*, 2020, 8(6): e8777.
- [25] Ren SX, Ma KB, Lu ZG, et al. Transcriptomic and metabolomic analysis of the heat-stress response of *Populus tomentosa* Carr. *Forests*, 2019, 10(5): 383.

(本文责编 陈宏宇)