

水稻 WRKY 转录因子家族的生物信息学分析

王鹏洋, 曲姗姗, 梁源, 付泽元 (东北林业大学生命科学学院, 黑龙江哈尔滨 150040)

摘要 [目的]对水稻 WRKY 转录因子家族成员进行生物信息学分析,为进一步研究水稻 WRKY 转录因子的功能提供依据。[方法]从 NCBI 网站下载水稻全基因组序列,利用 CDD、Blast、MEME、MEGA、ProtParam 等在线工具或本地软件筛选 WRKY 家族成员,对所得 WRKY 家族成员的理化性质、系统进化亲缘关系、保守元件等项目进行生物信息学分析。[结果]共从水稻基因组中鉴定筛选出 65 个 WRKY 家族成员,每一个成员中都具有 WRKYGQK 的保守元件,除此之外还有一个保守锌指结构的元件存在。利用 MEGA 对所得 WRKY 家族成员进行聚类发现,65 个 WRKY 家族成员可以分为 A、B、C、D、E 5 类,其中 A、B、C、D 4 类的亲缘关系较近,可以聚为一类;而 A 类相对亲缘关系较远,认为 A 类成员可能是长期进化过程中被保留下来的较为原始的一类。[结论]该研究较系统地鉴定了水稻 WRKY 家族,为进一步研究水稻 WRKY 转录因子功能和互作关系提供参考。

关键词 水稻;WRKY 转录因子;生物信息学;系统进化树

中图分类号 Q943.2 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)12-0123-04

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2019.12.033



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Bioinformatics Analysis of WRKY Transcription Factor Family in Rice

WANG Peng-yang, QU Shan-shan, LIANG Yuan et al (College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040)

Abstract [Objective] Bioinformatics analysis of WRKY transcription factor family members in rice was carried out to provide basis for further study on the function of WRKY transcription factor family in rice. [Method] The whole genome sequence of rice was downloaded from NCBI website. The WRKY family members were screened by CDD, Blast, MEME, MEGA, ProtParam and other online tools or local software. The physical and chemical properties, phylogenetic relationships and conservative elements of the WRKY family members were analyzed by bioinformatics. [Results] A total of 65 WRKY family members were identified from the rice genome, each of which had a conserved element of WRKYGQK, in addition to a conserved zinc finger structure. Using MEGA to cluster the obtained WRKY family members, 65 WRKY family members can be divided into A, B, C, D, E 5 categories, among which A, B, C, D 4 are closely related and can be clustered into one group; while class A is relatively distantly related, and it is considered that class A members may be a relatively primitive class that has been preserved during long-term evolution. [Conclusion] This study systematically identified the WRKY family of rice, and provided a reference for further study on the function and interaction of WRKY transcription factors in rice.

Key words Rice; WRKY transcription factor; Bioinformatics; Phylogenetic tree

水稻(*Oryza sativa*)被誉为五谷之首,是我国的主要粮食作物之一,其生产史悠久,种植分布广泛,我国水稻主产区主要是东北地区、长江流域、珠江流域^[1]。稻米中有丰富的营养,如碳水化合物、蛋白质和一些矿物元素。据统计,世界上近一半人口都以稻米为食^[2-3]。

WRKY 是存在于植物中的最大且最重要的转录因子家族之一,因其存在 WRKYGQK(色氨酸-精氨酸-赖氨酸-酪氨酸-甘氨酸-谷氨酰胺-赖氨酸)结构域而得名,该结构域十分保守^[4]。WRKY 转录因子是通过与靶基因启动子中的 W-box 相互作用来启动应答的,一种应答反应常常需要多个 WRKY 因子的协同作用,而同一个 WRKY 转录因子有可能在多组应答作用中发挥功能^[5]。在多种植物中都存在 WRKY 转录因子,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中有 74 个、番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)中有 81 个、苹果(*Malus pumila* Mill.)中有 116 个^[6]。

WRKY 转录因子在应对逆境胁迫时可以发挥重要作用^[7]。有研究表明,许多 WRKY 基因有参与抗病过程的功能,其参与途径一般为调控抗病相关基因的转录^[8]。WRKY 还在干旱、低温、高盐的情况下表达以降低植物受到的伤害,例如 WRKY13 选择性的结合到 SNAC1 启动子区不同的顺式作用元件上通过调节气孔闭合来提高对干旱的抗性^[9];

WRKY1、WRKY7、WRKY22 等基因在低温情况下有应激反应^[10];WRKY75 是对盐胁迫响应的重要调控因子^[11]。因此解析 WRKY 基因的生物学功能对建立植物对逆境胁迫的调控信号网络意义重大,也可对植物分子改良提供理论基础。该研究拟对水稻 WRKY 进行生物信息学分析,以期全面了解水稻 WRKY 蛋白的基本性质、结构特点及系统进化等信息,为 WRKY 基因的进一步研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源 从 NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCA_00004655.2) 上下载水稻的全基因组序列,以染色体为单位下载,共 12 条染色体。用 NCBI 中的在线工具 CDD^[12] (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd>) 得到 WRKY 转录因子家族的保守简并结构域(LDDGYRWRKYGQKVVKGNPYPRSYKCT-TPGCGVRKHVERAATDPKAVVTTYEGKHNH),并以该结构域作为后续 Blast 的探针。

1.2 试验方法

1.2.1 数据筛选。运用本地 Blast 软件,采用 tBlastn^[13] 算法,以水稻 12 条染色体的全基因组为数据库,以 WRKY 保守结构域为探针进行比对,E-value 值设为 $1e-5$,手动除去短的干扰序列,输出分值比较高的比对结果。上述 tBlastn 算法比对输出的结果为蛋白序列,将其逐条于水稻数据库(<http://rice.plantbiology.msu.edu/>) 的在线 Blastp 算法比对以获得 WRKY 蛋白的全序列。

1.2.2 数据的筛选与鉴定。将从水稻数据库获得的 WRKY 蛋白输入 CDD,有 WRKY 保守结构域的蛋白质才被确定为 WRKY 家族成员。应用在线工具 MEME(<http://meme-suite.org/tools/meme>)对 WRKY 家族成员做鉴定,寻找该家族是否有其他共有的保守序列,设定保守序列长度为 2~600 个氨基酸残基,最多检测 10 个保守序列,其余参数为默认,并得到保守序列处于蛋白位置的示意图。

1.2.3 WRKY 家族成员系统进化分析。将筛选鉴定得到的 WRKY 蛋白质序列以 fasta 格式保存,利用软件 MEGA (Molecular Evolutionary Genetics Analysis)中的 ClustalW 进行序列比对,再利用 MEGA 中 PHYLOGENY 功能的邻接法 (neighbor-joining)^[14-15],设置 NO. of Bootstrap Replications 值为 1 000,Number of Threads 值为 3,其余参数为默认,作出 WRKY 家族的系统进化树。

1.2.4 WRKY 家族成员蛋白的理化性质分析。利用在线工具 ProtParam(<https://web.expasy.org/cgi-bin/protparam/protparam>)对 WRKY 家族成员蛋白作理化性质预测与分析,分别预测了分子质量 (Molecular weight)、等电点 (PI)、不稳定性系数 (Instability index) 和总平均亲水性 (Grand average of hydropathicity)。

2 结果与分析

2.1 水稻 WRKY 转录因子家族的鉴定及理化性质分析 通过筛选鉴定得到水稻 WRKY 转录因子家族成员 65 个,鉴定依据为蛋白序列中存在 WRKYGQK 保守基序,

WRKY 家族成员的命名采用水稻数据库中的名字,登录号为水稻数据库中该蛋白对应基因的登录号,并统计了蛋白氨基酸数目、对应基因的 ORF 长度、蛋白相对分子质量、等电点、不稳定性系数和总平均亲水性。据统计,水稻 WRKY 家族中蛋白氨基酸数目最多为 1 002 个,最少为 181 个,极差较大,平均值为 400 个氨基酸。等电点范围为 4.52~10.20,其中小于 7 的有 39 个,大于 7 的有 26 个,说明该家族蛋白质更偏向于弱酸性。相对分子质量在 18 481.3~109 042.29 之间。该家族中不稳定性系数只有 3 个成员小于 40,为稳定蛋白,其余均为不稳定蛋白。总平均亲水性均为负值,说明 WRKY 家族成员均为亲水蛋白。

2.2 WRKY 家族成员系统进化分析结果 为得到 WRKY 家族中各成员间的同源进化关系,笔者采用系统进化分析的方法,将鉴定得到的 65 个家族成员输入 MEGA 绘制系统进化树 (图 1)。根据进化树的聚类结果将这 65 个成员分为 A、B、C、D、E 5 类,其分别包括 WRKY 基因 9、16、12、11 和 17 个,A 类中的 WRKY 成员最少,E 类中的 WRKY 成员最多。从进化树分支关系中还可以得到 B、C、D、E 4 类的亲缘关系相对较近聚为一大类,而 A 类相对关系较远,认为可能 A 类成员是在长期进化过程中保留下来的较原始的一类。根据进化树分组结果将家族成员分组进行比对发现,每组的保守氨基酸都各不相同,但相同的是所有组都有 WRKY 保守序列 (图 2)。其中 C 组中同组完全保守氨基酸较多,E 组中完全保守氨基酸较少。B、C、D、E 4 组比较相似,它们与 A 组成

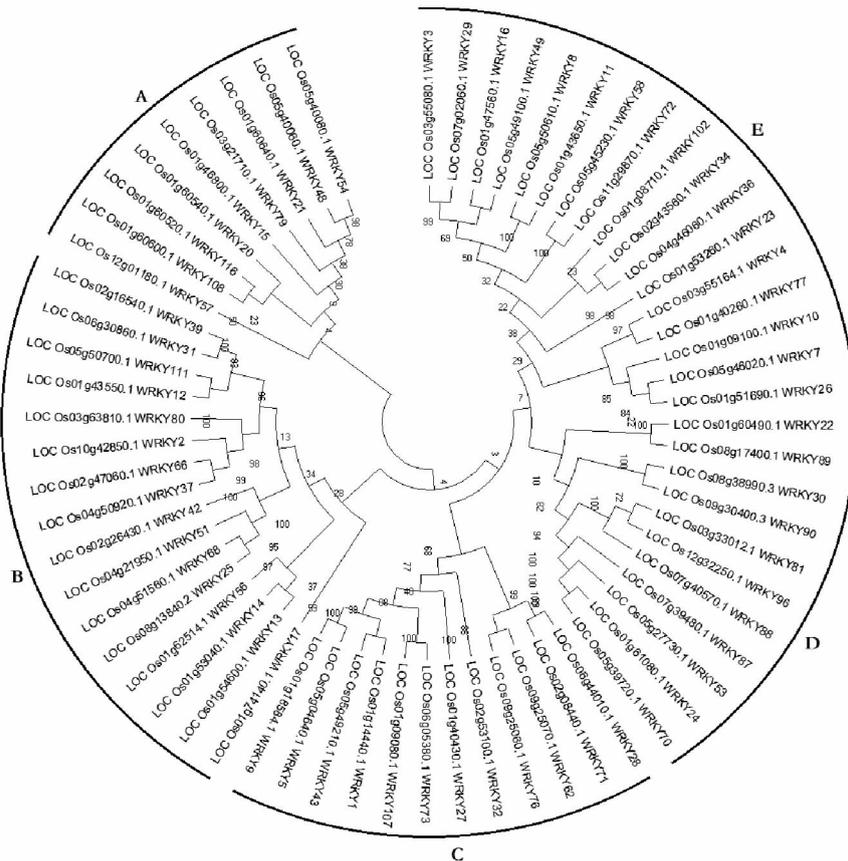


图 1 水稻 WRKY 家族系统进化树

Fig.1 Evolutionary tree of rice WRKY family system

LOC_0s05g40080.1_WRKY54	ARIERKATMDDKFLWRKYQKQEKIKNSKHPRFYRCSYKDDHGCTATKQVQOQSEBADDTASEFVYIIYFGEHTCRHE
LOC_0s05g40060.1_WRKY48	ARVBRKATSEDEFLWRKYQKQEKIKNSKHPRFYRCSYKDDHGCTATKQVQOQSEBADDTASEFVYIIYFGEHTCRHE
LOC_0s01g60640.1_WRKY21	VRFYRSGTITIDGFIWRKYQKQEKINGCKHFLRYRCAFRS--GGCLATRRYVQSQS--QDDFAA--LVYIAYYGEHTCRHE
LOC_0s03g21710.1_WRKY79	SMKRVAATLEDGEHVWRKYQKQIQNSFYRCSYRRCRHKLDQCCARRQTCRCEA---DPSN---YDIYFGEHTCRDF
LOC_0s01g46800.1_WRKY15	RSVQDVEPLDDEFSWRKYQKQKIDLQAKYPRAYFRCTHRHTQCCASGKQVQRDA---DPLLDVYVYHGDTHCAHE
LOC_0s01g60540.1_WRKY20	TFIITFSPFYKDEYQWRKYQKQKIQNSYLRLLYKCTFRRERSCAAKKQVQRDA---EYFMFLVYVYHGDTHCAHE
LOC_0s01g60520.1_WRKY116	---PFMDCHLWRKYQKQKIDSAFPLRYRCSYRREDRCLASKLVQOQND---DDPFLVYVYVYHGTCTNTT
LOC_0s01g60600.1_WRKY108	KRLLTASPTIDDEYQWRKYQKQKINNTNFRSRYRCSYHRRERCPAQKHVQQRDA---DDVFLALHVYVYHGTCTLQGE
LOC_0s12g01180.1_WRKY57	-----DEYSRKYQKQVKGSEFFRSYKCTHPT---CPVKKRVERLTPDE---RIAEIYVYVYHGTCTLQGE
LOC_0s02g16540.1_WRKY39	-----VSAVVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRSDPNIFILLIYTCGHHN-HSA
LOC_0s06g30860.1_WRKY31	---FAPDLVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCAARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s05g50700.1_WRKY111	-----VSTDLVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCAARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s01g43550.1_WRKY12	-----VSSDLVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCMARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s03g63810.1_WRKY80	---CCGVIPSDLVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCMARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s10g42850.1_WRKY2	---CCGVIPSDLVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCMARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s02g47060.1_WRKY66	---CCGVIPSDLVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCMARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s04g50920.1_WRKY37	---CCGVIPSDLVAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCMARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s02g26430.1_WRKY42	---ADIFADDSWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s04g21950.1_WRKY51	---ADIFADDSWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s04g51560.1_WRKY88	---ADIPDDYSWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s03g13840.1_WRKY25	---ADIFADDSWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s01g82514.1_WRKY56	---KMPADGYSWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s03g13840.1_WRKY25	---ADIFADDSWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s01g82514.1_WRKY56	---KMPADGYSWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s01g53040.1_WRKY14	KCVFVETPTDSSAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s01g54600.1_WRKY13	KGAGBPPPSDSSAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s01g74140.1_WRKY17	-----GLADDEYKWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCFARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s01g18584.1_WRKY9	RARSBAPFMSIDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s05g04640.1_WRKY5	RARSBAPFMSIDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s05g49210.1_WRKY43	RARSBAPFMSIDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s01g14440.1_WRKY1	RARSBAPFMSIDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s01g09080.1_WRKY107	RVKCDITPTNDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s06g05380.1_WRKY73	RARCDAPFMSIDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s01g40430.1_WRKY27	RTRCSAPFMSIDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s02g53100.1_WRKY32	RVRQCFPTNDGQWRKYQKQKAKGNPCPRAYRCTMAAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s09g25060.1_WRKY76	DFSDTSLVVKDGYWRKYQKQKVDNPNPRAYRCAFAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s09g25070.1_WRKY62	DANSGDPTVYKDGWRKYQKQKVDNPNPRAYRCAFAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s02g08440.1_WRKY171	DFSDLSLVVKDGYWRKYQKQKVDNPNPRAYRCAFAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s06g44010.1_WRKY28	DFSDLSLVVKDGYWRKYQKQKVDNPNPRAYRCAFAFCVPRKQVQRCAEDBKTLLIITTYEGHNHNLFP
LOC_0s05g39720.1_WRKY70	QTMSDIDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s01g61080.1_WRKY24	QTMSDIDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s05g2730.1_WRKY53	QTMSDIDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s07g39480.1_WRKY87	QTMSDIDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s07g40570.1_WRKY88	STTSBIDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s12g32250.1_WRKY96	QTMSBVDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s03g33012.1_WRKY81	QTMSBVDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s09g30400.3_WRKY90	QTMSBVDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s09g39990.3_WRKY30	QTMSBVDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s08g17400.1_WRKY89	KIIVQAKXTSDGYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s01g60490.1_WRKY22	RTEYIYAFYHDEYWRKYQKQKMRGNSFFRCYRCTIYHQDHCPSAKSHVYHNSDDPPFLFRVYITNHT
LOC_0s01g51690.1_WRKY26	RTRSDDELDDEYWRKYQKQKSKVNSPNFRSYYRCS--TEGCVNKKRVERDKNDPFRVYVITTYEGKHNHVC
LOC_0s05g46020.1_WRKY7	RTRKSEIBLDDEYWRKYQKQKSKVNSPNFRSYYRCS--TEGCVNKKRVERDKNDPFRVYVITTYEGKHNHVC
LOC_0s01g09100.1_WRKY10	RTRKSEIBLDDEYWRKYQKQKAVKNSPNFRSYYRCS--AALCQVKKRVERDDPFRVYVITTYEGKHNHATF
LOC_0s01g40260.1_WRKY77	KTRSEBVDLDDEYWRKYQKQKAVKNSPNFRSYYRCS--SEGCRVKKRVERARDDAFVYVITTYEGKHNHAF
LOC_0s03g5164.1_WRKY4	QTRSEBVDLDDEYWRKYQKQVVKGNPNFRSYYKCTTAAFCVPRKQVQRASHDLRAVITTYEGKHNHVP
LOC_0s01g53260.1_WRKY23	QTRSDNDLDDEYWRKYQKQAVKNSKHFRSYYRCT--HNTCNVKKVQLAKDTSIVYVITTYEGKHNHFC
LOC_0s04g46060.1_WRKY36	QTRSDVDLDDEYWRKYQKQVVKNSLHFRSYYRCT--HNCRVRKKRVERSDDCRMVITTYEGKHNHIF
LOC_0s02g43560.1_WRKY34	QTRSEBVDLDDEYWRKYQKQVVKNSLHFR--YICG--H-----H-H-----H-H-----
LOC_0s01g08710.1_WRKY102	QTRSDVDLDDEYWRKYQKQVVKNTQHFRSYYRCT--QDNCRVKKRVERLABDPRMVIITTYEGKHNHSP
LOC_0s11g29670.1_WRKY72	QTRSEBVDLDDEYWRKYQKQAVKNSFFRSDYYRCT--HQGCVNKKVQVRLSRDSTVYVITTYEGKHNHIF
LOC_0s05g45230.1_WRKY58	HTRSBNDLDDEYWRKYQKQAVKNSDFPSDDELLL--FSDVDNTQATSNLRKFLPRLVYITTYEGKHNHIF
LOC_0s05g50700.1_WRKY111	VYVADGCVSTDLAWRKYQKQIKGSPYFRGYYRCSYKSSKCAARKQVRSRDFPFLLLIYTCGHHN-HAV
LOC_0s05g50610.1_WRKY8	MTKSBIHLDDEYWRKYQKQAVKNSYFSSYYRCT--APRCVKKRVERSSDPPFVYVITTYEGKHNHIF
LOC_0s05g49100.1_WRKY49	MTKSBIHLDDEYWRKYQKQAVKNSFFRSDYYRCT--TQCFVKKRVERSSDPAVYVITTYEGKHNHIF
LOC_0s01g47560.1_WRKY16	MTKSBIHLDDEYWRKYQKQAVKNSYFSSYYRCT--TQCFVKKRVERSSDPAVYVITTYEGKHNHIF
LOC_0s07g02060.1_WRKY29	MTKSBIHLDDEYWRKYQKQAVKNSFFRSDYYRCT--NGKCTVKKRVERSSDPPFVYVITTYEGKHNHIF
LOC_0s03g55080.1_WRKY3	MTKSBIHLDDEYWRKYQKQAVKNSFFRSDYYRCT--NGKCTVKKRVERSSDPPFVYVITTYEGKHNHIF

图2 氨基酸序列比对

Fig.2 Amino acid sequence alignment

员相差较远,其差异主要表现在后半部分,从第1个保守的半胱氨酸(C字母)开始出现差异,第2个半胱氨酸相对于其他4组更晚出现,且碳端保守组氨酸(H字母)也出现的更晚,这些是由于长期进化而出现的序列差异。

2.3 保守元件分析 利用在线工具 MEME 寻找 WRKY 家族的保守元件,发现除 WRKYGQK 的保守元件,该家族中还具有1个锌指结构^[16],A组中该锌指结构为 C-X7-C-X22-28-H-X-H,B组和C组中该锌指结构为 C-X5-C-X23-H-X-H,而D组和E组中该锌指结构为 C-X4-C-X23-H-X-H,其中X可以是任意氨基酸,但X中也有相对保守的氨基酸存在。

3 结论与讨论

WRKY 转录因子家族是在植物中广泛存在的一类重要

蛋白,其可以在很多逆境胁迫中发挥作用以减少逆境对植物带来的伤害,因此对 WRKY 家族的研究至关重要。常常有多个 WRKY 协同发挥一个功能,但 WRKY 转录因子与基因之间或两个 WRKY 之间是如何协同进行信号转导的,该机制尚不清楚,仍需进一步阐明和完善。该研究对水稻 WRKY 转录因子家族成员的理化性质、系统进化亲缘关系、保守元件等项目的生物信息学分析。结果表明,水稻 WRKY 转录因子家族成员共有 65 个,每一个成员都具有 WRKYGQK 的保守元件,除此之外还有一个保守锌指结构的元件存在。利用 MEGA 对所得 WRKY 家族成员进行聚类发现,65 个 WRKY 家族成员可以分为 A、B、C、D、E 5 类,其中 A、B、C、D 4 类的亲缘关系较近,可以聚为一类;而 A 类相对亲缘关系

较远,认为 A 类成员可能是长期进化过程中被保留下来的较原始的一类。该研究认为,水稻基因组中共有 65 个 WRKY 转录因子,这与 Ross 等^[17]在日本晴水稻上得出的结论不同,可能是由于所选用的水稻基因组数据、筛选方式以及结构域探针不同等因素导致的。该研究较系统地鉴定了水稻

WRKY 家族,为学者研究 WRKY 转录因子功能和互作关系提供生物信息学信息,有利于对 WRKY 的进一步深入研究。未来对 WRKY 转录因子的研究重点依然在明确 WRKY 在植物受逆境胁迫时的信号转导途径,以及利用 WRKY 对作物和林木进行分子改良以开发其巨大的应用价值。



图3 WRKY 家族保守元件

Fig.3 Conservative elements of WRKY family

参考文献

- [1] ZHU D W, QIAN Z H, WEI H Y, et al. The effects of field pre-harvest sprouting on the morphological structure and physicochemical properties of rice (*Oryza sativa* L.) starch[J]. Food chemistry, 2019, 278: 10-16.
- [2] YADAV S, GILL S S, PASSRICHA N, et al. Genome-wide analysis and transcriptional expression pattern-assessment of superoxide dismutase (SOD) in rice and *Arabidopsis* under abiotic stresses[J]. Plant gene, 2019, 17: 1-9.
- [3] 朱景福, 李芳, 鹿保鑫. 基于聚类改进的 Fisher 与 KNN 判别分类算法对比研究[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(1): 250-252, 257.
- [4] 谷彦冰, 冀志蕊, 迟福梅, 等. 苹果 WRKY 基因家族生物信息学及表达分析[J]. 中国农业科学, 2015, 48(16): 3221-3238.
- [5] 赵楠楠, 刘立峰. 植物 WRKY 转录因子及其生物学功能[J/OL]. 分子植物育种. [2018-12-25]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20181218.1113.004.html>.
- [6] 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.
- [7] ZHANG Y J, WANG L J. The WRKY transcription factor superfamily: Its origin in eukaryotes and expansion in plants[J]. BMC Evolution Biology, 2005, 5(1): 1-12.
- [8] 刘梦佳, 李海峰. 水稻 WRKY 转录因子家族研究进展[J]. 河南农业科学, 2016, 45(3): 1-8.
- [9] 肖俊. 水稻 WRKY13 通过选择性结合不同顺式作用元件调控非生物和生物胁迫信号路径间的互作[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [10] 周丽霞, 曹红星. 低温胁迫下油棕 WRKY 转录因子基因的表达特性分析[J]. 南方农业学报, 2018, 49(8): 1490-1497.
- [11] 万永青, 毛铭铄, 万东莉, 等. 中间锦鸡儿 WRKY75 基因对拟南芥耐受盐和 ABA 能力的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(1): 17-25.
- [12] 梁滨, 董冬. 植物 WRKY 转录因子的研究进展[J]. 生物学通报, 2018, 53(6): 5-8.
- [13] 刘洋, 郑洋洋, 宫超, 等. 番茄 AS2 基因家族的系统进化分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2018, 37(9): 3958-3965.
- [14] SAITOU N, NEI M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees[J]. Molecular biology and evolution, 1987, 4(4): 406-425.
- [15] KUMAR S, STECHER G, LI M, et al. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms[J]. Molecular biology and evolution, 2018, 35(6): 1547-1549.
- [16] 向贵生, 王开锦, 晏慧君, 等. 蔷薇科植物 MLO 蛋白家族的生物信息学分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2018, 37(5): 2043-2059.
- [17] ROSS C A, LIU Y, SHEN Q J. The WRKY gene family in rice (*Oryza sativa*) [J]. J Integr Plant Biol, 2007, 49(6): 827-842.
- [18] 马明颖, 王晓岩, 崔贞爱, 等. 酵母培养物对蛋鸡生产性能及鸡蛋品质的影响[J]. 粮食与饲料工业, 2007(1): 39-40.
- [19] 郑艳秋, 甄玉国, 刘墨, 等. 酵母培养物对饲喂霉变玉米日粮肉仔鸡肠壁结构和肠道菌群影响的研究[J]. 饲料工业, 2010, 31(22): 34-36.
- [20] 金加明, 杨虎, 吴宝霞, 等. 酵母培养物和寡糖对产蛋高峰期蛋鸡生产性能的影响[J]. 饲料研究, 2005(3): 44-45.
- [21] 齐明星, 苗丽萍, 贺强, 等. 菌肽蛋白对蛋鸡生产性能、蛋品质、肠道菌群数量及血清生化指标的影响[J]. 动物营养学报, 2015, 27(12): 3878-3886.
- [22] 张丽, 丁宏标. 酵母培养物、枯草芽孢杆菌和木瓜蛋白酶对保育猪生长性能、营养物质表观消化率和粪便微生物数量的影响[J]. 动物营养学报, 2016, 28(11): 3642-3649.
- [23] 周雪飞. 酵母培养物对绵羊瘤胃发酵及消化道内营养物质流通与消化的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2016.

(上接第 114 页)

- [8] KASHONGWE O B, MIGWI P, BEBE B O, et al. Improving the nutritive value of wheat straw with urea and yeast culture for dry season feeding of dairy cows[J]. Tropical animal health and production, 2014, 46(6): 1009-1014.
- [9] 李洪龙, 董志凝, 孙明梅. 酵母菌培养物对蛋鸡生产性能及蛋品质的影响[J]. 中国饲料, 2006(13): 19-20, 24.
- [10] 胡光林, 刘宝德. 酵母培养物对商品蛋鸡生产性能及鸡蛋品质的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2008(11): 41-42.
- [11] 武书庚, 刘质彬, 齐广海, 等. 酵母培养物对产蛋鸡生产性能和蛋品质的影响[J]. 动物营养学报, 2010, 22(2): 365-371.
- [12] 张连忠. 酵母培养物对蛋鸡生产性能及蛋品质的影响[J]. 饲料研究, 2011(6): 54-55.