

油菜素内酯与脱落酸互作调控植物生长与抗逆的分子机制研究进展

李钱峰, 鲁军, 余佳雯, 张昌泉, 刘巧泉*

扬州大学农学院, 江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育建设点/植物功能基因组学教育部重点实验室/粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏扬州225009

摘要: 植物需要同时协调多种不同信号来调节整个生长发育过程。植物激素油菜素内酯(BR)和脱落酸(ABA)是其中发挥重要作用的两类主要内源信号, 并且在种子萌发、植物抗逆等过程中存在着密切的交叉互作。随着BR和ABA信号通路中关键元件的不断解析, 两者互作调控气孔运动、逆境响应、种子休眠与萌发、植物发育等过程的分子机制研究取得显著进展。本文综述了近年来有关BR和ABA的功能、信号转导通路以及两者互作分子机制的最新进展。

关键词: 油菜素内酯; 脱落酸; 互作; 生长发育调控; 抗逆

植物需要通过整合内部的植物激素和外界信号来不断调节其生长发育以适应环境的变化。植物激素作为一类植物自身合成的、具有调节作用的痕量小分子物质, 尽管结构简单, 却具有显著的生理效应。目前, 植物激素家族主要包括生长素(auxin)、细胞分裂素(cytokinin)、赤霉素(gibberellin, GA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和乙烯(ethylene)五大经典植物激素, 以及油菜素内酯(brassinosteroid, BR)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、独脚金内酯(strigolactone, SR)等新成员(Santner和Estelle 2009)。随着大量植物激素合成和信号转导相关突变体的分离、鉴定, 以及遗传学、分子生物学、生物化学、转录组学和蛋白质组学等技术手段的不断应用, 各激素参与植物生长发育调控的效应和分子机理获得逐步解析, 人们对于植物激素代谢、运输、信号转导等过程的认识也不断深入。在大量研究聚焦于单个植物激素信号调控植物生长发育的同时, 探究植物激素间、激素与环境因子间通过互作协同调控植物生长发育及响应环境改变已成为植物学领域的一个研究热点(Vert和Chory 2011)。研究表明植物的生长发育同时受到多种不同信号通路的共同调节, 且各信号通路间存在着不同程度的互作, 共同构成一个精细而复杂的调控网络。作为促进植物生长的一类主要激素, 目前BR信号通路中几乎所有的组分均已被鉴定, 特别是在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 一条完整的BR信号通路已获解析(Wang等2012)。已知BR参与调控植物生长发育的一系列过程, 但其调控的分子机制仍不

清楚, 特别是BR如何与其他信号通路互作协同调控这些过程仍有待深入研究。例如最新报道表明BR在植物响应逆境胁迫过程中发挥着重要作用(Nolan等2017), 而已知ABA是与植物抗逆最为紧密相关的一类激素。因此BR与ABA是否通过互作来共同调控植物的抗逆? 其分子机制是什么? 这些都成为目前亟待解决的热点问题。尽管早前系列生理实验观察到BR和ABA在调控植物种子萌发、抗逆等方面存在互作, 但其分子机制解析一直未有突破。随着BR和ABA信号通路各主要组分的鉴定及下游调控基因的解析, BR和ABA协同调控植物抗逆、种子萌发等过程的分子机制研究取得显著进展; 但到目前为止, BR和ABA交叉互作的热点话题还未有系统的综述报导。因此, 本文针对近期有关BR和ABA的功能、信号通路, 重点是BR和ABA互作调控植物气孔运动、抗逆反应和种子萌发等过程的研究进展进行综述总结。

1 BR的功能及其信号通路

BR是一种新型的甾醇类植物激素, 被称为第六大类植物激素。其在植物体内广泛分布, 参与一系列生理生化反应, 在植物种子萌发、器官分

收稿 2017-11-28 修定 2018-01-27

资助 国家自然科学基金(31601275和31771745)、中国博士后科学基金(2014M560450)、江苏省高等学校自然科学研究重大项目(17KJA210001)和广东省应用植物学重点实验室开放课题(AB2016004)。

* 通讯作者(qqliu@yzu.edu.cn)。

化、根茎伸长、光形态建成、维管束分化、开花和衰老等生长发育过程中发挥着重要作用,同时BR还参与水稻(*Oryza sativa*)的抗逆和抗病过程(Zhang等2014)。已知根与植物的营养吸收和抗逆性密切相关(Khan等2016)。最近研究表明BR在调控植物根系生长、发育和共生等方面发挥着重要作用(Wei和Li 2016)。已知BR在一定浓度范围内调节拟南芥等根分生组织的大小和侧根发育,低浓度BR促进根系生长,高浓度BR抑制根生长;此外, BR在根毛细胞和非根毛细胞中既决定表皮细胞的寿命,也影响根细胞伸长(Vragović等2015),且BR与其他信号可协同或者拮抗地调节拟南芥根系的生长发育(Fridman等2014)。这些研究为解析BR参与调控植物抗逆的分子机理提供了良好的研究思路 and 理论依据。

近年来研究者通过大量的遗传学、分子生物学、转录组学和蛋白组学等研究,成功鉴定了拟南芥中BR信号通路几乎所有的核心元件,形成一个从细胞表面BR受体到下游转录因子的完整信号通路(Wang等2012)。这一途径可被概括为三大步骤:(1)细胞表面/质膜对BR信号的感知和接收;(2)BR信号在细胞质内的传递;(3)信号在细胞核内的放大。具体而言, BR与位于细胞膜表面的BR受体激酶BRI1 (BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1)结合从而将其激活,促进其与BR共受体BAK1/SERK3 (BRI1-ASSOCIATED RECEPTOR KINASE 1/SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASE 3)的结合及随后的互相磷酸化作用,从而进一步增强BRI1的激酶活性;同时,激活的BRI1与BR信号通路的抑制因子BKI1 (BRI1 KINASE INHIBITOR)分离,并磷酸化锚定于质膜的激酶BSK1 (BR-SIGNALING KINASE 1)和CDG1 (CONSTITUTIVE DIFFERENTIAL GROWTH 1);激活的BSK1和CDG1从受体复合体上解离并进一步磷酸化下游的磷酸酶BSU1 (BRI1-SUPPRESSOR 1),活化的BSU1可使BR信号通路中的关键负调控因子BIN2 (BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE 2)去磷酸化并失活。最新研究表明F-box泛素连接酶蛋白KIB1可直接介导BIN2的失活和降解(Zhu等2017)。此时,被BIN2通过磷酸化负调控的两个同源转录因子BZR1 (BRASSINAZOLE-RESISTANT 1)和BES1 (BRI1-

EMS-SUPPRESSOR 1)被PP2A (PROTEIN PHOSPHATASE 2A)去磷酸化,并与磷酸化蛋白结合因子14-3-3蛋白解离,随后进入细胞核内,结合到目标基因启动子区的BR响应元件BRRE (BR-response element: CGTGC/TG)和E-box元件(CANNTG)上来调节BR响应基因的表达(Sun等2010; Wang等2012)(图1)。染色质免疫共沉淀测序(chromatin immunoprecipitation followed by parallel DNA sequencing, ChIP-seq)研究结果表明BZR1和BES1直接调控下游上千个目标基因,涉及植物生长发育的众多过程,因此其成为BR信号通路与其他信号途径交叉互作的枢纽(Sun等2010; Yu等2011)。同时, BZR家族转录因子的表达与功能受到多种机制的调控,除蛋白的磷酸化与去磷酸化修饰之外,近期研究表明他们的稳定性还受到蛋白酶体降解途径和自噬作用的调节(Nolan等2017; Yang等2017; Zhang等2016)。

2 ABA的功能及其信号通路

ABA是一种萜类植物激素,在植物生长和逆境响应过程中发挥着重要作用。ABA不仅促进植物的衰老和脱落,而且它对植物胚胎发育、种子休眠、果实成熟、根形态调节、逆境胁迫、气孔运动等方面均具有重要的调节作用(Vishwakarma等2017)。其中干旱和高盐胁迫可改变土壤水势,对植物根部造成渗透胁迫,刺激植物体内ABA含量迅速升高。高浓度ABA促进植物关闭气孔以减少气体交换,降低光合效率和叶片蒸腾作用,从而减少水分的损失(Mittler和Blumwald 2015)。ABA对气孔关闭的促进作用是通过调控OST1 (Open Stomata 1)激酶、CPK8 (CALCIUM-DEPENDENT PROTEIN KINASE 8)激酶、H⁺-ATP酶等来实现的(Vishwakarma等2017)。此外,多种转录因子(包括AP2/ERF、MYB、NAC、HD-ZF和bHLH)也介导了ABA对植物渗透胁迫的调控。例如, ABA 改变**bHLH68**基因表达来参与植物侧根发育的调节,抵制干旱胁迫(Le Hir等2017)。陆地棉(*Gossypium hirsutum*)中分离到一种表达受ABA调控的新型ERF转录因子GhERF38,参与陆地棉对干旱/盐胁迫的响应(Ma等2017)。热休克因子(heat shock factors, Hsfs)是植物适应高温的中心调节因子。最近,

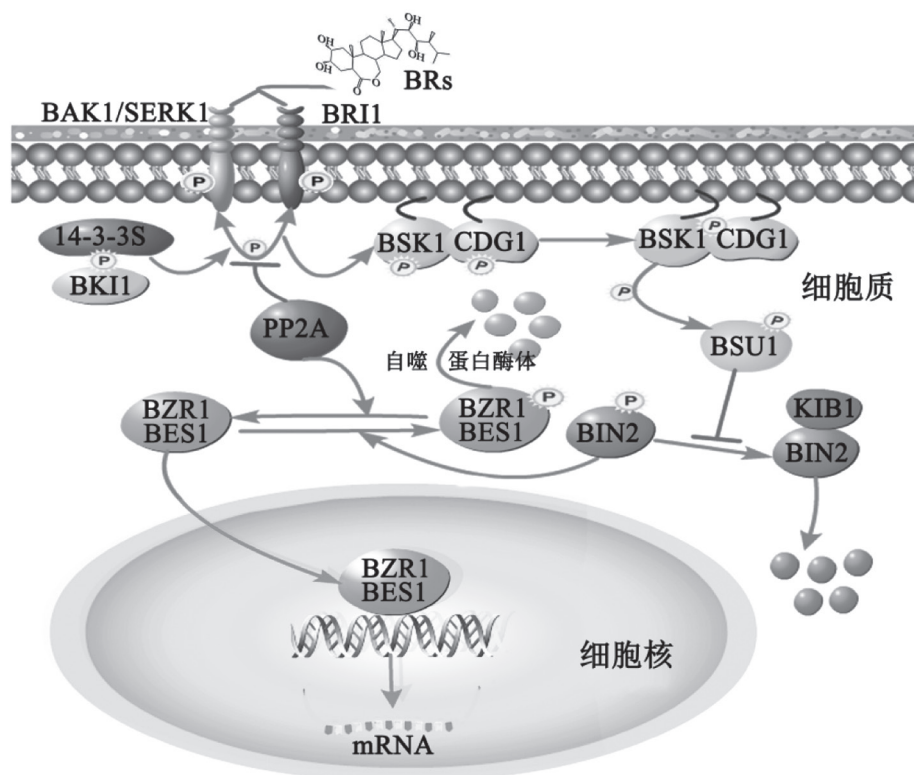


图1 BR的信号转导模式图

Fig.1 Model of BR signal transduction pathway

参考Wang等(2012)略作修改。BRI和BAK1/SERK1分别为BR的受体和共受体; BSK1、CDG1、BSU1和PP2A均为BR信号转导通路中的正调控因子, 通过调节蛋白的磷酸化与去磷酸化过程将BR信号传递到下游; BKI1和BIN2为BR信号转导通路中的负调控因子; BZR1和BES1为BR信号转导通路的关键转录因子, 负责直接调控下游目标基因的表达; 14-3-3为磷酸多肽结合蛋白, 可与BR通路中的多个蛋白结合; KIB1为F-box泛素连接酶蛋白, 调控BIN2的降解。

小麦(*Triticum aestivum*)中研究表明ABA可显著诱导*TaHsfC2a*在叶片中的表达, 而过量表达*TaHsfC2a-B*基因可增强一系列热保护蛋白的表达。因此, ABA对转录激活子*TaHsfC2a-B*的表达调控是小麦种子发育过程中进行热保护的一种重要防御机制(Hu等2017)。ABA参与植物发育和逆境响应的其他调控机制已获得广泛研究, Vishwakarma等(2017)也做了很好的总结。

目前, ABA信号通路中的四类核心元件已获较好解析, 包括ABA受体PYR/PYL/RCAP家族成员、负调控因子PP2Cs (ABI1、ABI2和HAB1)、正调控因子SnRK2s以及AREB/ABF、AP2/ERF等一系列转录因子(Yu等2016)。其中ABA受体PYR/PYL/RCAPs、PP2C和SnRK2s组成了ABA信号转导通路中一个双重的负调控系统。具体而言, 正常生长条件下细胞内ABA水平较低, ABA信号通路

中的负调控因子PP2Cs与去磷酸化的SnRK2s结合以保持其失活状态, 从而抑制ABA信号转导。当植株受到高盐或者干旱等胁迫刺激后, 细胞内ABA含量增加并与胞内受体PYR/PYL/PCARs结合, 促使ABA受体与下游PP2Cs互作并抑制其磷酸酶活性, 从而释放被PP2Cs抑制的SnRK2s蛋白激酶。释放的SnRK2s可通过磷酸化完成自激活, 并进一步磷酸化下游一系列转录因子(如ABI5、ABF2等)来调控众多ABA响应基因的表达, 从而触发各种ABA诱导的生理反应。最近, 也有报道指出由OST1和CPK6介导的ABA信号转导通路对SLAC1 (slow anion channel 1)离子通道的激活并未通过SnRK2s, 而是由PP2C蛋白磷酸酶ABI1直接与SLAC1的N末端互作并使其去磷酸化, 这代表一个更直接负调控SLAC1离子通道的新途径(Brandt等2012)(图2)。

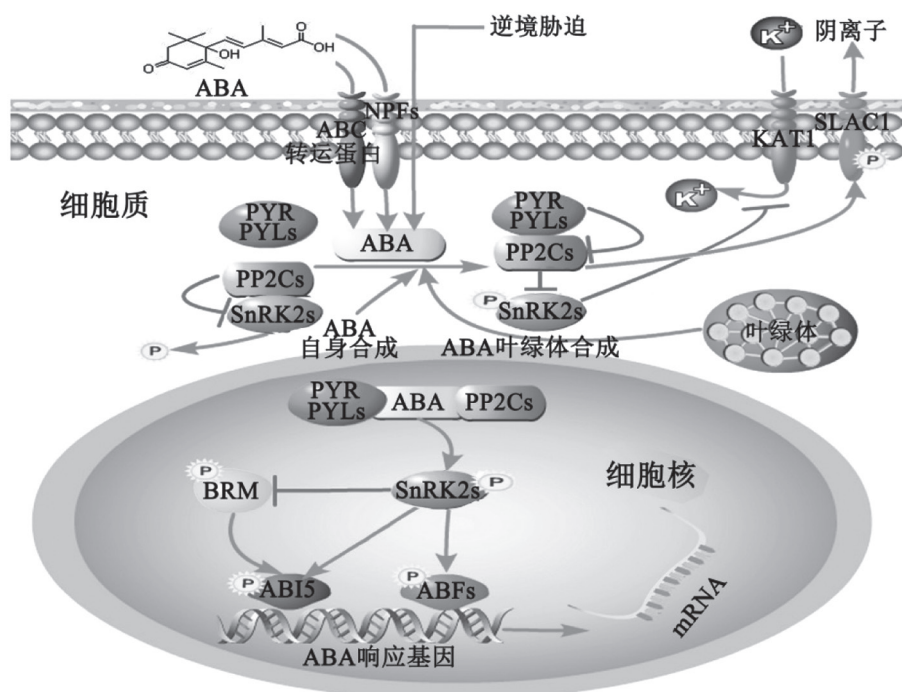


图2 ABA的信号转导模式图

Fig.2 Model of ABA signal transduction pathway

参考Yu等(2016)文献修改。ABC转运蛋白和NPFs的功能均为转运ABA; KAT1是钾离子通道; SLAC1是S型阴离子通道; PYR/PYL/RCAP是ABA受体; PP2C是2C型蛋白磷酸酶, 为ABA信号通路的负调控因子; SnRK是蔗糖非酵解型蛋白激酶, 为ABA信号通路的正调控因子; BRM是SWI/SNF类染色质重塑ATP酶, 为ABA信号通路的负调控因子; ABI5和ABFs是ABA信号通路的转录因子。

3 BR与ABA互作调控植物的生长发育与抗逆反应

已知BR作为一类促进植物生长的重要激素, 不仅参与调节植物众多发育和生理反应, 同时也帮助其适应不利的胁迫环境(Wang 2012)。而ABA不但作为一个重要的信号传感器感知各种非生物胁迫, 并且有助于提高植物的抗逆性(Umezawa等2010)。ABA一般通过负调节植物的生长来协助植物应对逆境胁迫。尽管此前很多生理数据表明BR和ABA共同调控植物的种子萌发、抗逆等过程, 且拟南芥中的基因芯片结果显示BR和ABA协同调控超过200个共同的目标基因(Nemhauser等2006), 但两者互作的分子机制一直不清楚。随着BR和ABA信号通路的不断解析和完善, 两者共同调控植物气孔运动、抗逆、种子萌发等生理过程的分子机制取得显著进展。

3.1 气孔运动调控

气孔是植物与外界环境进行气体交换的通道,

由两个保卫细胞组成。正常情况下, 植物开放气孔来吸收空气中的CO₂用于光合作用, 同时排出水分, 一方面降低植物体表温度, 另一方面通过水分的蒸腾作用将营养物质运输到植物体各个部位(陆雯芸等2016)。但在外界环境胁迫如干旱或者ABA的诱导下, 植物会关闭气孔以保持体内水分平衡, 抵御不良生长条件。研究发现BR和ABA共同调控植物气孔运动的机制较为复杂。Haubrick等(2006)报道在蚕豆(*Vicia faba*)中BR与ABA效应一致, 共同促进气孔的关闭。Xia等(2014)在番茄(*Solanum lycopersicum*)中的研究发现BR对气孔运动的效应依赖于BR浓度, 低浓度BR促进气孔张开, 而高浓度BR诱导气孔关闭; 且高浓度BR对气孔关闭的促进作用是通过激发活性氧(reactive oxygen species, ROS)的快速积累形成一个氧化环境, 进而增加ABA合成所致。最近, Ha等(2016)报道在拟南芥中BR可独立于ABA来促进气孔关闭, 但如果用两者共同处理植物, 结果显示BR浓度超过一个阈值后将拮抗ABA对气孔关闭的诱导作用, 主要通过抑

制受ABA诱导的ROS相关基因的表达及后续ROS的积累来实现的;进一步研究表明BR能否抑制ABA诱导的气孔关闭依赖于BR受体BRI1。Shang等(2016)揭示了BR的共受体BAK1在BR和ABA相互作用调控气孔运动中的关键作用。结果显示BR不敏感突变体***bak1***更易失水,对ABA诱导的气孔关闭不敏感,且ABA对***OST1***表达及ROS合成的诱导效应也被削弱;而在***bak1***中过量表达***OST1***不能完全恢复***bak1***对ABA的敏感性。蛋白互作实验证明BAK1与***OST1***在细胞膜附近形成受ABA诱导的复合物,而BR负调控***OST1***的表达及BAK1-***OST1***复合物的形成。此外,ABI1和BAK1反向调控***OST1***的磷酸化,而且ABI1与BAK1的互作可抑制BAK1与***OST1***的结合。总之,大部分情况下BR和ABA协同互作共同促进植物气孔的关闭,但该效应还受到研究物种和BR浓度的影响。有关BR浓度与其效应的关系,Tong等(2014)认为外源处理的BR浓度不同,会造成不同甚至相反的生理效应;此外,BR积累增多或者BR信号通路增强的水稻突变体往往呈现株高变矮的现象,因此推测植物体内激素水平的平衡对于其正常的生长发育尤为重要。

3.2 逆境胁迫调控

在自然界中,植物生长发育过程会受到干旱、高盐、极端温度等各种非生物胁迫的影响。为适应环境,植物往往会通过改变体内植物激素的含量和信号转导来从分子、细胞、生理和生化水平对胁迫作出响应。如BR和ABA通过互作来平衡植物的生长和抗逆以应对非生物胁迫。已知脯氨酸(proline, Pro)是高等植物中一种重要的保护性渗透物,在渗透胁迫(干旱、盐碱、低温和ABA)条件下,植物可迅速积累Pro。拟南芥中ABA和盐胁迫均可刺激Pro的积累,该过程依赖于光对***P5CS1***基因表达的诱导,而***P5CS1***又受到BR信号的抑制(Ábrahám等2003)。Chung等(2014)通过拟南芥基因芯片数据筛选到一批表达受ABA诱导而被BR抑制的基因,其启动子上均包含一个可被BZR转录因子结合的BRRE模体。其中***RD26***基因的表达受盐诱导,但被BR抑制,进一步研究表明BIN2激酶抑制剂处理植物不但抑制***RD26***基因的表达,而且显著降低植物在盐胁迫下的存活率。因此,BR和ABA拮抗地调控位于BIN2下游的目标基因表达来

平衡植物的生长和抗盐。最近,BR和ABA协同调节植物抗旱和抗氧化性胁迫的机制研究获得显著进展。已知干旱胁迫是一种主要的非生物胁迫,并且可能导致抗氧化防御和ROS量之间的不平衡,导致氧化胁迫,进而显著影响植物的生长发育和粮食产量。已知BR处理拟南芥和油菜(*Brassica napus*)种子可提高植株对干旱和低温胁迫的耐受性,该过程涉及对ABA合成及多个胁迫相关基因(***RD29A***、***ERD10***和***RD22***)表达的诱导(Kagale等2007)。进一步研究表明BR还可诱导NO的积累,而NO可激活ABA的合成,从而明确了BR经由NO和ABA介导来增强植物抗旱性的分子机制(Zhang等2011)。此外,蛋白的法尼酰化(farnesylation)修饰也影响了BR合成和ABA响应。已知蛋白的法尼酰化是一种翻译后修饰过程,即将一个15碳的法尼基异戊二烯加到特定蛋白的碳端。细胞色素P450酶CYP85A2是控制BR合成最后一步的关键酶,必须进行法尼酰化后才具有生物学功能。CYP85A2缺失或者无法尼酰化均会导致BR积累的减少、ABA响应的增强及植物整体抗旱性的提高(Northey等2016)。该研究结果与此前报道的BR与抗旱的相关结论有所出入,推测可能有如下几个原因:(1)BR处理的浓度对其效应有明显影响;(2)前期主要通过外施较高浓度的BR来开展研究,已知BR处理引起的效应众多,抗旱只是其中之一,抗旱效果可能会受到其他条件的影响;(3)本研究主要研究法尼酰化修饰或基因突变对内源BR合成及植物抗旱的影响,其方式和效果有别于外源BR处理;(4)内源BR积累处于动态平衡状态,存在反馈抑制调节机制。除抗盐和抗旱外,番茄中H₂O₂介导了BR和ABA协同调控植物响应热胁迫和氧化胁迫的过程。BR通过一个正反馈机制诱导H₂O₂的快速积累从而增强植物对逆境的耐受性,同时该过程又增加了ABA的合成,进一步刺激植物产生更多的H₂O₂,从而增强植物的逆境耐受性(Zhou等2014)。Zhu等(2015)在玉米(*Zea mays*)中的研究发现BR诱导的抗氧化防御是由MAP (microtubule-associated protein)蛋白ZmMAP65-1a介导的,该过程依赖于ABA的存在。ABA抑制剂处理或基因突变不但抑制了下游ZmMAP65-1a基因的表达和ZmMAPK的活性,还影响BR诱导的抗氧化酶活性,如APX、

CAT、GR、SOD和NADPH等。因此, 缺水引起的ABA积累介导了BR诱导的植物抗氧化防御。综上所述, BR通过与ABA互作参与调控植物的多种抗逆过程, 但每种逆境胁迫所涉及的分子调控机制不同, 因此BR和ABA的关系既有拮抗, 又有协同, 取决于所响应的逆境种类。例如盐胁迫条件下, BR拮抗ABA的耐盐效应; 而在干旱和氧化胁迫条件下, BR与ABA共同提高植物的抗性等。

3.3 种子休眠和萌发的调控

种子休眠保证了种子在不利的环境下可以存活, 只有在外界环境条件合适的情况下才开始萌发。种子的萌发是内外因素互作的结果, 包括植物激素ABA和BR (于敏等2016)。已知ABA是促进种子休眠的诱导和维持、抑制种子萌发的主要激素, 而BR的一个重要效应即为促进种子萌发。在拟南芥中, BR合成缺失和不敏感突变体种子萌发对ABA处理更为敏感, 而BR受体BRI1的过量表达材料对ABA更加不敏感。Zhang等(2009)在拟南芥中的研究表明ABA可通过调控BR信号通路中位于受体BRI1下游、BIN2上游的一个未知元件来激活BIN2, 从而抑制种子萌发。最近, ABA和BR共同调控拟南芥种子萌发的分子机制获得重要进展。Hu和Yu (2014)研究发现BR信号通路中的重要负调控因子BIN2可直接磷酸化ABA信号通路中的关键转录因子ABI5, 使其更加稳定。ABA可促进而BR会抑制BIN2对ABI5的调控。ABI5上BIN2磷酸化位点的突变会显著影响突变体对ABA的正常响应。因此, BIN2与ABI5的直接互作介导了BR和ABA两种激素在拟南芥种子萌发过程中的拮抗调控作用。此外, Yang等(2016)报道了BR-ABA共同调控拟南芥种子萌发的新机制, 即由关键信号元件BZR1和ABI5通过蛋白-DNA互作来介导。研究显示BZR1可直接结合到ABI5基因启动子区的G-box (CACGTG)顺式元件上, 从而抑制ABI5的表达, 使植物对ABA更加敏感。

3.4 植物发育的调控

最近, 模式植物拟南芥和水稻中的两篇报道进一步完善了BR和ABA互作调控植物发育的分子机制。Cai等(2014)报道拟南芥BR信号通路中BIN2与ABA信号通路中的SnRK2.2和SnRK2.3互作并将其磷酸化。BIN2及其两个同源基因BIL1、

BIL2的三突植物主根伸长对ABA的抑制作用不敏感, 而BIN2的获得性突变体bin2-1对ABA极其敏感, 因此推测BIN2为ABA信号通路的正调控因子。遗传学证据进一步证明BIN2对ABA信号通路的调控在ABA受体及PP2C的下游, 但依赖于SnRK2.2和SnRK2.3, 与生理生化结果一致。最近, Gui等(2016)研究表明水稻OsREM4.1蛋白参与BR受体复合体OsBRI1-OsSERK1形成的调节。ABA增加, 受ABA调控的转录因子OsZIP23被激活, 从而诱导OsREM4.1的表达。OsREM4.1蛋白与OsSERK1互作从而影响OsBRI1-OsSERK1复合体的形成。BR增加可激活OsBRI1受体, 促进其磷酸化OsREM4.1, 减弱OsREM4.1与OsSERK1的互作, 从而释放OsSERK1使其更易于与OsBRI1结合, 进而激活BR信号通路来调控水稻主根的伸长、叶夹角增大等性状。

4 小结与展望

作为两种主要的植物激素, BR和ABA在植物一系列的生长发育、逆境响应过程中发挥着重要作用。早在20年前, 研究报道BR不敏感突变体的根伸长对BR的抑制效果没有响应, 但对ABA却非常敏感, 表明两者之间存在拮抗互作(Clouse等1996)。最近, BR和ABA互作调控植物气孔运动、逆境胁迫响应、种子萌发、根生长等的分子机制研究获得显著进展。BR和ABA信号通路中的多个重要信号元件, 如BR通路中的BIN2、BZR1、BAK1及ABA通路中的ABI1、ABI5、SnRK2等, 成为介导BR和ABA互作的关键节点, 构建了一个复杂、系统的分子调控网络(图3), 在转录、翻译、翻译后修饰和蛋白活性等水平进行调控。但是否还有其他信号通路元件和调控机制(如乙酰化修饰、泛素化修饰等)参与到BR和ABA的交叉互作过程中仍不清楚。此外, 对于已获解析的分子互作模式如何时空特异性的介导BR和ABA对其他生长发育过程的调控仍然未知。如BIN2通过磷酸化ABI5来影响其活性和稳定性, 从而调控拟南芥种子的萌发过程, 但BIN2-ABI5的这种互作模式是否适用于气孔运动、植物抗逆性等仍需进一步研究。最后, 已知BZR1等核心元件还介导了BR与其他植物激素的互作, 如BZR1-DELLA介导了BR与

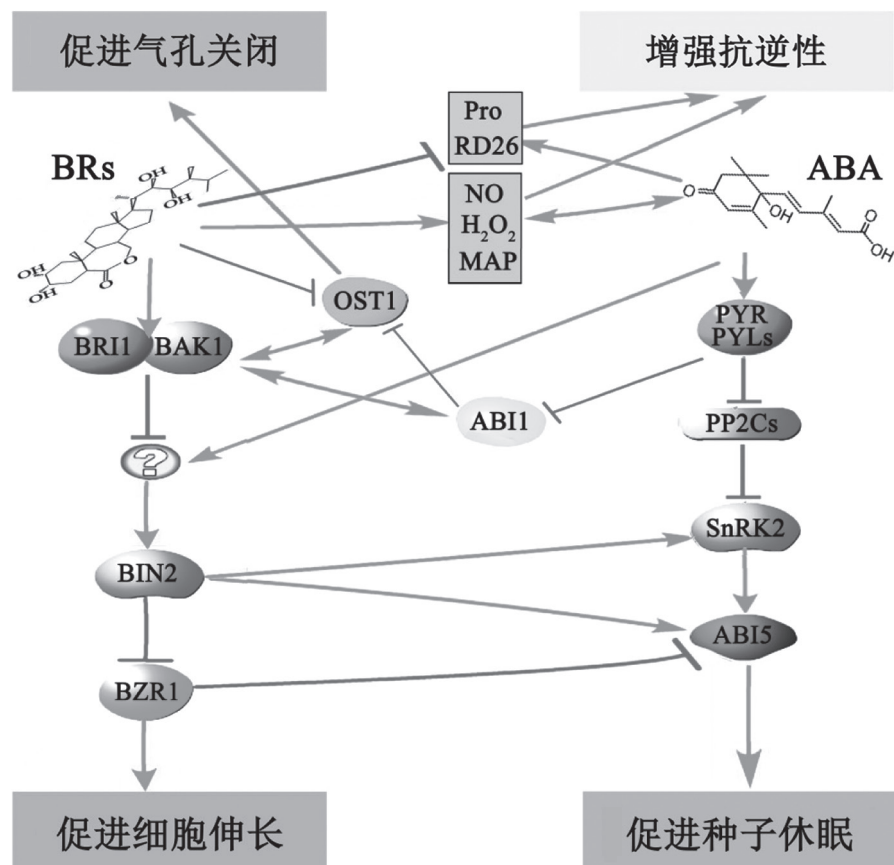


图3 BR和ABA互作调控植物生长发育与抗逆反应的机制

Fig.3 Molecular mechanism on BR and ABA crosstalk-mediated regulation of plant growth and stress responses

BRI1和BAK1分别为BR受体和共受体; BIN2是激酶, 为BR信号通路的负调控因子; BZR1是BR信号通路的转录因子; PYR/PYLs为ABA受体; PP2C是2C型蛋白磷酸酶, 为ABA信号通路的负调控因子; ABI1是一种PP2C蛋白; SnRK2是蔗糖非酵解型蛋白激酶, 为ABA信号通路的正调控因子; ABI5是ABA信号通路的转录因子; RD26为ATAF家族成员, 在依赖于ABA的逆境响应途径中发挥作用; MAP是微管相关蛋白; OST1是主要在保卫细胞中表达的蛋白激酶, 正调控ABA信号通路。

GA之间的互作(Li等2012)。那么BR、ABA和GA是如何通过协调多种分子调控模式来响应内外信号的刺激以最终决定是萌发还是休眠、是生长还是抗逆, 这些需要引入系统生物学的理念、方法来进一步开展深入的研究。

参考文献(References)

- Ábrahám E, Rigó G, Székely G, et al (2003). Light-dependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 51 (3): 363–372
- Brandt B, Brodsky DE, Xue S, et al (2012). Reconstitution of abscisic acid activation of SLAC1 anion channel by CPK6 and OST1 kinases and branched ABI1 PP2C phosphatase action. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (26): 10593–10598
- Cai Z, Liu J, Wang H, et al (2014). GSK3-like kinases positively modulate abscisic acid signaling through phosphorylating subgroup III SnRK2s in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (26): 9651–9656
- Chung Y, Kwon SI, Choe S (2014). Antagonistic regulation of *Arabidopsis* growth by brassinosteroids and abiotic stresses. *Mol Cells*, 37 (11): 795–803
- Clouse SD, Langford M, McMorris TC (1996). A brassinosteroid-insensitive mutant in *Arabidopsis thaliana* exhibits multiple defects in growth and development. *Plant Physiol*, 111 (3): 671–678
- Fridman Y, Elkoubly L, Holland N, et al (2014). Root growth is modulated by differential hormonal sensitivity in neighboring cells. *Genes Dev*, 28 (8): 912–920
- Gui JS, Zheng S, Liu C, et al (2016). OsREM4.1 Interacts with OsSERK1 to coordinate the interlinking between abscisic acid and brassinosteroid signaling in rice. *Dev Cell*, 38 (2): 201–213

- Ha Y, Shang Y, Nam KH (2016). Brassinosteroids modulate ABA-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 67 (22): 6297–6308
- Haubrick LL, Torsethaugen G, Assmann SM (2006). Effect of brassinolide, alone and in concert with abscisic acid, on control of stomatal aperture and potassium currents of *Vicia faba* guard cell protoplasts. *Physiol Plant*, 128: 134–143
- Hu XJ, Chen D, McIntyre CL, et al (2017). Heat shock factor C2a serves as a proactive mechanism for heat protection in developing grains in wheat via an ABA-mediated regulatory pathway. *Plant Cell Environ*, 41 (1): 79–98
- Hu Y, Yu D (2014). BRASSINOSTEROID INSENSITIVE2 interacts with ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 to mediate the antagonism of brassinosteroids to abscisic acid during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (11): 4394–4408
- Kagale S, Divi UK, Krochko JE, et al (2007). Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses. *Planta*, 225 (2): 353–364
- Khan MA, Gemenet DC, Villordon A (2016). Root system architecture and abiotic stress tolerance: current knowledge in root and tuber crops. *Front Plant Sci*, 7: 1584
- Le Hir R, Castelain M, Chakraborti D, et al (2017). At-bHLH68 transcription factor contributes to the regulation of ABA homeostasis and drought stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*, 160 (3): 312–327
- Li QF, Wang C, Jiang L, et al (2012). An interaction between BZR1 and DELLAs mediates direct signaling crosstalk between brassinosteroids and gibberellins in *Arabidopsis*. *Sci Signal*, 5 (244): ra72
- Lu WY, Fang K, Bian HW, et al (2016). Advances in stomatal development and its regulation factors. *Plant Physiol J*, 52 (6): 782–788 (in Chinese with English abstract) [陆雯芸, 房克, 边红武等(2016). 气孔发育及其调控因素的研究进展. *植物生理学报*, 52 (6): 782–788]
- Ma L, Hu L, Fan J, et al (2017). Cotton *GhERF38* gene is involved in plant response to salt/drought and ABA. *Eco-toxicology*, 26 (6): 841–854
- Mittler R, Blumwald E (2015). The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation. *Plant Cell*, 27 (1): 64–70
- Nemhauser JL, Hong F, Chory J (2006). Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. *Cell*, 126 (3): 467–475
- Nolan T, Chen J, Yin Y (2017). Cross-talk of Brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses. *Biochem J*, 474 (16): 2641–2661
- Nolan TM, Brennan B, Yang M, et al (2017). Selective autophagy of BES1 mediated by DSK2 balances plant growth and survival. *Dev Cell*, 41 (1): 33–46
- Northey JGB, Liang S, Jamshed M, et al (2016). Farnesylation mediates brassinosteroid biosynthesis to regulate abscisic acid responses. *Nat Plants*, 2: 16114
- Santner A, Estelle M (2009). Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling. *Nature*, 459 (7250): 1071–1078.
- Shang Y, Dai C, Lee MM, et al (2016). BRI1-Associated Receptor Kinase 1 Regulates Guard Cell ABA Signaling Mediated by Open Stomata 1 in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 9 (3): 447–460
- Sun Y, Fan XY, Cao DM, et al (2010). Integration of brassinosteroid signal transduction with the transcription network for plant growth regulation in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 19 (5): 765–777
- Tong H, Xiao Y, Liu D, et al (2014). Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice. *Plant Cell*, 26 (11): 4376–4393
- Umezawa T, Nakashima K, Miyakawa T, et al (2010). Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. *Plant Cell Physiol*, 51 (11): 1821–1839
- Vert G, Chory J (2011). Crosstalk in cellular signaling: background noise or the real thing? *Dev Cell*, 21 (6): 985–991
- Vishwakarma K, Upadhyay N, Kumar N, et al (2017). Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front Plant Sci*, 8: 161
- Vragović K, Sela A, Friedlander-Shani L, et al (2015). Translatome analyses capture of opposing tissue-specific brassinosteroid signals orchestrating root meristem differentiation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112 (3): 923–928
- Wang ZY (2012). Brassinosteroids modulate plant immunity at multiple levels. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (1): 7–8
- Wei Z, Li J (2016). Brassinosteroids regulate root growth, development, and symbiosis. *Mol Plant*, 9 (1): 86–100
- Xia XJ, Gao CJ, Song LX, et al (2014). Role of H₂O₂ dynamics in brassinosteroid-induced stomatal closure and opening in *Solanum lycopersicum*. *Plant Cell Environ*, 37 (9): 2036–2050
- Yang M, Li C, Cai Z, et al (2017). SINAT E3 ligases control the light-mediated stability of the brassinosteroid-activated transcription factor BES1 in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 41 (1): 47–58
- Yang X, Bai Y, Shang J, et al (2016). The antagonistic regulation of abscisic acid-inhibited root growth by brassinosteroids is partially mediated via direct suppression of *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5* expression by BRASINAZOLE RESISTANT 1. *Plant Cell Environ*, 39 (9): 1994–2003
- Yu F, Wu Y, Xie Q (2016). Ubiquitin–proteasome system in ABA signaling: from perception to action. *Mol Plant*, 9 (1): 21–33

- Yu M, Xu H, Zhang H, et al (2016). Regulation of plant hormones on seed dormancy and germination. *Plant Physiol J*, 52 (5): 599–606 (in Chinese with English abstract) [于敏, 徐恒, 张华等(2016). 植物激素在种子休眠与萌发中的调控机制. *植物生理学报*, 52 (5): 599–606]
- Yu X, Li L, Zola J, et al (2011). A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 65 (4): 634–646
- Zhang A, Zhang J, Zhang J, et al (2011). Nitric oxide mediates brassinosteroid-induced ABA biosynthesis involved in oxidative stress tolerance in maize leaves. *Plant Cell Physiol*, 52 (1): 181–192
- Zhang C, Bai MY, Chong K (2014). Brassinosteroid-mediated regulation of agronomic traits in rice. *Plant Cell Rep*, 33 (5): 683–696
- Zhang S, Cai Z, Wang X (2009). The primary signaling outputs of brassinosteroids are regulated by abscisic acid signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (11): 4543–4548
- Zhang Z, Zhu JY, Roh J, et al (2016). TOR signaling promotes accumulation of BZR1 to balance growth with carbon availability in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 26 (14): 1854–1860
- Zhou J, Wang J, Li X, et al (2014). H₂O₂ mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses. *J Exp Bot*, 65 (15): 4371–4383
- Zhu JY, Li Y, Cao DM, et al (2017). The F-box protein KIB1 mediates brassinosteroid-induced inactivation and degradation of GSK3-like kinases in *Arabidopsis*. *Mol Cell*, 66 (5): 648–657
- Zhu Y, Liu W, Sheng Y, et al (2015). ABA affects brassinosteroid-induced antioxidant defense via ZmMAP65-1a in maize plants. *Plant Cell Physiol*, 56 (7): 1442–1455

Advances in molecular mechanisms of brassinosteroid–abscisic acid crosstalk coordinating plant growth and stress tolerances

LI Qian-Feng, LU Jun, YU Jia-Wen, ZHANG Chang-Quan, LIU Qiao-Quan*

College of Agriculture, Yangzhou University; Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province / Key Laboratory of Plant Functional Genomics of the Ministry of Education / Co-innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, Jiangsu, China

Abstract: Plant needs to coordinate various signals to regulate its growth and development. Phytohormone brassinosteroid (BR) and abscisic acid (ABA) are two major endogenous signals with essential roles in these processes. In addition, BR and ABA have direct interaction in regulating plant seed germination and stress tolerance. As the successful dissection of the key components of BR and ABA signaling pathways, great progresses have been made in unraveling the molecular mechanisms of their crosstalk in coordinating stomata movement, stress response, seed dormancy and germination, and plant development. Therefore, we summarize the recent progresses on the functions and signaling pathways of BR and ABA as well as the molecular mechanisms of their crosstalk.

Key words: brassinosteroid; abscisic acid; crosstalk; regulation of growth and development; stress tolerance

Received 2017-11-28 Accepted 2018-01-27

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31601275 and 31771745), China Postdoctoral Science Foundation (2014M560450), Major Program of the Natural Science Foundation of Universities of Jiangsu Province (17KJA210001), and Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany Foundation (AB2016004).

*Corresponding author (qqliu@yzu.edu.cn).