

植物 BZR 家族基因调控非生物胁迫应答和生长发育的研究进展

周晔, 赵璇, 王璐, 冯珊珊, 方玉洁, 王幼平*
(扬州大学生物科学与技术学院, 江苏 扬州, 225009)

摘要: 由于固着生长的特性, 植物在生长发育过程中会遭遇各种不利环境的影响, 因此植物发展出复杂的调控机制来抵御胁迫危害。油菜素内酯(brassinosteroid, BR)是一类甾醇类植物内源激素, 广泛参与植物生命周期中各种生命活动的调节。近年来, 植物 BR 生物合成、代谢及信号转导过程相关研究已取得重要进展。油菜素唑抗性因子(brassinazole resistant, BZR)作为 BR 信号通路中特有的一类转录因子, 在该通路中发挥重要作用。本文概述了植物 BZR 家族成员的基本结构及其生物学功能, 重点阐述了 BZR 在植物非生物胁迫应答和生长发育中的调控作用, 特别归纳了油料作物 BZR 研究进展, 并对一些尚未明确的问题进行了探讨, 旨在为深入理解 BR 介导的分子调控网络、改良作物抗逆性并提高作物生产力提供理论依据。

关键词: 油菜素内酯(BR); 油菜素唑抗性因子(BZR); 逆境应答; 生长发育

中图分类号: S565

文献标识码: A

文章编号: 1007-9084(2020)04-0499-13

Research advances on plant BZR family genes in regulating abiotic stress response and development

ZHOU Ye, ZHAO Xuan, WANG Lu, FENG Shan-shan, FANG Yu-jie, WANG You-ping*

(College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: Plants are often affected by various adverse environments during growth and development as a result of being sessile. Therefore, plants have developed sophisticated regulatory mechanisms to cope with the stresses. Brassinosteroid (BR) is a type of endogenous steroidal phytohormones, which regulate various biological processes throughout plant's life-cycle. Brassinazole resistant (BZR) family is a plant-specific transcription factor family and plays essential roles in BR signaling pathway. In this paper, we summarized structure of BZR family proteins and their biological functions in BR signaling pathway especially in oil crops. The unsettled issues in BZR-associated research are discussed and prospected. It was to provide an overview of BR-mediated molecular regulatory networks, and facilitate genetic improvement of oil crop stress resistance and yield.

Key words: brassinosteroid (BR); brassinazole resistant (BZR); stress response; growth and development

由于固着生长的特性, 植物在其生命过程中常常要面临不断变化的外界环境, 需要不断调整自身活动以应对环境变化, 并因此进化出一套复杂而精巧的调控机制。植物激素是由植物自身分泌的一类具有调控作用的小分子物质, 广泛参与生命周期中各个阶段的生命活动, 包括细胞活动(分裂、伸长和分化)、器官发生、繁殖、性别决定以及对非生物胁迫和生物胁迫的应答过程。

1 植物 BR 信号转导途径

油菜素内酯(brassinosteroid, BR)是继生长素(auxin, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、乙烯(ethylene, ETH)、赤霉素(gibberellins, GA)和脱落酸(abscisic acid, ABA)这五大类植物内源激素之后发现的生长促进类的类固醇激素^[1]。BR具有分布广、活性高的特点, 在植物的营养器官(根、茎、叶)和生殖器官(花粉、花药以及种子)中均有广泛分布, 在

收稿日期: 2020-06-16

基金项目: 国家自然科学基金(31872874); 扬州大学研究生科研创新项目(XKYCX20_185)

作者简介: 周晔(1997-), 女, 硕士研究生, 研究方向为油菜遗传育种与分子生物学, E-mail: yezhoulab@163.com

* 通讯作者: 王幼平(1965-), 男, 教授, 博士生导师, 研究方向为油菜遗传育种与分子生物学, E-mail: wangyp@yzu.edu.cn

生长旺盛的部位合成较多,且与上述5大类激素相比浓度极低^[2]。BR分布的广泛性决定了其生物功能的多样性,主要参与调节细胞伸长和分裂、维管分化、株型建成(叶片夹角等)、雄性育性、开花、果实成熟、种子大小、衰老和逆境应答等多种生理过程^[3]。此外,BR还是一种广泛分布于植物体内的应激缓解剂,它能充分激发植物内在潜能,通过自身内部的调节提高作物的抗寒性、抗旱性,缓解高温伤害,降低植物遭遇各种外界环境胁迫时受到的伤害^[4-6]。BR在作物生长发育以及抵抗外界不利条件方面发挥重要作用,因此在生产上有着广泛的应用前景^[7]。

随着分子遗传学、生物化学、基因组学、生物信息学和结构生物学等学科的不断发展,科学家利用多领域的多种技术手段对BR的生物合成、代谢和信号转导过程有深入的探究^[8]。在过去的二十年中,学术界已经基本建立了从细胞膜受体接受信号到细胞核内转录因子调控下游靶标基因表达的较为成熟的BR信号转导通路和调控网络,其中蛋白激酶的磷酸化与转录因子的磷酸化和去磷酸化是BR信号转导的重要生化调控机制^[9]。目前对BR信号转导途径的结果,主要来源于模式植物拟南芥和水稻的相关研究^[10]。

BR信号首先被植物细胞膜上的受体感知,植物中接受BR信号的主要包括膜定位的富含亮氨酸重复序列的受体激酶家族成员(BRI1、BRL1和BRL3)和共受体BAK1(BRI1 associated receptor kinase 1)及相关的SERK(somatic embryogenesis receptor kinase)受体激酶^[9]。BR通过与BRI1结合从而激活BRI1,并促使其与共受体BAK1发生互作形成受体激酶复合体,并发生相互磷酸化作用,这种作用能够使BRI1充分激活^[11-13];BKI1(BRI1 kinase inhibitor)是BRI1的负调控因子,当细胞中BR水平较低时,BKI1通过结合BRI1并抑制BRI1与BAK1互作,从而抑制BR信号途径,而被BR激活的BRI1与BKI1发生解离,并通过磷酸化细胞膜上的BSK1和CDG1激酶来激活它们的活性^[14-17];活化的BSK1和CDG1进一步通过磷酸化激活胞质中的BSU1磷酸酶,BSU1作用于BR信号途径负调控因子BIN2丝氨酸/苏氨酸激酶,使其去磷酸化从而失去活性;在细胞中BR水平较低的情况下,BIN2对转录因子BZR1和BES1(BRI1-EMS-suppressor 1)的磷酸化会抑制它们的DNA结合能力,当BR水平升高时,BIN2失活,使得BZR1和BES1被PP2A迅速去磷酸化并进

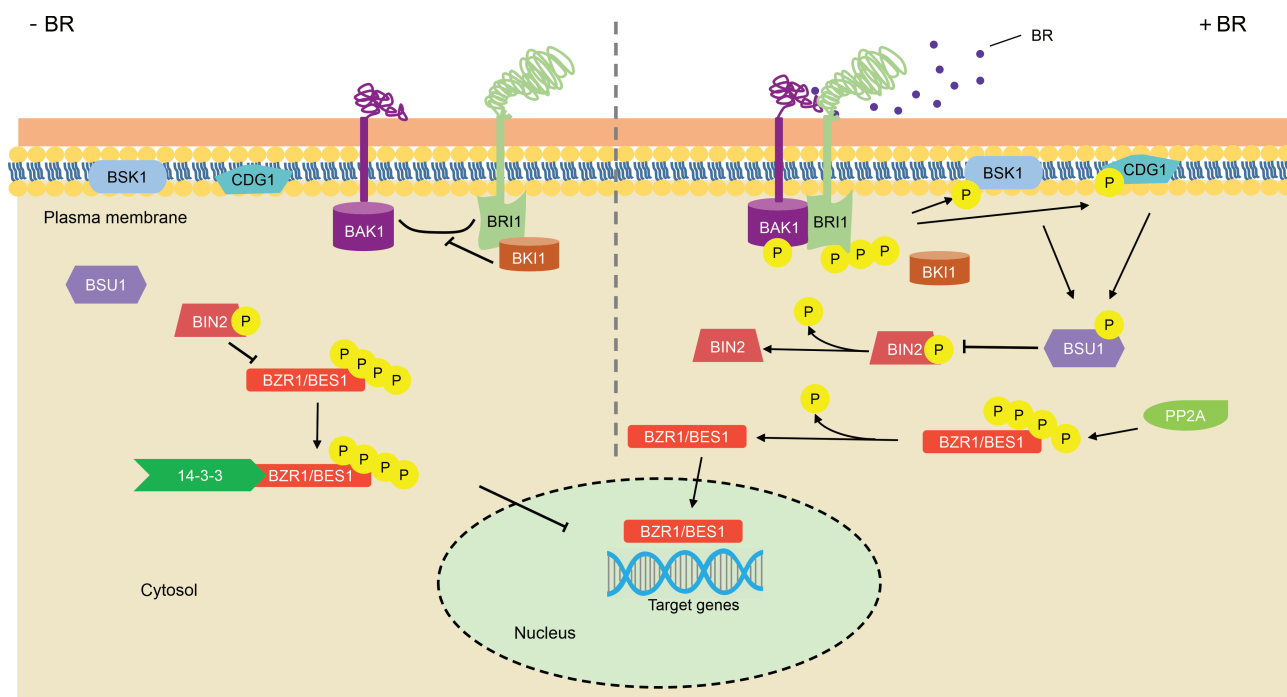
入细胞核中,通过与其它调控蛋白的互作形成异源二聚体,并结合到靶标基因启动子区域的BR响应元件BRRE(BR-response element)或E-box上,进而调控下游BR响应基因的表达,下游BR响应基因表达的改变会导致植物在生理生化 and 生长发育方面发生一系列的改变^[15,18-20](图1)。

简而言之,BR信号通路主要包括三个环节:(1)细胞膜上的受体和共受体感知和接收BR信号,发挥关键作用的是BR受体BRI1和共受体BAK1等蛋白^[11-13];(2)BR信号从细胞膜传递到细胞核,发挥重要功能的因子包括BSK1、CDG1、BIN2等激酶和PP2A磷酸酶^[14-18];(3)BR信号在细胞核内进一步传递和放大,BZR家族转录因子在此环节中扮演着重要角色,通过在转录水平上控制下游各种各样的靶基因从而参与到植物的多种生理过程和生长发育调控中^[7,20,21]。

目前,在作物研究领域,关于水稻、小麦、玉米等单子叶作物中油菜素唑抗性因子(brassinazole resistant transcription factor, BZR)家族基因的转录因子功能报道较多,而在油料作物中,除大豆外,BZR的功能研究仍相对较少。本文对近年来植物中BR信号通路中的主要元件及其作用进行了概述,重点综述了该通路中关键转录因子BZR家族基因在调节植物抗逆性以及其它生命活动中的功能,并对其在油料作物性状改良中的应用前景进行展望,以期深入理解BZR在油料作物逆境应答和生长发育中的生物学功能和分子调控机制提供参考,为改良油料作物的抗逆性、提高油料作物的产量和品质提供理论依据。

2 转录因子BZR的结构特征、表达特点以及活性调控

BR信号途径通过转录因子BZR介导对靶标基因的调控是目前植物BR响应基因表达调控网络研究的热点之一。研究者们利用BR合成抑制剂brassinazole (BRZ)对拟南芥突变体进行筛选得到了BZR1突变体**bzr1-1D**,该突变体对BRZ处理不敏感;而通过**bri1** EMS诱变突变体的遗传筛选鉴定得到了BZR2/BES1的突变体**bes1**,BES1与BZR1同源^[21,22]。**bzr1-1D**和**bes1-D**对BR处理表现出超敏感,二者突变的方式都是蛋白第234位的脯氨酸(Pro)突变为亮氨酸(Leu),从而造成BZR1和BES1发生功能获得性突变^[23]。BZR1和BES1属于同一家族的转录因子,在植物BR信号通路中起关键作用,



注: -BR: 缺少BR的情况; +BR: BR水平升高的情况; BSK1: BR信号激酶1; CDG1: 组成性差异生长1; BAK1: BRI1相关受体激酶1; BRI1: 油菜素内酯不敏感1; BKI1: BRI1激酶抑制子1; BSU1: BRI1抑制子1; BIN2: 油菜素内酯不敏感2; BZR1/BES1: 抗油菜素唑/ BRI1-EMS抑制子1; 14-3-3: 14-3-3蛋白; PP2A: 磷酸酶2A; P: 磷酸基团; Plasma membrane: 细胞膜; Cytosol: 细胞质; Nucleus: 细胞核; Target genes: 靶基因

Note: -BR: the absence of BR; +BR: elevated BR levels; BSK1: BR-SIGNALING KINASE 1; CDG1: constitutive differential growth 1; BAK1: BRI1-associated receptor kinase 1; BRI1: BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1; BKI1: BRI1 KINASE INHIBITOR 1; BSU1: *bri1* SUPPRESSOR 1; BIN2: BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 2; BZR1/BES1: BRASSINAZOLE RESISTANT 1/ *bri1* EMS SUPPRESSOR 1; 14-3-3: 14-3-3 protein; P: phosphate group; PP2A: protein phosphatase 2A

图1 植物油菜素内酯(BR)信号转导途径

Fig. 1 Brassinosteroid (BR) signaling pathway in plants

两者的氨基酸序列相似性达到88%, DNA结合结构的序列一致性则高达97%^[22]。它们的功能存在部分冗余, 均通过磷酸化与非磷酸化状态的转化来感应和传导BR信号, 并结合到许多BR合成基因及BR应答基因启动子区的BRRE (CGTGTG或CGT-GCG) 或E-box (CANNTG) 上, 从而调控这些基因的表达^[23]。

BZR蛋白包含N端的核定位信号序列(nuclear localization sequence, NLS)、在BZR家族成员中高度保守的DNA结合结构域、磷酸化区域(能够被BIN2磷酸化)、PEST序列以及C端结构域^[24]。DNA结合结构域通常包含一个bHLH的螺旋—环—螺旋结构, 由第一外显子编码的BZR1 DNA结合域是BZR1相关蛋白中最保守的区域, 可以特异与BRRE元件结合, 从而诱导或抑制靶基因的表达^[25,26]。

BZR1和BES1蛋白在细胞中的定位情况和活性受到磷酸化状态的调控: 当植物细胞中BR分子浓度较低时, GSK3家族激酶BIN2发挥其活性作用, 使BZR1和BES1磷酸化, 处于磷酸化状态的BZR1和

BES1与14-3-3蛋白发生相互作用从而滞留于细胞质中, 而不能进入细胞核中与DNA结合发挥转录调控作用; 当细胞中BR浓度较高时, BR信号被质膜上的受体感知和接收, 并通过一系列磷酸化和去磷酸化过程被传递到胞内, BIN2被去磷酸化失去活性, 从而解除对BZR1和BES1的磷酸化作用, BZR1和BES1在PP2A的作用下被去磷酸化, 与14-3-3蛋白发生解离并进入到细胞核中, 与靶标基因启动子相结合, 调控靶标基因的转录(图1)。近年来的研究表明, 自噬作用和蛋白酶体降解途径能够影响BZR1和BES1蛋白的稳定性和功能的发挥^[9]: 在拟南芥中, TOR激酶介导的糖信号能够正调控BZR1的积累, TOR调控的BZR1降解过程依赖于自噬作用^[27]; SINAT E3连接酶能够特异性与去磷酸化的BES1发生相互作用, 并介导其泛素化和降解, 从而调控BES1蛋白的稳定性^[28]。

BZR1和BES1可以调节下游数以千计的BR响应基因的表达。研究者们利用转录表达谱分析和染色质免疫共沉淀芯片技术(chromatin-immuno-

precipitation microarray, ChIP-chip)相结合的方法在拟南芥中分别鉴定出953个受BR调控的BZR1靶基因(BR-regulated BZR1 target, BRBT)和BES1潜在的1609个靶基因^[29]。BZR1和BES1作为BR信号通路中关键的转录调控因子,既能够发挥转录激活子的功能,又能够发挥转录抑制子的功能;BZR1和BES1对靶基因的转录起激活还是抑制作用,可能取决于靶基因启动子的结构,靶基因启动子中的转录因子结合位点或侧翼序列介导了转录激活或抑制过程^[30]。BZR1和BES1的靶基因进行分析,结果表明,BZR1和BES1与BRRE和E-box元件均能结合,但它们对BRRE结合的能力远远强于对E-box的结合能力,Sun等证明BZR1和BES1均可以激活一些共同的靶基因的表达,也可以抑制另外一些共同的靶基因的表达,在遗传上两者的功能存在冗余性^[30]。

3 转录因子BZR的生物学功能

3.1 转录因子BZR对植物非生物逆境应答的调控

BR通过其信号转导途径中关键的转录因子BZR调节下游数以千计的基因的表达水平,进而参与调节植物对非生物胁迫的应答。本文总结了以往的研究中参与非生物胁迫应答的BZR转录因子以及它们在植物响应逆境中的生物学功能(表1)。

3.1.1 转录因子BZR调控植物干旱应答 BZR在模式植物拟南芥中的功能研究开展得比较早,Ye等的发现证明了拟南芥中BES/BZR家族成员在响应干旱胁迫中发挥作用,BES1蛋白能够直接负调控干旱应答基因RD26的表达,而RD26能够与BES1发生相互作用并结合下游BR响应基因的启动子区域,通过结合BRRE位点来抑制BES1的转录抑制活性,通过结合E-box位点来抑制BES1的转录激活活性,从而介导BR和干旱途径之间的信号交叉^[31]。随后有研究者对豆科植物的BZR基因家族进行了全基因组水平的研究,从7种豆科植物中鉴定出52个BZR基因,利用公共转录组数据和qPCR相结合的方法来对BZR基因在不同组织器官中和不同胁迫条件下的表达模式进行分析,结果表明,许多BZR基因参与调控豆类植物器官的发育和分化,且大豆中的GmBZR3和GmBZR8对干旱胁迫表现出明显的响应^[36]。Cui等从小麦中鉴定出一个受干旱和外源BR处理诱导的BZR转录因子基因TaBZR2,与野生型小麦植株相比,TaBZR2-OE小麦植株表现出耐旱性增强,而TaBZR2-RNAi小麦植株则表现出对干旱的敏感性增强,RNA-Seq分析发现TaBZR2正调

控多个胁迫应答相关基因的表达,且能够通过直接激活TaGST1的转录从而影响植株清除过氧阴离子的能力,进而影响植株对干旱胁迫的抗性,这些结果表明TaBZR2以BR依赖的方式正调控小麦对干旱的应答^[37]。值得注意的是,与TaBZR2对干旱应答的正调控作用相反,AtBES1负调控植物的耐旱性,暗示着单子叶植物和双子叶植物中BZR家族基因介导的干旱应答调控可能存在差异^[31]。

3.1.2 转录因子BZR参与调控植物盐胁迫应答 盐胁迫造成植物体内活性氧(Reactive oxygen species, ROS)过量积累,从而破坏细胞膜、降解蛋白质、使酶的活性受到抑制,进而导致植物光合作用减弱、生长周期缩短、植物器官的生长和发育受到抑制^[41, 42]。当植物遭受盐胁迫时,植物细胞内会积累大量的渗透调节物质、胁迫相关蛋白和糖类等物质,通过降低细胞内的渗透压、维持体内离子平衡、减少或消除有毒物质以及稳定细胞内生物大分子,从而减轻盐胁迫对植物的伤害^[43]。黄鲤娟创建了由玉米UBi启动子驱动拟南芥BZR1和BES1基因、其突变形式基因(mBZR1和mBES1),以及水稻OsBZR1突变形式基因(mOsBZR1)的过量表达转基因材料,发现过表达BES1和过表达mOsBZR1基因的部分转基因植株耐盐性增强^[44]。研究者们对陆地棉BZR基因在PEG-6000、盐、低温和高温处理条件下的表达情况进行了研究,发现GhBZR1、GhBZR6和GhBZR7在盐处理后的1 h、3 h和6 h均上调表达,表明它们可能参与棉花对盐胁迫的应答^[39]。

对玉米BZR家族的11个ZmBZR成员进行时空表达分析和逆境胁迫条件下的表达分析,结果显示,有6个ZmBZR在整个植株中组成型表达,说明它们调控着玉米的生长发育过程;ZmBZR基因在不同胁迫条件下表现出差异表达模式,其中6个ZmBZR在低氮、低氧和盐胁迫条件下表达上调,其中ZmBZR9和ZmBZR11对盐胁迫的响应最为显著,说明BZR在玉米中除了能够调控植物生理和形态,还可能在抵抗胁迫的过程中发挥重要功能^[38]。对巨桉中EgrBZR家族基因进行鉴定和表达分析发现,该家族在巨桉中有6个成员,几乎所有EgrBZR基因对外源性BR、MeJA、SA处理和盐以及冷胁迫均表现出不同程度的响应,与玉米和白菜中的研究相似,在6个EgrBZR基因的启动子序列中都含有与非生物和生物胁迫响应有关的顺式作用元件,这些发现表明,EgrBZR可能在巨桉的抗逆性中发挥着多重作用^[40]。

表1 植物中与非生物胁迫应答相关的 BZR 转录因子
Table 1 BZR transcription factors involved in plant abiotic stress responses

基因 Genes	物种 Species	研究方法 Methods	胁迫类型 Stress type	生物学功能 Biological function	参考文献 Ref.
<i>AtBES1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	功能获得突变体, <i>bes1-D rd26</i> 双突变体 Gain-of-function mutants (<i>bes1-D</i>), <i>bes1-D rd26</i> double mutant	干旱胁迫 Drought	<i>AtBES1</i> 与 <i>RD26</i> 相互作用, <i>BES1</i> 通过抑制 <i>RD26</i> 的表达负调控植物的耐旱性 <i>AtBES1</i> interacted with <i>RD26</i> , and negatively regulated drought tolerance through repressing the expression of <i>RD26</i>	[31]
<i>BES1</i> 、 <i>BZR1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	功能获得突变体, 过表达 Gain-of-function mutants (<i>bzr1-ID</i> , <i>bes1-D</i>), overexpression	盐 Salt	<i>bzr1-ID</i> 和 <i>bes1-D</i> 突变体在萌发期对低盐 (≤ 100 mmol/L NaCl) 耐受、对高盐 (≥ 150 mmol/L NaCl) 敏感 <i>bzr1-ID</i> and <i>bes1-D</i> mutants showed low-salt tolerance (≤ 100 mmol/L NaCl) and high-salt sensitivity (≥ 150 mmol/L NaCl)	[32]
<i>BZR1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	功能获得突变体, 染色质免疫沉淀 阵列 Gain-of-function mutants (<i>bzr1-ID</i> , <i>bes1-D</i>), ChIP-on-chip	冻 Freezing	<i>BZR1</i> 正调控拟南芥耐冻性 <i>BZR1</i> positively regulated freezing tolerance	[30]
<i>BZR1</i> 、 <i>BES1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	功能获得突变体 Gain-of-function mutants (<i>bzr1-ID</i> , <i>bes1-D</i>)	低温 Cold	<i>BZR1</i> 和 <i>BES1</i> 正调控植物抗冻性 <i>BZR1</i> and <i>BES1</i> positively regulated freezing tolerance	[33]
<i>BZR1</i> 、 <i>BES1</i>	拟南芥基因 导入油菜 <i>A. thaliana</i> , <i>Brassica napus</i>	遗传分析、表达分析 Genetic analysis and gene expression analysis	干旱, 热 Drought, heat	<i>AtDWF4</i> 正调控植物对干旱和热胁迫的抗性, 过表达 <i>AtDWF4</i> (<i>AtDWF4-OE</i>) 的甘蓝型油菜中 <i>BZR1/BES1</i> 表达上调, <i>BZR1/BES1</i> 可能参与植物逆境应答 <i>AtDWF4</i> positively regulated drought and heat tolerance. <i>BZR1</i> and <i>BES1</i> were up-regulated in the <i>AtDWF4-OE</i> transgenic rapeseed plants, revealing that they were involved in stress response	[34]
<i>BrBZR</i>	白菜 <i>B. rapa</i>	逆境胁迫表达谱分析 Expression profiling under abiotic stresses	盐, 干旱, 低温 Salt, drought, cold	若干 <i>BrBZR</i> 基因在盐、干旱和低温胁迫下表达发生变化 Several <i>BrBZR</i> s were responsive to salt, drought, and cold stress	[26]
<i>BZR1</i>	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	CRISPR、过表达 CRISPR- <i>bzr1</i> , overexpression	高温 Heat	过表达 <i>BZR1</i> 增强热胁迫应答 Overexpression of <i>BZR1</i> enhanced heat stress responses	[35]
<i>GmBZR</i>	豆科植物 Seven legume species	公共转录组数据表达分析、定量 PCR 分析 RNA-Seq, qPCR	盐, 干旱 Salt, drought	紫花苜蓿 <i>BZR</i> 基因和大豆 <i>BZR</i> 基因对干旱和盐胁迫有明显响应 Medicago and soybean <i>BZR</i> genes were responsive to drought and salt stress.	[36]
<i>TaBZR2</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	过表达, 干扰 Overexpression, RNAi	干旱 Drought	<i>TaBZR2</i> 通过靶向 <i>TaGST1</i> 正调控干旱应答 <i>TaBZR2</i> positively regulated drought responses by targeting <i>TaGST1</i>	[37]
<i>ZmBZR</i>	玉米 <i>Zea mays</i>	非生物胁迫应答表达谱分析 Expression profiling under abiotic stresses	营养, 低氧, 盐, 高温 Nutritional, hypoxic, salt, heat	<i>ZmBZR</i> 在营养、低氧和盐胁迫下表达上调, 而在热胁迫下其表达水平下调 <i>ZmBZR</i> s were up-regulated by N starvation, hypoxia, and salt stress, whereas they were down-regulated by heat stress	[38]
<i>GhBZR</i>	陆地棉 <i>Gossypium hirsutum</i>	非生物胁迫应答表达谱分析 Expression profiling under abiotic stresses	PEG-6000, 盐, 低温, 高温 PEG-6000, salt, cold, heat	<i>GhBZR1</i> 、 <i>GhBZR6</i> 和 <i>GhBZR7</i> 在 PEG 及盐处理后均上调表达 <i>GhBZR1</i> , <i>GhBZR6</i> , and <i>GhBZR7</i> were up-regulated by salt stress	[39]
<i>EgrBZR</i>	巨桉 <i>Eucalyptus grandis</i>	非生物胁迫应答表达谱分析 Expression profiling under abiotic stresses	盐, 低温 Salt, cold	一些 <i>EgrBZR</i> 受非生物胁迫诱导表达 Expression of several <i>EgrBZR</i> s were induced by abiotic stresses	[40]

研究发现, BR 在植物耐盐性中具有双重作用, 适当增强 BR 信号有利于植物抵御盐胁迫, 而缺失或过度增强 BR 信号则对植物有害, 不利于植物抵御盐胁迫^[32]; *bzr1-D* 显性突变会导致许多依赖 BR 的过程被持续激活, 在盐胁迫条件下, *bzr1-D* 突变体在恢复阶段能够比野生型更快地恢复根的生长, 并具有更高的生长速率^[45]。对拟南芥 *bes1-D* 和 *bzr1-1D* 突变体进行表型观察发现, 与野生型拟南芥植株相比, *bzr1-1D* 突变体在长日照条件下对 150 mmol/L NaCl 的敏感性更强, 表现出较低的萌发率和较差的生长状态, 而 *bes1-D* 突变体在盐胁迫条件下的叶片比野生型植株的叶片更健康^[32]。

3.1.3 转录因子 BZR 参与调控植物冷胁迫应答 Saha 等从白菜中鉴定到 15 个 *BZR* 基因, 这些基因在大多数器官中均能检测到表达, 分别检测这些基因在盐、干旱、低温胁迫以及外源 ABA 处理条件下的表达情况, 发现 *BrBZR-1*、*BrBES1-3*、*BrBEH4*、*BrBEH-6*、*BrBEH7* 和 *BrBEH-8* 对冷表现出明显的响应, 其中 *BrBEH4* 在冷敏感品种 Kenshin 和耐冷品种 Chiifu 中差异表达, 这些 *BrBZR* 转录因子被认为是白菜中 CBF 冷应答途径的转录激活因子; 对 *BrBZR* 家族基因上游启动子序列中的顺式元件进行分析发现, 这些基因的启动子区域包含被命名为 MBS (MYB 结合位点) 的 E-box 结合元件 (CANNTG), 推测 *BrBZR* 转录因子也能通过与 CBF 的核心元件 (CANNTG) 相结合, 并调节下游的冷应答基因 *COR*, *BrBZR* 可能作为转录激活因子调节 CBF 冷应答途径, 从而提高白菜的耐冷性^[26]。Sun 等利用转录组测序和 ChIP-chip 相结合的方法鉴定出 *BZR1* 的 953 个靶基因, 其中包含耐冷相关基因 *CBF2*, 说明 *BZR1* 可能通过调控 *CBF2* 参与植物对冷胁迫的应答^[30]。拟南芥中的研究发现持续低温处理能够使去磷酸化的 *BZR1* 积累, *BZR1* 和 *BES1* 的功能获得性突变体的抗冻性显著增强, 生化和遗传学证据表明, *BZR1* 不仅能够直接作用于 *CBF1/DREB1A* 和 *CBF2/DREB1B* 的上游并调控它们的表达, 而且能够调控包括 *WRKY6*、*PYL6*、*SC1*、*JMT* 和 *SAG12* 在内的其它 *COR* 基因的表达, 从而通过依赖和不依赖 CBF 的途径正调控植物对冷胁迫的应答^[33]。

3.1.4 转录因子 BZR 参与植物耐热 Yin 等研究了 *BZR1* 在番茄质外体 ROS 产生和耐热性中的作用, 发现 *BZR1* 是番茄 BR 信号的正调控因子, 对 CRISPR-*bzr1* 突变体进行表型观察, 发现 *bzr1* 突变体生长减缓, 且对 EBR 处理无应答, *bzr1* 突变使得

RBOH1 基因表达下调、质外体 H_2O_2 积累变少, 且耐热性减弱; 而过表达 *BZR1* 则使番茄植株质外体 H_2O_2 的积累增多, 高温应答增强; 进一步研究表明, 番茄中的 *BZR1* 能够直接与 *FERONIA2 (FER2)* 和 *FER3* 的启动子结合并诱导其表达, *FER2/3* 基因的沉默会抑制依赖于 *BZR1* 的 BR 信号传导、质外体 H_2O_2 的积累, 并降低植物的耐热性, 这些结果表明, *BZR1* 通过部分由 *FER2* 和 *FER3* 介导的 *RBOH1* 依赖的 ROS 信号途径来调节番茄的热胁迫应答^[35]。

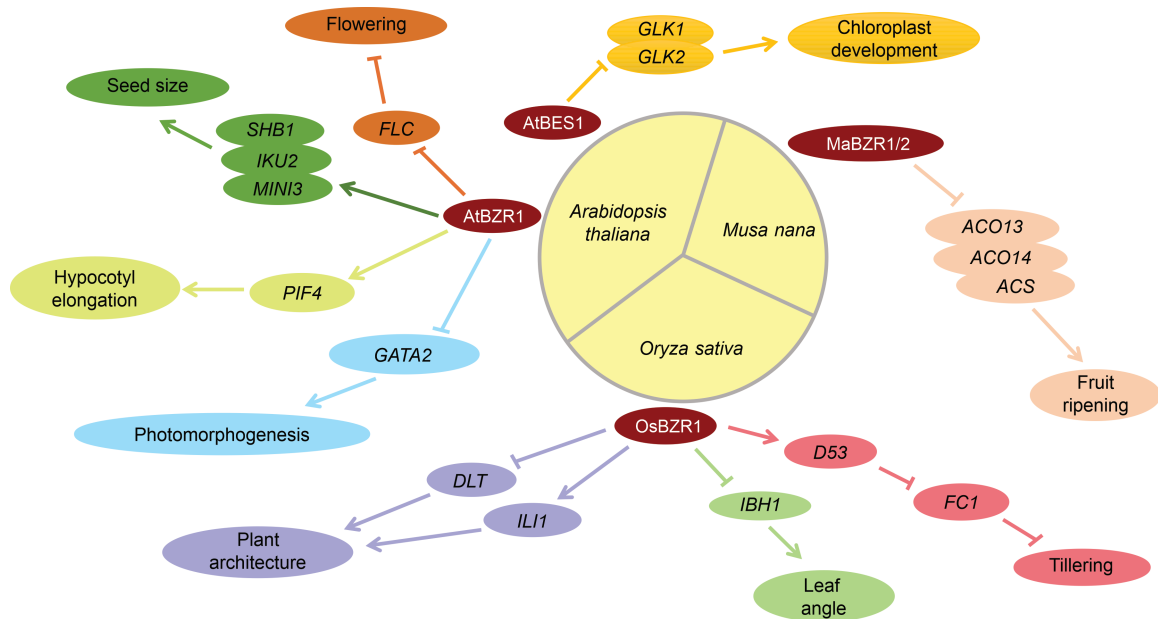
综合上述研究结果, 不同植物中 *BZR* 转录因子对抗逆性的影响并不相同, 并且在一些植物 (如拟南芥) 中存在剂量效应。因此, 在利用 *BZR* 基因进行植物抗逆性改良时, 需要特别考虑物种特异性, 并采用合适的表达调控策略对 *BZR* 基因的表达进行精细和准确的调控。

3.2 转录因子 BZR 对植物生长发育的调控

BR 在调控植物生长发育方面起关键作用, 对植物生长发育的影响贯穿于植物的整个生命周期 (图 2), 包括细胞伸长与分裂、气孔发育、光形态建成、种子大小和形状、植物性别决定、花周期、株型建成以及提高果实的品质等^[46]。在 BR 信号途径中, BR 信号与 *BRI1* 受体膜外结构域结合, 促发一系列的磷酸化和去磷酸化反应, 下游的核心转录因子 *BZR1/BES1* 经过去磷酸化被激活, 进而参与调控 BR 通路中约 80% 的被统称为 *BRBT* 的下游基因, 而这些 *BRBT* 基因控制着不同的性状^[7]。

3.2.1 转录因子 BZR 调控植物细胞伸长与分裂 促进细胞伸长与分裂是 *BZR* 介导的 BR 信号途径最基本的功能。Jiang 等证实细胞分裂信号基因 *AHK* 和 *CK1I* 的表达受 BR 途径中的 *BZR1* 转录因子调控^[47], 另外 Lee 等人发现在拟南芥中, *BZR1* 和 *BES1* 介导 BR 信号途径, 使有丝分裂休眠细胞激活^[48]。最近的研究表明 BR 也可以调控相关细胞扩张基因的表达, 细胞扩张蛋白 (EXP) 的表达影响细胞壁的扩张; Park 等发现施加外源 BR, 在拟南芥显性 *bzr1-1D* 突变体和野生型 (WT) 中 *AtEXP* 基因表达水平均上调, 且 *bzr1-1D* 单突变较 *bzr1-1D expA5-1* 双突变体生长快, 这说明 BR 信号途径下游转录因子 *BZR1* 可以调控细胞扩张蛋白 *AtEXP*^[49]。

Chaiwanon 等在 *bri1-116* 突变体遗传背景下, 用细胞类型特异性启动子驱动 *bzr1-1D-YFP* 表达, 操纵特定细胞类型中 *BZR1* 的活性, 发现 *BZR1* 能够促进根分生组织生长和根细胞伸长, 以细胞自主的方式促进静止中心 (quiescent center, QC) 分裂, BR 通



注: *Musa acuminata* L.: 香蕉; *Arabidopsis thaliana* L.: 拟南芥; *Oryza sativa* L.: 水稻; SHB1: 蓝光下短下胚轴 1; MINI3: 小种子 3; FLC: 开花位点 C; GLK2: 类金黄 2; GLK1: 类金黄 1; ACO13: 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶 13; ACO14: 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶 14; ACS: 乙酰辅酶 A 合成酶; D53: 矮秆 53; FC1: 细秆 1; IBH1: IL11 结合 bHLH; IL11: 叶夹角增大 1; DLT: 矮秆少分蘖; GATA2: GATA 转录因子 2; PIF4: 光敏色素互作因子 4; Seed size: 种子大小; Flowering: 开花; Chloroplast development: 叶绿体发育; Fruit ripening: 果实成熟; Tillering: 分蘖; Leaf angle: 叶夹角; Plant architecture: 株型建成; Photomorphogenesis: 光形态发生; Hypocotyl elongation: 下胚轴伸长

Note: *Musa acuminata* L.: banana; *Arabidopsis thaliana* L.: Arabidopsis; *Oryza sativa* L.: rice; SHB1: SHORT HYPOCOTYL UNDER BLUE1; IKU2: HAIKU2; MINI3: MINISEED3; FLC: FLOWERING LOCUS C; GLK2: GOLDEN2-LIKE2; GLK1: GOLDEN2-LIKE1; ACO13: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase 13; ACO14: 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase 14; ACS: acetyl-CoA synthetase; D53: DWARF53; FC1: FINE CULM1; IBH1: IL11 binding bHLH; IL11: INCREASED LEAF INCLINATION1; DLT: DWARF AND LOW-TILLERING; GATA2: GATA transcription factor 2; PIF4: PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4

图 2 BZR 转录因子在植物生长发育中的调控功能

Fig. 2 Regulatory functions of BZR transcription factors in plant growth and development

过调控不同细胞类型中 BZR1 转录活性的模式来参与干细胞维持和分化的动态调节^[50]。BZR1 还参与调控纤维细胞的生长发育,李沫在棉花中创建了过量表达 *GhBZR1* 和 RNAi 抑制表达 *GhBZR1* 的转基因植株,分别对发育起始阶段和成熟的棉纤维进行观察分析,发现与野生型棉花相比,过表达株系棉纤维在发育起始阶段和成熟期分别表现为纤维细胞快速伸长、棉纤维长度明显增长,而抑制表达株系的纤维细胞发育明显滞后、棉纤维长度明显变短,这说明 *GhBZR1* 能够通过促进细胞的伸长生长从而导致成熟纤维长度变长^[51]。BZR1 还被发现能够与光信号中另一关键转录因子 PIF4 相互作用,通过共同调控大量靶基因(包括细胞伸长所需要的基因等),来协调 BR 和光调控的细胞伸长过程^[52]。

3.2.2 转录因子 BZR 调控植物光形态建成 植物的正常生长发育离不开光,一方面光以能量的形式,即通过光合作用影响植物生长,另一方面则以信号的形式,通过调控植物光形态建成过程来影响植物生长;植物种子从被播种在土壤中到萌发成幼

苗,开始进入暗形态建成阶段,在该过程中,下胚轴伸长快速、根生长缓慢、子叶闭合同时形成弯钩、叶绿素合成缓慢、幼苗植株呈现黄化苗的表型;幼苗的生长突破土壤后,即开始进入光形态建成阶段,在该过程中,幼苗表型明显与暗形态建成阶段相反^[53]。Lachowiec 等研究发现在黑暗条件下 *bes1-2*、*bzr1-2* 突变体的下胚轴明显短于野生型,通过观察黑暗条件下 *bes1-2*;*bzr1-2* 双突变体和单突变体下胚轴的生长情况,发现 *bes1-2*;*bzr1-2* 双突变体的下胚轴比 *bes1-2* 和 *bes1-2* 任一单突变体的下胚轴都短,但双突变体仅与 *bes1-2* 单突变体相比,下胚轴显著较短,暗示着 BZR1 和 BES1 调控下胚轴伸长方面具有重叠而非独立的功能,并且在黑暗条件下促进下胚轴生长方面,BZR1 对 BES1 表现出上位作用,上述结果表明 BZR 家族转录因子在下胚轴生长方面起着重要的调控作用^[54]。

Luo 等鉴定得到一个整合 BR 和光信号转导的正调控拟南芥光形态建成的转录因子 GATA2,过表达 GATA2 的转基因拟南芥植株即使在黑暗条件下

也能发生光形态建成,而抑制 *GATA2* 表达的转基因植株即使在光照条件下,其光形态建成也存在缺陷;ChIP-qPCR 分析表明,在黑暗条件下, *BZR1* 能够与 *GATA2* 的启动子紧密结合,进而抑制了该基因的表达,而在光照条件下, *BZR1* 与 *GATA2* 启动子的结合较弱,说明, *BZR1* 能够通过调控 *GATA2* 的表达从而影响植物的光形态建成^[55]。此外, BR 激活的 *BZR1* 还能与光激活的 *HY5* 发生相互作用,从而调控拟南芥的光形态发生和子叶展开^[56]。

除了形态变化之外,植物的光形态建成还包括叶绿体的发育。在许多陆生植物中, *GLK* 转录因子是促进叶绿体发育的关键因子^[57]。Yu 等发现 *bes1-1D* 幼苗为浅绿色,叶绿素含量减少,进一步研究发现, *BES1* 能够与 *GLK1* 和 *GLK2* 发生相互作用,通过抑制 *GLK1* 和 *GLK2* 的表达,从而在黑暗条件下抑制植物叶绿体的发育^[29]。

3.2.3 转录因子 BZR 调控植物气孔发育和运动 气孔是叶片下表皮上一对保卫细胞围绕而成的小孔,气孔的形态、密度、开闭状态直接影响植物的光合作用、呼吸作用、蒸腾作用、抗病虫害等诸多生理过程;当气孔打开时,植物可通过增强气体交换促进光合作用,增强蒸腾作用促进无机盐在根部的吸收,进一步促进植物的生长发育。目前,气孔已经成为研究植物激素信号调控网络的一个模式体系^[58]。

刘天宇观察发现,在相同光照处理下,过表达 *BZR1* 的转基因番茄植株 *bzr1-1D#23* 的气孔开度低于对照植株的气孔开度, BR 诱导气孔的关闭会伴随 ROS 的积累,在气孔关闭过程中起到信号传递的作用,而 *BZR1* 可诱导 ROS 的产生,通过增强 BR 信号促进气孔关闭^[59]。

3.2.4 转录因子 BZR 调控植物株型 株型是作物重要的农艺性状之一,通过株型改良建立理想株型,有利于作物产量的增加。BR 作为植物重要的促生长类激素,对植物的株型建成也具有重要影响。拟南芥中的研究表明, *BES1* 和 *BZR1* 表达水平降低会导致典型的 BR 介导的矮化表型^[24],而在光照条件下, *BZR1* 功能性获得突变体 *bzr1-D* 中的 BR 反馈抑制途径被激活,导致突变体对 BZR 敏感、BR 含量降低,植物呈现半矮化表型^[60]。水稻不仅是单子叶植物,也是我国重要的粮食作物,水稻中的研究为解析 BR 信号通路提供了重要信息。Bai 等从水稻中克隆出了拟南芥 *BZR1* 的同源基因 *OsBZR1*,利用反向遗传方法研究了 *OsBZR1* 的功能,通过 *Os-*

BZR1-RNAi 的表达并对其功能进行了较深入的研究,结果发现,通过 RNAi 技术抑制水稻中 *OsBZR1* 的表达会导致植株株高变矮、叶片直立、水稻叶枕对 BR 的敏感性降低、育性下降,发现 *OsBZR1* 能够通过 14-3-3 蛋白发生互作,从而在水稻 BR 信号传导中发挥重要功能^[61]。 *OsBZR1* 是 BR 信号途径的正调控因子,抑制 *OsBZR1* 表达的转基因植株表现出叶夹角变小的表型, *DLT* 是水稻 BR 信号中的一个正向调控因子,其突变体 *dlt* 在株型方面表现出矮化、节间缩短、株型紧凑等特征,凝胶阻滞实验证实 *OsBZR1* 通过与 *DLT* 基因启动子区的 BRRE 结合,从而负调控 *DLT* 的表达,进而影响水稻株型^[62]。Zhang 等发现抑制 *OsILIC1* 的表达会导致水稻半矮化、叶片夹角和分蘖角增大,而 *OsIL1* 和 *OsIBH1* 能够发生互作,并在调控水稻叶夹角方面起拮抗作用;进一步研究发现, *OsBZR1* 蛋白可以直接与 *OsIL1* 和 *OsIBH1* 的启动子相结合,通过分别激活 *OsIL1* 和抑制 *OsIBH1* 的表达来实现对株型的调控^[63]。Fang 等首次发现水稻中 BR 与拟南芥中 BR 的功能有很大的不同,水稻中 BR 通过促进芽的生长而使分蘖显著增多; *FC1* 是水稻分蘖早期的抑制基因, *OsBZR1* 能够直接结合 *FC1* 基因的启动子,并通过与 D53 发生相互作用,将 D53 招募到水稻芽中的 *FC1* 启动子上抑制其表达,说明 SL 和 BR 信号通路通过调节 D53 和/或转录复合物 *OsBZR1*-*RLA1*-*DLT* 模块的稳定性来协同控制水稻分蘖^[64]。

3.2.5 转录因子 BZR 调控植物花期和育性 开花是植物从营养生长阶段到生殖生长阶段转变的重要转折点, BZR 在此过程中也发挥着一定的作用。拟南芥油菜素内酯合成缺陷型突变体及信号途径突变体均会出现生殖器官生长发育受抑制的表型, *BZR1* 可以通过抑制 *FLC* 基因表达从而促进开花^[65]。Yu 等发现,含有 JmjN/C 结构域的 ELF6 (early flowering 6) 和蛋白 REF6 (relative of early flowering 6) 能够通过改变染色质结构在调控开花时间方面起相反的作用, ELF6 促进开花,而 REF6 是光周期开花途径的抑制因子。GST 沉降技术 (GST pull-down) 和双分子荧光互补 (bimolecular fluorescence complementation, BiFC) 分析证实, *BES1* 可以通过与 ELF6 和 REF6 发生直接相互作用来影响开花时间,说明 *BES1* 能够通过招募其它转录调控子 (如 ELF6 和 REF6) 来共同调控植物开花时间^[66]。

1970 年美国学者 Mitchell 将 BR 从油菜花粉中提取出来^[67],后续研究发现, BR 也与植物的育性相

关。Ye等发现BR合成及不敏感突变体多表现为雄性不育,除了细胞伸长方面有缺陷之外,还会出现花粉数量减少、育性和释放效率降低的现象;拟南芥中的研究表明,BZR2/BES1能够直接结合到*SPL/NZZ*、*TDF1*、*MS1*、*MS2*和*AtMYB103*等一些控制花药和花粉发育的关键基因启动子区,通过调控这些基因的表达,影响花粉管发育并控制植物的育性^[68]。

3.2.6 转录因子BZR调控植物种子大小和形状已有研究报道,与野生型拟南芥相比,*BZR1*功能获得型突变体*bzr1-1D*中去磷酸化状态的BZR1丰度增加,导致子房和种子数量增多;ChIP-chip分析表明,子房发育相关基因*ANT*和*AP2*都是BZR1的靶基因,BZR1通过在转录水平上对这些基因的表达水平进行调控,进而影响子房和种子的数量;BR可以通过BZR1靶基因调控控制种子大小基因*KLU*和*FIS2*的表达,而抑制负调控种子大小基因*AP2*和*ARF2*的表达,进而影响种子的大小和重量^[47]。Jiang等发现BZR1能够通过激活正调控种子大小的*SHB1*、*MINIS3*和*IKU2*等基因的表达,同时抑制负调控种子大小的*AP2*和*ARF2*等基因的表达,从而控制拟南芥种子的大小和形状^[47]。

3.2.7 转录因子BZR调控植物品质改良以及果实成熟在模式植物拟南芥中的研究发现,过表达或者干扰缺失*BZR1*和*BES1*基因会对拟南芥的表型以及芥子油苷的含量有一定的影响,张玉文从青花菜克隆了拟南芥*BZR1/BES1*的同源基因*BoBZR1*和*BoBES1*,在拟南芥中过表达这两个基因会导致转基因植株变矮、发育迟缓,短链脂肪族和长链脂肪族芥子油苷的含量降低,过表达*BoBES1*会使拟南芥中芥子油苷的含量显著降低,结果说明*BoBZR1*和*BoBES1*基因负调控芥子油苷的合成^[69]。

曹步暉对BR信号通路关键基因的突变体*bzr1*、*bzr4-1*、*bzr4-2*进行了分子鉴定、表达分析、稻米品质分析和农艺性状考察,发现与对照相比,*bzr4-1*、*bzr4-2*植株变矮、穗粒数减少、垩白度增加,且淀粉一级结构长B链含量明显降低^[70]。Liu等研究发现*BZR1-1D*参与调控番茄果实类胡萝卜素积累和品质性状,*BZR1-1D*过表达转基因株系在果实成熟过程中类胡萝卜素积累增加,且可溶性固形物、可溶性糖和抗坏血酸含量均有所增加,这表明*BZR1*基因可以促进番茄果实中类胡萝卜素、可溶性糖和抗坏血酸的积累,从而提升番茄果实的品质^[71]。有研究表明*MaBZR*基因参与了香蕉的成熟,*MaBZR1*、

MaBZR2、*MaBZR3*的表达水平随着香蕉果实的成熟而不断下降,凝胶阻滞和瞬时表达分析表明,*MaBZR1/2*通过与*MaACS1*、*MaACO13*、*MaACO14*等乙烯生物合成相关基因启动子中的CGTGT/CG序列特异性结合,从而抑制这些基因的转录、减少乙烯合成,进而抑制香蕉果实的成熟^[72]。

由于BZR转录因子调控的下游靶基因数目众多,BZR通过调控不同类型的靶基因来参与不同发育过程和性状的调控,在利用*BZR*基因进行特定性状的遗传改良时,可以考虑使用组织器官特异性启动子驱动*BZR*基因表达,从而更有针对性地实现目标。

4 油料作物BZR研究概况

目前,BZR在油料作物中的相关研究相对较少。关红杉对花生*BZR1*进行表达模式分析发现,*AhBZR1*在入土3天的果针尖端表达水平相对较高,可能与花生荚果膨大的启动相关;*AhBZR1-ox*转基因拟南芥表现出根提前发育、叶片直径和花茎变长、分枝增多、生长旺盛的表型^[73]。大豆根瘤是大豆在受到根瘤菌侵染后形成的能够固氮,保证大豆即使在低氮含量的土壤中也能正常生长的一种特殊的根器官^[74]。王红在大豆中鉴定了拟南芥*BES1*的同源基因*GmBES1L*,构建了*GmUbi:GmBES1L-D*载体并利用毛根转化体系转化大豆,实验结果显示,过表达*GmBES1L-D*使大豆根瘤的数目和根瘤固氮酶的活性显著下降;同时,*GmBES1L-D*表达水平的升高可以使结瘤诱导基因*GmENOD40-1*和*GmENOD40-2*的表达下降,发现在*GmENOD40-2*基因的启动子区域富含E-box,推测BR通过*BES1*负调控结瘤诱导基因的表达来实现对大豆结瘤的抑制^[75]。Zhang等对*BZR1*在大豆中的4个同源基因*GmBZL1-4*进行了研究,对这4个基因在各器官组织中的表达分析结果表明,*GmBZL2*在花中表达量高,推测其在控制大豆的生殖生长和产量方面可能发挥作用;过表达*GmBZL2^{P216L}*(*GmBZL2**)的转基因大豆表现出与拟南芥BR功能获得型突变体*bzr1-D*相似的表型,包括BR信号增强、每角果种子数量增加等;在*bri1-5*突变体背景下过表达*GmBZL2**,发现*GmBZL2**能够在一定程度上回补*bri1-5*突变体的缺陷表型,说明*GmBZL2*和BR信号通路在大豆中具有保守性,且*GmBZL2*在大豆增产中具有一定的应用潜力^[76,77]。冯韬等利用甘蓝型油菜湘油15号材料对*BnaBZR1/BnaBES1*进行了全长cDNA克隆、生

物信息学分析以及表达分析,发现 *BnaBZR1/BnaBES1* 在苗期和花期表达水平较高,且地上部分中的表达水平高于地下部分^[78]。

5 存在问题与展望

近年来新型植物激素 BR 的研究已经取得很大进展,研究者们已经基本建立了一条从细胞膜受体接受信号到各元件磷酸化或去磷酸化,逐级将信号传递至细胞核内的完整信号转导通路,最终促使去磷酸化的转录因子 BZR1/BES1 在细胞核内积累并与靶基因的启动子区域结合,调控靶标基因的表达^[7]。然而,目前大多数关于 BR 信号途径核心转录因子 BZR1/BES1 的信息还是来自于模式生物拟南芥以及水稻。近年来 BR 提高作物的抗寒性、抗旱性、缓解高温伤害等作用在部分作物中(如大豆、玉米、棉花、番茄等)均被证实与 BR 信号转导途径中关键的转录因子 BZR 家族成员相关,BZR 通过正调控或负调控下游靶基因的表达来应对外界环境的变化。在许多作物(如棉花、玉米、小麦、青花菜、花生等)中也相继克隆并鉴定了 *BZR1*、*BES1* 等的同源基因,并初步分析了其生物学功能。迄今为止,BZR 参与光形态建成、种子发育、气孔发育运动、株型调控、果实成熟以及各种生物与非生物胁迫等调控的研究已有大量报道,这些研究让人们们对 BZR 调控植物生长发育和应对胁迫环境的作用有了更深的认识和理解。BZR 在改良作物抗逆性和增加作物产量等方面均已展现出了良好的应用潜力。

然而,BZR 在油料作物中的研究尚处于起步阶段。对油料作物中 BZR 家族成员参与逆境应答和生长发育调控中的功能进行深入研究,挖掘和鉴定油料作物中特有的 BZR 互作蛋白和下游靶基因,解析油料作物中 BZR 介导的分子调控机制,可为油料作物的抗逆性遗传改良和增产提供理论依据和新思路。由于 BR 在植物中的生理活性较强,远超过 IAA、CTK、ETH、GA 和 ABA 等五大内源植物激素^[79],高浓度的 BR 或者 BR 的缺失均会导致植株生长发育异常;除此之外,BZR 对 BR 信号起正调控作用,增加 BZR 的表达水平可能有利于作物单株产量提高,同时也可能导致植株叶夹角变大、株型变得松散而不利于密植。因此,如何通过精细调控 BZR 的表达水平或活性,实现对植物细胞内 BR 信号的精准调控,将是未来利用 BZR 遗传资源进行油料作物性状改良的过程中需要考虑的问题。

参考文献:

- [1] Santner A, Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling [J]. *Nature*, 2009, 459(7250): 1071–1078. DOI:10.1038/nature08122.
- [2] Montoya T, Nomura T, Yokota T, et al. Patterns of *Dwarf* expression and brassinosteroid accumulation in tomato reveal the importance of brassinosteroid synthesis during fruit development [J]. *Plant J*, 2005, 42(2): 262–269. DOI:10.1111/j.1365-313X.2005.02376.x.
- [3] 李钱峰, 鲁军, 余佳雯, 等. 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[J]. *植物生理学报*, 2018, 54(3): 370–378. DOI:10.13592/j.cnki.ppj.2017.0510.
- [4] Liu Z L, Li L, Luo Z S, et al. Effect of brassinolide on energy status and proline metabolism in postharvest bamboo shoot during chilling stress [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2016, 111: 240–246. DOI:10.1016/j.postharvbio.2015.09.016.
- [5] Shakirova F, Allagulova C, Maslennikova D, et al. Involvement of dehydrins in 24-epibrassinolide-induced protection of wheat plants against drought stress [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2016, 108: 539–548. DOI:10.1016/j.plaphy.2016.07.013.
- [6] 陈燕华, 王亚梁, 朱德峰, 等. 外源油菜素内酯缓解水稻穗分化期高温伤害的机理研究[J]. *中国水稻科学*, 2019, 33(5): 457–466. DOI:10.16819/j.1001-7216.2019.9036.
- [7] Choudhary S P, Yu J Q, Yamaguchi-Shinozaki K, et al. Benefits of brassinosteroid crosstalk [J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17(10): 594–605. DOI:10.1016/j.tplants.2012.05.012.
- [8] Li Q F, Lu J, Yu J W, et al. The brassinosteroid-regulated transcription factors BZR1/BES1 function as a coordinator in multisignal-regulated plant growth [J]. *Biochim et Biophys Acta Gene Regul Mech*, 2018, 1861(6): 561–571. DOI:10.1016/j.bbagrm.2018.04.003.
- [9] Nolan T, Chen J N, Yin Y H. Cross-talk of brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses [J]. *Biochem J*, 2017, 474(16): 2641–2661. DOI:10.1042/BCJ20160633.
- [10] Wang Z Y, Bai M Y, Oh E, et al. Brassinosteroid signaling network and regulation of photomorphogenesis [J]. *Annu Rev Genet*, 2012, 46(1): 701–724. DOI:10.1146/annurev-genet-102209-163450.
- [11] Russinova E, Borst J W, Kwaaitaal M, et al. Heterodimerization and endocytosis of *Arabidopsis* brassinosteroid receptors BRI1 and AtSERK3 (BAK1) [J]. *Plant Cell*, 2004, 16(12): 3216–3229. DOI:10.1105/tpc.104.025387.

- [12] She J, Han Z F, Kim T W, et al. Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1 [J]. *Nature*, 2011, 474(7352): 472–476. DOI:10.1038/nature10178.
- [13] Tang W Q, Deng Z P, Wang Z Y. Proteomics shed light on the brassinosteroid signaling mechanisms [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13(1): 27–33. DOI:10.1016/j.pbi.2009.10.007.
- [14] Jaillais Y, Belkhadir Y, Balsemao-Pires E, et al. Extracellular leucine-rich repeats as a platform for receptor/coreceptor complex formation [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2011, 108(20): 8503–8507. doi: 10.1073/pnas.1103556108
- [15] 王斐, 何伟, 闫海芳. 油菜素甾醇信号转导的调控机制[J]. *植物生理学报*, 2013, 49(12): 1309–1318.
- [16] Wang X L, Chory J. Brassinosteroids regulate dissociation of BKI1, a negative regulator of BRI1 signaling, from the plasma membrane [J]. *Science*, 2006, 313(5790): 1118–1122. DOI:10.1126/science.1127593.
- [17] Ye H X, Li L, Yin Y H. Recent advances in the regulation of brassinosteroid signaling and biosynthesis pathways [J]. *J Integr Plant Biol*, 2011, 53(6): 455–468. DOI:10.1111/j.1744–7909.2011.01046.x.
- [18] Tang W Q, Yuan M, Wang R J, et al. PP2A activates brassinosteroid-responsive gene expression and plant growth by dephosphorylating BZR1 [J]. *Nat Cell Biol*, 2011, 13(2): 124–131. DOI:10.1038/ncb2151.
- [19] Zhao J, Peng P, Schmitz R J, et al. Two putative BIN2 substrates are nuclear components of brassinosteroid signaling [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(3): 1221–1229. DOI:10.1104/pp.102.010918.
- [20] Mora-García S, Vert G, Yin Y H, et al. Nuclear protein phosphatases with Kelch-repeat domains modulate the response to brassinosteroids in *Arabidopsis* [J]. *Genes Dev*, 2004, 18(4): 448–460. DOI: 10.1101/gad.1174204.
- [21] Yin Y H, Wang Z Y, Mora-Garcia S, et al. BES1 accumulates in the nucleus in response to brassinosteroids to regulate gene expression and promote stem elongation [J]. *Cell*, 2002, 109(2): 181–191.
- [22] Wang Z Y, Nakano T, Gendron J, et al. Nuclear-localized BZR1 mediates brassinosteroid-induced growth and feedback suppression of brassinosteroid biosynthesis [J]. *Dev Cell*, 2002, 2(4): 505–513.
- [23] 冯志明. 水稻粒型和叶夹角的关键调控基因 *SLG* 的克隆和功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [24] Yin Y H, Vafeados D, Tao Y, et al. A new class of transcription factors mediates brassinosteroid-regulated gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2005, 120(2): 249–259. DOI:10.1016/j.cell.2004.11.044.
- [25] He J X, Gendron J M, Sun Y, et al. BZR1 is a transcriptional repressor with dual roles in brassinosteroid homeostasis and growth responses [J]. *Science*, 2005, 307(5715): 1634–1638. DOI:10.1126/science.1107580.
- [26] Saha G, Park J I, Jung H J, et al. Molecular characterization of BZR transcription factor family and abiotic stress induced expression profiling in *Brassica rapa* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2015, 92: 92–104. DOI: 10.1016/j.plaphy.2015.04.013.
- [27] Zhang Z Z, Zhu J Y, Roh J, et al. TOR signaling promotes accumulation of BZR1 to balance growth with carbon availability in *Arabidopsis* [J]. *Curr Biol*, 2016, 26(14): 1854–1860. DOI:10.1016/j.cub.2016.05.005.
- [28] Yang M R, Li C X, Cai Z Y, et al. SINAT E3 ligases control the light-mediated stability of the brassinosteroid-activated transcription factor BES1 in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2017, 41(1): 47–58.e4. DOI:10.1016/j.devcel.2017.03.014.
- [29] Yu X F, Li L, Zola J, et al. A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2011, 65(4): 634–646. DOI: 10.1111/j.1365–313X.2010.04449.x.
- [30] Sun Y, Fan X Y, Cao D M, et al. Integration of brassinosteroid signal transduction with the transcription network for plant growth regulation in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2010, 19(5): 765–777. DOI: 10.1016/j.devcel.2010.10.010.
- [31] Ye H, Liu S, Tang B, et al. RD26 mediates crosstalk between drought and brassinosteroid signalling pathways [J]. *Nat Commun*, 2017, 8(1): 14573. DOI:10.1038/ncomms14573.
- [32] Liu J, Yang R, Jian N, et al. Putrescine metabolism modulates the biphasic effects of brassinosteroids on canola and *Arabidopsis* salt tolerance [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, DOI: 10.1111/pce.13757.
- [33] Li H, Ye K Y, Shi Y T, et al. BZR1 positively regulates freezing tolerance via CBF-dependent and CBF-independent pathways in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant*, 2017, 10(4): 545–559. DOI:10.1016/j.molp.2017.01.004.
- [34] Sahni S, Prasad B D, Liu Q, et al. Overexpression of the brassinosteroid biosynthetic gene *DWF4* in *Brassica napus* simultaneously increases seed yield and stress tolerance [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 28298. DOI:10.1038/srep28298.
- [35] Yin Y L, Qin K Z, Song X W, et al. BZR1 transcription factor regulates heat stress tolerance through FERONIA receptor-like kinase-mediated reactive oxygen species signaling in tomato [J]. *Plant Cell Physiol*, 2018, 59

- (11): 2239–2254. DOI:10.1093/pcp/pcy146.
- [36] Li Y Y, He L L, Li J, et al. Genome-wide identification, characterization, and expression profiling of the legume *BZR* transcription factor gene family [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1332. DOI:10.3389/fpls.2018.01332.
- [37] Cui X Y, Gao Y, Guo J, et al. BES/BZR transcription factor TaBZR2 positively regulates drought responses by activation of *TaGST1* [J]. *Plant Physiol*, 2019, 180(1): 605–620. DOI:10.1104/pp.19.00100.
- [38] Manoli A, Trevisan S, Quaggiotti S, et al. Identification and characterization of the BZR transcription factor family and its expression in response to abiotic stresses in *Zea mays* L [J]. *Plant Growth Regul*, 2018, 84(3): 423–436. DOI:10.1007/s10725-017-0350-8.
- [39] 郭新磊, 路普, 王园园, 等. 棉花 *BZR* 基因家族的全基因组鉴定及表达分析[J]. *棉花学报*, 2017, 29(5): 415–427. DOI:10.11963/1002-7807.gxllf.20170830.
- [40] Fan C J, Guo G S, Yan H F, et al. Characterization of *brassinazole resistant (BZR)* gene family and stress induced expression in *Eucalyptus grandis* [J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2018, 24(5): 821–831. DOI: 10.1007/s12298-018-0543-2.
- [41] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313–324. DOI:10.1016/j.cell.2016.08.029.
- [42] Golldack D, Li C, Mohan H, et al. Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 151.
- [43] Yang Y Q, Guo Y. Unraveling salt stress signaling in plants [J]. *J Integr Plant Biol*, 2018, 60(9): 796–804. DOI:10.1111/jipb.12689.
- [44] 黄鲤娴. BR 相关基因转化水稻及转基因植株的耐盐性分析[D]. 福州: 福建农林大学, 2012.
- [45] Geng Y, Wu R, Wee C W, et al. A spatio-temporal understanding of growth regulation during the salt stress response in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2013, 25(6): 2132–2154. DOI:10.1105/tpc.113.112896.
- [46] Clouse S D. Molecular genetic studies confirm the role of brassinosteroids in plant growth and development [J]. *Plant J*, 1996, 10(1): 1–8.
- [47] Jiang W B, Huang H Y, Hu Y W, et al. Brassinosteroid regulates seed size and shape in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2013, 162(4): 1965–1977. DOI: 10.1104/pp.113.217703.
- [48] Lee H S, Kim Y, Pham G, et al. Brassinazole resistant 1 (BZR1)-dependent brassinosteroid signalling pathway leads to ectopic activation of quiescent cell division and suppresses Columella stem cell differentiation [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(15): 4835–4849. DOI: 10.1093/jxb/erv316.
- [49] Park C H, Kim T W, Son S H, et al. Brassinosteroids control *AtEXPA5* gene expression in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Phytochemistry*, 2010, 71(4): 380–387. DOI: 10.1016/j.phytochem.2009.11.003.
- [50] Chaiwanon J, Wang Z Y. Spatiotemporal brassinosteroid signaling and antagonism with auxin pattern stem cell dynamics in *Arabidopsis* roots [J]. *Curr Biol*, 2015, 25(8): 1031–1042. DOI:10.1016/j.cub.2015.02.046.
- [51] 李沫. 棉花 (*Gossypium hirsutum*) *BZR1* 在纤维发育中的功能研究[D]. 武汉: 华中师范大学, 2016.
- [52] Oh E, Zhu J Y, Wang Z Y. Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses [J]. *Nat Cell Biol*, 2012, 14(8): 802–809. DOI:10.1038/ncb2545.
- [53] Jing Y, Lin R. Transcriptional regulatory network of the light signaling pathways [J]. *New Phytol*, 2020, DOI: 10.1111/nph.16602.
- [54] Lachowiec J, Mason G A, Schultz K, et al. Redundancy, feedback, and robustness in the *Arabidopsis thaliana* *BZR/BEH* gene family [J]. *Front Genet*, 2018, 9: 523. DOI: 10.1101/053447
- [55] Luo X M, Lin W H, Zhu S W, et al. Integration of light- and brassinosteroid-signaling pathways by a GA-TA transcription factor in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2010, 19(6): 872–883. DOI: 10.1016/j.devcel.2010.10.023.
- [56] Li Q F, He J X. BZR1 interacts with HY5 to mediate brassinosteroid- and light-regulated *Cotyledon* opening in *Arabidopsis* in darkness [J]. *Mol Plant*, 2016, 9(1): 113–125. DOI:10.1016/j.molp.2015.08.014.
- [57] Waters M T, Wang P, Korkaric M, et al. GLK transcription factors coordinate expression of the photosynthetic apparatus in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(4): 1109–1128. DOI:10.1105/tpc.108.065250.
- [58] Kim T H, Böhmer M, Hu H H, et al. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 561–591. DOI:10.1146/annurev-arplant-042809-112226.
- [59] 刘天宇. 油菜素甾醇对番茄保卫细胞运动的影响及其调控机制[D]. 杭州: 浙江大学, 2016.
- [60] Wang Z Y, Nakano T, Gendron J, et al. Nuclear-localized BZR1 mediates brassinosteroid-induced growth and feedback suppression of brassinosteroid biosynthesis [J]. *Dev Cell*, 2002, 2(4): 505–513.
- [61] Bai M Y, Zhang L Y, Gampala S S, et al. Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104

- (34): 13839–13844. DOI:10.1073/pnas.0706386104.
- [62] Tong H N, Jin Y, Liu W B, et al. DWARF AND LOW-TILLERING, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice [J]. *Plant J*, 2009, 58(5): 803–816. DOI:10.1111/j.1365-3113X.2009.03825.x.
- [63] Zhang L Y, Bai M, Wu J, et al. Antagonistic HLH/bHLH transcription factors mediate brassinosteroid regulation of cell elongation and plant development in rice and *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(12): 3767–3780. DOI:10.1105/tpc.109.070441.
- [64] Fang Z, Ji Y, Hu J, et al. Strigolactones and brassinosteroids antagonistically regulate the stability of the D53-OsBZR1 complex to determine *FCI* expression in rice tillering [J]. *Mol Plant*, 2019, DOI: 10.1016/j.molp.2019.12.005.
- [65] Domagalska M A, Schomburg F M, Amasino R M, et al. Attenuation of brassinosteroid signaling enhances *FLC* expression and delays flowering [J]. *Dev Camb Engl*, 2007, 134(15): 2841–2850. DOI:10.1242/dev.02866.
- [66] Yu X F, Li L, Li L, et al. Modulation of brassinosteroid-regulated gene expression by Jumonji domain-containing proteins ELF6 and REF6 in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(21): 7618–7623. DOI: 10.1073/pnas.0802254105.
- [67] Grove M D, Spencer G F, Rohwedder W K, et al. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen [J]. *Nature*, 1979, 281(5728): 216–217. DOI:10.1038/281216a0.
- [68] Ye Q Q, Zhu W J, Li L, et al. Brassinosteroids control male fertility by regulating the expression of key genes involved in *Arabidopsis* anther and pollen development [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(13): 6100–6105. DOI:10.1073/pnas.0912333107.
- [69] 张玉文. 青花菜 BZR1、BES1 转录因子的克隆与功能分析[D]. 福州: 福建农林大学, 2017.
- [70] 曹步晔. 油菜素内酯相关突变体和转基因水稻的鉴定及其效应的初步分析[D]. 扬州: 扬州大学, 2017.
- [71] Liu L H, Jia C G, Zhang M, et al. Ectopic expression of a BZR1-1D transcription factor in brassinosteroid signaling enhances carotenoid accumulation and fruit quality attributes in tomato [J]. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12(1): 105–115. DOI:10.1111/pbi.12121.
- [72] Guo Y F, Shan W, Liang S M, et al. MaBZR1/2 act as transcriptional repressors of ethylene biosynthetic genes in banana fruit [J]. *Physiol Plant*, 2019, 165(3): 555–568. DOI:10.1111/ppl.12750.
- [73] 关红杉. 油菜素内酯对花生荚果发育的作用机理研究[D]. 济南: 山东大学, 2015.
- [74] Kereszt A, Mergaert P, Kondorosi E. Bacteroid development in legume nodules: evolution of mutual benefit or of sacrificial victims? [J]. *Mol Plant – Microbe Interactions*, 2011, 24(11): 1300–1309. DOI: 10.1094/MP-MI-06-11-0152.
- [75] 王红. 油菜素甾醇调控大豆结瘤的机制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [76] Zhang Y, Zhang Y J, Yang B J, et al. Functional characterization of *GmBZL2* (*AtBZR1* like gene) reveals the conserved BR signaling regulation in *Glycine max* [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 31134. DOI:10.1038/srep31134.
- [77] Peng S N, Tao P, Xu F, et al. Functional characterization of soybean *Glyma04g39610* as a brassinosteroid receptor gene and evolutionary analysis of soybean brassinosteroid receptors [J]. *Int J Mol Sci*, 2016, 17(6): 897. DOI:10.3390/ijms17060897.
- [78] 冯韬, 官春云. 甘蓝型油菜芸薹素唑耐受因子 (BnaBZR1/BnaBES1) 全长 CDS 克隆与生物信息学分析 [J]. *作物学报*, 2018, 44(12): 1793–1801. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2018.01793.
- [79] Gomes M M A. Brassinosteroids: a class of plant hormone [M]. Dordrecht: Springer, 2011. 193–212. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0189-2_7.

(责任编辑:郭学兰)