

植物油菜素内酯信号通路与植物免疫相关研究进展

王喆¹, 王璐¹, 宋旭明¹, 金璐², 王霞¹, 周国鑫^{1*}

(1. 浙江农林大学农业与食品科学学院植物保护系, 浙江省农产品品质改良技术研究重点实验室, 浙江杭州 311300; 2. 浙江越州省级粮食储备库, 浙江绍兴 312000)

摘要 油菜素内酯是一种甾醇类植物激素, 近年的研究表明其在植物生长发育等过程中起重要作用。近年来油菜素内酯与植物生长相关的研究不断被报道, 但对于植物中油菜素内酯信号通路及其介导的植物防御反应分子机制的了解相对较少。对近年来油菜素内酯信号传导途径分子机制及其介导的植物对病原物等防御反应的研究进展进行综述。

关键词 油菜素内酯; 信号途径; 分子机制; 植物免疫

中图分类号 Q 945 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)04-0026-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.04.006



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Plant Brassinosteroids Signaling Pathway and Plant Immunity

WANG Zhe, WANG Lu, SONG Xu-ming et al (Department of Plant Protection, School of Agriculture and Food Science, Key Laboratory for Quality Improvement of Agriculture Products of Zhejiang, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou, Zhejiang 311300)

Abstract Brassinosteroids (BRs) is a sterol phytohormone, and recent studies have shown that it plays an important role in plant growth and development. In recent years, there are lots of progresses in studies brassinosteroids in plant growth and development. However, there is little understanding of the molecular mechanisms of BRs signaling transduction and its functions in plant defensive responses. In this study, the research progresses of the molecular mechanism of BRs signaling pathway and plant defences of BRs against biological stresses were reviewed.

Key words Brassinosteroids; Signaling pathway; Molecular mechanism; Plant immunity

植物在生长等发育过程中经常受到诸如病毒、细菌、真菌、卵菌、线虫以及昆虫甚至是其他植物的侵袭。一般植物都是固着生长, 不能通过改变空间位置来躲避不利影响。植物自身也没有专门用来执行免疫功能的细胞。为了能够生存与繁衍, 植物在与病虫害等长久的对抗中进化出了一套精密高效的免疫系统^[1]。如当病原物入侵时, 植物细胞可以通过不同的受体来识别病害(如细菌和真菌的鞭毛蛋白与致病因子、几丁质等)来激活相应的免疫反应^[2]。

植物激素虽然分子结构简单, 胞内含量很低, 但在调控植物细胞的生长和分裂, 植物发育与形态建成, 器官形成与凋亡等植物生理代谢过程中起重要作用^[3]。当外界环境不利于植物生长时, 植物激素可以提高植物的抗逆性^[4]。很早以来, 类固醇类激素是动物中非常重要的激素, 但是在约 30 年前才发现类固醇类物质在植物中也起激素的作用, 发现油菜(*Brassica napus*)的花粉提取物中的生长促进活性为一种名为芸苔素内酯(brassinolide, BL)的类固醇化合物^[5]。之后, 一系列油菜素内酯(brassinosteroids, BR)的激素被发现, 其中 BL 是油菜素内酯类激素国际上公认的活性最高、最广谱的化合物^[6]。据报道, BR 除了具有促进植物生长发育等作用外, 也参与了植物免疫防御反应^[7-9]。笔者主要介绍近年来 BR 信号通路与植物抗病抗虫相关的研究进展。

1 BR 信号途径

拟南芥的遗传学研究证明了油菜素内酯在植物发育过程中起重要作用, 鉴定出了许多包括 BR 生物合成和信号转

导的基因^[10]。胞内 BR 信号传导途径由受体蛋白、激酶、细胞核内转录因子如 BZR 等一系列元件组成, 在植物生长发育过程中发挥作用^[11]。BR 信号传导过程, 首先细胞膜表面受体 BRI1 (brassinosteroid insensitive 1) 和辅助受体 BAK1 (BRI1-associated receptor kinase 1) 形成的复合物, 由复合物共同识别 BR 分子; 之后, BR 信号途径通过 BSK1 (BR-signaling kinases 1)、BSU1 (BRI1 Suppressors 1)、PP2A (protein phosphatase 2A) 和 CDG1 (constitutive differential growth 1)、BKI1 (BRI1 kinase inhibitor 1)、BIN2 (brassinosteroid insensitive 2) 等信号组分, 激活 BZR1 (brassinazole-resistant 1) 和 BES1 (BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1) 等转录因子来调控 BR 应答相关基因的表达^[12-14]。

1.1 BR 信号在细胞膜上的识别 Kinoshita 等^[15]研究发现位于细胞膜上的 leucine-rich (LRR) 受体激酶 BRI1 是 BR 信号识别的关键组成部分。同时, 施用 BL 处理拟南芥幼苗可以诱导 BRI1 自身磷酸化, 也表明 BRI1 参与 BR 信号的识别。除此之外, 在拟南芥中 BRL1 (BRI1-like receptor kinase 1) 基因编码一个富亮氨酸重复受体激酶, 序列比对显示 BRL1 与参与 BR 感知的 BRI1 相似度很高^[16]。

BAK1 是一种丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶, 属于植物类受体激酶 SERK 家族, 是 BR 信号识别的辅助受体^[17]。BAK1 是一个跨膜蛋白, 胞外 LRR 的结构域具有识别配体的功能, 而胞内激酶域往往通过磷酸化作用调节胞内信号功能^[18]。Wang 等^[12]研究发现 BRI1 识别 BR 需要 BAK1 的协助, 在植株体内 BRI1 正向调节 BAK1 磷酸化; 通过离体试验发现 BRI1 对 BAK1 的特定结构域进行磷酸化, 并且 BAK1 也可以磷酸化 BRI1, 从而增加 BRI1 激酶对特定底物的活性。植物体需要 BRI1 和 BAK1 互作形成具有活性的复合物识别 BR 信号^[19]。因此, BRI1 和 BAK1 共同调控植物 BR 信号的识

基金项目 国家自然科学基金项目(31572020); 浙江省自然科学基金项目(Y19C140005); 浙江农林大学人才发展基金项目(3034070001, 2034020061)。

作者简介 王喆(1994—), 男, 浙江杭州人, 硕士研究生, 研究方向: 植物保护。* 通信作者, 副教授, 博士, 硕士生导师, 从事植物挥发物鉴定和抗虫基因克隆研究。

收稿日期 2018-09-19; **修回日期** 2018-11-15

别。此外, Liu 等^[8]研究发现 BIR1 (BAK1 interacting receptor 1) 基因编码了一个可以和 BAK1 相互作用的受体激酶蛋白, 并发现 BIR1 可能是 BAK1 的抑制因子。

BKI1 是 BRI1 的负调控蛋白, 由 Wang 等^[20]通过酵母双杂交方法筛选得到。BKI1 本身没有激酶活性, 但可以被 BRI1 激酶磷酸化。BKI1 与激酶活性缺失的 BRI1 互作更强, 说明在没有 BR 时 BRI1 未被激活前 BKI1 和 BRI1 互作能力更强。人们认为 BKI1 的负调控机制是通过与 BRI1 的激酶区互作而阻止了正调控蛋白 BAK1 等与 BRI1 的接近, 使两者不能形成有活性的 BRI1-BAK1 复合体, 从而抑制了 BR 信号的传递^[20-22]。

1.2 BR 信号在细胞质中的传导 BR 信号在细胞质中传导包括 BRI1/BAK1 激酶复合物形成、CDG 类受体激酶磷酸化、BSK 激酶磷酸化、BSU 磷酸酶激活以 BIN2 激酶磷酸化。

BSK1 是属于 RLCK 亚家族 (RLCK-XII) 的一种蛋白激酶, 生物信息学、生化和遗传分析表明 BSK 在 BR 信号传导中起作用^[23]。Tang 等^[23]通过生物信息学发现 BSK 基因序列结构在 N 末端含有激酶催化结构域, 在 C 末端含有四极肽重复序列, 同时也发现在 BSK 蛋白上存在与质膜结合有关的豆蔻酰化位点。当细胞膜表面的 BRI1/BAK1 受体复合物识别 BR 后磷酸化 BSK1, 促进 BSK1 与 BSU1 磷酸酶结合并激活磷酸酶活性^[13]。另外, Kim 等^[24]研究发现一个名为 CDG1 的类受体细胞质激酶正调节 BR 信号转导; BRI1 通过 Ser²³⁴位磷酸化 CDG1, CDG1 激酶磷酸化激活 BSU1。CDG1 通过独立途径磷酸化激活 BSU1, BSU1 去磷酸化保守的 pTyr²⁰⁰残基使 BIN2 失活^[13]。GSK3 是高度保守的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶^[25]。

BIN2 作为油菜素内酯信号途径的关键信号元件, 通过磷酸化 BZR1 和 BZR2 来负调控 BR 的信号转导^[25]。Peng 等^[25]研究表明 BIN2 通过 12 个氨基酸的 BIN2-docking motif 和 BZR1 的 C 端结合, 从而磷酸化 BZR1, 进一步研究表明该基序缺失将抑制生物体内的 BZR1 的磷酸化和随后的降解。Sreeramulu 等^[26]则发现 BSK 可以与 BIN2 相互作用, 且 BIN2 中 Lys69 位氨基酸残基是 BIN2 激酶产生活性的关键位点。蛋白酶体降解系统可调控 BIN2 的降解, 外源施用 BR 生物合成抑制剂和活性 BR 分别可以增加和减少 BIN2 蛋白的积累, 使用 MG132 蛋白酶抑制剂不仅可以阻止 BR 诱导带来的 BIN2 蛋白降解, 还可以使 BR 对 BIN2 酶活性的抑制效果消失^[27]。也有研究表明, BSU1 可以直接抑制 BIN2 磷酸化 BZR1, 但是不能使已经磷酸化的 BZR1 去磷酸化^[13]。在拟南芥 BR 信号转导过程中, BSU1 磷酸酶和 BIN2 激酶相互拮抗调节 BZR1 和 BZR2 的磷酸化^[28]。BIN2 可以对 BZR1 和 BZR2 多个位点进行磷酸化, 其中包括通过 14-3-3 蛋白启动 BZR1 向细胞核外转运和细胞质膜滞留^[29-30]以及抑制 DNA 结合和转录活性^[29, 31-32]等机制。失去活性的 BIN2 不再抑制 BES1/BZR1 家族转录因子, 同时 PP2A 使磷酸化的转录因子 BZR1 和 BZR2 去磷酸化^[33]。

1.3 BR 信号在细胞核内的传导 BR 信号细胞核内传导主

要与 BZR 家族转录因子去磷酸化, 以及通过 BZR 与结合 BR 途径反应基因的启动子结合来激活或抑制 BR 途径相关基因。

BZR1 是 BR 信号转导途径细胞核内重要组分^[34]。转录因子 BZR1 可直接结合细胞核 DNA 调控大量的 BR 途径靶基因表达^[35]。核内去磷酸化的 BZR1 和 BES1/BZR1 通过特异性结合下游基因的启动子, 从而调控 BR 途径应答相关基因表达^[36-37]。BZR1 和 BES1/BZR1 与下游基因结合的识别位点序列不同, 启动基因后转录活性也不同^[37]。BZR1 可以结合 CGTG(T/C)G 的序列位点, 这个序列位点被命名为 BRRE。BRRE 元件存在于 CPD/DWARLF4 等 BR 抑制基因的启动子序列中^[37-38]。因此 BZR1 被认为在 BR 合成中起负反馈调节作用, BES1/BZR1 的功能则相反。BES1/BZR1 可以结合 BR 途径下游靶基因的启动子, 从而调控 BR 的生物合成。BES1/BZR1 结合 bHLH-type (basic helix-loopHelix-type) 转录因子 BIM1、Ebox 序列 (CANNTG) 等启动子从而调控下游相关基因表达^[36]。Ryu 等^[30, 39]研究表明, BZR1 蛋白的磷酸化状态影响了 BZR1 在植物细胞内的空间分布, 调控 BZR1 蛋白在细胞核与细胞质间的穿梭; 同时还发现 BIN2 和其他 GSK3-like 激酶通过调节其与 14-3-3 蛋白的结合亲和力来磷酸化 BES1 并诱导其核输出, 在 BES1 中鉴定了 12 个磷酸化残基位点; 在这些基序中, Ser171 和 Thr175 残基是 BES1 与 14-3-3 蛋白质相互作用的关键位点; 另一个 BIN1 介导的 BES1 核输出需要 N 端区域的磷酸化位点。

2 BR 与植物免疫

BR 不仅可以调节植物生长发育, 还参与调控植物对生物胁迫的免疫反应。但不同的植物以及应对不同的生物胁迫时, BR 在植物免疫反应中的作用也存在差异。

2.1 BR 途径参与植物抵御病菌侵染 BR 途径在植物抵御病原物侵染时也发挥正调节的作用^[40-41]。在拟南芥中, bak1 缺陷型植株在感染坏死性病原物灰霉病 (*Botrytis cinerea*) 和黑斑病 (*Alternaria brassicicola*) 后会出现蔓延性坏死。外源 BL 施加可以拯救 bak1 突变体的生长缺陷, 但不能恢复对真菌感染的免疫^[42], 同时 Marcos 等^[43]研究发现拟南芥中 9-LOX 衍生的 oxylipins 诱导 BR 合成和信号传导以激活基于细胞壁的反应, BR 受体 BRI1 缺失突变体 bri1 赋予了植株对于丁香假单胞菌的抗性。在烟草中也有研究表明, BAK1 促成对致病疫霉菌的抗性^[44]。Heese 等^[45]分析发现, BAK1 作为植物中病原物相关分子模式 (PAMPs) 诱导的免疫反应 (PTI) 的重要组成部分, 可以参与识别细菌鞭毛蛋白, 激活植株的免疫反应, 从而更有效地限制病菌的侵染。最近 Yan 等^[7]发现 BSK1 可以和免疫受体 FLS2 (flagellin sensing 2) 相互作用, 而 FLS2 对诱导 PTI 具有至关重要的作用; 同时发现 BSK1 和 MAPKKK5 可以相互作用并使 MAPKKK5 磷酸化, bak1 突变体和 mapkkk5 突变体对真菌白粉病原体 (*Golovomyces cichoracearum*) 敏感性增加。这些结果表明 BSK1 通过磷酸化 MAPKKK5 调节植物免疫, 明确了植物免疫中从免疫复合物到 MAPK 级联的信号传导模式^[7]。此外, 外施 BL

处理可以增强烟草抵御丁香假单胞杆菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*) 和白粉病菌 (*Oidium* sp.) 侵染^[40]。BR 处理可以使大豆在抵御大豆根腐病防御反应中的过氧化物酶 (peroxidase, POD) 以及苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonia-lyase, PAL) 活性增加, 表明 BR 对抗大豆疫霉根腐病有一定的效果^[46]。对葡萄喷施 2,4-表油菜素内酯后, 相较于喷水处理的对照组都表现出了一定程度地对霜霉病和灰霉病的抗性^[47]。在水稻中, BL 处理增强了水稻抵御稻瘟病菌和白叶枯病菌的能力^[40]。也有研究报道表明, BR 途径可能通过和 14-3-3 蛋白的互作中参与水稻对于真菌病害的防御反应^[48]。

有研究报道, BR 途径负调控植物抵御病原菌的侵染^[49-53]。在拟南芥中, HBI1 (homolog of brassinosteroid enhanced expression2 interacting with IBH1) 是 BR 诱导植物免疫反应的正调节转录因子, 过量表达 *HBI1* 基因的拟南芥突变体对 BR 处理十分的敏感, 对 BR 生物合成抑制剂铜-唑类具有更强的抗性; 但该基因的过量表达抑制了拟南芥部分对丁香假单胞杆菌的免疫功能^[53]。Halter 等^[54] 研究发现 *Pst* DC3000 处理拟南芥 *bir2* 突变体后, 植株体内水杨酸和 *PR1* 的含量剧烈上升, 单位面积病原菌数量明显减少, 但 *bir2* 对真菌的抵抗力降低; 通过进一步研究表明, *BIR2* 通过阻碍 BAK1/FLS2 复合物的形成负调节植物免疫。在水稻中, 相较于无处理对照组, BL 处理后水稻更容易感染腐霉病菌, 根部腐霉病更加严重^[51]。

2.2 BR 途径参与植物抵御病毒侵染 BR 在抵御植物病毒入侵方面的作用也十分值得关注。在拟南芥中, BR 受体 BRI1 缺失型突变体 *bak1-4* 和 *bak1-5* 对烟草花叶病毒 (*Tobacco mosaic virus*, TMV)、油菜花叶病毒 (*Oilseed rape mosaic virus*, ORMV) 和芜菁皱缩病毒 (*Turnip crinkle virus*, TCV) 敏感, 表明 BR 识别辅助受体 BAK1 在抗病毒侵染中发挥重要作用^[55]。有研究表明, 2,4-表油菜素内酯 (EBR) 处理降低了黄瓜花叶病毒 (*Cucumber mosaic virus*, CMV) 对西葫芦植株的侵染水平, 同时喷施表油菜素内酯也明显降低西葫芦叶片中病毒含量, 提高了西葫芦对 CMV 的抗性^[56]。Nakashita 等^[40] 利用 brassinazole (BR 生物合成的特异性抑制剂) 证实类固醇激素 BR 参与烟草对 TMV 的防御反应。Deng 等^[57] 研究发现, 外施 BL 提高烟草对 TMV 的抗性, 而外施 GSK3 激酶抑制剂 Bikinin 削弱了烟草对 TMV 侵染的抗性; 沉默 *NbBZR1* 和 *NbBSK1* 基因可阻断 BL 诱导所产生的对 TMV 的抗性, 沉默 *NbBZR1* 和 *NbBSK1* 基因抑制 Bikinin 诱导的感病性。以上的结果表明, 在烟草参与抵御 TMV 的过程中, BR 信号途径起到了正调节的作用。而在水稻中 BL 处理可以诱导水稻抵抗稻瘟病菌和白叶枯病菌侵染^[40]。用 EBR (油菜素内酯类似物) 处理黄瓜后可以增强黄瓜对 CMV 的抵抗能力^[58]。在园艺植物玫瑰中通过转录组学研究表明, 外施 BR 在玫瑰抵御灰霉病原菌 *Botrytis cinerea* 中起重要的正调控作用^[59]。这些结果表明, BR 途径可以正调控植物防御病毒侵染。

2.3 BR 途径参与植物抵御线虫侵染 在番茄上喷施 EBR

提高了番茄体内几丁质酶 (CHT) 活性提升, 减少了番茄的根结数和线虫数^[60]。同时田间试验表明, 在黄瓜、西瓜以及甜瓜等作物上喷施表油菜素内酯对于根结线虫的危害具有缓解作用^[61]。Nahar 等^[52] 研究表明, 根施低浓度的外源 BL 诱导了根对根结线虫 (*Meloidogyne graminicola*) 的敏感性, 而高浓度的 BL 却提高了水稻对这种线虫的系统防御; 进一步的研究发现 BR 途径和茉莉酸 (JA) 途径在水稻根系中相互拮抗, BR 途径的免疫抑制效应部分和 JA 通路存在负相关性; 而 BR 受体 BRI1 缺失突变体 *d61* 则对根结线虫高抗。Song 等^[62] 研究发现, BR 在番茄抵抗根结线虫过程中起到了正调节作用, 外源 BR 降低了番茄植物对南方根结线虫的敏感性。这表明 BR 信号途径参与了植物抵御根结线虫侵染。

2.4 BR 途径参与植物抵御昆虫侵染 Yang 等^[63] 研究发现, 在烟草中沉默 *NaBAK1* 基因对烟草天蛾 (*Manduca sexta*) 具有一定的抗性。在创伤诱导后 *NaBAK1* 沉默植株减弱了茉莉酸以及茉莉酸异亮氨酸的水平, 增加了次级代谢产物蛋白酶抑制剂的水平, 表明 *NaBAK1* 通过 JA 途径调控烟草抵御昆虫的抗虫防御反应。也有报道表明, 在拟南芥上使用绿桃蚜 (*Myzus persicae*) 提取物 (GPA) 引发了拟南芥的防御反应, 但是突变体 *bak1* 却无法识别 GPA 激发防御反应。说明 BAK1 在拟南芥感知蚜虫取食危害后 ROS 暴发以及胼胝质积累形成诱导抗性所必需的^[64]。

3 展望

植物激素作为植物生命活动的重要组成部分, 在植物生长发育和抗逆反应中起着至关重要的作用。油菜素内酯是一种高活性的植物激素, 是世界公认的第六大植物激素, 其具有巨大的研究价值和广阔的应用前景。虽然通过试验和生产中的实际应用, 对油菜素内酯的作用已有了初步了解, 但对于油菜素内酯信号通路的作用机制研究依然较少。现如今随着科学技术的发展, 酵母双杂交、转录组学、蛋白组学等分子生物学和生物信息学技术越来越熟, 对植物油菜素内酯信号通路以及其介导的植物免疫反应的认识也将越来越深入。

参考文献

- [1] PIETERSE C M J, LEON-REYES A, VAN DER ENT S, et al. Networking by small-molecule hormones in plant immunity [J]. *Nature chemical biology*, 2009, 5: 308-316.
- [2] NISHIMURA M T, DANGL J L. *Arabidopsis* and the plant immune system [J]. *Plant J*, 2010, 61(6): 1053-1066.
- [3] 蔡传杰, 陈善娜. 植物激素的研究进展 [J]. *云南大学学报 (自然科学版)*, 2001, 23(S1): 99-101.
- [4] THOMPSON M J, MEUDT W J, MANDAVA N B, et al. Synthesis of brassinosteroids and relationship of structure to plant growth-promoting effects [J]. *Steroids*, 1982, 39(1): 89-105.
- [5] CLOUSE S D, SASSE J M. BRASSINOSTEROIDS: Essential regulators of plant growth and development [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1998, 49: 427-451.
- [6] 邓天福, 吴艳兵, 李广领, 等. 油菜素内酯提高植物抗逆性研究进展 [J]. *广东农业科学*, 2009(11): 21-25.
- [7] YAN H J, ZHAO Y F, SHI H, et al. BRASSINOSTEROID-SIGNALING KINASE1 phosphorylates MAPKKK5 to regulate immunity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2018, 176(4): 2991-3002.
- [8] LIU Y N, HUANG X C, LI M, et al. Loss-of-function of *Arabidopsis* receptor-like kinase BIR1 activates cell death and defense responses mediated by BAK1 and SOBIR1 [J]. *New Phytol*, 2016, 212(3): 637-645.

- [9] HALTER T, IMKAMPE J, BLAUM B S, et al. BIR2 affects complex formation of BAK1 with ligand binding receptors in plant defense[J]. *Plant Signal Behav*, 2014, 9: 1-4.
- [10] KIM T W, WANG Z Y. Brassinosteroid signal transduction from receptor kinases to transcription factors[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 681-704.
- [11] 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.
- [12] WANG X F, KOTA U, HE K, et al. Sequential transphosphorylation of the BRI1/BAK1 receptor kinase complex impacts early events in brassinosteroid signaling[J]. *Dev Cell*, 2008, 15(2): 220-235.
- [13] KIM T W, GUAN S H, SUN Y, et al. Brassinosteroid signal transduction from cell-surface receptor kinases to nuclear transcription factors[J]. *Nat Cell Biol*, 2009, 11(10): 1254-1260.
- [14] LI Y, ZHANG Q Q, ZHANG J G, et al. Identification of microRNAs involved in pathogen-associated molecular pattern-triggered plant innate immunity[J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(4): 2222-2231.
- [15] KINOSHITA T, CAÑO-DELGADO A, SETO H, et al. Binding of brassinosteroids to the extracellular domain of plant receptor kinase BRI1[J]. *Nature*, 2005, 433(7022): 167-171.
- [16] ZHOU A F, WANG H C, WALKER J C, et al. BRL1, a leucine-rich repeat receptor-like protein kinase, is functionally redundant with BRI1 in regulating *Arabidopsis* brassinosteroid signaling[J]. *Plant J*, 2004, 40(3): 399-409.
- [17] LI J, WEN J Q, LEASE K A, et al. BAK1, an *Arabidopsis* LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling[J]. *Cell*, 2002, 110(2): 213-222.
- [18] SHIU S H, BLEECKER A B. Plant receptor-like kinase gene family: Diversity, function, and signaling[J]. *Sci STKE*, 2001, 113: 1-13.
- [19] SHE J, HAN Z F, KIM T W, et al. Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1[J]. *Nature*, 2011, 474(7352): 472-476.
- [20] WANG X L, CHORY J. Brassinosteroids regulate dissociation of BK1, a negative regulator of BRI1 signaling, from the plasma membrane[J]. *Science*, 2006, 313(5790): 1118-1122.
- [21] JAILLAIS Y, BELKHADIR Y, BALSEMÃO-PIRES E, et al. Extracellular leucine-rich repeats as a platform for receptor/coreceptor complex formation[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(20): 8503-8507.
- [22] JAILLAIS Y, HOTHORN M, BELKHADIR Y, et al. Tyrosine phosphorylation controls brassinosteroid receptor activation by triggering membrane release of its kinase inhibitor[J]. *Genes Dev*, 2011, 25(3): 232-237.
- [23] TANG W Q, KIM T W, OSES-PRIETO J A, et al. BSKs mediate signal transduction from the receptor kinase BRI1 in *Arabidopsis*[J]. *Science*, 2008, 321(5888): 557-560.
- [24] KIM T W, GUAN S H, BURLINGAME A L, et al. The CDG1 kinase mediates brassinosteroid signal transduction from BRI1 receptor kinase to BSU1 phosphatase and GSK3-like kinase BIN2[J]. *Mol Cell*, 2011, 43(4): 561-571.
- [25] PENG P, ZHAO J, ZHU Y Y, et al. A direct docking mechanism for a plant GSK3-like kinase to phosphorylate its substrates[J]. *J Biol Chem*, 2010, 285(32): 24646-24653.
- [26] SREERAMULU S, MOSTIZKY Y, SUNITHA S, et al. BSKs are partially redundant positive regulators of brassinosteroid signaling in *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, 2013, 74(6): 905-919.
- [27] PENG P, YAN Z Y, ZHU Y Y, et al. Regulation of the *Arabidopsis* GSK3-like kinase BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE 2 through proteasome-mediated protein degradation[J]. *Mol Plant*, 2008, 1(2): 338-346.
- [28] RYU H, KIM K, CHO H, et al. Predominant actions of cytosolic BSU1 and nuclear BIN2 regulate subcellular localization of BES1 in brassinosteroid signaling[J]. *Mol Cells*, 2010, 29(3): 291-296.
- [29] GAMPALA S S, KIM T W, HE J X, et al. An essential role for 14-3-3 proteins in brassinosteroid signal transduction in *Arabidopsis*[J]. *Dev Cell*, 2007, 13(2): 177-189.
- [30] RYU H, KIM K, CHO H, et al. Nucleocytoplasmic shuttling of BZR1 mediated by phosphorylation is essential in *Arabidopsis* brassinosteroid signaling[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(9): 2749-2762.
- [31] VERT G, CHORY J. Downstream nuclear events in brassinosteroid signaling[J]. *Nature*, 2006, 441(7089): 96-100.
- [32] GENDRON J M, WANG Z Y. Multiple mechanisms modulate brassinosteroid signaling[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(5): 436-441.
- [33] 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.
- [34] 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.
- [35] 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.
- [36] YIN Y H, VAFAEADOS 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.
- [37] 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.
- [38] LI J M, JIN H. Regulation of brassinosteroid signaling[J]. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(1): 37-41.
- [39] RYU H, CHO H, KIM K, et al. Phosphorylation dependent nucleocytoplasmic shuttling of BES1 is a key regulatory event in brassinosteroid signaling[J]. *Mol Cells*, 2010, 29(3): 283-290.
- [40] NAKASHITA H, YASUDA M, NITTA T, et al. Brassinosteroid functions in a broad range of disease resistance in tobacco and rice[J]. *Plant J*, 2003, 33(5): 887-898.
- [41] KHRIPACH V, ZHABINSKII V, DE GROOT A. Twenty years of brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century[J]. *Annals of botany*, 2000, 86(3): 441-447.
- [42] KEMMERLING B, SCHWEDT A, RODRIGUEZ P, et al. The BRI1-associated kinase 1, BAK1, has a brassinolide-independent role in plant cell-death control[J]. *Curr Biol*, 2007, 17(13): 1116-1122.
- [43] MARCOS R, IZQUIERDO Y, VELLOSILO T, et al. 9-Lipoxygenase-derived oxylipins activate brassinosteroid signaling to promote cell wall-based defense and limit pathogen infection[J]. *Plant physiology*, 2015, 169(3): 992-2015.
- [44] CHAPARRO-GARCIA A, WILKINSON R C, GIMENEZ-IBANEZ S, et al. The receptor-like kinase SERK3/BAK1 is required for basal resistance against the late blight pathogen phytophthora infestans in *Nicotiana benthamiana*[J]. *PLoS One*, 2011, 6(1): 1-10.
- [45] HEESE A, HANN D R, GIMENEZ-IBANEZ S, et al. The receptor-like kinase SERK3/BAK1 is a central regulator of innate immunity in plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(29): 12217-12222.
- [46] 陈丽霞, 李英慧, 郑服丛, 等. 油菜素内酯(BR)对大豆疫霉根腐病抗性的影响[J]. *大豆科学*, 2007, 26(5): 713-717.
- [47] 刘庆. 24-表油菜素内酯诱导葡萄抵抗霜霉病和灰霉病的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [48] LEE J, BRICKER T M, LEFEVRE M, et al. Proteomic and genetic approaches to identifying defence-related proteins in rice challenged with the fungal pathogen *Rhizoctonia solani*[J]. *Mol Plant Pathol*, 2006, 7(5): 405-416.
- [49] ALBRECHT C, BOUTROT F, SEGONZAC C, et al. Brassinosteroids inhibit pathogen-associated molecular pattern-triggered immune signaling independent of the receptor kinase BAK1[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(1): 303-308.
- [50] BELKHADIR Y, JAILLAIS Y, EPPLER P, et al. Brassinosteroids modulate the efficiency of plant immune responses to microbe-associated molecular patterns[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(1): 297-302.
- [51] DE VLEESCHAUWER D, VAN BUYTEN E, SATOH K, et al. Brassinosteroids antagonize gibberellin- and salicylate-mediated root immunity in rice[J]. *Plant Physiol*, 2012, 158(4): 1833-1846.
- [52] NAHAR K, KYNDT T, HAUSE B, et al. Brassinosteroids suppress rice defense against root-knot nematodes through antagonism with the jasmonate pathway[J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2013, 26(1): 106-115.
- [53] MALINOVSKY F G, BATOUX M, SCHWESSINGER B, et al. Antagonistic regulation of growth and immunity by the *Arabidopsis* basic helix-loop-helix transcription factor homolog of brassinosteroid enhanced expression2 interacting with increased leaf inclination1 binding bHLHI[J]. *Plant Physiol*, 2014, 164(3): 1443-1455.
- [54] HALTER T, IMKAMPE J, MAZZOTTA S, et al. The leucine-rich repeat receptor kinase BIR2 is a negative regulator of BAK1 in plant immunity[J]. *Curr Biol*, 2014, 24(2): 134-143.

- [14] KUIPER D, SCHUIT J, KUIPER P J C. Actual cytokinin concentration in plant tissue as an indicator for salt resistance in cereals [J]. *Plant soil*, 1990, 123(2): 243–250.
- [15] STOREY R, WALKER R R. Citrus and salinity [J]. *Scientia horticulturae*, 1998, 78(1/2/3/4): 39–81.
- [16] JIANG C F, BELFIELD E J, MITHANI A et al. ROS-mediated vascular homeostatic control of root-to-shoot soil Na delivery in *Arabidopsis* [J]. *EMBO J*, 2012, 31: 4359–4370.
- [17] 樊艳彩, 孙海生, 李民, 等. 葡萄砧木新品种‘抗砧3号’ [J]. *园艺学报*, 2011, 38(6): 1207–1208.
- [18] 郭艳超, 王文成, 周汉良, 等. 盐胁迫对甜菜叶、根主要生理指标的影响 [J]. *中国糖料*, 2011(3): 20–22.
- [19] 孟凡娟, 庞洪影, 王建中, 等. NaCl 和 Na₂SO₄ 胁迫下两种刺槐叶肉细胞叶绿体超微结构 [J]. *生态学报*, 2011, 31(3): 734–741.
- [20] 田晨霞, 张咏梅, 王凯, 等. 紫花苜蓿组织解剖结构对 NaHCO₃ 盐碱胁迫的响应 [J]. *草业学报*, 2014, 23(5): 133–142.
- [21] 侯江海, 高启明, 克热木·伊力. NaCl 胁迫对两种扁桃幼苗根系 K⁺、Na⁺、Cl⁻ 含量和超微结构的影响 [J]. *北方园艺*, 2014(23): 1–5.
- [22] 江淑琼, 周守标, 刘坤, 等. 盐胁迫对石蒜叶片形态结构和生理指标的影响 [J]. *生物学杂志*, 2010, 27(5): 26–30.
- [23] KONONOWICZA K, HASEGAWA P M, BRESSAN R A. Cell cycle duration in tobacco cells adapted to NaCl [J]. *Environmental and experimental botany*, 1992, 32(1): 1–9.
- [24] 葛江丽, 石雷, 谷卫彬, 等. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统II功能调节 [J]. *作物学报*, 2007, 33(8): 1272–1278.
- [25] 王丹, 万春阳, 侯俊玲, 等. 盐胁迫对甘草叶片光合色素含量和光合生理特性的影响 [J]. *热带作物学报*, 2014, 35(5): 957–961.
- [26] 秦景, 董雯怡, 贺康宁, 等. 盐胁迫对沙棘幼苗生长与光合生理特征的影响 [J]. *生态环境学报*, 2009, 18(3): 1031–1036.
- [27] 韩志平, 张海霞, 刘渊, 等. NaCl 胁迫对不同品种黄瓜种子萌发特性的影响 [J]. *北方园艺*, 2014(1): 1–5.
- [28] 梅杨, 李海蓝, 罗红艺. 谈光合电子传递和光合磷酸化 [J]. *高等函授学报(自然科学版)*, 2007, 21(3): 45–48.
- [29] EVERARD J D, GUCCI R, KANN S C, et al. Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various level of root zone salinity [J]. *Plant Physiol*, 1994, 106: 281–292.
- [30] 朱新广, 张其德, 匡廷云. NaCl 胁迫对 PSII 光能利用和耗散的影响 [J]. *生物物理学报*, 1999, 15(4): 787–791.
- [31] NEALE P J, MELIS A. Salinity-stress enhances photoinhibition of photosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. *Plant Physiol*, 1989, 134: 619–622.
- [32] 王丽燕. NaCl 胁迫对植物光合作用的影响 [J]. *德州学院学报*, 2005, 21(4): 12–14.
- [33] 陈俊. 碱地肤幼苗抗氧化酶系统对盐碱混合胁迫的生理响应特点 [D]. 长春: 东北师范大学, 2006: 4–10.
- [34] SREENIVASULU N, RAMANJULU S, RAMACHANDRA-KINI K, et al. Total peroxidase activity and peroxidase isoforms as modified by salt stress in two cultivars of fox-tail millet with differential salt tolerance [J]. *Plant Sci*, 1999, 141(1): 1–9.
- [35] TANG W, NEWTON R J. Polyamines reduce salt-induced oxidative damage by increasing the activities of antioxidant enzymes and decreasing lipid peroxidation in Virginia pine [J]. *Plant Growth Regul*, 2005, 46(1): 31–43.
- [36] KOHLER J, HERNÁNDEZ J A, CARAVACA F, et al. Induction of antioxidant enzymes is involved in the greater effectiveness of a PGRR versus AM fungi with respect to increasing the tolerance of lettuce to severe salt stress [J]. *Environmental and experimental botany*, 2009, 65(2/3): 245–252.
- [37] 田晓艳, 刘廷吉, 张蕾, 等. 盐胁迫对景天三七保护酶系统、MDA、Pro 及可溶性糖的影响 [J]. *草原与草坪*, 2009(6): 11–14.
- [38] 孙璐, 周宇飞, 李丰先, 等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 2012, 45(16): 3265–3272.
- [39] 陈沁, 刘友良. H₂O₂ 和 ·OH 及其清除剂对麦叶片液泡膜微囊质子转运活性的影响 [J]. *植物生理学报*, 1999, 25(3): 281–286.
- [40] 孙孟超, 尹颢鹏, 马晓蕾, 等. 盐胁迫对欧李幼苗生理响应及离子含量的影响 [J]. *经济林研究*, 2012, 30(2): 33–37.
- [41] 高红明, 吴晓霞, 张彪, 等. Na₂CO₃ 胁迫下星星草幼苗活性氧及保护酶活性的变化 [J]. *植物研究*, 2006, 26(3): 308–312.
- [42] 李源, 刘贵波, 高洪文, 等. NaCl 胁迫对不同苜蓿种质苗期生长特性的影响 [J]. *华北农学报*, 2010, 25(S1): 109–116.
- [43] 阮成江, 谢庆良. 盐胁迫下沙棘的渗透调节效应 [J]. *植物资源与环境学报*, 2002, 11(2): 45–47.
- [44] EL-SAMAD H M A, SHADDAD M A K. Salt tolerance of soybean cultivars [J]. *Biologia plantarum*, 1997, 39(2): 263–269.
- [45] WHITE P J, TESTER M A. Potassium channels from the plasma membrane of rye roots characterized following incorporation into planar lipid bilayers [J]. *Planta*, 1992, 186(2): 188–202.
- [46] WANG P, GUO Q, WANG Q, et al. PtAKT1 maintains selective absorption capacity for K⁺ over Na⁺ in halophyte *Puccinellia tenuiflora* under salt stress [J]. *Acta physiologicae plantarum*, 2015, 37(5): 100–110.
- [47] 李平华, 张慧, 王宝山. 盐胁迫下植物细胞离子稳态重建机制 [J]. *西北植物学报*, 2003, 23(10): 1810–1817.
- [48] 陈菊培. 盐胁迫下植物细胞吸收 Na⁺ 的可能途径 [J]. *海南大学学报(自然科学版)*, 2005, 23(4): 383–389.
- [49] MAATHUIS F J M, AMTMANN A K. K⁺ nutrition and Na⁺ toxicity: The basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios [J]. *Annals of botany*, 1999, 84(2): 123–133.
- [50] MUNN R, JAMES R A, LÄUEHLI A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals [J]. *Journal of experimental botany*, 2006, 57(5): 1025–1043.

(上接第 29 页)

- [55] KORNER C J, KLAUSER D, NIEHL A, et al. The immunity regulator BAK1 contributes to resistance against diverse RNA viruses [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2013, 26(11): 1271–1280.
- [56] 陶媛. 表油菜素内酯提高西葫芦病毒病抗性的生理机制研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2005.
- [57] DENG X G, ZHU T, PENG X J, et al. Role of brassinosteroid signaling in modulating *Tobacco mosaic virus* resistance in *Nicotiana benthamiana* [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 20579.
- [58] XIA X J, WANG Y J, ZHOU Y H, et al. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150(2): 801–814.
- [59] LIU X T, CAO X Q, SHI S C, et al. Comparative RNA-Seq analysis reveals a critical role for brassinosteroids in rose (*Rosa hybrida*) petal defense against *Botrytis cinerea* infection [J]. *BMC Genet*, 2018, 19(1): 62.
- [60] 李艳楠. 油菜素内酯处理对番茄根结线虫的防治效果研究 [D]. 洛阳: 河南科技大学, 2012.
- [61] 张丹丹. 油菜素内酯提高黄瓜对根结线虫抗性的机制研究及田间效应 [D]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [62] SONG L X, XU X C, WANG F N, et al. Brassinosteroids act as a positive regulator for resistance against root-knot nematode involving RESPIRATORY BURST OXIDASE HOMOLOG-dependent activation of MAPKs in tomato [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(5): 1113–1125.
- [63] YANG D H, HETTENHAUSEN C, BALDWIN I T, et al. BAK1 regulates the accumulation of jasmonic acid and the levels of trypsin proteinase inhibitors in *Nicotiana attenuata*'s responses to herbivory [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(2): 641–652.
- [64] PRINCE D C, DRUREY C, ZIPFEL C, et al. The leucine-rich repeat receptor-like kinase BRASSINOSTEROID INSENSITIVE1-ASSOCIATED KINASE1 and the cytochrome P450 PHYTOALEXIN DEFICIENT3 contribute to innate immunity to aphids in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2014, 164(4): 2207–2219.