

BRs 在植物响应非生物胁迫中的作用

李文姣^{1, 2} 张忠峰³ 刘青⁴ 孙洁^{1, 2} 杨利^{1, 2} 王兴军^{1, 2} 赵术珍^{1, 2}

(1. 山东师范大学生命科学学院 / 山东省逆境植物重点实验室, 济南 250014; 2. 山东省农业科学院农作物种质资源研究所 / 山东省作物遗传改良与生态生理重点实验室, 济南 250100; 3. 山东农业工程学院, 济南 250100; 4. 山东省利津县北宋镇人民政府, 利津 257439)

摘要: 油菜素甾体 (brassinosteroids, BRs) 是植物界普遍存在的一类多羟基化的植物甾体激素, 不仅调节植物的生长发育过程, 还参与植物对生物和非生物胁迫的响应。概述了 BRs 的生物合成途径以及信号转导途径, 重点阐述了 BRs 参与非生物胁迫应答的分子机制, 展望了 BRs 未来的研究方向, 为深入理解 BRs 介导的非生物胁迫调控网络、提高作物抵抗非生物胁迫的能力提供理论依据。

关键词: 油菜素甾体; 信号转导; 非生物胁迫

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-0448

Role of BRs in Plant Response to Abiotic Stress

LI Wen-jiao^{1, 2} ZHANG Zhong-feng³ LIU Qing⁴ SUN Jie^{1, 2} YANG Li^{1, 2} WANG Xing-jun^{1, 2}
ZHAO Shu-zhen^{1, 2}

(1. Life Science College, Shandong Normal University/Shandong Provincial Key Laboratory of Plant Stress, Jinan 250014; 2. Research Institute of Crop Germplasm Resources, Shandong Academy of Agricultural Sciences/Shandong Key Laboratory of Crop Genetics and Breeding and Ecological Physiology, Jinan 250100; 3. Shandong Agriculture and Engineering University, Jinan 250100; 4. Beisong Town People's Government, Lijin County, Shandong Province, Lijin 257439)

Abstract: BRs (brassinosteroids) are polyhydroxylated phytosteroid that are common in the plant kingdom, and they not only regulate plant growth and development, but also play important roles in biotic and abiotic stress responses. Here the biosynthesis and signal transduction pathways of BRs are summarized, focusing on the molecular mechanism of BRs in plant response to abiotic stress response. And the future research direction of BRs is prospected. It provides theoretical basis for further understanding BR-mediated regulatory network of abiotic stresses and improving stress resistance of crops to abiotic stresses.

Key words: brassinosteroid; signal transduction; abiotic stress

植物在生长发育过程中会受到各种生物和非生物胁迫, 通过多种信号分子 (如植物激素) 以及它们的信号级联反应对胁迫进行响应, 调整其生长和发育状态。研究表明, 油菜素甾体 (brassinosteroids, BRs) 不仅在种子萌发、根冠生长、开花, 以及果实发育等过程中起着重要的调控作用, 还参与了植物对干旱、高盐、高温、低温和重金属等非生物胁迫

的应答。本文重点阐述了 BRs 参与非生物胁迫应答的分子机制, 并对 BRs 今后的研究方向进行了展望, 为深入理解 BRs 介导的非生物胁迫调控网络、提高作物抵抗非生物胁迫的能力提供参考。

1 BRs 的生物合成

1970 年, 油菜素首先在油菜 (*Brassica napus* L.) 花粉中被分离^[1], 之后发现它能够促进大豆和其他

收稿日期: 2021-04-06

基金项目: 山东省逆境植物重点实验室开放基金, 山东省农业科学院农业科技创新工程 (CXGC2018E13), 国家自然科学基金国际 (地区) 合作与交流项目 (31861143009), 山东省泰山学者工程 (TS20190964)

作者简介: 李文姣, 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物生理学; E-mail: 1692755176@qq.com

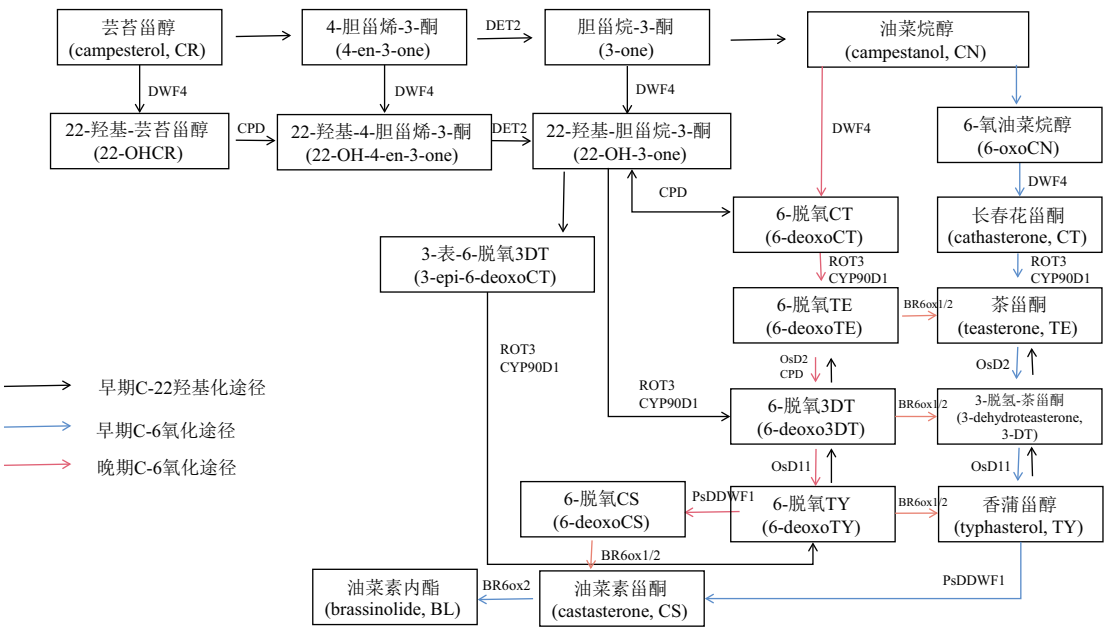
通讯作者: 赵术珍, 女, 博士, 研究员, 研究方向: 作物遗传育种; E-mail: zhaoshuzhen51@126.com

植物的生长^[2]。1979 年，Grove 等^[3] 鉴定了其分子结构，确定其结构属于甾醇类化合物，并将其命名为油菜素内酯（brassinolide，BL），成为第六大类植物激素。BRs 主要是指具有生物活性的 BRs 的生物合成中间体和分解代谢产物，如 BL 和油菜素甾酮（castasterone，CS）。其中 BL 由一种称为环萜醇的甾醇前体经过甲基化、还原和去饱和等一系列的化学反应，形成 BRs 特有的前体芸苔甾醇（campesterol，CR）^[4]。CR 首先转化为油菜烷醇（campestanol，CN）^[5]，然后通过 2 条平行的途径转化为 BL。这两条途径分别称为早期和晚期 C-6 氧化途径（图 1）。在早期 C-6 途径中，CN 转化为 6- 氧油菜烷醇（6-oxoCN），然后，羟化形成长春花甾酮（cathasterone，CT），再转化为茶甾酮（teasterone，TE），进一步形成香蒲甾醇（typhasterol，TY），随后被氧化为 CS^[6]。晚期的 C-6 途径中，CN 首先在 C-22 处羟基

化形成 6- 脱氧 CT（6-deoxoCT），然后转化为早期 C-6 氧化途径中以 C-6 脱氧形式存在的相应中间体，最后经过 C-6 氧化作用形成 CS 和 BL。而在早期的 C-22 途径与 CR 到 CN 同时发生，又被称为 CN 独立途径。DWF4（DWARF4）是催化 C-22 位羟化作用的关键酶，CR 到 CN 的许多中间产物可在 C-22 位羟化形成相应的 C-22 羟基形式，该步骤受 DWF4 催化，也是 BR 生物合成的限速步骤。其产物再通过一系列的反应进入晚期 C-6 氧化途径，最终形成 CS 和 BL^[7]。

2 BRs 的信号转导途径

BRI1（brassinosteroid insensitive 1）是一个富含亮氨酸重复序列的类受体蛋白激酶（leucine-rich repeat receptor-like protein kinase，LRR-RLKs），也是 BRs 信号转导的受体，可以在细胞外感知 BRs 信号^[8]。当植物体内缺乏 BRs 时，BKI1（BR-signaling kinase 1）结合并抑制 BRI1 的功能，同时，BRs 信号通



BRs 特有的前体芸苔甾醇 (CR) 可经过多条途径转化形成具有生物活性的 CS 和 BL^[6]。这些途径主要包括 C-6 位的早期 C-6 氧化途径、晚期 C-6 氧化途径以及 C-22 位的早期 C-22 羟化途径，其中，DWF4 是 C-22 位羟化酶，CPD 是 C-3 位氧化酶，DET2 是一种还原酶，ROT3 与 CYP90D1 是 C-23 位羟化酶，PsDDWF1 是 C-2 位羟化酶，BR6ox1 和 BR6ox2 是拟南芥中的 C-6 位氧化酶，OsD2 和 OsD11 分别是 C-3 位脱氢酶和 C-3 位羟化酶

During BR biosynthesis, a unique precursor molecule known as brassinosterol (CR), which can be converted into the bioactive form of CS and BL via several pathways^[6]. These pathways consist of the early C-6 oxidation pathway, the late C-6 oxidation pathway at C-6, as well as the early C-22 hydroxylation pathway at C-22. Amidst these pathways, DWF4 and CPD were identified as C-22 hydroxylase and C-3 oxidase respectively in *Arabidopsis thaliana* followed by ROT3 and CYP90D1 as C-23 hydroxylases, PsDDWF1 as C-2 hydroxylase, BR6ox1 and BR6ox2 as C-6 oxidases, and DET2 as the reductase. In addition, OsD2 and OsD11 were identified as the C-3 dehydrogenase and C-3 hydroxylase respectively

图 1 BRs 的生物合成途径模式图

Fig. 1 Biosynthetic pathway pattern of BRs^[6-7]

路关键负调控因子 BIN2 (brassinosteroid-insensitive 2) 磷酸化 BZR1 (brassinazole resistant 1)/BES1 (BRI1-emssuppressor 1) 蛋白并使其失活, 促进其与 14-3-3 蛋白的结合, 并导致其在细胞质滞留和降解^[9]。而当植物体内存在 BRs 时, BRs 结合并激活 BRI1, 触发 BRI1-BAK1 (brassinosteroid insensitive 1-associate-dreceptor kinase 1, 也称为 SERK3 (somatic embryogeneptor kinase 3)) 异二聚体的形成, 进而增强了 BRI1 的活性。激活的 BRI1 与 BRs 信号抑制因子 BKI1 分离, 并通过一系列磷酸化反应将 BRs 信号传至 BSK1 (BR-signaling kinase 1) 和 CDG1 (constitutive differential growth 1), BSK1 激活磷酸酶 BSU1 (BRI1-suppressor 1), 从而磷酸化 BIN2 并使其失活, 最终促进植物特异性转录因子 BZR1 和 BES1 的活性和稳定性, 直接控制 BRs 下游基因的转录^[10], 从而调节植物的生长发育过程以及逆境胁迫的应答。

3 BRs 在非生物胁迫应答中的作用机制

BRs 广泛存在于植物体内, 不但参与种子萌发、开花、根冠生长、以及果实发育等生物学过程, 还可以通过提高植物的光合能力进而提高作物的产量和品质, 在农业生产上有广泛的应用^[11]。然而, 近年来, BRs 参与逆境胁迫 (特别是非生物胁迫的应答反应) 及其机理 (图 2) 研究成为研究 BRs 的热点领域^[12]。

3.1 BRs 调控盐胁迫应答机制

盐胁迫是最常见的非生物胁迫之一, 影响植物的种子萌发及生长发育全过程, 是限制世界各国农作物产量的重要因素。全球 20% 以上的耕地受到盐胁迫的影响, 土壤盐分首先引起渗透胁迫, 抑制植物幼苗的生长, 然后产生离子毒害, 从而加速叶片衰老^[13]。在盐胁迫条件下, 植物通过调节自身的生理生化状态以及相关基因的表达来维持自身的正常生长。BRs 信号可以通过调节气孔密度和气孔导度来调控高盐条件下的失水。丝裂原活化蛋白激酶 (mitogen activated protein kinase, MAPK) 信号通路在气孔发育中起着关键作用。当 BRs 水平较低时, BIN2 磷酸化 YDA (MAPKKK) 并使其失活, 进而启动气孔发育; 当 BRs 水平较高时, BRs 信号通过

BRI1、BSK1 和 BSU1 使 BIN2 失活, 抑制 MAP 激酶途径的激活和气孔的发育^[14]。BRs 共受体 BAK1 可以与 OST1 (OPEN STOMATA1) 相互作用正向调节 ABA 诱导的气孔关闭; 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 信号分子 ABI1 可以与 BAK1 相互作用并抑制 BAK1 和 OST1 的相互作用, 最终抑制气孔关闭^[15]。研究表明, BRs 可以通过调节乙烯生物合成来提高植物耐盐性。在盐胁迫条件下, BRs 预处理通过增强乙烯合成酶的活性来诱导乙烯的产生, 从而提高植物的耐盐性; 阻断乙烯合成会抑制 BRs 诱导的抗氧化酶活性, 从而降低植物的耐盐性^[16-17]。拟南芥 *DET2* 编码一种 BRs 生物合成酶, 催化 C-22 途径中的还原反应, *det2-1* 突变体在种子萌发和生长早期均对盐胁迫敏感, 外源添加 10 nmol/L EBR 可部分缓解其盐胁迫伤害, 这说明合适的 BRs 含量能够提高拟南芥的耐盐性^[18]。BRs 信号调节耐盐性的作用可能是由 BRI1 介导的, 拟南芥泛素结合酶 UBC32 通过影响 BRI1 的积累参与了 BRs 介导的盐胁迫反应。拟南芥 *bri1-9* 突变体对盐胁迫敏感, 而 *bri1-9UBC32* 双突变体部分缓解了 *bri1-9* 对盐胁迫的敏感性, *UBC32* 突变体的耐盐能力提高可能是由于 BRI1 蛋白的积累增强了 BRs 信号^[19]。BIN2 可以通过抑制 SOS2 激酶活性, 进一步抑制盐胁迫反应^[20], BZR1 正向调控番茄的耐盐性, 并上调多种胁迫相关基因的表达^[21]。另外, 在盐胁迫下, 拟南芥植株通过 BZR1 在细胞质中的脱酰胺化, 促进 BZR1 靶向 SUMO 蛋白酶 ULP1a 的积累, 从而抑制植物的生长。而 BRs 处理使 ULP1a 降解, 使 SUMO 化 BZR1 积累并促进植物生长^[22]。以上研究表明, BRs 通过 BRI1、BIN2、BZR1 不仅与其他激素信号 (如乙烯) 协同作用调控植物的耐盐性, 而且通过泛素化途径调控逆境胁迫相关蛋白水平对盐胁迫作出响应。但是, 目前 BR 调控植物对盐胁迫的响应通路并未完全解析, 哪个因子起决定性作用仍不清楚。

3.2 BRs 调控干旱胁迫应答机制

水分在植物的生长发育过程中至关重要, 干旱胁迫严重威胁农作物的产量和品质^[23]。Wang 等^[24]研究揭示, BRs 在植物抗旱性中的作用主要是与 ABA 信号的互作。BIN2 是 BRs 信号通路关键负调控

Fig. 2 Response of BRs to abiotic stress

于许多植物来说,温度的轻微变化就能引起其生长发育的变化。在植物生长允许范围内,温度升高导致的幼苗下胚轴和叶柄伸长、叶柄发育不良、开花成熟加速,统称为热形态发生^[30]。而超过植物生长允许范围的温度会导致冷胁迫或热胁迫,从而引发应激反应。近期研究表明,BRs的生物合成和信号传导受到温度的影响,并参与热形态发生和对温度变化的适应。

低温胁迫是影响植物生长发育的重要环境因子。一些温带植物物种,可以通过冷适应过程来提高其抗冻性^[31]。冷调节基因(cold regulated, *COR*)在植物对冷胁迫的耐受性中起着重要作用,其中许多基因编码保护细胞免受冻害的低温保护蛋白。拟南芥 *COR* 的冷诱导表达是由一种称为 C 重复(C-repeat, CRT)/脱水反应元件(dehydration responsive element, DRE)的 DNA 调控元件介导的,CRT/DRE 结合因子 1(C-repeat binding factor 1, CBF1)是调节冷适应反应的调节因子,控制 *COR* 表达水平,进而提高抗冻性^[32]。当植物暴露在低温下时,触发 CBF 转录因子家族的表达, *CBF* 在 15 min 内迅速被诱导,随后下游靶基因 *COR* 被激活,进而激活许多调控植物耐冷和抗冻性的下游基因^[33]。一些转录因子在冷应激下正或负调节 *CBF* 的表达。ICE1(inducer of CBF expression 1)是 *CBF3* 的正调控因子,在冷适应中起关键作用。研究表明,BRs 信号参与了植物的抗寒性。冷应激对 BIN2 介导的转录因子 ICE1、BZR1 和 CESTAs 有抑制作用,BIN2 的激酶活性在冷处理的早期(1 h 内)受到抑制,随后恢复,使 *CBF* 基因在冷应激反应的早期阶段被诱导,而在冷胁迫反应期间 BIN2 促进了 ICE1 的降解,ICE1 的功能缺失突变部分抑制了冷诱导的 CBFs 表达,从而提高了抗寒性^[34]。另外,BZR1 可以通过 *CBF* 依赖和非 *CBF* 依赖途径正向调节植物的抗寒性^[35]。BZR1 作用于 *CBF1* 和 *CBF2* 的上游,直接调节它们的表达;BZR1 还调节与 *CBF* 不耦合的其他 *COR* 基因(如 *WKRY6*、*PYL6*、*SOC1*、*JMT* 和 *SAG21*),以调节植物对冷胁迫的反应^[35]。NBR1 是一种选择性自噬受体,在阻止冷诱导蛋白聚集体的积累中起着重要作用。在番茄中的研究表明,BRs 及其信号分子 BZR1 通过诱导番茄植株自噬和 NBR1 的积累影响植

物对冷胁迫的耐受性^[36]。以上研究表明,BRs 对低温胁迫的应答主要与 CBF 相关,将来对于各个 BRs 信号分子与 CBF 的互作研究是十分必要的。

高温(高于生长允许范围)导致热胁迫,是限制植物生长、代谢和生产力的主要环境胁迫因素。热胁迫影响植物萌发、生长、发育、繁殖和产量等各个方面,导致 ROS 的过度积累,以及脂质、蛋白质和 DNA 的氧化损伤^[37]。近年来,人们尝试用不同的方法在植物中诱导耐热性,如诱导热休克蛋白(HSPs)的表达,对热胁迫的预处理和外源性渗透保护剂或植物生长调节化合物的应用^[38]。研究表明,外源施用 BRs 可以通过促进光合作用、保持膜完整性和保持适当的氧化还原状态来增强耐热性^[39]。BRI1 是 BRs 信号的受体,长期的热胁迫下,植物会通过降低 BRI1 的水平来影响根系生长, *bri1-301* 是一种对温度敏感的错误折叠蛋白,温度升高会降低 *bri1-301* 的蛋白质稳定性和生化活性^[40]。与野生型及其他 BRs 突变体相比, *bes1* 突变体对热胁迫最敏感,而且 ABA 含量更高,而施加 EBR 可以减轻 *bes1* 突变体的热胁迫伤害^[41]。另外,温度升高导致 PIF4 的转录增加,使 BES1 与 PIF4 结合,PIF4-BES1 复合物在 BES1 二聚体蛋白上占主导地位。大量的 BES1-PIF4 复合物激活参与热形态发生的基因^[42]。BRs 还可以通过转录因子 BZR1 在热胁迫中发挥作用,在高温下,BZR1 聚集在细胞核中,诱导促生长基因的表达。BZR1 还可与 PIF4 的启动子结合,诱导其表达,从而调节热胁迫^[43]。BES1 和 BZR1 均可与 PIF4 共同调控高温胁迫,可见 BRs 受体及其下游信号分子在调节温度胁迫的生长反应中具有明显作用,因此,解析各个 BRs 分子调控作物逆境反应的机制是今后研究的一个重要方向。

3.4 BRs 调控重金属胁迫应答机制

人类活动和工业生产导致重金属对环境的污染越来越严重。重金属对植物的影响主要涉及细胞中的分子官能团,特别是蛋白质和多核苷酸的相互作用。最终会抑制植物生长、降低光合速率、降低碳水化合物和脯氨酸含量,增加丙二醛含量,会严重影响作物的产量^[44]。研究表明,BRs 可以缓解植物在重金属胁迫下受到的伤害^[45]。碳酸酐酶(carbonic

anhydrase, CA) 的活性在很大程度上取决于二氧化碳浓度, 镉胁迫诱导的气孔关闭降低了植物胞间 CO_2 浓度 (C_i), 导致 CA 活性下降; BRs 处理通过加速 CO_2 的同化提高 CA 的活性^[46]。在镉胁迫下观察到的 28 kDa 脱氢酶含量的显著增加可能是由于脱氢酶具有中和胁迫诱导的活性氧积累的作用, 0.4 $\mu\text{mol/L}$ 24-EBL 处理镉胁迫下的小麦幼苗, 增加了 28 kD 脱氢酶的积累, 减少了植物组织中电解质的流出, 缓解了镉胁迫带来的伤害^[47]。BRs 在缓解植物镉胁迫伤害中也起作用, 添加 0.01 $\mu\text{mol/L}$ 28-高油菜素内酯 (28-homobrassinolide, HBL) 有助于小麦幼苗抵抗镉胁迫带来的伤害, 主要是增加了脯氨酸含量、提高了 NR、POX、SOD、CAT 和 CA 的活性^[48]。研究表明, 施加 BRs 可显著缓解镉胁迫诱导的根系生长抑制, 叶面喷施 EBL 可显著降低镉积累水平, 降低膜脂过氧化程度, 增加叶绿素和脯氨酸含量, 进一步提高和增强抗氧化酶活性^[49]。以上研究表明, BRs 通过调节酶活性及渗透调节物质在缓解植物重金属胁迫反应中起着重要作用, 然而其机制研究主要集中在作用效果及抗氧化方面, 其中的生理机制以及分子机制还需要进一步研究。

4 结论与展望

自 BRs 被发现以来, 在 BRs 的生物合成、信号转导、逆境胁迫应答方面取得了极大的进展。BRs 的生物合成和信号转导因子, 特别是调控因子 BIN2 和 BES1/BZR1 是应对胁迫的关键调节因子。另外, 外源施用 BRs 也可以缓解植物遭受的多种胁迫。但是在 BRs 的研究方面仍存在许多问题有待解决, 如应激期间 BRs 信号主要功能的研究还不够全面, 需要应用多种方法识别新的 BRs 成员; 外源施加 BRs 可以提高作物产量, 缓解多种胁迫, 但不同作物、不同胁迫适用的 BRs 浓度有所不同, 需要进一步摸索合适的浓度, 合理利用激素调控植物生长发育过程; BRs 信号通路不是单独作用于植物的, BRs 如何与 ABA 等其他途径相互作用影响植物的生长发育以及调控植物响应逆境胁迫过程还需要进一步研究; 另外, 关于 BRs 的研究主要是以拟南芥为模型, 其他植物中的机制是否与拟南芥一致仍有待进一步探究。

参考文献

- [1] Mitchell JW, Mandava N, Worley JF, et al. Brassins—a new family of plant hormones from rape pollen [J]. *Nature*, 1970, 225 (5237): 1065-1066.
- [2] Mitchell JW, Gregory LE. Enhancement of overall plant growth, a new response to brassins [J]. *Nat New Biol*, 1972, 239 (95): 253-254.
- [3] Grove MD, Spencer GF, Rohwedder WK, et al. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen [J]. *Nature*, 1979, 281 (5728): 216-217.
- [4] Clouse SD. Brassinosteroids. Plant counterparts to animal steroid hormones? [J]. *Vitam Horm*, 2002, 65: 195-223.
- [5] Asami T, Yoshida S. Brassinosteroid biosynthesis inhibitors [J]. *Trends Plant Sci*, 1999, 4 (9): 348-353.
- [6] 任鸿雁, 王莉, 马青秀, 等. 油菜素内酯生物合成途径的研究进展 [J]. *植物学报*, 2015, 50 (6): 768-778.
Ren HY, Wang L, Ma QX, et al. Progress in biosynthetic pathways of brassinosteroids [J]. *Chin Bull Bot*, 2015, 50 (6): 768-778.
- [7] Zhao B, Li J. Regulation of brassinosteroid biosynthesis and inactivation [J]. *J Integr Plant Biol*, 2012, 54 (10): 746-759.
- [8] Li JM, Chory J. A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction [J]. *Cell*, 1997, 90 (5): 929-938.
- [9] Peng P, Yan Z, Zhu 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.
- [10] Wang ZY, 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.
- [11] 肖瑞雪, 郭丽丽, 贾琦石, 等. 油菜素内酯调控植物生长发育及产量品质研究进展 [J]. *江苏农业科学*, 2019, 47 (10): 16-21.
Xiao RX, Guo LL, Jia QS, et al. Research progress on regulation of plant growth, yield and quality by brassinolide [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2019, 47 (10): 16-21.
- [12] Nolan TM, Vukašinović N, Liu D, et al. Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses [J]. *Plant Cell*, 2020, 32 (2): 295-318.

- [13] 齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展 [J]. 分子植物育种, 2020, 18 (8): 2741-2746.
- Qi Q, Ma SR, Xu WD. Advances in the effects of salt stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance [J]. Mol Plant Breed, 2020, 18 (8): 2741-2746.
- [14] Kim TW, Michniewicz M, Bergmann DC, et al. Brassinosteroid regulates stomatal development by GSK₃-mediated inhibition of a MAPK pathway [J]. Nature, 2012, 482 (7385): 419-422.
- [15] Shang Y, Dai C, Lee MM, et al. BRI1-associated receptor kinase 1 regulates guard cell ABA signaling mediated by open stomata 1 in *Arabidopsis* [J]. Mol Plant, 2016, 9 (3): 447-460.
- [16] Tao JJ, Chen HW, Ma B, et al. The role of ethylene in plants under salinity stress [J]. Front Plant Sci, 2015, 6: 1059.
- [17] Sun Y, Fan XY, Cao DM, 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.
- [18] Zeng HT, Tang Q, Hua XJ. *Arabidopsis* brassinosteroid mutants det2-1 and bin2-1 display altered salt tolerance [J]. J Plant Growth Regul, 2010, 29 (1): 44-52.
- [19] Cui F, Liu LJ, Zhao QZ, et al. *Arabidopsis* ubiquitin conjugase UBC32 is an ERAD component that functions in brassinosteroid-mediated salt stress tolerance [J]. Plant Cell, 2012, 24 (1): 233-244.
- [20] Li J, Zhou H, Zhang Y, et al. The GSK₃-like kinase BIN₂ is a molecular switch between the salt stress response and growth recovery in *Arabidopsis thaliana* [J]. Dev Cell, 2020, 55 (3): 367-380. e6.
- [21] Jia C, Zhao S, Bao T, et al. Tomato BZR/BES transcription factor SlBZR1 positively regulates BR signaling and salt stress tolerance in tomato and *Arabidopsis* [J]. Plant Sci, 2021, 302: 110719.
- [22] Srivastava M, Srivastava AK, Orosa-Puente B, et al. SUMO conjugation to BZR1 enables brassinosteroid signaling to integrate environmental cues to shape plant growth [J]. Curr Biol, 2021, 31 (3): 668-669.
- [23] Zia R, Nawaz MS, Siddique MJ, et al. Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation [J]. Microbiol Res, 2021, 242: 126626.
- [24] Wang H, Tang J, Liu J, et al. Absciscic acid signaling inhibits brassinosteroid signaling through dampening the dephosphorylation of BIN₂ by ABI₁ and ABI₂ [J]. Mol Plant, 2018, 11 (2): 315-325.
- [25] Cui XY, 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.
- [26] Chen J, Nolan TM, Ye H, et al. *Arabidopsis* WRKY46, WRKY54, and WRKY70 transcription factors are involved in brassinosteroid-regulated plant growth and drought responses [J]. Plant Cell, 2017, 29 (6): 1425-1439.
- [27] Xie Z, Nolan T, Jiang H, et al. The AP2/ERF transcription factor TINY modulates brassinosteroid-regulated plant growth and drought responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2019, 31 (8): 1788-1806.
- [28] Ye H, Liu S, Tang B, et al. RD26 mediates crosstalk between drought and brassinosteroid signalling pathways [J]. Nat Commun, 2017, 8: 14573.
- [29] Jiang H, Tang B, Xie Z, et al. GSK₃-like kinase BIN₂ phosphorylates RD26 to potentiate drought signaling in *Arabidopsis* [J]. Plant J, 2019, 100 (5): 923-937.
- [30] Quint M, Delker C, Franklin KA, et al. Molecular and genetic control of plant thermomorphogenesis [J]. Nat Plants, 2016, 2: 15190.
- [31] Ramirez VE, Poppenberger B. Modes of brassinosteroid activity in cold stress tolerance [J]. Front Plant Sci, 2020, 11: 583666.
- [32] Gilmour SJ, Zarka DG, Stockinger EJ, et al. Low temperature regulation of the *Arabidopsis* CBF family of AP2 transcriptional activators as an early step in cold-induced COR gene expression [J]. Plant J, 1998, 16 (4): 433-442.
- [33] Novillo F, Alonso JM, Ecker JR, et al. CBF₂/DREB1C is a negative regulator of CBF₁/DREB1B and CBF₃/DREB1A expression and plays a central role in stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. PNAS, 2004, 101 (11): 3985-3990.
- [34] Ye K, Li H, Ding Y, et al. BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE2 negatively regulates the stability of transcription factor ICE1 in response to cold stress in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2019, 31 (11): 2682-2696.
- [35] Li H, Ye K, Shi Y, et al. BZR1 positively regulates freezing tolerance via CBF-dependent and CBF-independent pathways in *Arabidopsis* [J]. Mol Plant, 2017, 10 (4): 545-559.

- [36] Chi C, Li XM, Fang PP, et al. Brassinosteroids act as a positive regulator of NBR1-dependent selective autophagy in response to chilling stress in tomato [J] . J Exp Bot, 2020, 71 (3) : 1092-1106.
- [37] Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam MM, et al. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants [J] . Int J Mol Sci, 2013, 14 (5) : 9643-9684.
- [38] Lamaoui M, Jemo M, Datla R, et al. Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation [J] . Front Chem, 2018, 6 : 26.
- [39] Fariduddin Q, Yusuf M, Ahmad I, et al. Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses [J] . Biol Plant, 2014, 58 (1) : 9-17.
- [40] Zhang XW, Zhou LY, Qin YK, et al. A temperature-sensitive misfolded bri1-301 receptor requires its kinase activity to promote growth [J] . Plant Physiol, 2018, 178 (4) : 1704-1719.
- [41] Setsunegn A, Muñoz P, Pérez-Llorca M, et al. A defect in BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1 (bes1) -mediated brassinosteroid signaling increases photoinhibition and photo-oxidative stress during heat stress in *Arabidopsis* [J] . Plant Sci, 2020, 296 : 110470.
- [42] Martínez C, Espinosa-Ruiz A, Lucas M, et al. PIF 4-induced BR synthesis is critical to diurnal and thermomorphogenic growth [J] . EMBO J, 2018, 37 (23) : e99552.
- [43] Ibañez C, Delker C, Martinez C, et al. Brassinosteroids dominate hormonal regulation of plant thermomorphogenesis via BZR1 [J] . Curr Biol, 2018, 28 (2) : 303-310. e3.
- [44] Rajewska I, Talarek M, Bajguz A. Brassinosteroids and response of plants to heavy metals action [J] . Front Plant Sci, 2016, 7 : 629.
- [45] Betti C, Della Rovere F, Piacentini D, et al. Jasmonates, ethylene and brassinosteroids control adventitious and lateral rooting as stress avoidance responses to heavy metals and metalloids [J] . Biomolecules, 2021, 11 (1) : 77.
- [46] Hayat S, Alyemeni MN, Hasan SA. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress [J] . Saudi J Biol Sci, 2012, 19 (3) : 325-335.
- [47] Allagulova CR, Maslennikova DR, Avalbaev AM, et al. Influence of 24-epibrassinolide on growth of wheat plants and the content of dehydrins under cadmium stress [J] . Russ J Plant Physiol, 2015, 62 (4) : 465-471.
- [48] Yusuf M, Fariduddin Q, Hayat S, et al. Protective response of 28-homobrassinolide in cultivars of *Triticum aestivum* with different levels of nickel [J] . Arch Environ Contam Toxicol, 2011, 60 (1) : 68-76.
- [49] Wu C, Li F, Xu H, et al. The potential role of brassinosteroids (BRs) in alleviating antimony (Sb) stress in *Arabidopsis thaliana* [J] . Plant Physiol Biochem, 2019, 141 : 51-59.

(责任编辑 李楠)