



新中国成立70年来植物激素研究进展

黎家^{1*}, 李传友^{2*}

1. 兰州大学生命科学学院, 细胞活动与逆境适应教育部重点实验室, 730000 兰州;

2. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 100101 北京

* 联系人, E-mail: lijia@lzu.edu.cn; cyli@genetics.ac.cn

收稿日期: 2019-07-25; 接受日期: 2019-09-08; 网络版发表日期: 2019-10-11

摘要 植物激素是指植物通过自身代谢产生的, 在很低浓度下就能产生明显生理效应的一些有机信号分子, 在植物生长发育及环境响应过程中具有至关重要的作用. 中国科学家利用植物组织离体培养、以突变体为主导的分子遗传学手段及以水稻农艺性状为核心的植物激素研究策略, 在植物激素的生理功能、生物合成及代谢、信号感知及传导等方面均取得了较大的成就, 较好地推动了植物激素的理论研究及生产应用. 本文主要总结了我国科学家在生长素、细胞分裂素、油菜素甾醇、赤霉素、乙烯、脱落酸、茉莉素、水杨酸、独脚金内酯及多肽激素研究中取得的重要进展, 以此来启发并激励我国年轻一代植物学家能在植物激素研究中取得更多具有原始创新性的研究成果.

关键词 植物激素, 中国科学家, 生长素, 细胞分裂素, 油菜素甾醇, 赤霉素, 乙烯, 脱落酸, 茉莉素, 水杨酸, 独脚金内酯, 多肽激素

植物激素是指植物通过自身代谢产生的、在很低浓度下就能产生明显生理效应的一些有机信号分子. 植物激素可以在合成部位发挥功能, 或者经维管系统运输到距合成部位相对较远的组织中起作用. 目前已研究较深入的植物激素主要包括生长素(auxins)、细胞分裂素(cytokinins)、赤霉素(gibberellin, GA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯(ethylene)、油菜素甾醇(brassinosteroids, BRs)、茉莉素(jasmonate, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、独脚金内酯(strigolactones, SLs)及近年来越来越被广泛关注的多肽激素. 其他植物生长调节物质如多胺、一氧化氮、karrikins等由于其合成或感知途径尚不完全了解, 是否能将其列入植物激

素仍存在一定争议.

植物激素调控植物生长发育及环境适应的各个过程, 它们既相互独立又协同调控植物种子萌发、营养生长、生殖生长、胚胎发育、种子成熟和休眠等生长发育过程以及生长周期中对生物与非生物环境胁迫的适应. 植物激素自发现以来, 已广泛应用于农业生产等领域, 产生了巨大的社会效益. 20世纪60年代以推广半矮秆水稻及小麦品种为代表的“绿色革命”, 极大地提高了主要粮食作物的产量, 在全世界范围内有效地缓解了因人口增长过速而带来的粮食安全危机. 随着分子生物学的发展, 人们逐渐认识到, 第一次“绿色革命”中培育的半矮秆农作物与一类植物激素——赤

引用格式: 黎家, 李传友. 新中国成立70年来植物激素研究进展. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1227–1281

Li J, Li C Y. Seventy-year major research progress in plant hormones by Chinese scholars (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 1227–1281, doi: 10.1360/SSV-2019-0197

霉素密切相关。

我国植物激素研究起步较早,早在20世纪30~40年代,李继桐、罗宗洛、崔澂和罗士韦等人就已经开始了将植物激素应用于组织培养等方面的研究,并为我国培养了一大批优秀的植物组织培养及植物激素研究相关领域的科研人才。新中国成立后至20世纪80年代末,我国科学家对主要粮食及经济作物的组织培养进行了较为系统的研究,探索了植物激素尤其是生长素和细胞分裂素在植物愈伤组织诱导及体细胞胚胎发生等过程中的调控作用,许多研究成果处于国际先进水平。受当时研究技术手段及分子生物学发展的限制,对植物激素调控体细胞胚胎发生及植物生长发育的分子机理无法深入开展。自20世纪90年代以来,随着分子遗传学的发展及一大批具有海外留学经历的中青年科学家回国服务,中国已经具备一支具有国际竞争力的植物激素研究队伍,在植物激素的合成代谢、转运及信号转导等领域取得了一系列突破性的研究成果。2006年,以“植物激素与绿色革命”为主题的第286次香山科学会议上,中国植物激素研究领域相关科学家达成系列共识: (i) 把我国植物激素研究队伍合理组织起来,紧密围绕国家粮食安全和技术科学前沿两方面的需求,加强协作,联合攻关。(ii) 建立健全植物激素定量分析平台。(iii) 集中我国植物激素科研力量解决本领域两个重大科学问题: 植物激素代谢调控、信号转导及相互作用的分子基础及其生物学效应; 激素调控植(作)物生长发育及产量性状形成的分子基础。2007年,国家自然科学基金委启动了“植物激素作用的分子机理”重大研究计划项目,目标瞄准促进我国植物激素研究的跨越式发展。在该项目与其他相关项目的支持下,我国植物激素研究领域实现了跨越式发展: 发现了多条激素代谢和信号转导新途径; 揭示了包括茉莉素、独脚金内酯及多肽激素在内的多种激素受体。我国学者在多种激素及人工合成的生长调节物质,甚至除草剂的代谢和信号转导机理研究中均做出了许多重要的创新性工作,奠定了我国在植物激素研究领域的国际先进地位。2013年,第21届国际植物生长物质会议在中国上海召开; 2017年,第19届国际植物学大会在中国深圳召开; 2007年和2019年,国际拟南芥研究大会分别在中国北京及中国武汉召开。这些具有重要国际影响力的会议在中国的成功举办,从侧面体现了我国科学家在植物激素及植物学研究领域日益增

强的国际影响力。

我国科学家曾经编写过多部植物激素方面的专著,如罗士韦编著的《植物激素》(1963),李宗霆和周燮编著的《植物激素及其免疫检测技术》(1996),周燮编著的《新发现的植物激素》(2010),许智宏和薛红卫编著的《植物激素作用的分子机理》(2012)及李家洋、李传友等编著的《Hormone Metabolism and Signaling in Plants》(2017)等,但这些著作并非专门介绍我国科学家对植物激素领域的研究贡献。值此新中国成立70周年之际,本文总结过去70年我国科学家在植物激素研究领域取得的丰硕成果,致敬先贤,献礼祖国,亦激励年轻一代植物科学家做出更多能引领国际植物激素研究方向的原始创新成果。本文较为全面地总结了我国在生长素、细胞分裂素、油菜素甾醇、赤霉素、乙烯、脱落酸、茉莉素、水杨酸、独脚金内酯及多肽激素的合成代谢、信号转导及生物学效应等方面的研究成果。在查阅文献过程中,可能部分文献无法通过植物激素相关关键词检索到,或部分中文文献因各种原因无法找到原文,遗漏与不足之处望广大读者批评指正。

1 生长素

生长素是植物激素家族中最早被发现的成员,是一类包括吲哚乙酸(indole acetic acid, IAA)在内具有和吲哚乙酸相似生理作用的化合物总称。发现生长素的启发性工作是达尔文(Charles Darwin)的胚芽鞘试验。他认为胚芽鞘受到单侧光照射时,某种水溶性影响因子会从胚芽鞘的顶端传递到下面的部分,这种因子能够导致胚芽鞘的背光面和受光面生长速率的不平衡,造成了胚芽鞘的向光弯曲。这一结论随后被W. Rothert, Boysen-Jenson, Paal, H. Soding和E. Seubert进一步证实。后来, F. W. Went建立了生长素生物学定量测定方法——燕麦鞘弯曲测试法。最终, F. Kogl及其同事分离出三种高活性物质并定名为生长素,包括生长素a、生长素b以及吲哚乙酸。

我国对生长素的研究起始于1938年前后,当时在中央大学任教的罗宗洛先生开始了为期10年的微量元素与生长素的研究工作^[1]。同年,留学美国,师从F. W. Went的殷宏章先生也学成归来,任教于西南联合大学,开始了对生长素的应用研究,主要是观察不同浓度生

生长素处理对果树枝条插枝生根的影响^[1]。后来,留美归来的姜成后先生也开始了对一种人工合成的生长素类似物——2,4-D的研究,并且在1951年总结探讨了其发挥生理作用的机制^[2]。新中国成立后,对生长素的研究不断增多,主要集中于生长素在农业生产中的应用,如促进树木插枝生根、防止棉花蕾铃脱落等^[3,4]。同时对生长素在植物体内的分布和影响因素进行了探讨^[5]。另外也开始探讨生长素在一些生物学过程中的具体功能,包括对细胞壁组分、核酸代谢和细胞分裂的影响等^[6]。总之,从新中国成立到2000年,我国在生长素领域的研究主要集中在农业生产应用以及一些初步的生理学研究。随着改革开放取得初步成效,我国的科研水平不断提高,再加上2000年模式植物拟南芥全基因组测序的完成,在此后的20年中,我国在生长素领域的研究取得了一系列进展。以下从生长素的合成和代谢、极性运输、信号转导、生物学功能和与其他信号之间的相互作用等5个方面来展开讨论。

1.1 生长素的合成和代谢

IAA是天然植物生长素的主要活性成分,其生物合成包括依赖色氨酸和不依赖色氨酸两条途径。依据IAA合成的中间产物不同,依赖色氨酸的生物合成过程通常又划分成4条支路:吲哚乙醛途径、吲哚丙酮酸途径、色胺途径和吲哚乙酰胺途径。IAA的代谢主要包括以下3条途径:(i)形成生长素共轭物,如与氨基酸和多肽形成酰胺共轭物、与多糖和肌醇形成酯共轭物等,这些共轭物一般用于生长素的运输和储藏;(ii)转化形成吲哚丁酸(indolebutyric acid, IBA), IBA比IAA更稳定,而且也可以形成各种共轭物;(iii)氧化分解,IAA可以通过侧链(脱羧)或吲哚环(非脱羧)的氧化而分解,其中脱羧氧化由过氧化氢酶催化,非脱羧氧化过程较为复杂,共轭结合的IAA一般通过非脱羧氧化分解。

植物可以通过调控某种激素的合成和代谢来实现其在体内的稳态,生长素也不例外。2000年,中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋课题组^[7]通过构建和比较色氨酸(tryptophan, Trp)合成途径中各个突变体的表型以及生长素和Trp的含量,发现吲哚-3-甘油磷酸(indole-3-glycerol phosphate, IGP)可能作为一个分支点,参与到Trp不依赖的生长素合成途径。其后进一步确定了这一合成途径对拟南芥早期胚胎发育的影

响^[8]。后来的很多报道表明,一些生长素合成途径基因受到不同转录因子的调控,如FUS3, IDD14-16, OsEIL, PIF4和SPL等可以结合到一组生长素合成基因YUCCAS的启动子上并促进它们的表达^[9-14]。2018年,兰州大学黎家课题组^[14]发现一组转录因子TCPs在拟南芥避荫反应中可以直接或通过PIFs来正向调控YUCCAS基因的表达,从而促进生长素的合成。最近黎家课题组^[15]与北京大学秦跟基课题组^[16]又同时发现,在高温胁迫时该组TCPs也能够通过促进PIF4转录活性来激活YUC8等生长素合成基因的表达。中国科技大学向成斌课题组^[17]发现,ERF1可以转录激活色氨酸合成限速酶编码基因ASA1/WEI2。厦门大学陶懿课题组^[18]发现,ARR1和ARR12可以结合到TAA1的启动子区并激活其转录。另外也有研究显示,一些蛋白可以通过未知机制调节植物体内生长素的合成,如肌醇多磷酸-5磷酸酶(AT5PTase)和ADP1等^[19,20]。此外,外界环境如氮的施加或过氧化氢的处理也会影响植物体内生长素的稳态平衡^[21,22]。对于生长素的代谢,2005年,北京大学瞿礼嘉课题组^[23]发现,吲哚乙酸羧甲基转移酶IAMT1可以在体外将IAA转换为MeIAA。2008年,华中农业大学王石平课题组^[24]在水稻中发现,生长素响应基因GH3-8编码氨基IAA合成酶并催化IAA-amino的合成。2013年,南京农业大学/中国农业科学院作物科学研究所万建民课题组^[25]发现,水稻中存在一种生长素双加氧酶(dioxygenase for auxin oxidation, DAO)在体外可以将IAA转化成没有活性的OxIAA。

1.2 生长素的极性运输

高等植物中生长素可以通过两种方式进行运输,一种是长距离维管运输,另一种为需要运输载体的短程主动运输。其中后者对生长素不对称分布起关键作用,又称为生长素极性运输。生长素极性运输依赖3种运输蛋白:输入载体AUX/LAX家族蛋白、输出载体PIN家族蛋白和兼有输入和输出功能的ABCB/MDR/PGP家族蛋白,植物往往通过调控这些家族蛋白来调节生长素的极性运输和分布。

2007年,李家洋课题组^[26]发现,在水稻LAZY1缺失突变体中生长素极性运输增强,导致其向重力性降低。2013年在玉米中发现LAZY1的同源蛋白ZmLAZY1缺失功能后也具有类似表型^[27]。2018年,中国科学院遗传与发育生物学研究所王永红课题组^[28]通过

转录组分析发现, 转录因子HSFA2D作为正向调节蛋白在LAZY1上游起作用, 同时发现功能冗余的两个转录因子WOX6和WOX11在LAZY1信号途径下游发挥功能, 涉及LAZY1调控生长素极性运输的详细分子机理目前还不清楚. 最近王永红及李家洋课题组^[29]发现, OsBRXL4通过与LAZY1互作影响LAZY1的核定位, 从而影响水稻的重力反应和分蘖角度.

我国对生长素运输载体蛋白研究主要集中于PIN家族蛋白, 大致包括对PIN蛋白的磷酸化修饰研究、对PIN蛋白膜泡运输调节的研究以及对PIN家族基因表达量调控的研究.

(1) 生长素对PIN蛋白磷酸化修饰的研究. 2011年, 杨贞标课题组^[30]发现, PIN1在拟南芥表皮细胞中错综复杂的定位依赖于其磷酸化水平. 2015年, 兰州大学侯岁稳课题组^[31]发现, I型蛋白磷酸酶(type-one protein phosphatase4, TOPP4)可以通过去磷酸化PIN1来改变其极性定位. 2006年, 李家洋课题组^[32]发现, MKK7获得功能突变体*bud1*中生长素极性运输显著增强; 2016年, 王永红课题组^[33]报道MKK7-MPK6信号级联通路可以通过磷酸化PIN1调节其极性定位. 2019年, 华中农业大学张献龙课题组^[34]在棉花中发现, 蛋白磷酸酶2A的A2亚基(GhPP2A A2)可以与棉花中的PIN1(GhPIN1)蛋白相互作用并调节其极性定位. 另外还有研究表明, 磷脂酶C2(PLC2)和磷脂酶D(PLD)可能通过PINOID磷酸化并激活PIN2^[35-37].

(2) 生长素对PIN蛋白膜泡运输调节的研究. PIN蛋白的定位依赖于细胞内蛋白运输机制的正常功能, 后者包括一系列的蛋白质分选、包装和运输等过程. 网格蛋白是一种负责在靶标蛋白被运输之前先将其包装的蛋白复合体, 由3个重链和3个轻链蛋白组成. 2013年, 浙江师范大学潘建伟课题组^[38]发现, 拟南芥网格蛋白轻链蛋白(CLC)突变体*clc2/3*中生长素信号途径受到影响, 推测CLC可能参与到生长素的极性分布过程. 3年后他们证实了这一猜测, 发现CLC2/3对生长素信号的影响可能是通过对PIN3极性定位的调节来实现的^[39]. 除此之外, 植物激素茉莉酸可以调节PIN2蛋白的膜泡运输和其在膜上的积累^[40]; 蓝光可以通过诱导拟南芥中PIN3的极性分布来调控根的负向光性生长^[41]; 我国多个实验室也发现一些蛋白参与调控PINs蛋白的极性分布, 如拟南芥中的CTL1, GNOM, ARP3/DIS1, RopGEF1, ROP3, MSBP1, 水稻中的GNOM1,

VLN2, BG1, AGAP以及NAL1等^[42-53].

(3) 生长素对PIN家族基因表达量调控的研究. 2005年, 中国科学院上海植物生理生态研究所薛红卫课题组^[54]报道, 油菜素甾醇信号可以通过转录调节PIN家族基因的表达量来调控植物的向性生长. 2015年, 中国科学院植物研究所乐捷课题组^[55]发现, 拟南芥中R2R3-MYB转录因子FLP与其同源蛋白MYB88可以在转录水平上调控PIN3和PIN7基因的表达. 2019年, 中国农业大学张小兰课题组^[56]发现, 黄瓜中MADS-box蛋白CsFUL1的获得功能突变形式CsFUL1^A可以抑制PIN1/7的表达. 此外, 盐胁迫环境也可以通过影响PIN2的表达量来调节植物对重力的响应^[57].

对其他两类生长素运输蛋白的调控研究相对较少, 如拟南芥地上部分外源施加铵盐可以干扰植物根系中由AUX家族蛋白介导的生长素内流, 从而使得植物的侧根发生受到抑制^[58]. 陶懿课题组^[59]发现, 拟南芥中SAI4基因可以通过抑制ABCB介导的生长素输出来参与植物的避荫响应.

1.3 生长素的信号转导

信号转导是植物生长素研究的一个重要环节, 已经报道的生长素信号转导通路主要有4条: TIR1/AFB-Aux/IAA/TPL-ARFs途径、TMK1-IAA32/34-ARFs途径、TMK1/ABP1-ROP2/6-PINs或RICs途径和SKP2A-E2FC/DPB途径. TIR1/AFB-Aux/IAA/TPL-ARFs是从核内起始的信号途径, 研究得比较清楚, 也是被广泛认可的一条信号途径. TMK1-IAA32/34-ARFs是最近被发现从细胞表面起始的信号途径. TMK1/ABP1-ROP2/6-PINs或RICs途径近年来存在较大争议, 因为随后构建的ABP1功能缺失突变体不能重现之前报道的各种表型, ABP1是否参与细胞外生长素信号的感应, 需要进一步研究. SKP2A-E2FC/DPB途径尽管已经被提出多年, 但由于缺乏多方面的证据, 还需要进一步的研究. 4条途径中, 前两条途径通过调控ARFs转录因子介导生长素下游基因的表达, 后两条途径则直接激活一些效应蛋白, 介导生长素引起的快速非基因组效应.

2019年, 福建农林大学徐通达课题组^[60]发现, 植物类受体蛋白激酶TMK1介导了生长素对于顶端弯钩(apical hook)发育的调控. 在顶端弯钩维持阶段, 其内侧细胞的高浓度生长素能促进TMK1剪切形成TMK1的C末端片段并从细胞膜转运到细胞质和细胞核内,

特异地和两个非经典Aux/IAA家族转录抑制子——IAA32和IAA34互作并磷酸化IAA蛋白。IAA32/34并不具有与TIR1互作的结构区域,因此不能被TIR1所调控,意味着TIR1介导的生长素信号途径和TMK1介导的生长素途径通过选择不同IAA蛋白来区分下游信号途径。有意思的是,与之前报道的TIR1/AFB介导的生长素对于Aux/IAA蛋白泛素化降解过程相反,高浓度生长素通过TMK1剪切后形成的TMK1C可以磷酸化核内的IAA32和IAA34蛋白,最终依然通过ARF转录因子来调控基因表达,在生长素浓度较高的部位抑制细胞伸长,从而导致顶端弯钩内外侧的差异性生长,解释了植物能通过不同的识别机制感知高浓度生长素的分子机制。

TPL和TPR蛋白作为转录共抑制子在TIR1/AFB-Aux/IAA/TPL-ARFs途径中扮演重要角色,细胞中缺乏生长素时,转录抑制子Aux/IAA可以募集共抑制子TPL/TPR并一起与ARF转录因子结合从而抑制后者的转录活性。尽管已有研究表明,TPL/TPR的转录抑制活性依赖于它们和转录因子EAR基序的相互作用,但TPL/TPR中与EAR相互作用的结构域仍不清楚。2015年,中国科学院上海植物生理生态研究所的Melcher课题组^[61]通过结构学方法证实了这个EAR结合结构域并将其命名为TPD,为TIR1/AFB-Aux/IAA/TPL-ARFs信号途径提供了新证据。

除此之外,我国对生长素信号转导的研究大多集中在对信号途径的调控方面。2013年,浙江大学莫肖蓉课题组^[62]在水稻中发现,亲环素蛋白OsCYP2可以通过直接调控转录抑制子OsIAA11的稳定性来调控生长素信号输出。2014年,首都师范大学萧伟课题组^[63]发现,在拟南芥E2泛素结合酶突变体*ubc13*中,AXR3/IAA17蛋白量有明显积累,推测UBC13可能参与AXR13/IAA17的泛素化。2015年,薛红卫课题组^[64]发现,生长素可以通过抑制蛋白酶调节因子PTRE1来降低蛋白酶体活性,从而减缓Aux/IAA的降解。另外,还有研究表明,丁香假单胞杆菌III型效应蛋白AvrRpt2能够通过加快Aux/IAA的降解来促进Auxin信号,从而提高自身的致毒效应^[65]。

对生长素信号转导的调控不仅仅限于蛋白水平的调控,还包括许多转录水平上的调节。一些小RNA可以与生长素信号元件的mRNA序列互补形成双链,从而导致后者被降解,这些小RNA和它们的靶点包括:

拟南芥中发现的miRNA160及其靶点ARF10/16、拟南芥和水稻中都存在的miRNA393和其靶点TIR1、大豆中发现的miRNA167和其靶点ARF8a/b、杨树中发现的miRNA390-tasiARF3和其靶点ARF4以及在拟南芥中发现的miRNA847与其靶点IAA28^[66-70]。此外,中国科学院植物研究所程佑发课题组^[71]发现,参与植物mRNA成熟过程中3'端多聚腺苷酸化步骤的元件CstF77,可以通过选择性调控一些生长素相关基因mRNA(如AXR2/IAA7)的3'多聚腺苷酸化来影响它们的表达,从而调节生长素信号转导。另外,生长素信号途径还受到表观修饰的调控,2011年,山东农业大学张宪省课题组^[72]发现,DNA甲基转移酶MET1功能缺失突变体*met1*中生长素信号元件IAA18和响应因子ARF3/4基因在胞嘧啶上的甲基化程度明显降低。

1.4 生长素生物学功能的研究

生长素参与植物生长和发育的诸多过程,在胚胎发育、器官发生和向性生长等过程中发挥重要的调控功能。新中国成立以来,我国科学家在生长素的功能研究方面取得了一系列重要成果。

(1) 生长素调控植物胚胎发育。2009年张宪省课题组^[73]发现,生长素可以诱导WUS基因的表达,这种诱导对于体细胞胚胎形成中胚胎干细胞的自我更新是必需的。2010年,武汉大学赵洁课题组^[74]在烟草中发现,生长素的极性运输对合子和胚胎的发育非常重要。

(2) 生长素调控植物根发育。生长素对根部干细胞维持非常重要,主要通过诱导转录因子PLT1/2的积累来实现。2010年,中国科学院遗传与发育生物学研究所李传友课题组^[75]发现一个酪蛋白磷酸转移酶TPST1可以通过磷酸化修饰激活小肽分子RGF1,而激活的RGF1可以介导生长素对PLT1/2的调节。2016年,黎家课题组^[76]和柴继杰-郭红卫合作课题组^[77]利用完全不同的技术手段同时发现,一组包含有5个成员的一类受体激酶RGIs/RGFRs可以作为受体感知RGF1小肽信号介导生长素对PLT1/2的调控。此外,生长素还调节一些根尖干细胞维持的其他因素,如拟南芥中的WOX5-IAA17反馈循环和水稻中TIC因子等^[78,79]。除了对干细胞的胚后维持起作用外,生长素还调控不定根的形成,例如在水稻中发现生长素调控的不定根形成需要LOB结构域蛋白ARL1的参与^[80]。

(3) 生长素调控植物叶发育。1999年,许智宏课题

组^[81]在组织培养过程中通过施加生长素极性运输抑制剂观察了生长素对组培苗叶片发育的影响。2005年, 瞿礼嘉课题组^[23]揭示了IAA羧甲基转移酶IAMT1调控叶片发育的重要功能。2011年, 中国科学院上海植物生理生态研究所徐麟课题组^[82]发现了*YUCCA*基因调控叶缘发育的重要功能。2014年, 中国科学院遗传与发育生物学研究所焦雨铃课题组^[83]发现, 叶片发育早期, 叶原基近轴端的生长素可以通过极性运输运往顶端分生组织, 造成该区域生长素浓度降低, 这对于叶片的形态建成是必需的。

(4) 生长素调控植物向性生长。生长素调控植物生长发育中很多不对称生长过程, 例如重力刺激后的向性生长。2005年, 中国科学院上海植物生理生态研究所蔡伟明课题组^[84]发现, 在水稻中, 生长素和赤霉素可以通过拮抗调控*XET*的表达来调节水稻茎秆的负向重力性反应。同时, 他们还发现在大豆根中, 生长素诱导产生的NO和cGMP信号分子参与根的向重力性生长^[85]。2012年, 薛红卫课题组^[86]发现, 磷酸肌醇单磷酸5激酶(phosphatidylinositol 4-phosphate 5-kinase, PIP5K)可能通过影响PIN蛋白的定位来影响生长素介导的向重力性反应。2015年, 乐捷课题组^[55]发现, 转录因子FLP和MYB88可以通过转录调节*PIN*基因的表达来参与生长素介导的向重力性反应。生长素还参与光照诱导后的向性生长, 2012年中国科学院植物研究所林金星及其合作者课题组^[87]发现, 生长素极性运输蛋白PIN2在根尖过渡区的极性定位受到蓝光感受器PHOT1和信号传递因子NPH3的调控。2013年, 武汉大学吕应堂课题组^[41]发现, PIN3的极性定位也受到蓝光的调控。2013年, 李传友课题组^[88]发现, 蓝光可以激活转录因子*PIF4/5*的表达, 后者可以通过转录上调生长素信号途径负调节因子IAA19和IAA29来抑制生长素的信号输出, 因此PIF4/5负向调节生长素介导的向光性生长。

此外, 生长素还参与光照调节的植物生长和发育过程, 如避荫反应。2017年, 陶懿课题组^[59]发现, 参与避荫反应的未知蛋白SAV4对于生长素在下胚轴中的分布是必需的。2018年, 复旦大学李琳课题组^[89]发现, 植物在遮荫后会积累光敏色素phyA, 后者可以结合并稳定生长素信号途径负调节因子Aux/IAA蛋白, 从而降低生长素信号输出。同年, 复旦大学杨洪全课题组^[90]也发现, 光照激活的CRY1和phyB可以通过直接

结合和稳定Aux/IAA来抑制生长素信号途径, 这显示着光照和生长素可以以拮抗的方式调节Aux/IAA的稳定性, 从而平衡生长素和光照对植物生长发育的影响。

1.5 生长素与其他激素之间的相互作用

植物体内各种激素的信号途径往往相互交叉, 形成复杂的调控网络。新中国成立以来, 我国对生长素与其他激素的相互作用进行了广泛的研究, 其中研究最多的是生长素与细胞分裂素、茉莉素以及脱落酸之间的相互作用。

(1) 生长素与细胞分裂素之间的相互作用。2013年, 张宪省课题组^[91]发现, 生长素响应因子ARF3可以结合到细胞分裂素合成酶基因*IPT5*的启动子上并抑制后者的表达, 从而抑制细胞分裂素的生物合成。2014年, 中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才课题组^[92]发现, 水稻中生长素响应因子OsARF25可以结合到细胞分裂素氧化酶基因*OsCKX4*的启动子上并激活后者的表达, 从而加强细胞分裂素的代谢。2017年, 张宪省课题组^[93]发现, 细胞分裂素响应元件B类ARR可以通过抑制*YUCCA*基因的表达来抑制生长素的积累。同年, 陶懿课题组^[18]发现, B类ARR可以通过结合到生长素合成基因*TAA1*的启动子和第一个内含子区来激活后者的表达。2018年, 中国科学院遗传与发育生物学研究所刘西岗课题组^[94]发现, 在顶端花序分生组织发育过程中, ARF3通过直接抑制*IPT3*, *IPT5*和*IPT7*的表达来抑制细胞分裂素的生物合成。

(2) 生长素与茉莉素之间的相互作用。2009年, 李传友课题组^[95]发现, 茉莉素不仅可以通过激活*ASAI*表达来调节生长素的生物合成, 还可以影响生长素的极性运输。两年后该课题组^[96]又发现, 茉莉素响应因子MYC2可以通过抑制*PLT1/2*的表达来拮抗调控IAA-PLT1/2介导的根尖干细胞维持。2014年, 向成斌课题组^[97]发现, 茉莉素可以通过上调转录因子*ERF109*的表达来上调生长素合成基因*ASAI*和*YUC2*, 从而促进生长素的生物合成。同年, 中国科学院西双版纳热带植物园余迪求课题组^[98]发现, 转录因子WRKY57同时受到茉莉素和IAA的调控, 同时它也可以反馈调控茉莉素和IAA信号途径。

(3) 生长素与脱落酸的相互作用。2011年, 中国农业大学巩志忠课题组^[99]发现, 生长素响应因子ARF2与

其靶标基因*HB33*可以调节ABA信号的输出。2013年,中国科学院上海植物生理生态研究所何祖华课题组^[100]发现,在种子休眠过程中,生长素可以通过激活ARF10/16来诱导*ABI3*的表达,从而激活ABA信号途径。2014年,中国科学院上海植物逆境生物学研究中心朱健康课题组^[101]发现,ABA受体PYL8可以通过激活MYB77来增强生长素响应基因的表达。

(4) 生长素与乙烯的相互作用。生长素与乙烯的相互作用最近也被研究,2018年有两个课题组报道了他们的研究结果。中国科学院遗传与发育生物学研究所张劲松与陈受宜课题组^[102]发现,水稻中的E3泛素连接酶SOR1可以通过调节Aux/IAA蛋白的稳定性来调控乙烯的信号响应。向成斌课题组^[103]发现,乙烯响应蛋白HB52可以通过结合到生长素运输基因如*PIN2*, *WAG1*和*WAG2*的启动子上来调控它们的表达。

除了上述这些相互作用外,生长素还被报道与其他激素存在相互作用,包括赤霉素、独脚金内酯、油菜素甾醇和水杨酸等。2005年,蔡伟明课题组^[84]发现在水稻中,生长素和赤霉素可以通过拮抗调控*XET*的表达来调节水稻茎秆的负向重力性反应。2013年,薛红卫课题组^[104]报道,在下胚轴生长过程中,油菜素甾醇可以通过*BZR1*诱导*IAA19*和*ARF7*的转录表达来激活生长素信号途径。2014年,王永红课题组^[105]发现,水稻中独脚金内酯可以通过生长素的生物合成来调节水稻分蘖的角度。2017年,吕应堂课题组^[106]发现,水杨酸可以通过抑制过氧化氢酶CATALASE2的功能来抑制H₂O₂引起的生长素的生物合成。

2 细胞分裂素

细胞分裂素是一类具有广泛生物学效应的植物激素。研究发现,植物细胞分裂素能够调节植物细胞分裂、组织、器官及个体的生长发育,营养吸收、生物及非生物胁迫等诸多过程。中国科学家崔激与Skoog^[107]在研究能够促进烟草组织培养中细胞分裂的物质时发现,生长素存在时腺嘌呤具有促进细胞分裂的活性,为细胞分裂素的发现奠定了基础。在此后的研究中,生长素和细胞分裂素成为植物组织培养中调控细胞分裂、分化和器官形成最重要的两类激素。中国科学家通过植物组织培养技术广泛地研究了这两类在诱导植物体外胚胎发生过程中的重要作用^[108~110]。在植物细胞分裂素

的生物合成、信号感知及传导、生物学功能等方面的研究中,中国科学家均取得了重要的研究成果。

2.1 细胞分裂素的合成及代谢调控

在高等植物中,玉米素是细胞分裂素的主要天然活性成分,玉米素存在反式玉米素(*trans*-zeatin, tZ)和顺式玉米素(*cis*-zeatin, cZ)两种同分异构体。研究表明,顺式玉米素也在所有植物中存在。反式玉米素为大多数植物细胞分裂素的主要活性形式。植物体内反式玉米素合成的第一步是腺苷-5-磷酸盐(包括AMP, ATP和ADP)与二甲基丙烯基二磷酸(dimethylallyl pyrophosphate, DMAPP)或者羟甲基丁烯基二磷酸(hydroxymethylbutenyl diphosphate, HMBDP)在合成酶异戊烯基转移酶(adenosine phosphate-isopentenyltransferase, IPTs)的催化下生成异戊烯基腺苷-5-磷酸(N6-(Δ^2 -isopentenyl) adenine (iP) riboside 5'-tri-phosphate, iPRTP)或者异戊烯基腺苷-5-二磷酸(N6-(Δ^2 -isopentenyl) adenine (iP) riboside 5'-di-phosphate, iPRDP)。iPRTP或iPRDP在细胞色素氧化酶P450家族的CYP735A1或CYP735A2的催化下生成ZTP或ZDP,后经反式玉米素腺苷-5-磷酸和反式玉米素腺苷两种中间反应产物而生成反式玉米素。或在合成酶(LOGs)的催化下由反式玉米素腺苷-5-磷酸直接生成反式玉米素。在真核生物的细胞质中DMAPP可以通过赤藓糖磷酸酯途径(plastid-localized 2-C-methyl-d-erythritol 4-phosphate, MEP)或甲羟戊酸(mevalonic acid, MVA)途径合成。

中国科学院植物研究所叶和春课题组^[111]在研究青蒿(*Artemisia annua* L.)的遗传转化及青蒿素生物合成等过程中发现,超表达其中一个IPT基因,导致转基因青蒿中的细胞分裂素含量提高了2~3倍。中国科学院遗传与发育生物学研究所左建儒课题组^[112]发现,一个功能获得型突变体*ipt8/pga22*的根在不含细胞分裂素的筛选培养基上能够诱导出茎及成苗,说明IPTs是细胞分裂素的合成基因。

植物体内细胞分裂素的失活主要有两种途径:糖基化修饰或被细胞分裂素氧化酶催化水解。山东大学侯丙凯课题组在糖基化介导的细胞分裂素代谢过程中做出了系列性工作,发现糖基转移酶UGT76C1和UGT76C2能够催化植物体内细胞分裂素的N-糖基化修饰^[113,114],并证明UGT85A1介导植物体内细胞分裂素的O-糖基化修饰^[115]。

李家洋课题组^[116]发现, 独脚金内酯能够诱导水稻体内*OsCKX9*的表达从而显著降低细胞分裂素响应基因*OsRR5*的表达, 说明*OsCKX9*降低了水稻体内活性细胞分裂素的积累。

2.2 细胞分裂素的信号感知及传导

植物细胞通过与细菌类似的双元信号系统感知细胞分裂素并启动下游信号响应。植物细胞分裂素信号传导途径中的双元信号系统主要包含3类蛋白成员及4次磷酸化事件: (i) 位于内质网膜或细胞膜的组氨酸受体激酶(histidine kinases, HKs)感知细胞分裂素后发生组氨酸的自磷酸化; (ii) 将组氨酸残基的磷酸基团转移至自身接受区的天冬氨酸残基上; (iii) 受体天冬氨酸残基上的磷酸基团转移至细胞质的组氨酸磷酸化转移蛋白(His-containing phosphotransfer protein, HPs)的组氨酸残基上; (iv) 磷酸化的组氨酸转移蛋白进入细胞核并将磷酸基团转移至A类或B类响应调节因子(response regulators, ARR)。其中B类响应因子具有转录因子活性, 经磷酸化后可以启动下游基因的表达, 而A类响应因子的蛋白功能报道较少。

中国农业大学倪中福课题组^[117]发现, 玉米中的HKs可能具有细胞分裂素受体的功能。河北师范大学孙颖课题组^[118]发现, 水稻中*OsAHP1*和*OsAHP2*是细胞分裂素信号的正向调控因子。左建儒课题组发现NO能负调拟南芥细胞分裂素信号响应途径^[119], 还发现拟南芥中的10个A类ARR均负向调节细胞分裂素的信号响应^[120], 而且发现B类ARR18的N端接收功能区抑制C端效应功能区(转录激活功能区)的生物学功能^[121]。

2.3 细胞分裂素的生物学功能研究

(1) 细胞分裂素调控细胞分裂周期。自细胞分裂素被发现以来, 有关其调节植物细胞分裂分子机理受到植物科学家的热点关注。西北农林科技大学马娟娟课题组^[122]发现, 细胞分裂素能够加速细胞分裂前期的DNA复制, 为后期的细胞分裂奠定基础。中国科学院合肥物质科学研究院吴丽芳课题组^[123]发现, 细胞分裂素能促进乌柏花絮组织细胞分裂。张宪省课题组^[124]发现, 在细胞分裂素受体三基因缺失突变体*ahk2*, *3*, *4*及B类响应因子双基因缺失突变体*arr1*, *arr10*和*arr10*, *arr12*中细胞周期相关基因*CYCD3;1*, *CYCD3;2*和*CYCD3;3*的表达与野生型相比均显著降低, 表明细胞

分裂素正向调节细胞分裂。东北农业大学李文斌、赵琳课题组^[125]研究发现, 细胞分裂素处理能够诱导大豆中细胞分裂周期蛋白*GmCycA2;4*, *GmCycD3*, *GmCYC1*, *GmCDKB2*, *GmCDC20*等基因的表达, 表明大豆中细胞分裂素也能促进细胞分裂。香港浸会大学张建华课题组^[126]发现, 水稻胚乳中细胞分裂素的含量与细胞分裂速率呈正相关。

(2) 细胞分裂素调控茎尖分生组织建成及维持。焦雨铃课题组^[127]发现, 拟南芥茎尖花序分生组织发育依赖于细胞分裂素的合成及信号。2017年, 该课题组^[128]与张宪省课题组^[124]及山东大学向凤宁课题组^[129]同时发现, 细胞分裂素B类响应因子能够直接激活拟南芥茎尖干细胞维持基因*WUSCHEL(WUS)*的表达, 从而调节拟南芥茎尖干细胞活性。

(3) 细胞分裂素调控植物根的发育。左建儒课题组^[120]发现, 超表达细胞分裂素A类响应因子均能促进拟南芥根的生长, 说明细胞分裂素参与调节拟南芥根的生长发育。华中农业大学周道绣课题组^[130]的研究成果显示, 超表达细胞分裂素A类响应因子*RR2*能够促进水稻根系生长, 而RNA干扰的*RiRR2*突变体植株的根系生长被明显抑制。华中农业大学尹昌喜课题组^[131]发现, 细胞分裂素合成抑制剂Lovastatin处理可以显著抑制水稻不定根的生长, 表明细胞分裂素正向调控水稻不定根的生长。

(4) 细胞分裂素调控植物冷胁迫。中国农业大学杨淑华课题组^[132]发现, 体外施加细胞分裂素或超表达细胞分裂素A类响应因子*ARR5*, *ARR7*及*ARR15*均能显著提高拟南芥的抗冷性。吕应堂课题组^[133]研究发现, 拟南芥细胞分裂素B类响应因子双基因突变体*arr1*, *arr12*对低温的敏感性降低, 表明细胞分裂素参与调控植物的低温响应。

(5) 细胞分裂素调控植物干旱响应。中国农业大学施怡婷课题组^[134]发现, 超表达细胞分裂素A类响应因子*ARR5*转基因植株或B类响应因子三基因缺失突变体*arr1*, *arr10*, *arr12*的抗旱性能显著提高, 说明细胞分裂素响应信号参与调节拟南芥幼苗的抗旱途径。侯丙凯课题组^[135]发现, 超表达拟南芥细胞分裂素糖基化修饰基因*UGT76C2*转基因幼苗的抗旱性减弱, 而该基因突变体的抗旱性增强, 表明细胞分裂素正向调控拟南芥幼苗抗旱性。中国科学院上海植物生理生态研究所张鹏课题组^[136]发现, 用衰老相关基因驱动细胞分裂素合

成基因*IPT*在木薯中表达, 可以显著提高木薯的抗旱性, 表明细胞分裂素能够促进木薯的抗旱性. 浙江农林大学杨虎清课题组^[137]发现, 体外施加细胞分裂素能够提高黄瓜的抗旱性.

(6) 细胞分裂素调控植物盐胁迫响应. 武汉大学吴燕课题组^[138]发现, 拟南芥中超表达细胞分裂素合成基因*IPT8*能够显著降低拟南芥的抗盐性. 合肥工业大学魏兆军课题组^[139]发现, 细胞分裂素合成突变体*ipt1*, 3, 5, 7对硒的吸收减弱而受体突变体*ahk2*和*ahk3*的吸收能力增强, 表明细胞分裂素能够调控植物根系对硒的吸收. 山东大学丁兆军课题组^[140]发现, 在铝离子胁迫条件下, 拟南芥根中细胞分裂素合成基因*IPTs*被显著上调表达, 表明细胞分裂素参与了铝离子胁迫响应. 储成才课题组^[141]发现, 细胞分裂素在调节水稻吸收及运输锌离子的过程中发挥重要功能.

3 油菜素甾醇

油菜素甾醇是一类在植物中广泛存在的、含有多羟基的甾醇类化合物的总称, 其中植物体内最有活性的油菜素甾醇为油菜素内酯(brassinolide, BL). BR几乎在植物所有的生长发育及对环境适应的过程中都起着十分重要的作用, 因此, 从20世纪70年代被发现开始, 就引起了科学家们的高度重视. 从20世纪80年代初期开始, 中国科学院上海植物生理生态研究所赵毓桔团队^[142-145]开始进行表油菜素内酯生理功能及应用工作的研究, 推动了这一激素的应用研究, 特别是在园艺作物上. 随着大量中国学者投入到BR研究领域, 我国科学家为揭示BR的合成代谢及信号转导通路做出了很大的贡献.

3.1 BR的信号转导

目前, BR信号转导通路已基本阐明. BR可被BRI1和它的两个同源蛋白BRL1及BRL3感知. BR与BRI1的胞外域结合, 使其胞内激酶域被激活, 激活的BRI1可以将其负调控因子BKI1磷酸化, 使其从质膜上解离下来, 从而使BRI1可以与其共受体BAK1结合. BRI1和BAK1通过顺序磷酸化将BR信号完全激活. 随后, BRI1将BSK1和CDG1磷酸化激活. BSKs和CDG1将BSU1磷酸化激活, 被活化的BSU1将BIN2去磷酸化使其失活, 解除BIN2对BES1/BZR1的抑制功能. BR信号

的传递最终使一组含有6个成员的转录因子家族——BES1/BZR1家族成员以非磷酸化的状态积累, 在细胞核中激活下游的转录调控, 进而调控植物的生长发育及其对环境刺激的响应. 中国科学家在揭示BR信号转导途径的研究中做出了重要的贡献.

(1) BRI1和BAK1在细胞表面感知BR. BRI1是一个主要定位于质膜上的富含亮氨酸重复序列的类受体激酶(leucine-rich repeats receptor-like kinase, LRR-RLK). 1996年, 许智宏课题组^[146]就建立了拟南芥EMS诱变的突变体库, 从15万株M2幼苗中筛选出了两株对BR不敏感的突变体, 这两株突变体植株矮小、叶片卷曲, 被命名为*br-1*和*br-2*. BRI1是BR的受体已被科学家们通过多种技术手段证实. 2011年, 柴继杰课题组^[147]和美国Joanne Chory课题组^[148]同时发表的研究结果表明, BRI1胞外域的25个LRRs串联形成一个高度弯曲的螺旋管状结构, BL结合在位于螺旋凹面的“岛屿”结构和LRRs上, 这为BRI1作为BL受体发挥功能提供了最直接的证据. 2013年, 柴继杰课题组^[149]通过结构生物学方法证明, BRI1的同源蛋白BRL1也能直接结合BL, 作为BL的受体发挥功能.

BAK1最初是由两个团队分别通过激活标签法筛选*bri1-5*的恢复突变体和通过酵母双杂交筛选BRI1的互作蛋白而在拟南芥中鉴定到的. 然而, 两个团队的结果都显示, BAK1的完全缺失突变体仅表现出微弱的BR缺陷表型, 推测可能是由于基因功能冗余性造成的. 黎家课题组对BAK1及同源基因的生物学功能进行了系统的研究, 发现BAK1除参与油菜素内酯信号途径外还介导了多条植物生长发育及免疫反应的信号途径. 2012年, 该课题组^[150]通过反向遗传学获得了BAK1与其同源基因SERK1和SERK4的三重缺失突变体*serk1 bak1 serk4*, 该突变体在暗培养条件下表现出与*bri1*突变体相似的去黄花表型, 即下胚轴短、子叶打开等; 生理实验证明该三重缺失突变体根的生长对外源施加的BL完全不敏感; 三重缺失突变体中BR信号下游的转录因子BES1的磷酸化状态也完全不能响应外源施加的BL而发生改变, 证明BAK1及其同源蛋白在BR信号转导过程中发挥着必不可少的作用. 随后, 柴继杰课题组^[151]的结构生物学研究证明, BAK1作为共受体直接参与BR信号的感知. 2009年, 中国科学院植物研究所种康课题组^[152]克隆了水稻中的*Os-BAK1*, 并通过遗传及生理生化等实验手段证明水稻

OsBAK1与拟南芥中BAK1的功能是保守的。

为了进一步理解BRI1发挥功能的分子机制, 黎家课题组^[153]对通过TILLING获得的所有BRI1的突变体进行了筛选分析, 获得了83个新的BRI1点突变体材料, 其中9个突变位点呈现出不同程度的BR缺陷表型, 包括唯一一个突变位点位于BRI1活化环区域的弱突变体*bril-702*, 还有一个突变体*bril-706*仅有微弱的表型, 但其根生长对外源施加的BL却完全不敏感, 这些不同表型突变体的发现与研究为进一步揭示BR信号转导早期事件奠定了基础, 也为深入解析其他众多的类受体激酶介导的信号途径提供了有价值的参考。2008年, 王永红和李家洋课题组^[154]鉴定并分离了BRI1的一个弱突变体*bril-301*, 但在体外的激酶实验中检测不到*bril-301*的激酶活性。黎家课题组^[153,155]与李建明课题组^[156]同时发现, *bril-301*在植物体内是有激酶活性的, 而且其蛋白稳定性及活性受到温度的调控。此外, 黎家课题组^[157]和王志勇课题组^[158]同时发现, TWD1可以与BRI1互作, TWD1对于BRI1和BAK1受BR诱导的磷酸化及互作至关重要。

薛红卫课题组^[159]发现, 拟南芥中的MSBP1也可以结合BR, 它与不同的BRs结合的亲和力有所不同, 且比BRI1与BRs结合的亲和力要低, MSBP1可能通过和BR结合, 调节细胞伸长相关基因的表达, 进而调控拟南芥下胚轴的伸长。随后的工作还发现, MSBP1可以直接与BAK1以一种不依赖于BR的方式互作, MSBP1与BAK1的互作一方面直接影响了植物体内BRI1和BAK1的互作; 另一方面也促进了BAK1的内吞, 进而影响了BRI1-BAK1复合体的功能, 从而抑制BR信号早期的传递^[160]。

种康课题组^[161]发现, 水稻中G蛋白 α 亚基RGA1的缺失突变体表现出典型的BR缺陷表型。遗传及生理生化实验证明, RGA1独立于OsBRI1介导水稻中BR信号的传递。中国科学院遗传与发育生物学研究所薛勇彪课题组^[162]发现, 水稻中U-box E3泛素连接酶TUD1与RGA1互作, 介导BR信号转导, 调控植物的生长发育。

(2) BRI1/BAK1介导的BR信号传递。BKI1是BRI1的一个负调控因子。华中农业大学王学路课题组^[163]发现, 非磷酸化状态的BKI1可以与BRI1互作, 阻止BRI1与BAK1的互作, 进而抑制BR信号的激活, 而且水稻中的OsBKI1与拟南芥中BKI1的功能是保守的。清华大学王志新课题组^[164]通过结构生物学研究发现, BKI1中

第306~325位的氨基酸片段就足以和BRI1的激酶域互作, 这一区域被命名为BIM(BRI1-interacting motif)区域。王学路课题组^[165]还发现, 当BRI1结合BR后, 可以将BKI1第270位和第274位的丝氨酸磷酸化, 并使其从质膜上解离下来; 另外, BKI1还可以竞争性地与协助BES1/BZR1降解的14-3-3蛋白结合, 降低14-3-3蛋白对BES1/BZR1的负调作用, 从而快速促进BR信号的传递, 即BKI1在BR信号的传递过程中起到双重调控的作用。

当BR信号被完全激活后, BRI1将BSK1磷酸化, BSK1随后将信号传递到下游。2016年, 河北师范大学汤文强课题组^[166]证明水稻和拟南芥中的BSKs的功能机制是保守的。同年, 该课题组还报道了PP2A B'调节亚基参与调控BRI1活性的分子机制, 他们发现, 胞质定位的PP2A B'调节亚基可以与BRI1互作并将其去磷酸化, 从而抑制BR信号的传递; 而细胞核定位的PP2A则与BZR1互作并将其去磷酸化, 从而增强BR信号^[167]。

薛红卫课题组^[168]发现, 水稻中一个特有的类受体蛋白ELT1可以直接与OsBRI1互作, 抑制其泛素化及内吞, 导致OsBRI1积累, 从而使BR信号增强。生物信息学分析发现, ELT1是水稻等单子叶植物特有的, 该研究为将来阐明单子叶植物和双子叶植物中BR信号的分化提供了重要线索。中国科学院微生物研究所方荣祥课题组^[169]发现, 水稻小G蛋白OsPRA2也参与调控BR信号转导。OsPRA2可直接与OsBRI1互作, 一方面抑制了BRI1的激酶活性, 另一方面也抑制了OsBRI1与OsBAK1的互作及其对OsBAK1的磷酸化, 最终抑制了OsBZR1的去磷酸化, BR信号传导被阻遏。

(3) GSK3(glycogen synthase kinase-3)介导的BR下游信号转导。BIN2是一个GSK3激酶, 可以将BES1/BZR1磷酸化, 磷酸化的BES1/BZR1会在14-3-3蛋白的协助下, 滞留在细胞质中, 进而被26S蛋白酶体降解。PP2A磷酸酶则可以将BES1/BZR1去磷酸化, 非磷酸化状态的BES1/BZR1可以启动下游的基因表达, 进而调控植物的生长发育。2015年, 王学路课题组^[170]发现, 拟南芥中存在一种较长的BES1的剪接体BES1-L, 比其较短的剪接体BES1-S在N端多了22个氨基酸, 这一段序列中含有一个双分型核定位信号, 使之比BES1-S能够更有效地定位于细胞核中; 另一方面, BES1-L也能通过与BES1-S和BZR1互作, 使BES1-S和BZR1也更有效地定位于细胞核中, 进而促进BR信号转导。该课

课题组^[171]还发现, 拟南芥SINAT E3泛素连接酶可以泛素化并降解非磷酸化状态的BES1, 从而抑制BR信号的传导. 2016年, 王学路课题组^[172]又发现, 组蛋白去乙酰化酶HDA6可以与BIN2互作, 并将BIN2第189位的赖氨酸去乙酰化, 从而抑制BIN2的活性, 促进BR信号的传导.

中国科学家们还以水稻为材料, 开展了相关研究, 为阐明水稻中BR下游信号转导过程做出了重要贡献. 例如, 中国科学院植物研究所王志勇课题组^[173]克隆了拟南芥BZR1在水稻中的同源基因OsBZR1, 并通过遗传及生理生化实验证明OsBZR1的功能与拟南芥BZR1的功能是保守的; 而且OsBZR1的功能也受到水稻14-3-3蛋白的抑制. 储成才课题组^[174]发现, OsGSK2是拟南芥BIN2在水稻中的同源蛋白, 他们通过遗传及生理生化实验证明OsGSK2可以磷酸化OsBZR1.

除了OsBZR1, 还有多个GSK3的底物被鉴定到. 例如, 储成才课题组^[174,175]发现, 水稻的一个GRAS蛋白DLT也受到OsGSK2的磷酸化调控, 在水稻的BR信号转导过程中起到十分重要的作用. 种康课题组^[176,177]发现, 水稻中一个CCCH型的锌指类转录因子LIC也可以被GSK3/BIN2磷酸化, 与BZR1类似, LIC的磷酸化状态也决定了其在细胞质和细胞核中的定位及其转录调控活性, LIC与BZR1以相互拮抗的方式共同调控BR信号. 王学路课题组^[178]发现一个AP2转录因子SMOS1也作为OsGSK2的底物在水稻BR信号途径中发挥重要作用. 中国科学院华南植物园李建雄课题组和田志宏课题组^[179]合作研究发现, OsOFP8也在BR下游的信号转导过程中起到十分重要的作用. BR处理可以诱导OsOFP8的基因表达和蛋白积累, 而OsGSK2可以与OsOFP8互作将其磷酸化, 被磷酸化修饰的OsOFP8从细胞核转移到细胞质, 进而被蛋白酶体降解.

3.2 BR的稳态调控

BR的合成代谢及其调控直接影响着植物体内的BR稳态. 目前已知的BR生物合成关键酶有DET2, CPD, DWF4, ROT3, CYP90D1, BR6ox1和BR6ox2. 2007年, 西南大学裴炎课题组^[180]克隆了棉花中的GhDET2, 发现GhDET2是拟南芥DET2的同源蛋白, 也具有固醇5 α 还原酶的活性, 在棉花BR合成过程中起重要作用. 黎家课题组^[181,182]发现, 转录因子TCP1可以直接结合到DWF4启动子上, 促进其表达及BR合成. 黎家

课题组^[183]最近还发现, 转录因子COG1可以促进转录因子PIF4和PIF5的表达, PIF4和PIF5又能直接促进DWF4和BR6ox2的表达, 进而促进BR的生物合成. 最近, 中国农业大学田丰课题组^[184]从大刍草中发现了在玉米驯化过程中丢失的两个调控玉米叶夹角的位点, 分别命名为UPA1和UPA2, 大刍草中的UPA2能够降低体内油菜素内酯合成基因的表达, 进而降低叶舌部位的内源BR水平, 导致叶夹角减小, 株型更加紧凑, 利于密植.

BR的代谢失活反应对于维持植物体内的BR稳态也是至关重要的. 2013年, 王学路课题组^[185]发现, 乙酰基转移酶DRL1可能使BRs通过酯化反应失活. 2014年, 中国农业科学院棉花研究所李付广课题组和黎家课题组^[186]合作发现, 棉花中与拟南芥CYP734A1同源的蛋白PAG1可催化BRs第26位发生羟基化而失活.

鉴于BRs对植物生长发育的重要性, 定量分析植物体内的BR含量对于研究其发挥功能的分子机制具有十分重要的意义. 2013年, 中国科学院遗传与发育生物学研究所植物激素分析研究平台闫存玉课题组^[187]建立了简单实用且经济高效的检测植物内源BRs的方法, 仅用1 g鲜重的植物材料即可以富集多种BRs, 并在一天内完成检测. 2016年, 中国科学院遗传与发育生物学研究所褚金芳课题组^[188]提出了基于多种质谱学新技术从植物组织中筛选和鉴定活性BRs的策略, 并鉴定到了一种新的BR化合物——6-deoxo-28-homotyphasterol. 最近, 他们设计合成了一种硼亲和磁性纳米材料(boronate affinity magnetic nanoparticles, BAMNPs), 用于去除BR检测中的高峰干扰物, 大大提高了检测的灵敏度^[189]. 这些技术手段的建立与改善为更深入地研究BRs调控植物生长发育的分子机理提供了保障.

3.3 BR的生理功能

BRs参与调控植物光形态建成、细胞分裂和分化、生殖发育、开花、衰老等诸多生长发育过程及其对逆境的响应过程. 20世纪80年代初, 中国大批的学者在生理水平探究了BRs对水稻、小麦、大豆、油菜和棉花等不同植物生长发育的调控作用^[190~194]. 近十几年来, 随着分子生物学、生物化学及各种组学等技术手段的发展, 我国科学家们又在分子水平详细揭示了BR的功能.

(1) BRs调控水稻株型. 叶夹角大小和分蘖数目是水稻株型的重要指标, 与产量密切相关. BRs在控制水稻叶夹角大小和分蘖数目方面起着十分重要的作用. 例如, 2009年, 种康课题组和黎家课题组^[152]合作发现, 降低水稻*OsBAK1*的水平会引起叶片直立, 可增加种植密度, 具有提高产量的潜力. 薛红卫课题组^[168]发现, 水稻中特有的类受体蛋白ELT1表达升高会促进BR信号传导, 进而使水稻叶夹角增大、分蘖增多而株高降低. 王志勇课题组^[195]发现, BRs可通过*OsBZR1*在转录水平促进*OsIL11*的表达而抑制*OsIBH1*的表达, *OsIL11*还可与*OsIBH1*互作在蛋白水平影响其功能, 而且拟南芥中二者的同源基因也以类似的分子机制发挥功能. 储成才课题组^[174,175]发现, *DLT*在*OsGSK2*下游发挥功能, 其突变会导致水稻植株矮化而分蘖减少. 王永红与李永红与李家洋课题组^[196]发现, *OsGRAS19*参与BR信号途径, *Os-GRAS19*表达降低的材料, 株高降低、叶片直立、茎秆粗壮、机械强度增加, 产生直立穗表型.

(2) BRs调控棉纤维发育. 棉纤维是纺织工业中最重要的天然原料之一. BRs在棉纤维发育过程中起重要作用. 2007年, 裴炎课题组^[180]鉴定到了棉花中重要的BR合成酶基因*GhDET2*, 发现*GhDET2*在棉纤维起始和快速伸长阶段高水平表达, 降低*GhDET2*的表达或外源施加甾醇5 α 还原酶活性抑制剂均可以抑制棉纤维起始和伸长, 而在种皮中特异性表达*GhDET2*则可以增加棉纤维的数目和长度, 这些结果说明, BRs的生物合成对于棉纤维的正常发育至关重要. 李付广课题组和黎家课题组^[186]合作的研究结果也证明了这一观点: *PAG1*参与调控BRs的代谢失活, 其超表达导致陆地棉植株矮化、棉纤维缩短, 而外源施加有活性的BRs则可以恢复其生长及棉纤维长度. 这些研究成果为将来通过分子育种手段改良棉花株型和棉纤维品质提供了理论依据和技术支撑.

(3) BRs促进植物的抗逆性. 浙江大学喻景权课题组系统研究了BRs对黄瓜和番茄抗逆性的调控作用. 2009年, 他们发现, 外源喷施BR可以促进黄瓜中一些参与农药代谢失活的基因表达, 进而促进农药降解, 减少农药残留^[197]; 2011年, 他们发现, 用BR处理黄瓜叶片可增强其对光氧化胁迫的耐受性, 用BR处理花还可增强根对枯萎病的抗性, 进一步的研究发现, BR的处理促进了处理部位和未处理部位的H₂O₂含量及胁迫相关基因的表达^[198]; 2012年, 他们发现, 外源施加BR

还可促进黄瓜叶片质外体中H₂O₂的积累、提高还原型谷胱甘肽与氧化型谷胱甘肽的比率以及CO₂的同化^[199]. 喻景权课题组^[200~205]之后的研究发现, BRs也可以促进番茄中H₂O₂含量的增加和CO₂的同化, 进而促进番茄对氧化胁迫、冷胁迫、热胁迫等的响应.

(4) BRs的其他生物学功能. 2005年, 薛红卫课题组^[206]发现, BRs与生长素和磷脂酰肌醇信号互作, 共同调控拟南芥子叶维管的形态建成; 同年, 他们还发现, BRs还通过改变生长素的极性运输而调控植物的重力反应^[54]. 2012年, 华中农业大学张启发课题组^[207]发现, 水稻中受体激酶XIAO的突变导致整个植株体内BRs含量降低, 细胞分裂受到抑制, 最终使得植株矮小、叶片直立、结实率降低, 说明BRs的稳态对于正常的细胞分裂和器官大小是十分重要的. 最近, 中国科学院上海植物生理生态研究所刘宏涛课题组^[208]发现, UV-B的受体UVR8可以与非磷酸化状态的BES1和转录因子BIM1互作, 抑制它们的转录功能, 进而抑制相关生长发育基因的表达, 证明BR与UV-B信号途径协同调控植物的生长发育.

4 赤霉素

赤霉素是植物生长发育过程中必需的植物激素之一, 调控种子萌发、茎秆伸长、成花转变及花和果实的发育等过程. 早在20世纪30年代, 科学家就在藤仓赤霉(*Gibberella fujikuroi*)的次生代谢物中发现赤霉素, 随后被证实高等植物中也存在类似分子. 赤霉素是一类二萜化合物. 迄今为止, 已经有130多种赤霉素被鉴定出来, 其中GA₁, GA₃, GA₄和GA₇的生物活性最高^[209,210].

新中国成立初期, 中国植物科学家就开始对赤霉素进行研究. 1958年, 管和^[211]探究了赤霉素培养液对小麦生长的影响, 发现赤霉素培养液能够促进小麦种子萌发, 抑制根系生长. 中国科学院上海植物生理生态研究所罗士韦领导的植物激素研究室^[212~217]对赤霉素的生理作用和应用方面开展了大量工作. 在之后的几十年里, 中国科学家又探究了赤霉素对不同植物的生长影响^[218~220]. 随着分子生物学的发展, 科学家们开始研究植物的基因功能. 北京大学朱玉贤课题组^[221,222]在豌豆中克隆到一个钙离子转运体*PPF-1*. 他们对早

期长日照生长状态下的G2豌豆用GA₃处理后,发现PPF-1的表达量会明显增加。

4.1 赤霉素的合成、代谢及其调控

在高等植物中,赤霉素的合成主要分为3个阶段,分别在质体、内质网和细胞质中催化加工完成。在质体中,赤霉素前体牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(geranylgeranyl pyrophosphate, GGPP)被内根-古巴焦磷酸合成酶(copalyl diphosphate synthase, CPS)及内根-贝壳杉烯合成酶(kaurene synthase, KS)催化形成内根-贝壳杉烯。在内质网中,内根-贝壳杉烯则被内根-贝壳杉烯氧化酶(kaurene oxidase, KO)和内根-贝壳杉烯酸氧化酶(kaurenoic acid oxidase, KAO)催化加工成GA₁₂。在细胞质中,GA₁₂最终被GA3氧化酶(GA3ox)及GA20氧化酶(GA20ox)等催化成为具有较高生物活性的赤霉素GA₁, GA₄^[223]。

*d1*是玉米赤霉素合成缺陷型突变体,呈现出植株矮小、雌雄同花等表型。香港中文大学谭保才课题组^[224]发现, *d1*编码玉米中的GA3ox2。D1在体外可以催化GA₂₀形成GA₁和GA₃, GA₅形成GA₃以及GA₉形成GA₄。中国科学院上海植物生理生态研究所林鸿宣课题组与中国农业科学院徐建龙课题组^[225]合作对水稻QTLs的图位克隆,发现其中*GNP1*编码的GA3ox1同样催化了赤霉素的合成过程。河南大学宋纯鹏课题组^[226]发现,拟南芥中GAS2可以将GA₁₂催化成一种非典型的具有生物活性的赤霉素DHGA₁₂。

赤霉素与其他植物激素相似,过多或过少都将对植物的生长发育造成重大影响,因此赤霉素的合成受到植物体严格调控。李建雄课题组^[227]发现,水稻中GAMYBL2直接抑制CPS和GA3ox2的表达。油菜素甾醇通过抑制水稻miR159D,进而激活miR159D的靶基因GAMYBL2,抑制赤霉素的体内合成。华中农业大学赵毓课题组^[228]通过国际合作发现,SHB编码AP2/ERF类型转录因子,能直接促进KSI的表达。水稻突变体*shb*由于赤霉素合成减少,出现根尖分生区皮层细胞更短、更少的表型。种康课题组^[229]发现,水稻中驱动蛋白GDD1同样具有转录活性,GDD1能够直接抑制KO2的表达,缺失GDD1会导致水稻根、茎、穗和种子的缩短。复旦大学明凤课题组^[230]发现,水稻中NAC2同样抑制KO2的表达。NAC2通过调控赤霉素的合成,调节了水稻的株高以及开花时间。中国科学院微生物研

究所吴家和课题组与何朝族课题组^[231]发现,水稻中LOL1/bZIP58的复合体能促进KO2的表达。更多的赤霉素合成以及bZIP58介导的糊粉层的程序性细胞死亡,共同促进了水稻种子萌发。北京大学李毅课题组^[232]发现,水稻矮缩病毒的P2蛋白可以抑制KO2蛋白的活性,降低植物体赤霉素的合成。中国农业大学高俊平课题组^[233]发现,月季中脱落酸和乙烯诱导HBI的高表达,HBI能抑制GA20ox1的表达,从而抑制赤霉素的合成,加快月季的衰老。周道绣课题组^[234]发现,水稻中YAB1抑制GA20ox2的表达。激活赤霉素信号可以诱导YAB1的表达,而抑制赤霉素信号则降低YAB1的表达,暗示着YAB1参与了赤霉素信号的反馈调节。中国科学院植物研究所林荣呈课题组^[235]发现,拟南芥中RVE1和RVE2可以抑制GA20ox2的表达。储成才课题组^[236]发现,水稻中油菜素甾醇通过BZR1促进GA3ox2的表达。低浓度的油菜素甾醇可以激活GA3ox2的表达、促进赤霉素合成,而高浓度的油菜素甾醇可以激活GA2ox3的表达、促进赤霉素的代谢失活。此外,水稻中GSR, EATB, GD1, WRKY70, miR396D, 小麦中miR9678, 菊花中BBX24, 拟南芥中ABI4以及磷元素信号也能影响赤霉素的合成^[237~245]。

赤霉素的修饰失活同样对植物的生长发育非常重要^[246]。何祖华课题组^[247]发现,水稻中EUI编码细胞色素单加氧酶CYP741D1,能够氧化失活GA₄。此外,拟南芥中EUI的两个同源基因ELA1和ELA2也存在相似功能^[248]。中国科学院上海植物生理生态研究所李来庚课题组与袁隆平农业高科技股份有限公司杨远柱课题组^[249]合作发现,水稻SBI编码的GA2ox同样参与了催化赤霉素失活的过程。储成才课题组^[250]发现,水稻中HOX12促进EUI的表达。HOX12通过调节赤霉素的失活过程,调控了水稻花序的伸长。

4.2 赤霉素的信号转导及其调控的生物学过程

DELLA蛋白是赤霉素信号转导过程中的抑制子。赤霉素浓度较低时,DELLA蛋白会结合下游关键的调控因子,抑制赤霉素的信号转导。赤霉素可以被受体GID1感知结合,浓度较高时,赤霉素进入GID1的C端口袋结构后,GID1蛋白发生构象改变,N端延伸结构会盖住口袋结构,形成疏水表面。这个疏水表面会促进GID1/GA/DELLA复合体的形成,解除DELLA对下游关键的调控因子的抑制,从而调控各类生物学过

程^[251].

中国科学院遗传与发育生物学研究所傅向东课题组^[252]克隆了一个赤霉素信号传递途径的关键元件GRF4. DELLA蛋白与GRF4相互作用并抑制其活性, 赤霉素能通过促进DELLA蛋白降解, 进而增强GRF4蛋白活性, 实现植物叶片光合作用和根系氮肥吸收的协同调控, 从而维持植物生长及氮代谢平衡. 将优异等位基因*GRF4^{ngr2}*导入当前高产水稻和小麦品种后, 不仅提高其氮肥利用效率, 同时还可保持其优良的半矮化和高产特性, 使水稻和小麦在适当减少施氮肥条件下获得更高的产量.

中国科学院华南植物园侯兴亮课题组^[253]发现, 拟南芥中DELLA能抑制LEC1的蛋白功能, 赤霉素引发DELLA的降解, 从而释放LEC1, 促进生长素在胚胎中的积累, 调控拟南芥胚胎的后期发育过程. 该课题组还发现, 拟南芥中DELLA通过NF-YC3, NF-YC4和NF-YC9激活*ABI5*的表达, 调控拟南芥种子萌发过程^[254]. 北京大学陈浩东和邓兴旺课题组^[255]发现, 拟南芥中DELLA通过促进PIF3的降解, 抑制拟南芥下胚轴的伸长. 中国科技大学丁勇课题组^[256]发现, 拟南芥中DELLA和MLK1, MKL2竞争结合CCA1, 影响了CCA1对*DWF4*的激活, 调控拟南芥下胚轴的伸长. 香港中文大学何军贤课题组^[257]发现, DELLA与BZR1互作, 异位表达DELLA蛋白可以抑制BZR1的积累及转录活性, 调控植物根及下胚轴的发育. 北京大学安丰英课题组和郭红卫课题组^[258]发现, 拟南芥中DELLA通过结合EIN3和EIL1, 抑制*HLS1*的表达, 调节生长素在顶端弯钩的极性分布, 调控拟南芥顶端弯钩打开的过程. 林荣呈课题组^[259]发现, 拟南芥中DELLA可以抑制PKL, 而PKL可以协同PIF3和BZR1去抑制组蛋白H3K27me3对目标基因的三甲基化, 而DELLA可以抑制这一过程, 从而调控拟南芥的光形态建成. 李家洋课题组^[260]发现, DELLA通过抑制MOC1的降解, 调控水稻的分蘖数量. 上海师范大学黄继荣课题组^[261]在拟南芥中发现, DELLA通过结合MYB12, 增强其对黄酮醇合成基因的转录. 赤霉素可以通过促进DELLA降解, 抑制根部黄酮醇的合成, 促进拟南芥根的发育. 该课题组还发现拟南芥中DELLA能够解除SCL27对原叶绿素酸酯氧化还原酶(protochlorophyllide oxidoreductase, POR)的抑制作用, 调控拟南芥叶绿体的形成以及叶片的发育^[262]. 此外黄继荣课题组^[263]还发现, 拟南芥中DEL-

LA通过结合MYBL2和JAZ1, 促进MYB/bHLH/WD40复合体的形成, 激活拟南芥花青素的合成, 增加植物对逆境的适应能力. 清华大学谢道昕课题组^[264]发现, 拟南芥中DELLA和JAZ1协同抑制WD-Repeat/bHLH/MYB转录复合体, 调控拟南芥叶表皮毛发育. 中国科学院上海植物生理生态研究所陈晓亚课题组和南京农业大学张天真课题组^[265]合作发现, 棉花中DELLA能够抑制HOX3/HD1的转录调控功能, 从而抑制*RDL1*和*EXPA1*等细胞壁松弛基因的表达, 调控棉纤维伸长. 陈晓亚课题组^[266]还发现, 拟南芥中DELLA通过结合MYC2, 抑制其对*TPS21*和*TPS11*的表达调控, 调节拟南芥花序中倍半萜烯的合成. 中国科学院遗传与发育生物学研究所周奕华课题组^[267]发现, 水稻中DELLA能够抑制NACs激活*MYB61*的表达, 进而影响MYB61对*CESA*的转录调控, 调控水稻纤维素的合成过程. 中国科学院上海植物生理生态研究所王佳伟课题组^[268]发现, 拟南芥中DELLA抑制*SPL*的转录活性, 抑制其对*miR172*和*MADS box*基因的激活, 调控拟南芥成花转变过程. 余迪求课题组^[269-271]多项研究证据表明, 拟南芥中DELLA通过抑制CO, WRKY12, WRKY13及WRKY75, 调控拟南芥成花转变过程. 该课题组还发现, 拟南芥中DELLA通过抑制WRKY45, 降低*SAG12*, *SAG13*, *SAG113*及*SEN4*等衰老基因的表达, 调控拟南芥叶片衰老过程^[272].

DELLA蛋白的活性对其发挥功能十分重要. 薛红卫课题组^[273]发现, 水稻中*ELI*编码一种酪蛋白激酶, 可以磷酸化DELLA, 稳定DELLA的蛋白活性. 侯岁稳课题组^[274]发现, 拟南芥中*TOPP4*编码蛋白磷酸酶, 通过直接去磷酸化DELLA, 促进赤霉素诱导的DELLA降解. 何朝族课题组^[275]发现, 黄单胞杆菌效应因子XopDXcc8004与DELLA蛋白互作, 抑制赤霉素诱导的DELLA降解过程. 此外, 拟南芥中DET1也影响DELLA蛋白的体内积累^[276].

5 乙烯

气态植物激素乙烯是一种被人们熟知且已经被广泛应用于农业的小分子气体植物激素. 乙烯参与调节植物生长发育以及对环境胁迫等一系列生物学过程, 包括促进种子萌发、抑制植物根的伸长、促进植物根毛发育, 调控植物下胚轴伸长与顶端弯钩发育、促进

花和叶片的衰老脱落以及促进果实成熟并参与各种胁迫反应等. 我国学者通过研究乙烯利的生理作用, 极大地推动了乙烯的应用工作^[277-282]. 近年来, 中国科学家在乙烯信号转导及其功能研究方面取得了众多突破性进展.

5.1 乙烯合成与信号转导

乙烯的合成前体为甲硫氨酸, 甲硫氨酸在腺苷甲硫氨酸合成酶(*S*-adenosylmethionine, SAMS)、ACC合酶(*acyl*-CoA synthetase, ACS)及ACC氧化酶(*acyl*-CoA oxidase, ACO)的催化作用下逐步生成乙烯.

香港科技大学李宁课题组^[283,284]对乙烯合酶ACS基因家族进行了一系列卓有成效的研究. 他们发现, ACS基因的表达受到多种环境因素及发育时期的调控, 并证明Tyr152对番茄LeACS2的催化功能极其重要. 南开大学王宁宁课题组^[285]研究发现, AtACS7的N端可以对其自身进行翻译后修饰, 进而影响ACS的功能.

在乙烯生物合成的调控研究中, 乙烯反应因子(ethylene response factor, ERF)对于理解乙烯在植物中的作用机制十分重要. 黄荣峰课题组^[286]和沈阳农业大学王爱德课题组^[287]分别克隆了调控番茄和苹果乙烯合成的ERF转录因子并对其进行了功能研究. 黄荣峰课题组^[288]随后的研究发现, 脱落酸抑制乙烯生物合成的机制. 王爱德课题组^[289]则对茉莉素促进果实乙烯合成的分子机制进行了进一步研究. 郭红卫课题组^[290]发现, 吡嗪酰胺(pyrazinamide, PZA)能够通过抑制ACO的活性抑制拟南芥乙烯的合成.

拟南芥中共存在5个乙烯受体蛋白: ETR1, ERS1, ETR2, ERS2, EIN4. 它们具有一定功能冗余性, 是乙烯信号的负调控因子. 中国科学院遗传与发育生物学研究所陈受宜和张劲松课题组先后克隆了两个烟草乙烯受体NTHK1^[291]和NTHK2^[292], 为研究乙烯信号转导的复杂性以及植物体内乙烯的功能提供了新的线索. 他们发现, NtTCTP通过稳定NTHK1蛋白, 降低植物对乙烯的敏感性, 从而避免过量乙烯对植物正常生长发育的抑制^[293]. 随后, 他们又克隆了水稻乙烯受体ETR2, 并发现*etr2*的突变可以增强水稻中的乙烯活性^[294]. 中国科学院上海植物生理生态研究所文啟光课题组^[295-297]发现了独立于CTR1的乙烯受体信号输出机制, 并证实不同的乙烯受体蛋白之间存在协作.

郭红卫课题组建立了乙烯作用的蛋白降解模型,

提出了一条由EIN2, EIN5和EBF1/2非编码区共同组成的乙烯信号调控的新通路^[298]. 张劲松和陈受宜课题组^[299]发现, 水稻膜蛋白MHZ3通过和OsEIN2互作抑制OsEIN2的泛素化, 进而提高OsEIN2蛋白的稳定性.

5.2 乙烯调控植物生长发育

作为一种响应外界刺激的激素, 乙烯广泛地参与了对植物生长发育及生物和非生物胁迫的响应过程.

顶端弯钩是种子萌发过程中暗形态建成的一种标志性性状, 可以保护植物的生长点在出土过程中不受伤害. 郭红卫课题组^[300,301]对拟南芥种子萌发时茉莉酸、乙烯及光信号调控顶端弯钩形成的分子机制进行解析发现, EIN3和PIF通过激活HLS1诱导顶端弯钩的形成, 而MYC2则可以抑制顶端弯钩形成. 该课题组的另一项研究表明, EIN3/EIL1可以促进幼苗的绿化从而帮助植物抵抗光氧化胁迫^[302]. 北京大学钟上威和施慧课题组^[303]合作发现, 在拟南芥幼苗出土之前, EIN3与PIF3通过抑制LHC的表达抑制叶绿体的发育. 而在出土过程中, EIN3和EIL1可以促进幼苗出土生长^[304]. 中国农业大学毛同林课题组^[305]发现, 乙烯可以诱导微管重建, 进而诱导下胚轴伸长.

植物器官的生长和发育取决于生长刺激和抑制之间的微妙平衡. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所杨学勇课题组^[306]发现, 过高或过低剂量的乙烯都会对黄瓜果实细胞分裂产生严重的抑制, 而合适剂量的乙烯则可以促进细胞分裂, 调控黄瓜果实伸长. 乙烯还通过调节细胞伸展抑制植物器官的生长, 高俊平课题组^[307,308]对切花月季萨蔓莎的研究表明, 乙烯可以抑制花瓣远轴面表皮细胞的伸展, 从而使花器官变小. 李凝课题组^[309]通过对蛋白质修饰组学的研究, 揭示了乙烯通过调控ERF110的磷酸化来调控开花时间的机制.

植物的性别分化是植物学家长期以来感兴趣的问题之一, 乙烯是决定性别的关键因素. 北京大学白书农和许智宏课题组的工作表明, 乙烯通过诱导雄蕊的细胞凋亡来促进雌花发育^[310], 而核酸酶基因CsCaN可能参与了对该过程的调控^[311]. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所黄三文课题组^[312]发现, CsWIP1通过抑制乙烯的合成抑制黄瓜雄花发育. 杨仲南课题组^[313]认为, *ebf1 ebf2*突变使得EIN3在珠孔区的过度积累是雌配子

发育异常的主要原因。

朱玉贤课题组^[314]发现, 在棉纤维形成过程中, 长链脂肪酸可以有效激活*ACO*表达并诱导乙烯合成, 而乙烯合成抑制剂可以抑制长链脂肪酸诱导的棉花纤维细胞伸长, 说明长链脂肪酸通过诱导乙烯合成促进棉花纤维发育和细胞伸长。

清华大学刘栋课题组^[315]发现, 乙烯受体*ERS1*突变会导致拟南芥根毛增多。进一步研究证明, 低磷可以显著增加*EIN3*蛋白在细胞核内的积累, 进而激活根毛发育相关基因表达, 诱导根毛发育。随后, 郭红卫课题组^[316]发现, *EIN3*与根毛发育的正调控因子*RHD6*共同激活根毛长度调控基因*RSL4*的表达, 进而促进根毛的伸长。陕西师范大学贺军民课题组^[317]发现, 乙烯通过诱导*NADPH*氧化酶产生 H_2O_2 , 进而诱导气孔关闭。

5.3 乙烯调控果实成熟、叶片衰老与物质代谢

植物的衰老过程受多种内源与环境信号精确调节。作为公认的衰老促进因子, 乙烯参与果实成熟、花与叶片衰老等多个生物学过程的调控。

*MADS-box*转录因子*RIN*是番茄果实成熟的正调控因子。中国科学院植物研究所田世平课题组^[318]发现, *RIN*能够直接调控乙烯合成基因的表达, 进而调控果实中的乙烯合成。中国农业大学朱本忠课题组^[319]报道了*rin*突变体中*RIN-MC*融合蛋白影响果实成熟的机理。四川大学刘明春课题组^[320]发现, 番茄*SIEBF3*通过降解*EIL*减弱番茄对乙烯的敏感性并延迟果实成熟。华中农业大学程运江课题组^[321]通过比较柑橘、番茄和葡萄的基因表达模式, 揭示了柑橘特有的非呼吸跃变特征受到乙烯和*ABA*的共同调控。

果实的成熟通常伴随着色素积累和叶绿素降解。中国农业大学韩振海课题组^[322]发现, *ERF17*编码区的变异会影响苹果果实成熟时叶绿素的降解过程。同一时期, 山东农业大学郝玉金课题组^[323]发现, 乙烯处理不仅可以诱导苹果褪绿, 同时还可以激活*MdMYB1*的表达进而诱导苹果果皮中花青素的积累。浙江大学陈昆松课题组^[324]的研究表明, 草莓乙烯响应因子*FaERF#9*可以通过激活呋喃酮氧化还原酶表达调控草莓芳香物质的合成。

叶绿素降解导致的叶片失绿是植物衰老的主要特征。复旦大学蒯本科课题组^[325]和郭红卫课题组^[326]分

别发现, *EIN3*通过直接激活*NYE1*, *NYC1*和*PAO*的表达诱导叶绿素降解, 而*ein3 ein1*双突变体则可以延迟衰老。王宁宁课题组^[327]报道了一个富含亮氨酸重复的蛋白激酶*SARK*, 该蛋白通过诱导生长素和乙烯信号催化叶片衰老。随后, 种康课题组^[328]发现, 水稻中*OsFBK12*可以通过降解*OsSAMS1*降低水稻叶片中的乙烯含量, 进而延缓叶片衰老。

此外, 乙烯也参与调控授粉引发的花器官衰老与脱落。台湾中兴大学杨长贤课题组^[329]揭示了花朵中的*MADS-box*转录因子*FYF*(FOREVER YOUNG FLOWER)抑制花瓣脱落的作用机制。高俊平课题组^[330]在月季中发现, *AP2/ERF*转录因子*RhERF1*和*RhERF4*的下调表达可以加速花瓣脱落。

5.4 乙烯调控植物抗性

除了调控发育外, 乙烯还广泛参与了植物对机械损伤、干旱、高盐、病原菌侵染等一系列胁迫的抗性反应。

南京农业大学董汉松课题组^[331]证明, 乙烯信号途径可控制诱激因子*Harpin*蛋白介导的植物生长和抗虫害反应。中国科学院遗传与发育生物学研究所周俭民课题组^[332]首次报道了*EIN3*和*EIL1*在*PTI*防线中所发挥的精细调控作用。随后, 秦跟基课题组^[333]和中国农业科学院作物研究所周美亮课题组^[334]发现, 乙烯可以调控植物对腐生型病原菌的抗性。中国农业科学院作物所关荣霞课题组^[335]对乙烯在抵抗细菌性病害中的功能进行了研究, 发现乙烯在植物细菌抗性方面具有正调控作用。

*AP2/ERF*基因通常在生物和非生物胁迫中发挥作用。台湾“中央研究院”施明德课题组^[336]的研究表明, 低氧可诱导拟南芥幼苗中乙烯的产生, 乙烯则通过激活*AtERF732/HRE1*调控增强植物对低氧的抗性。华中农业大学熊立仲课题组^[337]在水稻中发现, *OsETOL1*通过调控乙烯合成及能量代谢调控植物对干旱和洪涝的抗性。中国科学院武汉植物园辛海平课题组^[338]发现, 在乙烯介导的耐低温过程中, 乙烯通过*VaERF092*激活*WRKY33*, 进而提高葡萄的耐低温能力。植物在磷缺乏环境下主要通过*MYB*转录因子*PHR1*进行适应性生长变化来增强磷的获取和利用。中国农业科学院作物科学研究所王海洋课题组^[339]报道了*PHR1*响应环境信号启动磷缺乏反应的分子机理, 为培育磷高效利用

作物新品种提供了理论依据。

张劲松课题组^[340]对乙烯参与植物耐盐信号转导的过程进行研究发现, 乙烯受体的超表达以及乙烯信号转导的关键组分EIN2的突变使得拟南芥对盐胁迫更加敏感。随后, 黄荣峰课题组^[341]对乙烯在盐胁迫中作用机制的研究表明, EIN3可以通过激活ESE1的表达提高盐胁迫基因的转录水平, 进而增强植物对盐的耐受性。郭红卫课题组^[342]对乙烯处理后的拟南芥植株进行转录组分析发现, 大量盐诱导基因的表达上调, 且依赖于EIN3/EIL1蛋白。毛同林课题组^[343]从微管重建的角度解析了乙烯提高植物耐盐的机制。黄荣峰课题组^[344]对盐胁迫抑制种子萌发的分子机制进行研究发现, 乙烯处理能促使COP1正确定位到细胞核中, 维持种子正常萌发, 而盐胁迫则与乙烯拮抗调节COP1蛋白在细胞中的定位。中国科学院植物研究所刘永秀课题组^[345]发现, 乙烯受体ETR1突变会导致种子休眠。

5.5 乙烯与其他激素协同调控植物发育与抗性

作为固定生长的生物, 植物的生长发育广泛受到各种环境因子的影响。植物需要充分整合外源环境和内源的激素来随时调控植物的生长发育以适应环境的变化。乙烯也广泛参与了与多种植物激素协同调控植物的发育与抗性。

茉莉素和乙烯可以协同调控植物的生长发育以及对病原菌的抵抗, 如拮抗调控顶端弯钩形成以及对腐生型病原菌和咀嚼式昆虫抗性等。郭红卫课题组^[346]发现, EIN3和EIL1能够与茉莉素共同调控根的发育以及植物对病原菌的抗性。谢道听课题组^[347]发现, 茉莉素信号通路关键转录因子MYC2与EIN3互作拮抗调控顶端弯钩形成以及对腐生型病原菌和咀嚼式昆虫抗性。

生长素和乙烯协同调控植物根的生长。乙烯促进生长素的合成与运输, 生长素受体TIR1/AFB2感受到生长素后, 通过转录因子ARF调控下游基因的表达。张劲松和陈受宜课题组^[102]鉴定到了一个位于TIR1/AFB2下游特异调控根部乙烯反应的新因子MHZ2/SOR1, 并解析了SOR1参与生长素介导乙烯反应的信号转导机制。随后, 向成斌课题组^[103]揭示了乙烯通过PIN2介导的生长素向基运输抑制主根伸长。

张劲松课题组根据水稻黄化苗的乙烯反应特性建立了一个快速高效的突变体筛选体系, 并利用该体系分离鉴定了一系列水稻乙烯反应突变体(*mhz*)。其中,

*MHZ4*编码OsABA4蛋白, 参与调控脱落酸(ABA)合成。*mhz4*突变造成ABA缺失进而导致乙烯反应异常^[348]。*MHZ5*编码类胡萝卜素异构酶, 其突变会导致独脚金内酯与ABA缺失及乙烯合成的增加, 最终影响根的生长^[349]。

大量生理学实验证明, 乙烯和赤霉素参与植株节间伸长的过程。武汉大学冯钰琦课题组^[238]的研究表明, AP2/ERF转录因子OsEATB介导的乙烯和GA间的相互作用可能是水稻节间伸长差异的基础。乙烯负调控*OsEATB*的表达, 而*OsEATB*在节间伸长过程中通过下调GA生物合成基因贝壳杉烯合酶A的表达降低内源GA的水平, 从而抑制乙烯诱导的GA响应。

6 脱落酸(ABA)

脱落酸是一种具有倍半萜结构的植物激素, 在植物生长发育过程(特别是种子休眠、萌发以及萌发后生长等)中具有重要作用, 并调控植物对环境胁迫的响应。近年来, 我国科学家在ABA领域的研究也取得一系列突破性进展。

6.1 ABA合成与信号感知

台湾“中央研究院”Wan-Hsing Cheng课题组^[350]发现了一个编码短链脱氢酶的基因*ABA2*, 该基因通过对胁迫反应的原初代谢进行精细调节正向调节ABA的合成。熊立仲课题组^[351]在水稻中花11的T-DNA插入突变体库中筛选到一个对干旱极为敏感的突变体*dsm2*。*DSM2*编码一个β-胡萝卜素羟化酶(β-carotene hydroxylase, BCH), 与ABA合成前体玉米黄素生物合成相关。重庆大学王贵学课题组^[352]报道了水稻OsDET1能与OsDDB1和OsCOP10互作形成复合体, 调控ABA受体OsPYL5在植物体内的降解。此外, OsDET1可能参与调控ABA的生物合成。ABA稳态的维持取决于其合成与降解间的平衡。四川大学杨毅课题组^[353]发现, 拟南芥UDP葡萄糖基转移酶通过催化脱落酸的糖基化来维持脱落酸的稳态。

中国农业大学张大鹏课题组^[354]从蚕豆(*Vicia faba*)叶片中分离纯化了ABA特异性结合蛋白ABAR。*ABAR*编码一个定位于质体内的参与催化叶绿素合成和质体-核信号转导的蛋白CHLH, 其化学性质是镁螯合酶H亚基, ChlH/ABAR可作为受体蛋白正调控拟南

芥ABA信号^[355]。人工合成的种子萌发抑制剂pyrabactin是一种选择性的ABA信号应答拮抗剂,可特异性地激活拟南芥一类胞质内ABA受体蛋白PYR1。清华大学颜宁课题组^[356]解析了ABA受体PYL蛋白的结构,确证了PYL的受体功能。之后该课题组系统地研究了拟南芥中14个序列比较保守的PYL蛋白的生化特征,发现不同PYL蛋白抑制下游4个不同PP2C具有显著的特异性,为理解PYL家族的冗余性提供了重要的分子基础^[357]。

中国科学院上海植物生理生态研究所赵杨与朱健康课题组^[358]合作在拟南芥中鉴定了ABA受体的广谱拮抗化合物AA1。该化合物可直接进入PYL2受体结合配体(即ABA)的口袋中,竞争性地结合受体,从而阻断ABA信号传递。

关于ABA受体的调控机制也备受关注。中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗课题组^[359]揭示了ABA受体通过非26S蛋白酶体进行降解的新途径。发现E2-like蛋白VPS23A作为ESCRT-I复合体的重要成分既识别非泛素化ABA受体PYR1/PYLs,也识别其K63位连接的泛素分子链,可通过囊泡介导的内吞作用调控PYR1/PYLs的亚细胞定位和蛋白的稳定性。薛红卫课题组^[360]发现,拟南芥中植物特有的酪蛋白激酶AELs磷酸化ABA受体蛋白PYR/PYLs并促进其蛋白降解,进而抑制ABA的信号传递。

6.2 ABA的信号转导

细胞质ABA受体PYR/PYLs/RCARs在静息状态下以二聚体形式存在,当与ABA结合后则以单体形式与磷酸酶PP2Cs结合,通过抑制PP2Cs,从而解除PP2Cs对蛋白激酶SnRK2s的抑制作用,磷酸化ABI5及RAV1等转录因子,激活下游ABA响应基因。

王学路课题组^[361]发现,蛋白激酶BIN2作用于ABA受体下游,直接磷酸化ABA途径中重要组分SnRK2.2, SnRK2.3以及下游的转录因子ABF2,进而调控ABA信号通路。中国农业大学武维华课题组^[362]发现,拟南芥SnRK2.2, SnRK2.3和SnRK2.6磷酸化转录因子RAV1,促使RAV1结合在ABI3, ABI4和ABI5启动子上抑制其转录,进而在种子萌发和幼苗早期发育中负调控ABA信号转导。朱健康课题组^[363]发现,ABA诱导的NO能够通过失活SnRK2.6,对ABA信号进行负反馈调控。该课题组以SnRK2.6为诱饵进行酵母双杂交

筛选,发现TOPP1及其调节蛋白AtI-2可与SnRK2和PYLs互作。TOPP1能抑制SnRK2激酶活性,并且AtI-2可增强该抑制作用^[364]。

中国科学院遗传与发育生物学研究所李霞课题组^[365]发现,拟南芥HAB1基因编码一个PP2C磷酸酶,HAB1通过可变剪接差异性调控ABA介导的种子萌发和萌发后发育阻滞过程。巩志忠课题组^[366]及其合作单位发现了调控ABA信号通路的新的负调控基因EAR1。EAR1蛋白可以通过结合PP2C蛋白的N末端,增强PP2C的磷酸酶活性。

ABAR/CHLH是叶绿体膜上的ABA受体,其C-端和N-端暴露在细胞质中。张大鹏课题组利用新建立的ABA亲和层析法证明,ABAR/CHLH的C-末端片段能够特异结合ABA,是ABA信号转导的核心部位;而N-末端片段则不能结合ABA,但对该受体的功能也是需要的^[367];ABAR与ABA信号分子的结合,可以刺激AD1A(WRKY40)出核,促进ABAR与AD1A的相互作用,进而阻遏AD1A的表达,解除AD1A对ABA响应基因转录的抑制^[368]。张大鹏课题组还发现,CPK4和CPK11可使ABF1与ABF4磷酸化,这两个激酶作为重要的正调控因子参与了CDPK/Ca²⁺介导的ABA信号途径^[369];CPK12以负调控的方式参与调节种子萌发和萌发后发育过程中的ABA信号途径^[370]。

泛素化修饰和SUMO化修饰在ABA信号转导途径中发挥重要作用。谢旗课题组^[371]发现,E3连接酶SDIR1位于ABI5, ABF3和ABF4的上游,是ABA信号转导中的正调控因子。进一步研究发现,SDIR1通过影响其底物SDIRIP1的稳定性,选择性地调控下游转录因子ABI5的表达,进而调控ABA介导的种子萌发和盐胁迫应答^[372]。北京大学安成才课题组^[373]与国外科学家合作发现,E3连接酶RGLG5和RGLG1通过调控PP2C蛋白降解来解除PP2C对ABA信号传递的阻断,激活ABA信号通路。李霞课题组^[374]发现,AtPP2-B11是SCF E3泛素连接酶复合体的组分,其能够与SnRK2.3直接互作并降解SnRK2.3,负调控植物对ABA的响应。李传友课题组发现,拟南芥泛素连接酶RHA2a作为ABA信号途径中新的正向调控因子在ABA调节种子萌发和早期幼苗生长中发挥重要作用^[375],并且最接近的同源基因RHA2b与RHA2a可能在调节ABA反应中具有冗余但又可区分的功能^[376]。河南大学郑远课题组^[377]发现,RHA2b促进MYB30降解,从

而影响ABA信号转导. SUMO化和泛素化在ABA反应中起拮抗作用, 通过作用于相同的氨基酸残基来调控MYB30的稳定性, 从而影响ABA信号途径.

巩志忠课题组^[378]通过基于ABA抑制拟南芥幼苗生长和种子萌发的分析, 筛选得到了ABA敏感突变体*abo4-1*. *ABO4*编码DNA聚合酶 ϵ 的催化亚基, 参与DNA的复制、损伤修复和重组等过程. 该课题组还筛选到两个ABA超敏感突变体: *elp2*和*elp6*. *ELP2*和*ELP6*分别编码酵母延伸因子亚基ELP2和ELP6的直系同源蛋白. 对突变体基因表达分析结果显示延伸因子在调节植物对ABA的响应、抗氧化胁迫和花色素苷生物合成中起关键性作用^[379].

6.3 ABA调控非生物胁迫

薛红卫课题组^[380]报道了水稻中转录因子ABL1通过直接调节一系列包含ABA响应元件(ABA-responsive element, ABRE)的WRKY家族基因来调控植物的逆境反应. 南京农业大学蒋明义与香港浸会大学张建华课题组^[381]发现, 玉米中46 kD的MAPK参与了ABA诱导的植物抗氧化防御反应. 随后, 张建华课题组^[382]提出, 拟南芥AtMKK1-AtMPK6是ABA诱导H₂O₂生成信号转导途径中的关键组分. 南京农业大学章文华^[383]和国外课题组合作发现, 磷脂酶D α 1及其脂质产物磷脂酸(phosphatidic acid, PA)在ABA诱导拟南芥保卫细胞产生活性氧中的作用, 表明PA是连接保卫细胞ABA信号网络中不同成分的中枢脂质信号分子.

干旱会诱导植物体内ABA的累积, 进而关闭气孔并减少水分蒸腾. 南京农业大学沈文飏课题组^[384]提出ABA信号参与调控植物中氢气诱导保卫细胞气孔关闭过程. 薛勇彪课题组^[385]发现, 在ABA信号转导途径中F-box蛋白DOR可以抑制干旱胁迫下ABA诱导的气孔关闭. 熊立仲课题组^[386]研究发现, 水稻*OsbZIP46*通过调控抗性相关基因的表达来影响植物对干旱的抗性, 但其抗旱功能受到自身含有的D结构域的强烈抑制. 深入研究发现, MODD(mediator of *OsbZIP46* deactivation and degradation)与D结构域结合后可以进一步招募不同的蛋白来分别调控染色质修饰和蛋白泛素化, 从而实现对*OsbZIP46*的活性和蛋白稳定性的双重抑制^[387].

朱健康和赵杨课题组^[388]在拟南芥中利用CRISPR/Cas9(clustered regularly interspaced short pa-

lindromic repeats/CRISPR-associated protein 9)基因编辑技术构建了ABA受体PYL家族十二重和十四重突变体, 发现PYL介导的ABA信号转导是植物正常生长发育和非生物胁迫响应所必需的, 并发现PYL抑制渗透胁迫激活的SnRK2, 揭示了PYL介导的ABA信号途径拮抗非ABA途径的渗透胁迫应答.

6.4 ABA调控种子休眠、萌发和幼苗早期发育

宋纯鹏课题组^[389]发现, 拟南芥类受体激酶PERK4受ABA和钙离子激活, 通过干扰钙离子稳态抑制根细胞的伸长. 中国农业大学郭岩课题组^[390]发现, SIZ1可能通过SUMO化ABI5和R2R3类MYB转录因子MYB30来调节种子萌发过程中的ABA信号通路. 香港大学Chye Mee-Len课题组^[391]发现, 当ACBP1结合到磷脂酸及磷脂酰胆碱上时, 可能促进PLD α 1的作用参与ABA介导的种子萌发及幼苗发育过程. 吴燕课题组^[392]发现, 调控植物小G蛋白ROPs活性的调控因子RopGEF2蛋白可能在ABA抑制种子萌发和萌发后生长中发挥负作用. 复旦大学刘建祥课题组^[393]发现, 膜结合转录因子肽酶S2P通过活化膜结合转录因子bZIP17, 调控ABA信号途径中负调控因子的表达, 在ABA介导的种子萌发中起作用. 中国农业大学陈益芳课题组^[394]发现, 转录因子WRKY6通过直接结合关键下游靶基因RAV1的启动子抑制其表达, 进而调控ABA介导的种子萌发和早期幼苗的生长过程. 中国科技大学向成斌课题组^[395]发现, 在种子萌发调控中, MADS box转录因子AGL21作用于ABA信号途径转录因子ABI1/2的下游和ABI5的上游. 余迪求和胡彦如课题组^[396]发现, VQ家族蛋白成员VQ18和VQ26作为ABI5转录因子的抑制子负调控ABA信号转导, 进而促进种子萌发. 朱健康课题组^[397]发现, ABA受体基因突变可以促进水稻生长和提高水稻产量. 储成才课题组^[398]发现, 水稻异淀粉酶ISA1的突变导致胚乳中小分子糖的积累, 从而抑制ABA信号通路中两个重要转录因子OsABI3和OsABI5的表达, 导致了穗发芽表型, 揭示了胚乳中的糖信号分子通过影响ABA信号传导来调节种子休眠和萌发的重要作用.

6.5 ABA调控果实发育

北京农学院沈元月课题组^[399]的研究表明, ABA可以作为促进草莓果实成熟的信号分子, 而ABA可能的

受体FaCHLH/ABAR则作为促进因子参与这一过程。中国农业大学冷平课题组^[400]发现,在果实成熟过程中ABA通过下调细胞壁水解酶基因的表达进而影响细胞壁代谢。该课题组还从番茄中克隆了3个葡糖基转移酶(*UGT*)基因。在SIUGT75C1基因沉默的番茄果实中,果实成熟进程受阻,ABA含量增加同时促进乙烯的释放^[401]。中国科学院上海植物生理生态研究所肖晗课题组^[402]发现,番茄转录因子SlZFP2在果实发育过程中参与ABA的生物合成,是果实发育过程中精细调控ABA生物合成的抑制子。

6.6 ABA调控叶片衰老

储成才课题组^[403]发现了ABA介导植物衰老信号通路的重要成分OsNAP。OsNAP受到ABA的特异性诱导,通过直接调控叶绿素降解、营养再转运及其他衰老相关基因的表达调控叶片的衰老进程。朱健康课题组^[404]发现,ABA受体PYL9和下游复合体PP2C/SnRK2共同传递ABA诱导的衰老信号,通过对下游转录因子ABFs和RAV1的磷酸化激活促进衰老相关基因的表达。张一婧课题组^[405]揭示了PRC2核心催化酶CLF和SWN冗余介导的H3K27me3修饰与ABA相关转录因子共同调控ABA诱导衰老基因的表达,PRC2介导的H3K27me3修饰能够有效缓冲ABA诱导的植物凋亡,使植物对逆境胁迫做出迅速而适度的反应。

6.7 ABA与其他激素的协同/拮抗作用

谢旗课题组^[244]发现,ABI4通过介导GA与ABA合成的平衡来调控初级种子休眠,负调控子叶变绿。万建民课题组^[406]发现,SnRK2-APC/CTE调控模块介导了GA和ABA信号通路的对抗作用。

在植物生长发育过程中,乙烯和ABA既协同作用,又相互拮抗。张劲松课题组和陈受宜课题组^[349]合作发现,类胡萝卜素异构酶MHZ5在根中介导的ABA途径作用于乙烯信号途径的下游来抑制根的生长;而在胚芽鞘中,MHZ5介导的ABA途径作用于乙烯信号途径的上游,且通过抑制乙烯信号传递来调控胚芽鞘的生长。

6.8 ABA调控气孔运动

水生植物登陆后,产生了一系列重要的形态改变以适应陆地生活,其中包括ABA信号调控的气孔开关。

浙江大学陈仲华课题组^[407]通过对ABA信号途径中关键蛋白的演化进行分析发现,在两种水生蕨类中存在ABA信号途径的同源蛋白家族,但并未形成完整的信号通路,陆生蕨类中则存在一系列ABA响应基因,编码ABA合成、转运及信号传递等一系列关键功能蛋白。该研究从分子生物学和生理学角度证实了在蕨类中已出现ABA调控气孔开合的机制,为水生植物登陆后的适应性演化提供了新证据。

7 茉莉素

茉莉酸及其衍生物统称为茉莉素(JA),是植物体内一类重要的脂质激素。茉莉素作为抗性激素在植物抵抗生物胁迫和非生物胁迫过程中发挥重要作用;同时,茉莉素作为重要的植物生长发育调节物,也参与调节植物生长发育的诸多过程。中国科学家在茉莉素的信号转导和功能研究等领域均进行了广泛研究,并取得了一系列重要进展。

7.1 茉莉素的生物合成及信号感知

茉莉素的生物合成经历了依次发生于叶绿体-过氧化物酶体-细胞质中的多步催化过程。李传友课题组^[408]利用番茄系统地解析系统素/茉莉素介导的免疫反应信号转导途径,发现茉莉素合成途径的限速酶*Spr8/TomLoxD*过表达特异地增强了植物的免疫性而对生长发育无明显不良影响,表明植物存在一种平衡生长发育与防御反应的分子机制。

受伤反应能够诱导植物细胞的膜电位变化,进而快速激活茉莉素的合成。谢道昕课题组^[409]发现,VQ家族蛋白JAV1是连接离子通道状态/细胞膜电位的变化和细胞内茉莉素合成的关键分子。研究表明,当植物处于正常生长状态时,JAV1-JAZ8-WRKY51复合体(JJW复合体)结合并抑制茉莉素合成基因的表达,维持植物体内茉莉素含量处于较低水平;而当植物受到昆虫取食等损伤后,JJW复合体解体,解除了对茉莉素合成的抑制,导致茉莉素能够在损伤后迅速大量合成。

在拟南芥中,(+)-7-iso-JA-L-Ile是最早被鉴定的植物内源性茉莉素的活性形式。谢道昕课题组^[410]发现,(+)-7-iso-JA-Leu,(+)-7-iso-JA-Val,(+)-7-iso-JA-Met和(+)-7-iso-JA-Ala也是植物体内茉莉素活性小分子。中国农业大学刘培课题组^[411]对这些活性小分子如何转

运进行了研究,发现拟南芥茉莉素转运蛋白AtJAT1/AtABCG16通过调节茉莉素在细胞质中的输出以及细胞核内的输入,进而控制茉莉素核内外的浓度差。

茉莉酸受体COI1的克隆揭开了茉莉素信号转导研究的序幕。谢道昕课题组^[412]研究证明, F-box蛋白COI1是茉莉素的受体。随后,该课题组发现, COI1在感知活性JA-Ile分子的过程中,先形成COI1-JA-Ile复合体,而后招募JAZ(jasmonate ZIM-domain)形成COI1-JA-Ile-JAZ三元复合体以进行进一步的信号转导^[413]。此外,谢道昕课题组^[414]还对受体COI1蛋白稳定性进行了研究,研究表明, SCF^{COI1}复合体的完整性对维持COI1蛋白的稳定性至关重要。

7.2 茉莉素调控生物胁迫引起的植物抗性

植物面临着生物和非生物胁迫的侵害,为了应对这些伤害,植物细胞进行一系列的转录重编程,使植物获得最佳的抵抗能力。安成才课题组^[415]还鉴定到2个RING类型的泛素连接酶(RGLG3和RGLG4)能够促进JA介导的植物对病原物和创伤的易感性。李传友课题组发现, MYC2在茉莉素介导的植物免疫中具有重要作用,是茉莉素信号通路中高层级的转录调控元件^[416],磷酸化依赖的蛋白降解是MYC2发挥转录调控功能的前提^[417]。李传友课题组筛选获得了一系列拟南芥Bestatin不敏感突变体(*ber*)^[418],其中BER6编码的转录中介体亚基MED25一方面通过直接与COI1及MYC2互作,将COI1招募至MYC2靶基因启动子区域,另一方面MED25通过招募Pol II,并与组蛋白乙酰转移酶HAC1直接互作,调节MYC2靶基因启动子区H3K9乙酰化水平,调控茉莉酸响应基因的表达^[419,420]。

与转录激活同样重要的是,当侵害结束,植物细胞又必须有效地抑制免疫反应以减少防御反应给其自身带来的损耗。李传友课题组^[421]研究表明, MED25-MYC2功能复合体与受其调控的转录因子MTB1-3形成一个精美的负反馈调控回路,实现茉莉酸信号的终止。郭红卫课题组^[346]发现, JAZ蛋白通过与EIN3/EIL1直接互作,抑制其下游基因的表达。在此过程中, HDA6在JAZ发挥抑制功能过程中发挥重要作用。

虫害是全球范围内农作物产量和质量的一个主要限制因子。陈晓亚课题组^[422]研究发现,植物对茉莉素的响应及昆虫的抗性受植物年龄的影响。随着植株的成熟,茉莉素介导的防御反应随之降低,但是,抗虫成

分(如芥子糖苷)的含量不断上升,抵消了茉莉素反应降低的影响,提高了拟南芥的抗虫性。一般来说,提高寄主植物抗性是控制害虫的重要策略。褐飞虱是一种威胁全球水稻生产的首要害虫。武汉大学何光存、陈荣智与张启发课题组^[423,424]成功克隆了褐飞虱抗性基因BPH9及BPH6,通过调控SA和JA信号途径,对褐飞虱有排趋性、抗生性,抑制其取食。此外,台湾大学叶开温课题组^[425,426]发现, JA介导的损伤响应信号途径中IbNAC1通过提高储藏蛋白的含量,增强对斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)的抗性;并且还发现,转录激活因子IbbHLH3和转录抑制因子IbbHLH4分别与IbNAC1的转录激活和抑制有关。张献龙课题组^[427]发现,铜蓝氧化酶蛋白家族成员漆酶GhLac1参与了木质素单体以及茉莉酸的生物合成,从而为抵御黄萎病、棉铃虫的侵染建立了更强的物理屏障。

腐生型病原菌会导致许多毁灭性的植物病害,但人们对这些疾病防御反应的理解较为有限。谢道昕课题组鉴定了茉莉素调控植物防御的负向调控因子JAV1,其突变体对灰霉菌和甜菜夜蛾的抗性强于野生型。研究表明,当植物受到病原菌侵袭时,植物通过降解JAV1激活下游防御基因的表达^[428]。同时,该课题组还发现, bHLH IIIId亚家族的转录因子(bHLH3, bHLH13, bHLH14和bHLH17)作为转录抑制因子在对灰霉菌的抗性中起负调控作用^[429]。此外,余迪求课题组^[430]发现, WRKY57与WRKY33竞争性地与VQ蛋白SIB1和SIB2互作,从而在一定程度上阻断茉莉酸信号并削弱WRKY33对灰霉菌的抗性。

稻瘟病是水稻的重要病害之一,王石平课题组^[431,432]发现, WRKY42-WRKY13-WRKY45-2调节模块在调控水稻对稻瘟病菌抗性中发挥重要作用,在此过程中伴随有茉莉酸含量的变化。另外,王石平课题组^[433]另一项工作发现,过表达C3H12可以提高水稻对Xoo(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo)的抗性,并伴随JA的积累和JA诱导基因的表达。

茉莉素对其他一些植物病害也有一定的防御作用。浙江省农业科学院陈建平课题组^[434]发现,在水稻叶片上外源施加MeJA的植株表现为对水稻黑条矮缩病毒(rice black-streaked dwarf virus, RBSDV)抗病。何祖华课题组和浙江大学姜永根课题组^[435]发现,脂氢过氧化物裂解酶OsHPL3通过影响茉莉素、绿叶挥发性物质(green leaf volatiles, GLVs)的含量来调控水稻防

御特异性。

相对于茉莉素在调控植物抗性反应中的重要作用, 昆虫、细菌、真菌、病毒等病原生物也进化出多种策略来操控茉莉素途径, 通过激活或抑制JA途径, 促进自身的侵染。谢道昕课题组^[436]发现, 依靠蚜虫传播的黄瓜花叶病毒编码的2b蛋白通过调控JAZ的稳定性, 从而抑制JA途径, 增强植物对病毒传播媒介蚜虫的吸引力。中国科学院微生物研究所叶健课题组^[437]发现, 番茄黄曲叶病毒编码的 β C1蛋白通过干扰MYC2同源二聚体的形成, 破坏JA介导的防御反应, 使得烟粉虱更偏好选择被双生病毒感染的植物。此外, 浙江大学王晓伟课题组^[438]发现, 番茄黄化卷叶病毒病编码的C2蛋白能够干扰植物的泛素化系统, 抑制JA抗虫信号通路, 因而有利于烟粉虱的存活。张献龙课题组^[439]发现, 黄萎病菌通过调控GhOPR3的稳定性, 从而限制JA的生物合成, 降低了植物对黄萎病的抗性。

一些细菌通过合成茉莉素类似物激活茉莉素途径, 以利于其侵染。李传友课题组^[440]发现, 番茄中存在两个高度同源的NAC类转录因子: LeJA2和LeJA2L。番茄利用LeJA2的功能关闭气孔防御病原菌入侵; 而病原菌则“绑架”了LeJA2L的功能使关闭的气孔重新张开。另外, 一些细菌利用自身分泌的效应蛋白激活JA途径达到其侵害的目的。周俭民课题组^[441,442]发现, 丁香假单胞菌效应蛋白AvrB一方面可通过与MPK4及分子伴侣HSP90/RAR1互作, 促进MPK4磷酸化; 另一方面, 通过与RIN4互作, 正调AHA1的活性, 促进COI1与JAZ的互作, 进而增强茉莉酸信号通路, 达到其侵害的目的。

一些病毒/病原菌利用miRNA途径通过调控JA途径达到其致病的目的。武汉大学吴建国课题组^[443]发现, 水稻矮化病毒诱导的miRNA319通过抑制JA反应促进病毒感染。南京农业大学赵弘巍课题组^[444]发现, 稻瘟病菌通过诱导水稻miR319的表达, 降低TCP21的表达, 抑制植物体内JA合成, 从而降低寄主免疫力。此外, 在昆虫防治方面, 植物防卫的化学诱导剂在植物保护中具有重要价值。娄永根课题组^[445]发现, 生长素类似物2,4-D是水稻防卫昆虫的有效诱导剂。

7.3 茉莉素调控非生物胁迫引起的抗性

温度胁迫是影响植物分布和作物产量的重要环境因子, JA信号参与了温度胁迫的调控。中国科学院亚

热带农业生态研究所陈彩艳课题组^[446]鉴定了抗寒性的数量性状位点基因HANI, 该基因编码一种氧化酶, 可催化具有活性的JA-Ile转化为非活性的12OH-JA-Ile, 进而调控JA介导的低温反应。另外, 余迪求课题组^[447]发现, 茉莉素途径通过JAZ蛋白抑制ICE1/2的转录活性, 调控拟南芥的抗冻害反应。浙江大学周艳虹课题组^[448]发现, 番茄中PhyA与PhyB通过调节植物体内ABA和JA的含量来调控植物对冷胁迫的抗性。

茉莉素在植物干旱及盐胁迫中也发挥重要功能。山东棉花研究中心董合忠课题组^[449]发现, 干旱区根系受渗透胁迫后诱导叶片合成大量茉莉素, 运输到根系, 提高了根系PIP蛋白含量, 增强根系的吸水能力。山东大学夏光敏课题组^[450]鉴定了TaAOC1和TaOPR1分别通过JA和ABA信号通路调控耐逆关键转录因子MYC2, 从而提高小麦的耐盐能力。

茉莉素也可调控植物对重金属胁迫的响应。河南农业大学康国章课题组^[451,452]发现, 茉莉素在植物对铜胁迫的抗性和钾离子的胁迫响应过程中起重要作用。此外, 中国科学院遗传与发育生物学研究所凌宏清课题组^[453]发现, 茉莉酸JA信号通路影响铁吸收。

此外, 茉莉素信号在植物应对缺氧后复氧过程中起重要作用。中山大学肖仕课题组^[454]发现, 外施JA能提高野生型拟南芥的复氧耐受力, 而JA合成缺失突变体对复氧更敏感。

7.4 茉莉素调控根发育

茉莉素可以抑制主根的伸长、诱导侧根的生长。李传友课题组^[96]发现, 茉莉酸处理后在根部产生的表型与已知的生长素途径PLT基因突变后根部产生的表型相似。研究表明, JA通过MYC2直接结合在PLTI和PLT2的启动子上, 抑制其表达, 从而实现对主根生长的抑制; 茉莉酸也可以诱导侧根生长, 该课题组发现, 茉莉酸通过调控生长素的生物合成和极性运输来控制侧根的形成^[95]; 随后, 熊立仲课题组^[455]进一步发现, 茉莉素-生长素互作在协调植物侧根生长和向地性反应中起重要作用。此外, 谢道昕^[456]课题组发现, 油菜素甾醇信号通路在COI1下游负调JA抑制根的生长。

7.5 茉莉素调控花器官发育

缺少GA或者JA都会导致雄蕊过短并造成雄性不育。彭金荣课题组与谢道昕课题组^[457]合作发现, GA可

以通过促进JA的合成诱导MYB21/24/57的表达, 促进雄蕊发育. 随后, 谢道昕课题组^[458]发现, 茉莉素信号通路的抑制子JAZ通过与MYB21和MYB24转录因子相互作用抑制其转录活性, 介导了JA对雄蕊的发育调控. 另外, 谢道昕课题组^[459]还发现, bHLH类型IIIe亚组的转录因子MYC2, MYC3, MYC4与MYC5可与MYB21和MYB24互作并形成bHLH-MYB复合体, 协同调控雄蕊的发育.

花粉的成熟和萌发是保障植物成功受精并完成世代交替的重要前提. 中国科学院遗传与发育生物学研究所杨维才课题组^[460]发现, 一个过氧化物酶体发生缺陷的突变体中JA含量下降, 花粉成熟受阻. 上海交通大学的张大兵课题组发现, 茉莉酸JA信号通路参与水稻颖花发育的调控, 茉莉酸JA通过OsMYC2调控E类花器官发育调控基因*OsMADS1*的表达, 激活水稻颖花的发育进程^[461], 随后, 该课题组对OsJAZ1的JAZ domain进行改造, 发现改造后的JAZ蛋白在茉莉酸JA介导的水稻花和根的发育过程中起重要作用^[462].

7.6 茉莉素调控植物开花时间

开花是植物从营养生长向生殖生长转化的重要发育事件. 李传友课题组^[463]发现, 植物受到病虫害时能通过茉莉酸调控AP2类转录因子TOE-JAZ这一“转录因子-转录抑制子”复合体的解体, 主动延迟开花, 以保证植物开花结实和繁衍后代顺利进行. 此外, 余迪求课题组^[464]发现, JA通过其激活的转录因子MYC2, MYC3及MYC4来抑制*FT*的转录, 进而延迟植物的开花时间.

7.7 茉莉素调控植物衰老

JA可以促进叶片衰老. 蒯本科课题组^[465]研究表明, 拟南芥MYC2/3/4和ANAC019/055/072蛋白通过调控叶绿素降解代谢酶相关基因的表达, 介导植物叶片的叶绿素降解. 谢道昕课题组^[466]发现, IIIe组bHLH转录因子(MYC2, MYC3和MYC4)与IIId亚组bHLH转录因子(bHLH3, bHLH13, bHLH14和bHLH17)拮抗调控叶片衰老进程. 此外, 谢道昕课题组^[467]另一项研究表明, JA可通过抑制*RC4*表达, 诱导叶片的衰老. 华中农业大学罗杰课题组^[468]发现, 甲醇-茉莉酸级联反应及其表观遗传调控在叶片衰老中起重要作用. 华南师范大学邢达课题组^[469]发现, PI3K可通过激活V-ATPase

的活性延缓JA诱导的叶片衰老过程. 薛勇彪课题组^[470]发现, 水稻锌指蛋白OsDOS通过协调发育与JA信号转导, 在延迟叶片衰老过程中起重要作用. 中国科学院植物所王雷课题组^[471]发现, 生物钟的“夜晚复合体”(evening complex)通过抑制JA介导的叶片衰老, 从而在时间维度上精细调控JA诱导植物叶片衰老进程.

7.8 茉莉素调控表皮毛形成

茉莉酸可促进表皮毛发育从而增强抗性. 谢道昕课题组^[472]发现, 茉莉酸信号通路通过JAZ蛋白与调控表皮毛形成的复合体WD-repeat/bHLH/MYB组分相互作用, 抑制其转录活性, 介导表皮毛形成和花青素积累. 该课题组^[264]进一步发现, 赤霉素信号通路抑制因子DELLA蛋白与茉莉酸信号通路抑制因子JAZ蛋白能够协同抑制WD-repeat/bHLH/MYB复合体的转录活性调控表皮毛的形成.

7.9 茉莉素调控顶端弯钩的形成

茉莉酸与乙烯相互拮抗调节拟南芥顶端弯钩的形成. 郭红卫课题组^[300]研究发现, 茉莉酸一方面通过MYC2促进*EBF1*的表达, 从而降解EIN3; 另一方面MYC2与EIN3直接互作, 抑制EIN3的转录活性, 从而抑制顶端弯钩的形成. 谢道昕课题组^[347]也报道了MYC2与EIN3通过蛋白的直接互作, 使得EIN3通过抑制MYC2的转录活性拮抗MYC2调控的受伤反应, 而MYC2则通过抑制EIN3的转录活性拮抗EIN3介导的顶端弯钩形成.

7.10 茉莉素调控植物其他发育进程

茉莉素可促进园艺作物果实乙烯的合成与果实成熟. 沈阳农业大学王爱德课题组^[289]发现, JA通过MdMYC2促进乙烯合成基因*MdACS1*和*MdACO1*的转录, 进而促进果实中乙烯的合成, 促进果实成熟.

茉莉素负向调控ABA抑制的种子萌发. 中国农业科学院孙加强课题组^[473]发现, 小麦TaJAZ1可以直接与TaABI5互作, 抑制其转录活性. ABA处理显著上调JA合成基因表达, 导致JAZ蛋白降解, 解除JAZ对ABI5的抑制, 促进种子萌发.

茉莉素也可调控棉纤维的发生与伸长. 张献龙课题组^[474]研究表明, GhJAZ2通过与GhMYB25-like和

GhMYC2等转录因子相互作用并抑制其转录活性, 进而抑制棉纤维及短绒纤维的发生和伸长。

茉莉素还参与了植物光形态建成。南京师范大学朱自强课题组^[475]发现, 茉莉素通过抑制植物光形态建成重要负调控因子COP1的活性, 稳定受COP1降解的多个光形态建成正调控因子, 从而抑制黑暗中生长的幼苗下胚轴伸长。

茉莉素也可以调控植物的气孔发育。余迪求课题组^[476]研究表明, 茉莉素通过MYC2/3/4负向调控气孔发育的基因SPEECHLESS(SPCH)和FAMA的表达, 进而负向调控拟南芥子叶的气孔发育。

茉莉素介导的受伤信号还可以促进植物再生。徐麟课题组^[477]发现, 受伤使叶片快速积累茉莉素, 通过ERF109激活生长素合成通路重要基因ASA1的表达, 从而促进了叶片中生长素的积累, 使得伤口处于细胞命运转变, 形成根原基。

7.11 茉莉素与植物次生代谢物生物合成

茉莉素可以诱导植物萜类化合物、苯丙素、生物碱等次级代谢物的合成, 参与植物的生长发育、抵抗病虫害和逆境胁迫。

挥发性的萜烯化合物在植物-昆虫互作过程中发挥重要功能。陈晓亚课题组^[478]研究发现, 茉莉素可以通过促进棉花转录因子*GaWRKY1*和倍半萜合酶基因*CADI-A*的表达, 参与倍半萜生物合成途径的调控。随后, 该课题组^[266]还发现, 茉莉素途径的JAZ蛋白和GA途径的DELLA蛋白可与MYC2直接互作, 协同抑制MYC2的转录活性。外源施加JA和GA使得JAZ和DELLA蛋白降解, 释放MYC2的转录活性, 促进TPS的表达, 使得倍半萜的合成增加。

青蒿素是一种含有过氧桥键结构的倍半萜内酯次生代谢产物, 因其能治疗疟疾而闻名全球, 其生物合成常受到植物激素(茉莉素和ABA等)的影响。陈晓亚课题组^[479]发现, 茉莉素可以通过诱导青蒿AaERF1/2的表达, 促进青蒿素合成途径ADS和CYP71AV1的表达, 进而促进青蒿素的形成。上海交通大学唐克轩课题组^[480]也对茉莉酸如何促进青蒿素的合成开展了研究。研究发现, 青蒿腺毛特异表达的ERF/AP2类转录因子AaORA受茉莉素诱导, 是促进青蒿素合成的重要转录因子。随后, 该课题组^[481]进一步的研究表明, 茉莉素途径重要抑制子JAZ通过与AaORA-AaTCP14互作, 抑制

其转录活性, 进而参与了青蒿素的合成调控。此外, 唐克轩课题组^[482]还发现, 茉莉素信号通路核心转录因子MYC2在青蒿素的生物合成调控发挥重要功能。

腺毛尤其是分泌型腺毛是很多次生代谢物的重要合成场所。除调控青蒿素的合成之外, JA信号途径也可通过参与调控腺毛的发育影响青蒿素的含量。唐克轩课题组^[483]发现, 茉莉素可以诱导青蒿与AaJAZ8互作的蛋白AaHD1的表达, 进而增加叶片表面分泌型和非分泌型腺毛密度及青蒿素含量。

植物遭害虫咬噬后所释放的萜类化合物可吸引害虫的天敌。中国农业科学院生物技术研究所郎志宏课题组^[484]发现, 响应茉莉素的AP2/ERF转录因子EREB58通过激活TPS10的表达并诱导玉米产生法尼烯以及(E)- α -香柑油烯, 吸引害虫的天敌, 达到间接防御的目的。

除调控萜烯类小分子化合物的代谢之外, 茉莉酸也参与了一些其他小分子次生代谢物的合成调控。李传友课题组^[485]发现, CYP82C2在JA水平提高的条件下, 对植物中色氨酸介导的次生代谢途径有调控作用。此外, 周美亮课题组^[334]发现, 拟南芥中受茉莉酸和乙烯协同诱导的转录因子ORA59调控苯丙氨酸代谢途径HCAAs生物合成。

8 水杨酸

水杨酸(SA)是一种酚类激素, 作为植物应对生物胁迫及非生物胁迫反应的重要信号分子, 能诱导植物对这些胁迫产生抗性反应。此外, 水杨酸也调控植物生长发育的很多方面。我国科学家在水杨酸信号转导及其功能研究中也取得了重要进展。

8.1 水杨酸合成与信号转导

周俭民课题组^[332]发现, 拟南芥转录因子EIN3与EIL1的双突变体*ein3 eil1*在不存在病原菌侵染条件下持续合成SA的表型, 进一步研究发现, EIN3/EIL1通过调控靶基因SID2参与到PAMP抗性信号途径。中国科学院大连化学物理研究所尹恒课题组^[486]发现海藻酸盐寡糖能够调节拟南芥体内的水杨酸合成。华中农业大学朱龙付课题组^[487]发现, 色氨酸合成途径中的代谢中间体可能是激活SA合成的信号。

NPR1是含有一个WD40结构域的蛋白, 对水杨酸

信号途径中R基因的激活具有重要的调控作用. 董汉松课题组^[488]发现, 烟草TTG2蛋白能够阻止NPR1入核并抑制SA/NPR1所调控的防卫反应, 从而削弱植物对病毒性和细菌性病原物的抗性. NPR1能被26S蛋白酶体降解, 中国科学院遗传与发育生物学研究所唐定中课题组^[489]以*edr2*突变体为背景进行了抑制子的筛选, 找到了1个编码26S蛋白酶体亚基RPN1a的基因, 该基因突变可以抑制*edr2*介导的白粉病抗性增强的表型. *rpn1a*突变体受PtoDC3000感染后, 水杨酸的积累也受到影响.

中国农业科学院植保所刘文德课题组和湖南农业大学王国梁课题组^[490]发现, 在拟南芥的抗性反应中, PUB13的负调节依赖于*PAD4/SID2*介导的水杨酸抗性途径以及FLS2介导的PTI信号途径.

万建民课题组^[491]从水稻中克隆了抗条纹叶枯病基因*STV11*, 该基因编码磺基转运酶OsSOT1, 此酶可以催化水杨酸磺化生成磺化水杨酸(sulphonated SA, SSA), 上调SA的生物合成. 外施SA和SSA均可显著增强对RSV的抑制作用, 且STV11介导的RSV抗性受到水杨酸羟化酶和水杨羟肟酸的拮抗, 表明STV11对RSV的抗性依赖于SA介导的抗病毒途径.

拟南芥中糖基转移酶UGT76D1对SA的稳定及免疫响应发挥重要的调控作用, 但具体机制尚不明确. 侯丙凯课题组^[492]发现, UGT76D1通过促进二羟基甲酸的糖基化进而在SA信号通路中发挥重要调控作用.

系统获得型抗性(systemic acquired resistance, SAR)是植物抵御病原菌侵害的有效防御机制. SAR包含病原菌侵害局部信号分子的合成及该信号分子的长距离运输. 侯丙凯课题组^[493]发现, 拟南芥中糖基转移酶UGT71C3通过糖基化MeSA来维持MeSA和SA的动态平衡, 进而在SAR信号途径中发挥负向调控作用.

8.2 水杨酸调控植物抗性

水杨酸在植物抗病反应中发挥重要调控作用. 唐定中课题组^[494]利用拟南芥抗病突变体*atg2-2*来研究拟南芥与病原菌-白粉病之间的分子互作, 自发的细胞死亡、早衰和抗病都需要SA途径, 但水杨酸信号不能完全抑制白粉病诱发的细胞死亡, 揭示了自体吞噬在细胞死亡和抗病中的作用.

水稻产量正受到大量病原微生物或昆虫的严重威胁. 利用植物抗病基因(R基因)培育抗性品种一直被认

为是最经济有效的应对措施. 储成才课题组和中国水稻研究所朱旭东课题组^[495]合作, 通过对不同水稻突变体库进行大规模筛选, 获得2个不完全显性、叶鞘特异性自主坏死的突变体*nls1-1D*和*nls1-2D*. *nls1-1D*突变体中防卫反应被组成性激活, 包括过氧化氢和水杨酸(SA)过量积累、病程相关基因表达上调且对细菌病原菌的抗性增强. 娄永根课题组^[496]发现, 水稻茎条纹病虫也可引起乙烯响应因子*OsERF3*基因的表达上调, 该基因可能调节MPK和WRKY基因的表达, 并且与JA和SA介导的抗性有关.

WRKY蛋白是一类植物特有的序列特异的DNA结合转录因子, 在植物防卫反应中发挥广泛的作用. 浙江大学陈志祥课题组^[497]发现了2个拟南芥VQ蛋白, 它们通过特异性结合羧基端WRKY结构域并促进WRKY33的DNA结合活性, 在植物防御中充当WRKY33的辅激活因子. 分析表明, 大多数拟南芥VQ基因的表达对病原菌感染和水杨酸处理都有应答.

王石平课题组^[498]通过研究水稻中*AtPAD4*的同源基因, 证明水稻*PAD4*与拟南芥功能不同. *OsPAD4*在伤害诱导的系统抗性中起重要作用, 其参与的Xoo介导的防卫反应途径依赖JA; 而拟南芥*AtPAD4*介导的系统获得性防卫反应依赖于SA.

北大-耶鲁联合研究中心邓兴旺和何光明课题组与安成才课题组^[499]合作发现, 一些拟南芥杂交种表现出对活体营养细菌丁香假单胞菌PstDC3000的抗性增强. 对杂交种和亲本接种后进行转录组比较分析, 发现调控SA合成的几个关键基因显著上调, 并且杂交品种中SA水平高于其任何一种亲本. 这表明, 激活拟南芥杂交种中的SA合成途径有助于增强植株对活体营养细菌的抗性.

中国科学院微生物研究所刘俊课题组^[500]发现, LecRK-IX.2蛋白在PRRs诱发的免疫反应中具有正调控作用. 病原菌PstDC3000侵染能激活*LecRK-IX.2*的转录, *LecRK-IX.2*可能通过募集钙离子依赖蛋白激酶触发RbohD的磷酸化, 从而导致活性氧(reactive oxygen species, ROS)产生. *LecRK-IX.2*的过表达能使ROS含量升高, 并增加SA含量, 从而增强植物的系统获得性免疫能力. 中国科学院微生物研究所夏桂先课题组^[501]在土豆中鉴定出SA信号途径的转录因子StbZIP61, 表明土豆中*StbZIP61*能够协同*StNPR3L*调控SA的生物合成, 进而在SA对土豆*P. infestans*病害防御的调控过程中发

挥作用。

GH3.5是拟南芥早期生长素反应基因GH3家族的成员之一, 何祖华课题组^[502]发现, 在病原菌感染过程中, GH3.5在SA和生长素信号传导中都起着双功能调制器的作用。

8.3 水杨酸调控植物生长发育

根的分生组织活性决定了根的生长和形态建成, 进而影响植物对水分及营养的吸收。中国农业科学院农业资源与农业区划研究所易可课题组合^[503]发现, 控制水稻根系发育的基因*AIM1*可调控SA的合成, 进而影响ROS的积累并调控根的生长及分生活性。

叶片衰老是一个涉及多种信号的复杂调控过程, SA和ROS均可诱导叶片衰老, 但其机制尚不明确。郭红卫课题组^[504]鉴定到一个调控叶片衰老的正控因子WRKY75, 揭示了WRKY75, SA和ROS促进叶片衰老的分子调控网络。

8.4 水杨酸与其他信号途径的协同作用

RNAi(RNA interference)途径和水杨酸抗性途径是植物抗病反应调控系统中两条非常重要的信号转导通路。依赖于RNA的RNA聚合酶(RNA-dependent RNA polymerases, RDRs)家族的不同成员各自参与这两条抗性途径。中国科学院微生物研究所郭惠珊课题组^[505]发现, RDR1蛋白具有双功能作用: 一方面参与SA抗性途径, 另一方面抑制RDR6介导的抗病毒RNAi途径。

青蒿中青蒿素是一种我国传统的用来治疗疟疾的方法。研究表明, SA能够促进青蒿素合成, 但具体机制尚不明确。唐克轩课题组^[506]通过对青蒿中bZIP类转录因子AaTGA6功能研究发现, SA途径中的重要调控因子AaNPR1能够促进AaTGA6在其靶基因青蒿素调控因子AaERF1启动子的富集, 而AaTGA3对该过程起抑制作用。

9 独脚金内酯

独脚金内酯是一类由类胡萝卜素衍生出的类萜内酯, 最早发现其能促进寄生杂草独脚金属(*Striga*)种子萌发而得名。除了促进独脚金属种子萌发, 独脚金内酯还能刺激丛枝菌根真菌与宿主植物根系的共生、抑制植物分枝, 并在2008年被认定为一种新型植物激素。

自独脚金内酯在1966年从棉花根中分离得到以来, 其合成、信号转导及生理功能研究取得了重要进展, 中国科学家也贡献了众多成果。

9.1 独脚金内酯的生物合成

独脚金内酯合成及信号转导主要分子大部分是通过突变体研究而确定。通过对分枝异常突变体的研究, 发现水稻*d27/d17/htd1/d10*、拟南芥*Atd27/max3/max4/max1*、矮牵牛*dad3/dad1*及豌豆*rms5/rms1*突变体内内源独脚金内酯含量降低, 通过外源施加独脚金内酯或者将突变体茎嫁接到野生型上能降低上述突变体茎的分枝数目^[507]。

自类胡萝卜素催化合成到有活性的独脚金内酯至少需要5种酶的参与。王永红课题组^[508]通过图位克隆鉴定到水稻*D27*基因, 并发现水稻突变体*d27*根中独脚金内酯组分5DS含量较低, 对*d27*外源施加合成的独脚金内酯GR24能恢复多分蘖的表型, 表明*D27*是独脚金内酯合成途径的关键酶。中国科学院遗传与发育研究所朱立煌课题组^[509]发现, 多分蘖突变体*htd1*是由水稻中与拟南芥*MAX3*同源的基因*HTD1*的点突变造成, 该基因编码一个类胡萝卜素裂解双加氧酶CCD7。现认为*D27*的催化产物9-顺式- β -胡萝卜素作为底物, 可被类胡萝卜素裂解双加氧酶CCD7(*D17/HTD1/MAX3/DAD3/RMS5*)和CCD8(*D10/MAX4/DAD1/RMS1*)经两步连续催化形成不同类型活性独脚金内酯的前体己内酯(carlactone), 己内酯在植物体内是可移动独脚金内酯前体分子。在水稻里, 己内酯最后被两个细胞色素P450家族蛋白氧化形成有活性的列当醇。在拟南芥中, 己内酯被P450蛋白MAX1及未知的甲基转移酶催化成有活性的独脚金内酯^[510]。

从发现至今, 已发现有20多种天然存在的独脚金内酯, 对各种结构的SL的功能解析也变得有必要。谢道昕、闫建斌及中国科学院上海药物研究所南发俊课题组^[511]通过对独脚金内酯GR24的4种同分异构体进行功能分析发现, GR24^{5DS}活性最高, 且GR24^{ent-5DS}是一种能激活Karrikins(KAR)信号的亚型, 也能激活SL信号转导, 为研究SL与KAR信号转导的交叉提供一种思路。

9.2 独脚金内酯信号感知

激素信号转导突变体具有类似于激素缺失表型

且表型无法通过外源施加恢复的特征, 利用这一特征, 鉴定到数个参与到独脚金内酯的信号转导分子: α/β 折叠型水解酶D14/HTD2/D88/RMS3/DAD2, 富亮氨酸重复序列F-box蛋白D3/MAX2/RMS4及Clp蛋白酶家族D53/SMXLs^[510]. 2009年, 上海植物生理生态研究所韩斌课题组^[512]鉴定了EMS诱变突变体*d88*, 发现其就是*D14*基因发生了点突变. 同年, 中国水稻研究所孙宗修课题组^[513]发现, *htd2*的矮小和分蘖是由于*D14*因T-DNA插入失活造成. D14蛋白家族DAD1能与独脚金内酯结合并将其水解成ABC环和D环, 推测D14蛋白可能是独脚金内酯的受体. 中国科学院上海药物研究所徐华强课题组^[514]对水稻和拟南芥的D14蛋白进行晶体结构解析显示, D14存在一个口袋结构并能共价结合独脚金内酯水解产物, 也表明D14可能是独脚金内酯的受体. 此外, F-box蛋白D3/MAX2和抑制蛋白D53也被推测为独脚金内酯的受体或共受体.

谢道昕、娄智勇及饶子和课题组通过对*d14-5*突变体的研究证明, D14是具有水解和感知独脚金内酯双重功能的新型激素受体; 他们解析了独脚金内酯诱导形成的受体复合物(AtD14-D3-ASK1)晶体结构, 发现D14水解独脚金内酯为中间产物CLIM, CLIM共价结合D14、引起D14由开放到闭合的构象改变, 构象变化所形成的闭合状态对于其感知独脚金内酯不可或缺, 闭合状态的D14作为受体结合F-box蛋白D3、触发独脚金内酯信号转导^[515-517]. 随后, 谢道昕课题组^[518]还解析了寄生杂草独脚金内酯的受体感知机制, 发现独脚金中受体ShHTL7与D14具有相似的感知独脚金内酯的机制. 该课题组还联合李家洋课题组^[519]利用遗传学手段证明D14蛋白在单子叶和双子叶中具有功能保守性.

激素受体接收信号分子后通过26S蛋白酶体降解是调节植物激素信号转导的方式之一. 拟南芥SL受体AtD14首先被发现能被独脚金内酯诱导降解, 且其降解依赖于MAX2, 徐华强和Karsten Melcher课题组^[520]通过晶体结构解析发现, D14结合配体SL和D3蛋白后变得不稳定. 李家洋课题组^[521]随后证明, 水稻中D14同样存在受独脚金内酯诱导的降解途径.

9.3 独脚金内酯信号传导

富含亮氨酸重复序列F-box蛋白D3/MAX2/RMS4

能特异识别底物, 从而使底物泛素化降解. 半显性突变体*d53*是19世纪70年代由日本科学家通过 γ -射线诱变得到, 具有和*d14*类似的矮化多分蘖表型. 同时证明水稻中一类编码Clp蛋白酶的核蛋白D53是独脚金内酯信号转导途径的抑制子. D53在独脚金内酯存在的条件下可与已知的信号组分D14, D3互作, 形成D53-D14-SCF^{D3}蛋白复合物, 诱导D53蛋白的泛素化, 进而特异地被蛋白酶体降解, 解除D53对下游信号分子的抑制^[522,523]. 在拟南芥中, 李家洋课题组^[524]证明, D53同源蛋白SMXL6/7/8是拟南芥独脚金内酯信号中的负调控因子, 也存在受独脚金内酯诱导及D14和MAX2依赖的泛素化降解. 除了D53类蛋白能被D3识别, 拟南芥中油菜素甾醇下游转录因子BES1也是拟南芥D3同源蛋白MAX2的底物. 王学路课题组^[525]发现, BES1功能获得型突变体*bes1-ID*分枝增多, RNAi突变体分枝减少, 且RNAi突变体抑制*max2*分枝增多表型; 同时发现, BES1能直接与MAX2相互作用而被泛素化降解, 该降解过程还能被SLs受体D14调控.

D53是一类Clp蛋白酶, 传递独脚金内酯信号可能还需要其他分子的参与. 李家洋课题组^[523]证明D53蛋白功能时, 也发现D53能与TOPELESS(TPL)相关蛋白(TPR)相互作用, 暗示TPR可能是独脚金内酯的下游调控元件. EAR序列是TPL及TPR互作蛋白的特征, 氨基酸序列分析发现D53氨基酸序列含有3个EAR序列. 徐华强、Karsten Melcher与李家洋课题组^[526]发现, D53中单子叶特有的EAR-2能双向结合TPD结构域, 促进TPD的四聚化, 从而稳定TPL抑制子与核小体的结合. 信号转导需通过转录因子对下游基因进行调控, SPL家族转录因子IPA1是调控植物株型的关键因子, 李家洋课题组^[527]发现, D53能与IPA1直接相互作用并抑制其转录活性, IPA1也能直接结合*D53*基因的启动子, 反馈调控独脚金内酯介导的*D53*的表达. 除IPA1负反馈调控*D53*外, 种康课题组^[528]发现, 受非编码RNA miR444a转录后调控的转录因子OsMADS57能直接结合到*D14*启动子区, 抑制其表达. TCP家族成员OsTBI及AtBRC1是调控分枝发育的关键转录因子, 李家洋课题组^[529]发现, 水稻中IPA1能直接结合到*OsTBI*的启动子区, 正向调控其表达进而调控分蘖发育; 此外, 该课题组^[524]证明, 拟南芥中SMXL6/7/8能抑制独脚金内酯早期响应基因*AtBRC1*的表达, 调控植物分枝生长. 孙加强课题组^[530]发现, 小麦中的转录因子SPL能转录激

活分蘖相关基因*TaTBI*和*TaBAI*的表达, 该过程能被*tae-miR156*和*TaD53*抑制。

9.4 独脚金内酯对植物适应环境的影响

独脚金内酯最早发现能促进寄生杂草独脚金属(*Striga*)种子萌发, 而杂草丛生会造成作物大面积减产。北京大学罗佗平与谢道昕课题组^[531]基于独脚金内酯结构及其与受体的结合机制, 开发了一系列潜在的受体不可逆抑制小分子(β -lactones), 该系列小分子中存在单一抑制宿主植物或寄生杂草受体的抑制剂, 说明筛选只抑制杂草萌发, 而对宿主植物不影响的抑制剂的策略可行。

植物丛枝菌根的存在有利于植物从土壤中吸收营养, 提高大气中 CO_2 含量能有效增加植物丛枝菌根形成, 对此现象, 大部分研究认为是由于 CO_2 增加了光合同化物向根部的流动。喻景权课题组^[532]基于对西红柿的研究, 提出一种新的假设: 认为根基与真菌互作共生的增加是因为大气中 CO_2 能诱导茎中 H_2O_2 依赖的生长素合成, 进而促进植物根系独脚金内酯的合成, 调控根系与丛枝菌根共生。

独脚金内酯一个重要的生理作用是抑制植物的分枝生长。对于植物分枝的形成, 南京农业大学罗乐联合日本名古屋大学Kyozuka课题组^[533]研究认为, 独脚金内酯可能通过影响细胞分裂及脱落酸促进早期腋芽休眠, 从而影响植物分枝。现认为植物分枝形成过程中独脚金内酯和生长素抑制腋芽的产生, 而细胞分裂素起促进作用^[534]。李家洋课题组^[116]发现, 水稻中独脚金内酯能快速转录激活细胞分裂素氧化酶/脱氢酶OsCKX9, 从而直接激活细胞分裂素分解代谢, 下调细胞分裂素的含量。

独脚金内酯除了调控分枝, 还能抑制茎的伸长。上海交通大学杨洪全课题组^[535]发现, 独脚金内酯对植物下胚轴的抑制主要是通过促进HY5蛋白的积累, 这一过程还受光受体光敏色素和隐花色素、COP1及PIF蛋白的调控。王学路课题组^[536]发现, 水稻自然变异的BSK2能控制水稻中胚轴的伸长。自然状态下, 油菜素内酯通过抑制OsBSK2对U型细胞周期蛋白CYC U2的磷酸化而促进中胚轴的伸长, 独脚金内酯则通过D3降解磷酸化的CYC U2抑制中胚轴的伸长。独脚金内酯还会影响茎的负向地性反应, 王永红及李家洋课题组^[105]发现, 独脚金内酯通过抑制生长素的合成来影响茎的

负向地性。

植物开花是植物从营养生长到生殖生长的重要转变过程, 受到众多植物激素的调控, 独脚金内酯及褪黑素参与其中。南京农业大学蒋甲福课题组和陈发棣课题组^[537]发现, 褪黑素对拟南芥开花的调控存在一个“安全阈值”, 在阈值范围内, 独脚金内酯通过抑制*SPL*基因的表达而抑制开花; 在阈值范围外, 独脚金内酯通过抑制褪黑素的合成, 进而促进开花抑制基因*FLC*的表达来抑制开花。

当植物处在营养元素缺乏环境时, 合理分配植物体内营养元素是植物的策略之一。南京农业大学徐国华课题组^[538]发现, 独脚金内酯在植物地上部分各组织重新分配氮元素过程中发挥着重要作用。此外, 植物生长环境中营养元素的含量能影响植物整体的结构, 氮元素和磷元素缺乏会使植物根伸长、分枝减少。南京农业大学张亚丽课题组发现, 独脚金内酯在低磷和低氮情况下, 通过影响生长素从茎往根部的运输从而影响根的发育^[539]; 低磷和低氮能促进NO在根部的积累, 而NO分子能协同独脚金内酯, 共同促进水稻根的伸长^[540]; 对于须根系植物, 不定根是根部重要的组成部分, 独脚金内酯信号是水稻不定根形成所必需的^[541]。

独脚金内酯作为一种激素, 也能响应非生物胁迫。中国科学院东北地理与农业生态研究所卜庆云联合美国得克萨斯大学奥斯汀分校Enamul Huq教授^[542]研究认为, 独脚金内酯信号途径中AtMAX2参与调控植物的非生物胁迫, 该调控过程可能依赖ABA。陕西师范大学王国栋课题组^[543]研究认为, 独脚金内酯通过影响 H_2O_2 及NO的产生和S-型阴离子通道SLAC1的活性来调控气孔的开闭, 并且这个过程不依赖于ABA途径。ABA是重要的胁迫响应激素, 独脚金内酯在逆境胁迫下是否与ABA共同发挥作用因实验条件不一而结论不同, 二者之间的联系还需更多的实验来证明。

10 多肽激素

自第一个植物多肽激素——系统素被发现^[544], 经过近30年的探索和研究, 多肽激素因其在调控植物的生长发育和适应环境等多个方面的重要作用而被逐渐重视和广泛关注。值得一提的是, 新中国成立以来, 我国科学家在多肽激素这一研究领域也建树颇多。

10.1 CLV3及CLEs多肽的功能研究

CLE多肽家族成员在植物的各个部位均有表达, 调控植物生长发育的多个方面. CLV3是第一个被发现的CLE家族多肽成员. CLV3和WUS形成一个负反馈调节环路, 对于维持植物顶端分生组织干细胞的稳态具有非常重要的作用. CLV3的感知由三组不同的类受体蛋白激酶介导, 包括CLV1、CLV2/CRN和RPK2.

2006年, 张大兵课题组^[545]通过遗传筛选在水稻中鉴定到FON4, 作为拟南芥CLV3的同源蛋白, FON4在调控顶端分生组织中与CLV3功能类似, 但是在对根尖分生组织的调控作用却与CLV3不同. 2013年, 他们进一步报道了水稻中的FCP2p(CLE50)-QHB(拟南芥WOX5的同源蛋白)也调控根尖分生组织的维持和维管组织的发育^[546].

2012年, 中国科学院植物研究所刘春明课题组通过单个氨基酸残基替换实验, 研究了CLE结构域及其旁侧区每个的氨基酸残基对于CLV3发挥功能的重要性^[547]; 2013年, 他们发现, 将CLV3的CLE结构域中第6位甘氨酸残基替换成其他氨基酸残基, 将导致不同程度的显性负效应, 由此他们开发出基于CLV3配体的显性负效应研究技术^[548]; 同年, 他们还报道了CLV3的CLE结构域N端的5个旁侧序列氨基酸残基对于CLV3的加工剪切非常重要^[549]; 2015年, 他们又通过基于配体多肽的显性负效应研究技术发现胚胎表达的CLE19能够调控子叶的建立和胚乳的发育^[550].

CLV3被三组不同的类受体蛋白激酶感知后, 信号如何向下传递, 进而抑制WUS的表达, 仍然未知. 2018年, 兰州大学苟小平课题组^[551]报道, 类受体蛋白激酶CIKs作为潜在的共受体, 能够与CLV1等三条独立的信号途径分别形成复合物来感知CLV3多肽信号, 调控拟南芥顶端分生组织的发育.

2018年, 王国栋课题组^[552]发现, CLE9在气孔保卫细胞中表达, 并且CLE9能够诱导气孔关闭. CLE9超表达使得植物更加抗旱而CLE9敲除则对干旱更加敏感. 随后发现, ABA信号元件OST1和SLAC1, MAPK3和MAPK6参与到CLE9诱导气孔关闭的过程. 还发现, CLE9能够诱导H₂O₂和NO的合成, 进而诱导气孔关闭.

2019年, 李来庚课题组^[553]发现, 杨树木质部细胞表达并分泌的多肽PtrCLE20移动到形成层细胞抑制PtrWOX4的表达, 进而抑制维管形成层细胞的分裂活力. 他们还发现, PtrCLE20也能够抑制杨树

和拟南芥的根分生组织活力, 并这种抑制作用依赖CLV2.

10.2 TDIF多肽调控植物维管发育的机理研究

TDIF在韧皮部细胞中表达并分泌, 通过受体TDR/PXY促进原形成层细胞的分裂, 并抑制木质部细胞的分化. 虽然已经对TDIF-PXY信号通路有一定的了解, 但对于TDIF-PXY的识别和激活机制仍然未知. 2016年, 柴继杰课题组和瞿礼嘉课题组^[554]合作, 解析了TDIF-PXY胞外结构域复合物的晶体结构, 发现TDIF在与受体结合时呈现“Ω”构象而非线性伸展构象. 进一步发现了受体识别CLE家族配体的保守氨基酸位点. 随后, 两家课题组^[555]再次合作发现, TDIF可诱导PXY与SERKs的相互作用, SERKs的缺失突变体与受体PXY缺失突变体表型类似且对外源施加的TDIF敏感性降低. 进一步, 他们解析了PXY-TDIF-SERK2的晶体结构, 发现TDIF能够拉近PXY与SERK2的距离, 促进PXY与SERK2的相互作用, 进而调控下游信号.

10.3 PEP多肽调控植物免疫反应的机理研究

PEP多肽能够通过其受体PEPR1和PEPR2激活和放大免疫反应, 然而下游信号仍未阐明.

2013年周俭民课题组和南京大学田兴军课题组^[556]共同报道BIK1和PBL1能够与PEPR1相互作用, 介导PEP1诱发的防御反应. PEP1能够诱导BIK1的磷酸化且依赖PEPR1和PEPR2. 进一步研究发现, PEPR1和PEPR2的双重缺失突变体对乙烯的敏感性下降, 乙烯诱导防御基因的反应在PEPR1和PEPR2的双重缺失突变体以及在**bik1**的突变体中都是减弱的. 还发现乙烯也能够诱导BIK1的磷酸化且依赖PEPR1和PEPR2. 2015年, 柴继杰课题组^[557]解析了PEP1与PEPR1胞外结构域的晶体结构, 发现PEPR1对PEP1的识别机制与FLS2对flg22的识别机制类似; 他们还发现PEP1能够诱导PEPR与BAK1的二聚化, 并进一步对受体、共受体和配体识别的关键位点进行了分析. 2018年, 周俭民课题组^[558,559]报道多种免疫信号分子包括PEP多肽能够激活MAPK级联信号, 进而调控下游免疫反应, 而RLCK则能够介导不同信号从免疫分子受体到MAPK级联过程.

10.4 LUREs多肽诱导植物花粉管生长的信号机理研究

LUREs是一类含有约65个氨基酸残基的半胱氨酸

富集型的类防御素多肽, 由助细胞合成后分泌到细胞外, 能够吸引花粉管向珠孔处生长, 进而实现双受精。

2013年, 瞿礼嘉课题组^[560]鉴定到两个RLCK: LIP1和LIP2, 定位于花粉管顶端的质膜上, 能够参与感知LUREs进而介导花粉管向助细胞生长。2016年, 杨维才课题组^[561]鉴定到LUREs的受体, 发现花粉管特异表达的类受体蛋白激酶MDIS1及其互作蛋白MIK1和MIK2参与雌配子体信号的感知^[18]。2017年, 柴继杰课题组^[562]发现, PRK6能够特异性地结合LURE1.2, 随后他们解析了LURE 1.2-PRK6胞外结构域复合物的晶体结构, 发现了PRK6胞外结构域中识别LURE1.2的关键区域。2019年, 瞿礼嘉课题组^[563]发现, 植物通过分泌LUREs多肽信号增加自身花粉管竞争能力进而促进近缘物种间保持生殖隔离。他们更加深入的研究发现了一组含有4个成员的多肽家族“绣球”(XIUQIU1), 能够吸引拟南芥及其近缘物种的花粉管。

10.5 PSK调控植物发育及抗病反应的信号传递机理

PSK多肽能够通过其受体PSKR实现促进细胞分裂等功能, 然而PSK与受体PSKR的识别和激活机制仍需要阐明。

2015年, 柴继杰和杨维才课题组^[564]合作揭示了PSK的识别和受体激活分子机理。他们发现, PSKR1通过胞外结构域中的岛区来识别PSK, 以BAK1为代表的SERKs蛋白可能作为共受体参与PSK的信号转导, 并揭示了PSKR1岛区在PSK诱导下产生与SERKs结合的新界面从而激活PSKR1的机制。

近年来的研究表明, PSK还参与植物对病原菌感染的抗性反应, 但详细的分子机制仍然未知。2018年, 浙江大学师恺课题组^[565]发现, PSK可以增强番茄对灰葡萄孢菌的抗性且依赖于PSKR1。进一步研究表明, PSK作为防御相关的信号分子, 被PSKR1感知, 通过上升钙离子浓度, 激活生长素的合成, 来增强番茄对灰葡萄孢菌的防御反应。

10.6 RGF/GLV/CLEL调控植物根尖分生区发育的信号感知

RGF/GLV/CLEL参与调控根尖近端分生组织发育、根的向地性反应和侧根发生等根发育过程。然而, 自RGF/GLV/CLEL被发现以来, 其受体蛋白一直未知。

2016年, 日本的Matsubayashi课题组^[566]、黎家课题组^[76]、柴继杰-郭红卫合作课题组^[77]通过不同的实验手段独立地鉴定到RGF1的受体。Matsubayashi课题组通过光亲和交联技术鉴定到三个感知RGF1的类受体蛋白激酶: RGFR1, RGFR2以及RGFR3。黎家课题组从BAK1及其同源基因的多重突变体表现出不依赖于油菜素内酯的根短表型出发, 以BAK1作为共受体调控根的发育。因此他们以BAK1为诱饵通过酵母双杂交系统筛选到一组含有5个同源成员的类受体蛋白激酶: RGI1, RGI2, RGI3, RGI4以及RGI5。构建了两套RGIs的五重缺失突变体, 两套五重缺失突变体均对RGF1完全不敏感, 而且严重降低了下游PLT1和PLT2的表达。他们还发现, RGF1能够快速诱导RGI1的磷酸化和泛素化, 这说明该类受体蛋白激酶被激活后可能通过降解进而下调信号途径。柴继杰课题组从结构生物学角度出发, 通过凝胶阻滞-质谱分析筛选鉴定到能与RGF1结合的类受体蛋白激酶RGFR1。他们测定了RGF1与RGFR1的亲合常数, 解析了RGF1-RGFR1胞外结构域复合物的晶体结构。三家课题组从不同的角度鉴定到RGF1的受体RGIs/RGFRs, 实验结果互相印证、互为补充。

2018年, 汤文强课题组^[567]发现, 去泛素化蛋白酶UBP12/13的双重缺失突变体表现出根短和对RGF1不敏感的表型, UB12/13能够与RGI1/RGFR1直接相互作用, 通过抑制RGI1的泛素化降解进而参与到根尖干细胞微环境的维持, 调控植物根的发育。

10.7 RALFs调控植物逆境响应及花粉管发育的机理研究

RALFs是一类在植物中保守的多肽激素, 具有抑制细胞伸长的作用。RALF通过其受体FERONIA发挥生物学功能。然而, RALF被FERONIA感知后的下游事件仍未被阐明。

2016年, 湖南大学刘选明、于峰课题组^[568]发现, RALF和ABA处理都能够诱导FER磷酸化增强, *fer-4*对各种胁迫的反应也与野生型不同。同年, 该课题组又发现, RIPK能够与FER相互作用, *ripk*与*fer-4*根毛表型类似^[569]。深入的研究表明, RALF诱导RIPK与FER形成复合物, 并相互磷酸化, 激活的复合物再向下传递信号。近期, 该课题组再次发现, RALF促进EBP1的合成, EBP1能够与FER相互作用并被FER磷酸化, 磷酸化后

的EBP1在细胞核积累,抑制*CML38*的表达,负向调控RALF信号^[570]。

2017年,瞿礼嘉课题组与马萨诸塞大学阿姆斯特分校Cheung课题组^[571]合作发现,花粉管质膜上的受体BUPS1/2或者花粉管自身分泌的多肽RALF4/19缺失后都将导致花粉管提前爆破。随后他们通过遗传学、生物化学和分子生物学等手段揭示了RALF4/19被BUPS-ANX受体复合物感知进而维持花粉管在生长过程中保持完整性的机制。进一步还发现,胚囊分泌的RALF34能够取代花粉管分泌的RALF4/19,竞争性地结合BUPS1/2以及ANX1/2,从而实现花粉管的正常破裂,实现精细胞的释放。

10.8 EPF调节植物气孔发育的机理研究

EPF家族属于半胱氨酸富集型多肽,EPF家族成员在气孔发育过程中发挥功能。不同的EPF成员能够与ER蛋白和TMM竞争性结合,进而发挥不同的调控作用。然而,TMM如何针对不同配体调控ER介导不同生物学效应的分子机制仍然未知。

2017年,柴继杰课题组^[572]发现,TMM能够与ER家族蛋白形成复合物且不依赖于配体,ER家族蛋白无法单独结合EPF1和EPF2,只有与TMM形成复合物才能够结合EPF1和EPF2。他们又解析了EPF1-ERL1-TMM复合物的晶体结构。生化实验还表明,EPFL9能够与EPF1和EPF2竞争性结合ER-TMM复合物。而ER蛋白单独就可以结合EPFL4和EPFL6,他们也解析了EPFL4-ERL2的复合物晶体结构。这些结果说明,TMM能够调控ER蛋白特异性地识别配体。

10.9 IDA调控植物侧根发生的分子机理

IDA是调控花器官脱落的多肽,在侧根形成过程中也发挥重要作用。然而,IDA-HAE/HSL2调控侧根发生的下游信号仍然未知。2019年,浙江大学张舒群课题组^[573]发现,MKK4/5-MPK3/6信号通路阻断导致侧根发生显著减少,细胞壁重塑酶类基因显著下调表达,侧根原基不能突破主根细胞层的“束缚”。他们还发现,IDA可以通过HAE/HSL2激活MAPK级联信号,进而调控细胞壁重塑酶类基因表达,促进侧根的发生。

致谢 感谢兰州大学黎家课题组吕铭辉博士、常金科博士、卫卓赞博士、张晶杰同学、李小鹏同学和欧洋博士,以及中国科学院遗传与发育生物学研究所李传友课题组翟庆哲博士、吴芳明博士、孙传龙同学、翟华伟同学和张潇斐同学在文献查阅、整理中提供的帮助。同时也感谢国家自然科学基金委员会重大科学研究计划“植物激素作用的分子机理”的支持。本文涉及的部分研究成果是由中国科学家通过国际合作完成,在此,对国际同行的合作与支持表示感谢。

参考文献

- 1 Hu D J. Recall of the researches on plant growth substances in China during the Anti-Japanese War (in Chinese). In: Abstracts of the National Symposium on Plant Growth Substances of 2005. Shanghai: Chinese Society for Plant Biology, 2005 [胡笃敬. 抗战时期我国植物生长物质研究回顾. 见: 2005年全国植物生长物质研讨会论文摘要汇编. 上海: 中国植物生理与植物分子生物学学会, 2005]
- 2 Lou C H, Xue Y L, Yan L F. Mechanisms of the physiological effects of 2, 4-D (in Chinese). *Sci Sin*, 1951, 2: 49–68 [娄成后, 薛应龙, 阎龙飞. 2,4-D生理作用的机制. *中国科学*, 1951, 2: 49–68]
- 3 Dong Y D, Yu G Z, Xing N F, et al. Effects of auxin analogues on rooting of some greening tree species in Beijing (in Chinese). *J Beijing Norm Univ (Nat Sci)*, 1957, 2: 119–126 [董愚得, 余纲哲, 幸霓峰, 等. 类似生长素对于一些北京绿化树种插枝生根的影响. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 1957, 2: 119–126]
- 4 Lou C H, Yan L F, Zeng L C. Utilizing auxin to prevent the dropping-off of cotton buds (in Chinese). *China Cotton*, 1958, 1: 18–21 [娄成后, 阎龙飞, 曾令程. 利用植物生长素防止棉花蕾铃脱落. *中国棉花*, 1958, 1: 18–21]
- 5 Tsui C. Relationship of the distribution of zinc and auxin to growth of tomato plants (in Chinese). *Acta Bot Sin*, 1954, 1: 31–35 [崔澈. 锌和生长素在植物里的分布对生长的关系. *植物学报(英文版)*, 1954, 1: 31–35]
- 6 Wei Y N, Li Y D. Effect of auxin, kinetin and monosaccharide on callus cell wall composition of *Abutilon avicennae* Gaertn. *Acta Bot Sin*, 1987, 3: 271–275 [魏玉凝, 李曜东. 吲哚乙酸、激动素和单糖对苘麻愈伤组织细胞壁组分的影响. *植物学报(英文版)*, 1987, 3: 271–275]

- 7 Ouyang J, Shao X, Li J. Indole-3-glycerol phosphate, a branchpoint of indole-3-acetic acid biosynthesis from the tryptophan biosynthetic pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2000, 24: 327–334
- 8 Wang B, Chu J, Yu T, et al. Tryptophan-independent auxin biosynthesis contributes to early embryogenesis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 4821–4826
- 9 Tang L P, Zhou C, Wang S S, et al. FUSCA3 interacting with LEAFY COTYLEDON2 controls lateral root formation through regulating *YUCCA4* gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2017, 213: 1740–1754
- 10 Cui D, Zhao J, Jing Y, et al. The *Arabidopsis* IDD14, IDD15, and IDD16 cooperatively regulate lateral organ morphogenesis and gravitropism by promoting auxin biosynthesis and transport. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003759
- 11 Qin H, Zhang Z, Wang J, et al. The activation of OsEIL1 on *YUC8M* transcription and auxin biosynthesis is required for ethylene-inhibited root elongation in rice early seedling development. *PLoS Genet*, 2017, 13: e1006955
- 12 Sun J, Qi L, Li Y, et al. PIF4-mediated activation of *YUCCA8* expression integrates temperature into the auxin pathway in regulating *Arabidopsis* hypocotyl growth. *PLoS Genet*, 2012, 8: e1002594
- 13 Liu K, Cao J, Yu K, et al. Wheat *TaSPL8* modulates leaf angle through auxin and brassinosteroid signaling. *Plant Physiol*, 2019, 181: 179–194
- 14 Zhou Y, Zhang D, An J, et al. TCP transcription factors regulate shade avoidance via directly mediating the expression of both *PHYTOCHROME INTERACTING FACTORS* and auxin biosynthetic genes. *Plant Physiol*, 2018, 176: 1850–1861
- 15 Zhou Y, Xun Q, Zhang D, et al. TCP transcription factors associate with *PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 4* and *CRYPTOCHROME 1* to regulate thermomorphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *iScience*, 2019, 15: 600–610
- 16 Han X, Yu H, Yuan R, et al. *Arabidopsis* transcription factor TCP5 controls plant thermomorphogenesis by positively regulating PIF4 activity. *iScience*, 2019, 15: 611–622
- 17 Mao J L, Miao Z Q, Wang Z, et al. *Arabidopsis* ERF1 mediates cross-talk between ethylene and auxin biosynthesis during primary root elongation by regulating *ASA1* expression. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1005760
- 18 Yan Z, Liu X, Ljung K, et al. Type B response regulators act as central integrators in transcriptional control of the auxin biosynthesis enzyme TAA1. *Plant Physiol*, 2017, 175: 1438–1454
- 19 Yang C, Liu X, Li D, et al. OsUGL is involved in the regulating auxin level and OsARFs expression in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci*, 2019, 288: 110239
- 20 Li R, Li J, Li S, et al. ADP1 affects plant architecture by regulating local auxin biosynthesis. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1003954
- 21 Wang P, Wang Z, Pan Q, et al. Increased biomass accumulation in maize grown in mixed nitrogen supply is mediated by auxin synthesis. *J Exp Bot*, 2019, 70: 1859–1873
- 22 Chen X J, Xia X J, Guo X, et al. Apoplastic H₂O₂ plays a critical role in axillary bud outgrowth by altering auxin and cytokinin homeostasis in tomato plants. *New Phytol*, 2016, 211: 1266–1278
- 23 Qin G, Gu H, Zhao Y, et al. An indole-3-acetic acid carboxyl methyltransferase regulates *Arabidopsis* leaf development. *Plant Cell*, 2005, 17: 2693–2704
- 24 Ding X, Cao Y, Huang L, et al. Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-8 suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate-independent basal immunity in rice. *Plant Cell*, 2008, 20: 228–240
- 25 Zhao Z, Zhang Y, Liu X, et al. A role for a dioxygenase in auxin metabolism and reproductive development in rice. *Dev Cell*, 2013, 27: 113–122
- 26 Li P, Wang Y, Qian Q, et al. LAZY1 controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport. *Cell Res*, 2007, 17: 402–410
- 27 Dong Z, Jiang C, Chen X, et al. Maize LAZY1 mediates shoot gravitropism and inflorescence development through regulating auxin transport, auxin signaling, and light response. *Plant Physiol*, 2013, 163: 1306–1322
- 28 Zhang N, Yu H, Yu H, et al. A core regulatory pathway controlling rice tiller angle mediated by the *LAZY1*-dependent asymmetric distribution of auxin. *Plant Cell*, 2018, 30: 1461–1475
- 29 Li Z, Liang Y, Yuan Y, et al. OsBRXL4 regulates shoot gravitropism and rice tiller angle through affecting LAZY1 nuclear localization. *Mol Plant*, 2019, 12: 1143–1156
- 30 Li H, Lin D, Dhonukshe P, et al. Phosphorylation switch modulates the interdigitated pattern of PIN1 localization and cell expansion in *Arabidopsis* leaf epidermis. *Cell Res*, 2011, 21: 970–978
- 31 Guo X, Qin Q, Yan J, et al. TYPE-ONE PROTEIN PHOSPHATASE4 regulates pavement cell interdigitation by modulating PIN-FORMED1 polarity and trafficking in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2015, 167: 1058–1075

- 32 Dai Y, Wang H, Li B, et al. Increased expression of MAP KINASE KINASE7 causes deficiency in polar auxin transport and leads to plant architectural abnormality in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2006, 18: 308–320
- 33 Jia W, Li B, Li S, et al. Mitogen-activated protein kinase cascade MKK7-MPK6 plays important roles in plant development and regulates shoot branching by phosphorylating PIN1 in Arabidopsis. *PLoS Biol*, 2016, 14: e1002550
- 34 Xu J, Yang X, Li B, et al. *GhLIL1* affects cell fate specification by regulating GhPIN1-mediated auxin distribution. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17: 63–74
- 35 Li L, He Y, Wang Y, et al. Arabidopsis PLC2 is involved in auxin-modulated reproductive development. *Plant J*, 2015, 84: 504–515
- 36 Chen X, Li L, Xu B, et al. Phosphatidylinositol-specific phospholipase C2 functions in auxin-modulated root development. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 1441–1457
- 37 Li G, Xue H W. Arabidopsis *PLD ζ 2* regulates vesicle trafficking and is required for auxin response. *Plant Cell*, 2007, 19: 281–295
- 38 Wang C, Yan X, Chen Q, et al. Clathrin light chains regulate clathrin-mediated trafficking, auxin signaling, and development in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2013, 25: 499–516
- 39 Yuan L, Liu Z, Song X, et al. The CK1 δ histidine kinase specifies the female gametic precursor of the endosperm. *Dev Cell*, 2016, 37: 34–46
- 40 Sun J, Chen Q, Qi L, et al. Jasmonate modulates endocytosis and plasma membrane accumulation of the Arabidopsis PIN2 protein. *New Phytol*, 2011, 191: 360–375
- 41 Zhang K X, Xu H H, Yuan T T, et al. Blue-light-induced PIN3 polarization for root negative phototropic response in Arabidopsis. *Plant J*, 2013, 128: 308–321
- 42 Wang Y, Yang L, Tang Y, et al. Arabidopsis choline transporter-like 1 (CTL1) regulates secretory trafficking of auxin transporters to control seedling growth. *PLoS Biol*, 2017, 15: e2004310
- 43 Guo J, Wei J, Xu J, et al. Inducible knock-down of GNOM during root formation reveals tissue-specific response to auxin transport and its modulation of local auxin biosynthesis. *J Exp Bot*, 2014, 65: 1165–1179
- 44 Zou J J, Zheng Z Y, Xue S, et al. The role of Arabidopsis Actin-Related Protein 3 in amyloplast sedimentation and polar auxin transport in root gravitropism. *J Exp Bot*, 2016, 67: 5325–5337
- 45 Liu Y, Dong Q, Kita D, et al. RopGEF1 plays a critical role in polar auxin transport in early development. *Plant Physiol*, 2017, 175: 157–171
- 46 Huang J, Liu H, Chen M, et al. ROP3 GTPase contributes to polar auxin transport and auxin responses and is important for embryogenesis and seedling growth in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2014, 26: 3501–3518
- 47 Yang X, Song L, Xue H W. Membrane steroid binding protein 1 (MSBP1) stimulates tropism by regulating vesicle trafficking and auxin redistribution. *Mol Plant*, 2008, 1: 1077–1087
- 48 Liu S, Wang J, Wang L, et al. Adventitious root formation in rice requires OsGNOM1 and is mediated by the OsPINs family. *Cell Res*, 2009, 19: 1110–1119
- 49 Wu S, Xie Y, Zhang J, et al. *VLN2* regulates plant architecture by affecting microfilament dynamics and polar auxin transport in rice. *Plant Cell*, 2015, 27: 2829–2845
- 50 Liu L, Tong H, Xiao Y, et al. Activation of *Big Grain1* significantly improves grain size by regulating auxin transport in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 11102–11107
- 51 Zhuang X, Xu Y, Chong K, et al. *OsAGAP*, an *ARF-GAP* from rice, regulates root development mediated by auxin in Arabidopsis. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 147–156
- 52 Zhuang X, Jiang J, Li J, et al. Over-expression of *OsAGAP*, an ARF-GAP, interferes with auxin influx, vesicle trafficking and root development. *Plant J*, 2006, 48: 581–591
- 53 Qi J, Qian Q, Bu Q, et al. Mutation of the rice *Narrow leaf1* gene, which encodes a novel protein, affects vein patterning and polar auxin transport. *Plant Physiol*, 2008, 147: 1947–1959
- 54 Li L, Xu J, Xu Z H, et al. Brassinosteroids stimulate plant tropisms through modulation of polar auxin transport in *Brassica* and Arabidopsis. *Plant Cell*, 2005, 17: 2738–2753
- 55 Wang H Z, Yang K Z, Zou J J, et al. Transcriptional regulation of *PIN* genes by FOUR LIPS and MYB88 during Arabidopsis root gravitropism. *Nat Commun*, 2015, 6: 8822
- 56 Zhao J, Jiang L, Che G, et al. A functional allele of *CsFUL1* regulates fruit length through repressing *CsSUP* and inhibiting auxin transport in cucumber. *Plant Cell*, 2019, 31: 1289–1307

- 57 Sun F, Zhang W, Hu H, et al. Salt modulates gravity signaling pathway to regulate growth direction of primary roots in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2008, 146: 178–188
- 58 Li B, Li Q, Kronzucker H J, et al. Roles of abscisic acid and auxin in shoot-supplied ammonium inhibition of root system development. *Plant Signal Behav*, 2011, 6: 1451–1453
- 59 Ge Y, Yan F, Zourelidou M, et al. SHADE AVOIDANCE 4 is required for proper auxin distribution in the hypocotyl. *Plant Physiol*, 2017, 173: 788–800
- 60 Cao M, Chen R, Li P, et al. TMK1-mediated auxin signalling regulates differential growth of the apical hook. *Nature*, 2019, 568: 240–243
- 61 Ke J, Ma H, Gu X, et al. Structural basis for recognition of diverse transcriptional repressors by the TOPLESS family of corepressors. *Sci Adv*, 2015, 1: e1500107
- 62 Kang B, Zhang Z, Wang L, et al. OsCYP2, a chaperone involved in degradation of auxin-responsive proteins, plays crucial roles in rice lateral root initiation. *Plant J*, 2013, 74: 86–97
- 63 Wen R, Wang S, Xiang D, et al. UBC13, an E2 enzyme for Lys63-linked ubiquitination, functions in root development by affecting auxin signaling and Aux/IAA protein stability. *Plant J*, 2014, 80: 424–436
- 64 Yang B J, Han X X, Yin L L, et al. Arabidopsis PROTEASOME REGULATOR1 is required for auxin-mediated suppression of proteasome activity and regulates auxin signalling. *Nat Commun*, 2016, 7: 11388
- 65 Cui F, Wu S, Sun W, et al. The *Pseudomonas syringae* type III effector AvrRpt2 promotes pathogen virulence via stimulating Arabidopsis auxin/indole acetic acid protein turnover. *Plant Physiol*, 2013, 162: 1018–1029
- 66 Wang J W, Wang L J, Mao Y B, et al. Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2005, 17: 2204–2216
- 67 Bian H, Xie Y, Guo F, et al. Distinctive expression patterns and roles of the miRNA393/TIR1 homolog module in regulating flag leaf inclination and primary and crown root growth in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2012, 196: 149–161
- 68 Wang Y, Li K, Chen L, et al. MicroRNA167-directed regulation of the auxin response factors *GmARF8a* and *GmARF8b* is required for soybean nodulation and lateral root development. *Plant Physiol*, 2015, 168: 984–999
- 69 He F, Xu C, Fu X, et al. The *MicroRNA390/TRANS-ACTING SHORT INTERFERING RNA3* module mediates lateral root growth under salt stress via the auxin pathway. *Plant Physiol*, 2018, 177: 775–791
- 70 Wang J J, Guo H S. Cleavage of *INDOLE-3-ACETIC ACID INDUCIBLE28* mRNA by microRNA847 upregulates auxin signaling to modulate cell proliferation and lateral organ growth in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2015, 27: 574–590
- 71 Zeng W, Dai X, Sun J, et al. Modulation of auxin signaling and development by polyadenylation machinery. *Plant Physiol*, 2019, 179: 686–699
- 72 Li W, Liu H, Cheng Z J, et al. DNA methylation and histone modifications regulate *de novo* shoot regeneration in Arabidopsis by modulating *WUSCHEL* expression and auxin signaling. *PLoS Genet*, 2011, 7: e1002243
- 73 Su Y H, Zhao X Y, Liu Y B, et al. Auxin-induced *WUS* expression is essential for embryonic stem cell renewal during somatic embryogenesis in Arabidopsis. *Plant J*, 2009, 59: 448–460
- 74 Chen D, Ren Y, Deng Y, et al. Auxin polar transport is essential for the development of zygote and embryo in *Nicotiana tabacum* L. and correlated with ABP1 and PM H⁺-ATPase activities. *J Exp Bot*, 2010, 61: 1853–1867
- 75 Zhou W, Wei L, Xu J, et al. Arabidopsis tyrosylprotein sulfotransferase acts in the auxin/PLETHORA pathway in regulating postembryonic maintenance of the root stem cell niche. *Plant Cell*, 2010, 22: 3692–3709
- 76 Ou Y, Lu X, Zi Q, et al. RGF1 INSENSITIVE 1 to 5, a group of LRR receptor-like kinases, are essential for the perception of root meristem growth factor 1 in *Arabidopsis thaliana*. *Cell Res*, 2016, 26: 686–698
- 77 Song W, Liu L, Wang J, et al. Signature motif-guided identification of receptors for peptide hormones essential for root meristem growth. *Cell Res*, 2016, 26: 674–685
- 78 Tian H, Wabnik K, Niu T, et al. WOX5–IAA17 feedback circuit-mediated cellular auxin response is crucial for the patterning of root stem cell niches in Arabidopsis. *Mol Plant*, 2014, 7: 277–289
- 79 Hong L W, Yan D W, Liu W C, et al. *TIME FOR COFFEE* controls root meristem size by changes in auxin accumulation in Arabidopsis. *J Exp Bot*, 2014, 65: 275–286
- 80 Liu H, Wang S, Yu X, et al. ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J*, 2005, 43: 47–56
- 81 Ni D A, Wang L J, Xu Z H, et al. Foliar modifications induced by inhibition of polar transport of auxin. *Cell Res*, 1999, 9: 27–35

- 82 Wang W, Xu B, Wang H, et al. *YUCCA* genes are expressed in response to leaf adaxial-abaxial juxtaposition and are required for leaf margin development. *Plant Physiol*, 2011, 157: 1805–1819
- 83 Qi J, Wang Y, Yu T, et al. Auxin depletion from leaf primordia contributes to organ patterning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 18769–18774
- 84 Cui D, Neill S J, Tang Z, et al. Gibberellin-regulated *XET* is differentially induced by auxin in rice leaf sheath bases during gravitropic bending. *J Exp Bot*, 2005, 56: 1327–1334
- 85 Hu X, Neill S J, Tang Z, et al. Nitric oxide mediates gravitropic bending in soybean roots. *Plant Physiol*, 2005, 137: 663–670
- 86 Mei Y, Jia W J, Chu Y J, et al. Arabidopsis phosphatidylinositol monophosphate 5-kinase 2 is involved in root gravitropism through regulation of polar auxin transport by affecting the cycling of PIN proteins. *Cell Res*, 2012, 22: 581–597
- 87 Wan Y, Jasik J, Wang L, et al. The signal transducer NPH3 integrates the phototropin1 photosensor with PIN2-based polar auxin transport in Arabidopsis root phototropism. *Plant Cell*, 2012, 24: 551–565
- 88 Sun J, Qi L, Li Y, et al. PIF4 and PIF5 transcription factors link blue light and auxin to regulate the phototropic response in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2013, 25: 2102–2114
- 89 Yang C, Xie F, Jiang Y, et al. Phytochrome A negatively regulates the shade avoidance response by increasing auxin/indole acetic acid protein stability. *Dev Cell*, 2018, 44: 29–41.e4
- 90 Xu F, He S, Zhang J, et al. Photoactivated CRY1 and phyB interact directly with AUX/IAA proteins to inhibit auxin signaling in Arabidopsis. *Mol Plant*, 2018, 11: 523–541
- 91 Cheng Z J, Wang L, Sun W, et al. Pattern of auxin and cytokinin responses for shoot meristem induction results from the regulation of cytokinin biosynthesis by AUXIN RESPONSE FACTOR3. *Plant Physiol*, 2013, 161: 240–251
- 92 Gao S, Fang J, Xu F, et al. *CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE4* integrates cytokinin and auxin signaling to control rice crown root formation. *Plant Physiol*, 2014, 165: 1035–1046
- 93 Meng W J, Cheng Z J, Sang Y L, et al. Type-B *ARABIDOPSIS* RESPONSE REGULATORS is critical to the specification of shoot stem cell niche by dual regulation of *WUSCHEL*. *Plant Cell*, 2017, 29: 1357–1372
- 94 Zhang K, Wang R, Zi H, et al. AUXIN RESPONSE FACTOR3 regulates floral meristem determinacy by repressing cytokinin biosynthesis and signaling. *Plant Cell*, 2018, 30: 324–346
- 95 Sun J, Xu Y, Ye S, et al. Arabidopsis *ASA1* is important for jasmonate-mediated regulation of auxin biosynthesis and transport during lateral root formation. *Plant Cell*, 2009, 21: 1495–1511
- 96 Chen Q, Sun J, Zhai Q, et al. The basic helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses *PLETHORA* expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2011, 23: 3335–3352
- 97 Cai X T, Xu P, Zhao P X, et al. Arabidopsis ERF109 mediates cross-talk between jasmonic acid and auxin biosynthesis during lateral root formation. *Nat Commun*, 2014, 5: 5833
- 98 Jiang Y, Liang G, Yang S, et al. Arabidopsis WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid-and auxin-mediated signaling in jasmonic acid-induced leaf senescence. *Plant Cell*, 2014, 26: 230–245
- 99 Wang L, Hua D, He J, et al. *Auxin Response Factor2 (ARF2)* and its regulated homeodomain gene *HB33* mediate abscisic acid response in Arabidopsis. *PLoS Genet*, 2011, 7: e1002172
- 100 Liu X, Zhang H, Zhao Y, et al. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 15485–15490
- 101 Zhao Y, Xing L, Wang X, et al. The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes. *Sci Signal*, 2014, 7: ra53
- 102 Chen H, Ma B, Zhou Y, et al. E3 ubiquitin ligase SOR1 regulates ethylene response in rice root by modulating stability of Aux/IAA protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 4513–4518
- 103 Miao Z Q, Zhao P X, Mao J L, et al. HOMEBOX PROTEIN52 mediates the crosstalk between ethylene and auxin signaling during primary root elongation by modulating auxin transport-related gene expression. *Plant Cell*, 2018, 30: 2761–2778
- 104 Zhou X Y, Song L, Xue H W. Brassinosteroids regulate the differential growth of Arabidopsis hypocotyls through auxin signaling components IAA19 and ARF7. *Mol Plant*, 2013, 6: 887–904
- 105 Sang D, Chen D, Liu G, et al. Strigolactones regulate rice tiller angle by attenuating shoot gravitropism through inhibiting auxin biosynthesis.

- Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111: 11199–11204
- 106 Yuan H M, Liu W C, Lu Y T. CATALASE2 coordinates SA-mediated repression of both auxin accumulation and JA biosynthesis in plant defenses. Cell Host Microbe, 2017, 21: 143–155
- 107 Skoog F, Tsui C. Chemical control of growth and bud formation in tobacco stem segments and callus cultured *in vitro*. Am J Bot, 1948, 35: 782–787
- 108 Fu Y Y, Jia S R, Lin Y. Plant regeneration from mesophyll protoplast culture of cabbage (*Brassica oleracea* var “capitata”). Theoret Appl Genets, 1985, 71: 495–499
- 109 Chen Z, Qian C, Qin M, et al. Recent advances in anther culture of *Hevea brasiliensis* (Muell.-Arg.). Theoret Appl Genets, 1982, 62: 103–108
- 110 Ling D H, Chen W Y, Chen M F, et al. Direct development of plantlets from immature panicles of rice *in vitro*. Plant Cell Rep, 1983, 2: 172–174
- 111 Sa G, Mi M, He-chun Y, et al. Effects of *ipt* gene expression on the physiological and chemical characteristics of *Artemisia annua* L. Plant Sci, 2001, 160: 691–698
- 112 Sun J, Niu Q W, Tarkowski P, et al. The Arabidopsis *AtIPT8/PGA22* gene encodes an isopentenyl transferase that is involved in *de novo* cytokinin biosynthesis. Plant Physiol, 2003, 131: 167–176
- 113 Wang J, Ma X M, Kojima M, et al. N-glucosyltransferase UGT76C2 is involved in cytokinin homeostasis and cytokinin response in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Physiol, 2011, 52: 2200–2213
- 114 Wang J, Ma X M, Kojima M, et al. Glucosyltransferase UGT76C1 finely modulates cytokinin responses via cytokinin N-glucosylation in *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol Biochem, 2013, 65: 9–16
- 115 Jin S H, Ma X M, Kojima M, et al. Overexpression of glucosyltransferase *UGT85A1* influences trans-zeatin homeostasis and trans-zeatin responses likely through O-glucosylation. Planta, 2013, 237: 991–999
- 116 Duan J, Yu H, Yuan K, et al. Strigolactone promotes cytokinin degradation through transcriptional activation of *CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE 9* in rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2019, 116: 14319–14324
- 117 Wang B, Chen Y, Guo B, et al. Expression and functional analysis of genes encoding cytokinin receptor-like histidine kinase in maize (*Zea mays* L.). Mol Genet Genomics, 2014, 289: 501–512
- 118 Sun L, Zhang Q, Wu J, et al. Two rice authentic histidine phosphotransfer proteins, OsAHP1 and OsAHP2, mediate cytokinin signaling and stress responses in rice. Plant Physiol, 2014, 165: 335–345
- 119 Feng J, Wang C, Chen Q, et al. S-nitrosylation of phosphotransfer proteins represses cytokinin signaling. Nat Commun, 2013, 4: 1529
- 120 Ren B, Liang Y, Deng Y, et al. Genome-wide comparative analysis of type-A Arabidopsis response regulator genes by overexpression studies reveals their diverse roles and regulatory mechanisms in cytokinin signaling. Cell Res, 2009, 19: 1178–1190
- 121 Liang Y, Wang X, Hong S, et al. Deletion of the initial 45 residues of ARR18 induces cytokinin response in Arabidopsis. J Genets Genomics, 2012, 39: 37–46
- 122 Li G, Tan M, Cheng F, et al. Molecular role of cytokinin in bud activation and outgrowth in apple branching based on transcriptomic analysis. Plant Mol Biol, 2018, 98: 261–274
- 123 Ni J, Shah F A, Liu W, et al. Comparative transcriptome analysis reveals the regulatory networks of cytokinin in promoting the floral feminization in the oil plant *Sapium sebiferum*. BMC Plant Biol, 2018, 18: 96
- 124 Liu H, Zhang H, Dong Y X, et al. *DNA METHYLTRANSFERASE1*-mediated shoot regeneration is regulated by cytokinin-induced cell cycle in Arabidopsis. New Phytol, 2018, 217: 219–232
- 125 Zhang K, Zhao L, Yang X, et al. *GmRAV1* regulates regeneration of roots and adventitious buds by the cytokinin signaling pathway in Arabidopsis and soybean. Physiol Plant, 2019, 165: 814–829
- 126 Yang J, Zhang J, Huang Z, et al. Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. Ann Bot, 2002, 90: 369–377
- 127 Han Y, Zhang C, Yang H, et al. Cytokinin pathway mediates APETALA1 function in the establishment of determinate floral meristems in Arabidopsis. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111: 6840–6845
- 128 Wang J, Tian C, Zhang C, et al. Cytokinin signaling activates *WUSCHEL* expression during axillary meristem initiation. Plant Cell, 2017, 29: 1373–1387
- 129 Dai X, Liu Z, Qiao M, et al. ARR12 promotes *de novo* shoot regeneration in *Arabidopsis thaliana* via activation of *WUSCHEL* expression. J Integr Plant Biol, 2017, 59: 747–758

- 130 Zhao Y, Cheng S, Song Y, et al. The interaction between rice ERF3 and WOX11 promotes crown root development by regulating gene expression involved in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 2015, 27: 2469–2483
- 131 Zou X, Shao J, Wang Q, et al. Supraoptimal cytokinin content inhibits rice seminal root growth by reducing root meristem size and cell length via increased ethylene content. *Int J Mol Sci*, 2018, 19: 4051
- 132 Shi Y, Tian S, Hou L, et al. Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of *CBF* and type-A *ARR* genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 2578–2595
- 133 Zhu J, Zhang K X, Wang W S, et al. Low temperature inhibits root growth by reducing auxin accumulation via *ARR1/12*. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56: 727–736
- 134 Huang X, Hou L, Meng J, et al. The antagonistic action of abscisic acid and cytokinin signaling mediates drought stress response in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2018, 11: 970–982
- 135 Li Y, Wang B, Dong R, et al. AtUGT76C2, an *Arabidopsis* cytokinin glycosyltransferase is involved in drought stress adaptation. *Plant Sci*, 2015, 236: 157–167
- 136 Zhang P, Wang W Q, Zhang G L, et al. Senescence-inducible expression of isopentenyl transferase extends leaf life, increases drought stress resistance and alters cytokinin metabolism in cassava. *J Integr Plant Biol*, 2010, 11: no
- 137 Chen B, Yang H. 6-Benzylaminopurine alleviates chilling injury of postharvest cucumber fruit through modulating antioxidant system and energy status. *J Sci Food Agric*, 2013, 93: 1915–1921
- 138 Wang Y, Shen W, Chan Z, et al. Endogenous cytokinin overproduction modulates ROS homeostasis and decreases salt stress resistance in *Arabidopsis Thaliana*. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 1004
- 139 Jiang L, Liu C, Cao H, et al. The role of cytokinin in selenium stress response in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 2019, 281: 122–132
- 140 Yang Z B, Liu G, Liu J, et al. Synergistic action of auxin and cytokinin mediates aluminum-induced root growth inhibition in *Arabidopsis*. *EMBO Rep*, 2017, 18: 1213–1230
- 141 Gao S, Xiao Y, Xu F, et al. Cytokinin-dependent regulatory module underlies the maintenance of zinc nutrition in rice. *New Phytol*, 2019, 224: 202–215
- 142 Han J F, Qi Q G, Zhang X M, et al. Studies of physiological effects of 24-epibrassinolide on the growth and development of tobacco and the quality of tobacco leaves (in Chinese). *Tob Sci Technol*, 1989, 1: 31–34 [韩锦峰, 齐群钢, 张秀梅, 等. 表油菜素内酯对烟株生长发育和烟叶产质生理效应的研究. *烟草科技*, 1989, 1: 31–34]
- 143 Han J F, Qi Q G, Zhang X M, et al. Effects of 24-epibrassinolide on the regulation of substance allocation and accumulation in leaves from different parts of tobacco plants (in Chinese). *China Tob*, 1988, 1: 9–12 [韩锦峰, 齐群钢, 张秀梅, 等. 表油菜素内酯对烟株不同部位叶片的物质运输与积累的调配效应研究. *中国烟草*, 1988, 1: 9–12]
- 144 Zhang X M, Ren H P, Chen Z K, et al. Effects of 24-epibrassinolide on the development of corn ear (in Chinese). *Plant Phys Commun*, 1989, 5: 42–43 [张秀梅, 任和平, 陈占宽, 等. 表油菜素内酯对玉米果穗发育的影响. *植物生理学通讯*, 1989, 5: 42–43]
- 145 Zhang X M, Ren H P, Chen Z K, et al. A preliminary study on the effect of sparing 24-epibrassinolide on kernel abortion of corn ear tip (in Chinese). *J Henan Agric Univ*, 1987, 21: 58–63 [张秀梅, 任和平, 陈占宽, 等. 表油菜素内酯对玉米果穗顶端籽粒败育的影响研究初报. *河南农业大学学报*, 1987, 21: 58–63]
- 146 Zheng H Q, Chen J C, Zhao Y J, et al. Selection of brassinolide-insensitive mutant of *Arabidopsis thaliana* (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1996, 23: 293–298 [郑慧琼, 陈季楚, 赵毓橘, 等. 油菜素内酯不敏感型的拟南芥突变型筛选. *植物生理学报*, 1997, 23: 293–298]
- 147 She J, Han Z, Kim T W, et al. Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1. *Nature*, 2011, 474: 472–476
- 148 Hothorn M, Belkhadir Y, Dreux M, et al. Structural basis of steroid hormone perception by the receptor kinase BRI1. *Nature*, 2011, 474: 467–471
- 149 She J, Han Z, Zhou B, et al. Structural basis for differential recognition of brassinolide by its receptors. *Protein Cell*, 2013, 4: 475–482
- 150 Gou X, Yin H, He K, et al. Genetic evidence for an indispensable role of somatic embryogenesis receptor kinases in brassinosteroid signaling. *PLoS Genet*, 2012, 8: e1002452
- 151 Sun Y, Han Z, Tang J, et al. Structure reveals that BAK1 as a co-receptor recognizes the BRI1-bound brassinolide. *Cell Res*, 2013, 23: 1326–1329
- 152 Li D, Wang L, Wang M, et al. Engineering *OsBAK1* gene as a molecular tool to improve rice architecture for high yield. *Plant Biotech J*, 2009, 7: 791–806

- 153 Sun C, Yan K, Han J T, et al. Scanning for new BRI1 mutations via TILLING analysis. *Plant Physiol*, 2017, 174: 1881–1896
- 154 Xu W, Huang J, Li B, et al. Is kinase activity essential for biological functions of BRI1? *Cell Res*, 2008, 18: 472–478
- 155 Lv M, Li M, Chen W, et al. Thermal-enhanced bri1-301 instability reveals a plasma membrane protein quality control system in plants. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1620
- 156 Zhang X, Zhou L, Qin Y, et al. A temperature-sensitive misfolded bri1-301 receptor requires its kinase activity to promote growth. *Plant Physiol*, 2018, 178: 1704–1719
- 157 Zhao B, Lv M, Feng Z, et al. TWISTED DWARF 1 associates with BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE 1 to regulate early events of the brassinosteroid signaling pathway. *Mol Plant*, 2016, 9: 582–592
- 158 Chaiwanon J, Garcia V J, Cartwright H, et al. Immunophilin-like FKBP42/TWISTED DWARF1 interacts with the receptor kinase BRI1 to regulate brassinosteroid signaling in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2016, 9: 593–600
- 159 Yang X H, Xu Z H, Xue H W. Arabidopsis membrane steroid binding protein 1 is involved in inhibition of cell elongation. *Plant Cell*, 2005, 17: 116–131
- 160 Song L, Shi Q M, Yang X H, et al. Membrane steroid-binding protein 1 (MSBP1) negatively regulates brassinosteroid signaling by enhancing the endocytosis of BAK1. *Cell Res*, 2009, 19: 864–876
- 161 Wang L, Xu Y Y, Ma Q B, et al. Heterotrimeric G protein α subunit is involved in rice brassinosteroid response. *Cell Res*, 2006, 16: 916–922
- 162 Hu X, Qian Q, Xu T, et al. The U-Box E3 ubiquitin ligase TUD1 functions with a heterotrimeric G α subunit to regulate brassinosteroid-mediated growth in rice. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003391
- 163 Jiang J, Wang T, Wu Z, et al. The intrinsically disordered protein BKI1 is essential for inhibiting BRI1 signaling in plants. *Mol Plant*, 2015, 8: 1675–1678
- 164 Wang J, Jiang J, Wang J, et al. Structural insights into the negative regulation of BRI1 signaling by BRI1-interacting protein BKI1. *Cell Res*, 2014, 24: 1328–1341
- 165 Wang H, Yang C, Zhang C, et al. Dual role of BKI1 and 14-3-3 s in brassinosteroid signaling to link receptor with transcription factors. *Dev Cell*, 2011, 21: 825–834
- 166 Zhang B, Wang X, Zhao Z, et al. OsBRI1 activates BR signaling by preventing binding between the TPR and kinase domains of OsBSK3 via phosphorylation. *Plant Physiol*, 2016, 170: 1149–1161
- 167 Wang R, Liu M, Yuan M, et al. The brassinosteroid-activated BRI1 receptor kinase is switched off by dephosphorylation mediated by cytoplasm-localized PP2A B' subunits. *Mol Plant*, 2016, 9: 148–157
- 168 Yang B J, Lin W H, Fu F F, et al. Receptor-like protein ELT1 promotes brassinosteroid signaling through interacting with and suppressing the endocytosis-mediated degradation of receptor BRI1. *Cell Res*, 2017, 27: 1182–1185
- 169 Zhang G, Song X, Guo H, et al. A small G protein as a novel component of the rice brassinosteroid signal transduction. *Mol Plant*, 2016, 9: 1260–1271
- 170 Jiang J, Zhang C, Wang X. A recently evolved isoform of the transcription factor BES1 promotes brassinosteroid signaling and development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2015, 27: 361–374
- 171 Yang M, Li C, Cai Z, et al. SINAT E3 ligases control the light-mediated stability of the brassinosteroid-activated transcription factor BES1 in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2017, 41: 47–58.e4
- 172 Hao Y, Wang H, Qiao S, et al. Histone deacetylase HDA6 enhances brassinosteroid signaling by inhibiting the BIN2 kinase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 10418–10423
- 173 Bai M Y, Zhang L Y, Gampala S S, et al. Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 13839–13844
- 174 Tong H, Liu L, Jin Y, et al. DWARF AND LOW-TILLERING acts as a direct downstream target of a GSK3/SHAGGY-like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice. *Plant Cell*, 2012, 24: 2562–2577
- 175 Tong H, Jin Y, Liu W, et al. DWARF AND LOW-TILLERING, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice. *Plant J*, 2009, 58: 803–816
- 176 Wang L, Xu Y, Zhang C, et al. OsLIC, a novel CCCH-type zinc finger protein with transcription activation, mediates rice architecture via brassinosteroids signaling. *PLoS ONE*, 2008, 3: e3521
- 177 Zhang C, Xu Y, Guo S, et al. Dynamics of brassinosteroid response modulated by negative regulator LIC in rice. *PLoS Genet*, 2012, 8:

e1002686

- 178 Qiao S, Sun S, Wang L, et al. The RLA1/SMOS1 transcription factor functions with OsBZR1 to regulate brassinosteroid signaling and rice architecture. *Plant Cell*, 2017, 29: 292–309
- 179 Yang C, Shen W, He Y, et al. OVATE family protein 8 positively mediates brassinosteroid signaling through interacting with the GSK3-like kinase in rice. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006118
- 180 Luo M, Xiao Y, Li X, et al. GhDET2, a steroid 5 α -reductase, plays an important role in cotton fiber cell initiation and elongation. *Plant J*, 2007, 51: 419–430
- 181 Gao Y, Zhang D, Li J. TCP1 modulates *DWF4* expression via directly interacting with the GGNCCC motifs in the promoter region of *DWF4* in *Arabidopsis thaliana*. *J Genets Genomics*, 2015, 42: 383–392
- 182 Guo Z, Fujioka S, Blancaflor E B, et al. TCP1 modulates brassinosteroid biosynthesis by regulating the expression of the key biosynthetic gene *DWARF4* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2010, 22: 1161–1173
- 183 Wei Z, Yuan T, Tarkowská D, et al. Brassinosteroid biosynthesis is modulated via a transcription factor cascade of COG1, PIF4, and PIF5. *Plant Physiol*, 2017, 174: 1260–1273
- 184 Tian J, Wang C, Xia J, et al. Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields. *Science*, 2019, 365: 658–664
- 185 Zhu W, Wang H, Fujioka S, et al. Homeostasis of brassinosteroids regulated by DRL1, a putative acyltransferase in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2013, 6: 546–558
- 186 Yang Z, Zhang C, Yang X, et al. *PAG1*, a cotton brassinosteroid catabolism gene, modulates fiber elongation. *New Phytol*, 2014, 203: 437–448
- 187 Xin P, Yan J, Fan J, et al. An improved simplified high-sensitivity quantification method for determining brassinosteroids in different tissues of rice and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2013, 162: 2056–2066
- 188 Xin P, Yan J, Li B, et al. A comprehensive and effective mass spectrometry-based screening strategy for discovery and identification of new brassinosteroids from rice tissues. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1786
- 189 Xin P, Li B, Yan J, et al. Pursuing extreme sensitivity for determination of endogenous brassinosteroids through direct fishing from plant matrices and eliminating most interferences with boronate affinity magnetic nanoparticles. *Anal Bioanal Chem*, 2018, 410: 1363–1374
- 190 Zhou A Q. Effect of brassinolide on seed germination and growth of coleoptile in rice (in Chinese). *Plant Phys Commun*, 1987, 5: 19–22 [周爱清. 油菜素内酯对水稻种子发芽及芽鞘生长的影响. *植物生理学通讯*, 1987, 5: 19–22]
- 191 Luo B S, Yu D Q, Zhou D Y. Effects of brassinolide on the changes in IAA, ABA levels in young cotton bolls and boll shedding (in Chinese). *Plant Phys Commun*, 1988, 5: 31–34 [骆炳山, 余德谦, 周德翼. 油菜素内酯对棉花幼铃中IAA, ABA水平变化和棉铃脱落的影响. *植物生理学通讯*, 1988, 5: 31–34]
- 192 Chang J Q, Cai D T. The effects of BR in rapeseed on germination and its cotyledon tissue culture (in Chinese). *Chin Oil*, 1988, 4: 18–22 [昌金桥, 蔡得田. 油菜素内酯对油菜种子萌发及子叶组织培养的影响. *中国油料*, 1988, 4: 18–22]
- 193 Luo B S. Effect of brassinolide on growth and fruiting in soybean (in Chinese). *Plant Phys Commun*, 1986, 2: 14–17 [骆炳山. 油菜素内酯对大豆生长及结实性的影响. *植物生理学通讯*, 1986, 2: 14–17]
- 194 Shen Z D, Zhao Y J, Ding J. Promrtion effect of epi-brassinolide on the elongggation of wheat coleoptiles (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1988, 14: 233–237 [沈镇德, 赵毓橘, 丁静. 表油菜素内酯促进小麦胚芽鞘伸长的作用. *植物生理学报*, 1988, 14: 233–237]
- 195 Zhang L Y, Bai M Y, Wu J, et al. Antagonistic HLH/bHLH transcription factors mediate brassinosteroid regulation of cell elongation and plant development in rice and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, 21: 3767–3780
- 196 Chen L, Xiong G, Cui X, et al. OsGRAS19 may be a novel component involved in the brassinosteroid signaling pathway in rice. *Mol Plant*, 2013, 6: 988–991
- 197 Xia X J, Zhang Y, Wu J X, et al. Brassinosteroids promote metabolism of pesticides in cucumber. *J Agric Food Chem*, 2009, 57: 8406–8413
- 198 Xia X J, Zhou Y H, Ding J, et al. Induction of systemic stress tolerance by brassinosteroid in *Cucumis sativus*. *New Phytol*, 2011, 191: 706–720
- 199 Jiang Y P, Cheng F, Zhou Y H, et al. Cellular glutathione redox homeostasis plays an important role in the brassinosteroid-induced increase in CO₂ assimilation in *Cucumis sativus*. *New Phytol*, 2012, 194: 932–943
- 200 Zhou J, Wang J, Li X, et al. H₂O₂ mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses. *J Exp Bot*, 2014, 65: 4371–4383
- 201 Xia X J, Gao C J, Song L X, et al. Role of H₂O₂ dynamics in brassinosteroid-induced stomatal closure and opening in *Solanum lycopersicum*.

- Plant Cell Environ, 2014, 37: 2036–2050
- 202 Xia X J, Fang P P, Guo X, et al. Brassinosteroid-mediated apoplastic H₂O₂-glutaredoxin 12/14 cascade regulates antioxidant capacity in response to chilling in tomato. Plant Cell Environ, 2018, 41: 1052–1064
- 203 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. Plant Cell Environ, 2018, 41: 1113–1125
- 204 Nie W F, Wang M M, Xia X J, et al. Silencing of tomato *RBOH1* and *MPK2* abolishes brassinosteroid-induced H₂O₂ generation and stress tolerance. Plant Cell Environ, 2013, 36: 789–803
- 205 Cheng F, Zhou Y H, Xia X J, et al. Chloroplastic thioredoxin-*f* and thioredoxin-*m1/4* play important roles in brassinosteroids-induced changes in CO₂ assimilation and cellular redox homeostasis in tomato. J Exp Bot, 2014, 65: 4335–4347
- 206 Lin W H, Wang Y, Mueller-Roeber B, et al. *At5PTase13* modulates cotyledon vein development through regulating auxin homeostasis. Plant Physiol, 2005, 139: 1677–1691
- 207 Jiang Y, Bao L, Jeong S Y, et al. XIAO is involved in the control of organ size by contributing to the regulation of signaling and homeostasis of brassinosteroids and cell cycling in rice. Plant J, 2012, 70: 398–408
- 208 Liang T, Mei S, Shi C, et al. UVR8 interacts with BES1 and BIM1 to regulate transcription and photomorphogenesis in Arabidopsis. Dev Cell, 2018, 44: 512–523.e5
- 209 Gao X H, Fu X D. Research progress for the gibberellin signaling and action on plant growth and development (in Chinese). Biotechnol Bull, 2018, 34: 7–19 [高秀华, 傅向东. 赤霉素信号转导及其调控植物生长发育的研究进展. 生物技术通报, 2018, 34: 7–19]
- 210 Silverstone A L, Sun T. Gibberellins and the green revolution. Trends Plant Sci, 2000, 5: 1–2
- 211 Guan H. Preliminary report of gibberellin liquid culture on the growth of wheat (in Chinese). Biol Teach, 1958, 3: 18–21 [管和. 赤霉素培养液对小麦生长的初步简报. 生物学教学, 1958, 3: 18–21]
- 212 Loo S W, Hwang W H, Tang H F. Further studies on the effect of gibberellin on cold resistance of vegetables (in Chinese). Acta Biol Exp Sin, 1963, 8: 150–154 [罗士韦, 黄文徽, 谭惠芬. 赤霉素对二种蔬菜抗寒性的试验. 实验生物学报, 1963, 8: 150–154]
- 213 Loo S W, Wang X. Relationship between growth of gibberellin and polysaccharides in plants (in Chinese). Chin Sci Bull, 1963, 14: 55–56 [罗士韦, 王熊. 赤霉素促进生长与植物体内多糖的关系. 科学通报, 1963, 14: 55–56]
- 214 Loo S W, Hwang W H. Studies on the physiological actions of the gibberellins I. The effect of gibberellin on the growth of several cultivated plants (in Chinese). Acta Biol Exp Sin, 1960, 7: 93–104 [罗士韦, 黄文徽. 赤霉素的生理作用 I. 赤霉素对几种植物生长的影响. 实验生物学报, 1960, 7: 93–104]
- 215 Loo S W, Ling K L, Chang C F. Studies on the physiological actions of the gibberellins II. The effect of gibberellin on the leaf and photosynthesis of plants (in Chinese). Acta Biol Exp Sin, 1960, 7: 105–108 [罗士韦, 林坤律, 张正福. 赤霉素的生理作用 II. 赤霉素对植物叶面积与光合作用的影响. 实验生物学报, 1960, 7: 105–108]
- 216 Loo S W, Ling K L. Studies on the physiological actions of the gibberellins IV. The effect of gibberellin on the absorption of nitrogen and phosphorus³² by plants (in Chinese). Acta Biol Exp Sin, 1962, 7: 322–328 [罗士韦, 林坤律. 赤霉素的生理作用 IV. 赤霉素对几种植物吸收 N-盐和P³²-盐的影响. 实验生物学报, 1962, 7: 322–328]
- 217 Loo S W, Lie S H, Liu K Y. Studies on the physiological actions of the gibberellins III. The effect of gibberellin on the respiration of plants (in Chinese). Acta Biol Exp Sin, 1960, 7: 110–122 [罗士韦, 李少华, 刘桂云. 赤霉素的生理作用 III. 赤霉素对植物呼吸作用的影响. 实验生物学报, 1960, 7: 110–122]
- 218 Lin H X, Xiong Z M, Min S K, et al. The responses of semidwarf rice lines to gibberellic acid (in Chinese). Chin J Rice Sci, 1991, 5: 13–18 [林鸿宣, 熊振民, 闵绍楷, 等. 矮生性水稻对赤霉素反应的初步研究. 中国水稻科学, 1991, 5: 13–18]
- 219 Xu Z H, Lui G Y. Inhibitory effect of GA on bud formation in the culture of the leaf explants of *Nicotian glauca* L. (in Chinese). Acta Biol Exp Sin, 1980, 13: 53–58 [许智宏, 刘桂云. 赤霉素对烟草叶组织培养中芽形成的抑制效应. 实验生物学报, 1980, 13: 53–58]
- 220 Li S X. Applications of plant hormones in agriculture (in Chinese). Bull Biol, 1983, 5: 5–6 [李曙轩. 植物激素在农业生产中的应用. 生物学通报, 1983, 5: 5–6]
- 221 Zhu Y, Zhang Y, Luo J, et al. *PPF-1*, a post-floral-specific gene expressed in short-day-grown G2 pea may be important for its never-senescent phenotype. Gene, 1998, 208: 1–6
- 222 Wang D, Xu Y, Li Q, et al. Transgenic expression of a putative calcium transporter affects the time of Arabidopsis flowering. Plant J, 2003, 33: 285–292

- 223 Hedden P, Thomas S G. Gibberellin biosynthesis and its regulation. *Biochem J*, 2012, 444: 11–25
- 224 Chen Y, Hou M, Liu L, et al. The maize *DWARF1* encodes a gibberellin 3-oxidase and is dual localized to the nucleus and cytosol. *Plant Physiol*, 2014, 166: 2028–2039
- 225 Wu Y, Wang Y, Mi X F, et al. The QTL *GNP1* encodes GA20ox1, which increases grain number and yield by increasing cytokinin activity in rice panicle meristems. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006386
- 226 Liu H, Guo S, Lu M, et al. Biosynthesis of DHGA12 and its roles in Arabidopsis seedling establishment. *Nat Commun*, 2019, 10: 1768
- 227 Gao J, Chen H, Yang H, et al. A brassinosteroid responsive miRNA-target module regulates gibberellin biosynthesis and plant development. *New Phytol*, 2018, 220: 488–501
- 228 Li J, Zhao Y, Chu H, et al. SHOEBOX modulates root meristem size in rice through dose-dependent effects of gibberellins on cell elongation and proliferation. *PLoS Genet*, 2015, 11: e1005464
- 229 Li J, Jiang J, Qian Q, et al. Mutation of rice *BC12/GDD1*, which encodes a kinesin-like protein that binds to a GA biosynthesis gene promoter, leads to dwarfism with impaired cell elongation. *Plant Cell*, 2011, 23: 628–640
- 230 Chen X, Lu S, Wang Y, et al. *OsNAC2* encoding a NAC transcription factor that affects plant height through mediating the gibberellic acid pathway in rice. *Plant J*, 2015, 82: 302–314
- 231 Wu J, Zhu C, Pang J, et al. OsL1, a C2C2-type zinc finger protein, interacts with OsZIP58 to promote seed germination through the modulation of gibberellin biosynthesis in *Oryza sativa*. *Plant J*, 2014, 80: 1118–1130
- 232 Zhu S, Gao F, Cao X, et al. The rice dwarf virus P2 protein interacts with *ent*-kaurene oxidases *in vivo*, leading to reduced biosynthesis of gibberellins and rice dwarf symptoms. *Plant Physiol*, 2005, 139: 1935–1945
- 233 Lv P, Zhang C, Liu J, et al. RhHB1 mediates the antagonism of gibberellins to ABA and ethylene during rose (*Rosa hybrida*) petal senescence. *Plant J*, 2014, 78: 578–590
- 234 Dai M, Zhao Y, Ma Q, et al. The rice *YABBY1* gene is involved in the feedback regulation of gibberellin metabolism. *Plant Physiol*, 2007, 144: 121–133
- 235 Jiang Z, Xu G, Jing Y, et al. Phytochrome B and REVEILLE1/2-mediated signalling controls seed dormancy and germination in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 2016, 7: 12377
- 236 Tong H, Xiao Y, Liu D, et al. Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice. *Plant Cell*, 2014, 26: 4376–4393
- 237 Wang L, Wang Z, Xu Y, et al. *OsGSRI* is involved in crosstalk between gibberellins and brassinosteroids in rice. *Plant J*, 2009, 57: 498–510
- 238 Qi W, Sun F, Wang Q, et al. Rice ethylene-response AP2/ERF factor *OsEATB* restricts internode elongation by down-regulating a gibberellin biosynthetic gene. *Plant Physiol*, 2011, 157: 216–228
- 239 Guo X, Hou X, Fang J, et al. The rice *GERMINATION DEFECTIVE 1*, encoding a B3 domain transcriptional repressor, regulates seed germination and seedling development by integrating GA and carbohydrate metabolism. *Plant J*, 2013, 75: 403–416
- 240 Li R, Zhang J, Li J, et al. Prioritizing plant defence over growth through WRKY regulation facilitates infestation by non-target herbivores. *eLife*, 2015, 4: e04805
- 241 Tang Y, Liu H, Guo S, et al. OsmiR396d affects gibberellin and brassinosteroid signaling to regulate plant architecture in rice. *Plant Physiol*, 2018, 176: 946–959
- 242 Guo G, Liu X, Sun F, et al. Wheat miR9678 affects seed germination by generating phased siRNAs and modulating abscisic acid/gibberellin signaling. *Plant Cell*, 2018, 30: 796–814
- 243 Yang Y, Ma C, Xu Y, et al. A zinc finger protein regulates flowering time and abiotic stress tolerance in chrysanthemum by modulating gibberellin biosynthesis. *Plant Cell*, 2014, 26: 2038–2054
- 244 Shu K, Zhang H, Wang S, et al. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003577
- 245 Jiang C, Gao X, Liao L, et al. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, 145: 1460–1470
- 246 Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 225–251
- 247 Zhu Y, Nomura T, Xu Y, et al. *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice. *Plant Cell*, 2006, 18: 442–456

- 248 Zhang Y, Zhang B, Yan D, et al. Two Arabidopsis cytochrome P450 monooxygenases, CYP714A1 and CYP714A2, function redundantly in plant development through gibberellin deactivation. *Plant J*, 2011, 67: 342–353
- 249 Liu C, Zheng S, Gui J, et al. Shortened basal internodes encodes a gibberellin 2-oxidase and contributes to lodging resistance in rice. *Mol Plant*, 2018, 11: 288–299
- 250 Gao S, Fang J, Xu F, et al. Rice HOX12 regulates panicle exertion by directly modulating the expression of *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE1*. *Plant Cell*, 2016, 28: 680–695
- 251 Davière J M, Achard P. Gibberellin signaling in plants. *Development*, 2013, 140: 1147–1151
- 252 Li S, Tian Y, Wu K, et al. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture. *Nature*, 2018, 560: 595–600
- 253 Hu Y, Zhou L, Huang M, et al. Gibberellins play an essential role in late embryogenesis of Arabidopsis. *Nat Plants*, 2018, 4: 289–298
- 254 Liu X, Hu P, Huang M, et al. The NF-YC–RGL2 module integrates GA and ABA signalling to regulate seed germination in Arabidopsis. *Nat Commun*, 2016, 7: 12768
- 255 Li K, Yu R, Fan L M, et al. DELLA-mediated PIF degradation contributes to coordination of light and gibberellin signalling in Arabidopsis. *Nat Commun*, 2016, 7: 11868
- 256 Zheng H, Zhang F, Wang S, et al. MLK1 and MLK2 coordinate RGA and CCA1 activity to regulate hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2018, 30: 67–82
- 257 Li Q F, Wang C, Jiang L, et al. An interaction between BZR1 and DELLAs mediates direct signaling crosstalk between brassinosteroids and gibberellins in Arabidopsis. *Sci Signal*, 2012, 5: ra72
- 258 An F, Zhang X, Zhu Z, et al. Coordinated regulation of apical hook development by gibberellins and ethylene in etiolated Arabidopsis seedlings. *Cell Res*, 2012, 22: 915–927
- 259 Zhang D, Jing Y, Jiang Z, et al. The chromatin-remodeling factor PICKLE integrates brassinosteroid and gibberellin signaling during skotomorphogenic growth in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2014, 26: 2472–2485
- 260 Liao Z, Yu H, Duan J, et al. SLR1 inhibits MOC1 degradation to coordinate tiller number and plant height in rice. *Nat Commun*, 2019, 10: 2738
- 261 Tan H, Man C, Xie Y, et al. A crucial role of GA-regulated flavonol biosynthesis in root growth of Arabidopsis. *Mol Plant*, 2019, 12: 521–537
- 262 Ma Z, Hu X, Cai W, et al. Arabidopsis miR171-targeted scarecrow-like proteins bind to GT *cis*-elements and mediate gibberellin-regulated chlorophyll biosynthesis under light conditions. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004519
- 263 Xie Y, Tan H, Ma Z, et al. DELLA proteins promote anthocyanin biosynthesis via sequestering MYBL2 and JAZ suppressors of the MYB/bHLH/WD40 complex in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 2016, 9: 711–721
- 264 Qi T, Huang H, Wu D, et al. Arabidopsis DELLA and JAZ proteins bind the WD-repeat/bHLH/MYB complex to modulate gibberellin and jasmonate signaling synergy. *Plant Cell*, 2014, 26: 1118–1133
- 265 Shan C M, Shangguan X X, Zhao B, et al. Control of cotton fibre elongation by a homeodomain transcription factor GhHOX3. *Nat Commun*, 2014, 5: 5519
- 266 Hong G J, Xue X Y, Mao Y B, et al. Arabidopsis MYC2 interacts with DELLA proteins in regulating sesquiterpene synthase gene expression. *Plant Cell*, 2012, 24: 2635–2648
- 267 Huang D, Wang S, Zhang B, et al. A gibberellin-mediated DELLA-NAC signaling cascade regulates cellulose synthesis in rice. *Plant Cell*, 2015, 27: 1681–1696
- 268 Yu S, Galvão V C, Zhang Y C, et al. Gibberellin regulates the Arabidopsis floral transition through miR156-targeted SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE transcription factors. *Plant Cell*, 2012, 24: 3320–3332
- 269 Zhang L, Chen L, Yu D. Transcription factor WRKY75 interacts with DELLA proteins to affect flowering. *Plant Physiol*, 2018, 176: 790–803
- 270 Wang H, Pan J, Li Y, et al. The DELLA-CONSTANS transcription factor cascade integrates gibberellic acid and photoperiod signaling to regulate flowering. *Plant Physiol*, 2016, 172: 479–488
- 271 Li W, Wang H, Yu D. Arabidopsis WRKY transcription factors WRKY12 and WRKY13 oppositely regulate flowering under short-day conditions. *Mol Plant*, 2016, 9: 1492–1503
- 272 Chen L, Xiang S, Chen Y, et al. Arabidopsis WRKY45 interacts with the DELLA protein RGL1 to positively regulate age-triggered leaf senescence. *Mol Plant*, 2017, 10: 1174–1189
- 273 Dai C, Xue H W. Rice early flowering1, a CKI, phosphorylates DELLA protein SLR1 to negatively regulate gibberellin signalling. *EMBO J*, 2010, 29: 1916–1927

- 274 Qin Q, Wang W, Guo X, et al. Arabidopsis DELLA protein degradation is controlled by a type-one protein phosphatase, TOPP4. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004464
- 275 Tan L, Rong W, Luo H, et al. The *Xanthomonas campestris* effector protein XopD_{Xcc8004} triggers plant disease tolerance by targeting DELLA proteins. *New Phytol*, 2014, 204: 595–608
- 276 Li K, Gao Z, He H, et al. Arabidopsis DET1 represses photomorphogenesis in part by negatively regulating DELLA protein abundance in darkness. *Mol Plant*, 2015, 8: 622–630
- 277 Li Z G, Ji Y M, Yu Z W, et al. Biosynthesis of stress ethylene in wheat leaves exposed to sulfur dioxide (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1987, 13: 27–34 [李振国, 季玉鸣, 俞子文, 等. 接触二氧化硫后小麦叶片中逆境乙烯的生物合成. *植物生理学报*, 1987, 13: 27–34]
- 278 Zhang Y H, Fang J X, Han J Y, et al. Ethylene regulation of bean pulvines explant and cellulaes synthesis in abscission zone (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1995, 21: 149–153 [张映璜, 方建雄, 韩家玉, 等. 乙烯利对菜豆叶枕外植体脱落和离区纤维素酶合成的影响. *植物生理学报*, 1995, 21: 149–153]
- 279 Zhang Y H, Fang J X, Guan Y Q. The relation of ethylene production and cellulase activrty in abscission zone to abscission of bean petionle explants (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1984, 10: 139–145 [张映璜, 方建雄, 关颖谦. 乙烯产生、离区纤维素酶活力与菜豆叶柄脱落的关系. *植物生理学报*, 1984, 10: 139–145]
- 280 Zhang Y H, Fang J X. Changes of Ethylene production and cellulase activity during senescence of detached garlic scape (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1990, 16: 206–208 [张映璜, 方建雄. 离体蒜苔衰老过程中乙烯产生和纤维素酶活力的变化. *植物生理学报*, 1990, 16: 206–208]
- 281 Wu Y M, Gu C Q, Tai G F, et al. The role of ABA and ethylene in the ripening and sennscence of strawberry fruits (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1992, 18: 167–172 [吴有梅, 顾采琴, 邵根福, 等. ABA和乙烯在草莓采后成熟衰老中的作用. *植物生理学报*, 1992, 18: 167–172]
- 282 Wu Y M, Hua X Z, Fang J X, et al. Effects of storage temperature and atmosphere composition on ethylene biosynthesis of apple fruits (in Chinese). *Acta Phytophysiol Sin*, 1991, 17: 169–176 [吴有梅, 华雪增, 方建雄, 等. 贮藏温度和气体组成对苹果乙烯生物合成的影响. *植物生理学报*, 1991, 17: 169–176]
- 283 Wang N N, Shih M C, Li N. The GUS reporter-aided analysis of the promoter activities of Arabidopsis ACC synthase genes *AtACS4*, *AtACS5*, and *AtACS7* induced by hormones and stresses. *J Exp Bot*, 2005, 56: 909–920
- 284 Li J F, Qu L H, Li N. Tyr152 plays a central role in the catalysis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase. *J Exp Bot*, 2005, 56: 2203–2210
- 285 Xiong L, Xiao D, Xu X, et al. The non-catalytic N-terminal domain of ACS7 is involved in the post-translational regulation of this gene in Arabidopsis. *J Exp Bot*, 2014, 65: 4397–4408
- 286 Zhang Z, Zhang H, Quan R, et al. Transcriptional regulation of the ethylene response factor LeERF2 in the expression of ethylene biosynthesis genes controls ethylene production in tomato and tobacco. *Plant Physiol*, 2009, 150: 365–377
- 287 Li T, Jiang Z, Zhang L, et al. Apple (*Malus domestica*) MdERF2 negatively affects ethylene biosynthesis during fruit ripening by suppressing *MdACS1* transcription. *Plant J*, 2016, 88: 735–748
- 288 Li Z, Zhang L, Yu Y, et al. The ethylene response factor AtERF11 that is transcriptionally modulated by the bZIP transcription factor HY5 is a crucial repressor for ethylene biosynthesis in Arabidopsis. *Plant J*, 2011, 68: 88–99
- 289 Li T, Xu Y, Zhang L, et al. The jasmonate-activated transcription factor MdMYC2 regulates *ETHYLENE RESPONSE FACTOR* and ethylene biosynthetic genes to promote ethylene biosynthesis during apple fruit ripening. *Plant Cell*, 2017, 29: 1316–1334
- 290 Sun X, Li Y, He W, et al. Pyrazinamide and derivatives block ethylene biosynthesis by inhibiting ACC oxidase. *Nat Commun*, 2017, 8: 15758
- 291 Xie C, Zhang J S, Zhou H L, et al. Serine/threonine kinase activity in the putative histidine kinase-like ethylene receptor NTHK1 from tobacco. *Plant J*, 2003, 33: 385–393
- 292 Zhang Z G, Zhou H L, Chen T, et al. Evidence for serine/threonine and histidine kinase activity in the tobacco ethylene receptor protein NTHK2. *Plant Physiol*, 2004, 136: 2971–2981
- 293 Tao J J, Cao Y R, Chen H W, et al. Tobacco translationally controlled tumor protein interacts with ethylene receptor tobacco histidine kinase I and enhances plant growth through promotion of cell proliferation. *Plant Physiol*, 2015, 169: 96–114
- 294 Wuriyanghan H, Zhang B, Cao W H, et al. The ethylene receptor ETR2 delays floral transition and affects starch accumulation in rice. *Plant Cell*, 2009, 21: 1473–1494

- 295 Liu Q, Wen C K. Arabidopsis *ETR1* and *ERS1* differentially repress the ethylene response in combination with other ethylene receptor genes. *Plant Physiol*, 2012, 158: 1193–1207
- 296 Zhou X, Liu Q, Xie F, et al. RTE1 is a Golgi-associated and ETR1-dependent negative regulator of ethylene responses. *Plant Physiol*, 2007, 145: 75–86
- 297 Xu C, Zhou X, Wen C K, et al. HYPER RECOMBINATION1 of the THO/TREX complex plays a role in controlling transcription of the *REVERSION-TO-ETHYLENE SENSITIVITY1* gene in Arabidopsis. *PLoS Genet*, 2015, 11: e1004956
- 298 Li W, Ma M, Feng Y, et al. EIN2-directed translational regulation of ethylene signaling in Arabidopsis. *Cell*, 2015, 163: 670–683
- 299 Ma B, Zhou Y, Chen H, et al. Membrane protein MHZ3 stabilizes OsEIN2 in rice by interacting with its Nramp-like domain. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 2520–2525
- 300 Zhang X, Zhu Z, An F, et al. Jasmonate-activated MYC2 represses ETHYLENE INSENSITIVE3 activity to antagonize ethylene-promoted apical hook formation in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2014, 26: 1105–1117
- 301 Zhang X, Ji Y, Xue C, et al. Integrated regulation of apical hook development by transcriptional coupling of EIN3/EIL1 and PIFs in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2018, 30: 1971–1988
- 302 Zhong S, Zhao M, Shi T, et al. EIN3/EIL1 cooperate with PIF1 to prevent photo-oxidation and to promote greening of Arabidopsis seedlings. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 21431–21436
- 303 Liu X, Liu R, Li Y, et al. EIN3 and PIF3 form an interdependent module that represses chloroplast development in buried seedlings. *Plant Cell*, 2017, 29: 3051–3067
- 304 Shi H, Lyu M, Luo Y, et al. Genome-wide regulation of light-controlled seedling morphogenesis by three families of transcription factors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 6482–6487
- 305 Ma Q, Wang X, Sun J, et al. Coordinated regulation of hypocotyl cell elongation by light and ethylene through a microtubule destabilizing protein. *Plant Physiol*, 2018, 176: 678–690
- 306 Xin T, Zhang Z, Li S, et al. Genetic regulation of ethylene dosage for cucumber fruit elongation. *Plant Cell*, 2019, 31: 1063–1076
- 307 Ma N, Xue J, Li Y, et al. *Rh-PIP2;1*, a rose aquaporin gene, is involved in ethylene-regulated petal expansion. *Plant Physiol*, 2008, 148: 894–907
- 308 Pei H, Ma N, Tian J, et al. An NAC transcription factor controls ethylene-regulated cell expansion in flower petals. *Plant Physiol*, 2013, 163: 775–791
- 309 Zhu L, Liu D, Li Y, et al. Functional phosphoproteomic analysis reveals that a serine-62-phosphorylated isoform of ethylene response factor110 is involved in Arabidopsis bolting. *Plant Physiol*, 2013, 161: 904–917
- 310 Wang D H, Li F, Duan Q H, et al. Ethylene perception is involved in female cucumber flower development. *Plant J*, 2010, 61: 862–872
- 311 Gu H T, Wang D H, Li X, et al. Characterization of an ethylene-inducible, calcium-dependent nuclease that is differentially expressed in cucumber flower development. *New Phytol*, 2011, 192: 590–600
- 312 Chen H, Sun J, Li S, et al. An ACC oxidase gene essential for cucumber carpel development. *Mol Plant*, 2016, 9: 1315–1327
- 313 Zhang C, Teng X D, Zheng Q Q, et al. Ethylene signaling is critical for synergid cell functional specification and pollen tube attraction. *Plant J*, 2018, 96: 176–187
- 314 Qin Y M, Hu C Y, Pang Y, et al. Saturated very-long-chain fatty acids promote cotton fiber and Arabidopsis cell elongation by activating ethylene biosynthesis. *Plant Cell*, 2007, 19: 3692–3704
- 315 Song L, Yu H, Dong J, et al. The molecular mechanism of ethylene-mediated root hair development induced by phosphate starvation. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006194
- 316 Feng Y, Xu P, Li B, et al. Ethylene promotes root hair growth through coordinated EIN3/EIL1 and RHD6/RSL1 activity in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 13834–13839
- 317 Ge X M, Cai H L, Lei X, et al. Heterotrimeric G protein mediates ethylene-induced stomatal closure via hydrogen peroxide synthesis in Arabidopsis. *Plant J*, 2015, 82: 138–150
- 318 Qin G, Wang Y, Cao B, et al. Unraveling the regulatory network of the MADS box transcription factor RIN in fruit ripening. *Plant J*, 2012, 70: 243–255
- 319 Li S, Xu H, Ju Z, et al. The *RIN-MC* fusion of MADS-Box transcription factors has transcriptional activity and modulates expression of many ripening genes. *Plant Physiol*, 2018, 176: 891–909

- 320 Deng H, Pirrello J, Chen Y, et al. A novel tomato F-box protein, SIEBF3, is involved in tuning ethylene signaling during plant development and climacteric fruit ripening. *Plant J*, 2018, 95: 648–658
- 321 Ding Y, Chang J, Ma Q, et al. Network analysis of postharvest senescence process in citrus fruits revealed by transcriptomic and metabolomic profiling. *Plant Physiol*, 2015, 168: 357–376
- 322 Han Z, Hu Y, Lv Y, et al. Natural variation underlies differences in ETHYLENE RESPONSE FACTOR17 activity in fruit peel degreening. *Plant Physiol*, 2018, 176: 2292–2304
- 323 An J P, Wang X F, Li Y Y, et al. EIN3-LIKE1, MYB1, and ETHYLENE RESPONSE FACTOR3 act in a regulatory loop that synergistically modulates ethylene biosynthesis and anthocyanin accumulation. *Plant Physiol*, 2018, 178: 808–823
- 324 Zhang Y, Yin X, Xiao Y, et al. An ETHYLENE RESPONSE FACTOR-MYB transcription complex regulates furaneol biosynthesis by activating *QUINONE OXIDOREDUCTASE* expression in strawberry. *Plant Physiol*, 2018, 178: 189–201
- 325 Qiu K, Li Z, Yang Z, et al. EIN3 and ORE1 accelerate degreening during ethylene-mediated leaf senescence by directly activating chlorophyll catabolic genes in Arabidopsis. *PLoS Genet*, 2015, 11: e1005399
- 326 Li Z, Peng J, Wen X, et al. *ETHYLENE-INSENSITIVE3* is a senescence-associated gene that accelerates age-dependent leaf senescence by directly repressing *miR164* transcription in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2013, 25: 3311–3328
- 327 Xu F, Meng T, Li P, et al. A soybean dual-specificity kinase, GmSARK, and its Arabidopsis homolog, AtSARK, regulate leaf senescence through synergistic actions of auxin and ethylene. *Plant Physiol*, 2011, 157: 2131–2153
- 328 Chen Y, Xu Y, Luo W, et al. The F-box protein OsFBK12 targets OsSAMS1 for degradation and affects pleiotropic phenotypes, including leaf senescence, in rice. *Plant Physiol*, 2013, 163: 1673–1685
- 329 Chen W H, Li P F, Chen M K, et al. FOREVER YOUNG FLOWER negatively regulates ethylene response DNA-binding factors by activating an ethylene-responsive factor to control Arabidopsis floral organ senescence and abscission. *Plant Physiol*, 2015, 168: 1666–1683
- 330 Gao Y, Liu Y, Liang Y, et al. *Rosa hybrida* RhERF1 and RhERF4 mediate ethylene- and auxin-regulated petal abscission by influencing pectin degradation. *Plant J*, 2019, 99: 1159–1171
- 331 Dong H P, Peng J, Bao Z, et al. Downstream divergence of the ethylene signaling pathway for harpin-stimulated Arabidopsis growth and insect defense. *Plant Physiol*, 2004, 136: 3628–3638
- 332 Chen H, Xue L, Chintamanani S, et al. ETHYLENE INSENSITIVE3 and ETHYLENE INSENSITIVE3-LIKE1 repress *SALICYLIC ACID INDUCTION DEFICIENT2* expression to negatively regulate plant innate immunity in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2009, 21: 2527–2540
- 333 Zhao Y, Wei T, Yin K Q, et al. Arabidopsis RAP2.2 plays an important role in plant resistance to *Botrytis cinerea* and ethylene responses. *New Phytol*, 2012, 195: 450–460
- 334 Li J, Zhang K, Meng Y, et al. Jasmonic acid/ethylene signaling coordinates hydroxycinnamic acid amides biosynthesis through ORA59 transcription factor. *Plant J*, 2018, 95: 444–457
- 335 Guan R, Su J, Meng X, et al. Multilayered regulation of ethylene induction plays a positive role in Arabidopsis resistance against *Pseudomonas syringae*. *Plant Physiol*, 2015, 169: 299–312
- 336 Yang C Y, Hsu F C, Li J P, et al. The AP2/ERF transcription factor AtERF73/HRE1 modulates ethylene responses during hypoxia in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2011, 156: 202–212
- 337 Du H, Wu N, Cui F, et al. A homolog of ETHYLENE OVERPRODUCER, OsETOL1, differentially modulates drought and submergence tolerance in rice. *Plant J*, 2014, 78: 834–849
- 338 Sun X, Zhang L, Wong D C J, et al. The ethylene response factor VaERF092 from Amur grape regulates the transcription factor VaWRKY33, improving cold tolerance. *Plant J*, 2019, 17: tpj.14378
- 339 Liu Y, Xie Y, Wang H, et al. Light and ethylene coordinately regulate the phosphate starvation response through transcriptional regulation of *PHOSPHATE STARVATION RESPONSE1*. *Plant Cell*, 2017, 29: 2269–2284
- 340 Cao W H, Liu J, He X J, et al. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses. *Plant Physiol*, 2007, 143: 707–719
- 341 Zhang L, Li Z, Quan R, et al. An AP2 domain-containing gene, *ESE1*, targeted by the ethylene signaling component EIN3 is important for the salt response in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2011, 157: 854–865
- 342 Peng J, Li Z, Wen X, et al. Salt-induced stabilization of EIN3/EIL1 confers salinity tolerance by deterring ROS accumulation in Arabidopsis. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004664
- 343 Dou L, He K K, Higaki T, et al. Ethylene signaling modulates cortical microtubule reassembly in response to salt stress. *Plant Physiol*, 2018,

176: 2071–2081

- 344 Yu Y, Wang J, Shi H, et al. Salt stress and ethylene antagonistically regulate nucleocytoplasmic partitioning of COP1 to control seed germination. *Plant Physiol*, 2016, 170: 2340–2350
- 345 Li X, Chen T, Li Y, et al. ETR1/RDO3 regulates seed dormancy by relieving the inhibitory effect of the ERF12-TPL complex on *DELAY OF GERMINATION1* expression. *Plant Cell*, 2019, 31: 832–847
- 346 Zhu Z, An F, Feng Y, et al. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 12539–12544
- 347 Song S, Huang H, Gao H, et al. Interaction between MYC2 and ETHYLENE INSENSITIVE3 modulates antagonism between jasmonate and ethylene signaling in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2014, 26: 263–279
- 348 Ma B, Yin C C, He S J, et al. Ethylene-induced inhibition of root growth requires abscisic acid function in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004701
- 349 Yin C C, Ma B, Collinge D P, et al. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid isomerase-mediated abscisic acid pathway. *Plant Cell*, 2015, 27: 1061–1081
- 350 Lin P C, Hwang S G, Endo A, et al. Ectopic expression of *ABSCISIC ACID 2/GLUCOSE INSENSITIVE 1* in Arabidopsis promotes seed dormancy and stress tolerance. *Plant Physiol*, 2007, 143: 745–758
- 351 Du H, Wang N, Cui F, et al. Characterization of the β -carotene hydroxylase gene *DSM2* conferring drought and oxidative stress resistance by increasing xanthophylls and abscisic acid synthesis in rice. *Plant Physiol*, 2010, 154: 1304–1318
- 352 Zang G, Zou H, Zhang Y, et al. The de-etiolated 1 homolog of Arabidopsis modulates the ABA signaling pathway and ABA biosynthesis in rice. *Plant Physiol*, 2016, 171: 1259–1276
- 353 Liu Z, Yan J P, Li D K, et al. UDP-glucosyltransferase71c5, a major glucosyltransferase, mediates abscisic acid homeostasis in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2015, 167: 1659–1670
- 354 Zhang D P, Wu Z Y, Li X Y, et al. Purification and identification of a 42-kilodalton abscisic acid-specific-binding protein from epidermis of broad bean leaves. *Plant Physiol*, 2002, 128: 714–725
- 355 Shen Y Y, Wang X F, Wu F Q, et al. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 2006, 443: 823–826
- 356 Yin P, Fan H, Hao Q, et al. Structural insights into the mechanism of abscisic acid signaling by PYL proteins. *Nat Struct Mol Biol*, 2009, 16: 1230–1236
- 357 Hao Q, Yin P, Li W, et al. The molecular basis of ABA-independent inhibition of PP2Cs by a subclass of PYL proteins. *Mol Cell*, 2011, 42: 662–672
- 358 Ye Y, Zhou L, Liu X, et al. A novel chemical inhibitor of ABA signaling targets all ABA receptors. *Plant Physiol*, 2017, 173: 2356–2369
- 359 Yu F, Lou L, Tian M, et al. ESCRT-I component VPS23A affects ABA signaling by recognizing ABA receptors for endosomal degradation. *Mol Plant*, 2016, 9: 1570–1582
- 360 Chen H H, Qu L, Xu Z H, et al. EL1-like casein kinases suppress ABA signaling and responses by phosphorylating and destabilizing the ABA receptors PYR/PYLs in Arabidopsis. *Mol Plant*, 2018, 11: 706–719
- 361 Cai Z, Liu J, Wang H, et al. GSK3-like kinases positively modulate abscisic acid signaling through phosphorylating subgroup III SnRK2s in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 9651–9656
- 362 Feng C Z, Chen Y, Wang C, et al. Arabidopsis RAV1 transcription factor, phosphorylated by SnRK2 kinases, regulates the expression of *ABI3*, *ABI4*, and *ABI5* during seed germination and early seedling development. *Plant J*, 2014, 80: 654–668
- 363 Wang P, Du Y, Hou Y J, et al. Nitric oxide negatively regulates abscisic acid signaling in guard cells by S-nitrosylation of OST1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 613–618
- 364 Hou Y J, Zhu Y, Wang P, et al. Type one protein phosphatase 1 and its regulatory protein inhibitor 2 negatively regulate ABA signaling. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1005835
- 365 Wang Z, Ji H, Yuan B, et al. ABA signalling is fine-tuned by antagonistic HAB1 variants. *Nature Commun*, 2015, 6: 8138
- 366 Wang K, He J, Zhao Y, et al. EAR1 negatively regulates ABA signaling by enhancing 2C protein phosphatase activity. *Plant Cell*, 2018, 30: 815–834
- 367 Wu F Q, Xin Q, Cao Z, et al. The magnesium-chelatase H subunit binds abscisic acid and functions in abscisic acid signaling: New evidence in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2009, 150: 1940–1954

- 368 Shang Y, Yan L, Liu Z Q, et al. The Mg-chelatase H subunit of Arabidopsis antagonizes a group of WRKY transcription repressors to relieve ABA-responsive genes of inhibition. *Plant Cell*, 2010, 22: 1909–1935
- 369 Zhu S Y, Yu X C, Wang X J, et al. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2007, 19: 3019–3036
- 370 Zhao R, Sun H L, Mei C, et al. The Arabidopsis Ca^{2+} -dependent protein kinase CPK12 negatively regulates abscisic acid signaling in seed germination and post-germination growth. *New Phytol*, 2011, 192: 61–73
- 371 Zhang Y, Yang C, Li Y, et al. SDIR1 is a RING finger E3 ligase that positively regulates stress-responsive abscisic acid signaling in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2007, 19: 1912–1929
- 372 Zhang H, Cui F, Wu Y, et al. The RING finger ubiquitin E3 ligase SDIR1 targets SDIR1-INTERACTING PROTEIN1 for degradation to modulate the salt stress response and ABA signaling in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2015, 27: 214–227
- 373 Wu Q, Zhang X, Peirats-Llobet M, et al. Ubiquitin ligases RGLG1 and RGLG5 regulate abscisic acid signaling by controlling the turnover of phosphatase PP2CA. *Plant Cell*, 2016, 28: 2178–2196
- 374 Cheng C, Wang Z, Ren Z, et al. SCFAtPP2-B11 modulates ABA signaling by facilitating SnRK2.3 degradation in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet*, 2017, 13: e1006947
- 375 Bu Q, Li H, Zhao Q, et al. The Arabidopsis RING finger E3 ligase RHA2a is a novel positive regulator of abscisic acid signaling during seed germination and early seedling development. *Plant Physiol*, 2009, 150: 463–481
- 376 Li H, Jiang H, Bu Q, et al. The Arabidopsis RING finger E3 ligase RHA2b acts additively with RHA2a in regulating abscisic acid signaling and drought response. *Plant Physiol*, 2011, 156: 550–563
- 377 Zheng Y, Chen Z, Ma L, et al. The ubiquitin E3 ligase RHA2b promotes degradation of MYB30 in abscisic acid signaling. *Plant Physiol*, 2018, 178: 428–440
- 378 Yin H, Zhang X, Liu J, et al. Epigenetic regulation, somatic homologous recombination, and abscisic acid signaling are influenced by DNA polymerase epsilon mutation in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2009, 21: 386–402
- 379 Zhou X, Hua D, Chen Z, et al. Elongator mediates ABA responses, oxidative stress resistance and anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis. *Plant J*, 2009, 60: 79–90
- 380 Yang X, Yang Y N, Xue L J, et al. Rice ABI5-like1 regulates abscisic acid and auxin responses by affecting the expression of ABRE-containing genes. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1397–1409
- 381 Zhang A, Jiang M, Zhang J, et al. Mitogen-activated protein kinase is involved in abscisic acid-induced antioxidant defense and acts downstream of reactive oxygen species production in leaves of maize plants. *Plant Physiol*, 2006, 141: 475–487
- 382 Xing Y, Jia W, Zhang J. AtMKK1 mediates ABA-induced CAT1 expression and H_2O_2 production via AtMPK6-coupled signaling in Arabidopsis. *Plant J*, 2008, 54: 440–451
- 383 Zhang Y, Zhu H, Zhang Q, et al. Phospholipase D α 1 and phosphatidic acid regulate NADPH oxidase activity and production of reactive oxygen species in ABA-mediated stomatal closure in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2009, 21: 2357–2377
- 384 Xie Y, Mao Y, Zhang W, et al. Reactive oxygen species-dependent nitric oxide production contributes to hydrogen-promoted stomatal closure in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2014, 165: 759–773
- 385 Zhang Y, Xu W, Li Z, et al. F-box protein DOR functions as a novel inhibitory factor for abscisic acid-induced stomatal closure under drought stress in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2008, 148: 2121–2133
- 386 Tang N, Zhang H, Li X, et al. Constitutive activation of transcription factor OsbZIP46 improves drought tolerance in rice. *Plant Physiol*, 2012, 158: 1755–1768
- 387 Tang N, Ma S, Zong W, et al. MODD mediates deactivation and degradation of OsbZIP46 to negatively regulate ABA signaling and drought resistance in rice. *Plant Cell*, 2016, 28: 2161–2177
- 388 Zhao Y, Zhang Z, Gao J, et al. Arabidopsis duodecuple mutant of PYL ABA receptors reveals PYL repression of ABA-independent SnRK2 activity. *Cell Rep*, 2018, 23: 3340–3351.e5
- 389 Bai L, Zhang G, Zhou Y, et al. Plasma membrane-associated proline-rich extensin-like receptor kinase 4, a novel regulator of Ca^{2+} signalling, is required for abscisic acid responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2009, 60: 314–327
- 390 Zheng Y, Schumaker K S, Guo Y. Sumoylation of transcription factor MYB30 by the small ubiquitin-like modifier E3 ligase SIZ1 mediates abscisic acid response in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 12822–12827

- 391 Du Z Y, Chen M X, Chen Q F, et al. Arabidopsis acyl-CoA-binding protein ACBP1 participates in the regulation of seed germination and seedling development. *Plant J*, 2013, 74: 294–309
- 392 Zhao S, Wu Y, He Y, et al. RopGEF2 is involved in ABA-suppression of seed germination and post-germination growth of Arabidopsis. *Plant J*, 2015, 84: 886–899
- 393 Zhou S F, Sun L, Valdés A E, et al. Membrane-associated transcription factor peptidase, site-2 protease, antagonizes ABA signaling in Arabidopsis. *New Phytol*, 2015, 208: 188–197
- 394 Huang Y, Feng C Z, Ye Q, et al. Arabidopsis WRKY6 transcription factor acts as a positive regulator of abscisic acid signaling during seed germination and early seedling development. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1005833
- 395 Yu L H, Wu J, Zhang Z S, et al. Arabidopsis MADS-box transcription factor AGL21 acts as environmental surveillance of seed germination by regulating *ABI5* expression. *Mol Plant*, 2017, 10: 834–845
- 396 Pan J, Wang H, Hu Y, et al. Arabidopsis VQ18 and VQ26 proteins interact with ABI5 transcription factor to negatively modulate ABA response during seed germination. *Plant J*, 2018, 95: 529–544
- 397 Miao C, Xiao L, Hua K, et al. Mutations in a subfamily of abscisic acid receptor genes promote rice growth and productivity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 6058–6063
- 398 Du L, Xu F, Fang J, et al. Endosperm sugar accumulation caused by mutation of *PHS8/ISAI* leads to pre-harvest sprouting in rice. *Plant J*, 2018, 95: 545–556
- 399 Jia H F, Chai Y M, Li C L, et al. Absciscic acid plays an important role in the regulation of strawberry fruit ripening. *Plant Physiol*, 2011, 157: 188–199
- 400 Sun L, Sun Y, Zhang M, et al. Suppression of 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, which encodes a key enzyme in abscisic acid biosynthesis, alters fruit texture in transgenic tomato. *Plant Physiol*, 2012, 158: 283–298
- 401 Sun Y, Ji K, Liang B, et al. Suppressing ABA uridine diphosphate glucosyltransferase (*SIUGT75C1*) alters fruit ripening and the stress response in tomato. *Plant J*, 2017, 91: 574–589
- 402 Weng L, Zhao F, Li R, et al. The zinc finger transcription factor SIZFP2 negatively regulates abscisic acid biosynthesis and fruit ripening in tomato. *Plant Physiol*, 2015, 167: 931–949
- 403 Liang C, Wang Y, Zhu Y, et al. OsNAP connects abscisic acid and leaf senescence by fine-tuning abscisic acid biosynthesis and directly targeting senescence-associated genes in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 10013–10018
- 404 Zhao Y, Chan Z, Gao J, et al. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 1949–1954
- 405 Liu C, Cheng J, Zhuang Y, et al. Polycomb repressive complex 2 attenuates ABA-induced senescence in Arabidopsis. *Plant J*, 2019, 97: 368–377
- 406 Lin Q, Wu F, Sheng P, et al. The SnRK2-APC/CTE regulatory module mediates the antagonistic action of gibberellic acid and abscisic acid pathways. *Nat Commun*, 2015, 6: 7981
- 407 Cai S, Chen G, Wang Y, et al. Evolutionary conservation of ABA signaling for stomatal closure. *Plant Physiol*, 2017, 174: 732–747
- 408 Yan L, Zhai Q, Wei J, et al. Role of tomato lipoxygenase D in wound-induced jasmonate biosynthesis and plant immunity to insect herbivores. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003964
- 409 Yan C, Fan M, Yang M, et al. Injury activates Ca^{2+} /calmodulin-dependent phosphorylation of JAV1-JAZ8-WRKY51 complex for jasmonate biosynthesis. *Mol Cell*, 2018, 70: 136–149.e7
- 410 Yan J, Li S, Gu M, et al. Endogenous bioactive jasmonate is composed of a set of (+)-7-*iso*-JA-amino acid conjugates. *Plant Physiol*, 2016, 172: 2154–2164
- 411 Li Q, Zheng J, Li S, et al. Transporter-mediated nuclear entry of jasmonoyl-isoleucine is essential for jasmonate signaling. *Mol Plant*, 2017, 10: 695–708
- 412 Yan J, Zhang C, Gu M, et al. The Arabidopsis CORONATINE INSENSITIVE1 protein is a jasmonate receptor. *Plant Cell*, 2009, 21: 2220–2236
- 413 Yan J, Yao R, Chen L, et al. Dynamic perception of jasmonates by the F-box protein COI1. *Mol Plant*, 2018, 11: 1237–1247
- 414 Yan J, Li H, Li S, et al. The Arabidopsis F-box protein CORONATINE INSENSITIVE1 is stabilized by SCF^{COI1} and degraded via the 26S proteasome pathway. *Plant Cell*, 2013, 25: 486–498
- 415 Zhang X, Wu Q, Ren J, et al. Two novel RING-type ubiquitin ligases, RGLG3 and RGLG4, are essential for jasmonate-mediated responses in

- Arabidopsis. Plant Physiol, 2012, 160: 808–822
- 416 Du M, Zhao J, Tzeng D T W, et al. MYC2 orchestrates a hierarchical transcriptional cascade that regulates jasmonate-mediated plant immunity in tomato. Plant Cell, 2017, 29: 1883–1906
- 417 Zhai Q, Yan L, Tan D, et al. Phosphorylation-coupled proteolysis of the transcription factor MYC2 is important for jasmonate-signaled plant immunity. PLoS Genet, 2013, 9: e1003422
- 418 Zheng W, Zhai Q, Sun J, et al. Bestatin, an inhibitor of aminopeptidases, provides a chemical genetics approach to dissect jasmonate signaling in Arabidopsis. Plant Physiol, 2006, 141: 1400–1413
- 419 An C, Li L, Zhai Q, et al. Mediator subunit MED25 links the jasmonate receptor to transcriptionally active chromatin. Proc Natl Acad Sci USA, 2017, 114: E8930–E8939
- 420 Chen R, Jiang H, Li L, et al. The Arabidopsis mediator subunit MED25 differentially regulates jasmonate and abscisic acid signaling through interacting with the MYC2 and ABI5 transcription factors. Plant Cell, 2012, 24: 2898–2916
- 421 Liu Y, Du M, Deng L, et al. MYC2 regulates the termination of jasmonate signaling via an autoregulatory negative feedback loop. Plant Cell, 2019, 31: 106–127
- 422 Mao Y B, Liu Y Q, Chen D Y, et al. Jasmonate response decay and defense metabolite accumulation contributes to age-regulated dynamics of plant insect resistance. Nat Commun, 2017, 8: 13925
- 423 Zhao Y, Huang J, Wang Z, et al. Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation. Proc Natl Acad Sci USA, 2016, 113: 12850–12855
- 424 Guo J, Xu C, Wu D, et al. *Bph6* encodes an exocyst-localized protein and confers broad resistance to planthoppers in rice. Nat Genet, 2018, 50: 297–306
- 425 Chen S P, Kuo C H, Lu H H, et al. The sweet potato NAC-domain transcription factor IbNAC1 is dynamically coordinated by the activator IbbHLH3 and the repressor IbbHLH4 to reprogram the defense mechanism against wounding. PLoS Genet, 2016, 12: e1006397
- 426 Chen S P, Lin I W, Chen X, et al. Sweet potato NAC transcription factor, IbNAC1, upregulates *sporamin* gene expression by binding the SWRE motif against mechanical wounding and herbivore attack. Plant J, 2016, 86: 234–248
- 427 Hu Q, Min L, Yang X, et al. Laccase GhLac1 modulates broad-spectrum biotic stress tolerance via manipulating phenylpropanoid pathway and jasmonic acid synthesis. Plant Physiol, 2018, 176: 1808–1823
- 428 Hu P, Zhou W, Cheng Z, et al. JAV1 controls jasmonate-regulated plant defense. Mol Cell, 2013, 50: 504–515
- 429 Song S, Qi T, Fan M, et al. The bHLH subgroup IIIId factors negatively regulate jasmonate-mediated plant defense and development. PLoS Genet, 2013, 9: e1003653
- 430 Jiang Y, Yu D. The WRKY57 transcription factor affects the expression of jasmonate ZIM-domain genes transcriptionally to compromise *Botrytis cinerea* resistance. Plant Physiol, 2016, 171: 2771–2782
- 431 Cheng H, Liu H, Deng Y, et al. The WRKY45-2 WRKY13 WRKY42 transcriptional regulatory cascade is required for rice resistance to fungal pathogen. Plant Physiol, 2015, 167: 1087–1099
- 432 Tao Z, Liu H, Qiu D, et al. A pair of allelic WRKY genes play opposite roles in rice-bacteria interactions. Plant Physiol, 2009, 151: 936–948
- 433 Deng H, Liu H, Li X, et al. A CCCH-type zinc finger nucleic acid-binding protein quantitatively confers resistance against rice bacterial blight disease. Plant Physiol, 2012, 158: 876–889
- 434 He Y, Zhang H, Sun Z, et al. Jasmonic acid-mediated defense suppresses brassinosteroid-mediated susceptibility to *Rice black streaked dwarf virus* infection in rice. New Phytol, 2017, 214: 388–399
- 435 Tong X, Qi J, Zhu X, et al. The rice hydroperoxide lyase OsHPL3 functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway. Plant J, 2012, 71: 763–775
- 436 Wu D, Qi T, Li W X, et al. Viral effector protein manipulates host hormone signaling to attract insect vectors. Cell Res, 2017, 27: 402–415
- 437 Li R, Weldegergis B T, Li J, et al. Virulence factors of geminivirus interact with MYC2 to subvert plant resistance and promote vector performance. Plant Cell, 2014, 26: 4991–5008
- 438 Li P, Liu C, Deng W H, et al. Plant begomoviruses subvert ubiquitination to suppress plant defenses against insect vectors. PLoS Pathog, 2019, 15: e1007607
- 439 Hu Q, Zhu L, Zhang X, et al. GhCPK33 negatively regulates defense against *Verticillium dahliae* by phosphorylating GhOPR3. Plant Physiol, 2018, 178: 876–889

- 440 Du M, Zhai Q, Deng L, et al. Closely related NAC transcription factors of tomato differentially regulate stomatal closure and reopening during pathogen attack. *Plant Cell*, 2014, 26: 3167–3184
- 441 Cui H, Wang Y, Xue L, et al. *Pseudomonas syringae* effector protein AvrB perturbs Arabidopsis hormone signaling by activating MAP kinase 4. *Cell Host Microbe*, 2010, 7: 164–175
- 442 Zhou Z, Wu Y, Yang Y, et al. An Arabidopsis plasma membrane proton ATPase modulates JA signaling and is exploited by the *Pseudomonas syringae* effector protein AvrB for stomatal invasion. *Plant Cell*, 2015, 27: 2032–2041
- 443 Zhang C, Ding Z, Wu K, et al. Suppression of jasmonic acid-mediated defense by viral-inducible microRNA319 facilitates virus infection in rice. *Mol Plant*, 2016, 9: 1302–1314
- 444 Zhang X, Bao Y, Shan D, et al. *Magnaporthe oryzae* induces the expression of a microRNA to suppress the immune response in rice. *Plant Physiol*, 2018, 177: 352–368
- 445 Xin Z, Yu Z, Erb M, et al. The broad-leaf herbicide 2,4-dichlorophenoxyacetic acid turns rice into a living trap for a major insect pest and a parasitic wasp. *New Phytol*, 2012, 194: 498–510
- 446 Mao D, Xin Y, Tan Y, et al. Natural variation in the *HANI* gene confers chilling tolerance in rice and allowed adaptation to a temperate climate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 3494–3501
- 447 Hu Y, Jiang L, Wang F, et al. Jasmonate regulates the INDUCER OF CBF EXPRESSION–C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2013, 25: 2907–2924
- 448 Wang F, Guo Z, Li H, et al. Phytochrome A and B function antagonistically to regulate cold tolerance via abscisic acid-dependent jasmonate signaling. *Plant Physiol*, 2016, 170: 459–471
- 449 Luo Z, Kong X, Zhang Y, et al. Leaf-derived jasmonate mediates water uptake from hydrated cotton roots under partial root-zone irrigation. *Plant Physiol*, 2019, 180: 1660–1676
- 450 Zhao Y, Dong W, Zhang N, et al. A wheat allene oxide cyclase gene enhances salinity tolerance via jasmonate signaling. *Plant Physiol*, 2014, 164: 1068–1076
- 451 Li G, Peng X, Xuan H, et al. Proteomic analysis of leaves and roots of common wheat (*Triticum aestivum* L.) under copper-stress conditions. *J Proteome Res*, 2013, 12: 4846–4861
- 452 Li G, Wu Y, Liu G, et al. Large-scale proteomics combined with transgenic experiments demonstrates an important role of jasmonic acid in potassium deficiency response in wheat and rice. *Mol Cell Proteomics*, 2017, 16: 1889–1905
- 453 Cui Y, Chen C L, Cui M, et al. Four IVa bHLH transcription factors are novel interactors of FIT and mediate JA inhibition of iron uptake in Arabidopsis. *Mol Plant*, 2018, 11: 1166–1183
- 454 Xiao S, Yuan L B, Dai Y S, et al. Jasmonate regulates plant responses to reoxygenation through activation of antioxidant synthesis. *Plant Physiol*, 2017, 173: 1864–1880
- 455 Du H, Liu H, Xiong L. Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 397
- 456 Ren C, Han C, Peng W, et al. A leaky mutation in *DWARF4* reveals an antagonistic role of brassinosteroid in the inhibition of root growth by jasmonate in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2009, 151: 1412–1420
- 457 Cheng H, Song S, Xiao L, et al. Gibberellin acts through jasmonate to control the expression of *MYB21*, *MYB24*, and *MYB57* to promote stamen filament growth in Arabidopsis. *PLoS Genet*, 2009, 5: e1000440
- 458 Song S, Qi T, Huang H, et al. The jasmonate-ZIM domain proteins interact with the R2R3-MYB transcription factors MYB21 and MYB24 to affect jasmonate-regulated stamen development in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2011, 23: 1000–1013
- 459 Qi T, Huang H, Song S, et al. Regulation of jasmonate-mediated stamen development and seed production by a bHLH-MYB complex in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2015, 27: 1620–1633
- 460 Li X R, Li H J, Yuan L, et al. Arabidopsis DAYU/ABERRANT PEROXISOME MORPHOLOGY9 is a key regulator of peroxisome biogenesis and plays critical roles during pollen maturation and germination in planta. *Plant Cell*, 2014, 26: 619–635
- 461 Cai Q, Yuan Z, Chen M, et al. Jasmonic acid regulates spikelet development in rice. *Nat Commun*, 2014, 5: 3476
- 462 Tian J, Cao L, Chen X, et al. The OsJAZ1 degron modulates jasmonate signaling sensitivity during rice development. *Development*, 2019, 146: dev173419
- 463 Zhai Q, Zhang X, Wu F, et al. Transcriptional mechanism of jasmonate receptor COI1-mediated delay of flowering time in Arabidopsis. *Plant*

- Cell, 2015, 27: 2814–2828
- 464 Wang H, Li Y, Pan J, et al. The bHLH transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 are required for jasmonate-mediated inhibition of flowering in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2017, 10: 1461–1464
- 465 Zhu X, Chen J, Xie Z, et al. Jasmonic acid promotes degreening via MYC2/3/4- and ANAC019/055/072-mediated regulation of major chlorophyll catabolic genes. *Plant J*, 2015, 84: 597–610
- 466 Qi T, Wang J, Huang H, et al. Regulation of jasmonate-induced leaf senescence by antagonism between bHLH subgroup IIIe and IIId factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2015, 27: 1634–1649
- 467 Shan X, Wang J, Chua L, et al. The role of *Arabidopsis* Rubisco activase in jasmonate-induced leaf senescence. *Plant Physiol*, 2011, 155: 751–764
- 468 Fang C Y, Zhang H, Wan J, et al. Control of leaf senescence by an MeOH-jasmonates cascade that is epigenetically regulated by *OsSRT1* in rice. *Mol Plant*, 2016, 9: 1366–1378
- 469 Liu J, Ji Y, Zhou J, et al. Phosphatidylinositol 3-kinase promotes V-ATPase activation and vacuolar acidification and delays methyl jasmonate-induced leaf senescence. *Plant Physiol*, 2016, 170: 1714–1731
- 470 Kong Z, Li M, Yang W, et al. A novel nuclear-localized CCCH-type zinc finger protein, OsDOS, is involved in delaying leaf senescence in rice. *Plant Physiol*, 2006, 141: 1376–1388
- 471 Zhang Y, Wang Y, Wei H, et al. Circadian evening complex represses jasmonate-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2018, 11: 326–337
- 472 Qi T, Song S, Ren Q, et al. The jasmonate-ZIM-domain proteins interact with the WD-repeat/bHLH/MYB complexes to regulate jasmonate-mediated anthocyanin accumulation and trichome initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2011, 23: 1795–1814
- 473 Ju L, Jing Y, Shi P, et al. JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI5 in bread wheat and *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2019, 223: 246–260
- 474 Hu H, He X, Tu L, et al. GhJAZ2 negatively regulates cotton fiber initiation by interacting with the R2R3-MYB transcription factor GhMYB25-like. *Plant J*, 2016, 88: 921–935
- 475 Zheng Y, Cui X, Su L, et al. Jasmonate inhibits COP1 activity to suppress hypocotyl elongation and promote cotyledon opening in etiolated *Arabidopsis* seedlings. *Plant J*, 2017, 90: 1144–1155
- 476 Han X, Hu Y, Zhang G, et al. Jasmonate negatively regulates stomatal development in *Arabidopsis* cotyledons. *Plant Physiol*, 2018, 176: 2871–2885
- 477 Zhang G, Zhao F, Chen L, et al. Jasmonate-mediated wound signalling promotes plant regeneration. *Nat Plants*, 2019, 5: 491–497
- 478 Xu Y H, Wang J W, Wang S, et al. Characterization of GaWRKY1, a cotton transcription factor that regulates the sesquiterpene synthase gene (+)- δ -cadinene synthase-A. *Plant Physiol*, 2004, 135: 507–515
- 479 Yu Z X, Li J X, Yang C Q, et al. The jasmonate-responsive AP2/ERF transcription factors AaERF1 and AaERF2 positively regulate artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua* L. *Mol Plant*, 2012, 5: 353–365
- 480 Lu X, Zhang L, Zhang F, et al. AaORA, a trichome-specific AP2/ERF transcription factor of *Artemisia annua*, is a positive regulator in the artemisinin biosynthetic pathway and in disease resistance to *Botrytis cinerea*. *New Phytol*, 2013, 198: 1191–1202
- 481 Ma Y N, Xu D B, Li L, et al. Jasmonate promotes artemisinin biosynthesis by activating the TCP14-ORA complex in *Artemisia annua*. *Sci Adv*, 2018, 4: eaas9357
- 482 Shen Q, Lu X, Yan T, et al. The jasmonate-responsive AaMYC2 transcription factor positively regulates artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 2016, 210: 1269–1281
- 483 Yan T, Chen M, Shen Q, et al. HOMEODOMAIN PROTEIN 1 is required for jasmonate-mediated glandular trichome initiation in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 2017, 213: 1145–1155
- 484 Li S, Wang H, Li F, et al. The maize transcription factor EREB58 mediates the jasmonate-induced production of sesquiterpene volatiles. *Plant J*, 2015, 84: 296–308
- 485 Liu F, Jiang H, Ye S, et al. The *Arabidopsis* P450 protein CYP82C2 modulates jasmonate-induced root growth inhibition, defense gene expression and indole glucosinolate biosynthesis. *Cell Res*, 2010, 20: 539–552
- 486 Zhang C, Howlader P, Liu T, et al. Alginate Oligosaccharide (AOS) induced resistance to Pst DC3000 via salicylic acid-mediated signaling pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Carbohydr Polym*, 2019, 225: 115221

- 487 Miao Y, Xu L, He X, et al. Suppression of tryptophan synthase activates cotton immunity by triggering cell death via promoting SA synthesis. *Plant J*, 2019, 98: 329–345
- 488 Li B, Gao R, Cui R, et al. Tobacco TTG2 suppresses resistance to pathogens by sequestering NPR1 from the nucleus. *J Cell Sci*, 2012, 125: 4913–4922
- 489 Yao C, Wu Y, Nie H, et al. RPN1a, a 26S proteasome subunit, is required for innate immunity in Arabidopsis. *Plant J*, 2012, 71: 1015–1028
- 490 Liu J, Li W, Ning Y, et al. The U-Box E3 ligase SPL11/PUB13 is a convergence point of defense and flowering signaling in plants. *Plant Physiol*, 2012, 160: 28–37
- 491 Wang Q, Liu Y, He J, et al. *STV11* encodes a sulphotransferase and confers durable resistance to rice stripe virus. *Nat Commun*, 2014, 5: 4768
- 492 Huang X X, Zhu G Q, Liu Q, et al. Modulation of plant salicylic acid-associated immune responses via glycosylation of dihydroxybenzoic acids. *Plant Physiol*, 2018, 176: 3103–3119
- 493 Chen L, Wang W S, Wang T, et al. Methyl salicylate glucosylation regulates plant defense signaling and systemic acquired resistance. *Plant Physiol*, 2019, 180: 2167–2181
- 494 Wang Y, Nishimura M T, Zhao T, et al. ATG2, an autophagy-related protein, negatively affects powdery mildew resistance and mildew-induced cell death in Arabidopsis. *Plant J*, 2011, 68: 74–87
- 495 Tang J, Zhu X, Wang Y, et al. Semi-dominant mutations in the CC-NB-LRR-type R gene, *NLS1*, lead to constitutive activation of defense responses in rice. *Plant J*, 2011, 66: 996–1007
- 496 Lu J, Ju H, Zhou G, et al. An EAR-motif-containing ERF transcription factor affects herbivore-induced signaling, defense and resistance in rice. *Plant J*, 2011, 68: 583–596
- 497 Cheng Y, Zhou Y, Yang Y, et al. Structural and functional analysis of VQ motif-containing proteins in Arabidopsis as interacting proteins of WRKY transcription factors. *Plant Physiol*, 2012, 159: 810–825
- 498 Ke Y, Liu H, Li X, et al. Rice *OsPAD4* functions differently from Arabidopsis *AtPAD4* in host-pathogen interactions. *Plant J*, 2014, 78: 619–631
- 499 Yang L, Li B, Zheng X Y, et al. Salicylic acid biosynthesis is enhanced and contributes to increased biotrophic pathogen resistance in Arabidopsis hybrids. *Nat Commun*, 2015, 6: 7309
- 500 Luo X, Xu N, Huang J, et al. A lectin receptor-like kinase mediates pattern-triggered salicylic acid signaling. *Plant Physiol*, 2017, 174: 2501–2514
- 501 Zhou X T, Jia L J, Wang H Y, et al. The potato transcription factor StbZIP61 regulates dynamic biosynthesis of salicylic acid in defense against *Phytophthora infestans* infection. *Plant J*, 2018, 95: 1055–1068
- 502 Zhang Z, Li Q, Li Z, et al. Dual regulation role of *GH3.5* in salicylic acid and auxin signaling during *Arabidopsis-Pseudomonas syringae* interaction. *Plant Physiol*, 2007, 145: 450–464
- 503 Xu L, Zhao H, Ruan W, et al. ABNORMAL INFLORESCENCE MERISTEM1 functions in salicylic acid biosynthesis to maintain proper reactive oxygen species levels for root meristem activity in rice. *Plant Cell*, 2017, 29: 560–574
- 504 Guo P, Li Z, Huang P, et al. A tripartite amplification loop involving the transcription factor WRKY75, salicylic acid, and reactive oxygen species accelerates leaf senescence. *Plant Cell*, 2017, 29: 2854–2870
- 505 Ying X B, Dong L, Zhu H, et al. RNA-dependent RNA polymerase 1 from *Nicotiana tabacum* suppresses RNA silencing and enhances viral infection in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell*, 2010, 22: 1358–1372
- 506 Lv Z, Guo Z, Zhang L, et al. Interaction of bZIP transcription factor TGA6 with salicylic acid signaling modulates artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua*. *J Exp Bot*, 2019, 70: 3969–3979
- 507 Xiong G, Wang Y, Li J. Action of strigolactones in plants. *Enzymes*, 2014, 35: 57–84
- 508 Lin H, Wang R, Qian Q, et al. DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth. *Plant Cell*, 2009, 21: 1512–1525
- 509 Zou J, Zhang S, Zhang W, et al. The rice *HIGH-TILLERING DWARF1* encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds. *Plant J*, 2006, 48: 687–698
- 510 Yao R, Li J, Xie D. Recent advances in molecular basis for strigolactone action. *Sci China Life Sci*, 2018, 61: 277–284
- 511 Li S, Chen L, Li Y, et al. Effect of GR24 stereoisomers on plant development in Arabidopsis. *Mol Plant*, 2016, 9: 1432–1435
- 512 Gao Z, Qian Q, Liu X, et al. Dwarf 88, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant. *Plant Mol Biol*, 2009, 71: 265–276
- 513 Liu W, Wu C, Fu Y, et al. Identification and characterization of *HTD2*: A novel gene negatively regulating tiller bud outgrowth in rice. *Planta*,

2009, 230: 649–658

- 514 Zhao L H, Zhou X E, Wu Z S, et al. Crystal structures of two phytohormone signal-transducing α/β hydrolases: Karrikin-signaling KAI2 and strigolactone-signaling DWARF14. *Cell Res*, 2013, 23: 436–439
- 515 Yao R, Ming Z, Yan L, et al. DWARF14 is a non-canonical hormone receptor for strigolactone. *Nature*, 2016, 536: 469–473
- 516 Yao R F, Lou Z Y, Xie D X. The perception mechanism of the plant branching hormone strigolactone (in Chinese). *Sci Technol Rev*, 2018, 36: 20–25 [姚瑞枫, 娄智勇, 谢道昕. 植物分枝的奥秘——植物分枝激素独脚金内酯的感知机制. *科技导报*, 2018, 36: 20–25]
- 517 Chang J K, Li J. Plants use an atypical strategy to perceive strigolactones (in Chinese). *Chin Bull Bot*, 2017, 52: 123–127 [常金科, 黎家. 独脚金内酯信号感知揭示配体-受体作用新机制. *植物学报*, 2017, 52: 123–127]
- 518 Yao R, Wang F, Ming Z, et al. ShHTL7 is a non-canonical receptor for strigolactones in root parasitic weeds. *Cell Res*, 2017, 27: 838–841
- 519 Yao R, Wang L, Li Y, et al. Rice DWARF14 acts as an unconventional hormone receptor for strigolactone. *J Exp Bot*, 2018, 69: 2355–2365
- 520 Zhao L H, Zhou X E, Yi W, et al. Destabilization of strigolactone receptor DWARF14 by binding of ligand and E3-ligase signaling effector DWARF3. *Cell Res*, 2015, 25: 1219–1236
- 521 Hu Q, He Y, Wang L, et al. DWARF14, a receptor covalently linked with the active form of strigolactones, undergoes strigolactone-dependent degradation in rice. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1935
- 522 Zhou F, Lin Q, Zhu L, et al. D14-SCFD3-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling. *Nature*, 2013, 504: 406–410
- 523 Jiang L, Liu X, Xiong G, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature*, 2013, 504: 401–405
- 524 Wang L, Wang B, Jiang L, et al. Strigolactone signaling in Arabidopsis regulates shoot development by targeting D53-like SMXL repressor proteins for ubiquitination and degradation. *Plant Cell*, 2015, 27: 3128–3142
- 525 Wang Y, Sun S, Zhu W, et al. Strigolactone/MAX2-induced degradation of brassinosteroid transcriptional effector BES1 regulates shoot branching. *Dev Cell*, 2013, 27: 681–688
- 526 Ma H, Duan J, Ke J, et al. A D53 repression motif induces oligomerization of TOPLESS corepressors and promotes assembly of a corepressor-nucleosome complex. *Sci Adv*, 2017, 3: e1601217
- 527 Song X, Lu Z, Yu H, et al. IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice. *Cell Res*, 2017, 27: 1128–1141
- 528 Guo S, Xu Y, Liu H, et al. The interaction between OsMADS57 and OsTB1 modulates rice tillering via DWARF14. *Nat Commun*, 2013, 4: 1566
- 529 Lu Z, Yu H, Xiong G, et al. Genome-wide binding analysis of the transcription activator ideal plant architecture1 reveals a complex network regulating rice plant architecture. *Plant Cell*, 2013, 25: 3743–3759
- 530 Liu J, Cheng X, Liu P, et al. miR156-targeted SBP-box transcription factors interact with DWARF53 to regulate *TEOSINTE BRANCHED1* and *BARREN STALK1* expression in bread wheat. *Plant Physiol*, 2017, 174: 1931–1948
- 531 Xiang H, Yao R, Quan T, et al. Simple β -lactones are potent irreversible antagonists for strigolactone receptors. *Cell Res*, 2017, 27: 1525–1528
- 532 Zhou Y, Ge S, Jin L, et al. A novel CO₂-responsive systemic signaling pathway controlling plant mycorrhizal symbiosis. *New Phytol*, 2019, 224: 106–116
- 533 Luo L, Takahashi M, Kameoka H, et al. Developmental analysis of the early steps in strigolactone-mediated axillary bud dormancy in rice. *Plant J*, 2019, 97: 1006–1021
- 534 Wang Y, Li J. Molecular basis of plant architecture. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 253–279
- 535 Jia K P, Luo Q, He S B, et al. Strigolactone-regulated hypocotyl elongation is dependent on cryptochrome and phytochrome signaling pathways in Arabidopsis. *Mol Plant*, 2014, 7: 528–540
- 536 Sun S, Wang T, Wang L, et al. Natural selection of a GSK3 determines rice mesocotyl domestication by coordinating strigolactone and brassinosteroid signaling. *Nat Commun*, 2018, 9: 2523
- 537 Zhang Z, Hu Q, Liu Y, et al. Strigolactone represses the synthesis of melatonin, thereby inducing floral transition in *Arabidopsis thaliana* in an FLC-dependent manner. *J Pineal Res*, 2019, 67: e12582
- 538 Luo L, Wang H, Liu X, et al. Strigolactones affect the translocation of nitrogen in rice. *Plant Sci*, 2018, 270: 190–197
- 539 Sun H, Tao J, Liu S, et al. Strigolactones are involved in phosphate- and nitrate-deficiency-induced root development and auxin transport in rice. *J Exp Bot*, 2014, 65: 6735–6746
- 540 Sun H, Bi Y, Tao J, et al. Strigolactones are required for nitric oxide to induce root elongation in response to nitrogen and phosphate deficiencies

- in rice. *Plant Cell Environ*, 2016, 39: 1473–1484
- 541 Sun H, Tao J, Hou M, et al. A strigolactone signal is required for adventitious root formation in rice. *Ann Bot*, 2015, 115: 1155–1162
- 542 Bu Q, Lv T, Shen H, et al. Regulation of drought tolerance by the F-box protein MAX2 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2014, 164: 424–439
- 543 Lv S, Zhang Y, Li C, et al. Strigolactone-triggered stomatal closure requires hydrogen peroxide synthesis and nitric oxide production in an abscisic acid-independent manner. *New Phytol*, 2018, 217: 290–304
- 544 Pearce G, Strydom D, Johnson S, et al. A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science*, 1991, 253: 895–897
- 545 Chu H, Qian Q, Liang W, et al. The *FLORAL ORGAN NUMBER4* gene encoding a putative ortholog of *Arabidopsis* CLAVATA3 regulates apical meristem size in rice. *Plant Physiol*, 2006, 142: 1039–1052
- 546 Chu H, Liang W, Li J, et al. A CLE-WOX signalling module regulates root meristem maintenance and vascular tissue development in rice. *J Exp Bot*, 2013, 64: 5359–5369
- 547 Song X F, Yu D L, Xu T T, et al. Contributions of individual amino acid residues to the endogenous CLV3 function in shoot apical meristem maintenance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2012, 5: 515–523
- 548 Song X F, Guo P, Ren S C, et al. Antagonistic peptide technology for functional dissection of *CLV3/ESR* genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2013, 161: 1076–1085
- 549 Xu T T, Song X F, Ren S C, et al. The sequence flanking the N-terminus of the CLV3 peptide is critical for its cleavage and activity in stem cell regulation in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol*, 2013, 13: 225
- 550 Xu T T, Ren S C, Song X F, et al. *CLE19* expressed in the embryo regulates both cotyledon establishment and endosperm development in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2015, 66: 5217–5227
- 551 Hu C, Zhu Y, Cui Y, et al. A group of receptor kinases are essential for clavata signalling to maintain stem cell homeostasis. *Nat Plants*, 2018, 4: 205–211
- 552 Zhang L, Shi X, Zhang Y, et al. CLE9 peptide-induced stomatal closure is mediated by abscisic acid, hydrogen peroxide, and nitric oxide in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 1033–1044
- 553 Zhu Y, Song D, Zhang R, et al. A xylem-produced peptide PtrCLE20 inhibits vascular cambium activity in *Populus*. *Plant Biotechnol J*, 2019, 68: pbi.13187
- 554 Zhang H, Lin X, Han Z, et al. Crystal structure of PXY-TDIF complex reveals a conserved recognition mechanism among CLE peptide-receptor pairs. *Cell Res*, 2016, 26: 543–555
- 555 Zhang H, Lin X, Han Z, et al. SERK family receptor-like kinases function as co-receptors with PXY for plant vascular development. *Mol Plant*, 2016, 9: 1406–1414
- 556 Liu Z, Wu Y, Yang F, et al. BIK1 interacts with PEPRs to mediate ethylene-induced immunity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 6205–6210
- 557 Tang J, Han Z, Sun Y, et al. Structural basis for recognition of an endogenous peptide by the plant receptor kinase PEPR1. *Cell Res*, 2015, 25: 110–120
- 558 Bi G, Zhou Z, Wang W, et al. Receptor-like cytoplasmic kinases directly link diverse pattern recognition receptors to the activation of mitogen-activated protein kinase cascades in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2018, 30: 1543–1561
- 559 Rao S, Zhou Z, Miao P, et al. Roles of receptor-like cytoplasmic kinase VII members in pattern-triggered immune signaling. *Plant Physiol*, 2018, 177: 1679–1690
- 560 Liu J, Zhong S, Guo X, et al. Membrane-bound RLCKs LIP1 and LIP2 are essential male factors controlling male-female attraction in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2013, 23: 993–998
- 561 Wang T, Liang L, Xue Y, et al. A receptor heteromer mediates the male perception of female attractants in plants. *Nature*, 2016, 531: 241–244
- 562 Zhang X, Liu W, Nagae T T, et al. Structural basis for receptor recognition of pollen tube attraction peptides. *Nat Commun*, 2017, 8: 1331
- 563 Zhong S, Liu M, Wang Z, et al. Cysteine-rich peptides promote interspecific genetic isolation in *Arabidopsis*. *Science*, 2019, 364: eaau9564
- 564 Wang J, Li H, Han Z, et al. Allosteric receptor activation by the plant peptide hormone phytosulfokine. *Nature*, 2015, 525: 265–268
- 565 Zhang H, Hu Z, Lei C, et al. A plant phytosulfokine peptide initiates auxin-dependent immunity through cytosolic Ca²⁺ signaling in tomato. *Plant Cell*, 2018, 30: 652–667
- 566 Shinohara H, Mori A, Yasue N, et al. Identification of three LRR-RKs involved in perception of root meristem growth factor in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 3897–3902

- 567 An Z, Liu Y, Ou Y, et al. Regulation of the stability of RGF1 receptor by the ubiquitin-specific proteases UBP12/UBP13 is critical for root meristem maintenance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 1123–1128
- 568 Chen J, Yu F, Liu Y, et al. FERONIA interacts with ABI2-type phosphatases to facilitate signaling cross-talk between abscisic acid and RALF peptide in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: E5519–E5527
- 569 Du C, Li X, Chen J, et al. Receptor kinase complex transmits RALF peptide signal to inhibit root growth in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: E8326–E8334
- 570 Li C, Liu X, Qiang X, et al. EBP1 nuclear accumulation negatively feeds back on FERONIA-mediated RALF1 signaling. *PLoS Biol*, 2018, 16: e2006340
- 571 Ge Z, Bergonci T, Zhao Y, et al. Arabidopsis pollen tube integrity and sperm release are regulated by RALF-mediated signaling. *Science*, 2017, 358: 1596–1600
- 572 Lin G, Zhang L, Han Z, et al. A receptor-like protein acts as a specificity switch for the regulation of stomatal development. *Genes Dev*, 2017, 31: 927–938
- 573 Zhu Q, Shao Y, Ge S, et al. A MAPK cascade downstream of IDA-HAE/HSL2 ligand-receptor pair in lateral root emergence. *Nat Plants*, 2019, 5: 414–423

Seventy-year major research progress in plant hormones by Chinese scholars

LI Jia¹ & LI ChuanYou²

1 Ministry of Education Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;

2 State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Plant hormones are naturally occurring organic signaling molecules, playing central roles in coordinating almost every aspect of plant growth, development and stress adaptations at vanishingly low concentrations. Plant hormones often synthesize in one cell/tissue and function in a different cell/tissue. Within the last seventy years, Chinese scholars have made significant contributions to our better understanding the biological functions, biosynthesis, catabolism, cross-talks, and signal transduction of plant hormones through a number of distinctive approaches such as tissue culture, mutant analysis, and identification of altered agronomic traits in rice and other crops under various growing conditions. The knowledge obtained from these studies will be used to improve crop productivities and stress adaptations in the future. In this review article, we are trying to put together some of the major discoveries made by Chinese scholars in ten major groups of plant hormones, including auxin, cytokinins, brassinosteroids, gibberellins, ethylene, abscisic acid, jasmonates, salicylic acid, strigolactones, and peptides. This review is written in Chinese, our purpose is to provide a reference to our undergraduate and graduate students.

plant hormones, Chinese scholars, auxin, cytokinins, brassinosteroids, gibberellins, ethylene, abscisic acid, jasmonates, salicylic acid, strigolactones, peptides

doi: 10.1360/SSV-2019-0197