

研究评述

A Review

油菜素内酯代谢相关基因及其调控植物耐盐性的研究进展

束红梅[✉], 倪万潮[✉], 郭书巧[✉]

江苏省农业科学院经济作物研究所, 南京, 210014

✉ 通讯作者: niwc@yahoo.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2011年, 第9卷, 第34篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0034

收稿日期: 2010年11月03日

接受日期: 2011年02月28日

发表日期: 2011年03月23日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

束红梅等, 2011, 油菜素内酯代谢相关基因及其调控植物耐盐性的研究进展, 分子植物育种 Vol.9 No.34 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0034)

摘要 油菜素内酯是一类发现较晚的植物激素, 除了在植物生长发育过程中起作用外, 在提高植物抗逆性方面发挥重要作用, 但是相关的抗逆机理还未清楚。因此本文主要概述了油菜素内酯的合成代谢相关基因以及油菜素内酯在提高植物耐盐性方面的研究现状。油菜素内酯有两条合成途径但均由菜油甾醇开始, 合成过程涉及多个基因, 其中 *DET2*、*DWF4* 等催化的反应为限速反应, 为调控油菜素内酯合成的重要环节。在分解代谢方面, *BASI* 是重要的油菜素内酯失活基因。外施油菜素内酯可调控植物的耐盐性, 但调控机理尚未清楚, 对相关突变体的研究认为代谢基因 *DET2* 等在改变植物耐盐性方面起到重要作用, 但是油菜素内酯代谢途径中的其它基因是否具有相似的功能尚需进一步验证。并就油菜素内酯提高植物耐盐性机理研究工作的开展进行了展望, 为运用基因工程调控植物体及特异部位的内源油菜素内酯水平进而调控植物生长发育以及抗逆性提供依据。

关键词 油菜素内酯; 合成代谢; 基因; 耐盐性

Brassinosteroid: Biosynthesis, Metabolism and Its Regulation on Plant Salt Tolerance

Shu Hongmei[✉], Ni Wanchao[✉], Guo Shuqiao[✉]

Institute of Industrial Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing, 210014, P.R. China

✉ Corresponding author, niwc@yahoo.cn; ✉ Authors

Abstract Brassinosteroid is a plant hormone, it plays a significant role in the growth and development. And exogenous brassinosteroid can improve plant resistance to abiotic stress such as salinity stress, but little is known about the role of endogenous brassinosteroid in plant stress responses. This paper reviews the biosynthesis and metabolism of brassinosteroid in the plant on the basis of the molecular biology and the influence of brassinosteroid on salt stress tolerance of plant. The brassinosteroid biosynthesis follows two pathways which all begins with campesterol, in which the steps catalyzed by the *DET2* and *DWF4* are the rate-limiting ways. Bioactive brassinosteroid can be inactivated by many ways, *BASI* may be one key gene. The genes in brassinosteroid biosynthesis and metabolism such as *DET2* plays an important role in increasing salt tolerance, but the function of other genes need more researches. And the further research should focus on that why brassinosteroid could enhance plant salt stress tolerance.

Keywords Brassinosteroid; Biosynthesis and metabolism; Gene; Salt tolerance

研究背景

土壤盐渍化已成为现代农业面临的主要问题之一。我国盐渍土面积有 $0.37 \times 10^9 \text{ hm}^2$, 且随人口增长和城市用地的不断增加, 现有耕地资源愈趋缺乏(陈丽萍等, 2010), 因此, 盐渍土的开垦利用成为我国农业生产十分迫切和重要的任务。土壤中盐分过多会胁迫植物的生长发育, 盐胁迫对植物的危害主要表现在渗透胁迫、离子失调、光合作用下降、呼吸作用不稳、蛋白质合成受阻等。非盐生植物对

盐分非常敏感, 盐胁迫下植物的生长发育和产量品质都受到明显的抑制(王红红等, 2005)。因此, 提高植物耐盐能力具有重要意义。

油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)是甾醇类激素, 一类较晚发现的植物激素。在植物体内的含量较少, 一般为 $\text{ng/kg} \sim \text{ug/kg}$ 级, 但活性较高, 对植物生长发育的多个方面具有显著的生理效应(Szekere and Koncz, 1998; 宋平等, 2000; Wu et al., 2008; Divi and Krishna, 2009), 而且其可增强植物的抗逆性(Ali

et al., 2001; 曹云英等, 2007; 万正林等, 2009)。研究表明, 在盐胁迫条件下外施油菜素内酯可提高植物的耐盐性(Bajguz and Hayat, 2009), 但是相关的耐盐机理尚未明确。

油菜素内酯除了在植株地上部合成外, 在根系同样可以合成, 其在植物体内没有长距离的运输, 主要在合成部位原位起作用(Sakurai, 1999; Symons and Reid, 2004; Bajguz, 2007)。而且油菜素内酯的合成代谢过程涉及多个步骤, 且每个步骤均受到相关基因的调控。因此, 本文综述了油菜素内酯的生物代谢途径及相关基因功能及其在提高植物耐盐性方面的研究现状, 并对油菜素内酯提高植物耐盐机理研究工作的开展进行展望。

1 油菜素内酯的合成途径

研究表明, 菜油甾醇(Campesterol)是油菜素内酯生物合成的起始物, 在*DET2*基因催化后得到菜油甾烷醇(Campestanol), 菜油甾烷醇在甾醇体和侧链上发生一系列羟化和氧化步骤的同时伴随着C-6位置的酮基化, 这种酮基化发生在C-22、C-23、C-3和C-2位置的修饰前和后(Bishop and Yokota, 2001; Shimada et al., 2001; 储昭庆, 2006), 这两条途径分别被称为早期C-6氧化途径和晚期C-6氧化途径(Noguchi et al., 2000; Bishop and Koncz, 2002; Kim et al., 2005; 储昭庆, 2006) (合成途径见图1, Divi and Krishna, 2009)。

1.1 早期C6氧化途径

菜油甾醇(Campesterol)作为油菜素内酯生物合成的起始物, 经加氧、6 α -羟化、氧化等得到6-氧菜油甾烷醇(6-oxocampestanol), 再经羟化得茶甾酮(Teasterone), 经脱羟基、再羟化为香蒲甾醇(Typhasterol), 接着转化为油菜素甾酮(Castasterone)、油菜素内酯, 这个合成途径称之为早期C6氧化途径(储昭庆等, 2006; 罗明, 2007; Divi and Krishna, 2009)。拟南芥、烟草等多种植物中均存在这一油菜素内酯合成途径(Noguchi et al., 2000), 说明油菜素内酯的早期C-6氧化途径在植物中广泛存在。

1.2 后期C6氧化途径

以前人们因为6-脱氧油菜素内酯的生物活性较低, 认为其不能转化为活性油菜素内酯。但近年来的研究发现在多种植物中6-脱氧油菜素内酯均

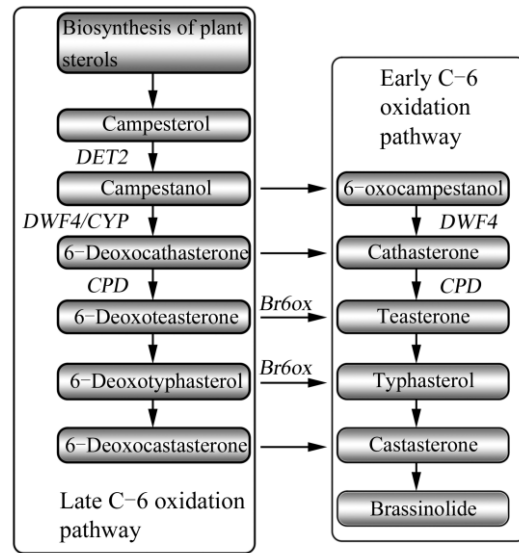


图1 油菜素内酯合成过程简图

Figure 1 The brassinosteroid biosynthetic pathway

参与了油菜素内酯的生物合成过程(Choi et al., 1997; 罗明, 2007), 并将这一生物合成途径称之为后期C-6氧化途径。该途径同样以菜油甾醇(Campesterol)为起始物, 经氧化等到菜油甾烷醇(Campestanol), 再经羟化得6-脱氧长春花甾酮(6-Deoxocathasterone)、6-脱氧茶甾酮(6-Deoxoteasterone), 经脱羟基、再羟化为6-脱氧香蒲甾醇(6-Deoxytyphasterol), 接着转化为6-脱氧油菜素甾酮(6-Deoxocastasterone)、油菜素甾酮、油菜素内酯(Choi et al., 1997; Jager et al., 2007), 而且这一途径也存在于许多植物中。

2 油菜素内酯合成相关基因

从油菜素内酯的合成途径可以看出该过程涉及到多个步骤, 而这些步骤受到多个基因的调控, 下面主要概述油菜素内酯合成过程中一些主要基因及其功能。

2.1 *DET2*

*DET2*基因编码油菜素内酯生物合成酶, 研究发现其编码的蛋白与哺乳动物中类固醇5 α -还原酶的同源性极高(Li et al., 1996)。通过研究发现, 突变体不能把同位素标记的菜油甾醇转化为菜油甾烷醇, 而位于*DET2*催化反应步骤之后的所有油菜素内酯合成途径中的中间产物都可以逆转*det2*的突变表型(Asami and Yoshida, 1999)。说明*DET2*催化菜油甾醇转化为菜油甾烷醇, 是油菜素内酯合成过程中催化

较早反应的酶。对DET2突变体油菜素内酯合成过程中各中间产物分析发现, 突变体中含有菜油甾烷醇的量仅为野生型植株的10%左右, 其下游的各种BRs含量(6-氧菜油甾烷醇, 茶甾酮等)均不到野生型植株的10% (Li et al., 1996; Fujioka et al., 1997; Divi and Krishna, 2009)。因此人们认为DET2催化的反应是油菜素内酯生物合成途径中主要的限速步骤。

对转基因植株的研究表明, 在正常生长条件下超量表达DET2的转基因植株株型明显大于野生型, 生物量是野生型植株的两倍; 而转DET2反义基因得到的植株, 株高均低于野生型, 但高于det2的极度矮化型(罗明, 2007)。这就说明改变植物体内DET2基因的表达水平可以调控植物的生长。到目前为止, 拟南芥、棉花等多个植物中的DET2基因被克隆和鉴定(Rosati et al., 2005; Luo et al., 2007)。

2.2 CPD

CPD基因编码细胞色素P450(CYP90)蛋白, 是油菜素内酯生物合成途径中发现的第一个细胞色素P450单加氧酶。CPD突变体和det2突变体的表型相似, CPD突变体细胞减小及雄性不育的表型能被外源施加的23-羟化的BR所恢复, 但不能被缺少23-羟化的长春花甾酮所恢复。因此认为, CPD基因是编码催化长春花甾酮到茶甾酮的一个C-23 α -羟化酶(Szekeres et al., 1996)。

2.3 DWF4

DWF4基因位于拟南芥第三条染色体上, 与CPD基因的同源性达43%, 同样编码一个细胞色素P450单加氧化酶(CYP90B1) (Choe et al., 1998)。分析发现DWF4突变体中积累大量的类固醇C-22 α -羟化反应的底物, 但反应产物减少, 并且该步反应的产物及其下游BRs都能恢复dwf4的突变体植株表型(Azpiroz et al., 1998), 说明油菜素内酯合成过程中类固醇C-22 α -羟化酶基因的突变是dwf4突变体出现的原因。并因为该基因催化的羟化反应底物和产物量差异较大, 推测类固醇C-22 α -羟化反应可能是油菜素内酯生物合成的另一个限速步骤(Choe et al., 1998)。正义表达和反义表达DWF4基因的植株表型分别与DET2基因过量、抑制表达的植株表型相似, 因此人们认为DWF4是油菜素内酯合成途径的重要限速酶(Choe et al., 1998)。

2.4 DWF1

DWF1基因同样位于拟南芥第三条染色体上, 该基因编码561个氨基酸残基的蛋白质, 序列中有FAD结合结构域和两个相同的核定位信号。研究发现, 突变体中24-亚甲基胆固醇含量明显升高, 而菜油固醇及下游BRs的含量则远低于野生型植株, 表明DWF1基因参与了24-亚甲基胆固醇键的异构和还原。对豌豆、水稻等物种DWF1基因的研究表明, DWF1编码蛋白与钙调蛋白结合, 这种结合对DWF1功能起关键作用, 破坏钙调蛋白将会导致DWF1功能丧失(Mussig et al., 2002; Luo et al., 2007)。

3 油菜素内酯的分解代谢基因

植物体内油菜素内酯的水平不仅取决于合成途径, 分解代谢同样影响油菜素内酯水平。因此弄清油菜素内酯分解代谢途径对阐明植物体中活性油菜素内酯的调控机制具有重要意义。目前认为, 分解代谢包括两条途径: 一是降低油菜素内酯的活性, 二是减少油菜素内酯的含量。活性油菜素内酯通过异构、羟基化、甲基化、侧链分裂以及氧化等途径失去活性(Fujioka and Yokota, 2003; Bajguz, 2007; Choe, 2010)。但目前关于代谢过程的研究较少, 普遍认为BAS1基因和类固醇转硫酶基因(BNST3)在该代谢过程中起调控作用(Choe, 2010)。

BAS1基因编码一个细胞色素P450(CYP72B1), 过量表达导致油菜素内酯C-26羟基羟化, 但C-26羟化后的油菜素内酯生物活性远低于正常油菜素内酯(Neff et al., 1999; Choe, 2010), 因此BAS1作为C-26-羟化酶, 是一个重要的油菜素内酯失活基因(Neff et al., 1999; Ohnishi et al., 2006; Ohnishi et al., 2009)。并且在bas1突变体中油菜素内酯合成前体油菜素甾酮和6-脱氧油菜素甾酮的水平也受到抑制, 因此认为BAS1基因在油菜素内酯合成前体的代谢过程中也起作用。

类固醇转硫酶基因(BNST3)通过硫化C-22羟基导致油菜素内酯失活, 以24-异构油菜素内酯为底物, 并且认为24-油菜素内酯在硫化失活前异构(Rouleau et al., 1999; Marsolais et al., 2004; Choe, 2010)。也有人研究表明BNST3过量表达植株没有出现油菜素内酯缺乏表型, 或者是改变植物对外施24-表油菜素内酯的敏感性, 只是转基因植株中24-异构油菜素内酯含量增加(Choe, 2010)。因此认为,

*BNST3*在油菜素内酯失活作过程中起作用。

4 油菜素内酯提高植物的耐盐性

油菜素内酯可提高植物的抗旱、耐高温、耐盐、抗病以及调节植物衰老等生理功能(Steber and McCourt, 2001; Bajguz, 2009; Bajguz and Hayat, 2009)。研究表明, 外施油菜素内酯, 在高温等逆境胁迫条件下能够维持植物有较高的SOD、POD活性, 有效降低活性氧的产生和积累, 减少膜脂过氧化物的产生, 从而保护细胞膜的热稳定性, 提高植物的耐高温能力(万正林等, 2009)。但是热敏感性不同的材料受油菜素内酯调控的程度不同(曹云英等, 2007)。这说明油菜素内酯可以提高植物的抗逆性, 但是不同材料受调控程度存在差异。

在盐胁迫下, 油菜素内酯可以提高植物的耐盐性。研究发现, 在桉树中, 油菜素内酯可以提高150 mmol/L NaCl条件下的种子萌发, 但是油菜素内酯对液体中盐处理的幼苗则会加重伤害; 而在水稻中油菜素内酯可减轻种子萌发和幼苗生长期间的盐抑制(Bajguz and Hayat, 2009)。但是油菜素内酯通过何种途径调控植物耐盐性还有待深入研究。有人研究发现, 在植物遭受短暂高温时, 外施油菜素内酯后, 植物体内ABA含量升高(Bajguz, 2009; Bajguz and Hayat, 2009), 而ABA对植物耐盐性的提高有明显的改善作用。通过一系列的信号转导途径, ABA可诱导植物体内胁迫相关基因大量表达, 促使植物代谢途径适应外界的高盐环境(刘琳等, 2009)。那么油菜素内酯提高植物耐盐性是否与植物体内ABA含量的变化有关?

外施油菜素内酯能够提高植物的抗逆性, 但关于如何调控植物体内油菜素内酯水平来适应逆境的研究较少。Zeng等(Zeng et al., 2010)通过对油菜素内酯*det2*和*bin2*突变体的耐盐性研究发现, 相较于野生型拟南芥品种, *det2*突变体对盐分更为敏感, 主要是因为*det2*突变体中受到盐胁迫时盐诱导基因*COR78*和*P5CS1*诱导表达较低, 外施油菜素内酯可以提高*det2*突变体的耐盐性, 说明油菜素内酯之所以能够提高植物的抗逆性主要是因为其能够提高逆境响应基因的表达。而且研究表明过量表达*DWF4*可提高种子的萌发和提高幼苗抗低温能力(Divi and Krishna, 2010), 但是否可以通过改变油菜素内酯合成途径中的基因如*DET2*、*DWF1*、*CPD*等

的表达来调控植物的耐盐性还需进一步验证, 而且调控油菜素内酯分解代谢途径基因对植物耐盐性的影响如何也有待研究。

5 研究展望

综上所述, 油菜素内酯合成代谢途径涉及多个基因, 某些基因(*DET2*, *DWF1*, *BASI*等)的功能已明确, 但是更多基因的功能还未清楚。因此有必要进一步鉴定油菜素内酯合成代谢过程中的关键基因, 这对弄清油菜素内酯代谢过程及调控植物体内油菜素内酯水平具有重要意义。

近年来关于外施油菜素内酯提高植物抗逆能力有了较多研究。外施油菜素内酯可调控植物的耐盐性, 但油菜素内酯究竟是通过何种途径来调控植物耐盐性的研究则较为薄弱, 因此下一步的研究应主要集中在以下几个方面: 1、油菜素内酯可以提高植物的耐盐性, 但是油菜素内酯代谢相关基因在提高植物耐盐性的作用如何还有待研究。2、盐胁迫下油菜素内酯是否通过诱导相关基因、蛋白质表达来提高植物耐盐性, 相关的调控机制也需深入探讨。3、油菜素内酯是否通过其他激素的间接作用来调控植物的耐盐性也需深入研究。

总之, 随着现代分子生物学等研究手段的不断完善, 如何通过调控植物体内油菜素内酯水平来增强植物抗逆能力将会得到更加科学而详尽的阐述, 并推动油菜素内酯在农业中更为广泛的应用。

作者贡献

束红梅是本文的构思者及执笔者; 倪万潮是课题组负责人、合作导师, 研究课题的构思者, 指导并修改论文; 郭书巧参与了论文修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢


本研究由中国博士后科学基金(20100471396)、江苏省农业科学院博士后基金(005036510909)和国家转基因专项(2008ZX2008005-001)共同资助。

参考文献

- Ali B., Hasan S.A., Hayat S., Hayat Q., Yadav S., Fariduddin Q., and Ahmad A., 2001, A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminium stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek), *Environ. Exp. Bot.*, 62: 153-159
- Asami T., and Yoshida S., 1999, Brassinosteroid biosynthesis

- inhibitors, *Trends Plant Sci.*, 4: 348-359
- Azpiroz R., Wu Y., LoCascio J.C., and Feldmann K.A., 1998, An *Arabidopsis* brassinosteroid-dependent mutant is blocked in cell elongation, *The Plant Cell*, 10: 219-230
- Bajguz A., 2007, Metabolism of brassinosteroids in plants, *Plant Physiol. Biochem.*, 45: 95-107
- Bajguz A., 2009, Brassinosteroid enhanced the level of abscisic acid in *Chlorella vulgaris* subjected to short-term heat stress, *J. Plant Physiol.*, 166: 882-886
- Bajguz A., and Hayat S., 2009, Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses, *Plant Physiol. Biochem.*, 47: 1-8
- Bishop G.J., and Konz C., 2002, Brassinosteroids and plant steroid hormone signaling, *The Plant Cell, Supplement*, 97-110
- Bishop G.J., and Yokota T., 2001, Plants steroid hormones, brassinosteroids: current highlights of molecular aspects on their synthesis/metabolism, transport, perception and response, *Plant Cell Physiol.*, 42: 114-120
- Cao Y.Y., and Zhao H., 2007, Protective roles of brassinolide in rice seedlings under heat stress, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese J. Rice Sci.)*, 21(5): 525-529 (曹云英, 赵华, 2007, 高温胁迫下油菜素内酯对水稻幼苗的保护作用, *中国水稻科学*, 21(5): 525-529)
- Chen L.P., and He D.Y., 2010, Research advance on drought and salt resistant genes in transgenic plants, *Jiyinzuxue Yu Yingyongshengwuxue (Genomics and Applied Biology)*, 29(3): 542-549 (陈丽萍, 何道一, 2010, 植物抗旱耐盐基因的研究进展, *基因组学与应用生物学*, 29(3): 542-549)
- Choe S., 2010, Brassinosteroid biosynthesis and metabolism, *Plant Hormones*, pp.156-178
- Choe S., Dilkes B.P., Fujioka S., Takatsuto S., Sakurai A., and Feldmann K.A., 1998, The *DWF4* gene of *Arabidopsis* encodes a cytochrome P450 that mediates multiple 22 α -hydroxylation steps in brassinosteroid biosynthesis, *Plant Cell*, 10: 231-243
- Choi Y.H., Fujioka S., Nomura T., Harada A., Yokota T., Takatsuto S., and Sakurai A., 1997, An alternative brassinolide biosynthetic pathway via late C-6 oxidation, *Phytochemistry*, 44: 609-613
- Chu Z.Q., Li L., Song L., and Xue H.W., 2006, Advances on brassinosteroid biosynthesis and functions, *Zhiwuxue Tongbao (Chinese Bulletin of Botany)*, 23(5): 534-555 (储昭庆, 李李, 宋丽, 薛红卫, 2006, 油菜素内酯生物合成与功能的研究进展, *植物学通报*, 23(5): 534-555)
- Divi U.K., and Krishna P., 2009, Brassinosteroid: a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance, *New Biotechnology*, 36: 131-136
- Divi U.K., and Krishna P., 2010, Overexpression of the brassinosteroid biosynthetic gene *AtDWF4* in *Arabidopsis* seeds overcomes abscisic acid-induced inhibition of germination and increases cold tolerance in transgenic seedlings, *J. Plant Growth Regul.*, doi: 10.1007/s00344-010-9150-3
- Fujioka S., and Yokota T., 2003, Biosynthesis and metabolism of brassinosteroids, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 54: 137-64
- Fujioka S., Li J., Choi Y.H., Seto H., Takatsuto S., Noguchi T., Watanabe T., Kuriyama H., Yokota T., Chory J., and Sakurai A., 1997, The *Arabidopsis deetiolated2* mutant is blocked early in brassinosteroid biosynthesis, *Plant Cell*, 9: 1951-1962
- Jager C.E., Symons G.M., Nomura T., Yamada Y., Smith J.J., Yamaguchi S., Kamiya Y., Weller J.L., Yokota T., and Reid J.B., 2007, Characterization of two brassinosteroid C-6 oxidase genes in Pea, *Plant Physiol.*, 143: 1894-1904
- Kim T.W., Hwang J.Y., Kim Y.S., Joo S.H., Chang S.C., Lee J.S., Takatsuto S., and Kim S.K., 2005, *Arabidopsis* CYP85A2, a cytochrome P450, mediates the baeyer-villiger oxidation of castasterone to brassinolide in brassinosteroid biosynthesis, *The Plant Cell*, 17: 2397-2412
- Li J., Nagpal P., Vitart V., McMorris T.C., and Chory J., 1996, A role for brassinosteroids in light-dependent development of *Arabidopsis*, *Science*, 272: 398-401
- Liu L., Zeng Y.L., and Zhang F.C., 2009, ABA and salt tolerance of plant, *Zhiwu Shenglixue Tongxun, Zhiwu Shenglixue Tongxun (Plant Physiol. Commu.)*, 45(2): 187-194 (刘琳, 曾幼玲, 张富春, 2009, ABA与植物的耐盐性, *植物生理学通讯*, 45(2): 187-194)
- Luo M., 2007, Functions of *GhDET2* and *GhKTNI* in cotton fiber cell development, Dissertation for Ph. D, Southwest university, Supervisor: Pei Y., pp.7-20 (罗明, 2007, *GhDET2*和*GhKTNI*在棉花纤维细胞发育中的功能, 博士学位论文, 西南大学, 导师: 裴炎, pp.7-20)
- Luo M., Xiao Y., Li X., Lu X., Deng W., Li D., Hou L., Hu M., Li Y., and Pei Y., 2007, *GhDET2*, a steroid 5 α -reductase, plays an important role in cotton fiber cell initiation and elongation, *The Plant Journal*, 51(3): 419-430
- Luo M., Xiao Z., Xiao Y., Li X., Hou L., Zhou J., Hu M., and Pei Y., 2007, Cloning and expression analysis of a brassinosteroid biosynthetic enzyme gene, *GhDWF1*, from cotton (*Gossypium hirsutum* L.), *Agricultural Sciences in China*, 6(11): 1297-1305
- Marsolais F., Sebastia C.H., Rousseau A., and Varin L., 2004, Molecular and biochemical characterization of *BNST4*, an ethanol-inducible steroid sulfotransferase from *Brassica*

- napus*, and regulation of *BNST* genes by chemical stress and during development, *Plant Sci.*, 166: 1359-1370
- Mussig C., Fischer S., and Altmann T., 2002, Brassinosteroid-regulated gene expression, *Plant Physiol.*, 129: 1241-1251
- Neff M.M., Nguyen S.M., Malancharuvil E.J., Fujioka S., Noguchi T., Seto H., Tsubuki M., Honda T., Takatsuto S., Yoshida S., and Chory J., 1999, *BASI*: A gene regulating brassinosteroid levels and light responsiveness in *Arabidopsis*, *PNAS*, 96: 15316-15323
- Noguchi T., Fujioka S., Choe S., Takatsuto S., Tax F.E., Yoshida S., and Feldmann K.A., 2000, Biosynthetic pathways of brassinolide in *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 124: 201-210
- Ohnishi T., Nomura T., Watanabe B., Ohta D., Yokota T., Miyagawa H., Sakata K., and Mizutani M., 2006, Tomato cytochrome P450 CYP734A7 functions in brassinosteroid catabolism, *Phytochemistry*, 67: 1895-1906
- Ohnishi T., Yokota T., and Mizutani M., 2009, Insights into the function and evolution of P450s in plant steroid metabolism, *Phytochemistry*, 70(17-18): 1918-1929
- Rosati F., Bardazzi I., Blasi P.D., Simi L., Scarpi D., Guarna A., Serio M., Racchi M.L., and Danza G., 2005, 5 α -Reductase activity in *Lycopersicon esculentum*: Cloning and functional characterization of *LeDET2* and evidence of the presence of two isoenzymes, *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.*, 96(3-4): 287-299
- Rouleau M., Marsolais F., Richard M., Nicolle L., Voigt B., Adam G., and Varin L., 1999, Inactivation of brassinosteroid biological activity by a salicylate-inducible steroid sulfotransferase from *Brassica napus*, *J. Biol. Chem.*, 274(30): 20925-20930
- Sakurai A., 1999, Brassinosteroid biosynthesis, *Plant Physiol. Biochem.*, 37(5): 351-361
- Shimada Y., Fujioka S., Miyauchi N., Kushiro M., Takatsuto S., Nomura T., Yokota T., Kamiya Y., Bishop G.J., and Yoshida S., 2001, Brassinosteroid-6-Oxidases from *Arabidopsis* and tomato catalyze multiple C-6 oxidations in brassinosteroid biosynthesis, *Plant Physiol.*, 126: 770-779
- Song P., and Zhou X., 2000, Biosynthesis, metabolism and physiological function of brassinosteroids in plants, *Zhiwu Shenglixue Tongxun (Plant Physiol. Commu.)*, 36(2): 170-175 (宋平, 周燮, 2000, 油菜素甾体类化合物的生物合成、代谢和生理效应, *植物生理学通讯*, 36(2): 170-175)
- Steber C.M., and McCourt P., 2001, A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 125: 763-769
- Symons G.M., and Reid J.B., 2004, Brassinosteroids do not undergo long-distance transport in pea, implications for the regulation of endogenous brassinosteroid levels, *Plant Physiol.*, 135: 2196-2206
- Szekere M., and Koncz C., 1998, Biochemical and genetic analysis of brassinosteroid metabolism and function in *Arabidopsis*, *Plum Physiol. Biochem.*, 36 (1-2): 145-155
- Szekeress M., Nemeth K., Koncz-Kalman Z., Mathur J., Kauschmann A., Altmann T., Redei G.P., Nagy F., Schell J., and Koncz C., 1996, Brassinosteroids rescue the deficiency of CYP90, a cytochrome P450, controlling cell elongation and de-etiolation in *Arabidopsis*, *Cell*, 85: 171-182
- Wan Z.L., Luo Q.X., and Li L.Z., 2009, Mechanism of high temperature resistance induced by application of epibrassinolide in tomato seedling, *Guangxi Agri. Sci.*, 40: 1203-1208 (万正林, 罗庆熙, 李立志, 2009, 表油菜素内酯诱导番茄幼苗抗高温机理的研究, *广西农业科学*, 40: 1203-1208)
- Wang H.H., Li K.R., and Hou H.W., 2005, Research progress of plant stress-resistance promoting related to brassinolides, *Ganhan Diqiu Nongye Yanjiu (Agri. Res. Arid Areas)*, 23: 213-219 (王红红, 李凯荣, 侯华伟, 2005, 油菜素内酯提高植物抗逆性的研究进展, *干旱地区农业研究*, 23: 213-219)
- Wu C.Y., Trieu A., Radhakrishnan P., Kwok S.F., Harris S., Zhang K., Wang J., Wan J., Zhai H., Takatsuto S., Matsumoto S., Fujioka S., Feldmann K.A., and Pennella R.I., 2008, Brassinosteroids regulate grain filling in rice, *The Plant Cell*, 20: 2130-2145
- Zeng H., Qi T., and Hua X., 2010, *Arabidopsis* brassinosteroid mutants *det2-1* and *bin2-1* display altered salt tolerance, *J Plant Growth Regul.*, 29: 44-52

 5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>