



高秀莹,于倩,黄骥. 油菜素甾醇信号调控粒形的分子机制与育种应用研究进展[J]. 南京农业大学学报,2026,49(5):1064–1076.

Gao X Y, Yu Q, Huang J. Molecular mechanisms of brassinosteroid signaling in regulating grain size and its breeding applications[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2026, 49(5): 1064–1076.

特约综述

油菜素甾醇信号调控粒形的分子机制与育种应用研究进展

高秀莹,于倩,黄骥*

(南京农业大学农学院,江苏 南京 211800)

摘要:油菜素甾醇(brassinosteroids, BR)信号在作物籽粒发育中扮演着双重角色:调控颖壳细胞的伸长与分裂;激活糖分转运和淀粉合成相关基因,其作为一类重要的甾醇类植物激素,在植物的生长发育调控中发挥着重要作用。近20年来, BR信号通路的核心组分从细胞表面受体到细胞核内转录因子的传导网络已被系统解析,建立了以受体激酶 BRI1 (BR insensitive 1)、共受体 BAK1 (BRI1-associated receptor kinase 1)、负调控激酶 GSK3/SHAGGY-like 家族以及转录因子 BZR1/BES1 (brassinazole resistant 1/*bri1*-EMS-suppressor 1)为核心骨架的信号通路。本文系统综述了 BR 信号调控籽粒发育的分子机制,系统阐述了 BR 的合成、感知与传导, BR 调控籽粒发育的细胞学和分子机制, BR 与生长素、赤霉素等其他信号通路的交叉机制,以及不同作物中 BR 调控籽粒发育的保守性与特异性。最后,指出该领域面临的主要问题与挑战,并对利用 BR 相关基因实现作物产量与品质协同改良的分子设计育种前景进行展望。

关键词:油菜素甾醇;粒形;信号转导;BR合成;分子设计育种

中图分类号:S331

文献标志码:A

文章编号:1000-2030(2026)05-1064-13

Molecular mechanisms of brassinosteroid signaling in regulating grain size and its breeding applications

GAO Xiuying, YU Qian, HUANG Ji*

(College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 211800, China)

Abstract: Brassinosteroids (BR) signaling plays a dual role in crop grain development: regulating cell elongation and division in the spikelet hull, and activating genes involved in sugar transport and starch biosynthesis. BR is a class of essential steroidal phytohormones, and plays indispensable roles in regulating plant growth and development. Over the past two decades, the core components of the BR signaling pathway, which span the transduction network from cell-surface receptors to nuclear transcription factors, have been systematically elucidated. A canonical signaling model centered on the receptor kinase BRI1 (BR insensitive 1), the co-receptor BAK1 (BRI1-associated receptor kinase 1), the negative regulatory GSK3/SHAGGY-like kinase family, and the transcription factors BZR1/BES1 (brassinazole resistant 1/*bri1*-EMS-suppressor 1) have been established. This review systematically summarizes the molecular mechanisms by which BR signaling regulates grain development, covering BR biosynthesis, perception, and transduction, the cytological and molecular mechanisms underlying BR-mediated grain development, the crosstalk between BR and other phytohormones such as auxin and gibberellin, and the conservation and divergence of BR-regulated grain development across different crop species. Finally, we provide a comprehensive evaluation of the current research status, highlight the key issues and challenges facing the field, and discuss the prospects of molecular design breeding for achieving synergistic improvement of crop yield and grain quality by leveraging BR-related genes.

Keywords: brassinosteroids; grain size; signal transduction; BR biosynthesis; molecular design breeding

当今农业生产面临人口持续增长、环境退化和耕地面积缩减等多重困境,提升作物产量已成为应对全球粮食安全挑战的关键^[1-3]。水稻作为全球超过半数人口的主食,其单株产量由单株穗数、每穗粒数和千粒重3个要素决定,其中千粒重直接受粒形和灌浆程度的影响。粒形包括粒长、粒宽和粒厚3个性状,不仅影响粒重和产量,也决定了稻米的外观品质(如垩白度、透明度)和食味蒸煮品质,通常长宽比大的细长稻米的垩白度较低^[4-5]。另外,粒形性状的差异在杂交水稻机械化制种中具有独特的应用价值,父母本在

收稿日期:2026-05-07

基金项目:国家自然科学基金项目(32470337);中央高校基本科研业务费专项资金(KJYQ2025013)

作者简介:高秀莹,副教授,研究方向为水稻种子大小关键基因挖掘及育种利用, E-mail:xygao@njau.edu.cn。*通信作者:黄骥,教授,主要从事水稻种子生物学相关研究, E-mail:huangji@njau.edu.cn。

粒形上的显著差异,可通过机械筛分系统实现杂交种子与亲本种子的高效分离,从而推动杂交水稻制种的全程机械化^[6]。

在细胞学层面,粒形调控是通过改变颖壳细胞的伸长、扩张、分裂或分化来实现的^[7]。在分子层面,这一过程受多种植物激素或蛋白修饰等信号的共同调控,包括多种植物激素(特别是油菜素甾醇和生长素)、G蛋白信号、泛素-蛋白酶体途径、MAPK 级联信号等^[8-10]。油菜素甾醇(brassinosteroids, BR)最初在油菜花粉粒中被发现并鉴定^[11-12],此后该信号传导机制的研究经历了从遗传筛选到机制解析再到系统网络的构建。2005—2006年,以拟南芥为模式植物建立的 BRI1-BIN2-BZR1/BES1 线性传导模型^[13-14],为理解 BR 信号奠定了核心框架基础^[15]。BR 信号调控作物产量性状的系统研究始于 2008 年前后。水稻 BR 合成与信号突变体呈现籽粒变小和植株紧凑的表型,此后 10 余年间,大量控制粒形的主效 QTL 中相当比例被证实编码 BR 信号通路的核心组分或调控因子。一般情况下,BR 生物合成或信号感知的缺失通常导致籽粒变小,主要通过细胞伸长影响籽粒发育,而信号负调控因子的功能缺失则往往通过细胞增殖或细胞扩张同时影响籽粒发育^[2]。当前研究表明,挖掘功能特异性基因、鉴定优异等位变异、获得有利突变和优化激素空间分布是有效利用 BR 基因实现未来高产优质的的重要途径之一^[16]。本综述拟从 BR 信号感知、胞内转导、核内转录调控及翻译后修饰 4 个方面,系统梳理 BR 信号调控籽粒发育的分子网络,并整合多作物中的研究进展,探讨该领域面临的挑战与未来发展方向。

1 油菜素甾醇(BR)的合成、感知与传导

1.1 BR 的合成

油菜素甾醇属于多羟基甾醇类激素,其最具生物活性的形式为油菜素内酯(brassinolide, BL)^[17]。BL 的生物合成以鲨烯(squalene)为前体,涉及 3 条途径,包括早期 C-6 氧化途径、晚期 C-6 氧化途径以及早期 C-22 与 C-23 羟基化途径^[18]。BR 主要在内质网中合成^[17-18],其生物合成途径涉及多个细胞色素 P450(cytochrome P450, CYP)家族酶的催化步骤,这些合成酶在调控籽粒发育中发挥关键作用(图 1)。在水稻中,多个 BR 生物合成基因的突变显著影响粒形。*OsBRD1/OsBR6ox/OsDWARF* 编码 BR-6-氧化酶,在催化 BR 生物合成的最后步骤发挥作用,其功能缺失突变体呈现短圆籽粒,表现为典型的 BR 缺陷表型^[19-21]。*OsD2/CYP90D2* 编码细胞色素 P450 蛋白 CYP90D2,该基因功能缺失导致 BR 合成减少、籽粒显著变短,细胞学分析表明 *OsD2* 主要通过促进细胞伸长正向调控籽粒大小^[22-23]。*D11/DWARF11/CYP724B1* 同样编码细胞色素 P450 家族酶,其启动子区域的 SNP 突变抑制基因表达水平,抑制颖壳表皮细胞伸长,减少粒长、粒宽和粒厚^[24-25]。*SLG(slender grain)* 基因编码 BAHD 酰基转移酶样蛋白,其功能获得型突变体 *slg-D* 内源 BR 水平显著升高,籽粒变长。*SLG* 蛋白定位于内质网,通过调节水稻体内的 BR 稳态正向调控内源 BR 水平,促进细胞伸长以形成细长籽粒^[26]。

BR 生物合成基因的功能在多种作物中具有高度保守性,小麦 *TaD11-2A* 同样编码细胞色素 P450 蛋白 CYP724B1,其启动子区域鉴定到 4 个 SNP 和 1 个 14 bp 插入/缺失变异,形成 Hap1 和 Hap2 两种主要

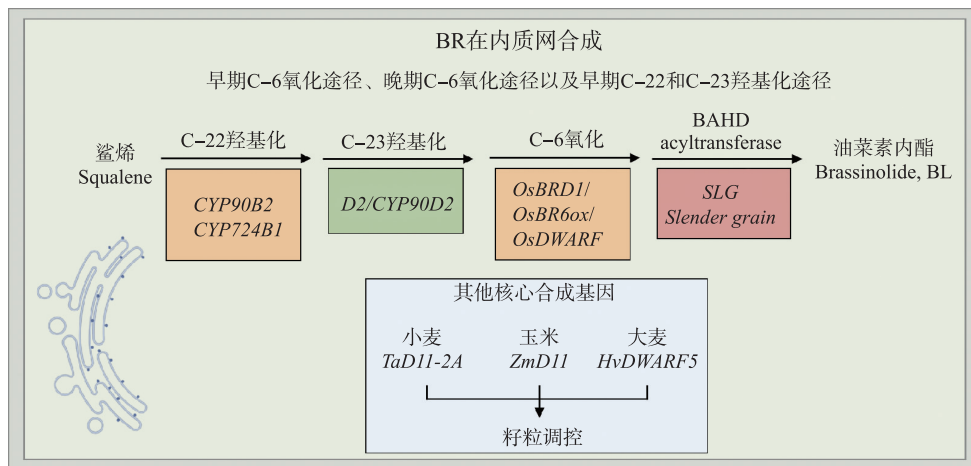


图1 油菜素甾醇(BR)合成途径

Fig. 1 Brassinosteroid (BR) biosynthesis pathway

单倍型。单倍型 Hap1 具有更高的转录活性,与长粒性状显著相关,在现代育种过程中获得正向选择^[27]。玉米 *ZmD11* 编码参与 BR 生物合成的细胞色素 P450 蛋白,过表达 *ZmD11* 能够完全恢复水稻 *cpb1* 突变体的矮秆表型,且将其在水稻和玉米中过量表达均可显著增加粒长和千粒重,同时提高淀粉和蛋白质含量,降低垩白粒率^[28]。大麦 *HvDWARF5* 编码参与 BR 生物合成早期的关键酶,该基因突变体表现出半矮秆表型增强抗倒伏能力,但与传统 BR 突变体不同,*Hvdwarf5* 能够在显著降低株高的同时维持正常籽粒大小和粒重,实现了株高与粒重的协同调控^[29]。这些研究表明,BR 生物合成途径中不同因子的作用改变对不同器官的调控作用不同,因此,微调特定 BR 合成酶可实现在空间或作物器官水平上的响应差异化调控。

1.2 BR 信号的受体

拟南芥中,BR 信号被细胞表面受体激酶感知,BR 分子被转运至质外体后,直接与定位于质膜的受体 BRI1 及其同源物 BRL1(BRI1-Like 1)和 BRL3 结合^[30]。拟南芥遗传学研究最早确立了 BRI1 作为 BR 受体的核心地位,其胞外富含亮氨酸重复序列(leucine-rich repeat, LRR)结构域直接结合 BR 分子,进而与共受体 BAK1/SERK3(somatic embryogenesis receptor kinase 3)形成异二聚体并发生相互磷酸化,启动下游信号传导^[31-32]。水稻 BR 信号的识别主要由定位于质膜的 LRR-RLK(LRR receptor-like kinase)受体 OsBRI1 及共受体 SERK 家族蛋白(OsSERK)完成^[33-34]。*OsBRI1* 的功能缺失突变导致典型的 BR 不敏感表型,包括严重矮化、叶夹角减小和籽粒显著变小,这种短圆籽粒同时受细胞伸长和分裂的共同调控^[35-36]。值得注意的是,OsBRI1 受体在内质网中经历严格的蛋白质合成控制,错误折叠或未完全折叠的 OsBRI1 蛋白前体通过 E2-E3 泛素连接酶 SMG3(small grain 3)和 DGS1(decreased grain size 1)的泛素化系统被降解^[37-38]。OsBRI1 与 OsSERK1(即 OsBAK1)的相互作用也受质膜上其他受体的精细调控,其中 *OsSLA1* 编码一种 LRR-RLK 激酶,通过与 OsBRI1 和 OsSERK1 相互作用促进两者结合,正向调控 BR 信号传导^[39]。此外,OsBAK1 不仅参与 BR 信号激活,还直接调控穗分生组织活性和穗粒数,其功能缺失导致粒长和粒宽均显著降低,过表达则显著增加粒长和千粒重^[40]。OsBAK2/OsSERK2 作为 OsBAK1 同源蛋白,也与 OsBRI1 互作参与 BR 信号传导,其功能缺失导致株型更为紧凑且籽粒增大,说明 *OsBAK2* 是更具作物改良潜力的基因^[41]。

1.3 BR 信号在细胞质内的传导

在拟南芥 BR 通路中,BRI1/BAK1 受体复合体激活后,通过 BSKs/CDG1 将信号传递至 BSU1/BSL 类磷酸酶。BSU1/BSL 进一步抑制 BIN2/GSK3-like 激酶活性,从而解除 BIN2 对 BZR1/BES1 的磷酸化抑制,使 BZR1/BES1 进入细胞核并调控 BR 响应基因表达。该通路可概括为 BRI1/BAK1-BSKs/CDG1-BSU1/BSL-BIN2-BZR1/BES1 模块。这一模块为理解作物中 BR 信号的中游传递提供了基本框架,但在水稻等禾谷类作物中,OsBSK、OsPPKL1 和 GSK3-like 激酶之间的关系并不完全等同于拟南芥模式。

BSK(BR-signaling kinase)家族通常被视为 BR 信号的正向调节元件。在拟南芥通路中,BSK 位于 BRI1/BAK1 受体复合体下游,负责将膜端感知信号传递给胞内 BSU1 磷酸酶和 GSK 类激酶。水稻中的研究揭示了一种新的调控模式,OsBSK3 虽然是一种激酶,却能够通过非磷酸化修饰而仅是物理结合方式直接抑制 OsPPKL1 的磷酸酶活性,OsBSK3 通过抑制 OsPPKL1 的去磷酸化活性,间接解除了对 BR 信号的抑制作用,从而使得颖壳细胞纵向伸长,增加粒长和粒重^[42]。OsPPKL1 作为蛋白磷酸酶,可通过稳定 OsGSK3 增强 BR 负调控,OsBSK3 则通过抑制 OsPPKL1 解除这种负调控,由此形成一个层级关系,BR 受体端激活 OsBSK3 正调控因子,OsBSK3 抑制 OsPPKL1 类负调控因子,OsPPKL1 类因子调节 GSK 类负调控激酶,OsGSK 最终影响下游转录输出。

在 BR 信号通路中,GSK3/SHAGGY-like 激酶是关键负调控因子。它们位于膜受体信号和核内转录输出之间,能够通过磷酸化下游转录因子、RNA 结合蛋白、支架蛋白、代谢调节因子和细胞骨架相关蛋白,决定 BR 信号最终流向。在拟南芥的 BR 通路中,BR 信号较弱时,GSK3-like 激酶 BIN2 维持较高活性,通过磷酸化 BZR1/BES1 类转录因子抑制其核内积累和转录活性;BR 信号增强后,BIN2 活性受到抑制,BZR1/BES1 类转录因子去磷酸化并进入细胞核,从而激活或抑制 BR 响应基因表达。由此可见,BIN2 作为一种激酶在拟南芥 BR 通路中并不是普通的调控因子,而是 BR 通路中决定信号输出强度、持续时间和方向性的关键角色。随着作物研究的深入,在水稻中对应的 BIN2 同源蛋白 OsGSK2/OsGSK3 等均被报道参与 BR 响应调控籽粒发育、叶夹角、株高及分蘖数。在小麦中,TaSK41、Tasg-D1/2 和 STKc_GSK3 等同源激酶则与粒重、粒形、半矮秆和糖代谢调控有关。因此,GSK3-like 激酶是植物多重发育信号整合的重要节

点^[43-44]。在水稻中,OsGSK 家族蛋白除了响应上游 BR 受体复合体的调节,也受到 OsPPKL 类蛋白磷酸酶、OsBSK 类蛋白激酶以及多个粒形调控因子的影响,因此 GSK3-like 激酶是连接 BR 信号、生长素信号、细胞增殖、细胞扩张和籽粒形态建成的重要节点^[44]。*qTGW3* 编码了 OsGSK5,该基因通过限制颖壳细胞的纵向分裂负向调控籽粒^[45],OsGSK5 与生长素响应因子 OsARF4 相互作用并将 OsARF4 磷酸化^[45]。

水稻 OsGSK2 是 BR 信号和籽粒发育研究中最多的 GSK3-like 激酶之一。OsGSK2 能够磷酸化 OsBZR1、DLT、OsWRKY53、SG2、GS9 相关复合体成员以及其他发育调控因子,从而改变这些因子的稳定性、核质分布或转录活性^[4,6,40,46-47]。当 OsGSK2 活性较高时,下游促生长转录因子的活性受到抑制,BR 响应减弱,植物表现为叶片较直立、细胞伸长受限和短圆籽粒;当 OsGSK2 活性被抑制时,OsBZR1、DLT 等因子在核内积累,BR 输出增强形成较长的籽粒^[48-49]。GW5 能够通过与 OsGSK2 互作并抑制其激酶活性,促进 OsBZR1 和 DLT 去磷酸化及核内积累,最终增加粒宽和粒重^[50-51]。SG2 是 BR 响应的正调控因子,外源 BR 促使 SG2 向细胞核积累,但这一过程受 OsGSK2 激酶活性的抑制^[40]。磷酸化后的 SG2 滞留胞质,无法进入核内调控粒形负调控因子 OsOFP19^[52]。因此,OsGSK2 不仅可以降低下游因子的活性,还可以通过改变下游蛋白的空间分布,调控其是否能够进入细胞核执行转录或互作功能,而这种空间调控对于 BR 信号的调节与输出非常关键。

除了 OsGSK2,OsGSK3 在水稻 BR 信号与籽粒发育中也发挥了重要作用。*GL3.1/qGL3* 是水稻粒长调控的关键 QTL 位点,该 QTL 编码含有 Kelch-like 重复结构域和 C 端 PP2A 结构域的蛋白磷酸酶 OsPPKL1,是拟南芥 BSU1(*bri1* suppressor 1)的水稻同源蛋白^[53]。在第 2 个 Kelch 重复序列中,一个保守的天冬氨酸(Asp)变为天冬酰胺(Asn)的稀有突变形成了较长的籽粒^[54]。*qGL3*/OsPPKL1 能够与 OsGSK3 在体内外发生直接互作,*qGL3*/OsPPKL1 通过去磷酸化稳定和激活 OsGSK3,从而增强其对下游转录因子的抑制^[44]。另外,利用磷酸化蛋白质组学技术和互作蛋白鉴定技术丰富了 *qGL3* 的调控网络^[54]。进一步发现 *qGL3* 能够诱导 14-3-3 蛋白的磷酸化,这种磷酸化修饰抑制了 14-3-3 与 OsBZR1 的结合能力^[55]。这一机制提示,*qGL3*/OsPPKL1 对 BR 信号的影响可能具有多层次性,它可通过 OsGSK3 直接调节 OsBZR1 类转录因子的转录活性,它也可通过 14-3-3 蛋白改变 OsBZR1 的空间分布和细胞核内的功能(图 2)。

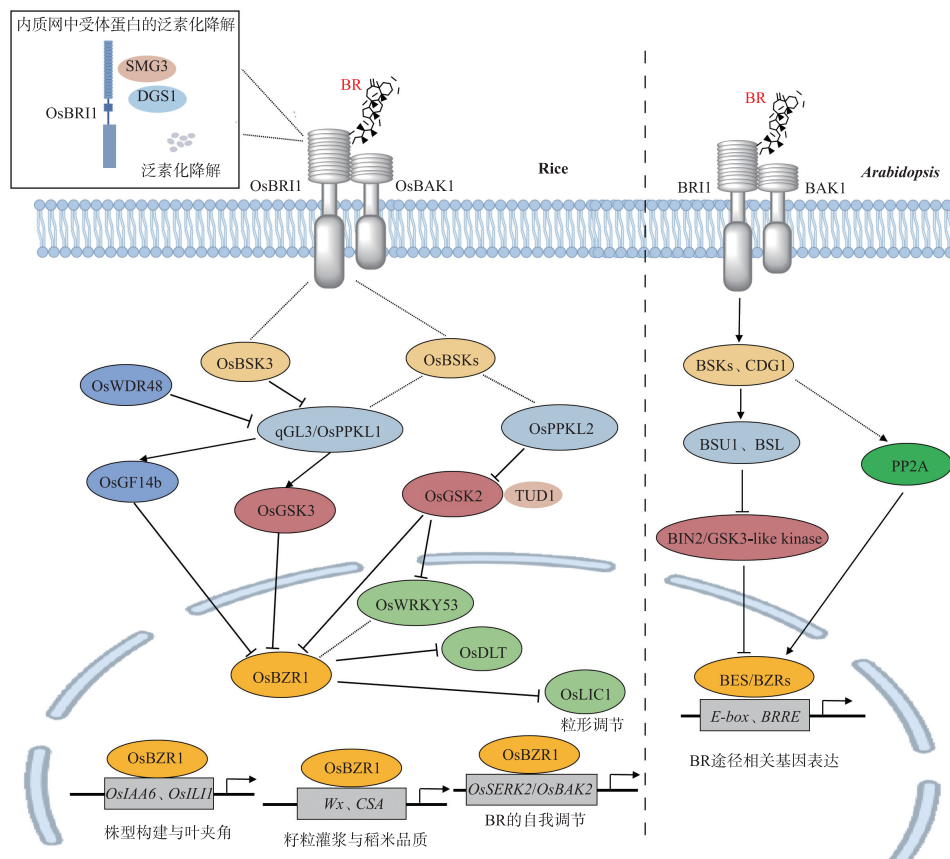


图 2 水稻和拟南芥中的 BR 信号转导途径

Fig. 2 BR signaling pathway in rice and *Arabidopsis*

1.4 BR 途径的关键转录因子

BZR1/BES1 是最早发现的 BR 信号通路的转录因子,它们可以直接结合 E-box、BRRE 等顺式元件,调控细胞壁改造、细胞周期、激素代谢、糖运输、淀粉合成和发育相关基因^[13,56]。在拟南芥种子发育中,BZR1 能够调控 *SHB1*、*IKU1*、*IKU2*、*MINI3* 等关键基因,影响种皮、胚乳和胚的协调发育^[57]。在水稻中,OsBZR1 能够参与调控 *CSA*、*DGS1*、*OsBAK2*、*Wx* 等基因,将 BR 信号连接到糖分运输、反馈调节和直链淀粉合成^[37,58-59]。在玉米中,ZmBES1/BZR1-5 受上游 ZmBIN2 的磷酸化抑制^[60],去磷酸化的 ZmBES1 进入核内,直接结合并激活细胞周期基因 *ZmCYCD* 和淀粉生物合成关键基因 *ZmAGPS1* 从而调控籽粒发育^[60]。

当水稻 BR 信号激活时,OsGSK2 的功能被抑制,非磷酸化的 OsBZR1 在细胞核内大量积累,通过与靶基因启动子上的 E-box(CANNTG)元件或 BR 响应元件(BR-response element, BRRE)结合,调控下游基因的表达^[56]。OsBZR1 属于植物特有的转录因子家族,其 N 端负责 DNA 结合和蛋白互作,蛋白中部结构域包含多个 GSK3 类激酶磷酸化位点以控制蛋白稳定性,C 端参与转录调控。*OsBZR1*-RNAi 株系表现出叶片直立和茎秆矮化,是理想株型育种的重要候选基因^[61]。OsMED25(mediator subunit 25)能与 OsBZR1 互作以促进转录调控^[62]。OsRLA1/SMOS1(reduced leaf angle 1/small organ size 1)作为一种 AP2(APETALA2)转录因子,作为 OsBZR1 的转录共激活因子,与 OsBZR1 协同调控 BR 响应基因表达,影响株高、叶夹角和籽粒大小^[63]。这些研究说明,OsBZR1 并不是独立完成所有 BR 响应,而是通过招募转录共激活因子、Mediator 复合体成员或其他转录因子,将 BR 信号转化为特定组织中的基因表达模式。

水稻 *CSA(carbon starved anther)* 编码 MYB 家族转录因子,是 OsBZR1 的直接靶基因^[58]。OsBZR1 通过结合 *CSA* 启动子的 E-box 元件激活其表达,*CSA* 通过调节蔗糖从“源”向“库”的物理转运,BR 信号缺失导致籽粒无法有效填充^[58]。BR 信号还通过 OsBZR1-SLRL2-*Wx* 模块直接调控直链淀粉合成,OsBZR1 直接结合 *Wx(Waxy)* 启动子上的 E-box 激活其转录,同时,DELLA-like 蛋白 SLRL2(slender rice like 2)与 BZR1 互作抑制其对 *Wx* 的转录激活,进而减少直链淀粉生物合成^[64]。拟南芥 BES1 可与 BIM1 等 bHLH 因子协同调控 BR 靶基因,水稻中 DLT、OFP、WRKY、bHLH、GRAS、MADS-box 等因子均可参与 BR 的输出^[13,46-47,52,65]。OsWRKY53 是 OsGSK2 的底物,作为 BR 正向调控因子影响叶夹角和粒长^[6,47]。WG3 与 DLT 的互作说明 GRAS 家族蛋白也参与 BR 介导的粒形调控^[46]。OsbHLH079、OsbHLH92、OsbHLH186、OsBUL1、OsBC1 等因子构成了 bHLH 相关的 BR 输出网络^[66-68]。2026 年的最新研究揭示了一种负调控籽粒大小的 RNA 结合蛋白 LARGE1 受 OsGSK2 调控,并在核内竞争性地结合非典型 bHLH 蛋白 PGL2^[69],最终激活下游负调控靶标 OsOFP3 的转录^[69]。这种由 RNA 结合蛋白介导的蛋白质竞争性拮抗,拓展了 BR 信号在转录后与转录层面的串扰认知边界。这些发现共同表明,BZR1/BES1 更像一个转录网络的核心接口,其最终输出取决于它与哪些伙伴因子结合、在哪种组织表达、在何种磷酸化状态下发挥作用。

Zhang 等^[70]揭示了 BR 信号在穗部空间的特异性调控机制,通过大规模化学诱变,创制了复粒稻诱变株系,成功定位并克隆了关键基因 *BRD3(brassinosteroid-deficient dwarf3)*,其编码 1 种油菜素甾醇代谢酶。*BRD3* 的激活导致水稻内 BR 含量降低,*BRD3* 作用发生在水稻幼穗的二级分枝分生组织(SBM)中,揭示了 BR 在控制水稻穗分枝中的新功能。研究首次揭示了在 SBM 中,BR 含量的降低激活了 BR 信号通路的核心抑制子 OsGSK2,OsGSK2 磷酸化并稳定了转录因子 OsMADS1,稳定的 OsMADS1 直接结合并促进下游靶基因 *RCN2(rice centroradialis2)* 的表达。*RCN2* 作为分生组织转化的关键调控因子,在其被激活后延迟了 SBM 向小穗分生组织(SM)的转变,使水稻有更多时间进行分枝,最终促进了二级枝梗的形成,增加了穗粒数^[70]。

OsDLT(dwarf and low-tillering)是水稻 BR 信号中另一个重要转录调控因子。OsDLT 属于植物特有的 GRAS(GAI、RGA、SCR)家族蛋白,作为 OsGSK2 的直接底物,被磷酸化后功能受到抑制;BR 信号促进其非磷酸化积累,正向调控 BR 响应^[46,65]。另有 DLT2 作为 GRAS 转录因子,与 OsBZR1 和 DLT 互作,协同调控水稻株型和籽粒大小,正向参与 BR 信号网络传导^[46]。

此外,OsLIC1(leaf and tiller angle increased controller 1)作为 BR 信号的负调控转录因子,是水稻中首个被鉴定的 CCCH 型锌指蛋白^[71]。OsLIC1 与 OsBZR1 相互拮抗:在高 BR 水平下 OsLIC1 被去磷酸化激活并进入核内对抗 OsBZR1,防止 BR 信号过度激活,而在低 BR 水平下 OsBZR1 主要驱动 BR 信号传导^[71]。这种 OsLIC1-OsBZR1 的精细平衡在调控叶夹角和设计最优株型中具有重要意义。

2 BR 与其他信号通路的关系

2.1 BR 与赤霉素

BR 与赤霉素(GA)的关系具有明显的协同与拮抗双重性,因 BR 和 GA 都能促进细胞伸长,因此在株高、叶夹角和籽粒伸长中常表现出协同作用,但二者作用过度增强可能带来植株徒长和倒伏风险。OVATE 家族蛋白(ovate family proteins, OFPs)在 BR-GA 交叉调控中扮演整合者角色。水稻基因组共鉴定 31 个 OFPs 成员^[72]。OsOFP1 是 BR 信号途径关键调控转录因子之一,其可以与 DLT 互作,BR 诱导的 OsOFP1 可影响 GA 代谢,从而调节株高和粒形^[65]。OsBZR1/BES1 与 DELLA 类蛋白的互作也说明 GA 信号负调控因子可以抑制 OsBZR1 的 DNA 结合活性^[56]。水稻 OsBZR1-SLRL2 模块进一步把 GA 途径的 DELLA-like 因子与 BR 调控淀粉品质联系起来^[64]。OsOFP8 正向介导 BR 信号传导,OsGSK2 将其磷酸化并稳定其蛋白水平,最终形成细长籽粒^[72]。OsOFP19 与 DLT 和 OSH1(*Oryza sativa* homeobox 1)形成多蛋白抑制复合体^[52]。OsOFP3 是 BR 信号传导的抑制因子,OsGSK2 将其磷酸化并稳定其蛋白水平,可与 OsBZR1 和 DLT 互作负向调控水稻株型和粒形,过表达后呈现典型的 BR 不敏感表型,包括矮化、直立叶和小籽粒^[49]。此外,OsOFP22 通过稳定水稻单一 DELLA 蛋白 SLR1(slender rice 1)抑制 BR 响应基因表达,其过表达形成短圆籽粒并降低粒重^[73]。由此可见,BR 与 GA 互作不只是 2 个促生长信号叠加,而是通过转录复合体和代谢基因实现对植株的株高、粒形及稻米品质的协同调控。

2.2 BR 与生长素

BR 与生长素的信号交叉在拟南芥和水稻中均高度保守,两者在调控细胞伸长与分裂、器官形态建成等过程中表现出协同效应^[74]。水稻 OsARF11(auxin response factor 11)作为生长素信号的正向调控因子,与 OsBRI1 启动子中的生长素响应元件结合激活其表达,调控株高、叶夹角和粒长^[75]。OsARF19 同样通过结合 OsBRI1 启动子促进 BR 信号级联放大以增大叶夹角^[76]。OsARF17 作为生长素转录激活因子,通过激活 OsBRI1 的新等位基因 *HFR131* 的表达参与 BR 信号传导以调控株高和粒长,单倍型分析表明 *HFR131*^{Hap6}/*OsARF17*^{Hap1} 组合可产生较长的粒长^[77]。

BR 信号负调控因子 OsSK41/OsGSK5/TGW3(thousand-grain weight 3)通过磷酸化稳定 OsARF4 蛋白,并进一步通过磷酸化降解 OsIAA10 增强 OsARF4 的积累^[45,78]。OsARF4 作为生长素响应因子持续抑制细胞扩张基因 *OsPHI-1*(phosphate-induced protein 1)的表达以减少粒长^[78]。在叶夹角调控方面,OsBZR1 通过结合 *OsIAA6* 启动子的 BR 响应元件 BRRE 激活其表达,OsIAA6 随后通过抑制 OsARF1 的功能来调节叶角,形成了 OsBZR1-OsIAA6-OsARF1 的调控模块,表明 OsBZR1 可能是连接两类激素信号的另一个重要枢纽^[79]。

RLA1/SMOS1 和 SMOS2/DLT 也是重要的 BR-生长素的关联节点,OsARF1 结合 *RLA1/SMOS1* 启动子 AuxRE 并激活其表达。RLA1/SMOS1 是 BR 信号的正向调控因子,OsGSK2 将其磷酸化并抑制其表达,再与 OsBZR1 互作调控 BR 响应基因的表达^[63,80]。更为重要的是,RLA1/SMOS1 和 SMOS2/DLT 形成复合体,协同激活下游靶基因 *OsPHI-1* 的转录。该 SMOS1-SMOS2 复合体位于 OsGSK2 下游,通过 BR 与生长素协同调控水稻株高、叶夹角和籽粒发育^[80]。此外,SMOS1/RLA1 被发现参与水稻氮利用过程,也被称为 NGR5(nitrogen-mediated tiller growth response 5),在低氮条件下通过招募 PRC2(polycomb repressive complex 2)组蛋白甲基化修饰复合物,从而抑制分蘖抑制基因表达,同时促进氮利用效率和分蘖数增加^[81]。

2.3 BR 与细胞分裂素

OsPPKL1 不仅是 BR 信号的调控组分,也是细胞分裂素(cytokinin, CK)信号传导的重要调节因子。其 D364 位点通过增强 OsAHP2 磷酸化削弱磷传递至细胞分裂素响应因子 OsRR21 的效率,从而抑制粒长^[82]。这种对 BR 和 CK 信号的双重调控使得 OsPPKL1 成为 2 种激素信号的关键节点,也解释了为何 OsPPKL1 突变同时影响 BR 和细胞分裂素响应。

2.4 BR 与脱落酸

BR 与 ABA 信号之间的交叉对话同样影响种子发育。在拟南芥中,BES1 转录因子能够直接结合 *ABA2* 和 *ABI5* 启动子序列,降低内源 ABA 水平,并通过激活 *SHB1*、*MINI3* 和 *IKU* 基因表达促进种子生长^[83]。水稻中,ABA 诱导的 NAC 转录因子 OsNAC129 功能缺失显著增加粒长和粒重,过表达株系表现出

BR 敏感性降低,提示 OsNAC129 协调 ABA 和 BR 信号以负调控籽粒大小,可能通过调节淀粉合成和灌浆实现^[84]。

2.5 BR 与 G 蛋白信号

GS3 编码一种非典型 G 蛋白 γ 亚基,是首个被发现的水稻粒长和粒重的主效 QTL,GS3 与 *qGL3/OsPPKL1* 在粒长和粒重上具有显著的加性效应^[85]。在 G 蛋白信号调控粒形的分子模块中,GS3 和另一种非典型 G γ 亚基 DEP1 (dense and erect panicle 1) 共同与 MADS-box 转录因子 OsMADS1/OsLG3b 直接互作,增强其转录活性以协同调控粒形^[5]。值得注意的是,OsMADS1 不仅是 G 蛋白信号的关键下游转录因子,也是 BR 信号通路的重要调控节点。童红宁团队研究揭示了 OsGSK2-OsMADS1-RCN2 分子通路调控水稻穗粒数的机制^[70],因此,OsMADS1 作为 G 蛋白信号与 BR 信号 2 条通路的共同下游节点,既受 G $\beta\gamma$ 二聚体 (RGB1-DEP1/GS3) 的直接转录调控,又受 BR 信号核心激酶 OsGSK2 的磷酸化修饰调控。OsMADS1 构成了 BR 信号与 G 蛋白信号在粒形决定以及穗粒数调控中的核心分子枢纽^[70]。综上,BR 和 G 蛋白信号在籽粒形态建成与穗部发育中既各自独立发挥重要功能,又通过 OsMADS1 等节点蛋白紧密关联,协同决定籽粒大小与穗粒数。

2.6 BR 与 MAPK 级联信号

OsGLA1 编码一个定位于细胞质的 MAPK 磷酸酶 MKP,负调控籽粒大小和水稻芒的发育。GLA1 通过对 OsMAPK6 进行去磷酸化修饰抑制其激酶活性,Os*gla1* 突变体表现出对外源 BR 信号的高度敏感^[86]。Fang 等^[87]发现 OsMPK6-OsMADS47-PPKL1/3 模块将 MAPK 级联与 BR 信号中的 PPKL 磷酸酶通过共同底物进行关联。OsMPK6 激酶磷酸化 OsMADS47 并增强其稳定性,稳定后的 OsMADS47 在转录水平抑制下游粒形调控基因 GS3 和 GW8 的表达。同时,OsPPKL1 和 OsPPKL3 磷酸酶与 OsMADS47 互作将其去磷酸化,促使其降解,从而解除对下游靶基因的转录抑制。

2.7 BR 与其他信号通路

BR 与糖信号的联系正在成为籽粒发育研究的新热点,籽粒灌浆本质上是碳同化物从源到库的转运、卸载和储藏过程,BR 通过碳饥饿花药基因 CSA (carbon starved anther)、蜡质基因 Wx (waxy)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 AGPase (ADP - Glucose pyrophosphorylase)、可溶性淀粉合酶 SSS (soluble starch synthase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶小亚基 AGPS1 (ADP - Glucose pyrophosphorylase small subunit 1) 等因子影响糖转运和淀粉合成。小麦 TaSnRK1-TabHLH489 模块揭示了糖信号与 BR 信号共同控制粒长的机制,TaSnRK1 通过磷酸化促进 TabHLH489 降解,而 BR 通过 TaBZR1 抑制 TabHLH489 表达,二者共同解除 TabHLH489 的负调控作用^[88]。这些结果共同表明,BR 调控籽粒发育的关键不只是让细胞生长,还决定碳如何被分配到籽粒中。

另外,BR 与营养和逆境信号的关系也不可忽视。高产材料往往需要同时具备较大籽粒、合理株型、较强抗倒伏性和较高环境适应性。BR 信号增强可能提高生长潜力,但在盐害、干旱或高密度种植条件下,可能反而降低稳产性。GW5-Like 负向调控粒宽和盐抗性,其突变能够同时增加粒宽和盐胁迫下生长表现,提示某些 BR 相关负调控因子可能同时限制产量和抗性^[51]。未来需要从产量、品质、抗逆、适应性等方面协同优化理解 BR 信号,并利用 BR 实现下一次“绿色革命”(图 3)。

3 不同农作物中 BR 调控籽粒发育的保守性与特异性

3.1 玉米

玉米 (*Zea mays*) BR 信号的核心骨架与拟南芥和水稻高度保守,但在特定组分的功能演化上展现出明显的单子叶植物特色^[89]。ZmD11 和 ZmDWF4 等合成基因的表达水平直接决定玉米籽粒的物理填充上限。ZmGSK 家族作为负调控因子通过磷酸化下游转录因子,ZmBES1/BZR1-5 直接结合并激活参与细胞周期 (如 ZmCYCD) 和淀粉生物合成 (如 ZmAGPS1) 的关键基因,从细胞分裂和内含物充实 2 个维度共同驱动籽粒发育^[60]。玉米 ZmBIN2 能够物理结合并磷酸化 ZmBES1/BZR1-5 以抑制其转录激活活性,在 BR 信号诱导下非磷酸化的 ZmBES1/BZR1-5 向核内大量转移^[60]。玉米 BR 研究还特别关注 BR 调控叶夹角对密植的重要价值,在叶枕区域精细控制细胞物理排布对于高密度种植模式下的群体光合效率优化至关重要。ZmUPA1 (upright plant architecture 1,编码 BR 合成酶 ZmBRD1 的功能缺陷类型) 和 ZmUPA2 (位于 B3 转录因子基因 ZmRAV1 上游 9.5 kb 的 2 bp 缺失) 是从大刍草中鉴定的控制叶夹角的关键位点,导入优异

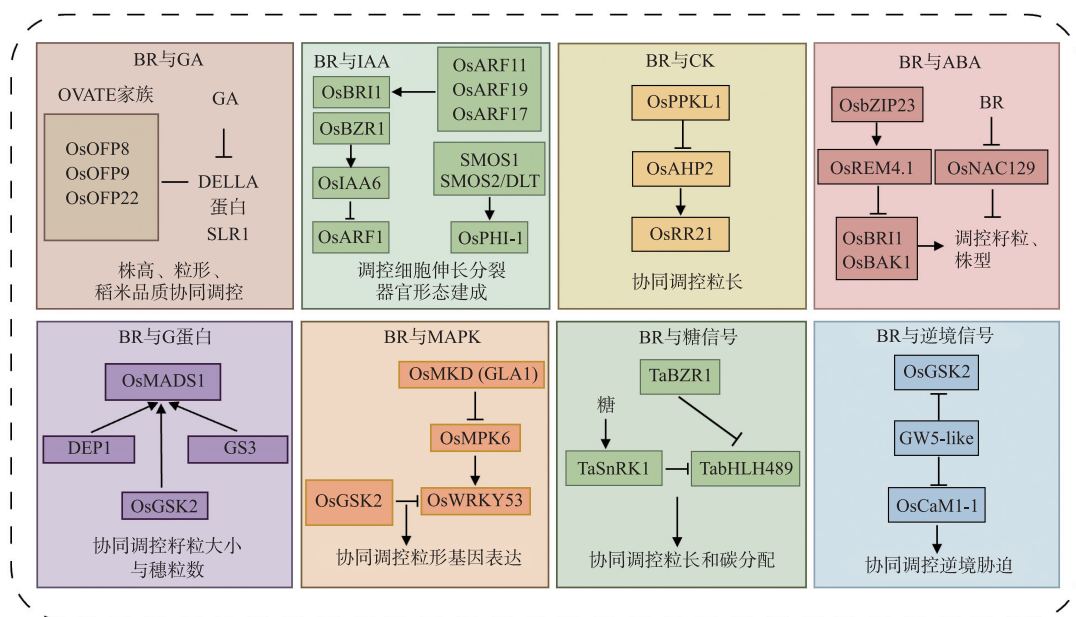


图3 BR与其他植物激素和信号的关系

Fig. 3 Schematic representation of the relationship between BR and other plant hormones or signals

等位基因可在高密度种植下使玉米产量提高约 18%^[90]。这一发现凸显了野生种质资源在挖掘 BR 相关优异变异中的巨大价值。

3.2 小麦

六倍体小麦 (*Triticum aestivum* L., AABBDD) 的 BR 研究受限于同源基因冗余,但近年来取得了突破。*Tasg-D1* 编码 STKc_GSK3 激酶 (OsGSK2 的同源蛋白),其功能获得型突变 *Tasg-D1*^{E286K} 稳定 GSK3 蛋白,抑制 BR 信号传导,将长形籽粒转变为圆形^[91]。ZnF-TaBRI1-TaBKI1 模块揭示了全新的 BR 信号门控机制: *ZnF-B* 编码的 RING 型 E3 泛素连接酶感知 BR 后泛素化降解 TaBKI1 解除对 TaBRI1 的抑制;缺失 *ZnF-B* 导致 BR 信号适度减弱,实现半矮秆表型,同时增产 10.6%~15.2%^[3]。利用 CRISPR/Cas9 多重编辑同时敲除 *TaSK41* 四个同源基因获得四突变体,发现四突变体的籽粒增大,粒重增加,而株高和分蘖数未受负面影响^[45]。TaSK41-TaSnRK1 β 1 (SNF1-related protein kinase 1 β 1 subunit) 模块连接了激素发育信号与碳水化合物代谢能量网络^[92]。*TaD11-2A* 基因启动子区域的 Hap1 优良单倍型与更长粒和更高千粒重显著相关,在现代育种中受到正向选择^[27]。此外, TaSnRK1-TabHLH489 模块整合 BR 激素信号和糖能量信号协同控制小麦粒长。BR 信号通过 TaBZR1 在转录水平抑制 *TabHLH489* 表达,解除其对下游细胞伸长相关基因的转录抑制,促进颖壳细胞伸长^[88]。

3.3 大麦

大麦 (*Hordeum vulgare* L.) BR 受体 BRI-1 激酶结构域的 *uzu* 突变 (第 857 位组氨酸突变为精氨酸,源于第 2612 位 A>G 单核苷酸替换) 导致胚乳淀粉粒从正常的双峰分布转为几乎单峰分布,表明 BR 信号精细调控种子内部碳水化合物沉积和淀粉粒结构^[93]。*HvDWARF5* 突变体呈现产量增加而株高降低的优异性状,实现了半矮秆抗倒伏与维持正常籽粒大小和产量的平衡,为作物育种提供了新的思路^[29]。这一发现证明通过精准敲除特定 BR 合成酶,可实现在空间或器官水平上的 BR 响应差异化,使颖壳细胞发育免受茎秆节间缩短的负面影响。

3.4 跨物种比较分析

BR 信号调控籽粒大小的功能在多种作物中呈现核心机制保守的特点。在保守性方面, BR 生物合成途径关键酶 (D11、DWF4) 的功能、受体 BRI1-BAK1 的信号感知模式、GSK3 激酶作为负调控因子的核心地位以及 BZR1/BES1 作为终端转录因子的促进作用在单子叶和双子叶植物中均被验证。在物种特异性方面,不同作物的驯化过程中选择了不同的 BR 通路基因变异,水稻 *GS3*、*GW5* 在粒形驯化中发挥核心作用,玉米 *UPA1*/*UPA2* 主要调控叶夹角适应密植,小麦 *ZnF-B* 和 *Tasg-D1* 的变异同时影响株高和粒形^[3,91]。植物激素调控种子大小存在物种特异性差,同源激素途径在不同植物中可能产生不同的表型结果^[2-3]。

此外,多倍体作物的同源基因冗余(如六倍体小麦)也为功能研究带来了独特挑战与机遇,多重基因组编辑技术的应用使得同时敲除多个同源等位基因成为可能,为精准性状改良开辟了新途径。

4 总结与展望

经过近20年的系统研究,BR信号调控籽粒发育的分子框架已基本清晰。从BR生物合成到受体复合物在质膜感知BR信号,经细胞质中的传导,最终由转录因子在核内调控BR应答基因。这一通路在拟南芥和水稻中被系统解析,并在玉米、小麦、大麦等主要作物中得到广泛验证^[14]。大量产量QTL的克隆揭示BR信号通路是作物驯化和育种选择的热点因素,关键调控因子的自然变异对籽粒大小、品质和重量具有重要影响。BR信号通路关键调控因子的自然变异是水稻粒形多样性和品质差异的重要遗传基础,qGL3/OsPPKL1在Kelch重复序列中的稀有错义突变(D364E/N)通过降低磷酸酶活性,影响OsGSK3蛋白稳定性及细胞分裂素信号传导,正向调控粒长和粒重。值得注意的是,*OsBRI1*、*OsBAK1*、*OsGSK3*和*OsBZR1*等BR信号核心组分在籼粳稻亚种间均存在自然变异,这些变异协同导致籼稻BR敏感性弱于粳稻,并有助于籼稻产量和品质的协同提升。上述自然变异不仅揭示了BR信号通路在作物驯化和品质改良中的核心调控作用,还为通过分子标记辅助选择和基因编辑技术精准改良粒形与品质提供了宝贵的优异等位基因资源。此外,油料作物(油菜、花生)通过BR信号同时调控种子/荚果大小和油脂积累,块根作物(甘薯)则通过BR调控薄壁细胞扩张促进块根增重。总体而言,BR通过增强细胞扩张正向调控籽粒大小,同时与多种植物激素和信号通路共同参与这一调控过程。当前,研究者已从是否与BR有关系进入如何利用BR精准调控的新阶段,从挖掘功能特异性基因、鉴定优异等位变异、诱导有利突变和优化激素分布等方面进行探索,为下一场“绿色革命”提供了新的路线。

4.1 存在的主要问题与挑战

1)BR途径的核心组分具有高度多效性,在影响粒形、粒重和品质的同时,株高、叶夹角、分蘖、育性等性状也会随之改变,给育种应用带来困难。尽管籽粒发育的特异性启动子和激素空间分布优化展现了诱人前景,但可用的精准调控元件仍十分有限。此外,已鉴定的优异等位变异多为功能缺失或减弱型,当多个负调控节点被相继敲除后,能否实现产量性状持续提升、是否存在天花板效应或负面补偿效应,尚缺乏系统的遗传评估。

2)随着多组学的开发利用,如转录组学、磷酸化蛋白质组学、互作蛋白质组学、泛素化蛋白质组学数据的应用,BR信号网络正在向复杂多维网络转变。如何在组学数据中识别真正控制粒形的关键调控枢纽,理解其不同组织或发育阶段的功能角色分化仍是核心瓶颈。

3)对BR转运机制与空间分布认知较为匮乏。与生长素和细胞分裂素不同,目前对BR转运机制的了解相对有限。是否存在BR转运蛋白,BR的空间分布如何决定?这些问题构成了BR基础生物学中的重要空白,也限制了BR空间分布优化的实施。

4)BR信号在拟南芥、水稻等模式作物和六倍体小麦、玉米作物中研究的差距依然显著。植物激素在调控粒形中的作用存在物种特异性差异,在不同作物中可能会有不同表型结果。多倍体作物的同源基因冗余、转化体系效率低下等问题限制了BR通路机制的解析,以及向育种实践的快速转化。

5)环境因子与BR信号互作机制尚待阐明。BR在调控非生物和生物胁迫响应中的确切角色仍存在争议,如干旱调控中,BR发挥促进还是抑制作用与何种因素有关?环境信号如何通过BR及其他激素通路实现对籽粒发育的差异化调控,以及如何协调胁迫响应与产量形成之间的固有矛盾,相关研究仍十分有限。

4.2 未来发展方向

基于上述分析,结合BR研究的最新发展趋势,我们认为未来应聚焦以下方向:

1)利用基因编辑技术创制粒形关键调控因子,如OsPPKL1、OsGSK2/3、OsBZR1的系列梯度材料(包括启动子替换、磷酸化位点模拟突变等),结合单细胞转录组学和激素成像技术,建立从BR信号强度到细胞学效应再到粒形性状的定量预测模型,为精准分子设计育种提供定量参数。重点挖掘功能特异性基因,包括特异性调控粒形而不影响叶夹角的基因,或特异性调控特定节间伸长而不影响籽粒发育的基因,以及基因家族中具有表达特异性或功能分化的特定成员,为精准分子设计提供理论依据。

2)利用定量化学蛋白质组学、冷冻电镜结构解析等技术以及AlphaFold等蛋白质结构预测工具,系统

鉴定 OsPPKL1、OsGSK2/3、OsBZR1 等核心组分不同翻译后修饰的结构基础。基于对蛋白质修饰位点和功能序列的深入理解,通过基因编辑工具设计并筛选自然界不存在的有利突变,如利用 OsGSK2 的不同磷酸化修饰位点创制具有不同激酶活性的突变形式。

3) 在充分挖掘 BR 转运机制的基础上,进一步系统鉴定 BR 转运蛋白和关键代谢基因。运用合成生物学原理设计条件性响应的 BR 信号模块,实现在籽粒特定发育阶段启动或关闭 BR 响应。

4) 系统开展野生近缘种、地方品种和现代栽培品种 BR 通路基因的单倍型分析。依托大规模基因功能验证和高通量表型组学平台,有望快速找到具有较大增产潜力的优异变异,丰富育种的遗传多样性。

5) 基于 AI 预测模型寻找协同改良粒形、株型、产量、品质和抗性的最优等位变异靶标及其组合,提升从发现到田间应用的转化效率,相关研究将决定这场新“绿色革命”的成效。BR 作为作物驯化和育种选择的热点,必将为突破作物产量平台期与保障全球粮食安全作出实质性贡献。

参考文献 References:

- [1] Zuo J R, Li J Y. Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size[J]. *Annual Review of Genetics*, 2014, 48: 99–118.
- [2] Jiang S, Wu L, Huang L J, et al. Genetic and molecular mechanisms of phytohormone-mediated seed size control in crops[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2025, 52(12): 1460–1474.
- [3] Song L, Liu J, Cao B L, et al. Reducing brassinosteroid signalling enhances grain yield in semi-dwarf wheat[J]. *Nature*, 2023, 617(7959): 118–124.
- [4] Zhao D S, Li Q F, Zhang C Q, et al. GS9 acts as a transcriptional activator to regulate rice grain shape and appearance quality[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 1240.
- [5] Liu Q, Han R X, Wu K, et al. G-protein $\beta\gamma$ subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 852.
- [6] Tang J Q, Mei E Y, He M L, et al. Functions of OsWRKY24, OsWRKY70 and OsWRKY53 in regulating grain size in rice[J]. *Planta*, 2022, 255(4): 92.
- [7] Lu X D, Li F, Xiao Y H, et al. Grain shape genes: shaping the future of rice breeding[J]. *Rice Science*, 2023, 30(5): 379–404.
- [8] Li N, Li Y H. Signaling pathways of seed size control in plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 23–32.
- [9] Li N, Xu R, Li Y H. Molecular networks of seed size control in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70: 435–463.
- [10] Chen K, Łyskowski A, Jaremkó Ł, et al. Genetic and molecular factors determining grain weight in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 605799.
- [11] Mitchell J W, Mandava N, Worley J F, et al. Brassins: a new family of plant hormones from rape pollen[J]. *Nature*, 1970, 225(5237): 1065–1066.
- [12] Grove M D, Spencer G F, Rohwedder W K, et al. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen[J]. *Nature*, 1979, 281(5728): 216–217.
- [13] Yin Y H, Vafeados D, Tao Y, et al. A new class of transcription factors mediates brassinosteroid-regulated gene expression in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 2005, 120(2): 249–259.
- [14] Wang Z Y, Wang Q M, Chong K, et al. The brassinosteroid signal transduction pathway[J]. *Cell Research*, 2006, 16(5): 427–434.
- [15] Kim T W, Guan S H, Sun Y, et al. Brassinosteroid signal transduction from cell-surface receptor kinases to nuclear transcription factors[J]. *Nature Cell Biology*, 2009, 11(10): 1254–1260.
- [16] Yang Y Z, Chu C C, Qian Q, et al. Leveraging brassinosteroids towards the next green revolution[J]. *Trends in Plant Science*, 2024, 29(1): 86–98.
- [17] Nolan T M, Vukašinović N, Liu D R, et al. Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses[J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(2): 295–318.
- [18] Ohnishi T. Recent advances in brassinosteroid biosynthetic pathway: insight into novel brassinosteroid shortcut pathway[J]. *Journal of Pesticide Science*, 2018, 43(3): 159–167.
- [19] Makarevitch I, Thompson A, Muehlbauer G J, et al. Brd1 gene in maize encodes a brassinosteroid C-6 oxidase[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(1): e30798.
- [20] Mori M, Nomura T, Ooka H, et al. Isolation and characterization of a rice dwarf mutant with a defect in brassinosteroid biosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(3): 1152–1161.
- [21] Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Shimizu-Sato S, et al. Loss-of-function of a rice brassinosteroid biosynthetic enzyme, C-6 oxidase, prevents the organized arrangement and polar elongation of cells in the leaves and stem[J]. *The Plant Journal*, 2002, 32(4): 495–508.
- [22] Fang N, Xu R, Huang L J, et al. SMALL GRAIN 11 controls grain size, grain number and grain yield in rice[J]. *Rice*, 2016, 9(1): 64.
- [23] Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Umemura K, et al. A rice brassinosteroid-deficient mutant, *ebisu dwarf* (*d2*), is caused by a loss of function of a new member of cytochrome P450[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(12): 2900–2910.
- [24] Tanabe S, Ashikari M, Fujioka S, et al. A novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice

- dwarf mutant, dwarf11, with reduced seed length[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(3): 776–790.
- [25] Zhou Y, Tao Y J, Zhu J Y, et al. GNS4, a novel allele of DWARF11, regulates grain number and grain size in a high-yield rice variety[J]. *Rice*, 2017, 10(1): 34.
- [26] Feng Z M, Wu C Y, Wang C M, et al. SLG controls grain size and leaf angle by modulating brassinosteroid homeostasis in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(14): 4241–4253.
- [27] Xu H Y, Sun H, Dong J J, et al. The brassinosteroid biosynthesis gene TaD11-2A controls grain size and its elite haplotype improves wheat grain yields[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(8): 2907–2923.
- [28] Sun H, Xu H Y, Li B, et al. The brassinosteroid biosynthesis gene, ZmD11, increases seed size and quality in rice and maize[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 160: 281–293.
- [29] Zolkiewicz K, Oklestkova J, Chmielewska B, et al. Mutations of the brassinosteroid biosynthesis gene HvDWARF5 enable balance between semi-dwarfism and maintenance of grain size in barley[J]. *Physiologia Plantarum*, 2025, 177(2): e70179.
- [30] Kinoshita T, Caño-Delgado A, Seto H, et al. Binding of brassinosteroids to the extracellular domain of plant receptor kinase BRI1[J]. *Nature*, 2005, 433(7022): 167–171.
- [31] Caño-Delgado A, Yin Y H, Yu C, et al. BRL1 and BRL3 are novel brassinosteroid receptors that function in vascular differentiation in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2004, 131(21): 5341–5351.
- [32] Li J M, Chory J. A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction[J]. *Cell*, 1997, 90(5): 929–938.
- [33] Li J, Wen J Q, Lease K A, et al. BAK1, an *Arabidopsis* LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling[J]. *Cell*, 2002, 110(2): 213–222.
- [34] Wang X F, Kota U, He K, et al. Sequential transphosphorylation of the BRI1/BAK1 receptor kinase complex impacts early events in brassinosteroid signaling[J]. *Developmental Cell*, 2008, 15(2): 220–235.
- [35] Yamamuro C, Ihara Y, Wu X, et al. Loss of function of a rice brassinosteroid insensitive1 homolog prevents internode elongation and bending of the *Lamina* Joint[J]. *The Plant Cell*, 2000, 12(9): 1591–1606.
- [36] Nakamura A, Fujioka S, Sunohara H, et al. The role of OsBRI1 and its homologous genes, OsBRL1 and OsBRL3, in rice[J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(2): 580–590.
- [37] Zhu X J, Zhang S Z, Chen Y P, et al. Decreased grain size1, a C₃HC₄-type RING protein, influences grain size in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Molecular Biology*, 2021, 105(4): 405–417.
- [38] Li J, Zhang B L, Duan P G, et al. An endoplasmic reticulum-associated degradation-related E2-E3 enzyme pair controls grain size and weight through the brassinosteroid signaling pathway in rice[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(3): 1076–1091.
- [39] Song Y J, Niu R F, Yu H L, et al. OsSLA1 functions in leaf angle regulation by enhancing the interaction between OsBRI1 and OsBAK1 in rice [J]. *Plant Journal*, 2022, 110(4): 1111–1127.
- [40] Yuan H, Fan S J, Huang J, et al. OSG2/OsBAK1 regulates grain size and number, and functions differently in Indica and Japonica backgrounds in rice[J]. *Rice*, 2017, 10(1): 25.
- [41] Du H Y, Yong R, Zhang J Q, et al. OsBAK2/OsSERK2 expression is repressed by OsBZR1 to modulate brassinosteroid response and grain length in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(17): 4978–4993.
- [42] Tian P, Liu J F, Yan B H, et al. OsBSK3 positively regulates grain length and weight by inhibiting the phosphatase activity of OsPPKL1 [J]. *Plants*, 2022, 11(12): 1586.
- [43] He J X, Gendron J M, Yang Y L, et al. The GSK3-like kinase BIN2 phosphorylates and destabilizes BZR1, a positive regulator of the brassinosteroid signaling pathway in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Aca Sci USA*, 2002, 99(15): 10185–10190.
- [44] Gao X Y, Zhang J Q, Zhang X J, et al. Rice qGL3/OsPPKL1 functions with the GSK3/SHAGGY-like kinase OsGSK3 to modulate brassinosteroid signaling[J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(5): 1077–1093.
- [45] Hu Z J, Lu S J, Wang M J, et al. A novel QTL qTGW3 encodes the GSK3/SHAGGY-like kinase OsGSK5/OsSK41 that interacts with OsARF4 to negatively regulate grain size and weight in rice[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(5): 736–749.
- [46] Chen W L, Hu X L, Hu L, et al. Wide grain 3, a GRAS protein, interacts with DLT to regulate grain size and brassinosteroid signaling in rice[J]. *Rice*, 2022, 15(1): 55.
- [47] Tian X J, Li X F, Zhou W J, et al. Transcription factor OsWRKY53 positively regulates brassinosteroid signaling and plant architecture[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(3): 1337–1349.
- [48] Yan Y Q, Wang H, Bi Y, et al. A distinct protein posttranslational modifications-linked OsATL32-OsPPKL2-OsGSK2 loop modulates rice immunity against blast disease[J]. *The New Phytologist*, 2024, 243(6): 2332–2350.
- [49] Xiao Y H, Zhang G X, Liu D P, et al. GSK2 stabilizes OFP3 to suppress brassinosteroid responses in rice[J]. *The Plant Journal*, 2020, 102(6): 1187–1201.
- [50] Liu J F, Chen J, Zheng X M, et al. GW5 acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in rice[J]. *Nature Plants*, 2017, 3: 17043.
- [51] Tian P, Liu J F, Mou C L, et al. GW5-Like, a homolog of GW5, negatively regulates grain width, weight and salt resistance in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(11): 1171–1185.
- [52] Yang C, Ma Y M, He Y, et al. OsOFP19 modulates plant architecture by integrating the cell division pattern and brassinosteroid signaling[J].

- The Plant Journal, 2018, 93(3): 489–501.
- [53] Zhang X J, Wang J F, Huang J, et al. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice[J]. Proc Natl Aca Sci USA, 2012, 109(52): 21534–21539.
- [54] Gao X Y, Zhang J Q, Li J B, et al. The phosphoproteomic and interactomic landscape of qGL3/OsPPKL1-mediated brassinosteroid signaling in rice[J]. The Plant Journal, 2022, 109(5): 1048–1063.
- [55] Gao X Y, Zhang J Q, Cai G, et al. qGL3/OsPPKL1 induces phosphorylation of 14-3-3 protein OsGF14b to inhibit OsBZR1 function in brassinosteroid signaling[J]. Plant Physiology, 2022, 188(1): 624–636.
- [56] Li Q F, Lu J, Yu J W, et al. The brassinosteroid-regulated transcription factors BZR1/BES1 function as a coordinator in multisignal-regulated plant growth[J]. Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Gene Regulatory Mechanisms, 2018, 1861(6): 561–571.
- [57] Jiang W B, Huang H Y, Hu Y W, et al. Brassinosteroid regulates seed size and shape in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2013, 162(4): 1965–1977.
- [58] Zhu X L, Liang W Q, Cui X, et al. Brassinosteroids promote development of rice pollen grains and seeds by triggering expression of carbon starved anther, a MYB domain protein[J]. The Plant Journal, 2015, 82(4): 570–581.
- [59] Wu C Y, Trieu A, Radhakrishnan P, et al. Brassinosteroids regulate grain filling in rice[J]. The Plant Cell, 2008, 20(8): 2130–2145.
- [60] Sun F A, Ding L, Feng W Q, et al. Maize transcription factor ZmBES1/BZR1-5 positively regulates kernel size[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(5): 1714–1726.
- [61] Bai M Y, Zhang L Y, Gampala S S, et al. Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice[J]. Proc Natl Aca Sci USA, 2007, 104(34): 13839–13844.
- [62] Ren Y K, Tian X J, Li S Y, et al. *Oryza sativa* mediator subunit OsMED25 interacts with OsBZR1 to regulate brassinosteroid signaling and plant architecture in rice[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(6): 793–811.
- [63] Qiao S L, Sun S Y, Wang L L, et al. The RLA1/SMOS1 transcription factor functions with OsBZR1 to regulate brassinosteroid signaling and rice architecture[J]. The Plant Cell, 2017, 29(2): 292–309.
- [64] Yu J W, Huang L C, Deng Y M, et al. The BZR1-SLRL2-Wx module drives brassinosteroid-mediated regulation of rice amylose biosynthesis[J]. Plant Physiology, 2025, 199(2): kiaf490.
- [65] Xiao Y H, Liu D P, Zhang G X, et al. Brassinosteroids regulate OFP1, a DLT interacting protein, to modulate plant architecture and grain morphology in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1698.
- [66] Seo H, Kim S H, Lee B D, et al. The rice *Basic helix-loop-helix* 79 (*OsbHLH079*) determines leaf angle and grain shape[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(6): 2090.
- [67] Teng S Z, Liu Q M, Chen G X, et al. OsbHLH92, in the noncanonical brassinosteroid signaling pathway, positively regulates leaf angle and grain weight in rice[J]. New Phytologist, 2023, 240(3): 1066–1081.
- [68] Chen W, Cai Y C, Luo L Y, et al. The OsBUL1-OsbHLH186-OsBC1 transcriptional complex regulates rice grain size and leaf angle through the brassinosteroid signaling pathway[J]. The Plant Journal, 2026, 125(3): e70714.
- [69] Liu Y P, Zhang H, Gao Y, et al. The LARGE1 controls grain size by repressing the interaction between PGL2 and APG in rice[J]. The Plant Journal, 2026, 125(2): e70674.
- [70] Zhang X X, Meng W J, Liu D P, et al. Enhancing rice panicle branching and grain yield through tissue-specific brassinosteroid inhibition[J]. Science, 2024, 383(6687): eadk8838.
- [71] Zhang C, Xu Y Y, Guo S Y, et al. Dynamics of brassinosteroid response modulated by negative regulator LIC in rice[J]. PLoS Genetics, 2012, 8(4): e1002686.
- [72] Yu H, Jiang W Z, Liu Q, et al. Expression pattern and subcellular localization of the ovate protein family in rice[J]. PLoS ONE, 2015, 10(3): e0118966.
- [73] Chen H Y, Yu H, Jiang W Z, et al. Overexpression of ovate family protein 22 confers multiple morphological changes and represses gibberellin and brassinosteroid signalings in transgenic rice[J]. Plant Science, 2021, 304: 110734.
- [74] Wu M D, Zhou J, Li Q, et al. Auxin-brassinosteroid crosstalk: regulating rice plant architecture and grain shape[J]. The Crop Journal, 2024, 12(4): 953–963.
- [75] Sakamoto T, Morinaka Y, Inukai Y, et al. Auxin signal transcription factor regulates expression of the brassinosteroid receptor gene in rice[J]. The Plant Journal, 2013, 73(4): 676–688.
- [76] Zhang S N, Wang S K, Xu Y X, et al. The auxin response factor, OsARF19, controls rice leaf angles through positively regulating *OsGH3-5* and *OsBRI1*[J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(4): 638–654.
- [77] Lan D Y, Cao L M, Liu M Y, et al. The identification and characterization of a plant height and grain length related gene *hfr131* in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1152196.
- [78] Ma M, Shen S Y, Bai C, et al. Control of grain size in rice by TGW3 phosphorylation of OsIAA10 through potentiation of OsIAA10-OsARF4-mediated auxin signaling[J]. Cell Reports, 2023, 42(3): 112187.
- [79] Xing M Q, Wang W, Fang X, et al. Rice OsIAA6 interacts with OsARF1 and regulates leaf inclination[J]. The Crop Journal, 2022, 10(6): 1580–1588.
- [80] Hirano K, Yoshida H, Aya K, et al. Small organ size 1 and small organ size 2/dwarf and low-tillering form a complex to integrate auxin and

- brassinosteroid signaling in rice[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(4): 590–604.
- [81] Wu K, Wang S S, Song W Z, et al. Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice[J]. *Science*, 2020, 367(6478): eaaz2046.
- [82] Liu D P, Zhao H, Xiao Y H, et al. A cryptic inhibitor of cytokinin phosphorelay controls rice grain size[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(2): 293–307.
- [83] Roh J, Park C H, Son S H, et al. BES1-mediated brassinosteroid signaling negatively regulates biosynthesis and signaling of abscisic acid to increase seed size in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Plant Biology*, 2023, 66(3): 223–232.
- [84] Jin S K, Zhang M Q, Leng Y J, et al. *OsNAC129* regulates seed development and plant growth and participates in the brassinosteroid signaling pathway[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 905148.
- [85] Gao X Y, Zhang X J, Lan H X, et al. The additive effects of GS3 and qGL3 on rice grain length regulation revealed by genetic and transcriptome comparisons[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 156.
- [86] Wang T, Zou T, He Z Y, et al. Grain length and awn 1 negatively regulates grain size in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61(10): 1036–1042.
- [87] Fang J J, Chun Y, Zhang F, et al. A novel OsMPK6-OsMADS47-PPKL1/3 module controls grain shape and yield in rice[J]. *Advanced Science*, 2025, 12(30): e01946.
- [88] Lyu J Y, Wang D Z, Sun N, et al. The TaSnRK1-TabHLH489 module integrates brassinosteroid and sugar signalling to regulate the grain length in bread wheat[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(7): 1989–2006.
- [89] Zhang J J, Wu S Y, Wang M, et al. Brassinosteroids in maize: biosynthesis, signaling pathways, and impacts on agronomic traits[J]. *Current Plant Biology*, 2025, 42: 100465.
- [90] Tian J G, Wang C L, Xia J L, et al. Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields[J]. *Science*, 2019, 365(6454): 658–664.
- [91] Zhang Y Y, Miao H X, Wang C, et al. Genetic identification of the pleiotropic gene *Tasg-D1/2* affecting wheat grain shape by regulating brassinolide metabolism[J]. *Plant Science*, 2022, 323: 111392.
- [92] Zhang P P, Kong B X, Guo L J, et al. CRISPR/Cas9 multiplex editing of four TaSK41 genes increases grain size and weight and reveals a TaSK41-TaSnRK1 β 1 module associated with carbohydrate metabolism in wheat[J]. *The Crop Journal*, 2026, 14(3): 761–774.
- [93] Jaiswal S, Båga M, Chibbar R N. Brassinosteroid receptor mutation influences starch granule size distribution in barley grains[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 154: 369–378.

责任编辑: 刘怡辰 严曙玮



高秀莹, 南京农业大学副教授, 硕导, 主要从事水稻种子大小关键基因挖掘及育种利用相关研究, 以第一或通信作者在 *The Plant Cell*、*Plant Communications*、*New Phytologist*、*Plant Physiology*、*The Plant Journal*、*Journal of Experimental Botany*、*Rice* 等期刊发表研究论文, 获授权国家发明专利 6 件, 主持国家自然科学基金项目、江苏省自然科学基金项目、江苏省自主创新项目、中国博士后科学基金面上项目等。承担本科生“种子生产原理与方法”“专业文献阅读与应用文写作”、研究生“高级种子学”等课程的教学工作。



黄骥, 南京农业大学教授, 博导, 种业科学系主任, 江苏省种业科技工程研究中心主任, 兼任教育部农艺类专业教学指导委员会委员、江苏省遗传学会理事、江苏省生物信息学会农林生物信息学专委会主任委员等, 入选教育部新世纪优秀人才、江苏省“333 工程”等, 主要从事水稻油菜素甾醇信号转导、生物信息学和智慧育种方面的研究。在 *Plant Cell*、*PNAS*、*Bioinformatics*、*Plant Comm*、*Plant J*、*Plant Biotech J*、*Plant Physiol* 等刊物发表第一或通信作者论文 40 余篇, 开发了一系列植物生物信息学数据库和分析工具(<https://cbi.njau.edu.cn>), 以及大豆、水稻智能设计育种平台。