



植物 BTB/POZ 蛋白及其抗病性研究进展

张淑珍, 闫晓飞, 张传忠, 韩 丹, 徐鹏飞

(东北农业大学 大豆研究所/大豆生物学教育部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要: 为了适应各种生物胁迫和非生物胁迫, 植物在长期进化过程中形成了完整的调节机制, 感受外界刺激, 调整基因的表达, 调节代谢途径。植物 BTB/POZ 蛋白在一系列生物过程中发挥重要作用。文中介绍了植物中的 BTB/POZ 蛋白的分子特征和抗病功能。此外, 也就 BTB/POZ 蛋白在抗病应答途径、抗病反应中的作用机理等进行综述, 为作物抗病的分子机理研究提供参考。

关键词: BTB/POZ 蛋白; 抗病; 核定位; 信号调控网络

Progress in the Studies of Plant BTB/POZ Protein and the Disease Resistance

ZHANG Shu-zhen, YAN Xiao-fei, ZHANG Chuan-zhong, HAN Dan, XU Peng-fei

(Soybean Research Institute/Key Laboratory of Soybean Biology in Chinese Ministry of Education, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: To survive biotic and abiotic stresses, plants have developed elaborate mechanisms to perceive external signals and adjust metabolic pathways by modulating the expression of genes. Plant BTB/POZ protein plays a vital role in a series of biological processes. In this review, we discuss the molecular characteristics and its function in disease resistance in a variety of plant species. Moreover, the disease resistance signaling pathways of the BTB/POZ, the mechanism of action that resist diseases reaction at plant are also reviewed to provide a basis for the molecular mechanisms on the crop resistance.

Keywords: BTB/POZ protein; Disease resistance; Nuclear localization; Signal transduction network

植物长期进化过程中, 形成了一系列复杂的信号传导和防御机制来应对各种外界环境和生理的变化^[1]。BTB/POZ (BR-C, ttk and bab or pox virus and zinc finger) 家族蛋白类最早在果蝇中发现的含有保守结构域的蛋白, 其广泛的存在于酵母到人类的各个物种中^[2-3]。前人在克隆 *bric-a-brac* (*btb*) 基因时发现, *btb* 基因的突变会使果蝇腿部跗节的同源异型发生突变, 其编码蛋白的 N 端有一个约 115 个氨基酸组成的模体, 将这个模体对应的基因与 *Bric-a-brac*, *Tram-track*, *Broad Complex* 等基因的相应部分进行同源性比对, 发现同源性很高, 所以把这个模体称为 BTB^[4-6]。然而它也常出现在痘病毒锌指蛋白中, 所以也被称为 POZ 结构域 (pox virus and zinc finger)^[7]。BTB/POZ 蛋白对植物生长和发育的整个过程都起着非常重要的作用, 如植物向光性生长、抗逆性、蛋白泛素化、降解过程、细胞骨架构成、离子通道以及细胞循环调控^[8-11]。但是对于植物 BTB/POZ 蛋白功能的分子机制研究相对比较滞后, 本文就目前植物中发现的部分 BTB 基因家族成员的功能作以深入解析, 为我们能够进一步深入了解 BTB 蛋白家族及其抗病性奠定理论基础。

1 植物 BTB/POZ 蛋白的结构和分类

1.1 植物 BTB/POZ 蛋白的结构特征

BTB/POZ 家族成员 5' 端具有 BTB 结构域, BTB/POZ 结构域在进化上很保守, 一般 BTB/POZ 结构域是由约 115 个氨基酸构成, 大部分都是疏水氨基酸^[12]。二级结构分析发现, BTB/POZ 结构域是由 α -螺旋和 β 折叠形成。一般 BTB/POZ 结构域是由 5 个 α -螺旋和 3 个 β 折叠构成, 所形成的三维空间结构是与其它蛋白作用的特征模体^[3]。BTB/POZ 蛋白的主要特征是在其 N 端含有 BTB/POZ 结构域, 其中一部分的 BTB/POZ 蛋白在 C 端含有多个或者 1 个 kelch 重复 (Kelch-repeat), 另外一部分的 BTB/POZ 蛋白在 C 端含有其它的结构域, 如以 (C₂H₂) 锌指为多的锌指结构域 (Zinc finger domain), b-ZIP 结构域 (basic region-leucine zipper domain), 组蛋白折叠结构域, MATH 结构域和锚蛋白重复结构域 (ankyrin repeats)^[4,7]。

1.2 植物 BTB/POZ 蛋白的分类

BTB/POZ 蛋白的 N 端都含有 BTB/POZ 结构域, 而 C 末端所包含的结构域有所不同, 根据其 C

末端所包含的结构域种类的差异将 BTB /POZ 家族蛋白成员分成多个亚类 (表 1), 如 BTB-ZF (BTB-zinc-finger)、BBK (BTB-BACK-kelch)、BTB-NPH3、BTB-MATH、BTB-bZIP、RhoBTB、BBP (BTB-BACK-

PHR)、BTB-ankyrin 和 K⁺ 四聚化作用结构域等蛋白家族, 研究还发现 Skp1 和 Elonginc 两个蛋白家族中, 只含有 BTB/POZ 结构域, 目前还未发现其它结构域^[3,13-17]。

表 1 BTB 家族蛋白的分类及其结构
Table 1 Structure and classification of BTB family proteins

分类 Classification	结构组成 Structure composition
BTB-ZF	BTB/POZ 结构域, C ₂ H ₂ 锌指为主的锌指结构域
BBK	BTB/POZ 结构域, BACK 结构域, kelch 模体
BTB-NPH3	BTB/POZ 结构域, NPH3 结构域
BTB-MATH	BTB/POZ 结构域, MATH 结构域, 伴侣结构域
BTB-bZIP	BTB/POZ 结构域, bZip 结构域
RhoBTB	BTB/POZ 结构域, RhoGTPase 结构域
BBP	BTB-BACK 结构, 但未发现 kelch 重复, C 端有 1 个约 170 个残基组成的保守区域
BTB-ankyrin	BTB/POZ 结构域, ankyrin 重复, C 端 FYVE 结构域或者 300 残基的螺旋结构
K ⁺ 四聚化作用结构域	BTB/POZ 结构域, T1 结构域, 1 个穿膜离子传导结构域
Skp1	只发现 BTB/POZ 结构域, 未发现其它序列模体
Elonginc	只发现 BTB/POZ 结构域, 未发现其它序列模体

BTB 结构域可以形成蛋白二聚体、蛋白多聚体, 也可以不同种类的蛋白相互作用形成异聚蛋白复合体^[18], 所以 BTB 结构域充分发挥了媒介的作用。BTB/POZ 结构域蛋白在转录调节中具有两面性, 既能激活部分靶基因的转录又能抑制部分靶基因的转录作用^[19], BTB 结构域蛋白分布在不同的物种中, 而且差异性较大, 比如说动物和植物基因组编码约 70 ~ 200 个 BTB 结构域蛋白, 而在单细胞真核生物中却只发现少量 BTB 结构域蛋白^[3]。

2 BTB/POZ 参与植物抗病途经

BTB 蛋白家族是近年来在植物中发现的一个新的超蛋白家族, 其包含一个保守的 BTB/POZ 蛋白-蛋白互作模体, 该家族成员组成高度多样化, 例如, 在拟南芥中发现约 150 个成员, 水稻中约有 80 个成员^[20]。拟南芥的 NPR1 (non-expressor of pathogenesis related genes 1) 是从植物中克隆的第一个含有 BTB/POZ 结构域的蛋白, 该蛋白含有两个保守的结构域, 一个是 BTB/POZ 结构域, 另一个是 ANK 锚蛋白重复序列 (ankyrin-repeat sequence), 这两个结构域在大多数物种中都高度保守, 该基因属于 BTB-ankyrin 蛋白家族成员。研究发现 NPR1 转录因子是拟南芥系统获得性抗性 (SAR) 信号传导途径的关键因子^[21-22]。在拟南芥中过表达的 *At-NPR1* 基因, 能有效的增强拟南芥对寄生霜霉菌和

丁香假单胞菌的抗性^[23], 而拟南芥 *npr1* 突变体植株则容易受到这些病原菌的侵染^[21]。将 *AtNPR1* 基因转入水稻中使其过量表达, 发现过表达 *AtNPR1* 基因和能够激活水稻防卫系统 *NPR1* 的同源基因 *NHI* 均能提高水稻对白叶枯病的抗性^[24]。同样将 *AtNPR1* 基因转入草莓中, 发现 *AtNPR1* 的表达能够增强草莓对叶斑病、白粉病及炭疽病的抗病性^[25]。类似的研究发现在苹果中过量表达的 *MpNPR1* 基因能增强苹果对胶锈菌 (*Gymnosporangium juniperi-virginianae*) 和黑星病菌 (*Venturia inaequalis*) 的抗性, 而且还能增强对火疫病的抗性^[26]。将香蕉中的 *NPR1* 亚家族的成员 *MNPR1A* 和 *MNPR1B* 转入到拟南芥 *npr1* 突变体中发现, 这两个基因能重新激活 *npr1* 突变株对病原菌的抗性, 而且能诱导 PR1 蛋白的正常表达^[27]。此外, 前人研究发现含有 BTB/POZ 结构域的拟南芥 NPR1 转录因子不仅参与病原菌诱导的系统获得性抗性 (SAR) 植物防卫反应, 而且还参与茉莉酸 (JA) 介导的由昆虫、死体营养型细菌诱导的诱导系统抗性 (ISR) 反应^[28], 而且在 SAR 信号传导途径中发挥重要作用。结合之后的研究报道可知, 含有 BTB/POZ 结构域的 NPR1 蛋白是 ISR 和 SAR 信号传导途径交叉点上的关键调控因子, 参与调控拟南芥的抗性反应, 在病原菌信号转导过程中起重要作用^[29-32]。据此推测含有 BTB/POZ 结构域的蛋白能有效增强植株的抗病性。

3 植物 BTB/POZ 蛋白参与植物抗病的作用机理

3.1 BTB/POZ 的核定位是植物激活 BTB/POZ 介导防御反应的先决条件

当植物体进行非特异性免疫反应时其自身重要组成部分和病原体无毒蛋白,还有植物细胞中许多细胞器都参与调控防御反应相关信号的识别及转导,而且植物防御反应相关的重要成分和病原体无毒蛋白在细胞中的定位对于植物的免疫反应有重要意义^[33-34]。大部分细菌、卵菌以及病毒的无毒蛋白在免疫防御反应中以靶标细胞核上的相关防御蛋白为首要目标,或者利用自身的细胞核易位影响相关免疫抗性 R(resistance proteins)蛋白的亚细胞定位^[35]。不同种类的免疫抗性 R 蛋白在细胞核与细胞质之间的动态变化对于植物的抗性免疫应答反应有举足轻重的影响^[36]。所以,可以将细胞核称为免疫防御反应中病原体和受体间的第一道防线,核定位是激活植物免疫应答反应的一个重要先决条件^[33-34,37-38]。早期的研究发现拟南芥中定位在细胞核的 BTB 蛋白家族成员 AtNPR1 蛋白能与核蛋白 SNI 通过蛋白互作,激活植物的 SAR 抗性反应^[37]。此外,在拟南芥中,一对含有 BTB/POZ 结构域并定位于核的 BOP1、BOP2 蛋白也可与 TGAs 家族蛋白成员互作,说明 BOP1 和 BOP2 参与调控 MeJA 诱导的抗性反应^[39]。综上表明,BTB/POZ 蛋白的核定位可能是其激活并调控植物免疫应答反应的先决条件。

3.2 BTB/POZ 通过介导目标蛋白泛素化调控植物防御反应

蛋白的泛素化降解过程是植物响应外界刺激的一种快速和精细的调控机制,因为它能够特异的识别并结合底物蛋白^[40]。Cullin3(CUL3)是泛素连接酶的一种,可对特异底物进行降解^[41]。BTB/POZ 蛋白参与 CUL3 泛素途径的研究最早来源于线虫 MEL-26 蛋白,MEL-26 的 N 端具有 BTB/POZ 结构域,C 端具有 MATH 结构域,研究表明 MEL-26 可以与 CUL3 作用介导 ME-1 的降解,在有丝分裂后期的染色体分离中起重要作用^[42]。BTB/POZ 家族蛋白都有一个共同机制,其 N 端的 BTB/POZ 结构域都与 CUL3 互作,形成 CRL3 复合体;同时,其它的结构域与特异的底物蛋白,如乙稀响应因子(ERF/AP2)、bZIP 蛋白家族相互作用,介导 CRL3 复合体对底物蛋白进行泛素化修饰,从而调控靶蛋白的稳

定性和功能^[43]。在拟南芥中,CUL3-RBX-BTB 已经被证明参与到已稀信号(ETO1)和水杨酸信号(NPR1/3/4)过程调节植物的防御反应^[44]。

3.3 BTB/POZ 通过参与植物相关信号网络系统响应逆境胁迫

许多植物 BTB 蛋白家族成员参与调控 SA、JA、ABA、GA3 等激素介导的植物相关信号网络系统反应,进而调控植物的萌发、新陈代谢、生长发育等一系列生理生化过程^[32,45-48]。研究发现 BTB-ankyrin 蛋白家族成员 - 拟南芥的 NPR1 转录因子参与水杨酸(SA)信号分子诱导的系统获得抗性(SAR)信号传导途径,还有茉莉酸(JA)介导的诱导系统抗性(ISR)途径^[32],并在 SA 和 JA 介导的诱导系统抗性途径中发挥重要的作用。在研究拟南芥 *npr1* 突变体时还发现,BTB 蛋白家族成员 BOP1、BOP2 蛋白还参与调控 MeJA 诱导的抗性反应^[39]。

拟南芥 BTB 蛋白家族成员如 AHT1、AHT6、BT2 等蛋白都参与调控 ABA 介导的反应,Kim 等^[47]研究发现 E3 泛素连接酶作用底物包含 BTB/POZ 结构域的 AHT1 蛋白涉及 ABA 信号途径,AHT1 负调控拟南芥中 ABA 介导的抑制萌发的反应。BPMs 靶标 AHT6,作为 ABA 信号途径的负调控转录因子,BPMs 利用 BTB/POZ 结构域结合泛素连接酶 3a、3b,在拟南芥中作为 E3 泛素连接酶的底物适配器,将其泛素化和降解^[48]。BT2 的减少会导致 ABA 介导的抑制萌发作用得到增强,并且其组成的表达会增强萌发阶段 ABA 的不敏感性,表明 BT2 在 ABA 途径中起负调控的作用,是植物体内信号网络的重要元件^[49]。

谷物 GMPPOZ 蛋白是一个 GAMBYB 结合蛋白,其包含 BTB/POZ 结构域,谷物种子发芽时,赤霉素(GA₃)由胚释放进入胚乳并在糊粉层中合成水解酶,此过程受 GA₃ 的拮抗剂 - 脱落酸(ABA)负调控,这些激素的比例在很大程度上影响糊粉层功能,研究谷物糊粉层时发现,GA₃ 能诱导编码淀粉酶的表达^[45]。Woodger 等^[46]发现 BTB 蛋白家族成员 - GMPPOZ 蛋白参与 GA₃ 信号途径调控大麦糊粉层 α -淀粉酶基因的表达,进而调控大麦的生长发育过程。由此可见,BTB/POZ 可能在逆境胁迫调控机制和信号转导途径中扮演着重要角色。

4 植物 BTB/POZ 蛋白的应用现状

拟南芥 NPR1 相关研究表明,在细胞未受刺激的状态下,内源性 NPR1 蛋白定位于细胞核和细胞

质^[50]。进一步研究发现,水杨酸信号分子刺激定位在细胞核的 NPR1,使其与定位在细胞核的 TGA2 转录因子相互作用,进而调节它的 DNA 结合活性,使其响应启动子中的 SA 应答元件 LS7,最终激活防卫基因,进而激发系统对病原物的抵抗作用^[51-56]。另外,含有 b-ZIP 结构域的转录调节因子也可与 NPR1 蛋白通过蛋白互作,调节 PR 蛋白的表达,诱导植物 SAR 抗性反应的发生,增强了植物对病原菌的抗性^[57]。水稻 *NPR1* 基因的同源基因 *NHI*,可使防卫基因激活,从而使水稻对白叶枯菌的抗性提高^[58]。贾彩虹等^[59]发现 *MaBTB* 基因响应非生物胁迫与生物胁迫能力显著,在生物逆境生长中发挥重要作用。此外,本实验室研究发现 *GmBTB/POZ* 在大豆中的过量表达能增强大豆对大豆疫霉菌的抗性,并且 *GmBTB/POZ* 介导的这种抗性反应机制可能依赖于水杨酸。

5 展 望

综上所述,植物 BTB/POZ 蛋白参与一系列的生理生化反应,同时 BTB/POZ 蛋白在植物抗病过程中也发挥着重要作用。目前对于 BTB/POZ 蛋白的研究主要集中在人和动物(果蝇,小鼠),而对于植物的研究则相对滞后,尤其是 BTB/POZ 蛋白在植物响应病原菌侵染的分子调控机理方面的作用还鲜有报道。在动物中,大部分 BTB/POZ 蛋白作为转录调控因子参与转录的激活与阻遏,且更多的表现出转录抑制活性抑制 DNA 结合结构域与 DNA 序列的结合进而参与各项生命活动^[60-62]。在植物中,拟南芥 NPR1 是植物中发现的第一个与 TGA 转录因子互作调节 *PR* 基因表达和抗性的转录因子^[21,37]。本实验室研究发现核定位的 *GmBTB/POZ* 没有转录活性,可能作为转录抑制因子调控大豆对大豆疫霉菌的抗性(未发表)。然而,植物中 BTB/POZ 蛋白是否能够像动物 BTB/POZ 蛋白一样更多的作为转录因子发挥作用,还有待进一步深入研究。随着今后的研究越来越深入,相信会发现更多植物 BTB/POZ 蛋白,对其功能的研究也会更全面。与此同时,深入研究植物如何通过 BTB/POZ 蛋白调节对病原菌的抗性,从而提高植物的抗病性,深度解析 BTB/POZ 抗病网络,将为作物抗病的分子机理研究提供更加充实的理论依据。

参考文献

[1] Schneider D S. Plant immunity and film noir : What gumshoe de-

tectives can teach us about plant-pathogen interactions[J]. Cell, 2002, 109(5): 537-540.

[2] Bardwell V J, Treisman R. The POZ domain: A conserved protein-protein interaction motif[J]. Genes & Development, 1994, 8(14): 1664-1677.

[3] Stogios P J, Downs G S, Jauhal J J, et al. Sequence and structural analysis of BTB domain proteins[J]. Genome Biology, 2005, 6(10): R82.

[4] Zollman S, Godt D, Privé G G, et al. The BTB domain, found primarily in zinc finger proteins, defines an evolutionarily conserved family that includes several developmentally regulated genes in drosophila[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1994, 91(22): 10717-10721.

[5] Harrison S D, Travers A A. The tramtrack gene encodes a drosophila finger protein that interacts with the FTZ transcriptional regulatory region and shows a novel embryonic expression pattern[J]. Embo Journal, 1990, 9(1): 207-216.

[6] Godt D, Couderc J L, Cramton S E, et al. Pattern formation in the limbs of Drosophila; Bric à brac is expressed in both a gradient and a wave-like pattern and is required for specification and proper segmentation of the tarsus[J]. Development, 1993, 119(3): 799-812.

[7] Phan R T, Dalla-Favera R. The *BCL6* proto-oncogene suppresses p53 expression in germinal-centre B cells[J]. Nature, 2004, 432(432): 635-639.

[8] Ahmad K F, Melnick A, Lax S, et al. Mechanism of SMRT corepressor recruitment by the BCL6 BTB domain[J]. Molecular Cell, 2003, 12(6): 1551-1564.

[9] Bomont P, Cavalier L, Blondeau F, et al. The gene encoding gigaxonin, a new member of the cytoskeletal BTB/kelch repeat family, is mutated in giant axonal neuropathy[J]. Nature Genetics, 2000, 26(6): 370-374.

[10] Collins T, Stone J R, Williams A. All in the family: The BTB/POZ, KRAB, and SCAN domains[J]. Molecular and Cellular Biology, 2001, 21(11): 3609-3615.

[11] 王重, 赵德标. BTB/POZ 蛋白质家族的结构和功能[J]. 生命的化学, 1997, 17(6): 10-13. (Wang C, Zhao D B. Structure and function of BTB/POZ protein family[J]. Chemistry of Life, 1997, 17(6): 10-13.)

[12] Dow M R, Mains P E. Genetic and molecular characterization of the caenorhabditis elegans gene, mel-26, a postmeiotic negative regulator of MEI-1, a meiotic-specific spindle component[J]. Genetics, 1998, 150(1): 119-128.

[13] Adams J, Kelso R, Cooley L. The kelch repeat superfamily of proteins; Propellers of cell function[J]. Trends in Cell Biology, 2000, 10(1): 17-24.

[14] Rivero F, Dislich H, Glöckner G, et al. The Dictyostelium discoideum family of Rho-related proteins[J]. Nucleic Acids Research, 2001, 29(5): 1068-1079.

[15] Stogios P J, Privé G G. The BACK domain in BTB-kelch proteins[J]. Trends in Biochemical Sciences, 2004, 29(12): 634.

- [16] Salasvidal E, Meijer A H, Cheng X, et al. Genomic annotation and expression analysis of the zebrafish Rho small GTPase family during development and bacterial infection[J]. *Genomics*, 2005, 86(1): 25-37.
- [17] Puccetti E, Sennewald B, Foscaferara F, et al. Down-stream regions of the POZ-domain influence the interaction of the associated PLZF/RARalpha fusion protein with the histone deacetylase recruiting corepressor complex[J]. *Hematology Journal*, 2001, 2(6): 385-392.
- [18] Doulatov S, Notta F, Rice K L, et al. PLZF is a regulator of homeostatic and cytokine-induced myeloid development[J]. *Genes & Development*, 2009, 23(17): 2076-2087.
- [19] Gingerich D J, Hanada K, Shiu S H, et al. Large-scale, lineage-specific expansion of a bric-a-brac/tramtrack/broad complex ubiquitin-ligase gene family in rice[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(8): 2329-2348.
- [20] Cao H, Glazebrook J, Clarke J D, et al. The *Arabidopsis NPR1*, gene that controls systemic acquired resistance encodes a novel protein containing ankyrin repeats[J]. *Plant Cell*, 1997, 88(1): 57.
- [21] Ryals J, Weymann K, Lawton K, et al. The *Arabidopsis* NIM1 protein shows homology to the mammalian transcription factor inhibitor I kappa B[J]. *Plant Cell*, 1997, 9(3): 425-439.
- [22] Cao H, Li X, Dong X. Generation of broad-spectrum disease resistance by overexpression of an essential regulatory gene in systemic acquired resistance[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(11): 6531-6536.
- [23] Chern M, Fitzgerald H A, Canlas P E, et al. Overexpression of a rice NPR1 homolog leads to constitutive activation of defense response and hypersensitivity to light[J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2005, 18(6): 511-520.
- [24] Silva K J, Brunings A, Peres N A, et al. The *Arabidopsis NPR1* gene confers broad-spectrum disease resistance in strawberry[J]. *Transgenic Research*, 2015, 24(4): 693.
- [25] Malnoy M, Jin Q, Borejszawysoka E E, et al. Overexpression of the apple *MpNPR1* gene confers increased disease resistance in *Malus × domestica* [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2007, 20(12): 1568-1580.
- [26] Yocgo R E, Creissen G, Kunert K, et al. Two different banana NPR1-Like coding sequences confer similar protection against pathogens in *Arabidopsis* [J]. *Tropical Plant Biology*, 2012, 5(4): 309-316.
- [27] Pieterse C M, van Wees S C, van Pelt J A, et al. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1998, 10(9): 1571-1580.
- [28] Iavicoli A, Boutet E, Buchala A, et al. Induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* in response to root inoculation with *Pseudomonas fluorescens* CHA0[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2003, 16(10): 851-858.
- [29] Spoel S H, Koornneef A, Claessens S M, et al. NPR1 modulates cross-talk between salicylate and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol[J]. *Plant Cell*, 2003, 15(3): 760-770.
- [30] Dong X. NPR1, all things considered[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(5): 547.
- [31] Pieterse C M, Van Loon L C. NPR1: The spider in the web of induced resistance signaling pathways[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(4): 456-464.
- [32] Padmanabhan M S, Dineshkumar S P. All hands on deck-the role of chloroplasts, endoplasmic reticulum, and the nucleus in driving plant innate immunity[J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2010, 23(23): 1368-1380.
- [33] Kim C Y, Han M, Park C J, et al. Differential role for BiP3, in rice immune receptor mediated resistance[J]. *Applied Biological Chemistry*, 2014, 57(4): 539-542.
- [34] Schornack S, Van D M, Bozkurt T O, et al. Ancient class of translocated oomycete effectors targets the host nucleus[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(40): 17421-17426.
- [35] Shen Q H, Saijo Y M, Auch S, et al. Nuclear activity of MLA immune receptors links isolate specific and basal disease-resistance responses[J]. *Science*, 2007, 315(5815): 1098-1103.
- [36] Zhang Y, Fan W, Kinkema M, et al. Interaction of NPR1 with basic leucine zipper protein transcription factors that bind sequences required for salicylic acid induction of the *PR-I* gene[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(11): 6523.
- [37] Huang Z, Zhang Z, Zhang X, et al. Tomato TERF1 modulates ethylene response and enhances osmotic stress tolerance by activating expression of downstream genes[J]. *FEBS Letters*, 2004, 573(3): 110-116.
- [38] Canet J V, Dobón A, Fajmonová J, et al. The *BLADE-ON-PETIOLE* genes of *Arabidopsis* are essential for resistance induced by methyl jasmonate[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12(1): 199.
- [39] Smalle J, Vierstra R D. The ubiquitin 26S proteasome proteolytic pathway[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(1): 555-590.
- [40] Lai X, Yue W, Jerome R, et al. BTB proteins are substrate-specific adaptors in an SCF-like modular ubiquitin ligase containing CUL3[J]. *Nature*, 2003, 423(18): 316-321.
- [41] Itoh K, Wakabayashi N, Katoh Y, et al. Keap1 represses nuclear activation of antioxidant responsive elements by Nrf2 through binding to the amino-terminal Neh2 domain[J]. *Genes & Development*, 1999, 13(1): 76-86.
- [42] Duda D M, Scott D C, Calabrese M F, et al. Structural regulation of cullin-RING ubiquitin ligase complexes[J]. *Current Opinion in Structural Biology*, 2010, 21(2): 257-264.
- [43] Hua Z, Vierstra R D. The cullin-RING ubiquitin-protein ligases [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62(62): 299.
- [44] Fincher G B. Molecular and cellular biology associated with endosperm mobilization in germinating cereal grains[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 40(40): 305-346.
- [45] Woodger F J, Jacobsen J V, Gubler F. GMPPOZ, a BTB/POZ do-

main nuclear protein, is a regulator of hormone responsive gene expression in barley aleurone[J]. Plant and Cell Physiology, 2004, 45(7): 945-950.

[47] Kim H, Kim S H, Dong H S, et al. ABA-Hypersensitive BTB/POZ protein 1 functions as a negative regulator in ABA-mediated inhibition of germination in *Arabidopsis*[J]. Plant Molecular Biology, 2016, 90(3): 1-13.

[48] Estelle M, Genschik P, Hellmann H, et al. *Arabidopsis* AtCUL3a and AtCUL3b form complexes with members of the BTB/POZ-MATH protein family [J]. Plant Physiology, 2005, 137 (1): 83-93.

[49] Lechner E, Leonhardt N, Eisler H, et al. MATH/BTB CRL3 receptors target the homeodomain-leucine zipper ATHB6 to modulate abscisic acid signaling[J]. Developmental Cell, 2011, 21(6): 1116-1128.

[50] Kinkema M, Fan W H, Dong X N. Nuclear localization of NPR1 is required for activation of *PR* gene expression[J]. Plant Cell, 2000, 12(12): 2339.

[51] Lebel E P, Thorne L, Uknes S, et al. Functional analysis of regulatory sequences controlling *PR-I* gene expression in *Arabidopsis* [J]. Plant Journal, 1998, 16(2): 223-233.

[52] Després C, Chubak C, Rochon A, et al. The *Arabidopsis* NPR1 disease resistance protein is a novel cofactor that confers redox regulation of DNA binding activity to the basic domain/leucine zipper transcription factor TGA1 [J]. Plant Cell, 2003, 15 (9): 2181-2191.

[53] Subramaniam R, Desveaux D, Spickler C, et al. Direct visualization of protein interactions in plant cells[J]. Nature Biotechnology, 2001, 19(8): 769-772.

[54] Johnson C, Boden E, Arias J. Salicylic acid and NPR1 induce the recruitment of trans-activating TGA factors to a defense gene promoter in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2003, 15(8): 1846-1858.

[55] Zhang Y, Tessaro M J, Lassner M, et al. Knockout analysis of *Arabidopsis* transcription factors TGA2, TGA5, and TGA6 reveals their redundant and essential roles in systemic acquired resistance [J]. Plant Cell, 2003, 15(11): 2647.

[56] Rochon A, Boyle P, Wignes T, et al. The coactivator function of *Arabidopsis* NPR1 requires the core of its BTB/POZ domain and the oxidation of C-terminal cysteines[J]. Plant Cell, 2006, 18 (12): 3670.

[57] Li X, Zhang Y, Clarke J D, et al. Identification and cloning of a negative regulator of systemic acquired resistance, SN1, through a screen for suppressors of *npr1-1* [J]. Plant Cell, 1999, 98(3): 329-339.

[58] Chern M, Fitzgerald H A, Canlas P E, et al. Overexpression of a rice NPR1 homolog leads to constitutive activation of defense response and hypersensitivity to light[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 18(6): 511-520.

[59] 贾彩红, 张丽丽, 金志强, 等. 香蕉 BTB/POZ 域基因的克隆及表达分析[J]. 中国生物工程杂志, 2010, 30(11): 30-33. (Jia C H, Zhang L L, Jin Z Q, et al. Cloning and expression analysis of *BTB/POZ* gene in banana [J]. China Biotechnology, 2010, 30(11): 30-33.)

[60] Ahmad K F, Melnick A, Lax S, et al. Mechanism of SMRT corepressor recruitment by the BCL6 BTB domain[J]. Molecular Cell, 2003, 12(6): 1551-1564.

[61] Melnick A, Ahmad K F, Arai S, et al. In-depth mutational analysis of the promyelocytic leukemia zinc finger BTB/POZ domain reveals motifs and residues required for biological and transcriptional functions [J]. Molecular & Cellular Biology, 2000, 20 (17): 6550-6567.

[62] Hu J. KBTBD7, a novel human BTB-kelch protein, activates transcriptional activities of SRE and AP-1 [J]. BMB Reports, 2010, 43(1): 17-22.