

BURP蛋白家族与植物对非生物胁迫的响应

米子岚^{1,2} 钟活权^{1,3} 江年琼^{1,2} 唐玉林^{1,3*}

(¹深圳大学生命科学学院, 深圳 518060; ²深圳市海洋生物资源与生态环境重点实验室, 深圳 518060;

³深圳市微生物基因工程重点实验室, 深圳 518060)

摘要 BURP蛋白家族是由一组在C-端含保守的BURP结构域的蛋白质组成, 为植物界所特有。这类蛋白质在植物中普遍存在, 参与植物的多种生物学过程, 并在植物对胁迫的响应过程中起重要作用。该文在简要介绍了BURP蛋白结构特点及分类的基础上, 对非生物胁迫下BURP蛋白基因的表达模式、BURP蛋白的细胞定位、功能及与植物耐受非生物胁迫的关系进行了综述。

关键词 BURP蛋白; 胁迫响应; 细胞定位

BURP Proteins Family and the Response of Plant to Abiotic Stress

Mi Zilan^{1,2}, Zhong Huoquan^{1,3}, Jiang Nianqiong^{1,2}, Tang Yulin^{1,3*}

(¹College of Life Sciences, Shenzhen University, Shenzhen 518060, China;

²Shenzhen Key Laboratory of Marine Biological Resources and Ecological Environment, Shenzhen 518060, China;

³Shenzhen Key Laboratory of Genetic Engineering Microbes, Shenzhen 518060, China)

Abstract BURP protein family is comprised of a number of plant-specific proteins that share a conserved BURP domain at the C-terminus. These proteins are involved in various biological processes and play important roles in the stress response of plants. In this paper, the structural features and the classification of BURP proteins are briefly introduced. Meanwhile, the expression patterns of BURP under different abiotic stresses, the cellular localization of BURP proteins and their function in plant in response to abiotic stresses are reviewed.

Keywords BURP proteins; stress response; cellular localization

BURP蛋白家族是由一类具有相似的初级结构且含有特殊的BURP结构域的蛋白质组成。这一家族为植物界所特有。BURP蛋白最初是由Hattori等^[1]在对油菜花粉诱导胚胎发生过程中表达的蛋白BNM2进行序列分析时定义的, 其命名取自于四个具有代表性的成员BNM2(microscope-driven embryo from *Brassica napus*)、USPs(abundant non-storage seed proteins from *Vicia faba*)、RD22(drought-induced protein from *Arabidopsis thaliana*)和

PG1 β (β -subunit of polygalacturonase isozyme 1 from *Lycopersicon esculentum*)的首字母。非生物胁迫是作物减产的主要原因, 它能引起几种主要农作物平均减产达50%以上^[2]。为了适应各种胁迫环境, 植物在长期的进化过程中形成了各种不同的机制, 以响应各种不利条件^[3]。随着对BURP蛋白家族研究的深入, 发现该家族基因在植物不同组织中及在不同胁迫条件下具有不同的表达模式, 该家族中的一些蛋白质与植物响应非生物胁迫相关。本文着重介绍了BURP蛋白基因与植物对非生物胁迫响应的关系。

1 BURP蛋白的结构特点与分类

1.1 BURP蛋白的结构特点

一般认为, BURP蛋白的初级结构由3到4个部分组成: N-端大多为20~25个氨基酸疏水序列, 一般认为是信号肽序列; 中间是一个短的保守段或其他

收稿日期: 2015-04-13 接受日期: 2015-07-06

深圳市科技计划项目(批准号: JCYJ20140724165855348)资助的课题

*通信作者: Tel: 0755-26534152 E-mail: yltang@szu.edu.cn

Received: April 13, 2015 Accepted: July 06, 2015

This work was supported by the Science and Technology Plan Projects of Shenzhen (Grant No. JCYJ20140724165855348)

*Corresponding author: Tel: +86-755-26534152, E-mail: yltang@szu.edu.cn

网络出版时间: 2015-09-18 16:46:52

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20150918.1646.002.html>

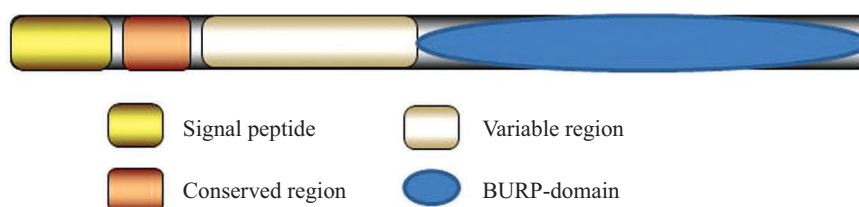


图1 BURP家族蛋白初级结构简图

Fig.1 Primary structure of BURP-domain protein family

短肽; 其后是1个可变区域, 多由重复序列单位组成; C-端是保守的BURP结构域(图1)。其中, 信号肽和BURP结构域之间的可变区域是BURP家族成员间差异最明显的部分^[1]。BURP结构域约含230个氨基酸, 其N-端含有两个高度保守的苯丙氨酸(FF), C-端大多含保守的缬氨酸(V)、天冬氨酸(D)、苏氨酸(T)、脯氨酸(P)和甘氨酸(G)等氨基酸和4个重复的半胱氨酸-组氨酸序列(CH), 按 X_5 -CH- X_{10} -CH- X_{23-37} -CH- X_{23-26} -CH- X_8 -W方式排列, 其中X为任意氨基酸^[4]。

然而随着对BURP蛋白研究的增多, Ding等^[5]发现了一些BURP蛋白在初级结构上与上述经典的BURP蛋白间存在较大差异, 如水稻(*Oryza sativa*)的17个OsBURP蛋白的基因中有5个不含编码N-端信号肽的序列, 并且有2个OsBURP基因编码的BURP结构域序列不完整。而玉米(*Zea mays*)的15个ZmBURP基因和高粱(*Sorghum vulgare*)的11个SbBURP基因中各有两个成员所编码的蛋白质序列不含信号肽部分, 且大多数的ZmBURP基因和SbBURP基因编码的蛋白质的BURP结构域序列不完整^[6]。毛果杨(*Populus trichocarpa*)基因组中含有18个PtBURP基因, 其中仅有4个基因编码的蛋白质含有信号肽序列, 且信号肽水解位点不同^[7]。

1.2 BURP蛋白的分类

有关BURP家族成员的分类, 在不同研究中由于所采用的软件和分类标准不同, 其分类结果也有所不同。Gan等^[6]利用MEGA4.0软件, 采取邻近法(neighbour joining tree)对来自不同植物的BURP蛋白进行系统进化分析, 将该家族分为了BNM2-like、USP-like、RD22-like、PG1 β -like、BURPV、BURPVI、BURPVII和BURPVIII。而Matus等^[8]利用MEGA5.0软件, 采取邻近法及最大简约法(maximum parsimony)等将71个来自不同物种的BURP蛋白分成了13个亚组。对于BURP蛋白的进化模式目前还不清楚。根据Hattori等^[1]的推测, 外显子重排和一个

短的基本单元的扩增都可能在这些基因的进化中起作用。但对水稻序列的分析发现, 可变区重复序列的基因复制和扩增可能在BURP基因的进化中更加重要^[5]。

2 非生物胁迫下BURP家族基因的表达

一些BURP基因在组织和器官中的表达具有一定的特异性, 如PG1 β 蛋白主要在生殖器官中表达, 与植物的生殖发育相关^[9]; 而大豆(*Glycine max*)GmBURP基因^[10]和水稻OsBURP基因^[5]等则可在各种组织中表达。随着研究的深入, 发现大多数BURP家族基因的表达不仅具有组织特异性, 而且还受不同非生物胁迫条件的调控。

2.1 非生物胁迫对BURP基因表达的影响

干旱、冷、盐及重金属离子等胁迫以及脱落酸(abscisic acid, ABA)等处理均可调控一些BURP基因的表达。

RD22-like亚组的BURP基因存在于多种植物中, 它们在不同的逆境胁迫下的表达模式有所不同。其中的典型成员RD22基因最早是以受干旱或ABA诱导表达的基因的特殊身份被生物学界所认知的。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的AtRD22基因在花和种子发育的早、中期大量表达, 且ABA处理、干旱和盐胁迫均可诱导AtRD22在地上部的表达, 但AtRD22在种子中的表达不受ABA的调控^[11]; 在非胁迫条件下, 受AtRD22基因启动子驱动的GUS(β -Glucuronidase)基因主要在转基因拟南芥的花和茎中表达^[12], 并且AtRD22的表达受茉莉酸甲酯和乙烯信号途径的抑制, ABA处理则可缓解这种抑制作用^[13]; 同属该亚组基因的大豆GmRD22基因的表达可受NaCl胁迫和ABA处理的双向诱导, 即在NaCl和ABA处理下, GmRD22基因的表达先上调, 然后出现一个短暂的下调表达^[14]; 极端耐盐植物盐穗木(*Halostachys caspica*)中的RD22-like亚组基因HcRd22在盐胁迫

和ABA处理时上调表达^[15]; 葡萄(*Vitis vinifera*)中的3个RD22基因(*VvRD22a*、*VvRD22b*和*VvRD22c*)对盐胁迫和ABA处理的响应表现不同。其中, 盐胁迫可诱导*VvRD22a*和*VvRD22b*的表达, 抑制*VvRD22c*的表达; ABA处理可诱导*VvRD22b*的表达, 抑制*VvRD22c*的表达, 而*VvRD22a*的表达似乎不受ABA处理的影响^[8]。除RD22基因外, 在RD22-like亚组中还存在其他的一些编码BURP蛋白的基因也可对不同的非生物胁迫作出响应。例如, 油菜(*Brassica napus*)茎中特异性表达的*BnBDC1*基因可受ABA及渗透胁迫(甘露醇和NaCl处理)的正调控, 受紫外照射和水杨酸处理的负调控, 表明该基因在植物响应非生物胁迫中具有重要的作用^[16]; 来自红树木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)的*BgBDC3*基因在NaCl处理下能够在植物上部叶中高度表达, 而在下部叶中表达量较低, 并且干旱胁迫及外源ABA处理也能够抑制*BgBDC3*在叶片中的表达^[17], 表明该基因的表达模式受非生物胁迫的影响较大。

来自大豆的*SAL13-2*和*SAL15-4a*(又名*ADR6*)都是表达USP-like亚组蛋白的基因, 它们都可受铝胁迫的诱导^[18]。其中, *SAL13-2*基因还受过多Cu²⁺抑制, 在一定程度上受ABA、渗透胁迫和盐胁迫的诱导^[19]; 而*ADR6*的表达则还受生长素的负调控^[20]。

此外, 对某些物种的转录组分析表明, 来自不同物种、不同亚组的BURP基因都能够对非生物胁迫作出响应。如水稻中的多个BURP基因(*OsBURP*)可受ABA处理、盐、低温和干旱胁迫中的至少一种胁迫的诱导^[5]; 而对大豆23个BURP基因(*GmBURP*)的qRT-PCR分析表明, 其中有17个基因能够响应ABA处理、干旱及盐胁迫中的至少一种^[10]; 对来自玉米的BURP基因(*ZmBURP*)的转录组分析表明, 有7个*ZmBURP*基因受ABA和低温胁迫的调控, 其中还有2个基因受NaCl的调控^[6]; 而对来自毛果杨不同染色体上的10个BURP基因(*PtBURP*)的转录水平分析表明, 其中有8个基因至少受干旱、盐、ABA处理和低温胁迫中的一种胁迫处理的调控^[7]。这些结果显示, 大部分的BURP基因的表达会受不同非生物胁迫的调控, 这也意味着它们参与了植物对不同环境胁迫因子的响应过程。

2.2 非生物胁迫下BURP基因表达的调控机制

关于BURP基因在胁迫条件下的表达是如何被调控的目前还不清楚。对一些BURP基因的启动子

序列分析发现, 某些胁迫应答基因含有胁迫响应的顺式作用元件, 如ABRE(ABA responsive element)^[21-23], DRE(dehydration-responsive element)^[22]和LTRE(low temperature-responsive element)^[24-25]等。如水稻中有14个*OsBURP*基因的启动子序列中至少含有上述三种顺式作用元件中的一种^[5]; 大豆*GmBURP*基因的启动子区域也存在ABRE和DRE^[10]。在拟南芥*AtRD22*基因的启动子中, 除基本的作用元件外, 还存在胁迫应答相关转录因子MYB和MYC的识别位点^[26]。我们对其启动子序列的分析还发现, 其中含有与逆境胁迫相关的铜响应元件CURECOREC(GTAC)和两个与植物生长发育、逆境胁迫相关的转录因子bHLH(basic/helix-loop-helix)结合位点(CACATG)。对*SAL13-2*基因上游非编码区序列进行顺式作用元件预测分析时也发现, 该序列中存在铜响应元件、DRE及LTRE等^[19]。推测这些顺式作用元件的存在可能与重金属离子胁迫响应或与其他非生物胁迫条件下基因的表达调控有关。

但在另一些能够响应某些胁迫的BURP基因的启动子序列中却并未发现有相应的胁迫响应元件存在。如水稻中能响应ABA、低温、干旱及盐胁迫的*OsBURP16*基因, 大豆中一些能够进行胁迫应答的*GmBURP*基因, 它们的启动子序列中并未发现有响应相应胁迫因子的顺式作用元件存在, 推测在这些基因的启动子区域可能还存在新的胁迫响应顺式作用元件^[5,10], 或这些基因会通过其他方式被调控。例如, siRNA介导的调控作用可能对某些BURP基因的表达至关重要。Carra等^[27]发现, 在葡萄中存在4个靶向于编码RD22-like蛋白基因的内源siRNAs(small interfering RNAs)。而*VvRD22c*的表达在非生物胁迫下及浆果开始成熟时受到抑制, 推测在葡萄中可能存在着siRNA介导的转录后调控作用^[8]。

3 BURP蛋白的定位、功能及与植物响应非生物胁迫的关系

从BURP蛋白的初级结构来看, 疏水的信号肽的存在意味着这些蛋白质会在粗面内质网核糖体上合成, 之后可能转运并定位在高尔基体、囊泡、细胞膜等细胞特定部位或分泌到细胞膜外^[4]; 另外, BURP结构域中含有4个保守的半胱氨酸-组氨酸(CH)基序, 并且分散存在着较高比例的半胱氨酸、组氨酸等, 这些氨基酸可能与二硫键的形成有关, 也

可能具有与过渡金属离子结合的潜力,这对于蛋白质结构的维持和功能的发挥起着重要作用。而在信号肽与BURP结构域之间的可变区可能对BURP家族成员各自不同功能的发挥起着重要作用。目前有关BURP蛋白的细胞定位及功能的研究已有不少报道。这些研究显示, BURP蛋白不仅与植物的生殖发育相关,更是在植物对非生物胁迫的耐受中具有至关重要的作用(表1), 按照BURP蛋白的细胞定位, 大致可将其分为两类, 一类主要是在细胞内各种囊泡中, 另一类是在细胞膜外即质外体中。

定位于细胞内各种囊泡中的BURP蛋白有蚕豆 (*Vicia faba*) 的 VfUSP、拟南芥的 AtUSPL1^[28] 及芸苔的BNM2^[29]等, 其中VfUSP为USP-like亚组蛋白, AtUSPL1和BNM2为BNM2-like亚组蛋白, 它们主要定位于高尔基体、前液泡区或蛋白贮存泡中,

与种子蛋白的合成、贮存和种子发育有关, 过量表达BNM2和AtUSPL1都会导致种子蛋白质积累混乱, 蛋白储存泡的结构发生改变。但这些蛋白质的功能似乎还不仅于此, 有研究发现, 拟南芥中的AtUSPL1在功能缺失时会使植株对干旱胁迫的耐受性增加^[30], 意味着这一蛋白还会参与植物对干旱胁迫的响应。本研究小组对USP-like亚组的蛋白大豆SALI3-2的研究显示, 该蛋白主要存在于植物液泡中^[31], 其在大肠杆菌及酵母中的表达可提高转化子的耐盐能力^[32]; SALI3-2蛋白还可与Cu²⁺、Cd²⁺、Ni²⁺和Pb²⁺等多种重金属离子结合^[33], 其过量表达可提高植物对Cu²⁺、Cd²⁺胁迫的耐受性^[31], 推测SALI3-2可能通过某种方式将重金属离子聚集于液泡中而降低离子对细胞的毒害, 这说明SALI3-2蛋白在植物耐受重金属及盐胁迫中具有重要作用。

表1 几种BURP蛋白的细胞定位与功能

Table 1 Cellular localization and function of several BURP proteins

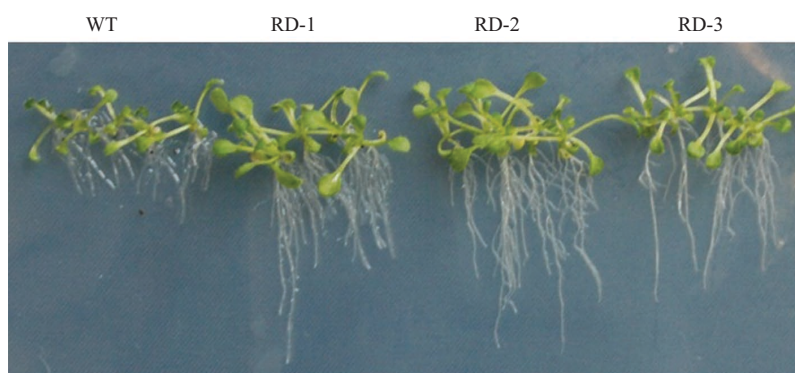
蛋白名称 Proteins	来源 Origin	蛋白长度(aa) Protein length (aa)	定位 Cellular localization	功能 Function
PG1β	<i>Lycopersicon esculentum</i>	365	Cell wall	Accelerates the dissolving of the pectin and the maturation of fruit ^[9]
RAFTIN1a	<i>Triticum aestivum</i>	389	Cell wall	Participates in the maturation and development of pollen ^[38]
SCB1	<i>Glycine max</i>	305	Cell wall	Plays a role in the differentiation of the seed coat parenchyma cells ^[39]
OsBURP16	<i>Oryza sativa</i>	344	Cell wall	Its overexpression enhances sensitivity to abiotic stress ^[34]
GmRD22	<i>Glycine max</i>	343	Apoplast	Heterologous expression of GmRD22 alleviates salinity and osmotic stress of plant ^[14]
AtRD22	<i>Arabidopsis thaliana</i>	392	Apoplast ^[36]	Overexpression of AtRD22 improves the tolerance of arabidopsis to high concentration of Cu ²⁺ Loss of function of <i>AtRD22</i> gene increased the plant's moisture stress tolerance ^[30]
AtUSPL1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	280	PSV ^[28]	Associates with the seed development ^[28] Loss of function of <i>AtUSPL1</i> gene increases the moisture stress tolerance of arabidopsis ^[30]
VfUSP	<i>Vicia faba</i>	268	PSV	Associates with the seed development ^[28]
BNM2	<i>Brassica napus</i>	282	PSV	It is involved in PSV biogenesis ^[29]
SALI3-2	<i>Glycine max</i>	276	Vacuole ^[31]	It can improve the salt tolerance of transgenic <i>E.coli</i> and yeast ^[32] . The <i>Sali3-2</i> transgenic <i>Arabidopsis thaliana</i> seedlings are more tolerant to Cu ²⁺ or Cd ²⁺ stresses than the wild type seedlings ^[31,33]

PSV: 蛋白贮存液。

PSV: protein storage vacuoles.

目前发现定位于细胞膜外的BURP蛋白有番茄(*Lycopersicon esculentum*)的PG1 β ^[9]、水稻的OsBURP16^[34]、棉花(*Gossypium hirsutum*)的

GhRDL1^[35]和大豆的GmRD22^[14]等。这些细胞壁或质外体中定位的BURP蛋白往往通过与细胞壁中的一些酶相互作用而调控细胞壁多糖类物质的合成与



播种在含100 $\mu\text{mol/L}$ CuCl_2 的1/2MS平板上的转*AtRD22*基因株系(RD-1、RD-2和RD-3)种子萌发14 d后的生长情况。

The seeds of *AtRD22* transgenic lines (RD-1, RD-2 and RD-3) were germinated for fourteen days on 1/2MS agar plates containing 100 $\mu\text{mol/L}$ CuCl_2 .

图2 野生型和转*AtRD22*基因的拟南芥各株系在含铜培养基上的生长情况

Fig.2 Growth of wild type and *AtRD22* transgenic *Arabidopsis thaliana* seedlings cultured on Cu^{2+} -containing medium

分解。如番茄果实在成熟过程中,其果皮中的PG1 β 通过将PG2(多聚半乳糖醛酸酶2)固定于细胞壁中果胶的作用位点上,调控PG2的生化与酶学特性,促进PG2对果胶的催化解聚,加速果胶溶解和果实成熟^[9]。而水稻中属于PG1 β -like亚组的蛋白OsBURP16在过量表达时会引起果胶质的分解,降低果胶的含量,影响细胞间的粘着及细胞壁的完整性,使植株对低温、盐、干旱等非生物胁迫的耐受能力降低^[34]。棉花GhRDL1为RD22-like亚组蛋白,它可与 α -expansin GhEXPA1(膨胀素1)相互作用,促进纤维素微纤丝的滑动,影响细胞壁的松弛和伸展^[35]。大豆GmRD22可与细胞壁中的过氧化物酶GmPER1相互作用,并且GmRD22的过量表达会使细胞壁木质素含量增加,并提高植物对盐、干旱等胁迫的耐受能力^[14]。而本研究小组对拟南芥*AtRD22*蛋白的初步研究也发现该蛋白存在于质外体中^[36],其过量表达可提高植株对高浓度 Cu^{2+} 胁迫的耐受能力(图2);另有研究则显示,拟南芥*AtRD22*在ABA介导的干旱胁迫中起抑制作用^[30]。此外,葡萄*VvRD22*基因在转基因烟草植物中的表达能够提高该植物从种子萌发到成熟植物阶段对盐胁迫的适应能力^[37]。这些研究结果显示,这些质外体BURP蛋白可以或可能通过与其他蛋白质的相互作用而调控细胞壁中多聚糖的组成和含量,而这种调控方式除了在植物的正常生长发育阶段起作用外,还可能在植株应对某些非生物胁迫的防御反应中发挥功能。

4 展望

目前, BURP蛋白在植物耐受非生物胁迫中的作用得到了一定的阐述,但仍有很多问题有待解决:(1)基因的表达调控。在胁迫条件下BURP基因的调控方面,目前报道最多的是顺式作用元件的作用,而其他的调控方式如通过microRNA的调控是否存在?相关证据尚不足。(2)蛋白质的亚细胞定位和功能及作用机制。关于BURP蛋白亚细胞定位的研究目前已有一些报道,从这些报道中可知定位于细胞中各种囊泡的蛋白多为BNM2-like和USP-like亚组蛋白,定位于细胞壁或质外体的蛋白多为PG1 β -like和RD22-like亚组蛋白,这是否意味着这些亚组的其他蛋白质也具有相似的细胞定位?这有待进一步的研究;而关于BURP蛋白功能的研究虽然已有一些报道,但不同BURP蛋白的作用方式或分子机制可能不同,各结构域所起的作用还不明了,例如,细胞壁定位的BURP蛋白GmRD22和OsBURP16等是否是通过某个相似的蛋白结构域与细胞壁中其他蛋白相互作用而发挥其功能的?目前已发现SALI3-2蛋白能与一些重金属离子结合,其过量表达还能提高植物对铜、镉等重金属离子的耐受能力,这种作用是否是通过蛋白中特定的结构域如BURP进行,抑或通过BURP中保守的、特定氨基酸如半胱氨酸、组氨酸等来实现?这值得深入研究。我们还发现,质外体定位的*AtRD22*蛋白在过量表达时也能够提高植物耐受铜胁迫的能力,这使BURP蛋白与重金属离子间

的关系更值得关注,其具体作用机制有待进一步研究。

对植物BURP蛋白家族的深入研究将有利于更全面地认识植物对逆境胁迫应答和适应的生理生化和分子机制,可为利用分子育种技术开发抗逆植物新品种提供理论基础。

参考文献 (References)

- Hattori J, Boutilier KA, van Lookeren Campagne MM, Miki BL. A conserved BURP domain defines a novel group of plant proteins with unusual primary structures. *Mol Gen Genet* 1998; 259(4): 424-8.
- Vij S, Tyagi AK. Emerging trends in the functional genomics of the abiotic stress response in crop plants. *Plant Biotechnol J* 2007; 5(3): 361-80.
- Matsukura S, Mizoi J, Yoshida T, Todaka D, Ito Y, Maruyama K, *et al.* Comprehensive analysis of rice DREB2-type genes that encode transcription factors involved in the expression of abiotic stress-responsive genes. *Mol Gen Genet* 2010; 283(2): 185-96.
- 唐玉林, 王亚静, 蔡雪梅, 郑易之. 植物BURP-蛋白家族. 自然科学进展(Tang Yulin, Wang Yajing, Cai Xuemei, Zheng Yizhi. Plant BURP-protein family. *Progress in Natural Science*) 2009; 19(3): 241-7.
- Ding X, Hou X, Xie K, Xiong L. Genome-wide identification of BURP domain-containing genes in rice reveals a gene family with diverse structures and responses to abiotic stresses. *Planta* 2009; 230(1): 149-63.
- Gan DF, Jiang H, Zhang J, Zhao Y, Zhu S, Cheng B. Genome-wide analysis of BURP domain-containing genes in maize and sorghum. *Mol Biol Rep* 2011; 38(7): 4553-63.
- Shao YH, Wei G, Wang L, Dong Q, Zhao Y, Chen BJ, *et al.* Genome-wide analysis of BURP domain-containing genes in populus trichocarpa. *J Integr Plant Biol* 2011; 53(9): 743-55.
- Matus JT, Aquea F, Espinoza C, Vega A, Cavallini E, Dal Santo S, *et al.* Inspection of the grapevine BURP superfamily highlights an expansion of RD22 genes with distinctive expression features in berry development and ABA-mediated stress responses. *PLoS One* 2014; 9(10): e110372.
- Zheng L, Heupel RC, DellaPenna D. The beta subunit of tomato fruit polygalacturonase isoenzyme 1: Isolation, characterization, and identification of unique structural features. *Plant Cell* 1992; 4(9): 1147-56.
- Xu HL, Li YX, Yan YM, Wang K, Gao Y, Hu YK. Genome-scale identification of soybean BURP domain-containing genes and their expression under stress treatments. *BMC Plant Biol* 2010; 10: 197.
- Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. The plant hormone abscisic acid mediates the drought-induced expression but not the seed-specific expression of *rd22*, a gene responsive to dehydration stress in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Gen Genet* 1993; 238(1/2): 17-25.
- Iwasaki T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Identification of a cis-regulatory region of a gene in *Arabidopsis thaliana* whose induction by dehydration is mediated by abscisic acid and requires protein synthesis. *Mol Gen Genet* 1995; 247(4): 391-8.
- Anderson JP, Badruzaufari E, Schenk PM, Manners JM, Desmond OJ, Ehler C, *et al.* Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2004; 16(12): 3460-79.
- Wang H, Zhou L, Fu Y, Cheung MY, Wong FL, Phang TH, *et al.* Expression of an apoplast-localized BURP-domain protein from soybean (GmRD22) enhances tolerance towards abiotic stress. *Plant Cell Environ* 2012; 35(11): 1932-47.
- 张霞, 常丹, 彭丹, 张富春. 极端耐盐植物盐穗木脱水胁迫响应基因*Rd22*的克隆及表达分析. 生物技术(Zhang Xia, Chang Dan, Peng Dan, Zhang Fuchun. Cloning and Expression Analysis of dehydration-respective protein gene *Rd22* (*HcRd22*) from extremely salt-tolerant plant *halostachys caspica*. *Biotechnology*) 2013; 23(6): 5-8.
- Yu SW, Zhang LD, Zuo KJ, Li ZG, Tang KX. Isolation and characterization of a BURP domain-containing gene BnBDC1 from *Brassica napus* involved in abiotic and biotic stress. *Physiol Plantarum* 2004; 122(2): 210-8.
- Banzai T, Sumiya K, Hanagata N, Dubinsky Z, Karube I. Molecular cloning and characterization of genes encoding BURP domain-containing protein in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. *Trees-Struct Funct* 2002; 16(2/3): 87-93.
- Ragland M, Soliman KM. *Sali5-4a* and *Sali3-2*, two genes induced by aluminum in soybean roots. *Plant Physiol* 1997; 114: 395.
- 唐玉林, 曹雁, 欧忠华, 杨悉妮, 胡恋苹, 郑易之. 非生物胁迫因子对大豆*Sali3-2*基因的调控作用. 深圳大学学报(理工版)(Tang Yulin, Cao Yan, Ou Zhonghua, Yang Xini, Hu Lianping, Zheng Yizhi. Regulatable gene expression controlled by the promoter of *Sali3-2* under different abiotic stresses. *Journal of ShenZhen University Science and Engineering*) 2012; 29(1): 73-9.
- Datta N, LaFayette PR, Kroner PA, Nagao RT, Key JL. Isolation and characterization of three families of auxin down-regulated cDNA clones. *Plant Mol Biol* 1993; 21(5): 859-69.
- Pla M, Vilardell J, Guiltinan MJ, Marcotte WR, Niogret MF, Quatrano RS, *et al.* The cis-regulatory element ccacgtgg is involved in aba and water-stress responses of the maize gene *rab28*. *Plant Mol Biol* 1993; 21(2): 259-66.
- Narusaka Y, Nakashima K, Shinwari ZK, Sakuma Y, Furihata T, Abe H, *et al.* Interaction between two cis-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of *Arabidopsis rd29A* gene in response to dehydration and high-salinity stresses. *Plant J* 2003; 34(2): 137-48.
- Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters. *Trends Plant Sci* 2005; 10(2): 88-94.
- Yamaguchishinozaki K, Shinozaki K. A novel cis-acting element in an *arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress. *Plant Cell* 1994; 6(2): 251-64.
- Baker SS, Wilhelm KS, Thomashow MF. The 5'-region of *arabidopsis-thaliana cor15a* has cis-acting elements that confer cold-regulated, drought-regulated and aba-regulated gene-expression. *Plant Mol Biol* 1994; 24(5): 701-13.
- Abe H, YamaguchiShinozaki K, Urao T, Iwasaki T, Hosokawa D,

- Shinozaki K. Role of arabidopsis MYC and MYB homologs in drought- and abscisic acid-regulated gene expression. *Plant Cell* 1997; 9(10): 1859-68.
- 27 Carra A, Mica E, Gambino G, Pindo M, Moser C, Pe ME, *et al.* Cloning and characterization of small non-coding RNAs from grape. *Plant J* 2009; 59(5): 750-63.
 - 28 Van Son L, Tiedemann J, Rutten T, Hillmer S, Hinz G, Zank T, *et al.* The BURP domain protein AtUSPL1 of *Arabidopsis thaliana* is destined to the protein storage vacuoles and overexpression of the cognate gene distorts seed development. *Plant Mol Biol* 2009; 71(4/5): 319-29.
 - 29 Teerawanichpan P, Xia Q, Caldwell SJ, Datla R, Selvaraj G. Protein storage vacuoles of *Brassica napus* zygotic embryos accumulate a BURP domain protein and perturbation of its production distorts the PSV. *Plant Mol Biol* 2009; 71(4/5): 331-43.
 - 30 Harshavardhan VT, Van Son L, Seiler C, Junker A, Weigelt-Fischer K, Klukas C, *et al.* AtRD22 and AtUSPL1, members of the plant-specific BURP domain family involved in *Arabidopsis thaliana* drought tolerance. *PLoS One* 2014; 9(10): e110065.
 - 31 Tang YL, Cao Y, Qiu JB, Gao Z, Ou ZH, Wang YJ, *et al.* Expression of a vacuole-localized BURP-domain protein from soybean (SALI3-2) enhances tolerance to cadmium and copper stresses. *PLoS One* 2014; 9(6): e98830.
 - 32 唐玉林, 李小杰, 钟昀廷, 郑易之. 利用酵母表达体系研究大豆SALI3-2蛋白功能. 深圳大学学报(理工版)(Tang Yulin, Li Xiaojie, Zhong Yunting, Zheng Yizhi. Functional analysis of soybean SALI3-2 in yeast. *Journal of Shenzhen University Science and Engineering*) 2007; 24(3): 324-30.
 - 33 唐玉林, 高占, 徐宏, 贺建芝, 董一含, 郑易之. 铜离子与SALI3-2蛋白的相互作用. 高等学校化学学报(Tang Yulin, Gao Zhan, Xu Hong, He Jianzhi, Dong Yihan, Zheng Yizhi. Interaction of copper(II) ion with SALI3-2. *Chemical Journal of Chinese Universities*) 2013; 34(1): 128-34.
 - 34 Liu HH, Ma Y, Chen N, Guo SY, Liu HL, Guo XY, *et al.* Overexpression of stress-inducible OsBURP16, the beta subunit of polygalacturonase 1, decreases pectin content and cell adhesion and increases abiotic stress sensitivity in rice. *Plant Cell Environ* 2014; 37(5): 1144-58.
 - 35 Xu B, Gou JY, Li FG, Shanguan XX, Zhao B, Yang CQ, *et al.* A cotton BURP domain protein interacts with alpha-expansin and their co-expression promotes plant growth and fruit production. *Mol Plant* 2013; 6(3): 945-58.
 - 36 Tang YL, Ou ZH, Qiu JB, Mi ZL. Putative signal peptides of two BURP proteins can direct proteins to their destinations in tobacco cell system. *Biotechnol Lett* 2014; 36(11): 2343-9.
 - 37 Jamoussi RJ, Elabbassi MM, Ben Jouira H, Hanana M, Zoghalmi N, Ghorbel A, *et al.* Physiological responses of transgenic tobacco plants expressing the dehydration-responsive RD22 gene of *Vitis vinifera* to salt stress. *Turk J Bot* 2014; 38(2): 268-80.
 - 38 Wang A, Xia Q, Xie W, Datla R, Selvaraj G. The classical Ubisch bodies carry a sporophytically produced structural protein (RAFTIN) that is essential for pollen development. *Proc Natl Acad Sci USA* 2003; 100(24): 14487-92.
 - 39 Batchelor AK, Boutilier K, Miller SS, Hattori J, Bowman LA, Hu M, *et al.* SCBI, a BURP-domain protein gene, from developing soybean seed coats. *Planta* 2002; 215(4): 523-32.