

植物 DELLA 蛋白的功能及其在大豆中的研究

张彤, 赵琳, 赵建刚, 李文滨

(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: DELLA 属于 GRAS 核转录调节因子家族, 负向调节 GA 信号途径, 并抑制植物生长发育。GA 与其受体结合后, 与 DELLA 蛋白发生互作, 并通过 26S 蛋白酶体将 DELLA 降解, 从而解除 DELLA 对植物发育的抑制作用。DELLA 通过与不同的转录因子互作, 调控下游基因的表达。文章综述了 DELLA 蛋白在 GA 信号传导中作用的分子机理和 DELLA 蛋白调控植物生长发育的功能, 以及作为整合因子, DELLA 在介导低温、光等环境因子及其它植物激素之间的交互作用的分子机制, 并介绍了大豆 DELLA 功能的研究进展。

关键词: DELLA; 赤霉素信号转导; 大豆

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2011)05-0874-06

Function of Plant DELLA Protein and Its Research Advancement in Soybean

ZHANG Tong, ZHAO Lin, ZHAO Jian-gang, LI Wen-bin

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

Abstract: DELLAs belong to the GRAS transcriptional repressors and act as negative regulators in gibberellin signaling pathway to repress GA-mediated growth. GA derepress the inhibition of DELLA by forming GA-GA receptor-DELLA complex, leading to the destabilization of the DELLA protein via 26S proteasome pathway. DELLAs interact with various transcriptional factors to regulate the downstream gene expression. This article highlighted recent advances in our understanding of the molecular mechanisms of DELLAs' role in GA signaling and plant growth and development, and the integrator role DELLAs play between the GA pathway, other hormone-signaling pathways and environmental cues, as well as the researches of DELLA function in soybean.

Key words: DELLA; GA signaling; Soybean

赤霉素(GA)几乎影响了高等植物生长、发育的全过程,包括种子萌发、下胚轴伸长、茎伸长、花形成和种子发育,以及生物钟和光调节。DELLA 不仅介导了大部分 GA 反应,而且是植物对多种激素信号和外界环境信号系统反应的整合因子,因此对 DELLA 蛋白功能的研究成为植物信号传导的一个热点。该文对 DELLA 在 GA 信号传导中的作用,DELLA 对植物生长发育的调控,以及大豆 DELLA 的研究进展作了概述。

1 DELLA 蛋白与 GA 信号传导

1.1 DELLA 蛋白在 GA 信号传导中起关键作用

DELLA 蛋白是核转录调节因子,负向调节 GA 信号途径,并抑制植物生长发育^[1]。GA 与其受体 GID1 的 C 端结构域结合后,引起 GID1 的 N 端结构

域构象发生改变,将与 GA 结合的口袋关闭,形成与 DELLA 蛋白结合的疏水核心^[2]。DELLA 蛋白与 GA-GID 复合体结合后,会形成更加稳定的 GA-GID1-DELLA 复合体。之后,泛素 E3 连接酶复合体招募 DELLA 蛋白并进行多泛素化,DELLA 蛋白被 26S 蛋白酶体降解。因此,GA 通过对 DELLA 蛋白的降解,解除 DELLA 对植物的生长发育抑制作用。

Liu 等鉴定了一种油菜(*B. napus*)的半矮化突变体 *ds-1*,其中编码 DELLA 蛋白的 *BnRGA* 基因发生了点突变,导致 DELLA 蛋白不能与 GA 的受体 GID1 互作,因此不能被降解,其 C 端抑制结构域的抑制作用不能被解除,因此植株矮小。

1.2 DELLA 蛋白在信号传导中发生分子间和分子内的互作

赤霉素 GA 通过招募 F-box 蛋白从而诱导 DEL-

收稿日期:2011-04-02

基金项目:大豆生物学教育部重点实验室开放基金资助项目(SB08A04);国家自然科学基金资助项目(30971810);农业部大豆产业技术研发中心资助项目;黑龙江省教育厅创新团队资助项目。

第一作者简介:张彤(1987-),男,硕士,研究方向为大豆生物技术。E-mail:zhangtongchina@163.com。

通讯作者:李文滨(1958-),男,教授,博士生导师,从事大豆遗传育种研究。E-mail:wenbinli@yahoo.com。

LA 蛋白的降解。GA 与其核受体结合后,与 DELLA 蛋白的 N 端互作,从而引发 DELLA 蛋白 C 端与 F-box 蛋白的结合^[3]。Sheerin 等^[4]用体内和体外方法研究了拟南芥的 RGL1 (一种 DELLA 蛋白)与 GID1A (一种 GA 受体)以及 SLY1 (F-box 蛋白的)之间的互作。氘交换质谱显示,在与 GID1A 结合之前,RGL1 的整个 N 端结构域呈无序状态。

Sun 等不仅证明在生理条件下未结合的 DELLA 蛋白 N 端结构的无序性,还鉴定出了几个能导致无序向有序转变的分子特征序列。表面等离子共振技术 (surface plasmon resonance) 试验证明,RGL1 的 N 端在与 GID1A 结合后发生构象改变。而且,与单克隆抗体的竞争性测试表明,DELLA 基序的特征短螺旋区 Asp/Glu/Leu/Leu 在 GID1A-RGL1 N-端结构域之间的互作不是必需的。他们还用酵母双杂交和三杂交技术证明了 RGL1 蛋白的 N 端与 GID1 的互作是 SLY1 与 RGL1 蛋白的 C 端互作的必要条件^[5]。

1.3 DELLA 蛋白活性的调节

除了依赖于 GA 的蛋白降解途径外,DELLA 的活性还受其它机制的调节。植物体内过表达的 GID1 蛋白能与 DELLA 直接互作,从而不经过 DELLA 蛋白的降解而使其失活^[6]。另外,翻译后修饰,如糖基化和磷酸化也能影响 DELLA 蛋白活性。*della* 和 *spy* 突变体的上位性分析 (Epistasis analysis) 和双向凝胶印迹实验 (two dimensional gel-blot analysis) 表明,SPINDLY (SPY) 通过 O-GlcNAc 糖基化修饰激活 DELLA 蛋白^[7],而受 GA 激活的蛋白激酶可能对 DELLA 蛋白磷酸化从而使之失活。不同激酶对 DELLA 蛋白具有相反的调节作用,这可能是因为它们作用于不同的磷酸化位点。

Dai 等的研究表明,EL1 (*EARLIER FLOWERING1*) 对 DELLA 蛋白的磷酸化是维持 DELLA 蛋白活性和稳定性的必要条件^[8]。EL1 编码酪蛋白激酶 1 (casein kinase1, CK1), 可以对 DELLA 磷酸化,从而负向调节 GA 信号途径^[9]。水稻的早花突变体 *el1* 对 GA 的敏感性提高,将正常的 EL1 基因转入 *el1*,早花现象消失,说明 EL1 抑制水稻早花。经 GA 处理后,EL1 的表达水平下降。酵母双杂交实验证明 EL1 和 SLR1 互作,胶内磷酸化测定法实验 (in-gel kinase assay) 显示,EL1 能特异地磷酸化 SLR 蛋白端的 196 位和 C 端 510 位的丝氨酸。改变 SLR1 磷酸化位点对 GA 的信号传导发生改变。过表达 SLR 的野生型水稻严重矮化,第二叶鞘缩短,

而这些 DELLA 蛋白对植物发育的抑制作用表型在过表达 SLR 的 *el1* 水稻中都不明显,说明 EL1 对 DELLA 蛋白的磷酸化,对 DELLA 的活性和稳定性起重要作用。该研究还表明,DELLA 蛋白能整合蛋白激酶和激素信号,从而控制植物的生长发育。

2 DELLA 对植物生长发育的调控

2.1 DELLA 蛋白调控植物生长发育的分子机制

DELLA 抑制植物生长发育的机制还不清楚。它们属于植物特有的核蛋白 GRAS 家族,不具有典型的 DNA 结合结构域,但具有核定位信号,因此可能通过与转录因子的互作,调节下游基因的表达,从而抑制植物的生长发育^[10]。

最新的研究证明,DELLA 可能与 SCL3 (SCARECROW-LIKE 3) 相互拮抗,从而控制下游的 GA 反应和上游 GA 生物合成的基因^[11]。之前的芯片研究认为 SCL3 是 DELLA 的直接靶基因,它的表达受 DELLA 诱导,受 GA 抑制。Zhang 等的研究认为,SCL3 通过直接与 DELLA 蛋白互作而调节 SCL3 的表达。在种子萌发和幼苗生长中,*scl3* 无效突变株对 GA 的敏感性降低,GA 生物合成的基因表达量提高,表明 SCL3 是 GA 信号途径中的正向调节因子。这也暗示了生物体内 GA 稳态的维持和 GA 介导的对植物生长发育的控制涉及复杂的调控网络。

Zentella 通过芯片分析,在拟南芥中鉴定出了几个受 DELLA 蛋白调节的直接靶基因,并用染色质免疫共沉淀-定量 PCR 技术证明 DELLA 蛋白与其靶基因的启动子序列结合^[12]。DELLA 还能诱导 GA 合成的上游基因和 GA 受体基因的表达,说明它在维持 GA 稳态和反馈调节中起重要作用。有证据表明,DELLA 蛋白促进生物活性 GA 的合成。例如,在拟南芥的 DELLA 突变体 *rga* 中,合成 GA₄ 的基因表达量下降,说明较高的 DELLA 蛋白与 GA 合成基因的上调表达相关^[13]。另外,Zentella 等证明,GA3ox1 和 GA20ox2 是受 DELLA 蛋白调节的直接靶位^[12]。DELLA 蛋白还能参与调节 RING 类型的泛素 E3 连接酶,如对在 ABA 积累过程中起重要作用的 *XERICO*。DELLA 调节 *XERICO* 的表达,引起 ABA 浓度升高,从而抑制 GA 介导的促进植物生长的作用。

酵母双杂交实验还证明了 DELLA 蛋白与其靶蛋白的互作,如 PIF1 (PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 1), SPT (Suppressor of Ty), PIF3 (PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 3)^[14]。

对受 DELLA 调节的基因启动子序列分析表明,它们不具有保守的顺式反应元件,这也印证了 DELLA 通过与不同的转录因子作用,调控诸多的下游基因。通过酵母双杂交或者蛋白质组学方法寻找更多的与 DELLA 互作的蛋白,会加深对 DELLA 功能的分子机制的理解。

2.2 DELLA 调节细胞增殖和细胞扩展

植物的生长速率由细胞增殖 (cell proliferation) 和细胞扩展 (cell expansion) 共同决定的。Silverstone 的研究表明,GA 降解生长抑制因子 DELLA 蛋白,促进细胞伸展^[7]。GA 通过 DELLA-依赖的机制调控细胞周期,在根的分生组织中过表达 *gai* 基因,产生的不受 GA 降解的 DELLA 蛋白能极大地减少分裂细胞的数目。因此,DELLA 蛋白降低细胞的增殖速率,减慢细胞的扩展速度,从而减少细胞的数目和体积,抑制植物的生长发育。

2.3 DELLA 蛋白通过作用于内皮层细胞抑制根的伸长

GA 促进植物根的伸长,而 DELLA 蛋白抑制根的伸长^[15]。为研究 GA 控制根伸长的机制,Ubeda 等^[16]将一种不受 GA 降解的突变 DELLA 蛋白 *gai* (N 端缺失 17 个氨基酸,不能感知 GA 信号)特异地表达于拟南芥根的各种组织:表皮 (epidermal)、皮层 (cortical)、中柱 (stele) 和内皮层 (endodermis)。结果发现 *gai* 蛋白表达于表皮、皮层和中柱都不能抑制根的伸长,而将 *gai* 蛋白表达于内皮层里,显著抑制了根的伸长。过表达 *gai* 的根在细胞扩展模式上发生了重要变化:内皮层细胞较小,其相邻的皮层细胞不进行纵向伸长而进行横向伸长,将表皮细胞向外挤。这样就使得过表达 *gai* 的根比对照显著短。

2.4 DELLA 蛋白调控表皮毛发育

DELLA 蛋白在拟南芥表皮毛发育中起中心调控作用。GA 为表皮毛的发生所必需,拟南芥的 GA 缺失突变体 *ga1-3* 在叶、茎等器官几乎不长表皮毛,而 *RGA* 和 *GAI* 的功能缺失突变体能恢复 *ga1-3* 表皮毛缺失的表型^[17]。这说明 DELLA 蛋白抑制表皮毛的发生。拟南芥的几种 DELLA 蛋白抑制控制表皮毛发育的基因,协同诱导气生器官表皮毛 (trichome) 的发生。DELLA 抑制大多数参与表皮毛发生的正向调节基因,而且 *GIS2* (GLABROUS INFLORESCENCE STEMS2) 是 DELLA-依赖的表皮毛发育下游调节因子。而且这种调控方式需要 DELLA 蛋白的从头合成 (de novo protein synthesis)。GAI 是

抑制表皮毛分枝的主要因子,而 *RGL1* 和 *RGL2* 则促进表皮毛分枝数^[18]。另外莲座叶腹面出现表皮毛是植物从营养生长向生殖生长的过渡的标志,*RGL1* 和 *RGL2* 延迟了这种相变。然而,花器官表皮毛的诱导起始不受 *RGA*, *GAI*, *RGL1* 或 *RGL2* 的控制。

2.5 DELLA 蛋白控制裂状小叶的发育

种子植物的叶缘或者是完整的,或者是呈分裂状,发育成单独的小叶 (leaflet)^[19]。Jasinski 的研究表明,番茄 (*Solanum lycopersicum*) 的 DELLA 蛋白通过正确地起始小叶形成的时间来调节番茄小叶的数目。*KNOX* (*KNOTTED1*-like homeodomain proteins) 是控制番茄裂状小叶数目的正向调控因子,而 GA 与 *KNOX* 相拮抗,降低番茄小叶数目。在叶发育的表型方面,番茄 DELLA 蛋白的突变体 *procera* 与施加过量 GA 的番茄相似。进一步研究证明,DELLA 蛋白是起始叶原基生长的必要条件,并且突变体 *procera* 植物比野生型更早地停止小叶的分化,说明 DELLA 蛋白界定了番茄开始和结束产生小叶的时间。DELLA 蛋白还抑制了细胞的生长,*procera* 的叶片比野生型植物叶片生长更快^[20]。然而二者最终的叶片大小没有显著差别,说明番茄叶片最终的形状和大小取决于小叶的发生次序和控制器官大小过程的协调。

2.6 DELLA 蛋白与花的发育

拟南芥共有 5 个编码 DELLA 蛋白的基因:*RGA* (REPRESSOR of *GA1-3*)、*GAI* (GIBBERELLIN INSENSITIVE)、*RGL1* (*RGA* Like1)、*RGL2* 和 *RGL3*。*rga* 和 *gai* 的无效突变体能部分恢复拟南芥的 GA 缺失突变体 *ga1-3* 在正常状态下不萌发、极度矮化、晚花和种子雄性不育等表型,说明在种子萌发和成花反应中,*RGA* 和 *GAI* 是主要的起抑制作用的 DELLA 蛋白^[21]。进一步的研究证明,*RGL1*、*RGL2* 和 *RGL3* 基因只表达于萌发的种子、花和角果中。*RGA*、*RGL2* 和 *RGL1* 抑制花瓣、雄蕊和花药的发育。因此 GA 通过对以上 3 种 DELLA 蛋白的降解,促进雄蕊花瓣发育,花丝伸长,以及花药中小孢子向成熟花粉粒的转变^[22]。

乙烯通过调节 DELLA 蛋白控制植物的开花时间外源乙烯使植物开花时间延长,而 DELLA 蛋白的功能缺失突变体 (loss-of-function mutant) 可以恢复这种表型。这说明,乙烯可能通过调节 DELLA 的活性而影响植物成花反应。进一步研究表明,乙烯信号降低植物体内 GA 含量,使得 DELLA 蛋白积

累。乙烯还能通过 *CTR1* 依赖的乙烯反应途径而作用于 DELLA 蛋白。受乙烯诱导的 DELLA 蛋白积累抑制了 *LFY* (*LEAFY*) 和 *SOC1* (*SUPPRESSOR of OVEREXPRESSION of CONSTANS 1*) 基因的表达,最终导致晚花^[23]。

3 DELLA 介导植物对激素与环境信号的互作

3.1 DELLA 介导 GA 途径与依赖于 CBF1 的冷信号途径的交互

Achard 报道了 DELLA 蛋白在 GA 信号途径和依赖于 *CBF1* (*C-repeat/dehydration response element binding factor1*) 的冷信号传导途径 (*CBF1*-dependent cold signaling pathway) 交互过程中的作用。*CBF* 冷反应途径是植物冷驯化的最主要的途径,这些基因的表达受低温诱导,并调节下游基因的表达而保护植物免受冷害^[24]。低温降低酶活力,改变脂类和其它分子的构象,从而使植物的生长发育变慢。组成型过表达 *CBF1* 的转基因拟南芥在提高植物耐冷能力的同时,生长发育也较为缓慢,它们体内活性 GA 含量下降,矮化并晚花^[25]。用外源 GA 处理可恢复由过表达 *CBF1* 导致的植株矮化现象^[26]。低温诱导 GFP-RGA 融合蛋白在根中的表达。这说明 DELLA 蛋白参与低温对植物生长的抑制。暴露于低温时,与野生型拟南芥相比,DELLA 基因四重突变体 (*quadruple-DELLA mutant*) 根的生长受低温胁迫的程度低。将 *CBF1* 基因过表达于 DELLA 蛋白缺失的突变体 *gai-t 6 rga-24* 抑制了矮化、晚花的表型,这直接证明了低温诱导的矮化受 DELLA 蛋白的调节。因此,*CBF1* 通过诱导 DELLA 蛋白的积累,从而抑制植物的生长发育。

3.2 DELLA 介导光和 GA 信号的交互

光对下胚轴伸长的抑制部分是通过 DELLA 介导的。在光形态建成中,光敏色素通过促进 PIF (*PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR*) 的降解而抑制下胚轴伸长,抑制 GA 的积累从而提高 DELLA 蛋白的水平^[27]。PIF 是一类能促进下胚轴伸长的 bHLH 转录因子。DELLA 蛋白与 PIF3 和 PIF4 结合,使得受 PIF3/PIF4 调控的靶基因不能表达,从而抑制下胚轴伸长。这说明 DELLA 与其它蛋白的直接互作是光和 GA 信号的交互的一种方式。

在种子萌发过程中也存在受 DELLA 介导的光和 GA 信号的交互。与它们在调节下胚轴伸长方面的拮抗作用不同,光和 GA 都促进萌发。在暗下,

PII5 通过与 DELLA 基因的启动子结合激活 DELLA 的表达,从而抑制萌发。在光下,光通过光敏色素将 PII5 降解,并诱导 GA 的积累,从而降解 DELLA 蛋白,启动种子萌发^[28]。Richter 等^[29]还鉴定出了受 DELLA 和 PIF 调控的下游转录因子 *GNC* (*GA-TA, NITRATE-INDUCIBLE, CARBON-METABOLISM INVOLVED*) 和 *GNL/CGA1* (*GNC-LIKE/CYTOKININ-RESPONSIVE GATA FACTOR1*)。

3.3 DELLA 通过对活性氧积累的控制而介导植物的逆境反应

有报道称,环境变化能改变 DELLA 蛋白活性,DELLA 蛋白可以通过调节活性氧 ROS (*reactive oxygen species*) 水平来控制植物对胁迫的反应和生长^[30]。植物在逆境反应中,ROS 这些小分子可作为细胞内的第二信使而参与对生命活动的调控^[31]。在生物和非生物胁迫下,拟南芥的 DELLA 蛋白含量提高,并使编码 ROS 解毒酶 (*ROS-detoxification enzymes*) 基因的表达水平上调,使 ROS 维持在较低水平,因此延迟细胞凋亡,提高植物抗性^[32]。还有报道称,ROS 控制细胞扩展,且 DELLA 对根毛发育的调控是依赖于 ROS 的。

3.4 DELLA 蛋白参与植物对冠层信号的生长反应调控

植物之间相互作用在很大程度上影响了植物的发育,DELLA 蛋白可能与其它环境信号因子互作,参与植物对外界环境信号的反应。植物能通过光质信号感知与周围植物的竞争,从而产生避阴反应,包括使茎伸长以增加捕获光的量。避阴反应受光敏色素 B 受体和赤霉素的严格调控,在较低的红光与远红光比例 (*R: FR ratio*) 和降低的蓝光强度下被诱导^[33]。在密植的拟南芥中 ($10\,000\text{株}\cdot\text{m}^{-2}$),叶柄明显伸长,GA 信号增强,DELLA 蛋白被降解。野生型拟南芥经 24 h 低 R: FR 处理后,叶柄伸长反应明显。经赤霉素合成抑制剂多效唑 (*PAC*) 处理的野生型拟南芥和赤霉素缺失突变体 *gal1-3* 却没有表现出受低红光与远红光诱导的叶柄伸长反应,因此赤霉素调控低 R: FR 诱导的避阴反应。在 DELLA 蛋白不受 GA 降解的 *gai* 突变中,这种光敏色素诱导的避阴反应强度降低,说明 DELLA 蛋白抑制植物的避阴反应。然而,DELLA 缺失的突变体并不具有组成型的避阴反应,它们也呈现出受低红光与远红光诱导的叶柄伸长反应^[34]。因此,虽然 GA 对 DELLA 蛋白的降解能诱导植物发生避阴反应,但仅有 DELLA 蛋白的降解不足以使植物发生叶柄伸长

等避阴反应。

3.5 DELLA 蛋白参调节植物的磷饥饿反应

磷(Pi)是植物生长发育必须的大量元素,由于吸收率低下,植物常处于磷饥饿(Pi starvation)状态^[35]。有研究发现,植物的磷饥饿反应可能依赖于 DELLA 蛋白活性。植物在磷饥饿状态下,DELLA 蛋白能介导花青素积累和根的形态改变以及根毛的伸长,它们都是植物磷饥饿特征表型^[36]。但是 DELLA 蛋白并不影响磷的吸收效率。施加外源 GA 或者降低 DELLA 蛋白的表达量可以抑制植物磷饥饿反应。相反,超量表达 DELLA 蛋白突变体的磷饥饿反应也加强。另外,磷饥饿诱导 GFP-RGA 蛋白在核中表达,下调 GA 合成的基因。因此,磷饥饿使具有生物活性的 GA 含量降低,导致 DELLA 蛋白的积累,进而调节了适应性的磷饥饿反应^[37]。

4 大豆 DELLA 蛋白的研究

4.1 大豆 DELLA 蛋白的鉴定和功能

东北农业大学大豆生物学教育部重点实验室克隆了 4 个大豆的 *DELLA* 基因,并对基因结构和功能进行了分析。大豆的 4 个 *DELLA* 基因可以为分 2 对,每对基因在蛋白水平上的相似性高达 89% ~ 92%,它们可能来自于大豆基因组的复制,这也支持了大豆是古同源多倍体的假设。虽然 N 端的同源性整体不高,但都含有特征结构域 DELLA 和 TVHYNP,它们是 GA-诱导的 DELLA 蛋白降解所必需的基序。大豆 DELLA 蛋白在 C 端保守性非常高,含有 GRAS 蛋白家族中所共有的 LHR1, VHIID, LHR2, PFYRE 和 SAW 等保守结构域。系统进化分析表明,大豆 DELLA 蛋白与双子叶植物的 DELLA 蛋白非常相近,并且与豌豆的 *PsCRY* 和 *PsLA* 在进化上同源性最高(待发表)。

根据大豆 DELLA 蛋白开放读码框约上游 2 000 bp 的序列,从大豆基因组中克隆并分析了 4 个大豆 *DELLA* 基因的启动子序列。通过 PLACE 在线预测工具,研究了所得启动子序列中的顺式作用调节元件。除 TATA 框和 CAAT 盒之外,还发现了赤霉素反应元件和光反应元件,这与 *DELLA* 是大豆赤霉素信号途径中的关键因子是一致的。另外,用大豆 *DELLA* 基因的启动子驱动 *GUS* 基因的表达,证明了启动子的功能(待发表)。

4.2 DELLA 介导大豆的逆境反应

近来有研究表明,在逆境环境下,DELLA 蛋白在植物体内积累,抑制植物的生长,并提高植物对

环境的适应性,从而增加存活率^[37]。施加外源赤霉素(GA₃)能抵消盐胁迫对大豆的生长抑制,恢复正常的生长和发育。大豆的生长受 NaCl 胁迫的抑制,而 GA 能促进大豆发育,增加植物的干重和鲜重^[38]。一个合理的解释是,在 NaCl 胁迫下,大豆 DELLA 蛋白积累,阻碍了植物生长。向处于 NaCl 盐胁迫下生长的大豆施加外源赤霉素,DELLA 蛋白被降解,因此大豆在盐胁迫下的生长抑制现象得到缓解。另外,随着 GA₃浓度的提高,大豆叶片中的胍元和植物雌激素染料木素的含量都相应增加。GA₃还通过调节植物激素的表达,来减缓盐胁迫对大豆生长的阻碍。如对施加外源 GA₃的大豆中具有生物活性赤霉素含量测定发现,GA₁和 GA₄升高,而 ABA 和水杨酸含量降低^[38]。大豆中 GA₁和 GA₄上调表达,也说明了大豆中同时存在早期 C13-羟化途径和非早期 C13-羟化途径的赤霉素合成反应。但是 GA 调节其它激素表达的分子机理还不清楚,DELLA 蛋白作为 GA 信号途径中的关键因子,可能对其它植物激素合成起调控作用。

参考文献

- [1] Cao D, Hussain A, Cheng H, et al. Loss of function of four *DELLA* genes leads to light and gibberellin-independent seed germination in *Arabidopsis* [J]. *Planta*, 2005, 223(1): 105-113.
- [2] Shimada A, Ueguchi-tanaka M, Nakatsu T, et al. Structural basis for gibberellin recognition by its receptor GID1 [J]. *Nature*, 2008 (456): 520-523.
- [3] Yamamoto Y, Hirai T, Yamamoto E, et al. A rice *gid1* suppressor mutant reveals that gibberellin is not always required for interaction between its receptor, GID1, and DELLA proteins [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(11): 3589-3602.
- [4] Sheerin D J, Buchanan J, Kirk C, et al. Inter- and intra-molecular interactions of *Arabidopsis thaliana* DELLA protein RGL1 [J]. *Biochemistry Journal*, 2011, 435(3): 629-639.
- [5] Sun X, Jones W T, Harvey D, et al. N-terminal domains of DELLA proteins are intrinsically unstructured in the absence of interaction with GID1/gibberellic acid receptors [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2010, 285(15): 11557-11571.
- [6] Ariizumi T, Murase K, Sun T P, et al. Proteolysis-independent downregulation of DELLA repression in *Arabidopsis* by the gibberellin receptor GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(9): 2447-2459.
- [7] Silverstone A L, Tseng T S, Swain S M, et al. Functional analysis of SPINDLY in gibberellin signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(2): 987-1000.
- [8] Dai C, Xue H W. Rice early flowering1, a CKI, phosphorylates DELLA protein SLR1 to negatively regulate gibberellin signalling [J]. *EMBO Journal*, 2010, 29(11): 1916-1927.

- [9] Ben-nissan G, Cui W, Kim D J, et al. *Arabidopsis* casein kinase 1-like 6 contains a microtubule-binding domain and affects the organization of cortical microtubules[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148 (4): 1897-1907.
- [10] Sun T P. Gibberellin-GID1-DELLA: a pivotal regulatory module for plant growth and development[J]. *Plant Physiology*, 2010, 154 (2): 567-570.
- [11] Zhang Z L, Ogawa M, Fleet C M, et al. SCARECROW-LIKE 3 promotes gibberellin signaling by antagonizing master growth repressor DELLA in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108 (5): 2160-2165.
- [12] Zentella R, Zhang Z L, Park M, et al. Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2007, 19 (10): 3037-3057.
- [13] Silverstone A L, Ciampaglio C N, Sun T P. The *Arabidopsis* RGA gene encodes a transcriptional regulator repressing the gibberellin signal transduction pathway[J]. *The Plant Cell* 1998, 10 (2): 155-170.
- [14] Gallego J, Minguet E G, Marin J A, et al. Transcriptional diversification and functional conservation between DELLA proteins in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2010, 27 (6): 1247-1256.
- [15] Yasumura Y, Crumpton-Taylor M, Fuentes S, et al. Step-by-step acquisition of the gibberellin-DELLA growth-regulatory mechanism during land-plant evolution[J]. *Current Biology*, 2007, 17 (14): 1225-1230.
- [16] Ubeda-Tom S S, Swarup R, Coates J, et al. Root growth in *Arabidopsis* requires gibberellin/DELLA signalling in the endodermis[J]. *Nature Cell Biology*, 2008, 10 (5): 625-628.
- [17] Perazza D, Herzog M, Hulskamp M, et al. Trichome cell growth in *Arabidopsis thaliana* can be derepressed by mutations in at least five genes[J]. *Genetics*, 1999, 152 (1): 461-476.
- [18] Gan Y, Yu H, Peng J, et al. Genetic and molecular regulation by DELLA proteins of trichome development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145 (3): 1031-1042.
- [19] Jupe S C, Causton D R, Scott I M. Cellular basis of the effects of gibberellin and the progene on stem growth in tomato[J]. *Planta*, 1988, 174 (1): 106-111.
- [20] Jasinski S, Tattersall A, Piazza P, et al. PROCERA encodes a DELLA protein that mediates control of dissected leaf form in tomato[J]. *Plant Journal*, 2008, 56 (4): 603-612.
- [21] Tyler L, Thomas S G, Hu J, et al. DELLA proteins and gibberellin-regulated seed germination and floral development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2004, 135 (2): 1008-1019.
- [22] Cheng H, Qin L, Lee S, et al. Gibberellin regulates *Arabidopsis* floral development via suppression of DELLA protein function[J]. *Development*, 2004, 131 (5): 1055-1064.
- [23] Achard P, Baghour M, Chapple A, et al. The plant stress hormone ethylene controls floral transition via DELLA-dependent regulation of floral meristem-identity genes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104 (15): 6484-6489.
- [24] Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K. Regulons involved in osmotic stress-responsive and cold stress-responsive gene expression in plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 126 (1): 62-71.
- [25] Gilmour S J, Fowler S G, Thomashow M F. *Arabidopsis* transcriptional activators CBF1, CBF2, and CBF3 have matching functional activities[J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 54 (5): 767-781.
- [26] Hsieh T H, Lee J T, Yang P T, et al. Heterology expression of the *Arabidopsis* C-repeat/dehydration response element binding factor 1 gene confers elevated tolerance to chilling and oxidative stresses in transgenic tomato[J]. *Plant Physiology*, 2002, 129 (3): 1086-1094.
- [27] Achard P, Genschik P. Releasing the brakes of plant growth; how GAs shut down DELLA proteins[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60 (4): 1085-1092.
- [28] Piskurewicz U, Tureckova V, Lacombe E, et al. Far-red light inhibits germination through DELLA-dependent stimulation of ABA synthesis and ABI3 activity[J]. *EMBO Journal*, 2009, 28 (15): 2259-2271.
- [29] Richter R, Behringer C, Muller I K, et al. The GATA-type transcription factors GNC and GNL/CGA1 repress gibberellin signaling downstream from DELLA proteins and PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS[J]. *Genes & Development*, 2010, 24 (18): 2093-2104.
- [30] Achard P, Renou J, Berthome R, et al. Plant DELLAs restrain growth and promote survival of adversity by reducing the levels of reactive oxygen species[J]. *Current Biology*, 2008, 18 (9): 656-660.
- [31] Finkel T. Oxygen radicals and signaling[J]. *Current Opinion in Cell Biology*, 1998, 10 (2): 248-253.
- [32] Gapper C, Dolan L. Control of plant development by reactive oxygen species[J]. *Plant Physiology*, 2006, 141 (2): 341-5.
- [33] Franklin K A, Whitelam G C. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants[J]. *Annals of Botany*, 2005, 96 (2): 169-175.
- [34] Djakovic-Petrovic T, Dewit M, Voesenek L A, et al. DELLA protein function in growth responses to canopy signals[J]. *Plant Journal*, 2007, 51 (1): 117-126.
- [35] Raghothama K G. Phosphate acquisition[J]. *Annual Reviews in Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 665-693.
- [36] He Z, Ma Z, Brown K M, et al. Assessment of inequality of root hair density in *Arabidopsis thaliana* using the Gini coefficient: a close look at the effect of phosphorus and its interaction with ethylene[J]. *Annals of Botany*. 2005, 95 (2): 287-293.
- [37] Jiang C, Gao X, Liao L. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145 (4): 1460-1470.
- [38] Hamayun M, Khan S A, Khan A L, et al. Exogenous gibberellic acid reprograms soybean to higher growth and salt stress tolerance[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58 (12): 7226-7232.