

赤霉素生物合成及信号转导途径研究进展

黄桃鹏, 李媚娟, 王睿, 李玲*

华南师范大学生命科学学院, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 广州510631

摘要: 赤霉素是调节植物生长发育不可缺少的植物激素之一, 调控种子萌发, 下胚轴伸长, 叶片伸展, 花、果实及种子发育等众多生理过程。近年来, 应用拟南芥、水稻等模式植物, 赤霉素在高等植物中的生物合成调控、信号转导途径研究取得突破性进展, 尤其是GA-GID1-DELLA复合物在GA与其他植物激素交互作用方面有新的认识。本文对近年来高等植物中赤霉素的生物合成及其调控以及信号转导途径进行综述。

关键词: 赤霉素; 生物合成; 信号转导; 激素互作

Progress in Study of Gibberellins Biosynthesis and Signaling Transduction Pathway

HUANG Tao-Peng, LI Mei-Juan, WANG Rui, LI Ling*

Guangdong Provincial Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development, School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

Abstract: Gibberellins (GA) has been widely recognized as an important phytohormone which regulates diverse growth and development processes in plant, such as promoting seed germination, leaf expansion, occurrence of flowering, fruit and seed development. This paper summarizes several aspects on the recent progress in the GA signaling pathway, GA biosynthesis and its regulation mechanisms, the interactions with other phytohormones through the GA-GID1-DELLA complex in *Arabidopsis thaliana* as well as in rice. It will provide a reference to further researches on key enzymes in biosynthesis and key components in signaling pathway among higher plants.

Key words: gibberellin (GA); biosynthesis; signaling transduction; phytohormone interactions

赤霉素是一类四环二萜类化合物。目前, 已知有136种天然赤霉素(Reinecke等2013), 广泛分布于高等植物、藻类、真菌及细菌中, 仅GA₁、GA₃、GA₄、GA₇存在生理活性(Eriksson等2006)。赤霉素调控植物的众多生理过程, 包括种子萌发、下胚轴伸长、叶子伸展、开花调控、种子及果实的发育等。近年, 科学家以水稻、拟南芥等为材料, 对高等植物中赤霉素生物合成关键酶, GA信号感知、传递及应答研究十分透彻, 其中, 生物合成关键酶的调控以及信号转导中GA-GID1-DELLA蛋白的研究更为显著。赤霉素生物合成的调控集中于细胞质基质中GA₂₀ox、GA₃ox及GA₂ox的表达调控, 此外, Wu等(2014)研究发现转录因子GAF1与转录因子OsZIP分别参与拟南芥与水稻中赤霉素生物合成的调控。植物激素间相互作用对植物正常生长发育有重要作用, 赤霉素通过GA-GID1-DELLA复合物, 尤其是DELLA蛋白与多种激素发生互作。赤霉素信号转导中, Ca²⁺ (Chen等

1997)、cGMP (Bastian等2010)及NO (Lozano-Juste和León 2011)是其细胞内的第二信使, 负责GA在细胞内信号的传递。

1 生物合成

赤霉素主要在高等植物发育的果实或种子、伸长的茎端和根部器官中合成, 亚细胞定位表明GA在高等植物细胞中的合成部位是质体、内质网和细胞质基质(Reinecke等2013)。质体中主要是牻牛儿苗基焦磷酸(geranylgeranyl diphosphate, GGPP)在内根-古巴焦磷酸合成酶(ent-copalyl diphosphate synthase, CPS)和内根-贝壳杉烯合成酶(ent-kaurene synthase, KS)催化下环化为赤霉素的前身内根-贝壳杉烯(ent-kaurene)。内质网中则是内根-贝壳杉烯一系列氧化先形成GA₁₂-醛, 后者的C13分别经羟基化和非羟基化2种途径形成GA₃₃与

收稿 2015-05-06 修定 2015-07-04

资助 广东省自然科学基金项目(10251063101000010)。

* 通讯作者(E-mail: liling@scnu.edu.cn; Tel: 020-85211378)。

GA₁₂, 其中, 大多数植物是经羟基化形成GA₅₃, 拟南芥和某些植物则是经非羟基化途径形成GA₁₂。最后, GA₁₂与GA₅₃在细胞质基质中经GA₂₀ox与GA₃ox氧化下分别形成不同的GAs (图1)。细菌及真菌中赤霉素的生物合成略有不同。细菌中, 二萜操纵子催化GA的生物合成, 包括铁氧还蛋白、乙醇脱氢酶、萜烯合成酶等(Morrone等2009)。真菌中第一步合成反应与高等植物体中合成相同, 第二步P450s与脱氢酶共同催化中间产物向无生物活性赤霉素的转变; 最后GA₇的C13位经羟基化途径形成有生物活性的GA₃(Tudzynski等2003)。

赤霉素的生物合成是多种酶促反应的过程, 这些酶促反应在时间和空间上都受到严格而精密的调控。多种因素直接或间接通过影响赤霉素生物合成中关键酶的表达, 调控赤霉素生物合成, 维持植物体内赤霉素稳态, 如, 活性GA水平、温度(Graeber等2014)、光质(Olszewski等2002)、磷酸化(Wang等2014)、寡糖(González等2014)、转录因

子等。研究表明植物体内活性赤霉素水平通过前馈和反馈调控作用维持GA含量, 当植物体内活性GAs含量低时, GAs促进GA₂₀ox、GA₃ox等合成关键基因的表达, 抑制GA₂ox的表达; 当植物体内活性赤霉素高时, 则GAs对GA合成关键基因的调控作用相反(Li等2012)。基于模式植物拟南芥的研究显示红光(Olszewski等2002)和低温(Graeber等2014)促进GA生物合成。番茄中TCA循环中间代谢物酮戊二酸及其脱氢酶(2-OG dehydrogenase, 2-ODD)也调控赤霉素的生物合成, 番茄根中2-ODD表达下调将导致GA合成减少(Araújo等2014)。另外, GA₂₀ox与GA₃ox的氧化反应是关键酶促反应的调控对象。除此之外, 最近研究表明, 多种转录因子和Kappa (卡拉胶寡糖)(González等2014)影响赤霉素的生物合成。卡拉胶寡糖在硫氧还蛋白还原酶系统介导的还原反应可增加尤加利树中GA₃的含量(González等2014), 其机制还有待阐明。

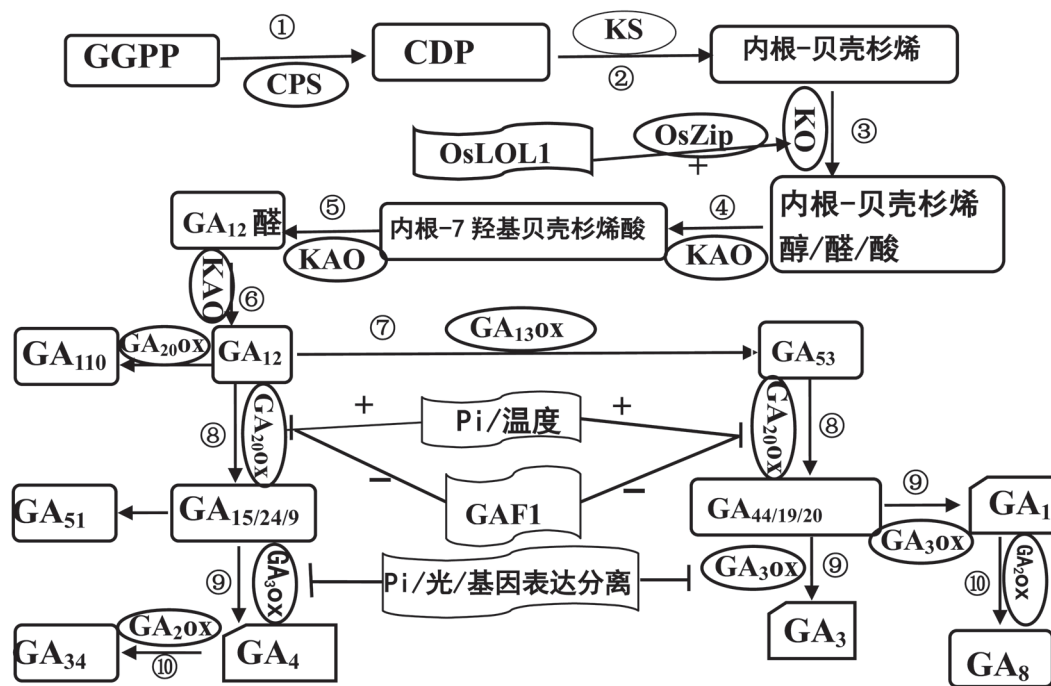


图1 GA生物合成途径及其调控示意图

Fig.1 GA biosynthesis pathway and its regulation

(1)方框内是赤霉素生物合成关键物质, 缺角方框内是生物活性的赤霉素, 椭圆形框内则是生物合成中相关酶, 波方形框代表GA生物合成的调控; “+”代表促进作用, “-”表示抑制作用。(2) KO、GA₂₀ox、GA₃ox及GA₂ox是赤霉素内质网及细胞质基质中生物合成关键酶, 也是GA生物合成关键调控对象。(3) ①、②反应发生于质体, ③~⑦反应发生于内质网, ⑧、⑨反应发生于细胞质基质, ⑩为GA代谢途径。(4) CDP: ent-copalyl diphosphate, 内根-古巴焦磷酸; KO: ent-kaurene oxidase, 内根-贝壳杉烯氧化酶; KAO: ent-kaurene acid oxidase, 内根-贝壳杉烯酸氧化酶。

至于转录因子对GA生物合成的调控,一方面, Fukazawa等(2014)证实一类非DELLA依赖蛋白GAF1,与玉米ID1 (indeterminate 1) 锌指基序相似的转录因子,与GA生物合成密切相关。GA信号转导负调控因子DELLA蛋白家族成员GAI (GA-insensitive)和TPR4 (TOPLESS-related 4)在转录因子GAF1介导下结合GA_{20ox}启动子,抑制GA的生物合成并参与GA的负反馈调节,即GA_{20ox}促进GA的生物合成,活性GA反过来抑制GA_{20ox}的活性从而维持植物体内GA含量的相对稳定。另一方面,基于酵母双杂交及荧光素酶互补分析的实验结果,在赤霉素促进种子萌发的过程中, Wu等(2014)以模式植物水稻为材料发现与植物抗性及细胞程序性死亡的C2C2型锌指蛋白OsLOL1与转录因子Os-bZIP58相互作用,后者结合于内质网中关键酶KO (ent-kaurene oxidase)基因的顺式作用元件G-box (5'-CACGTG-3'),促进GA的生物合成。最后, Ser/Thr位点磷酸化调控在GA合成中发挥重要作用,去磷酸化的RGA (repressor of ga1)是GA_{20ox}与GA_{3ox}的转录激活因子(Wang等2014)。

近年研究发现蕨类植物海金沙原叶体早期成熟阶段可以通过含有赤霉素烷骨架的成精子囊素促进雄孢子形成,改变海金沙性别比例(Tanaka等2014)。在蕨类植物早期原叶体时期,首先表达GA合成基因,如CPS (ent-copalyl diphosphate synthase)、KS (ent-kaurene synthase)、KO (ent-kaurene oxidase)、KAO (ent-kaurenoic acid oxidase)、GA_{20ox} (GA 20-oxidase)等,但GA_{3ox}不表达,存在一种C3位缺少羟基的GA₉中间产物,后者通过C6位甲基化的修饰形成成精子囊素运输到邻近晚发育GA_{3ox}高表达的原叶体;其次成精子囊素先在甲基释放酶催化下释放C6位甲基形成GA₉,后者再经GA_{3ox}催化形成GA₄;最后GA₄在GID2协助下,通过GA信号途径调控不同基因的表达从而维持海金沙中合适的雌雄配子比例(Tanaka等2014)。

2 信号转导

GA信号转导是细胞感受GA刺激后所引起的一系列应答反应,包括细胞对GA信号的感知及GA信号在细胞内引发的应答反应两部分。GA信号转导途径研究开始于水稻中GA第一个受体GID1的获得,GA-GID1-DELLA三聚体复合物是GA信号

转导的关键组分,其中,DELLA蛋白是信号转导的核心元件。

2.1 GA信号感知

GA信号感知是植物体将细胞外GA信号传入细胞内的过程。当细胞外GA浓度低时,GID1不与GA结合,其N端结构域(N-Ex)呈疏松结构状态,使DELLA蛋白与GA应答基因结合并抑制其活性;当细胞外GA浓度高时,GID1通过其C端结构域与GA结合并引发相关应答反应。首先,GA诱导GID1构象发生变化,GID1的N-Ex像盖子一样将GA封闭在GID1内,并形成疏水性的表面以便与DELLA蛋白结合;其次,GA-GID1复合物与DELLA结合形成三聚体,三聚体的形成促进DELLA与泛素E3连接酶复合体(SCFSLY1/GID2)结合;最后,DELLA蛋白被26S蛋白酶降解(Sun 2010)。Yamamoto等(2010)研究表明在无GA存在下,GID1B也可与DELLA蛋白结合并引发相关反应,因此植物体可通过GA依赖或GA非依赖的途径感应生长发育中外界的GA刺激。

2.2 第二信使

外界环境及植物各种激素与细胞内第二信使密切相关,后者将细胞外信号转变为胞内信号并引发细胞多种生理反应。GA信号转导中, Ca²⁺、cGMP及NO (Bastian等2010; Lozano-Juste和León 2011)是其细胞内的第二信使,其中, Ca²⁺与cGMP是GA信号转导正调控因子,NO则负调控GA信号途径。水稻糊粉细胞中, Ca²⁺与钙调蛋白结合构成Ca²⁺/钙调蛋白复合物调节细胞内Ca²⁺水平,在GA信号转导中, Ca²⁺/钙调蛋白复合物可以调控Ca²⁺-ATPase依赖GA应答基因的表达(Chen等1997)。拟南芥中,cGMP与赤霉素应答元件(GA response element, GARE)的作用在GA信号转导中发挥重要作用,如GA信号负调控基因SPY、GA受体GID1等,进一步研究证实GARE中TAACAA(A/G)基序在GARE与cGMP的相互作用中发挥重要功能(Bastian等2010)。Bethke等(2007)研究表明NO在拟南芥种子萌发时调控GA生物合成及信号途径; Lozano-Juste和León (2011)证实NO降低E3连接酶SLY1的含量,促进DELLA蛋白的积累,抑制GA相关应答基因的表达,如Myb (GAMYB)淀粉酶合成基因等(Ando等2013),因此,NO负调控GA信号途径。

2.3 DELLA蛋白与其他激素交互作用

植物生长发育是植物体内外多种因素共同作用的结果, GA信号转导途径也与脱落酸、生长素、细胞分裂素、乙烯及油菜素内酯等存在交互作用。DELLA蛋白在调节GA信号转导的调控以及与其他激素的相互作用(图2)有重要作用。

2.3.1 与乙烯的交互作用

GA与乙烯(ethylene, ET)的交互作用参与植物多种生理过程, 如顶端弯曲的生长、种子萌发、结瘤出现、植株高度决定等(Dubois等2011; Ferguson等2011)。在抑制植株生长过程中, 乙烯通过调控GA生物合成、代谢基因的表达实现其对植物生长的抑制作用(Kim等2012); 在促进植物生长中, 乙烯则是调节DELLA蛋白的表达(Achard等2003)。GA与乙烯的交互作用也参与植物顶端发育。Marin-de la Rosa等(2014)发现DELLA蛋白家族成员GAI与AP2/EREBP (APETALA2/ethylene responsive element binding protein)超家族中ERF转录因子家族成员RAP2-3 (related to Apa 2-3)转录因子共同介导GA与乙烯对模式植物拟南芥顶端弯曲生长的调控。先前实验表明DELLA蛋白通过抑制

EIN3 (ethylene insensitive 3)的活性调控乙烯对植物顶端弯曲生长的作用(An等2012), 然而转录因子突变体显示RAP2-3和RAP2-12是GA与乙烯共同调控植物顶端弯曲生长VII ERFs家族的重要成员。突变实验证实了RAP2-3 N末端的AP2 DNA结合结构域及保守氨基酸序列是DELLA蛋白与VII ERFs转录因子相互作用的必要元件。拟南芥和烟草叶基因重组实验表明RAP2-3通过靶基因的GCC-box与目的基因结合并激活其转录活性(An等2012), GAI可阻止RAP2-3与DNA结合或抑制RAP2-3介导的转录激活作用; 体内实验显示GAI抑制RAP2-3与启动子类似GCC-box的结合(Davière和Achard 2013)。总之, DELLA通过抑制RAP2-3及EIN3活性调控植物顶端弯曲生长。

2.3.2 与茉莉酸的交互作用

茉莉酸(jasmonic acid, JA)与GA在信号转导关键组分JAZ (JA ZIM-domain)与DELLA介导下参与植物防御和植物生长, 其中植物防御中2种激素存在拮抗作用, 植物发育中存在协同作用。JAZs的C末端JA结构域决定JAZs生物功能, 如JAZs与DELLA、JA信号途径正调控因子MYC2的相互作用,

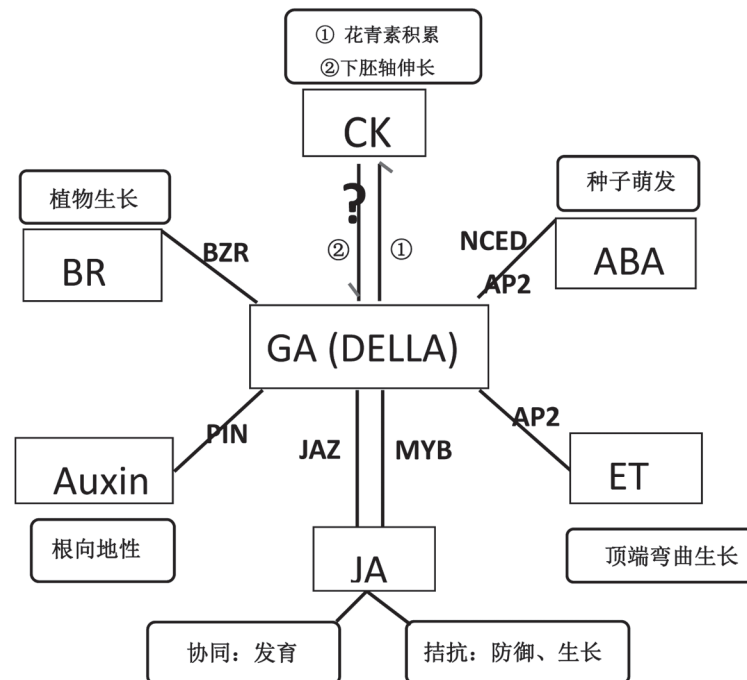


图2 DELLA蛋白与其他激素交互作用

Fig.2 The crosstalk between DELLA with other phytohormones

1条直线代表单向作用, 2条箭头直线则是2种激素间双向作用; 所有线条上物质是2种激素在植物不同发育时期交互作用的关键成分; “?”表示2种激素间互作机制有待进一步研究。

DELLA蛋白参与EIN3/EIL1及bHLH类转录因子成员MYC2与JAZs的相互作用(Bastian等2010)。

GA与JA在植物防御及生长中存在拮抗作用。一方面, GA抵制JA防御功能。首先, DELLA诱发JA获得或促进其信号途径, 增加已感染拟南芥抗病能力, 减弱植物防御系统中重要激素——水杨酸的信号途径从而导致拟南芥对寄生虫抵抗性下降(Navarro等2008)。其次, DELLA与JA竞争性结合JAZ影响JA信号途径(Hou等2010)。无GA时, DELLA与MYC2竞争性结合JAZs, 后者释放MYC2通过MYC2与G-box基序的结合激活JA应答基因; GA含量增加导致DELLA降解, 释放JAZs, 活化MYC2减弱JA信号途径(Bastian等2010)。另外, DELLA家族成员RGL3正调控JA介导的葡萄孢菌抗性及丁香假单胞菌的感染性(Wild等2012)。JA诱导RGL3表达, RGL3与JAZs相互作用释放MYC2并增加JA应答基因表达。另一方面, JA抑制GA对植物的生长作用, 植物下胚轴伸长过程中JA引发JAZs降解影响DELLA活性并抑制GA介导的植物生长。与GA相反, DELLA使PIF3及PIF4在细胞伸长中转录活性丧失从而抑制下胚轴伸长, JA对下胚轴抑制作用在DELLA突变体中减弱。此外, JA通过降解JAZ1调控植物光形态发生。在JA作用下, 降解的JAZs释放DELLA, DELLA与PIF3作用抑制GA介导的植物生长(Bastian等2010)。总之, JAZs与DELLA作用影响DELLA对PIFs调控作用, 在植物生长和光形态发生上, JA与GA信号途径存在拮抗作用。

GA与JA协同促进植物发育。拟南芥GA与JA突变体均表现出花粉繁殖率下降、花粉管变短和花粉囊裂开受损引发的雄性不育(Stintzi和Browse 2000), GA调节JA合成从而影响JAZs底物雄性发育调节因子TFs及MYB的表达水平及活性(Song等2011), 赤霉素诱导JA合成基因*DAD1* (*Defective in Anther Dehiscence 1*)及*LOX1* (*Lipoxygenase 1*)的表达, 后者促进JA合成并促进*MYB21*、*MYB24*和*MYB57*表达上调(Cheng等2009)。

2.3.3 与脱落酸的交互作用

GA与脱落酸(abscisic acid, ABA)这2种激素在植物从胚胎发育到种子萌发多种生理过程中相互拮抗(Gómez-Cadenas等2001)。水稻种子萌发过程中, AP2 (APETALA2)-like转录因子介导两者的拮

抗作用。*OsAP2-39*的超表达诱导ABA生物合成关键酶OsNCED-I (9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase I)表达上调从而促进植物体内内源激素ABA的水平升高, 与此同时, GA失活基因*EUI* (elongation of upper most internode)表达也上调, 因此, *OsAP2-39*通过调控ABA及GA生物合成关键酶的表达量在维持植物体内ABA及GA的平衡发挥重要作用(Yaish等2010)。在应对非生物胁迫时, DELLA蛋白参与植物体内ABA及GA动态平衡。DELLA蛋白促进泛素E3连接酶基因*XERICICO*表达从而降低GA含量, 增加ABA含量(Zentella等2007)。

2.3.4 与生长素的交互作用

植物激素GA与生长素(auxin)的交互作用参与植物生长发育的多种生理过程。生长素输出蛋白PIN蛋白与生长素应答因子ARF7 (auxin response factor 7)分别介导拟南芥根的向地性与番茄座果的发育(Willige等2011; de Jong等2011)。第一, 模式植物拟南芥中, GA生物合成与信号途径需要生长素运输蛋白的参与, 拟南芥GA突变体(*gal*、*gid1*及*gai1*)中根尖生长素运输蛋白PIN蛋白含量下降, 突变体实验进一步证实PIN蛋白介导GA信号转导抑制因子DELLA蛋白泛素化降解过程, 其具体机制还有待进一步研究(Willige等2011); 第二, 番茄座果形成及发育过程中, 生长素应答因子ARF7参与GA诱导的细胞膨大与生长素诱导的细胞分裂。一方面, ARF7抑制GA的生物合成与信号途径。生物合成代谢中, ARF7抑制*GA_{20ox}*的表达, 促进*GA_{2ox}*的表达, 但对*GA_{3ox}*的合成无影响; 信号转导途径中, ARF7转基因植株中*GID1*表达明显下降, GA信号途径被抑制。另一方面, ARF7抑制生长素信号途径, 激活代谢途径, ARF7转基因植株中, 生长素信号途径关键激活因子*ARF9*表达下调, 生长素代谢途径关键酶吲哚乙酸氨基化酶表达显著上调(de Jong等2011)。

2.3.5 与其他激素的交互作用

GA与油菜素内酯(brassinosteroid, BR)是植物生长发育中应对内外刺激的2种重要激素。在模式植物拟南芥的生长过程中, GA与BRs的交互作用研究集中于BRs转录因子与GA负调控因子DELLA蛋白成员GAI、RGA、RGL1、RGL3之间的作用(Gallego-Bartolomé等2012; Bai等2012; Li等2012)。DELLA蛋白通过其C端GRAS结构域中

LHR1 (leucine heptad repeat 1)基序或SAW基序与转录因子BZR (brassinazole-resistant)的N端DNA结合域相互作用并抑制BZR与靶基因的结合(Bai等2012)。

GA与细胞分裂素(cytokinin, CK)间存在相互拮抗作用。一方面, Fleishon等(2011)证实在番茄花青素积累过程中CK与GA单独使用分别促进和抑制花青素的积累, 而2种激素混合使用时GA完全抑制CK的作用; 另一方面, 在下胚轴伸长生理过程中, GA促进下胚轴的伸长, CK对下胚轴伸长无影响, 当2种激素同时使用时, 番茄下胚轴不伸长, CK完全拮抗GA对下胚轴的伸长作用(Fleishon等2011), 但Greenboim-Wainberg等(2005)研究表明CK对GA促进下胚轴伸长的拮抗作用在模式生物拟南芥中并未发现。在植物响应非生物胁迫时, 基因SPY (*SPINDLY*)在GA与CK间的作用影响甚大, *spy*突变体中*RGL2*、*GA₂ox*以及GA应答基因(*At5g59845*)表达上调, CK代谢基因*CKX3* (cytokinin oxidase 3)表达也上调(Qin等2011)。

3 展望

植物激素赤霉素是调节植物生长发育的重要激素之一。近几年高等植物中GA相关代谢研究已取得突破性进展, 但GA生物合成的调控机理仍有许多问题有待探讨, 例如, GA生物合成中质体和内质网合成的调控; GA信号途径中DELLA蛋白转录水平的调控; 植物激素间相互作用分子机制尤其是DELLA蛋白与其他激素信号转导核心成员交互作用分子机制; 激素间互作网络; 细胞内各种代谢的调控网络等。因此, 后续相关研究将有助于深入理解赤霉素如何调控植物生长发育及环境胁迫响应; 此外, 将这些理论应用于农业生产也是众多科研人员的夙愿。

参考文献

- Achard P, Vriezen WH, Van Der Straeten D, Harberd NP (2003). Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell*, 15 (12): 2816~2825
- An F, Zhang X, Zhu Z, Ji Y, He W, Jiang Z, Li M, Guo H (2012). Coordinated regulation of apical hook development by gibberellins and ethylene in etiolated *Arabidopsis* seedlings. *Cell Res*, 22 (5): 915~927
- Ando E, Ohnishi M, Wang Y, Matsushita T, Watanabe A, Hayashi Y, Fujii M, Ma JF, Inoue S, Kinoshita T (2013). *TWIN SISTER OF FT*, *GIGANTEA* and *CONSTANS* have a positive but indirect effect on blue light-induced stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 162 (3): 1529~1538
- Araújo WL, Martins AO, Fernie AR, Tohge T (2014). 2-Oxoglutarate: linking TCA cycle function with amino acid, glucosinolate, flavonoid, alkaloid, and gibberellin biosynthesis. *Plant Sci*, 5 (552): 1~6
- Bai MY, Shang JX, Oh E, Fan M, Bai Y, Zentella R, Sun TP, Wang ZY (2012). Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 14 (8): 810~817
- Bastian R, Dawe A, Meier S, Ludidi N, Bajic VB, Gehring C (2010). Gibberellic acid and cGMP-dependent transcriptional regulation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal Behav*, 5: 224~232
- Bethke PC, Libourel IG, Aoyama N, Chung YY, Still DW, Jones RL (2007). The *Arabidopsis* aleurone layer responds to nitric oxide, gibberellin, and abscisic acid and is sufficient and necessary for seed dormancy. *Plant Physiol*, 143 (3): 1173~1188
- Chen X, Chang M, Wang B, Wu B (1997). Cloning of a Ca²⁺-ATPase gene and the role of cytosolic Ca²⁺ in the gibberellin-dependent signaling pathway in aleurone cells. *Plant J*, 11 (3): 363~371
- Cheng H, Song S, Xiao L, Soo HM, Cheng Z, Xie D, Peng J (2009). Gibberellin acts through jasmonate to control the expression of *MYB21*, *MYB24*, and *MYB57* to promote stamen filament growth in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 5 (3): e1000440
- Davière JM, Achard P (2013). Gibberellin signaling in plants. *Development*, 140 (6): 1147~1151
- de Jong M, Wolters-Arts M, García-Martínez JL, Mariani C, Vriezen WH (2011). The *Solanum lycopersicum* AUXIN RESPONSE FACTOR 7 (SIARF7) mediates cross-talk between auxin and gibberellin signalling during tomato fruit set and development. *J Exp Bot*, 62 (2): 617~626
- Dubois V, Moritz T, García-Martínez JL (2011). Examination of two lowland rice cultivars reveals that gibberellin-dependent early response to submergence is not necessarily mediated by ethylene. *Plant Signal Behav*, 6 (1): 134~136
- Eriksson S, Böhlenius H, Moritz T, Nilsson O (2006). GA₄ is the active gibberellin in the regulation of *LEAFY* transcription and *Arabidopsis* floral initiation. *Plant Cell*, 18 (9): 2172~2181
- Ferguson BJ, Foo E, Ross JJ, Reid JB (2011). Relationship between gibberellin, ethylene and nodulation in *Pisum sativum*. *New Phytol*, 189 (3): 829~842
- Fleishon S, Shani E, Ori N, Weiss D (2011). Negative reciprocal interactions between gibberellin and cytokinin in tomato. *New Phytol*, 190 (3): 609~617
- Fukazawa J, Teramura H, Murakoshi S, Nasuno K, Nishida N, Ito T, Yoshida M, Kamiya Y, Yamaguchi S, Takahashi Y (2014). DELLAs function as coactivators of GAI-ASSOCIATED FACTOR1 in regulation of gibberellin homeostasis and signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (7): 2920~2938
- Gallego-Bartolomé J, Minguet EG, Grau-Enguix F, Abbas M, Locascio A, Thomas SG, Alabadí D, Blázquez MA (2012). Molecular mechanism for the interaction between gibberellin and brassinosteroid signaling pathways in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (33): 13446~13451

- Gómez-Cadenas A, Zentella R, Walker-Simmons MK, Ho TH (2001). Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. *Plant Cell*, 13 (3): 667~679
- González A, Contreras RA, Zúiga G, Moenne A (2014). Oligo-carageenan kappa-induced reducing redox status and activation of TRR/TRX system increase the level of indole-3-acetic acid, gibberellin A₃ and *trans*-zeatin in *Eucalyptus globulus* trees. *Molecules*, 19 (8): 12690~12698
- Graeber K, Linkies A, Steinbrecher T, Mummenhoff K, Tarkowska D, Turečková V, Ignatz M, Sperber K, Voegelé A, de Jong H et al (2014). *DELAY OF GERMINATION 1* mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature and gibberellin-dependent control of seed germination. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (34): E3571~E3580
- Greenboim-Wainberg Y, Maymon I, Borochoy R, Alvarez J, Olszewski N, Ori N, Eshed Y, Weiss D (2005). Cross talk between gibberellin and cytokinin: the *Arabidopsis* GA response inhibitor SPINDLY plays a positive role in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 17 (1): 92~102
- Hou X, Lee LY, Xia K, Yan Y, Yu H (2010). DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Dev Cell*, 19 (6): 884~894
- Kim J, Wilson RL, Case JB, Binder BM (2012). A comparative study of ethylene growth response kinetics in eudicots and monocots reveals a role for gibberellin in growth inhibition and recovery. *Plant Physiol*, 160 (3): 1567~1580
- Li QF, Wang C, Jiang L, Li S, Sun SS, He JX (2012). An interaction between BZR1 and DELLAs mediates direct signaling crosstalk between brassinosteroids and gibberellins in *Arabidopsis*. *Sci Signal*, 5 (224): ra72
- Lozano-Juste J, León J (2011). Nitric oxide regulates DELLA content and *PIF* expression to promote photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 156 (3): 1410~1423
- Marín-de la Rosa N, Sotillo B, Miskolczi P, Gibbs DJ, Vicente J, Carbonero P, Oñate-Sánchez L, Holdsworth MJ, Bhalerao R, Alabadi D, Blázquez MA (2014). Large-scale identification of gibberellin-related transcription factors defines group VII ETHYLENE RESPONSE FACTORS as functional DELLA partners. *Plant Physiol*, 166 (2): 1022~1032
- Morrone D, Chambers J, Lowry L, Kim G, Anterola A, Bender K, Peters RJ (2009). Gibberellin biosynthesis in bacteria: separate *ent*-copalyl diphosphate and *ent*-kaurene synthases in *Bradyrhizobium japonicum*. *FEBS Lett*, 583 (2): 475~480
- Navarro L, Bari R, Achard P, Lisón P, Nemri A, Harberd NP, Jones JD (2008). DELLAs control plant immune responses by modulating the balance of jasmonic acid and salicylic acid signaling. *Curr Biol*, 18 (9): 650~655
- Olszewski N, Sun TP, Gubler F (2002). Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways. *Plant Cell*, 14: S61~S80
- Qin F, Kodaira KS, Maruyama K, Mizoi J, Tran LS, Fujita Y, Morimoto K, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2011). *SPINDLY*, a negative regulator of gibberellin signaling, is involved in the plant abiotic stress response. *Plant Physiol*, 157 (4): 1900~1913
- Reinecke DM, Wickramarathna AD, Ozga JA, Kurepin LV, Jin AL, Good AG, Pharis RP (2013). *Gibberellin 3-oxidase* gene expression patterns influence gibberellin biosynthesis, growth, and development in pea. *Plant Physiol*, 163: 929~945
- Song S, Qi T, Huang H, Ren Q, Wu D, Chang C, Peng W, Liu Y, Peng J, Xie D (2011). The jasmonate-ZIM domain proteins interact with the R2R3-MYB transcription factors MYB21 and MYB24 to affect jasmonate-regulated stamen development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (3): 1000~1013
- Stintzi A, Bross J (2000). The *Arabidopsis* male-sterile mutant, *opr3*, lacks the 12-oxophytodienoic acid reductase required for jasmonate synthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (19): 10625~10630
- Sun TP (2010). Gibberellin-GID1-DELLA: A pivotal regulatory module for plant growth and development. *Plant Physiol*, 154 (2): 567~570
- Tanaka J, Yano K, Aya K, Hirano K, Takehara S, Koketsu E, Ordonio RL, Park SH, Nakajima M, Ueguchi-Tanaka M et al (2014). Antheridiogen determines sex in ferns via a spatiotemporally split gibberellin synthesis pathway. *Plant Sci*, 346 (6208): 469~474
- Tudzynski B, Mihlan M, Rojas MC, Linnemannsto P, Gaskin P, Hedden P (2003). Characterization of the final two genes of the gibberellin biosynthesis gene cluster of *Gibberella fujikuroi*. *J Biol Chem*, 278 (31): 28635~28643
- Wang W, Zhang J, Qin Q, Yue J, Huang B, Xu X, Yan L, Hou S (2014). The six conserved serine/threonine sites of REPRESSOR OF *gal-3* protein are important for its functionality and stability in gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Planta*, 240 (4): 763~779
- Wild M, Davière JM, Cheminant S, Regnault T, Baumberger N, Heintz D, Baltz R, Genschik P, Achard P (2012). The *Arabidopsis* DELLA *RGA-LIKE3* is a direct target of *MYC2* and modulates jasmonate signaling responses. *Plant Cell*, 24 (8): 3307~3319
- Willige BC, Isono E, Richter R, Zourelidou M, Schwechheimer C (2011). Gibberellin regulates PIN-FORMED abundance and is required for auxin transport-dependent growth and development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 23 (6): 2184~2195
- Wu J, Zhu C, Pang J, Zhang X, Yang C, Xia G, Tian Y, He C (2014). OsLOL1, a C2C2-type zinc finger protein, interacts with OsbZIP58 to promote seed germination through the modulation of gibberellin biosynthesis in *Oryza sativa*. *Plant J*, 80 (6): 1118~1130
- Yaish MW, El-Kereamy A, Zhu T, Beatty PH, Good AG, Bi YM, Rothstein SJ (2010). The APETALA-2-like transcription factor OsAP2-39 controls key interactions between abscisic acid and gibberellin in rice. *PLoS Genet*, 6 (9): e1001098
- Yamamoto Y, Hirai T, Yamamoto E, Kawamura M, Sato T, Kitano H, Matsuoka M, Ueguchi-Tanaka M (2010). A rice *gid1* suppressor mutant reveals that gibberellin is not always required for interaction between its receptor, GID1, and DELLA proteins. *Plant Cell*, 22 (11): 3589~3602
- Zentella R, Zhang ZL, Park M, Thomas SG, Endo A, Murase K, Fleet CM, Jikumaru Y, Nambara E, Kamiya Y, Sun TP (2007). Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (10): 3037~3057