

赵春丽, 王晓, 陈家兰, 陈何, 王乐, 赖钟雄, 刘生财. 植物DELLA蛋白家族研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2020, 26 (5): 1299-1308

Zhao CL, Wang X, Chen JL, Chen H, Wang L, Lai ZX, Liu SC. Progress in research on plant DELLA family proteins [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2020, 26 (5): 1299-1308

植物DELLA蛋白家族研究进展

赵春丽 王晓 陈家兰 陈何 王乐 赖钟雄✉ 刘生财✉

福建农林大学园艺植物生物工程研究所 福州 350002

摘要 植物生长发育受外界环境和激素的影响, DELLA蛋白是多种激素信号和环境信号系统反应的整合因子, 因此DELLA蛋白研究逐渐成为一个热点。从DELLA蛋白的基本特征、参与激素信号和环境信号的转导、调控植物生长发育及次生代谢产物合成等方面进行系统阐述, 以期深入研究DELLA蛋白调控植物生长发育的分子机制及在农业生产上的利用提供参考。(1)多种激素都可以调控DELLA蛋白基因的表达, 且大多数激素对DELLA蛋白的调控通过影响GAs的信号转导来起作用。(2)环境胁迫(干旱、盐、低温、缺磷、缺氮)能够阻碍植物的生长发育, 此时DELLA蛋白抑制植物的生长发育, 可以增强植物对逆境胁迫的抗性。(3)DELLA蛋白通过响应环境信号和激素信号来调控植物种子萌发、株高、花期、果实品质、作物产量和次生代谢产物合成。DELLA蛋白在未来现代化的农业生产中具有广阔的应用前景; 外界因子通过调控DELLA蛋白基因的表达来调控植物生长发育, 但DELLA蛋白调控植物生长发育的分子机制还不清晰尚需深入研究。(图2 参129)

关键词 DELLA蛋白; 信号转导; 生长发育; 次生代谢

Progress in research on plant DELLA family proteins

ZHAO Chunli, WANG Xiao, CHEN Jialan, CHEN He, WANG Le, LAI Zhongxiong✉ & LIU Shengcai✉
Institute of Horticultural Biotechnology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract Plant growth and development are affected by the external environment and hormones. As a factor integrating various hormone signals and environmental signaling system reactions, DELLA protein is becoming a hot research topic. This paper expatiates on the essential characteristics of DELLA protein, its involvement in the transduction of hormone and environmental signals, the regulation of plant growth and development, and the synthesis of secondary metabolites. The results provide a reference for further study on the molecular mechanisms of plant growth and development through DELLA protein regulation and its utilization in agricultural production. The results showed that: (1) Many hormones can regulate the expression of the DELLA protein gene. Most hormones regulate DELLA protein by affecting the GAs signal transduction. (2) Environmental stress, including drought, salt, low temperature, phosphorus deficiency, and nitrogen deficiency, can hinder plant growth and development. At this time, DELLA protein can inhibit plant growth and development and enhance the resistance to stress. (3) DELLA protein regulates plant seed germination, plant height, flowering stage, fruit quality, yield, and secondary metabolite synthesis by responding to environmental and hormone signals. Therefore, DELLA protein has the potential for broad application in future agricultural production. Although this study has verified the external factors regulating the DELLA protein gene expression for the control of plant growth and development, the molecular mechanism is still unclear and requires further research.

Keywords DELLA protein; signal transduction; growth and development; secondary metabolism

植物在生长发育过程中受到多种环境因子和激素的调控。赤霉素(gibberellins, GAs)是植物生长发育过程中的中央调节器, 调控种子萌发、幼苗生长、叶片发育、根和茎生长、花器官发育及果实成熟等过程^[1]。DELLA蛋白是GAs代谢通路中的负调控因子, 属于植物特有的GRAS家族。DELLA蛋白不仅介

导GAs反应, 还是植物对环境信号(光照、温度、水分、盐等)和激素信号(GAs, IAA, ABA, ET, JA, BR等)系统反应的整合因子。DELLA蛋白对植物的抑制作用在植物受到逆境胁迫时是有利的^[2]。在一定程度下, DELLA蛋白的含量越高, 植物对环境的耐受能力就越强。DELLA蛋白可以通过响应外界信

收稿日期 Received: 2019-09-01 接受日期 Accepted: 2020-03-12

福建省自然科学基金项目(2018J01700)、福建农林大学科技创新专项基金项目(CXZX2017174, CXZX2016118, CXZX2017189)和福建省高原学科建设经费(102/71201801101)资助 Supported by the Fujian Natural Science Foundation (2018J01700), the Fujian Agriculture and Forestry University Science and Technology Innovation Special Fund Project (CXZX2017174, CXZX2016118, CXZX2017189) and the Fujian Provincial Plateau Construction Fund (102/71201801101)

✉通讯作者 Corresponding authors (E-mail: 1215698900@qq.com; laizx01@163.com)

号来调控植物种子萌发、幼苗生长、花器官形成、果实发育和植株衰老等。所以,有关DELLA蛋白功能的研究已经成为植物信号传导的热点。虽然国内关于DELLA蛋白的研究起步较晚,但也已经取得重要成就。

目前,已经从拟南芥^[3]、水稻^[4]、小麦^[5]、大豆^[6]、油菜^[7]、棉花^[8]、梅花^[9]、苹果^[10]、梨^[11]、草莓^[12]等几十种植物中克隆出了DELLA蛋白基因,并对其功能及调控机制进行深入研究。研究比较透彻的是拟南芥、水稻等模式植物。DELLA蛋白的功能在不同物种间具有高度保守性,但不同物种中DELLA蛋白基因成员数量及作用方式不同。上世纪50年代的“绿色革命”中,水稻和小麦分别利用GA20ox2和DELLA蛋白的有益突变,实现了半矮化育种,提高了粮食产量,解决了温饱问题^[13]。现在,在多种农作物及经济作物中已经可以通过转基因技术调控DELLA蛋白的表达水平,使植株矮化、抗性增强和产量提高,降低了管理成本^[14-15]。此外,DELLA蛋白在解除种子休眠、提早开花、延长花期、改善果实品质、延缓植株衰老及调控次生代谢产物合成等方面也具有重要作用。因此,DELLA蛋白的研究成果对调控植物生长发育、抗逆性和抗病性等方面具有广泛应用前景。

1 DELLA蛋白的基本特征

1.1 DELLA蛋白的结构

DELLA蛋白属于植物特有的GRAS家族,因N端具有DELLA结构域而命名^[16]。DELLA蛋白N端的同源性不高,但含有DELLA及TVHYNP两个非常保守的酸性结构域;中部含有核定位信号结构域NLS;其后含有保守氨基酸结构域VHIID和亮氨酸重复序列LZ;C端具有保守的GRAS结构域,是DELLA蛋白的功能结构域^[17]。

蛋白质的理化性质和结构特征决定了其功能,DELLA蛋白不同结构域具有不同功能(图1)。DELLA和TVHYNP是GAs信号感知结构域;polyS/T/V是调节结构域,也是蛋白磷酸化及糖基化修饰位点;LZ是二聚化结构域,介导蛋白间的互作;C端的VHIID、SH2和SAW是阻遏结构域^[18]。DELLA蛋白定位于细胞核中,具有转录抑制功能^[3, 19]。但DELLA蛋白缺少DNA结合结构域,所以无法与DNA直接结合,故常与不同信号途径中的调控蛋白发生互作,进而调控植物的生长发育^[20]。

1.2 DELLA蛋白的功能

不同物种中DELLA蛋白基因成员数量及作用方式不同。拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)中有5个DELLA家族成员,它们功能各异:GAI和RGA调控茎秆生长及叶片舒展;RGL1调控开花^[3];RGL2调控种子萌发及休眠^[21],它们之间的主要区别在于启动子的特殊调控上,并表现出组织特异性。此外,它们也存在功能冗余现象:如RGA、GAI和RGL1都具有抑制茎伸长的作用^[3];RGA、RGL2和RGL1都具有抑制成花和生育

的作用^[22];RGL2、RGL3、RGA和GAI都具有抑制种子萌发的作用^[23]。油菜中DELLA家族基因在不同组织中表达量不同,且在功能上产生分化^[24]。苹果属5种植物的GAI基因存在细微的碱基及基序差异,这种细微差异并未对其蛋白质高级结构造成差异,但引起GAI基因在不同品种、不同组织器官中的表达量不同,进而产生株高差异^[10]。蓖麻GAI基因在不同的组织器官中也具有不同功能^[25]。所以,DELLA蛋白家族成员之间的功能既具有差异性又具有冗余性。

通过转基因技术,将拟南芥AtGAI基因转入水稻中使其过量表达产生的表型与在水稻中过量表达SLR基因产生的表型相同^[4]。在拟南芥中过量表达棉花DELLA蛋白产生的表型与在拟南芥中过量表达它自身的DELLA蛋白AtGAI产生的表型也是类似的^[26]。所以,DELLA蛋白的功能在不同物种间具有高度的保守性。

DELLA蛋白的功能主要是通过对自身突变体的表型分析、对GAs合成缺失突变体的表型回复以及缺失DELLA结构域的DELLA蛋白功能获得型突变体的表型分析来鉴定的^[27]。DELLA蛋白的N端能够感知GAs信号,是DELLA蛋白降解的结构基础,当DELLA结构域发生突变,接收GAs信号的能力变弱,DELLA蛋白积累,抑制功能增加,表现出GAs不敏感表型,如植株矮小、叶色暗绿、晚花等,对外源GAs的处理无反应,拟南芥的gai突变体即属于此类型;DELLA蛋白C端的GRAS区是GAs信号抑制区,若其发生突变,其阻遏功能消失,植株表现出GAs敏感表型,使株高增加、开花提前等,水稻的slr1和大麦的sln1突变均属于这一类型^[28]。此外,在芸苔属植物中发现了一个GRAS结构域突变体,也表现出植株矮化现象^[29]。说明DELLA蛋白结构的完整性是GAs正常反应所必需的。

1.3 DELLA蛋白的降解途径

GAs信号传导途径中的元件主要由GID1蛋白、DELLA蛋白、泛素E3连接酶复合体(SCF^{SLY1/GID2})和26S蛋白酶等组成。GAs受体GID1属于激素敏感的脂肪酶蛋白家族HSLs,可以感知GAs信号^[30]。SCF(Skp1/cullin/F-box)复合体是一种E3泛素连接酶,其对底物特异性的识别依赖复合体中的F-box蛋白。现已鉴定出特异识别DELLA蛋白的F-box蛋白GID2和SLY1^[31-32]。SCF复合体与底物的结合需要底物蛋白识别域的共价修饰,如磷酸化^[33],DELLA蛋白磷酸化能增强与SLY1或GID2的结合。

1.3.1 泛素依赖的蛋白酶体途径 Fu首先证明DELLA蛋白的降解过程由蛋白酶体介导^[34]。GID1在不与GAs结合时,其N端延伸段(N-Ex)呈疏松结构状态,当植物接收到GAs信号,位于质膜上的GID1的N端构象发生变化,N-Ex像盖子一样将GAs封存于GID1内,形成具有疏水性表面的GA-GID1复合体^[35],该复合体进入核中与DELLA蛋白N端的DELLA/HYNP结构发生互作,形成GA-GID1-DELLA三聚体,促进DELLA蛋白C端的RGAS识别SCF^{SLY1/GID2}的F-box亚基,形成GA-GID1-DELLA-E3连接酶复合体,使DELLA蛋白泛素化并被26S蛋白

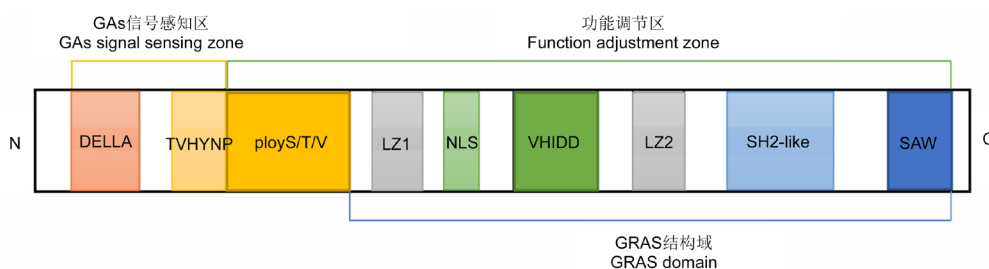


图1 DELLA蛋白结构示意图。

Fig. 1 The structure model of DELLA protein.

酶体降解,解除了DELLA蛋白对植物生长发育的抑制作用^[23]。

1.3.2 蛋白翻译后修饰 DELL A蛋白的稳定性不仅受到泛素修饰调控,其蛋白活性还受到蛋白翻译后修饰的调控。拟南芥和水稻中的SPY是GAs信号转导的负调控因子,编码1个O-乙酰葡萄糖胺转移酶,可以对DELLA蛋白进行N-乙酰氨基葡萄糖胺修饰,从而激活DELLA蛋白,抑制GAs信号^[36]。EL1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,EL1编码酪蛋白激酶1(CK1)通过磷酸化水稻SLR1增强其稳定性,负调控GAs信号^[37]。SEC蛋白所催化的O-乙酰氨基葡萄糖修饰对于DELLA蛋白与PIF3/4、BZR1等转录因子的结合也有重要作用^[38]。Type-One型磷酸酶TOPP4蛋白通过互作将DELLA去磷酸化,引起GAs介导的DELLA蛋白降解,正调控GAs信号^[39]。DELLA蛋白的SUMO化修饰对提高植物在逆境条件下的适应性具有重要作用^[40]。DELLA蛋白转录后修饰影响GAs信号转导机制的研究,拓展了人们对GAs信号转导途径的认识。此外,GID1蛋白过表达时能直接与DELLA发生互作,使DELLA失活^[41]。

2 DELLA蛋白介导植物激素信号转导

植物的生长发育受到多种激素的调节,DELLA蛋白是多种激素信号协调作用的关键因子,且大多数激素对DELLA蛋白的调控是通过影响GAs的信号转导来起作用。

2.1 赤霉素(GAs)

GAs是植物生长过程中的中央调节器,通过降解DELLA蛋白来实现其功能。最经典的DELLA蛋白作用机制是Peng等提出的“GAs可去抑制的抑制子模型”,即当GAs缺失时,GID1不与GAs结合,但DELLA蛋白可与调控植物生长发育的相关转录因子结合,抑制下游基因表达,进而抑制植物生长;当GAs存在时,DELLA蛋白被降解,其抑制作用被解除,促进下游基因表达,植物正常生长。这体现了DELLA蛋白在GAs信号转导途径中具有承上启下的重要作用^[13]。

多效唑(PBZ)是一种植物生长抑制剂,主要通过抑制GAs的生物合成来抑制植物生长。在桃树中,多效唑(PBZ)处理后DELLA、GID1c、SLY1和ERF11基因表达量与对照相比均略微下调^[42]。在苹果中,GAs处理后,MdRGL3a表达量降低;多效唑(PAC)处理后,MdRGL3a表达量升高^[43]。说明,多效唑通过调控DELLA的转录来影响GAs信号转导,进而调控植物的生长发育,但其具体调控机制还需深入研究。

2.2 生长素(IAA)

Fu等研究表明,GAs对植物生长的促进作用需要IAA的协同作用,IAA极性运输与根尖DELLA蛋白含量有关^[19]。抑制IAA极性运输或去除顶端生长点均可延缓DELLA蛋白的降解过程,进而抑制根部生长。DELLA蛋白可与PIN蛋白发生互作,调控顶钩形成及植物的向重力性^[44, 45]。此外,当GAs存在时,DELLA蛋白失活,PIF5的功能得以释放,下游WAG2的表达量上升,PIN蛋白活性增加,进而影响IAA运输及分布,促进弯钩形成^[46]。所以,IAA通过调节GAs介导的DELLA蛋白降解来影响植物生长发育。

2.3 细胞分裂素(CTK)

在植物生长发育过程中,GAs与CTK存在拮抗关系。CTK通过抑制GA3ox表达来促进GAI和RGA表达^[47]。说明CTK通过抑制GAs的信号转导来促进DELLA蛋白表达,进而调控植物生长发育。

2.4 脱落酸(ABA)

在植物生长发育过程中,GAs与ABA具有拮抗作用。水稻种子萌发过程中,AP2-like转录因子介导两者的拮抗作用,OsAP2-39通过调控ABA及GAs关键合成酶的表达式来维持植物体内ABA及GAs的平衡^[48]。在拟南芥中,ABA处理通过降低GA20ox1的表达,增加GA2ox6的表达,来影响GAs合成。ABA通过调控DELLA蛋白的稳定性来抑制根生长,且作用于DELLA的下游^[49],同时DELLA蛋白通过加强其目标基因XERICICO的表达,促进ABA合成,消除GAs产生的影响,从而提高植物抗旱能力^[50, 51]。此外,ABA和JA通过共同调控DELLA蛋白的表达,来影响叶片及花发育^[52]。因此,在生产上,ABA可以通过调控DELLA蛋白水平来提高植物抗性产量。

2.5 乙烯(ET)

DELLA蛋白是ET信号转导过程中的重要因子。ET信号的激活可以延缓DELLA蛋白的降解过程,进而抑制根的生长,同时ET依赖ctr1信号传递途径延缓DELLA蛋白降解;ET也可以通过调节下游GAs信号并调节DELLA蛋白表达量来维持顶钩^[53]。乙烯合成关键基因ACS5和ACS8也受DELLA蛋白的调控,并与PIN载体共同影响顶钩的发育^[54]。

在植物不同发育阶段,GAs与ET既协同又拮抗。敖梦飞等发现,ET能调节AfGAI蛋白的合成和降解^[55]。An等发现,DELLA蛋白与ET信号途径组分EIN3/EIL1蛋白的DNA结合结构域互作,抑制其调控下游HLS1基因的表达,并影响顶点的发育^[54]。月季RhGAI1基因表达受EIN3调控,且RhGAI1蛋白能够与下游基因RhCesA2的启动子结合,进而控制月季花瓣细胞的生长^[56]。ET途径基因AtERF11参与GAs信号转导,一方面通过阻碍ET合成抑制ET信号,另一方面通过蛋白互作抑制DELLA蛋白功能,促进GAs应答反应,从而促进下胚轴伸长^[57]。ET通过降低GAs生物活性来增加DELLA蛋白积累,进而抑制LFY和SOC1表达,使花期推迟^[58]。GAs通过抑制DELLA对SPL9的负调控,促进植物发育的时相转换;ET通过抑制CTR1,促进DELLA对SPL9的负调控,延迟植物发育的时相转换年龄^[59]。因此,合理利用ET对DELLA蛋白的调控,有利于植物抗逆性和生产力的提高,增加植物的经济价值。

2.6 茉莉酸(JA)

DELLA蛋白是JA信号转导途径的正调控因子^[60],可以竞争性地阻止JAZ与MYC2结合,也可以竞争性结合JAZ蛋白来增强EIN3的活性^[61]。植物下胚轴伸长过程中,JA引发JAZs降解,DELLA释放并与PIF3互作,进而抑制GAs介导的植物生长^[62]。JA通过调控DELLA蛋白的活性及稳定性,来促进MYB基因的表达,进而调节雄蕊发育^[63]。吴绍华等发现,橡胶HbGAI基因通过介导JA或ET信号转导来调控胶乳的形成^[64]。此外,DELLA蛋白还可以通过调控JA和水杨酸(SA)在植物体内的平衡来抵抗生物胁迫^[65]。

2.7 油菜内脂(BR)

BR和GAs均促进拟南芥下胚轴伸长,但当BR信号缺失时,GAs对下胚轴伸长几乎没有影响^[66],说明GAs调控下胚轴伸长依赖BR。存在外源GAs时,DELLA蛋白被降解,释放BZR1转录因子,激活下游响应基因表达^[67]。BR信号转导中的转录因子BZR1和BES1,只有在去磷酸化状态时才能够激活BR应答基因的表达,但DELLA蛋白能够特异的与去磷酸化的BZR1、BES1发生互作,抑制BR信号转导^[68]。

3 DELLA蛋白响应环境信号

环境胁迫阻碍植物正常的生长发育,此时DELLA蛋白对植物的抑制作用是有利的,DELLA蛋白的含量越高,植物对逆境胁迫的抗性越强。

3.1 盐胁迫

高盐会抑制根部水分摄入,破坏根的生理机能,影响根部水分的向上运输,降低植物生长速率^[69]。当植物受到盐胁迫时,DELLA蛋白功能缺失突变体存活率较低^[49]。在拟南芥中,DELLA蛋白含量越高,其耐盐性越强,反之亦然^[70]。盐胁迫通过抑制GAs信号转导来促进DELLA蛋白积累,进而抑制植物生长发育,提高植物耐盐性^[71]。在大豆中,盐胁迫使DELLA蛋白积累,施加外源GAs使DELLA蛋白降解,抵消了盐胁迫对大豆的生长抑制^[72]。高盐胁迫主要通过激活ABA信号转导来促进DELLA蛋白积累,导致植物ACS表达量上升,ET含量增加,增强植物对逆境的耐受力^[73];少部分是通过激活ET信号途径使DELLA蛋白积累,植物生长受到抑制,延迟开花^[49]。此外,在拟南芥^[69]和小麦^[74]中,盐胁迫下DELLA蛋白通过提高过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)的活性来增强清除活性氧的能力,进而提高植物的抗盐能力。

3.2 干旱胁迫

干旱胁迫时,植物体内ABA信号转导通路被激活,ABA通过正调控SnRK2s促进气孔关闭减少植物在干旱胁迫下的水分丢失^[75,76],但GAs可以通过降低SnRK2s活性来抑制ABA信号转导^[77]。渗透胁迫可以抑制GAs合成,使DELLA蛋白水平稳定^[70]。在大豆中,干旱胁迫时DELLA可与ABA、IAA、GAs、BR信号转导途径中的PYRIPYL、SAUR、GID2、CYCD3基因和光敏色素互作因子(PIFs)发生互作,也可增强JA信号转导途径中MYC2表达量。干旱胁迫下DELLA表达量上调,进而激活下游TF中心,最终抑制植物生长^[6]。在番茄保卫细胞中,DELLA蛋白通过提高植物对ABA的敏感性来促进气孔关闭和减少水分缺失,抗旱性增强^[78]。在紫花苜蓿中,MsGAI基因通过与ABA相互协同来参与紫花苜蓿对盐及干旱的胁迫响应^[79]。所以,DELLA蛋白通过介导各种激素及环境信号的转导来提高植物的抗旱性。此外,王伟等发现,DELLA蛋白缺失时植物对干旱胁迫的耐受性更强^[80],若提高GAs水平使DELLA蛋白降解,则降低了其耐受性^[81]。说明DELLA蛋白在调控植物生长发育和胁迫应答方面具有复杂性,还需要深入研究。

3.3 低温胁迫

Achard等发现,低温胁迫使CBF1基因表达上调,促进GA2ox3及GA2ox6基因表达,使GAs含量下降,DELLA蛋白积累,抑制植物生长发育,抗冷性增加^[49]。朱珍等发现,GA₃处理后GAI基因的表达量下调,CBF1基因表达量上调,进而提高了采后番茄果实的抗冷性^[82]。所以,可以通过调控DELLA蛋白的表达来增强植物抗冷性。

3.4 光

DELLA蛋白缺失突变型植株会产生避阴趋势^[83]。Achard等发现,拟南芥DELLA缺失突变型幼苗下胚轴对光调控的抑制生长作用不敏感,而且DELLA蛋白能够即时响应环境变化来调控植物生长发育,进而提高植物抗逆性^[49,58,84]。PIFs是光和GAs调控网络的节点,在GAs缺失时,DELLA蛋白积累,阻止PIF3、PIF4与其靶基因的激活区域结合,相关基因表达受抑制,消除了光调控的下胚轴伸长;反之亦然^[85]。在短日照条件下,杨树PIFs表达增加,DELLA表达量上调,降低了GAs的敏感性,从而形成顶芽、停止生长^[86]。红光处理时,欧洲云杉PIF3及DELLA蛋白表达量下调,GAs水平上升、IAA水平下降,从而促进植物生长^[87]。说明DELLA蛋白在光信号转导通路中

是至关重要的。

3.5 活性氧自由基(ROS)

DELLA蛋白通过调节ROS的含量来调控植物对胁迫环境的适应性^[88]。逆境胁迫时,DELLA蛋白通过上调ROS解毒酶的表达及活性来降低ROS含量,细胞程序性死亡延缓,植物抗逆性增强^[58,89]。DELLA蛋白通过调控ROS含量来抑制根部细胞增殖和扩展,调节根的生长^[89]。ROS还可以通过调节ABA^[90]及GAs^[89]信号来提高植物的抗逆性。此外,拟南芥DELLA蛋白参与应对NO诱导的氧化胁迫反应^[91]。总之,DELLA蛋白可以通过调控ROS含量来抑制植物生长,使其抗逆性增强。

3.6 磷胁迫

磷是植物生长所需的必要元素,磷饥饿时,植物生长发育缓慢、出现晚花现象。为了维持正常生长,植物进化了各种适应低磷的反应措施,其中典型的反应机制是改变根系状态和花青素积累^[92]。拟南芥的低磷反应依赖于DELLA蛋白调控的信号传导,降低DELLA蛋白含量或外源喷施GAs均可以抑制磷饥饿现象,DELLA四重突变体可以抑制缺磷导致的开花延迟,DELLA蛋白过表达则会加强植物磷饥饿现象^[93]。事实上,磷饥饿反应通过加强GA2ox2的转录,降低GA20ox、GA3ox的转录使活性GAs水平下降,使DELLA蛋白积累,抑制植物生长发育,提高其对磷胁迫的耐性^[92]。

3.7 缺铁

缺铁胁迫可以同时诱导梨叶片内源GAs的合成和DELLA蛋白基因的表达^[94],但其中的调控机制还有待深入研究。

4 DELLA蛋白调控植物生长发育

植物的生长发育会受到外界环境和激素的影响,而DELLA蛋白是多种激素信号和环境信号系统反应的整合因子,所以DELLA蛋白通过介导激素和环境信号的转导来调控植物生长发育。

4.1 种子萌发

适宜环境下,种子内部ABA水平下降、GAs水平上升,RGL2被降解,种子萌发。在芍药种子休眠萌发过程中,PIGAI1起关键性作用^[95]。在拟南芥中,RGL2蛋白通过促进XERICO基因的表达来抑制种子萌发^[96]。DELLA蛋白还可与ABI3、ABI5直接互作,使下游基因SOM表达上调,进而调控种子萌发^[97]。光和GAs可共同调节种子萌发,光敏色素接收光信号后,PIL5蛋白被降解,GAI及RGA转录受到抑制,内源GAs含量上升,进而促进种子萌发。此外,对GAs缺陷型的种子进行外源GAs处理发现GNC和GNL基因的缺失突变体可抵消DELLA蛋白对种子萌发的抑制作用^[97]。说明,DELLA蛋白通过介导激素和光信号的转导来抑制种子萌发。

4.2 幼苗生长

4.2.1 顶钩发育 GAs及ET通过调节IAA的分布来调控顶钩发育,DELLA蛋白在这个调节过程中至关重要。DELLA蛋白缺失会使顶钩弯曲程度增加,若其积累则会使已弯曲的顶钩打开^[45]。DELLA蛋白通过抑制EIN3的活性调控ET对植物顶端弯曲生长的作用^[54]。此外,GAI与RAP2-3转录因子共同介导GAs与ET对拟南芥顶端弯曲生长的调控,DELLA蛋白与EIN3/EILs复合体的互作可以抵消ET对顶钩发育的促进^[98]。

4.2.2 下胚轴伸长 幼苗下胚轴的伸长依赖于BR、IAA、GAs、光照和温度的共同调控,DELLA蛋白作为这些信号交叉作用的节点对下胚轴伸长至关重要。DELLA功能缺失突变体对外源BR超敏感,但具有gai功能的突变体对外源BR反映微弱^[99]。光通过抑制GAs合成促进DELLA积累,进而阻止

PIF3与其靶基因启动子结合,抑制下胚轴伸长^[84, 85]。PIF4、BZR和ARF6互作形成功能复合体,刺激与细胞伸长有关基因*PRE*表达^[100],DELLA可与该复合体结合抑制其转录活性,进而抑制下胚轴伸长。此外,DELLA蛋白可以抑制竹节继续伸长^[97]。

4.2.3 树体矮化 DELLAs突变体植株通常具有GAs不敏感的矮化表型和GAs敏感的细长表型两种形态。DELLA蛋白N端的DELLA结构域发生突变会引起植株矮化,因为DELLA结构域发生突变后不能感知GAs信号,从而影响下游反应,植株矮化^[5],外源喷施GAs也不能恢复植物野生表型。若DELLA蛋白C端的RGAS结构域发生突变则会产生GAs敏感的细长表型^[32, 101]。在水稻中,DELLA可以与Hd2蛋白互作,共同参与水稻株高的调控^[102];DELLA也可以与miR156靶基因*IPA1*互作,调控水稻株型和抗病性^[103]。在苹果中,*RGLs*基因在砧木‘SH6’中的表达量高于在亲本‘国光’中的表达量,故推测*RGLs*在调控‘SH6’砧木及其接穗矮化中至关重要^[104]。将*BnaA6. rga-ds*导入正常甘蓝型油菜中获得矮化表型,说明*BnaA6. rga-ds*基因具有油菜控株高的能力^[105]。将毛竹DELLA蛋白基因*PhSLR1*进行拟南芥转基因实验,发现拟南芥转基因植株比野生型要矮小,叶片和果荚也小、少^[106]。将珍珠黄杨*BsGAI2*基因转入野生型烟草中,造成烟草植株矮化^[107]。将草莓*FveRGA1*基因的RNAi载体转入无匍匐茎的野生型草莓中,转基因植株*FveRGA1*基因转录水平下调且产生匍匐茎^[12],说明*FveRGA1*是控制草莓匍匐茎形成的关键基因。所以,在农业生产中可以通过转基因的方法调控DELLA蛋白的表达水平,实现植株矮化。

4.3 叶片

DELLA蛋白是叶原基起始的必要条件,番茄DELLA蛋白突变体*procera*在叶形方面与施加过量GAs的番茄类似,*procera*突变体与野生型相比,小叶分化的停止时间提前^[88]。在拟南芥中,RGA和JAZ1竞争结合WD-repeat/bHLH/MYB转录复合体中的bHLH组分EGL3,抑制其转录功能,从而抑制表皮毛的起始^[108];RGL1通过抑制WRKY45蛋白的活性可延缓或抑制由年龄引起的叶片衰老,过表达RGL1显著提高了其寿命^[109]。说明DELLA蛋白可以调控叶片的整个发育过程。

4.4 根的伸长

植物通过细胞增殖和扩展共同调控其生长速率^[8]。GAs通过促进DELLA蛋白降解以消除DELLA蛋白对主根生长的抑制,且IAA运输或信号通路减弱会导致DELLA蛋白降解减慢^[9]。杨树GAs合成缺陷植株和GAs不敏感植株侧根密度和长度均比野生型大,因为GAs通过抑制LRP的起始对侧根形成起负调节作用^[110]。在苜蓿中,DELLA可以与MtDIP1和RAM1发生互作,形成DELLA-MtDIP1-RAM1蛋白复合体,激活MtNR的转录,进而调控植物-丛枝菌根共生^[111]。在豆科植物百脉根中DELLA与IPN2、NSP2、CYCLOPS均可发生互作,四者之间可能会形成蛋白复合体,调控起始结瘤基因的时空表达,影响根瘤菌的产生^[112]。说明DELLA蛋白对植物根的生长发育至关重要。

4.5 花发育

DELLA蛋白对植物花芽发育及形态建成至关重要。ET通过下调GAs合成及代谢基因,使GAs含量下降,DELLA蛋白积累,导致晚花现象^[53]。PIF4通过激活*FT*基因表达促进开花,但DELLA与PIF发生互作后,PIF调控的相关基因无法激活,导致开花延迟^[113]。核桃*JrGAI*基因在混合花芽中的高表达使其童年期较短、侧花芽比率较高,结果期提前,植株矮化^[114]。沙梨*PpGAI3*基因通过调控GAs信号解除花芽休眠^[115],且不

同品种间的休眠调控模式不同。凤梨DELLA蛋白也可抑制开花^[50]。梅花*PmDELLA1*和*PmDELLA2*通过调控GAs信号的转导,解除花芽休眠^[9]。人工低温解除花芽休眠的过程中,牡丹DELLA蛋白基因*PsGRAS1*表达下调,与梅花一致^[116]。DELLA蛋白既可以解除花芽休眠又可以使花期延迟,因此,可以通过调控DELLA蛋白基因的表达使植物提前开花并延长花期,增加经济价值。

4.6 果实发育

在番茄和拟南芥中,DELLA蛋白基因的表达水平能够诱导单性结实^[117]。在枇杷中,过量表达DELLA蛋白产生的抑制作用可以通过喷施外源GAs得到补偿,所以尽管三倍体自然条件下不能正常坐果,但花期喷施一定量的GAs仍可获得果实^[118]。在葡萄中,*VvRGL1/RGL2*基因通过响应GAs信号参与葡萄无核果实发育的调控^[119]。在苦荞麦果实发育阶段,外源多效唑使DELLA蛋白*FtGRAS22*基因的转录水平显著上调,果实重量增加^[120]。因此,DELLA蛋白的研究为果树的遗传改良提供了新思路。

4.7 其他

此外,DELLA蛋白对毛刺发育^[8]、棉纤维发育^[121]、水稻病原体抗性^[122]等也具有重要作用。

5 DELLA蛋白与植物次生代谢

DELLA蛋白除了参与植物生长发育及防御逆境胁迫外,也参与花青素及甜菜色素等次生代谢产物的合成。GAs对花青素的积累具有双重作用,施加外源GAs可以延缓草莓采摘之后颜色的变化,也可以使风信子原本不含花青素的表皮细胞产生花青素^[123],说明在GAs与花青素之间存在复杂的交叉途径。在心里美萝卜幼苗中,*RGA1*基因表达量高的植株中,花青素合成基因的表达量较高,对应的花青素含量也较高^[124]。Xie等研究发现DELLA蛋白作为正调控因子介导了GAs抑制的花青素合成^[125]。在甜菜中发现,*BvMYB1*通过控制*BvDODA*和*BvCYP76AD1*基因的表达来调控甜菜色素的合成^[126]。在苋菜中发现,GAs可能通过抑制苋菜*AtGAI*蛋白及甜菜色素合成关键基因*AmMYB1*、*AmaDODA*、*AmCYP76AD1*的表达来抑制甜菜色素的合成^[127]。

此外,DELLA蛋白在原叶绿素酸酯合成^[128]、乳胶合成^[64]、油菜籽含油量^[129]等方面也具有重要作用。

6 结论与展望

DELLA蛋白广泛存在于高等植物中,主要分为GAI、RGA、RGL3大类。DELLA蛋白具有高度保守性,但不同物种中DELLA蛋白成员数量及功能不同,各成员之间的功能既有差异性又有冗余性。DELLA蛋白的降解主要通过泛素依赖的蛋白酶体途径但蛋白翻译后修饰对其降解也具有重要作用。DELLA蛋白是GAs信号转导途径的关键抑制因子,通过抑制GAs信号转导来抑制植物生长发育。在逆境胁迫下,DELLA蛋白基因表达量上升,其对植物生长发育的抑制作用,可以提高植物对逆境的抗性。DELLA蛋白是多种激素信号及外部环境信号的整合因子,但其他外界信号对DELLA蛋白的调控大多数是通过影响GAs的信号转导来起作用的(图2)。现在已经在几十种植物中克隆出了DELLA蛋白基因,并可以通过激素处理、环境胁迫、转基因技术等方法来调控植物体内DELLA蛋白基因的表达量,进而调控种子萌发、幼苗生长、株高、花期、果实品质、作物产量、次生代谢产物含量、抗逆性及抗病性等。所以,DELLA蛋白在未来现代化的农业生产中具有广阔的应用前景。

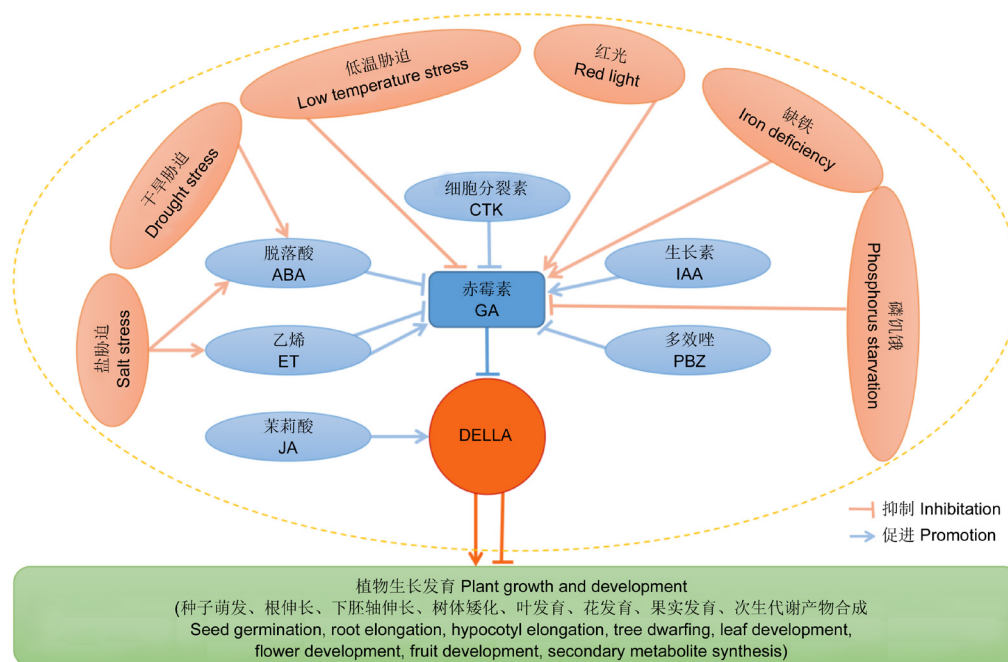


图2 DELLA蛋白响应外界信号进而调控植物生长发育示意图。图中激素与外界信号的关系是激素响应外界信号。

Fig. 2 Schematic diagram of DELLA protein in response to external signals to regulate plant growth and development. The relationship between hormones and external signals in the figure is that hormones respond to external signals.

虽然, DELLA蛋白的研究成为全球的热点, 并对其功能进行了大量研究, 但仍然存在许多未知领域。比如, 研究发现DELLA蛋白通过介导激素和环境信号的转导来调控植物生长发育, 但DELLA蛋白与环境及激素信号相互作用机制、调控植物生长发育、次生代谢通路等分子机制还不清晰, 尚需深入

研究。本文从DELLA蛋白的基本特征, DELLA蛋白参与激素和环境信号的转导、调控植物生长发育及次生代谢产物合成等方面进行系统阐述, 以期为进一步深入研究DELLA蛋白调控植物生长发育的分子机制、培育抗逆性品种、提高作物产量及品质等方面提供参考。

参考文献 [References]

- Richards DE, King KE, Tahar AA, Harberd NP. How gibberellin regulates plant growth and development: a molecular genetic analysis of gibberellin signaling [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2001, **52** (52): 67-88
- 黄先忠, 蒋才富, 廖立力, 傅向东. 赤霉素作用机理的分子基础与调控模式研究进展[J]. *植物学通报*, 2006, **23** (5): 499-510 [Huang XZ, Jiang CF, Liao LL, Fu XD. Progress on molecular foundation of GA biosynthesis pathway and signaling [J]. *Chin Bull Bot*, 2006, **23** (5): 499-510]
- Wen CK, Chang C. Arabidopsis RGL1 encodes a negative regulator of gibberellin responses [J]. *Plant Cell Online*, 2002, **14** (1): 87-100
- Fu X, Sudhakar D, Peng J, Richards DE, Christou P, Harberd NP. Expression of Arabidopsis GAI in transgenic rice represses multiple gibberellin responses [J]. *Plant Cell*, 2011, **13**: 1791-1802
- 王润青. 小麦DELLA获得性突变体矮变1号幼苗的抗盐和抗旱性研究[D]. 新乡: 河南科技学院, 2016 [Wang RQ. The studies on salt tolerance and drought resistance of a wheat DELLA gain-of-function mutant Aibian 1 seedling [D]. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology, 2016]
- 王利彬. 大豆苗期干旱和高温胁迫应答机制研究及关键转录因子的筛选[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018 [Wang LB. The study on response mechanism and screening of key factors under drought and high temperature stresses in Soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2018]
- Zhao B, Li H, Li J, Wang B, Dai C, Wang J, Liu K. Brassica napus DS-3, encoding a DELLA protein, negatively regulates stem elongation through gibberellin signaling pathway [J]. *Theor Appl Genet*, 2017, **130** (4): 727-741
- 吕西洋. 棉花DELLA蛋白GAI4功能鉴定[D]. 石河子: 石河子大学, 2013 [Lv XY. Functional identification of DELLA GAI4 gene in *Gossypium hirsutum* L. [D]. Shihezi: Shihezi University, 2013]
- 逯久幸. 梅花休眠相关DELLA基因的克隆与功能分析[D]. 北京: 北京林业大学, 2015 [Lu JX. Functional analysis of DELLA genes related to dormancy in *Prunus mume* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015]
- 卢艳芬, 卜芸芬, 郝素晓, 汪天宇, 姚允聪. 5种苹果属植物GAI基因的克隆及生物信息学分析[J]. *北京农学院学报*, 2017, **32** (1): 1-6 [Lu YF, Bu YF, Hao SX, Wang TY, Yao YC. Cloning and bioinformatic analysis of GAI in the five *Malus* species [J]. *J Beijing Univ Agric*, 2017, **32** (1): 1-6]
- 刘杭, 杨贺忠, 李亮, 王芳, 吴少华, 李永裕. 梨休眠DELLA蛋白PpGAI基因的克隆与表达分析[J]. *分子植物育种*, 2016, **14** (8): 1995-2002 [Liu H, Yang HZ, Li L, Wang F, Wu SH, Li YY. Cloning and expression analysis of PpGAI genes of DELLA protein related to dormancy from *Pyrus* [J]. *Mol Plant Breed*, 2016, **14** (8): 1995-2002]
- Li WJ, Zhang JX, Sun HY, Wang SM, Chen KQ, Liu YX, Li H, Ma Y, Zhang ZH. FveRGA1, encoding a DELLA protein, negatively regulates runner production in *Fragaria vesca* [J]. *Planta*, 2018, **247** (4): 941-951
- Peng JR, Richards DE, Hartley NM, Murphy GP, Devos KM,

- Flintham JE, Beales J, Fish LJ, Worland AJ, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape JW, Gale MD, Harberd NP. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, **400** (6741): 256-261
- 14 Yamamoto Y, Hirai T, Yamamoto E, Kawamura M, Sato T, Kitano H, Matsuoka M, Ueguchi-Tanaka M. A Rice *gid1* suppressor mutant reveals that gibberellin is not always required for interaction between its receptor, GID1, and DELLA proteins [J]. *Plant Cell Online*, 2010, **22** (11): 3589-3602
- 15 Yasumura Y, Crumpton TM, Fuentes S, Harberd NP. Step-by-step acquisition of the gibberellin-DELLA growth-regulatory mechanism during land-plant evolution [J]. *Curr Biol*, 2007, **17** (14): 1225-1230
- 16 Ariizumi T, Lawrence PK, Steber CM. The role of two F-box proteins, SLEEPY1 and SNEEZY, in *Arabidopsis* GA signaling [J]. *Plant Physiol*, 2011, **155** (2): 765-775
- 17 Sun T, Gubler F. Molecular mechanism of gibberellins signalling in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, **55** (1): 197-223
- 18 Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Sato Y, Ashikari M, Matsuoka M. The gibberellin signaling pathway is regulated by the appearance and disappearance of SLENDER RICE1 in *Nuclei* [J]. *Plant Cell Online*, 2002, **14** (1): 57-70
- 19 Fu X, Harberd NP. Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response [J]. *Nature*, 2003, **421** (6924): 740-743
- 20 张文颖, 王晨, 朱旭东, 马超, 王文然, 冷翔鹏, 郑婷, 房经贵. 葡萄全基因组DELLA蛋白基因家族鉴定及其应答外源赤霉素调控葡萄果实发育的特征[J]. 中国农业科学, 2018, **51** (16): 3130-3146 [Zhang WY, Zhu C, Zhu XD, Ma C, Wang WR, Leng XP, Zheng T, Fang JG. Genome-wide identification and expression of DELLA protein gene family during the development of grape berry induced by exogenous GA [J]. *Sci Agric Sin*, 2018, **51** (16): 3130-3146]
- 21 Lee KP, Piskurewicz U, Tureckova V, Strnadb M, Lopez-Molina L. A seed coat bedding assay shows that RGL2-dependent release of abscisic acid by the endosperm controls embryo growth in *Arabidopsis* dormant seeds [J]. *PNAS*, 2010, **107** (44): 19108-19113
- 22 Ueguchi TM, Matsuoka M. The perception of gibberellins: clues from receptor structure [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, **13** (5): 503-508
- 23 Cao D, Hussain A, Cheng H, Peng J. Loss of function of four *DELLA* genes leads to light- and gibberellin-independent seed germination in *Arabidopsis* [J]. *Planta*, 2005, **223** (1): 105-113
- 24 贾永鹏, 李开祥, 咎领兄, 姚艳梅, 杜德志. 甘蓝型油菜全基因组DELLA蛋白基因家族的鉴定和表达分析[J]. 中国油料作物学报, 2019, **41** (3): 360-368 [Jia YP, Li KX, Zan LX, Yao YM, Du DZ. Genome-wide identification and expression of DELLA protein family in *Brassica napus* [J]. *Chin J Oil Crop Sci*, 2019, **41** (3): 360-368]
- 25 陈宇杰, 刘飞, 梁菲菲, 石君, 赵焕梦. 蓖麻DELLA蛋白家族GA/基因克隆、表达及生物信息学分析[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版), 2017, **32** (4): 320-327 [Chen JY, Liu F, Liang FF, Shi J, Zhao HM. Cloning of castor DELLA protein family GA/ gene expression and analysis of bioinformatics [J]. *J Inner Mongolia Univ (Nat Sci Ed)*, 2017, **32** (4): 320-327]
- 26 Liao WB, Ruan MB, Cui BM, Xu NF, Lu JJ, Peng M. Isolation and characterization of a GA/RGA-like gene from *Gossypium hirsutum* [J]. *Plant Growth Regul*, 2009, **58** (1): 35-45
- 27 温玮. 棉花DELLA蛋白的基因克隆与功能的初步鉴定[D]. 海口: 海南大学, 2010 [Wen W. Molecular cloning and functional characterization of genes encoding a putative DELLA protein from cotton [D]. Haikou: Hainan University, 2010]
- 28 Li JY, Li CY, Smith SM. Hormone metabolism and signaling in plants [M]. Salt Lake: Academic Press, 2017: 107-160
- 29 Muangprom A, Thomas SG, Sun TP, Osborn TC. A novel dwarfing mutation in a green revolution gene from *Brassica rapa* [J]. *Plant Physiol*, 2005, **137** (3): 931-938
- 30 Vandenbussche F, Fierro AC, Wiedemann G, Reski R, Straeten DV. Evolutionary conservation of plant gibberellin signalling pathway components [J]. *BMC plant Biol*, 2007, **7** (1): 65
- 31 Gomi K, Sasaki A, Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M. GID2, an F-box subunit of the SCF E3 complex, specifically interacts with phosphorylated SLR1 protein and regulates the gibberellin-dependent degradation of SLR1 in rice [J]. *Plant J*, 2004, **37** (4): 626-634
- 32 Dill A, Thomas SG, Hu J, Steber CM, Sun TP. The *Arabidopsis* F-Box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation [J]. *Plant Cell Online*, 2004, **16** (6): 1392-1405
- 33 张新蕊. 生长素和赤霉素参与调节低磷胁迫下玉米根系形态的改变[D]. 济南: 山东大学, 2011 [Zhang XR. Auxin and gibberellins involved in the changes of maize root morphology during phosphorous starvation [D]. Jinan: Shandong University, 2011]
- 34 Fu XD, Richards DE, Ait-ali T, Hynes LW, Oughan H, Peng JR, Harberd NP. Gibberellin-mediated proteasome-dependent degradation of the barley DELLA protein SLN1 repressor [J]. *Plant Cell Online*, 2002, **14** (12): 3191-3200
- 35 Murase K, Hirano Y, Sun TP, Hakoshima T. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1 [J]. *Nature*, 2008, **456** (7221): 459-463
- 36 Swain SM, Tseng T, Olszewski NE. Altered expression of SPINDLY affects gibberellin response and plant development [J]. *Plant Physiol*, 2001, **126** (3): 1174-1185
- 37 Ben-Nissan G, Cui W, Kim DJ, Yang YD, Yoo BC, Lee JY. *Arabidopsis* casein kinase 1-Like 6 contains a microtubule-binding domain and affects the organization of cortical microtubules [J]. *Plant Physiol*, 2008, **148** (4): 1897-1907
- 38 Zentella R, Hu J, Hsieh WP, Matsumoto PA, Dawdy A, Barnhill B, Oldenhof H, Hartweck LM, Maitra S, Thomas SG, Cockrell S, Boyce M, Shabanowitz J, Hunt DF, Olszewski NE, Sun TP. O-GlcNAcylation of master growth repressor DELLA by SECRET AGENT modulates multiple signaling pathways in *Arabidopsis* [J]. *Gene Dev*, 2016, **30** (2): 164-176
- 39 Qin Q, Wang W, Guo X, Yue J, Huang Y, Xu XF, Li J, Hou SW. *Arabidopsis* DELLA protein degradation is controlled by a Type-One protein phosphatase, TOPP4 [J]. *Plos Genet*, 2014, **10** (7): e1004464
- 40 Conti L, Nelis S, Zhang C, Woodcock A, Swarup R, Galbiati M, Tonelli C, Napier R, Hedden P, Bennett M, Sadanandom A. Small ubiquitin-like modifier protein SUMO enables plants to control growth independently of the phytohormone gibberellin [J]. *Dev Cell*, 2014, **28** (1): 102-110
- 41 Ariizumi T, Murase K, Sun TP, Steber SC. Proteolysis-independent downregulation of DELLA repression in *Arabidopsis* by the gibberellin receptor GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 [J]. *Plant Cell*, 2008, **20** (9): 2447-2459
- 42 郝鹏博. 外源赤霉素和多效唑对桃节间长度及赤霉素代谢基因表达影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2017 [Hao PB. Effects of GA₃ and PBZ on internode length and gene expression of gibberellins metabolism in Peach (*Prunus persica* L.) [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2017]

- 43 任怡然, 赵强, 由春香, 郝玉金. 苹果*MdRGL3a*基因的功能分析[J]. 园艺学报, 2017, **44** (6): 1021-1028 [Ren YR, Zhao Q, You CX, Hao YJ. Function analysis of *MdRGL3a* gene in *Malus x domestica* [J]. *Acta Horticult Sin*, 2017, **44** (6): 1021-1028]
- 44 Gallego-Bartolomé J, Alabadí D, Blázquez MA. DELLA-induced early transcriptional changes during etiolated development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PLoS ONE*, 2011, **6** (8): e23918
- 45 Gallego-Bartolomé J, Arana MV, Vandenbussche F, Zádňíková P, Minguet EG, Guardiola V, Straeten DV, Benkova E, Alabadí D, Blázquez MA. Hierarchy of hormone action controlling apical hook development in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2011, **67** (4): 622-634
- 46 Willige BC, Ogiso-Tanaka E, Zourelidou M, Schwechheimer C. WAG2 represses apical hook opening downstream from gibberellin and PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 5 [J]. *Development*, 2012, **139** (21): 4020-4028
- 47 Yanai O, Shani E, Dolezal K, Tarkowski P, Sablowski R, Sandberg G, Samach A, Ori N. Arabidopsis KNOX1 proteins activate cytokinin biosynthesis [J]. *Curr Biol*, 2005, **15** (17): 1566-1571
- 48 Yaish MW, Ashraf EK, Tong Z, Beatty PH, Good AG, Bi YM, Rothstein SJ. The APETALA-2-Like transcription factor OsAP2-39 controls key interactions between abscisic acid and gibberellin in rice [J]. *PLoS Genet*, 2010, **6** (9): e1001098
- 49 Achard P, Cheng H, De GL. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals [J]. *Science*, 2006, **311** (5757): 91-94
- 50 Zentella R, Zhang Z, Park M, Thomas SG, Endo A, Murase K, Fleet CM, Jikumaru Y, Nambara E, Kamiya Y. Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2007, **19** (10): 3037-3057
- 51 Ko J, Yang SH, Han K. Upregulation of an *Arabidopsis RING-H2* gene, XERIC1, confers drought tolerance through increased abscisic acid biosynthesis [J]. *Plant J*, 2006, **47** (3): 343-355
- 52 李志勇. 一个高秆显性四倍体小麦材料的发现与其DELLA蛋白丰度相关性分析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2012 [Li ZY. Discovery of a high-stalk dominant mutant in tetraploid wheat and correlation analysis between its DELLA protein abundance and plant height [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2012]
- 53 Achard P, Vriezen WH, Straeten D, Harberd NP. Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function [J]. *Plant Cell Online*, 2003, **15** (12): 2816-2825
- 54 An F, Zhang X, Zhu Z. Coordinated regulation of apical hook development by gibberellins and ethylene in etiolated *Arabidopsis* seedlings [J]. *Cell Res*, 2012, **22** (5): 915-927
- 55 敖梦飞. 蜻蜓凤梨*AfGAI*基因的克隆与功能鉴定[D]. 海口: 海南大学, 2017 [Ao MF. Cloning and functional identification of *AfGAI* from *Aechmea fasciata* [D]. Haikou: Hainan University, 2017]
- 56 Luo J, Ma N, Pei H, Chen JW, Li J, Gao JP. A DELLA gene, *RhGAI1*, is a direct target of EIN3 and mediates ethylene-regulated rose petal cell expansion via repressing the expression of *RhCesA2* [J]. *J Exp Bot*, 2013, **64** (16): 5075-5084
- 57 Zhou X, Zhang ZL, Park J, Tyler L, Yusuke J, Qiu K, Nam EA, Lumba S, Desveaux D, McCourt P, Kamiya Y, Sun TP. The ERF11 transcription factor promotes internode elongation by activating gibberellin biosynthesis and signaling [J]. *Plant Physiol*, 2016, **171** (4): 2760
- 58 Achard P, Baghour M, Chapple A, Hedden P, Van Der Straeten D, Genschik P, Moritz T, Harberd NP. The plant stress hormone ethylene controls floral transition via DELLA-dependent regulation of floral meristem-identity genes [J]. *PNAS*, 2007, **104** (15): 6484-6489
- 59 刘晔彤. 乙烯信号调控拟南芥发育时相转换的分子机制[D]. 上海: 上海师范大学, 2017 [Liu YT. Molecular mechanism of ethylene regulation in *Arabidopsis thaliana* phase transition [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2017]
- 60 周峰. 植物防御反应及其光信号调控途径[J]. 北方园艺, 2015 (17): 179-182 [Zhou F. The plant defense response and its light signaling regulation pathways [J]. *N Horticult*, 2015 (17): 179-182]
- 61 Hou X, Lee L YC, Xia K, Yan Y, Yu H. DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs [J]. *Dev Cell*, 2010, **19** (6): 884-894
- 62 Bastian R, Dawe A, Meier S, Ludidi N, Bajic VB, Gehring C. Gibberellic acid and cGMP-dependent transcriptional regulation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Signal Behav*, 2010, **5** (3): 224-232
- 63 Cheng H, Song S, Xiao L, Soo HM, Cheng Z, Xie D, Peng J. Gibberellin acts through jasmonate to control the expression of MYB21, MYB24, and MYB57 to promote stamen filament growth in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 2009, **5** (3): e1000440
- 64 吴绍华, 张世鑫, 陈月异, 田维敏. 橡胶树DELLA蛋白编码基因*HbGAI*的克隆与表达分析[J]. 西北植物学报, 2015, **35** (11): 2157-2163 [Wu SH, Zhang SX, Chen YY, Tian WM. Cloning and expression analysis of *HbGAI* gene in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) [J]. *Acta Bot Bor-Occident Sin*, 2015, **35** (11): 2157-2163]
- 65 Navarro L, Bari R, Achard P. DELLAs control plant immune responses by modulating the balance of jasmonic acid and salicylic acid signaling [J]. *Curr Biol*, 2008, **18** (9): 650-655
- 66 Bai MY, Shang JX, Oh E, Fan M, Bai Y, Zentella R, Sun TP, Wang ZY. Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis* [J]. *Nat Cell Biol*, 2012, **14** (8): 810-817
- 67 王弋, 董晨, 魏永赞, 郑雪文, 李伟才. GA信号途径及其调控果树生长发育的研究进展[J]. 果树学报, 2018, **35** (4): 500-511 [Wang G, Wei RZ, Zheng XW, Li WC. Research progress on GA signaling pathway and its function in regulating fruit trees growth and development [J]. *J Fruit Sci*, 2018, **35** (4): 500-511]
- 68 Gallego-Bartolomé J, Minguet EG, Grau-Enguix F, Abbas M, Locascio A, Thomas SG, Alabadí D, Blázquez MA. Molecular mechanism for the interaction between gibberellin and brassinosteroid signaling pathways in *Arabidopsis* [J]. *PNAS*, 2012, **109** (33): 13446-13451
- 69 Zhu J. Salt and drought stress signal transduction in plant [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, **53** (1): 247-273
- 70 边晓彤. DELLA家族在花生抗逆中的功能研究[D]. 济南: 山东大学, 2017 [Bian XT. Functional analysis of DELLA family proteins in *Peanut* stress resistance [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2017]
- 71 Magome H, Yamaguchi S, Hanada A, Kamiya Y, Oda K. The DDF1 transcriptional activator upregulates expression of a gibberellin-deactivating gene, *GA2ox7*, under high-salinity stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2008, **56** (4): 613-626
- 72 张彤, 赵琳, 赵建刚, 李文滨. 植物DELLA蛋白的功能及其在大豆中的研究[J]. 大豆科学, 2011, **30** (5): 874-879 [Zhang T, Zhao L, Zhao G, Li WB. Function of plant DELLA protein and its research advancement in *Soybean* [J]. *Soybean Sci*, 2011, **30** (5): 874-879]
- 73 Wang KLC, Li H, Ecker JR. Ethylene biosynthesis and signaling networks [J]. *Plant Cell*, 2002, **14** (s1): S131-S151
- 74 王润青, 樊晓聪, 宋梅芳, 肖阳, 郭林, 孟凡华, 杨青华, 吴大付, 杨建平. 小麦DELLA获得性突变体矮变1号增强了幼苗的抗盐能力[J]. 作物学报, 2016, **42** (11): 1721-1726 [Wang RQ, Fan XC, Song MF, Xiao Y, Guo L, Meng FD, Yang QH, Wu DF, Yang JP. A wheat DELLA gain-of-function mutant aibian 1 promotes seedling salt tolerance

- [J]. *Acta Agron Sin*, 2016, **42** (11): 1721-1726]
- 75 Pantin F, Monnet F, Jannaud D. The dual effect of abscisic acid on stomata [J]. *New Phytol*, 2012, **197** (1): 65-72
 - 76 Acharya BR, Jeon BW, Zhang W, Assmann SM. Open Stomata 1 (OST1) is limiting in abscisic acid responses of *Arabidopsis* guard cells [J]. *New Phytol*, 2013, **200** (4): 1049-1063
 - 77 Lin QB, Wu FQ, Sheng PK, Zhang Z, Zhang X, Guo XP, Wang JL, Cheng ZJ, Wang J, Wang HY, Wan JM. The SnRK2-APC/CTE regulatory module mediates the antagonistic action of gibberellic acid and abscisic acid pathways [J]. *Nat Com*, 2015, **6** (1): 7981
 - 78 Nir I, Shohat H, Panizel I, Olszewski N, Aharoni A, Weiss D. The tomato DELLA protein PROCERA acts in guard cells to promote stomatal closure [J]. *Plant Cell*, 2018, **29** (12): 3186-3197
 - 79 张涵, 王学敏, 刘希强, 马琳, 温红雨, 王赞. 紫花苜蓿*MsGAI*的克隆、表达及遗传转化[J]. 中国农业科学, 2019, **52** (2): 201-214 [Zhang H, Wang XM, Liu XQ, Ma L, Wen HY, Wang Z. Cloning expression analysis and transformation of *MsGAI* gene from *Medicago sativa* L. [J]. *Sci Agric Sin*, 2019, **52** (2): 201-214]
 - 80 王玮, 管利萍, 张静, 侯岁稳. 拟南芥DELLA蛋白编码基因*RGA*和*GAI*的原核表达和多克隆抗体制备[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 2016, **52** (3): 422-428 [Wang W, Guan LP, Zhang J, Hou SW. Prokaryotic expression and polyclonal antibodies preparation of the DELLA protein-coding gene, *RGA* and *GAI*, in *Arabidopsis* [J]. *J Lanzhou Univ (Nat Sci Ed)*, 2016, **52** (3): 422-428]
 - 81 王玮, 冯起, 张莉环, 杨宁. DELLA蛋白缺失对拟南芥干旱胁迫耐受性的影响[J]. 西北植物学报, 2018, **38** (5): 867-872 [Wang W, Feng Q, Zhang LH, Yang N. Drought tolerance of DELLA proteins deficiency in *Arabidopsis* [J]. *Acta Bot Boral-Occid Sin*, 2018, **38** (5): 867-872]
 - 82 朱珍. 赤霉素调控采后番茄果实抗冷机制研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2016 [Zhu Z. The mechanism of gibberellins in regulation of chilling tolerance of postharvest tomato fruit [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2016]
 - 83 Djakovic-Petrovic T, de Wit M, Voesenek LA, Pierik R. DELLA protein function in growth responses to canopy signals [J]. *Plant J*, 2007, **51** (1): 117-126
 - 84 Achard P, Liao L, Jiang C, Desnos T, Bartlett J, Fu X, Harberd NP. DELLAs contribute to plant photomorphogenesis [J]. *Plant Physiol*, 2007, **143** (3): 1163-1172
 - 85 Feng S, Martinez C, Gusmaroli G, Wang Y, Zhou J, Wang F, Chen L, Yu L, Iglesias-Pedraz JM, Kircher S, Schäfer E, Fu X, Fan LM, Deng XW. Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins [J]. *Nature*, 2008, **451** (7177): 475-479
 - 86 Olsen JE. Light and temperature sensing and signaling in induction of bud dormancy in woody plants [J]. *Plant Mol Biol*, 2010, **73** (1-2): 37-47
 - 87 欧阳芳群. 云杉幼苗生长光调控的生理与分子机制[D]. 北京: 北京林业大学, 2015 [Ouyang QF. Physiological and molecular mechanisms of light regulation on plant growth in spruce species [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015]
 - 88 Achard P, Renou J, Berthomé R, Harberd NP, Genschik P. Plant DELLAs restrain growth and promote survival of adversity by reducing the levels of reactive oxygen species [J]. *Curr Biol*, 2008, **18** (9): 656-660
 - 89 Gapper C, Dolan L. Control of plant development by reactive oxygen species [J]. *Plant Physiol*, 2006, **141** (2): 341-345
 - 90 Kwak JM, Mori IC, Pei ZM, Leonhardt N, Torres MA, Dangl JL, Bloom RE, Bodde S, Jones JD, Schroeder JI. NADPH oxidase *AtrbohD* and *AtrbohF* genes function in ROS-dependent ABA signaling in *Arabidopsis* [J]. *EMBO J*, 2003, **22** (11): 2623-2633
 - 91 姚涛, 白素兰, 李苗苗, 张耀川, 何奕昆. DELLA蛋白参与拟南芥幼苗对一氧化氮逆境的抵抗[J]. 植物学报, 2011, **46** (5): 481-488 [Yao T, Su BL, Li MM, Zhang YC, He YK. DELLA protein is involved in the resistance of *Arabidopsis* seedlings to nitric oxide stress [J]. *Chin Bull Bot*, 2011, **46** (5): 481-488]
 - 92 Jiang CF, Gao XH, Liao LL, Harberd NP, Fu XD. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2007, **145** (4): 1460-1470
 - 93 Hauvermale AL, Ariizumi T, Steber CM. Gibberellin signaling: a theme and variations on DELLA repression [J]. *Plant Physiol*, 2012, **160** (1): 83-92
 - 94 丁伟. 缺铁胁迫对梨氮代谢及赤霉素信号转导相关基因表达的影响[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015 [Ding W. Effects of iron-deficiency stress on the related genes expression of the nitrogen metabolism and GA signal transduction of pear [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2015]
 - 95 于璐. 芍药DELLA蛋白*PIGAI1*基因启动子的克隆及功能初步分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017 [Yu L. Cloning and functional identification of DELLA protein *PIGAI1* genes promoter of the *Paeonia lactiflora* [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017]
 - 96 Lim S, Park J, Lee N, Jeong J, Toh S, Watanabe A, Kim J, Kang H, Kim DH, Kawakami N, Choi G. ABA-insensitive3, ABA-insensitive5, and DELLAs interact to activate the expression of SOMNUS and other high-temperature-inducible genes in imbibed seeds in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2013, **25** (12): 4863-4878
 - 97 白青松. 毛竹*SAUR*、*DELLA*基因的鉴定、克隆及功能分析[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017 [Bai QS. Identification, clone and function analysis of *SAUR* and *DELLA* genes in *Moso bamboo* [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017]
 - 98 Marín-de la Rosa N, Sotillo B, Miskolczi P, Gibbs DJ, Vicente J, Carbonero P, Oñate-Sánchez L, Holdsworth MJ, Bhalerao R, Alabadí D, Blázquez MA. Large-scale identification of gibberellin-related transcription factors defines group VII ethylene response factors as functional DELLA partners [J]. *Plant Physiol*, 2014, **166** (2): 1022-1032
 - 99 Stewart Lilley JL, Gan Y, Graham IA, Nemhauser JL. The effects of DELLAs on growth change with developmental stage and brassinosteroid levels [J]. *Plant J*, 2013, **76** (1): 165-173
 - 100 Oh E, Zhu JY, Bai MY. Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the *llrabidoFasis hypocotyl* [J]. *Elife*, 2014, **3** (327): 714-723
 - 101 Weston DE, Elliott RC, Lester DR, Rameau C, Reid JB, Murfet IC, Ross JJ. The Pea DELLA proteins LA and CRY are important regulators of gibberellin synthesis and root growth [J]. *Plant Physiol*, 2008, **147** (1): 199-205
 - 102 李秀峰. 黑龙江省水稻抽穗期基因的效应研究及育种应用[D]. 哈尔滨: 中国科学院大学, 2016 [Li XF. The study on effect of heading date genes in Heilongjiang Rice cultivars and their application in molecular assistant breeding [D]. Harbin: University of Chinese Academy of Sciences, 2016]
 - 103 刘明明, 时振英, 张笑寒, 汪明璇, 张林, 郑克志, 刘继云, 胡兴明, 底翠茹, 钱前, 何祖华, 杨东雷. 调控IPA1培育高产高抗水稻新品种[C]. 上海: 第七届长三角植物科学研讨会暨青年学术报告会, 2018 [Liu MM, Shi ZY, Zhang XH, Wang MX, Zhang L, Zheng KZ, Liu JY, Hu XM, Di CR, Qian Q, He ZH, Yang DL. Regulating ipa1 to cultivate new rice varieties of high yield and high resistance [C]. Shanghai:

- The 7th Yangtze River Delta Plant Science Symposium and Youth Symposium, 2018]
- 104 麻楠, 刘静, 陈琦, 郝素晓, 卜芳芬, 卢艳芬, 姚允聪. 苹果砧木‘SH6’中*RGLs*基因的克隆及生物信息学分析[J]. 北京农学院学报, 2018, **33** (2): 1-6 [Ma N, Liu J, Chen Q, Hao SX, Bu YF, Lu YF, Yao YC. Cloning and bioinformatic analysis of *RGLs* in apple rootstock ‘SH6’ [J]. *J Beijing Univ Agric*, 2018, **33** (2): 1-6]
 - 105 刘超, 吴江生. 半矮秆基因*BnaA6. rga-ds*的亚细胞定位和转基因甘蓝型油菜的鉴定[J]. 中国油料作物学报, 2015, **37** (4): 427-432 [Liu C, Wu JS. Subcellular localization of semi-dwarf gene *BnaA6. rga-ds* and identification of its transgenic *Brassica napus* L. [J]. *Chin Oil Crop Sci*, 2015, **37** (4): 427-432]
 - 106 潘现飞. 毛竹赤霉素信号途径相关基因的克隆与功能分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2016 [Pan XF. Cloning and function analysis of genes related to gibberellin acid signaling in *Phyllostachys edulis* [D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2016]
 - 107 黄昊. 珍珠黄杨*DELLA*蛋白家族*BsGAI1*, *BsGAI2*基因的克隆及功能分析[D]. 南京: 南京林业大学, 2017 [Huang H. Cloning and functional analysis of *DELLA* protein family *BsGAI1* and *BsGAI2* from *Euonymus japonicus* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017]
 - 108 田海霞. 拟南芥中茉莉素和赤霉素对WD-repeat/bHLH/MYB复合体的调节[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2017 [Tian HX. Regulation of the WD-repeat/bHLH/MYB complex by gibberellin and jasmonate [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2017]
 - 109 Chen L, Xiang S, Chen Y, Li DB, Yu DQ. Arabidopsis WRKY45 interacts with the *DELLA* protein RGL1 to positively regulate age-triggered leaf senescence [J]. *Mol Plant*, 2017, **10** (9): 1174-1189
 - 110 Gou JQ, Strauss SH, Tsai CJ, Fang K, Chen Y, Jiang X, Busov VB. Gibberellins regulate lateral root formation in *Populus* through interactions with auxin and other hormones [J]. *Plant Cell*, 2010, **22** (3): 623-639
 - 111 李霞. *DELLAs*-MtDIP1-RAM1调控苜蓿-丛枝菌根共生的作用机制[D]. 开封: 河南大学, 2015 [Li X. The role of *DELLAs*-MtDIP1-RAM1 protein complex in arbuscular mycorrhizal symbiosis [D]. Kaifeng: Henan University, 2015]
 - 112 樊玉倩, 肖爱芳, 张忠明. 百脉根起始结瘤相关转录因子间相互作用的鉴定[J]. 华中农业大学学报, 2019, **38** (1): 10-15 [Fan YQ, Xiao AF, Zhang ZM. Identification of interactions between transcription factors related to initial nodulation of *Lotus japonicus* [J]. *J Huazhong Agric Univ*, 2019, **38** (1): 10-15]
 - 113 石玲玲, 王之, 李志英, 雷明, 徐立. 蜻蜓凤梨*AfPIF4-1*基因的克隆与遗传转化[J]. 分子植物育种, 2016, **14** (1): 66-71 [Shi LL, Wang Z, Li ZY, Lei M, Xu L. Cloning and genetic transformation of *AfPIF4-1* in *Aechmea fasciata* [J]. *Mol Plant Breed*, 2016, **14** (1): 66-71]
 - 114 宋晓波, 王红霞, 张志华. ‘辽宁2号’*DELLA*蛋白编码基因的克隆及表达分析[J]. 河北农业大学学报, 2016, **39** (1): 29-34 [Song XB, Wang HX, Zhang LH. Cloning and expression analysis of *JrGAI* gene in *DELLA* protein from ‘Liaoning 2’ [J]. *J Publish Dep Agric Univ Hebei*, 2016, **39** (1): 29-34]
 - 115 刘杭, 王芳, 李亮, 王文婷, 杨贺忠, 马鑫瑞, 吴少华, 李永裕. 沙梨*PpGAI3*基因的分离与原核表达分析[J]. 果树学报, 2017, **34** (2): 137-144 [Liu H, Wang F, Li L, Wang WT, Yang HZ, Ma XR, Wu SH, Li RY. Isolating and prokaryotic expression analysis of the *PpGAI3* gene in *Pyrus pyrifolia* [J]. *J Fruit Sci*, 2017, **34** (2): 137-144]
 - 116 吴红, 刘春英, 付祥梅, 盖树鹏, 张玉喜. 牡丹休眠相关基因*PsGRASSs*筛选、克隆和表达特性分析[J]. 园艺学报, 2019, **46** (2): 365-374 [Wu H, Liu CY, Fu XM, Gai SP, Zhang YX. Screening, cloning and expression patterns analysis of *PsGRASSs* associated with dormancy release in Tree Peony (*Paeonia suffruticosa*) [J]. *Acta Horticult Sin*, 2019, **46** (2): 365-374]
 - 117 Martí C, Orzáez D, Ellul P, Moreno V, Carbonell J, Granell A. Silencing of *DELLA* induces facultative parthenocarpy in tomato fruits [J]. *Plant J*, 2007, **52** (5): 865-876
 - 118 杨敏. 枇杷*DELLA*基因的克隆与分析[D]. 重庆: 西南大学, 2011 [Yang M. *DELLA* genes clone and analysis in Loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) [D]. Chongqing: Southwest University, 2011]
 - 119 张文颖, 朱旭东, 崔腾飞, 贾海峰, 房经贵, 王晨. 葡萄*VvRGL*基因应答GA调控无核果实发育的研究[J]. 西北植物学报, 2019, **39** (3): 381-390 [Zhang WY, Zhu XD, Cui TF, Jia HF, Fang JG, Wang C. *VvRGL* genes regulate seedless fruit development by responding to GA in Grapevine [J]. *Acta Bot Boral-Occident Sin*, 2019, **39** (3): 381-390]
 - 120 Liu MY, Huang L, Ma ZT, Sun WJ, Wu Q, Tang ZZ, Bu TL, Li CL, Chen H. Genome-wide identification, expression analysis and functional study of the GRAS gene family in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *BMC Plant Biol*, 2019, **19** (1): 342
 - 121 夏小丛. 棉花 (*Gossypium hirsutum*) *GhJAZ3*和*GhGAI1*在JA和GA介导的转基因拟南芥表皮毛分化和伸长中的功能研究[D]. 武汉: 华中师范大学, 2016 [Xia XC. Cotton (*Gossypium hirsutum*) *GhJAZ3* and *GhGAI1* functions in jasmonate and gibberellin mediated epidermal cell differentiation and elongation of transgenic *Arabidopsis* [D]. Wuhan: Central China Normal University, 2016]
 - 122 De Vleeschauwer D, Seifi HS, Filipe O, Haecck A, Huu SN, Demeestere K, Höfte M. The *DELLA* protein SLR1 integrates and amplifies salicylic acid- and jasmonic acid-dependent innate immunity in Rice [J]. *Plant Physiol*, 2016, **170** (3): 1831-1847
 - 123 Hosokawa K. Cell layer-specific accumulation of anthocyanins in response to gibberellic acid in tepals of *Hyacinthus orientalis* [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 1999, **63** (5): 930-931
 - 124 王可可. 外源赤霉素在里美萝卜幼苗花青素代谢中作用研究[D]. 新乡: 河南师范大学, 2014 [Wang KK. The research of exogenous gibberellin treatment in anthocyanin metabolism in radish [D]. Xinxiang: Henan Normal University, 2014]
 - 125 Xie Y, Tan HJ, Ma ZX, Huang J. *DELLA* proteins promote anthocyanin biosynthesis via sequestering MYBL2 and JAZ suppressors of the MYB/bHLH/WD40 complex in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Plant*, 2016, **9** (5): 711-721
 - 126 Hatlestad GJ, Akhavan NA, Sunnadeniya RM, Elam L, Cargile S, Hembd A, Gonzalez A, McGrath JM, Lloyd AM. The beet Y locus encodes an anthocyanin MYB-like protein that activates the betalain red pigment pathway [J]. *Nat Genet*, 2014, **47** (1): 92-96
 - 127 赵春丽, 王晓, 潘君飞, 彭丽云, 赖钟雄, 刘生财. 莧菜*AtGAI*基因克隆及表达分析[J]. 西北植物学报, 2019, **39** (2): 199-209 [Zhao CL, Wang X, Pan JF, Peng LY, Lai ZX, Liu SC. Cloning and expression analysis of *AtGAI* gene in *Amaranthus tricolor* L. [J]. *Acta Bot Boral-Occid Sin*, 2019, **39** (2): 199-209]
 - 128 Cheminant S, Wild M, Bouvier F, Pelletier S, Renou JP, Erhardt M, Hayes S, Terry MJ, Genschik P, Achard P. *DELLAs* regulate chlorophyll and carotenoid biosynthesis to prevent photooxidative damage during seedling deetiolation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2012, **23** (5): 1849-1860
 - 129 周龙华. 甘蓝型油菜脂肪酸合成抑制与消减因素的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2016 [Zhou LH. Investigation on the inhibitors and fatty acid decomposers limiting seed oil accumulation in rapeseed (*Brassica napus* L.) [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2016]