

赤霉素调控玉米种子活力的研究进展

金云倩^{1, 3} 王彬¹ 郭书磊² 赵霖熙¹ 韩赞平¹

(1. 河南科技大学农学院, 洛阳 471003; 2. 河南省农业科学院粮食作物研究所, 郑州 450002; 3. 中国农业科学院棉花研究所 棉花生物学国家重点实验室, 安阳 455000)

摘要: 玉米是我国总产与平均单产最高的主要农作物, 对于保障国家粮食安全具有举足轻重的作用。种子活力是衡量种子质量和应用价值的关键指标, 高活力种子是确保作物高产、稳产的基础。赤霉素是重要的植物生长调节物质, 具有解除种子休眠、促进萌发的作用, 外源赤霉素的喷施已被广泛应用于农业生产以提高作物产量。目前赤霉素对玉米种子活力的影响研究多侧重于施加外源 GA 影响种子活力的相关生理指标上, 而赤霉素调控玉米种子活力的作用机理尚需深入研究。本文综述了赤霉素的生物合成、信号转导、作用机制以及对玉米和其他作物种子活力影响的研究进展, 旨在深入探究 GA 对于玉米种子活力的调控机制乃至玉米育种实践中高活力玉米新种质的创制提供参考。

关键词: 玉米; 赤霉素; 种子活力; 作用机制; 调控

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-0473

Research Progress in Gibberellin Regulation on Maize Seed Vigor

JIN Yun-qian^{1, 3} WANG Bin¹ GUO Shu-lei² ZHAO Lin-xi¹ HAN Zan-ping¹

(1. College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003; 2. Cereal Institute, Henan Academy of Agricultural Science, Zhengzhou 450002; 3. Institute of Cotton Research of Chinese Academy of Agricultural Sciences/State Key Laboratory of Cotton Biology, Anyang 455000)

Abstract: Maize is the main crop with the highest total yield and average yield per unit area in China, which plays an important role in guaranteeing national food security. Seed vigor is a key index to measure seed quality and application value. High vigor seed is the basis to ensure high and stable yield of crops. Gibberellin is an important plant growth regulator, which can relieve seed dormancy and promote germination. The application of exogenous gibberellin has been widely used in agricultural production to improve crop yield. At present, researches about the effects of GA on the maize seed vigor are mainly focused on the physiological indicators by applying exogenous GA. However, the molecular mechanism of maize seed vigor regulated by GA needs to be further studied. This review is mainly about the research progress of GA biosynthesis, signal transduction, mechanism of GA and its effect on the seed vigor of maize and other crops, aiming to provide reference for further exploring the regulation mechanism of GA on maize seed vigor and the creation of new maize germplasm with high vigor in maize breeding practice.

Key words: maize; gibberellin; seed vigor; molecular mechanism; regulation

玉米不仅可以直接用于食品加工, 还是畜牧养殖及水产业重要的饲料来源, 也是医疗卫生、轻工及化工等行业的主要原料之一。伴随着规模化种植的发展、农业科技的进步, 以及玉米单产水平的不断提升, 玉米已经成为世界上单产水平最高的谷物

品种。我国玉米的种植面积和总产居于世界第二, 但单产与美国等农业强国相比仍有一定差距^[1]。我国是世界上最大的猪肉消费国, 禽蛋、牛奶等的消费量也在逐年增加, 畜牧养殖业的快速发展, 对饲料的消费越来越大, 以及工业需求不断增加, 导致

收稿日期: 2022-04-15

基金项目: 国家自然科学基金项目 (U1504315 和 32001565), 河南省科技攻关计划项目 (212102110244)

作者简介: 金云倩, 女, 硕士研究生, 研究方向: 玉米、棉花种子活力; E-mail: jyq920422@163.com

通讯作者: 韩赞平, 男, 博士, 副教授, 研究方向: 玉米种子活力; E-mail: hnlyhzhp@163.com

对玉米的需求量快速增长^[2]。根据国家统计局和国家粮食信息中心有关数据分析显示,过去10年间,我国玉米供求形势已从产大于需转变为产不足需,随着未来畜禽养殖产业、食品工业等进一步发展,进而会带动玉米消费需求继续保持较快增速^[3]。

确保国家粮食安全,种子是基础,高产、稳产将会一直是玉米产业亘古不变的发展趋势,而种子质量是建立玉米高产、稳产的关键和保障。种子活力是种子质量的重要参考指标之一,也是代表种用价值的重要参考。种子活力反映种子发芽期间的生理生化过程,发芽率、田间出苗和生长的整齐度与速度,出苗后对逆境的抵抗能力,以及持续到田间生长表现,最终影响植物的产量^[4]。因此,玉米种子活力的高低对大田玉米的高产和稳产具有特殊重要意义。种子活力主要受遗传因素和环境因素的影响,其中遗传特性(基因型)对种子和幼苗活力影响显著^[5]。

赤霉素是种子的生理活性物质之一,能调节种子的生理状态和生化变化,促使种子生命活动强度增高或降低的化学成分。种子本身具有合成GA的能力,合成部位是胚,种子中的赤霉素有游离态和结合态两种。结合态赤霉素不具有生理活性,是一种贮藏和运输形式,而游离态的GA则具有生理活性,当种子萌发时具有生理活性的GA可促使细胞伸长,促进细胞分裂,调控种子休眠促使种子发育^[5]。目前,已从植物、真菌和细菌中分离和鉴定出136种不同结构的GAs,但绝大部分的GAs没有生物活性,只是活性GA的前体或非活性代谢物,只有少量具有生物活性,其中GA₁和GA₄是主要的内源活性因子^[6]。外源活性赤霉素的施加可以应用于破除种子休眠及促进种子萌发来提高作物产量上,且已经广泛在玉米、洋葱、西瓜、甜瓜、茄子、辣椒等作物的种子萌发和幼苗生长过程中得到应用。这表明赤霉素参与调控种子活力对作物种子产量的影响显著,种子是农业现代化的基础,加强赤霉素调控种子活力机理的研究意义重大。

目前在种子活力及赤霉素的生物合成及其信号转导过程中参与调控活力水平的一些相关基因与数量位点的发掘中,对于水稻、小麦等作物的研究较多,有关赤霉素对种子活力影响的研究上也较多侧

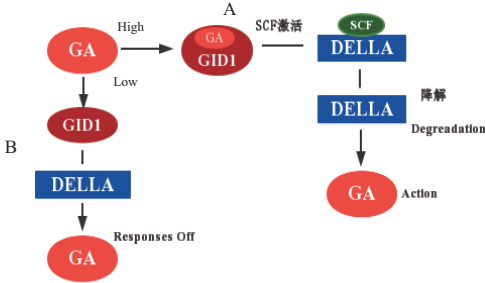
重于施加外源GA来影响种子活力的相关生理指标上,而植物体对GA信号从感知到传递,尤其是对于玉米种子发育过程中的GA调节信号传导链的研究还不够深入。不断挖掘GA参与调控玉米种子活力的关键靶基因,构建GA对玉米种子活力的调控网络,并加以利用,创新高活力玉米种子,进而服务于玉米高产种质的研发。

1 赤霉素的生物合成与信号转导

1.1 赤霉素的生物合成

赤霉素是四环二萜类的植物激素,根据赤霉素分子碳原子总数不同,分为C19和C20两类赤霉素,具有生物活性的GA是通过复杂的生物合成和信号传导途径来控制植物生长和发育的。赤霉素在细胞中的合成部位是质体、内质网和细胞质基质等,绝大多数植物里种子中GA的含量远超于其他部位,种子中合成GA的部位是胚^[7]。C19类赤霉素的生理活性高于C20类赤霉素。生物活性强的赤霉素有GA₁、GA₃、GA₄、GA₇、GA₃₀、GA₃₂、GA₃₈等,生理活性弱的赤霉素有GA₁₃、GA₁₇、GA₂₅、GA₂₈、GA₃₉等^[8]。质体内具有生物活性的GA在合成时是由牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(geranylgeranyl diphosphate, GGDP),经过古巴焦磷酸合成酶(ent-copalyl diphosphate synthase, CPS)、内根-贝壳杉烯合成酶(KS, ent-kaurene synthase)形成内根-贝壳杉烯。内质网中内根-贝壳杉烯由内根-贝壳杉烯氧化酶(KO, ent-kaurene oxidase)、内根-贝壳杉烯酸氧化酶(KAO, ent-kaurenoic acid oxidase)作用形成GA₁₂-醛,接着转化为GA₁₂和GA₅₃,GA₅₃是GA₁₂在GA₁₃氧化酶的作用下转变成的^[9-11]。细胞质基质中GA₁₂和GA₅₃在C20处进行一系列氧化,通过3种氧化酶GA20-oxidase、GA3-oxidase和GA2-oxidase催化氧化形成其他种类GAs^[10]。GA-C20在GA₁₃氧化酶作用下产生GA₂₀,GA₂₀在GA3-oxidase的作用下氧化为活性GA₁,GA-C20不经GA₁₃氧化酶作用则直接被GA20-oxidase氧化产生GA₉,再被GA3-oxidase催化氧化形成活性GA₄。GA₂₀还被GA3-oxidase催化为GA₅,GA₅继续在GA3-oxidase的作用下生成GA₃和GA₆^[11]。关于赤霉素的生物合成还有一些新的发现,玉米赤霉素GA缺失突变体

道 Ca^{2+} 、cGMP 及 NO 是细胞内信号转导的第二信使，例如 Ca^{2+} 与 cGMP 是 GA 信号转导正调控因子，NO 则负调控 GA 信号途径^[22-24]。另外水稻中的核蛋白 OsWOX3A 对植物赤霉素的生物合成途径也起到一个负反馈的调节作用^[25]。



A：当 GA 浓度升高时，GA 与 GID1 结合，GA 被 GID1 封闭在 GID1 内，便与 DELLA 蛋白结合，促使 DELLA 蛋白被活化 SCF 降解，最终 GA 信号被释放发挥生理促进作用；B：当 GA 浓度降低时，GID1 与 GA 结合分离，DELLA 蛋白抑制 GA 信号的转导，GA 信号受到抑制

A: When GA concentration is increasing, GA binds to GID1, GA is enclosed in GID1 by GID1, and then binds to DELLA protein, prompting DELLA protein to be activated and degraded by SCF, and finally GA signal is released to play A physiological promoting role. B: When GA concentration is decreasing, GID1 does not bind to GA, DELLA protein inhibits GA signal transduction, and GA signal is inhibited

图 2 赤霉素的信号转导

Fig. 2 Signal transduction of gibberellin (GA)

有关赤霉素生物合成、代谢失活及其信号转导过程的调控机理方面的进展已经有了比较清楚的脉络途径，但是这些生物合成代谢酶及其信号转导通路的揭示也大多数来源于水稻作物的基因和蛋白研究。玉米基因里 GA 合成的相关基因位点 D1 的确定，研究结果表明该基因定位于细胞核与细胞质两个区域。随着分子生物学技术的不断发展，玉米基因家族中 GA 的生物合成、代谢失活及其信号转导调控通路等方面的研究也会越来越多地被报道。

2 种子活力

种子的一生经历着生长、发育和衰老的过程，高活力的种子劣变程度低，受自身遗传、外界环境变化、种子本身细胞结构及生理功能的影响小。为保障国家粮食安全与种业安全，对各种作物的种子活力研究与探索也一直在不断的深入，且也已经取得一定的研究进展。在种子的发育过程中，贮藏物质的积累是种子活力形成的基础。种子活力通常随

着生理状态的改变而发生变化，种子劣变涉及蛋白质、糖、核酸、脂肪酸、挥发性物质、酶的活性、呼吸强度、脂质过氧化、修复机制等方面的变化^[5]。在对玉米种子进行老化实验研究的结果表明，随着对玉米种子进行老化时间的延长，种胚内的可溶性糖、Pro 含量、DHA 活性及 POD 活性出现不同程度下降，活力强的种子仍能保持较高调节物质含量及酶活性^[26]。高活力种子的劣变速率不仅低于低活力种子而且在发芽势及发芽率等一些生长表型指标上也明显强于低活力种子，表现出较好的抗性。随着老化时间的延长，两个水稻品种的发芽率和活力指标都有所降低，但不同水稻品种的抗老化能力存在一定的差异，实验中的各组数据对比表明农大 603 的活力水平高于农大 37 的活力水平^[27]。有学者对 12 份陆地棉种子在标准条件下进行发芽分析发现，低温胁迫及人工老化处理均会都降低陆地棉种子发芽势、发芽率、苗长、根长、苗鲜重和根鲜重，但新陆早 7 号在低温、中棉 35 号在低温和人工老化都具有高发芽率，这足以说明高活力陆地棉种子的抗性显著强于低活力种子^[28]。研究数据表明随着自然老化时间的延长，6 个花生品种（系）的发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数均呈下降趋势，其中花 8107 品系的总体抗老化能力高于其他品种^[29]。种子的劣变老化过程中伴随着生理、生化活力水平的减弱，但高活力种子对比低活力种子受不良环境及条件的影响较小，能够保持较好的抗性。由此我们可以依据不同品种的种子活力状况来给出相对应的措施来减少种质的浪费。

种子活力是由多基因控制的数量性状，可以进行鉴定分析相关的 QTL^[30]。伴随着分子生物学研究技术的进步和发展，尤其是高通量测序技术和各种组学技术的更新换代，目前不同作物种子活力相关分子机制方面的研究也取得了一些进展。以野生稻（*Oryza longistaminata*）与籼稻 9311 杂交后，再以 9311 作为轮回亲本得到的 BC2F20 回交株系（backcross inbred lines, BILs）为材料，运用基因组重测序技术进行基因分型，检测到 36 个与种子活力相关的 QTLs，其中 6 个 QTLs 与萌发相关，8 个 QTLs 与老化胁迫下幼苗生长相关，而且与萌发相关的两个主效 QTLs q9GR8.1 和 q9GP8.1 被精细

定位到 90 kb 左右的区间^[31]。种子耐贮性是指种子在储存过程中保持活力的能力。在粳稻品种日本晴和籼稻品种 9311 杂交的回交重组自交系中使用高密度单核苷酸多态性连锁图谱对种子耐贮性的数量性状位点 (QTL) 进行分析, 结果发现在自然贮藏条件下检测到 7 个与种子耐贮性相关的 QTLs, 其中一个位点 (qSS3.1) 被认为是引起脂质损伤的氧化剂分子, 并从 qSS3.1 中筛选到 1 个编码脂肪酸羟化酶的候选基因 *OsFAH2*, 而且过表达 *OsFAH2* 能显著降低种子中脂质过氧化和提高种子耐贮性^[32]。Han 等^[33] 利用两个玉米杂交组合 Yu82 × Shen137 和 Yu537A × Shen137 构建的 2 个重组自交系群体的 420 个家系为材料, 借助 SNP 分子标记遗传连锁图谱, 鉴定到 65 个与种子活力相关的 QTLs, 而与玉米种子活力相关的 24 个候选基因主要富集在糖酵解途径和蛋白质代谢途径, 推测 *mQTL2*、*mQTL3-2*、*mQTL3-4* 和 *mQTL5-2* 的染色体区域可能是与种子活力相关的热点区域。Renard 等^[34] 为了鉴定新的长寿基因, 对模式植物拟南芥自然衰老和 3 种加速衰老方法的 270 个生态型的自然变异进行了表型分析, 利用公开获得的单核苷酸多态性 (SNPs) 数据集进行全基因组分析, 确定了与种子寿命相关的多个基因组区域, 其中在获得的 20 个候选基因中有 7 个与种子寿命成正相关, 且 NADPH 氧化酶 (RBOH)、脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR1) 和光系统 I 亚基 (PSAD1) 凸显了氧化应激在种子衰老中的重要作用。细胞色素 P-450 羟化酶、CYP86A8 和转录因子 MYB47、KNAT7 和 SEP3 支持种皮在种子老化过程中的保护作用。Li 等^[35] 对 X78 和 II78 种子在种子加速老化处理前 (0d-AA) 和加速老化处理后 (5d-AA) 进行转录表达分析, 鉴定 AA 处理后的差异表达基因 (DEGs), 结果发现 13 个 DEGs 可能与种子寿命直接或间接相关。Gong 等^[36] 利用非人工陈化和人工陈化 2 d 的甜玉米种子构建小 RNA 文库, 通过降解组测序鉴定与甜玉米种子活力相关的 miRNAs, 结果发现两个靶基因 *PC-5p-213179_17* 和 *PC-3p-477790_3*, 前者可能通过参与过氧化物酶活性、氧化还原过程和氧化应激的响应来防止甜玉米种子自由基脂质过氧化, 后者通过其靶向的热稳定蛋白来修复蛋白质损伤进而改善人工老化对种子

活力的影响。

种子是农业的芯片, 高活力种子是农业发展不断进步的保障, 科学家们对于种子活力的研究一直都在不断深入, 由生理指标观察到种子活力靶基因的发掘, 再到如何创制高活力作物种子。近年来在各种作物种子中越来越多有关活力及抗老化相关基因位点的发掘等研究, 不仅为未来高活力种子基因库的建立和利用奠定了基础, 而且为新时代分子育种提供了方向。

赤霉素作为植物重要的生理调节物质之一, 能有效地促进植物茎秆伸长, 加速植株的生长和发育, 促使作物提前开花和成熟, 有助于增加和改善作物的产量和品质; 并且适宜浓度的赤霉素浸种不仅能够打破种子的休眠, 促进发芽, 还可以减少成熟果实器官的脱落, 提高果实的结实率或形成无籽果实^[8, 37-39]。那么对于种子活力相关生理指标的影响上赤霉素发挥着怎样的调节作用及其应用价值所在, 此外赤霉素如何调控作物特别是玉米种子活力的分子机制及其调控网络还需进一步深入。

3 赤霉素调控种子活力的研究进展

3.1 赤霉素调控玉米种子活力的生理研究

赤霉素对玉米种子活力的影响也是如此, 研究表明适宜浓度和时间的 GA_3 浸种, 不仅可以显著提高其发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数等指标, 而且玉米种子中可溶性糖 (SS)、丙二醛 (MDA)、 α -淀粉酶、 β -淀粉酶等生理指标也有显著的变化^[40]。研究表明, 活力高的玉米种子内源激素 GA 含量高于低活力的玉米种子, 且适宜浓度的外源 GA_3 处理陈玉米种子时均能促进其发芽, 极显著提高陈玉米种子的活力^[41]。甜玉米因其具有丰富的营养和较好的口感深受人们的喜爱, 王科翰^[42] 在玉米种衣剂中添加适宜浓度的赤霉素 GA_3 (200 mg/L) 能够显著提高甜玉米种子的发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数。魏晓梅等^[43] 研究发现与对照相比, 用 GA_3 浸泡玉米种子后可明显提高其发芽率、发芽势和发芽指数。左月桃等^[44] 发现低温胁迫条件下, 适宜浓度 GA_3 溶液浸种处理后, 玉米种胚内两种抗氧化酶 (SOD、POD) 活力显著提高, 提高种子耐低温活性, 保护种子在低温条件下的萌发机制。赤

霉素是一种天然的植物激素,在各种作物的应用中因无毒、无害一直被青睐认可。陈士林等^[45]利用GA处理玉米种子,从 3×10^{-4} – $30 \mu\text{mol/L}$ 范围内种子发芽势和简化活力指数逐渐升高,在 $30 \mu\text{mol/L}$ 时二者均达到最大值,随着GA浓度的进一步增大,发芽势和简化活力指数开始逐渐下降。研究表明赤霉素可以促进玉米生长,赤霉素和聚乙二醇复合引发可以促进玉米种子活力^[46]。廖尔华等^[47]以四川主推杂交种正红311为材料,利用赤霉素浸种探讨赤霉素对玉米种子萌发的影响,结果发现,适宜浓度(15 mg/L)的赤霉素浸种可以明显提高玉米种子胚乳中的 α -淀粉酶活性,提高发芽势和发芽率。

赤霉素作为植物萌发和生长的必须激素之一,在植物生长的一生中发挥着重要作用。研究表明赤霉素可以提高多种水解酶类的活性,包括 α -淀粉酶、 β -淀粉酶、脂肪酶、核糖核酸酶等,通过水解酶的活性提高来发挥作用。此外赤霉素还可以促进细胞器溶酶体等释放出贮藏的酶类,进而促进植物种子萌发和生长。随着科学研究的不断发展,已经可以利用化学合成的方法人工合成赤霉素,将会以合成容易、价格低、效果好的优点大规模应用于现代农业生产,为农业生产服务。

3.2 赤霉素调控玉米种子活力的分子研究

高活力种子具有长时间的贮藏寿命和良好的抗性品质,在种子发育早期,遗传或生物合成抑制剂诱导的GA缺乏会抑制ABA缺乏的玉米籽粒的发芽状况,且这一研究结果也证实赤霉素GA参与了玉米种子萌发的调控^[48]。Song等^[49]对玉米种子萌发过程中赤霉素代谢酶基因的全基因组鉴定及表达谱分析中发现,玉米基因组中包含3个CPS基因、4个KS基因、2个KO基因和1个KAO基因,这些酶是合成GA的前期步骤中重要的酶,表达谱分析表明,在玉米种子萌发过程中可以检测到15个GA代谢相关基因的转录本;最显著的是,在种子胚中检测到了6个GA代谢相关基因(*ZmCPS1*、*ZmCPS2*、*ZmKS1*、*ZmKS4*、*ZmKO1*和*ZmGA20ox4*)的转录本,这6个基因可能有助于在种子萌发早期将储存的GA前体转化为活性GA。糊粉层存在于谷类种子胚乳的最外层,糊粉层细胞本身并不合成激素,但

在种子萌发过程中,对胚分泌的赤霉素等激素有强烈反应,赤霉素调节相应的水解酶产生,促进种子萌发。Zheng等^[50]研究发现在玉米种子萌发过程中,GA增加了糊粉层中的组蛋白乙酰化并伴随着rDNA的解聚,GA处理后,剥离糊粉层的rDNA染色质解压缩,基因组整体组蛋白乙酰化升高,这是由于组蛋白乙酰化酶/组蛋白去乙酰化酶(HAT/HDACs)的相对酶活性增加。这一研究表明GA处理可以提高糊粉层rRNA和HAT/HDAC基因启动子区组蛋白乙酰化水平,参与糊粉层对于玉米种子萌发的调节。种皮是玉米籽粒结构的组成部分,其作用是保护种子免受机械损伤和病虫害的侵袭。种皮的主要成分是纤维素、淀粉和蛋白质,种皮的厚度取决于纤维素的含量,纤维素生物合成复合体中如果缺少纤维素合成蛋白,将直接影响其生物合成。纤维素的合成依赖于纤维素合酶基因家族(CesA),它是植物多基因家族中的一员。Lv等^[51]研究发现GA处理可以诱导玉米籽粒的粒长和容重显著提高,籽粒纤维素含量增加,而种皮厚度降低。通过转录组测序分析,筛选得到了与纤维素合成酶基因1(*CesA1*)表达强相关的转录因子亮氨酸拉链基序53(*bZIP53*),结合GA处理后玉米籽粒发育中纤维素合成酶基因的表达量变化,发现*bZIP53*表达明显促进*CesA1*的表达;此外,对转录因子*bZIP53*的分析表明,基因编码的蛋白定位于细胞和核膜。通过GA调控玉米种皮中纤维素增加的这一研究发现,对于通过提高玉米种皮的保护机制来增加玉米种子的活力水平来说是一个全新的进展。

这些有关玉米种子活力的研究进展均表明赤霉素的生物合成与代谢及信号转导过程中相关基因及合成代谢酶参与影响着玉米种子的萌发、籽粒大小、种皮结构及玉米种子中的营养物质,参与调控玉米种子活力。未来加强深入赤霉素调控玉米种子活力分子机制的探索,发掘更多有关玉米活力的关键基因,针对性地利用赤霉素相关活力靶基因把控玉米种子活力具有重要意义。

3.3 赤霉素对其他作物种子活力的影响

外源活性GA可以加速非休眠种子的萌发及调控糊粉层中淀粉酶、蛋白酶、 β -葡萄糖酶等酶类的

产生及释放；高等植物种子中活性 GA 参与胚乳淀粉层中营养物质的分解和促进种子萌发^[7]。常博文等^[52]来自不同生态区的 30 个花生品种中筛选出 4 个耐低温和 4 个不耐低温的花生品种进行赤霉素 (GA_3) 处理, 结果发现 GA_3 可以显著促进 4℃ 低温处理后花生种子的萌发和种子活力, 抑制了花生幼苗在低温处理后的相对膜透性和丙二醛含量的上升, 提高了可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸的含量。这表明赤霉素显著提高了花生种子耐低温的抗性, 提高花生种子活力水平。屈旭等^[53]研究发现利用适宜浓度 GA 处理辣椒种子可以显著促进其种子萌发和幼苗根系的发育。朱丽伟^[54]选择不同成熟度的杂交水稻种子为研究对象, 对其种子活力、生理生化和耐贮藏能力进行研究, 发现 GA_3 浸种可显著提高钱优 1 号与 Y 两优 689 杂交水稻种子活力, 进而提高其耐老化能力。余晓丛等^[55]研究发现利用 0–30 mg/L 赤霉素浸种可以促进 3 种草坪草的发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数及幼苗根系生长, 提高耐盐性。高活力种子不仅发芽迅速、幼苗整齐、生长均匀一致, 而且在抗性及耐性等方面也强于低活力种子。

随着分子生物学的不断发展, 在其他作物中有关 GA 合成及信号转导过程中调控通路及其相关基因位点的发现、利用和功能研究取得了重要进展, 为研究赤霉素调控玉米种子活力的分子机制提供了重要参考。Fan 等在拟南芥中成功鉴定出 15 个受赤霉素调控的 GASA (gibberellic acid stimulated *Arabidopsis*) 基因家族成员, 其中 GASA4 正调控种子大小和总产量^[56–57]。种子的休眠是影响种子萌发的关键因素, 种子活力水平的高低受种子休眠等因素的影响, 超表达赤霉素相关基因可以促进林木种子萌发^[58]。张运城^[59]分离并鉴定了油松 *GID1* 基因, 转基因拟南芥 (*PtGID1*) 种子在低浓度 GA_3 条件下能够萌发, 说明 *PtGID1* 能促进拟南芥种子的生长发育。Li 等^[60]以羊草种子为实验对象, 采用转录组和代谢组学分析 GA_3 处理对羊草种子萌发的影响, 结果发现 GA_3 处理后可能通过抑制 *Cel61a*、*eglD*、*cell1*、*tpsA*、*SPAC2E11.16c* 和 *TPP2* 的表达, 增强 *AMY1.1*、*AMY1.2*、*AMY1.6* 和 *GLIP5* 的表达, 抑制

纤维二糖、纤维糊精和海藻糖的合成, 同时促进蔗糖、淀粉、纤维二糖、纤维糊精和海藻糖水解释为葡萄糖, 该发现为今后利用赤霉素提高种子发芽率和种子活力研究提供了重要依据。

DELLA 蛋白是 GA 合成和信号转导过程中重要的核转录因子, 对于种子的休眠和萌发起着至关重要的作用。2011 年 Pearce 等证实了小麦半矮化 *Rht-1* 等位基因是属于 DELLA 蛋白类且是通过 GA-GID1-DELLA 信号途径发挥生物学功能^[61–62]。Sarnowska 等在拟南芥中发现 DELLA 蛋白 *RGL2* (*RGA-LIKE 2*) 和 *RGL3* 与染色质重塑因子 *SWI3C* (*SWITCH3C*) 发生相互作用, 进而影响 *GID1a* 以及 *GA3ox* 基因的转录, 进而调控 GA 的感知和生物合成^[63–64]。水稻矮化基因的发现给全球谷物的影响非常显著, 研究发现编码 GA20 氧化酶的 *OsGA20ox2* 与水稻中的半矮化 *sd-1* 基因位点密切相关, 是由于 *OsGA20ox2* 发生了突变, GA20 氧化酶活性降低, 导致 GA_{53} 积累, 引起所有的 *sd-1* 半矮化系的出现^[62, 65]。利用适宜浓度的外源赤霉素对于提高种子活力及不同植物的生长发育有一定的促进作用, 其生物合成及信号转导过程中有关活力基因位点的发现也为 GA 调控种子活力的网络建立奠定了一定的基础。研究表明赤霉素对于破除种子的休眠、改善种子的发芽率和提高种子的活力方面具有显著的促进作用, 而且还发现全球小麦和水稻绿色革命中小麦半矮化 *Rht-1* 等位基因和水稻半矮化 *sd-1* 基因位点的发掘其调控通路都与赤霉素 GA 有关, 表明利用赤霉素调控作物种子活力可行且可控。

赤霉素对于种子活力的影响显著, 且适宜浓度的外源活性 GA 可显著提高不同作物种子抗性、耐性, 调控不同作物种子的活力水平。可以通过不同作物种子对赤霉素的应激情况相互借鉴学习, 为赤霉素调控种子活力网络机制的建立奠定基础。然而关于赤霉素调控玉米种子活力的相关研究却比较有限, 加强赤霉素调控玉米种子活力的关键靶基因及蛋白的发掘, 深入解析玉米种子发育过程中 GA 的信号转导机理, 探索 GA 调控玉米种子活力的分子机制, 构建赤霉素调控玉米种子活力的机制网络, 实现创制高活力玉米种质的目标。

4 结论与展望

本文主要综述了赤霉素生物合成、信号转导以及赤霉素调控玉米种子活力和其他不同作物的研究进展,为后续研究提供有价值的参考。例如从GA信号与小麦和水稻半矮秆基因的相互作用中促使其产量提高,进而造就全球小麦和水稻的绿色革命一样,利用玉米矮秆突变体 Dwarf11 (D11) 的特性来分析玉米种子中GA的生物合成和调控机制,进而为玉米的高产服务^[66]。众所周知,在作物生产中,适当矮化植株是提高作物抗倒伏能力和收获指数的重要手段,如何利用优良矮秆基因资源来改良或培育玉米抗倒伏矮秆高产品种具有重要意义。Chen等^[67]将拟南芥 *AtGA2ox1* 基因转化到玉米中,获得一株茎秆高度降低的转基因玉米,通过在玉米中过表达 *AtGA2ox1* 基因来降低内源生物活性GA水平,不仅降低了转基因玉米的株高和营养生物量,而且提高了转基因玉米的产量。这一成果无疑为后续研究赤霉素调控玉米种子活力的分子机制提供了有价值的参考,此外,GA如何调控同化物的运输、卸载和代谢最终影响库强的作用机制还不清楚,具体通过哪些靶基因点来实现调控功能仍需深入研究。

农稳社稷,粮安天下,种子是农业生产的物质基础,作为衡量种子质量的关键指标,加大种子活力研究的细度和深度,对于创造高活力作物新种质、实现农业增产创收、牢牢端稳中国人饭碗意义重大。相伴多组学技术在种子活力研究中的不断开展,可以预见,新的种子活力研究体系将逐步构建,结合细胞学、生理学和各种组学技术(包括转录组、翻译组、蛋白质组和代谢组)研究,种子活力研究体系必将更加精细、透彻。毋庸置疑,GA调控种子活力的机制会得到更加全面地剖析,不断发掘更多玉米种子中GA参与调控活力的基因或蛋白。除此之外,厘清GA调控相关表达调控的生理生化过程和代谢途径,将生理生化表型与基因的表达有机结合在一起,更加有利于全面认识玉米复杂性状的遗传基础和作用机制,为进一步提高玉米种子活力和玉米的高效育种提供参考。

参考文献

[1] 路立平,赵化春,赵娜,等.世界玉米产业现状及发展前景[J].

玉米科学,2006,14(5):149-151,156.

Lu LP, Zhao HC, Zhao N, et al. Status and development prospects of the world's corn industry [J]. J Maize Sci, 2006, 14(5): 149-151, 156.

[2] 陈秀兰,王兴旺.中美玉米消费结构比较研究[J].世界农业,2016(6):109-114.

Chen XL, Wang XW. Comparative study on corn consumption structure between China and American [J]. World Agric, 2016(6): 109-114.

[3] 王济学,郭军平,黄福海.中国玉米供求趋势[J].粮食与饲料工业,2021(2):1-4.

Wang JX, Guo JP, Huang FH. The supply and demand trend of corn in China [J]. Cereal Feed Ind, 2021(2): 1-4.

[4] 王延琴,陆许可.棉花种子检验实务[M].北京:中国农业出版社,2018.

Wang YQ, Lu XK. Practice of cotton seed inspection [M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2018.

[5] 张红生,胡晋.种子学[M].北京:科学出版社,2010.

Zhang HS, Hu J. Seed science [M]. Beijing: Science Press, 2010.

[6] 李巧峡,张丽,王玉,等.赤霉素调控植物开花及花器官发育的研究进展[J].中国细胞生物学学报,2019,41(4):746-758.

Li QX, Zhang L, Wang Y, et al. The research progress of gibberellin on the regulation of flowering and floral organ development in plant [J]. Chin J Cell Biol, 2019, 41(4): 746-758.

[7] 颜启传.种子学[M].北京:中国农业出版社,2010.

Yan QC. Seed science [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2010.

[8] 潘瑞炽.植物生理学[M].6版.北京:高等教育出版社,2008.

Pan RC. Plant physiology [M]. 6th ed. Beijing: Higher Education Press, 2008.

[9] Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation [J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 225-251.

[10] 李强,吴建明,梁和,等.高等植物赤霉素生物合成及其信号转导途径[J].生物技术通报,2014(10):16-22.

Li Q, Wu JM, Liang H, et al. Gibberellins biosynthesis and signaling transduction pathway in higher plant [J]. Biotechnol Bull, 2014(10): 16-22.

[11] Appleford NEJ, Evans DJ, Lenton JR, et al. Function and transcript analysis of gibberellin-biosynthetic enzymes in wheat [J]. Planta,

- 2006, 223 (3): 568-582.
- [12] Chen Y, Hou MM, Liu LJ, et al. The maize *DWARF1* encodes a gibberellin 3-oxidase and is dual localized to the nucleus and cytosol [J]. *Plant Physiol*, 2014, 166 (4): 2028-2039.
- [13] Thomas SG, Phillips AL, Hedden P. Molecular cloning and functional expression of gibberellin 2-oxidases, multifunctional enzymes involved in gibberellin deactivation [J]. *PNAS*, 1999, 96 (8): 4698-4703.
- [14] Lee DJ, Zeevaert JAD. Molecular cloning of *GA 2-oxidase3* from spinach and its ectopic expression in *Nicotiana sylvestris* [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138 (1): 243-254.
- [15] Varbanova M, Yamaguchi S, Yang Y, et al. Methylation of gibberellins by *Arabidopsis* GAMT1 and GAMT2 [J]. *Plant Cell*, 2007, 19 (1): 32-45.
- [16] Zhang YY, Zhang BC, Yan DW, et al. Two *Arabidopsis* cytochrome P450 monooxygenases, CYP714A1 and CYP714A2, function redundantly in plant development through gibberellin deactivation [J]. *Plant J*, 2011, 67 (2): 342-353.
- [17] Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, et al. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin [J]. *Nature*, 2005, 437 (7059): 693-698.
- [18] Sun TP. The molecular mechanism and evolution of the GA-GID1-DELLA signaling module in plants [J]. *Curr Biol*, 2011, 21 (9): R338-R345.
- [19] 黄桃鹏, 李媚娟, 王睿, 等. 赤霉素生物合成及信号转导途径研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2015, 51 (8): 1241-1247.
Huang TP, Li MJ, Wang R, et al. Progress in study of gibberellins biosynthesis and signaling transduction pathway [J]. *Plant Physiol J*, 2015, 51 (8): 1241-1247.
- [20] Dill A, Jung HS, Sun TP. The DELLA motif is essential for gibberellin-induced degradation of RGA [J]. *PNAS*, 2001, 98 (24): 14162-14167.
- [21] Park J, Nguyen KT, Park E, et al. DELLA proteins and their interacting RING finger proteins repress gibberellin responses by binding to the promoters of a subset of gibberellin-responsive genes in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2013, 25 (3): 927-943.
- [22] Chen X, Chang M, Wang B, et al. Cloning of a Ca^{2+} -ATPase gene and the role of cytosolic Ca^{2+} in the gibberellin-dependent signaling pathway in aleurone cells [J]. *Plant J*, 1997, 11 (3): 363-371.
- [23] Bastian R, Dawe A, Meier S, et al. Gibberellic acid and cGMP-dependent transcriptional regulation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Signal Behav*, 2010, 5 (3): 224-232.
- [24] Yuasa K, Uehara S, et al. Transcriptional regulation of cGMP-dependent protein kinase II (cGK-II) in chondrocytes [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2010, 74 (1): 44-49.
- [25] Cho SH, Kang K, Lee SH, et al. OsWOX3A is involved in negative feedback regulation of the gibberellic acid biosynthetic pathway in rice (*Oryza sativa*) [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67 (6): 1677-1687.
- [26] 王振, 邓杰, 高树仁, 等. 老化处理对不同活力玉米种子生理特性的影响 [J]. *黑龙江农业科学*, 2021 (11): 7-12.
Wang Z, Deng J, Gao SR, et al. Effects of aging treatment on physiological characteristics of maize seeds with different vigor [J]. *Heilongjiang Agric Sci*, 2021 (11): 7-12.
- [27] 祁亚淑, 狄红艳, 段继凤. 人工老化对水稻种子活力的影响试验研究 [J]. *种子科技*, 2021, 39 (1): 2-4.
Qi YS, Di HY, Duan JF. Experimental study on the effect of artificial aging on rice seed vigor [J]. *Seed Sci Technol*, 2021, 39 (1): 2-4.
- [28] 邓晓娟, 苏秀娟, 玛依拉·依不拉音, 等. 人工老化和低温胁迫对陆地棉种子活力的影响和评价 [J]. *新疆农业科学*, 2021, 58 (6): 998-1005.
Deng XJ, Su XJ, Mayila Y, et al. Effects of artificial aging and low-temperature stress on the vigor of upland cotton seed and relevant evaluation [J]. *Xinjiang Agric Sci*, 2021, 58 (6): 998-1005.
- [29] 赵凯, 李珊珊, 马倩, 等. 花生种子自然老化对品质及发芽的影响 [J]. *核农学报*, 2021, 35 (2): 490-497.
Zhao K, Li SS, Ma Q, et al. Effects of natural aging on quality and germination characteristics of peanut [J]. *J Nucl Agric Sci*, 2021, 35 (2): 490-497.
- [30] 孙群, 王建华, 孙宝启. 种子活力的生理和遗传机理研究进展 [J]. *中国农业科学*, 2007, 40 (1): 48-53.
Sun Q, Wang JH, Sun BQ. Advances on seed vigor physiological and genetic mechanisms [J]. *Sci Agric Sin*, 2007, 40 (1): 48-53.
- [31] Jin J, Long WX, Wang LT, et al. QTL mapping of seed vigor of backcross inbred lines derived from *Oryza longistaminata* under artificial aging [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1909.
- [32] Yuan ZY, Fan K, Xia LF, et al. Genetic dissection of seed storability and validation of candidate gene associated with antioxidant capability in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Int J Mol*

- Sci, 2019, 20 (18): 4442.
- [33] Han ZP, Ku LX, Zhang ZZ, et al. QTLs for seed vigor-related traits identified in maize seeds germinated under artificial aging conditions [J]. PLoS One, 2014, 9 (3): e92535.
- [34] Renard J, Niñoles R, Martínez-Almonacid I, et al. Identification of novel seed longevity genes related to oxidative stress and seed coat by genome-wide association studies and reverse genetics [J]. Plant Cell Environ, 2020, 43 (10): 2523-2539.
- [35] Li L, Wang F, Li XH, et al. Comparative analysis of the accelerated aged seed transcriptome profiles of two maize chromosome segment substitution lines [J]. PLoS One, 2019, 14 (11): e0216977.
- [36] Gong SM, Ding YF, Huang SX, et al. Identification of miRNAs and their target genes associated with sweet corn seed vigor by combined small RNA and degradome sequencing [J]. J Agric Food Chem, 2015, 63 (22): 5485-5491.
- [37] 徐妍, 李政达, 张婧文, 等. 赤霉素对植物生长的调控效应 [J]. 农业开发与装备, 2022 (4): 125-126.
- Xu Y, Li ZD, Zhang JW, et al. Regulation effect of gibberellin on plant growth [J]. Agric Dev Equip, 2022 (4): 125-126.
- [38] 邢瑞霞, 朱金洁, 祁显涛, 等. 玉米开花期调控机制研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2022, 50 (9): 23-26, 29.
- Xing RX, Zhu JJ, Qi XT, et al. Research progress on the regulation mechanism of maize flowering period [J]. J Anhui Agric Sci, 2022, 50 (9): 23-26, 29.
- [39] 黎家, 李传友. 新中国成立 70 年来植物激素研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2019, 49 (10): 1227-1281.
- Li J, Li CY. Seventy-year major research progress in plant hormones by Chinese scholars [J]. Sci Sin Vitae, 2019, 49 (10): 1227-1281.
- [40] 王改净, 陈亚龙, 赵明君, 等. GA₃ 浸种对玉米种子发芽及生理性状的影响 [J]. 种子, 2020, 39 (6): 37-42.
- Wang GJ, Chen YL, Zhao MJ, et al. Effects of GA₃ soaking on germination and physiological characteristics of maize (*Zea mays* L.) seeds [J]. Seed, 2020, 39 (6): 37-42.
- [41] 刘海艳. 玉米种子活力与赤霉素和脱落酸的关系研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2010.
- Liu HY. Studies on the relationship of gibberellins, abscisic acid and seed vigor in maize [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2010.
- [42] 王科翰. 不同浓度赤霉素包衣对甜玉米种子萌发的影响 [J]. 农村百事通, 2021 (24): 22-23.
- Wang Kh. Effects of different concentrations of gibberellin coating on seed germination of sweet maize [J]. Nongcun Baishitong, 2021 (24): 22-23.
- [43] 魏晓梅, 吴丽芳, 张龄丹, 等. 植物生长调节剂对玉米及水稻种子活力的影响 [J]. 作物研究, 2017, 31 (6): 653-658.
- Wei XM, Wu LF, Zhang LD, et al. Effects of plant growth regulator to seed vigor of maize and rice [J]. Crop Res, 2017, 31 (6): 653-658.
- [44] 左月桃, 王子沐, 焦健, 等. GA₃ 浸种对低温下玉米种胚抗氧化酶及内源激素的影响 [J]. 生态学杂志, 2021, 40 (5): 1340-1346.
- Zuo YT, Wang ZM, Jiao J, et al. Effects of GA₃ seed soaking on antioxidant enzymes and endogenous hormones of maize embryo under low temperature [J]. Chin J Ecol, 2021, 40 (5): 1340-1346.
- [45] 陈士林, 赵新亮, 卫秀英, 等. 钙和赤霉素对玉米种子活力的影响 [J]. 中国农学通报, 2003, 19 (4): 64-67.
- Chen SL, Zhao XL, Wei XY, et al. Effects of calcium and gibberellin on vigor of seeds of maize [J]. Chin Agric Sci Bull, 2003, 19 (4): 64-67.
- [46] 孙刚, 曹敏建, 张弘, 等. 赤霉素、PEG 对玉米种子活力的影响 [J]. 玉米科学, 2013, 21 (6): 73-75.
- Sun G, Cao MJ, Zhang H, et al. Effect of gibberellin, PEG on seed vigor of corn [J]. J Maize Sci, 2013, 21 (6): 73-75.
- [47] 廖尔华, 李红, 孔凡磊, 等. 赤霉素和硝酸钪浸种对杂交玉米种子发芽的影响 [J]. 种子, 2015, 34 (2): 66-68, 73.
- Liao EH, Li H, Kong FL, et al. Effect of presoaking with gibberellin and lanthanum nitrate on seed germination of hybrid maize seeds [J]. Seed, 2015, 34 (2): 66-68, 73.
- [48] White CN, Proebsting WM, Hedden P, et al. Gibberellins and seed development in maize. I. Evidence that gibberellin/abscisic acid balance governs germination versus maturation pathways [J]. Plant Physiol, 2000, 122 (4): 1081-1088.
- [49] Song J, Guo BJ, Song FW, et al. Genome-wide identification of gibberellins metabolic enzyme genes and expression profiling analysis during seed germination in maize [J]. Gene, 2011, 482 (1/2): 34-42.
- [50] Zheng XK, Hou HL, Zhang H, et al. Histone acetylation is involved in GA-mediated 45S rDNA decondensation in maize aleurone

- layers [J]. *Plant Cell Rep*, 2018, 37 (1): 115-123.
- [51] Lv HY, Li X, Li H, et al. Gibberellin induced transcription factor *bZIP53* regulates *CesA1* expression in maize kernels [J]. *PLoS One*, 2021, 16 (3): e0244591.
- [52] 常博文, 钟鹏, 等. 低温胁迫和赤霉素对花生种子萌发和幼苗生理响应的影响 [J]. *作物学报*, 2019, 45 (1): 118-130.
Chang BW, Zhong P, et al. Effect of low-temperature stress and gibberellin on seed germination and seedling physiological responses in peanut [J]. *Acta Agron Sin*, 2019, 45 (1): 118-130.
- [53] 屈旭, 焦禹顺, 王仁汉, 等. 赤霉素和复硝酚钠对辣椒种子萌发及幼苗活力的影响 [J]. *中国瓜菜*, 2019, 32 (11): 59-63.
Qu X, Jiao YS, Wang RH, et al. Effects of gibberellin and sodium nitrophenolate on seed germination and seedling vigor of pepper [J]. *China Cucurbits Veg*, 2019, 32 (11): 59-63.
- [54] 朱丽伟. 杂交水稻种子成熟过程活力、生理生化和耐藏力的变化及脱水剂应用效果的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
Zhu LW. Changes of vigor, physiology, biochemistry and storability during hybrid rice seed maturity and the effect of dehydrating agent application [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2015.
- [55] 余晓丛, 李莹莹, 等. 一种利用赤霉素浸种提高草坪草萌发对盐胁迫抗性的方法: CN112567925A [P]. 2021-03-30.
Yu XC, Li YY, et al. Method for improving salt stress resistance of turfgrass germination by soaking seeds with gibberellin: CN112567925A [P]. 2021-03-30.
- [56] Fan S, Zhang D, Zhang LZ, et al. Comprehensive analysis of GASA family members in the *Malus domestica* genome: identification, characterization, and their expressions in response to apple flower induction [J]. *BMC Genomics*, 2017, 18 (1): 827.
- [57] 毛家旺, 杨艳华, 陈克平, 等. 植物激素与 microRNA 调控种子大小和发育的分子机制研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2021, 57 (2): 274-292.
Mao JW, Yang YH, Chen KP, et al. Research progress in molecular mechanisms of plant hormone and microRNA regulating seed size and development [J]. *Plant Physiol J*, 2021, 57 (2): 274-292.
- [58] 石鹏, 王永, 张大鹏. 赤霉素调控林木生长发育的研究进展 [J]. *江西农业学报*, 2021, 33 (2): 33-41.
Shi P, Wang Y, Zhang DP. Advances in gibberellins regulating growth and development of tree [J]. *Acta Agric Jiangxi*, 2021, 33 (2): 33-41.
- [59] 张运城. 针叶树赤霉素受体 *GID1* 的克隆与功能分析 [D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
Zhang YC. The cloning and functional analysis of GA receptor *GID1* in conifers [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015.
- [60] Li B, Zhang P, Wang FD, et al. Integrated analysis of the transcriptome and metabolome revealed candidate genes involved in GA 3-induced dormancy release in *Leymus chinensis* seeds [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22 (8): 4161.
- [61] Pearce S, Saville R, Vaughan SP, et al. Molecular characterization of Rht-1 dwarfing genes in hexaploid wheat [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157 (4): 1820-1831.
- [62] 李毅丹, 单晓辉. 赤霉素代谢调控与绿色革命 [J]. *生物技术通报*, 2022, 38 (2): 195-204.
Li YD, Shan XH. Gibberellin metabolism regulation and green revolution [J]. *Biotechnol Bull*, 2022, 38 (2): 195-204.
- [63] Sarnowska EA, Rolicka AT, Bucior E, et al. DELLA-interacting SWI3C core subunit of switch/sucrose nonfermenting chromatin remodeling complex modulates gibberellin responses and hormonal cross talk in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2013, 163 (1): 305-317.
- [64] 杨立文, 刘双荣, 林荣呈. 光信号与激素调控种子休眠和萌发研究进展 [J]. *植物学报*, 2019, 54 (5): 569-581.
Yang LW, Liu SR, Lin RC. Advances in light and hormones in regulating seed dormancy and germination [J]. *Chin Bull Bot*, 2019, 54 (5): 569-581.
- [65] Spielmeier W, Ellis MH, Chandler PM. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene [J]. *PNAS*, 2002, 99 (13): 9043-9048.
- [66] Wang YJ, Deng DX, Ding HD, et al. Gibberellin biosynthetic deficiency is responsible for maize dominant *Dwarf11* (D11) mutant phenotype: physiological and transcriptomic evidence [J]. *PLoS One*, 2013, 8 (6): e66466.
- [67] Chen ZQ, Liu Y, Yin YJ, et al. Development of dwarfish and yield-effective GM maize through passivation of bioactive gibberellin [J]. *Transgenic Res*, 2019, 28 (5/6): 589-599.

(责任编辑 朱琳峰)