植物学通报 2002，19（2）：137～149
Chinese Bulletin of Botany

植物赤霉素生物合成和信号传导的分子生物学①

王 伟 朱 平 程克棣②

（中国医学科学院、中国协和医科大学药物研究所、卫生部天然药物生物合成重点实验室 北京 100050）

摘要 赤霉素（GAs）在植物的种子萌发、茎的伸长和花的发育等许多方面起着非常重要的作用。最近几年，对 GA 生物合成及其信号传导途径相关基因的研究取得了惊人的进展。这些进展促进了对其生物合成及其信号传导途径的认识。GA 生物合成相关基因的表达受到多种内源和外源因子的调控，其中研究较多的是发育阶段、激素水平和光信号等内源及环境因子的调控。GA 信号传导通常处于抑制状态，GA 信号通过去抑制作用激活该传导途径而促进 GA 刺激植物生长和发育。

关键词 赤霉素，生物合成，GA_{12}-醛，GA 信号传导，分子生物学

Molecular Biology of the Plant Gibberellin Biosynthesis and Signaling

WANG Wei ZHU Ping CHENG Ke-Di

（*Institute of Materia Medica*, *Chinese Academy of Medical Science & Peking Union Medical College*, Beijing 100050）

Abstract Hormone gibberellins (GAs) play an essential role in many aspects of plant growth and development, such as seed germination, stem elongation and flower development. In recent years, exciting progress has been made in identifying many genes involved in gibberellin biosynthesis and the gibberellin signal transduction pathway. This has helped us to understand these pathways and their regulation. The expression of gibberellin biosynthesis genes are regulated by several endogenous and environmental factors , including developmental stage, hormone status and light. The basal state of GA signaling is likely to be repressive and the GA signal seems to activate the pathway by de-repression to allow GA-stimulated growth and development.

Key words Gibberellin, Biosynthesis, GA_{12}-aldehyde, Gibberellin signal transduction, Molecular biology

赤霉素（gibberellins，GAs）是一类四环二萜羧酸，至 2000 年底在植物和真菌中已有 127 种不同结构的赤霉素得以鉴定（http://www.plant-hormones.bbsrc.ac.uk/）（Silverstone and Sun，2000），其中只有少数赤霉素具有生物活性，能作用于高等植物的整个生命周期，影响种子的萌发、茎的伸长、花的诱导和种子的形成，而且植物也通过调节内源性赤霉素生物合成而介导其自身对环境因子的应答。因此，赤霉素生物合成的调控对植物的发育及其对环境的适应有着极为重要的作用（Hedden and Kamiya，1997）。

① 国家自然科学基金资助项目 The National Natural Science Foundation of China (39770180)。
② 通讯联系人。Author for correspondence. E-mail：chengkd@imm.ac.cn
作者简介：王伟，男，博士生，1970 年 8 月生，于 1999 年获得硕士学位，现于中国医学科学院药物研究所攻读博士学位。硕士工作期间在科学院植物所从事“联合固氮菌的固氮酶基因启动子的表达调节研究”。还从事了“鲱鱼差异蛋白”和“猪血中 SOD 的提取及其性质的研究”。程克棣，女，1964 年毕业于北京大学生物系植物生理专业，在中国科学院上海植物生理研究所工作。其间在美国 Texas A&M University 化学系进修两年。现为卫生部天然药物生物合成重点实验室学术委员会主任，博士生导师，从事药用植物组织培养与天然产物生物合成及转化研究。
收稿日期：2001-05-16 接受日期：2001-09-20 责任编辑：刘 晖

在不同结构的赤霉素中少数具有高生物活性的赤霉素有相同的结构特点,具有 19 个 C 的碳环骨架(C_{19}-GAs),并在 C-3 位具有羟基(如 GA_1, GA_3, GA_4, GA_7)或不饱和的 C-3 (如 GA_5)。在特定活性检测实验中活性很低或没有活性的其它一些结构的赤霉素很可能在其它物种、特定的组织或特定的发育阶段具有活性,仅仅是目前还没有鉴定而已。如赤霉素在许多植物非成熟种子中达到极高的浓度,但对其在种子发育过程中所发挥的作用却了解甚少(Lange, 1998)。

本文首先概述赤霉素生物合成途径的基本过程,并概括参与其合成过程的酶及其相应的基因 ;其次讨论赤霉素生物合成的调控 ;最后简述赤霉素信号传导的分子机制。

1 赤霉素生物合成途径的基本过程

赤霉素的生物合成途径可分为 3 个阶段:(1) 贝壳杉烯(ent-kaurene)的合成,(2) GA_{12}-醛 (GA_{12}-aldehyde)的合成,(3)从 GA_{12}-醛到赤霉素活性结构(如 GA_1, GA_3, GA_7)的形成。这种区分也反映了合成过程的亚细胞定位(图 1)(Lange, 1998),表 1 中列出了目前已克隆的参与赤霉素生物合成的基因(仅包括已发表的 cDNA 数据)。

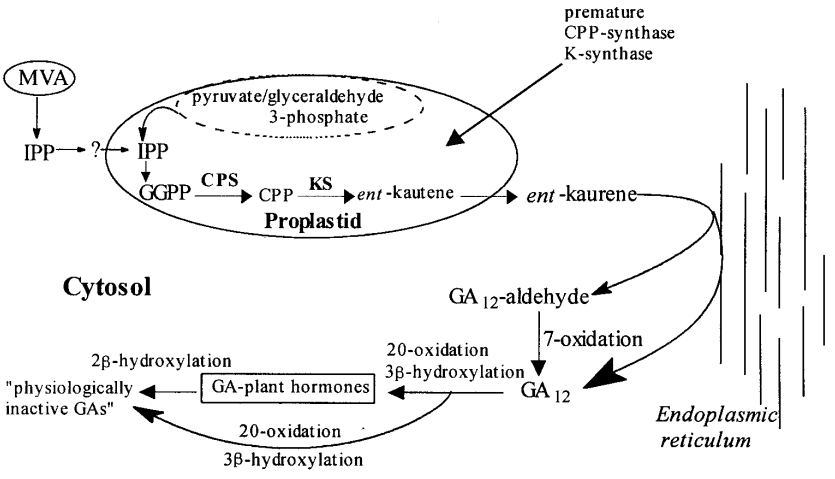


图 1 高等植物 GA 生物合成的基本过程和亚细胞定位。贝壳杉烯是由定位在前质体或质体的酶合成并被结合内质网的单加氧酶氧化为 GA_{12},GA_{12}再被双加氧酶氧化 ;有些 GAs 有生物活性,但进一步被氧化灭活(Lange, 1998)

1.1 贝壳杉烯(ent-kaurene)的合成

赤霉素是植物和真菌次生代谢二萜途径的产物,由前体物□牛儿基□牛儿基焦磷酸(geranylgeranyl pyrophosphate,GGPP)环化而成。中间体 GGPP 是由异戊二烯焦磷酸(isopentenyl pyrophosphate,IPP)分别在质体或胞质中合成的。最近发现在植物的质体中 IPP 是由甘油醛-3-磷酸和丙酮酸缩合成的 5-磷酸木酮糖转化而成的,而不是由甲羟戊酸直接合成的(Hedden and Proebsting, 1999)。甘油醛-3-磷酸/丙酮酸途径涉及到一类转酮酶,其中 1-脱氧-D-5-磷酸木酮糖合成酶基因分别已从胡椒(*Mentha piperita*)和薄荷(*Capsicum annuum*)中克隆出来,这为甘油醛-3-磷酸/丙酮酸途径的存在提供了有力的证据(Lange *et al*, 1998 ;Bouvier *et al*, 1998) ;该途径与经典的存在于细胞质中的甲羟戊酸途径同时存在,从而提供更多的类异戊二烯底物。因此,植物中存在两条 IPP 合成途径,且这两条途径位于

表 1　与 GA 生物合成途径有关酶的 cDNA 克隆
Table 1　cDNA clones for GA biosynthetic enzymes

Enzyme plant	Data base	References
CPS		
Arabdopis thalania	U11034	Sun *et al*, 1992
Cucurbita maxima	AF049906, AF049905	Smith *et al*, 1998
Zea mays	L37750	Ait-Ali *et al*, 1997
Pisum sativum	U63652	Bensen *et al*, 1995
Stevia rebaudiana	AF034545	Richman *et al*, 1999
KS		
Arabidopsis thaliana	AF034774	Yamaguchi *et al*, 1996
Cucurbita maxima	U43904	Yamaguchi *et al*, 1998
Stevia rebaudiana	AF097310, AF097311	Richman *et al*, 1999
GA 3β-hydroxylase		
Cucurbita maxima	U63650	Lange *et al*, 1997
Arabidopsis thalania	L37126	Chiang *et al*, 1995
Pisum sativum	U93210	Lester *et al*, 1997
Nicotiana tabacum	AB032198	Itoh *et al*, 1999
GA 20-oxidase		
Arabidopsis tabacum	X83379, X83380, X83381	Phillips *et al*, 1995
Citrullus lanatus	AF074709	Kang *et al*,1999
Arabidopsis thaliana	U20872,U20873,U20901	Xu *et al*, 1995
Pisum sativum	X91658	Martin *et al*, 1996
Pisum sativum	U58830	Lester *et al*, 1996
Pisum sativum	U70471	Garca-Martnez *et al*, 1997
Cucurbita maxima	U61385, X73314	Lange *et al*, 1994
Cucurbita maxima	AF212990, AF212991	Helliwell *et al*, 2000
Oryza sativa	U50333	Toyomasu *et al*, 1997
Nicotiana tabacum	AB012856	Kusaba *et al*, 1998
Marah macrocarpus	Y09112	MacMillan *et al*, 1997
Pisum vulgaris	U70530, U70531, U70532	Garca-Martnez *et al*, 1997
Spinacia oleracea	U33330	Wu *et al*, 1996
Solanum tuberosum	AJ291453, AJ291454, AJ291455	Carrera *et al*, 1999
GA 2- hydroxylase		
Pisum sativum	AF101383, AF101382, AF056935	Martin *et al*, 1999
Pisum sativum	AF100954, AF100955	Lester *et al*, 1999
Arabidopsis thaliana	AJ132435, AJ132436 AJ132437, AJ132438	Thomas *et al*, 1999
GA 7-oxidase		
Cucurbita maxima	U61386	Lange *et al*, 1997
P450-monooxygenase		
Arabidopsis thaliana	AF047719, AF047720, AF047721	Helliwell *et al*, 1998
Zea mays	U32579	Winkler and Helentjaris, 1995

不同的亚细胞区室内。甘油醛-3-磷酸/丙酮酸途径在质体中形成类胡萝卜素和□牛儿基□牛儿基的衍生物 通过经典的甲羟戊酸途径在胞质中合成的 IPP 则用于合成甾醇、聚异戊二醇和线粒体中的泛醌。但目前仍没有直接证据证实赤霉素是甘油醛-3-磷酸/丙酮酸

途径的产物(Bouvier *et al*, 1998)。

IPP 是由定位于高等植物质体中的 IPP 异构酶和 GGPP 合酶催化并进一步转化为 GGPP 的,且后者连续催化三步缩合反应形成 GGPP。GGPP 再由柯巴基焦磷酸合酶(*ent*-copalyl pyrophosphate synthase, CPS)催化(环化)成柯巴基焦磷酸(*ent*-copalyl pyrophosphate, CPP),进而由贝壳杉烯合酶(ent-kaurene synthase, KS)催化(环化)成贝壳杉烯(图 2)(Hedden and Kamiya, 1997;Hedden and Proebsting, 1999;MacMillan, 1997)。现有资料表明豌豆茎中的 CPS 和 KS 都存在于从分生组织分离的前质体中,而在豌豆和小麦成熟叶绿体或南瓜的胚乳中却没有鉴定到二者的活性。在赤霉菌中 CPS 和 KS 是以双功能蛋白复合体形式存在(MacMillan, 1997)。利用基因扣除技术,从缺乏 GA 应答反应的拟南芥菜畸矮突变体(*ga*1)中克隆到了编码 CPS 基因的 cDNA,并在大肠杆菌中对其进行了表达和功能鉴定,使人们对 CPS 有了更深入的了解(Sun *et al*, 1992)。该基因编码一个约 82 kD 的蛋白,其氨基酸序列与现已克隆的南瓜、豌豆、玉米和曙南芥(*Stevia rebaudiana*)CPS 基因有 47% ~ 54% 的同源性(65% ~ 73% 的相似性)(Smith *et al*, 1998;Ait-Ali *et al*, 1997;Bensen, 1995;Richman *et al*, 1999)(参见表 2)。

KS 首先是从南瓜的未成熟种子中纯化得到的,此酶的基因已克隆并在大肠杆菌中表达,其重组蛋白能催化柯巴基焦磷酸(*ent*-copalyl pyrophosphate)环化为贝壳杉烯(Yamaguchi *et al*, 1996)。南瓜的 KS 与拟南芥和曙南芥的 KS 的氨基酸序列分别具有 51% 和 52% 的同源性(Yamaguchi *et al*, 1998;Richman *et al*, 1999)。KS 有一个富含天冬氨酸残基的"DDxxD"基元,该基元可能同二价的金属辅基(如 Mg^{2+}, Mn^{2+})与焦磷酸基所形成的复合体相结合,介导焦磷酸基的解离。"DDxxD"基元也同样在其它的类萜环化酶中存在,如蓖麻(Mau and West, 1994)、烟草(Facchini and Chappell, 1992)和柠檬(Colby *et al*, 1993)等类萜环化酶。有意思的是由 GGPP 环化为柯巴基焦磷酸(*ent*-copalyl pyrophosphate)的过程没有焦磷酸基的参与,因此 CPS 没有"DDxxD"基元,但 CPS 和 KS 都包含一个保守的底物结合位点"YDTAWVAWVP"。赤霉菌的贝壳杉烯合成不是由 CPS 和 KS 两个酶分步催化的,而是单一的 CPS/KS 双功能酶将 GGPP 直接催化合成为贝壳杉烯。这种 CPS/KS 双功能酶无论在核酸还是在氨基酸水平与植物的 CPS 和 KS 同源性都较低(Tudzynski *et al*, 1998)。

表 2 参与赤霉素合成的 CPS 的氨基酸序列之间的同源性比较

Table 2 Amino acid sequence homology between CPS of *Arabidopsis* and other CPS of GA biosynthsis

	U11034	AF049906	AF049905	U63652	AF034545	L37750
	1	2	3	4	5	6
1	[c]100/100	50[a]/66[b]	52/68	52/67	51/66	47/65
2	50/66	100/100	79/87	57/70	52/69	47/64
3	52/68	79/87	100/100	56/70	54/70	46/63
4	52/67	57/70	57/70	100/100	52/68	46/64
5	51/66	52/69	54/70	52/68	100/100	47/66
6	47/65	47/64	46/63	46/64	47/66	100/100

a. 氨基酸的同源性(identity);b. 氨基酸的相似性(similarity)c. 百分比(%)

1.2 GA_{12}-醛的合成

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t21-057

现有的研究结果证明植物中由贝壳杉烯到 GA_{12}-醛的合成途径是完全一致的。利用南瓜的无细胞系和标记底物的同位素稀释分析(isotopic dilution)实验研究了该过程的所有

中间反应。极为疏水的贝壳杉烯首先必须由前质体转运到内质网膜，但其转运机制还不清楚；此后贝壳杉烯被氧化成 GA_{12}-醛需要连续五步氧化，依次形成中间体贝壳杉烯醇、贝壳杉烯醛、贝壳杉烯酸、7α-贝壳杉烯羟酸、GA_{12}-醛（图 2），这五步反应都是由定位于内质网膜上的一类依赖 NADPH 的 Cyt P450 单加氧酶（贝壳杉烯氧化酶）催化的，该过程导致 6 碳的 B 环转化为 5 碳的 C 环而形成赤霉素的母环结构（Lange，1998）。Helliwell 等（1998）利用定位克隆与细菌人工染色体随机测序相结合的方法从拟南芥菜鉴定了一个可能编码 Cyt P450 单加氧酶的 *GA3* 基因；该基因的突变体没有贝壳杉烯氧化酶的活性。*GA3* 基因包含 6 个内含子和一个 1678 bp 的阅读框架，编码一个 58.1 kD 的蛋白质；由于在第 6 个内含子和外显子之间存在一个选择剪切位点，现已检测到 2 种转录物。将 2 种转录产物衍生的氨基酸序列与蛋白质数据库比较，表明其衍生的氨基酸序列与其它 Cyt P450 之间有较高的同源性，包括保守的‘FxxGxxCxG’基元。但与已知 P450 的同源性都小于 40%，因而 *GA3* 基因属于一个新的 P450 家族。这里值得一提的是玉米的 *Dwarf3* 蛋白，*Dwarf3* 蛋白是参与 GA 生物合成的 P450 单加氧酶，与 *GA3* 基因有 22% 的同源性，但 *Dwarf3* 基因产物还没有进行功能鉴定（Winkler and Helentjaris，1995）。因此，GA_{12}-醛是由多种单加氧酶共同参与合成的，还是由单一的单加氧酶催化合成的，目前依然未有定论。但赤霉菌中可能有 4 个不同的 P450 单加氧酶催化从贝壳杉烯到 GA_{12}-醛的合成，目前已有 3 个 P450 单加氧酶基因得以克隆，这三个基因与 GGPP 合酶和 CPS/KS 形成一个基因簇（Tudzynski and Hölter，1998）。本室已从产生赤霉素的串珠镰孢菌中克隆了 CPS/KS（Accession Number，AF323117）和一个 P450 单加氧酶。

1.3　从 GA_{12}-醛到活性赤霉素结构的形成

根据无细胞系和标记底物的同位素稀释分析实验结果，初步确定了从 GA_{12}-醛到活性 GAs 形成的基本反应过程（图 2）。GAs 生物合成过程的第 3 阶段是从依赖于 2-酮戊二酸的双加氧酶氧化 GA_{12}-醛开始的。GA 双加氧酶通常是多功能的，并具有广泛的底物特异性。这种多样性导致了植物体内多种副反应的发生和多种赤霉素结构的形成。

从 GA_{12}-醛到具有生物活性的 GAs 的形成涉及到 3 种双加氧酶，即 GA 7-氧化酶、GA 20-氧化酶和 GA 3β-羟化酶。首先，GA_{12}-醛（或 GA_{14}-醛）的 C-7 被氧化成具羧基的 GA_{12}（或 GA_{14}）。其次，GA 20- 氧化酶催化 C-20 上的一系列氧化反应，使 C-20 形成羟基或醛，然后 C-20 继续被氧化形成 C_{20}-GAs（如 GA_{25}），或 C-20 以 CO_2 的形式丢失而形成 C_{19}-GAs（如 GA_9）。由于这一系列的 C-20 氧化反应可能发生在 GA_{12}-醛（或 GA_{14}-醛）的 C-3 或 C-13 羟基化之前或之后，因此现有的研究表明具羧基的 GA_{12} 可以通过非 3β，13-羟基化途径、13-羟基化途径、3β-羟基化途径等三个分支途径而形成不同结构的 C_{19}-GAs；可能还存在一个 3β，13-羟化途径，但证据不足。赤霉菌中仅有非 3β，13-羟基化途径和 3β-羟基化途径存在（Lange，1998；MacMillan，1997）。目前，利用豌豆、大麦的体外非细胞体系确立了非 3β，13-羟基化途径的存在；3β-羟基化途径已在南瓜中得以证实；Kobayashi 等（2000）利用标记底物的同位素稀释分析实验证实了在水稻、玉米等合成 GA_1 的被子植物中存在 13-羟基化途径（Kobayashi *et al*，2000；Kobayashi *et al*，1996）。

https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.3724/CBB-t21-057

由于活性 GAs 均在 C-3 位被羟基化，对于 C-3 位未被羟基化的赤霉素，GA 3β-羟化酶可以使其 C-3 的 β 位发生羟基化而将其激活为有生物活性的赤霉素（如 GA_4，GA_1）。

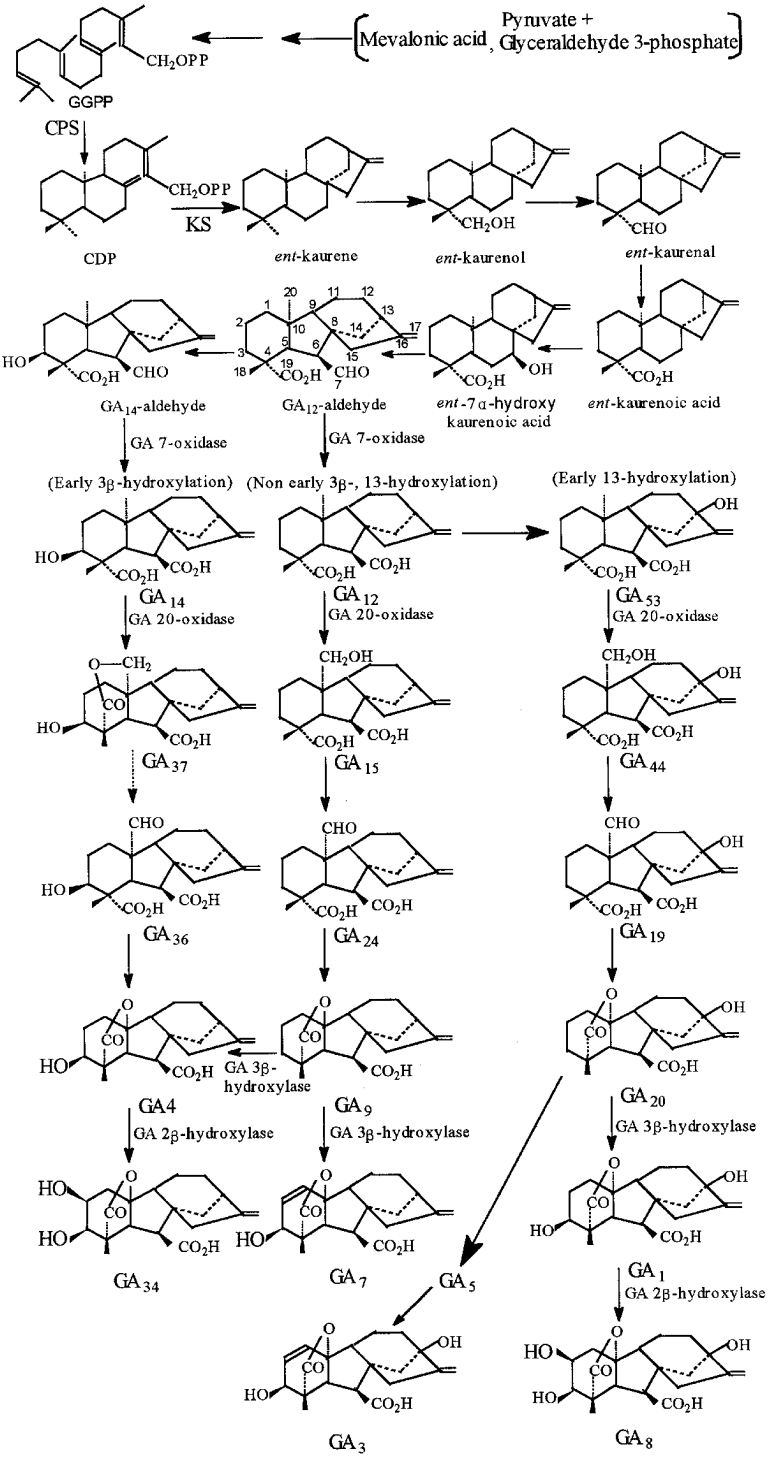


图 2 植物 GA 生物合成主要步骤，该途径根据所涉及的酶的性质分为 3 个阶段；图中，标出了关键酶的位置。 CPS，柯巴基焦磷酸合酶；KS，贝壳杉烯合酶（Hedden and Kamiya，1997；Lange，1998；Hedden and Proebsting，1999）

另外，赤霉素生物合成中还存在灭活机制。另一个依赖于 2-酮戊二酸的双加氧酶 GA 2β-羟化酶能使 C-2 的 β 位发生羟基化而灭活 GAs 分子，从而确保活性形式的 GAs 灭活并最终得以代谢(Lange，1998；MacMillan，1997)。迄今研究发现仅 C_{19}-GAs 赤霉素具有生物活性，而在 C-2 或 C-3 的 β 位发生羟基化的 C_{20}-GAs(如 GA_{13}，GA_{43})则没有生物活性。

上述的一系列反应是 GA 生物合成过程第 3 阶段的基本过程，但不能否认种或器官特异的羟化酶能催化产生其他一些结构的 GAs。有关双加氧酶在细胞内的定位问题，目前认为它主要定位于细胞质中，但不排除定位在其它区室的可能(MacMillan，1997)。

与 GA 生物合成过程第 3 阶段相关的酶都是胞质内可溶性氧化酶(oxidases)。它们都属于一个利用 2-酮戊二酸作为辅因子的含非血红素铁的氧化酶家族，且具有共同的极为保守的氨基酸序列。赤霉菌中参与该阶段催化反应的酶的基因仍未得以克隆。

目前，仅从南瓜中克隆到了一个 GA 7-氧化酶基因，该基因在大肠杆菌中表达形成的重组蛋白能氧化 GA_{12}-醛(或 GA_{14}-醛)形成 GA_{12}(或 GA_{14})(Lange，1997)；GA 7-氧化酶的最适底物是 C-3 非羟基化的 GA_{12}-醛，但也能结合 C-3 的 β 位发生羟基化的 GA_{14}-醛。GA 7-氧化酶是所有已克隆的双加氧酶中最适 pH 值最低、分子量最小的双加氧酶(Hedden and Kamiya，1997)。

C_{19}-GAs 结构的形成需要在 C-20 位进行连续氧化。GA 20-氧化酶基因的 cDNA 已从以下 10 种植物中得以克隆，即西瓜有 1 个(Kang *et al*，1999)、拟南芥菜有 6 个(Phillips *et al*，1995；Xu *et al*，1995)、豌豆有 3 个(Martin *et al*，1996；Lester *et al*，1996；García-Martínez *et al*，1997)、南瓜有 2 个(Lange *et al*，1994)、水稻有 1 个(Toyomasu *et al*，1997)、烟草有 1 个(Kusaba *et al*，1998)、西方刺瓜有 1 个(MacMillan *et al*，1997)、法国豌豆有 3 个(García-Martínez *et al*，1997)、马铃薯有 3 个(Carrera *et al*，1999)、菠菜有 1 个(Wu *et al*，1996)。各种植物的 GA 20-氧化酶基因家族都比较小。它们编码的氨基酸序列具有较高的同源性(51%～79%)。这些 GA 20-氧化酶对底物的亲和力与 C-13 位的羟基化有关，这与植物中具有生物活性的 GAs 类型相一致。南瓜、西方刺瓜、拟南芥菜的 GA 20-氧化酶对 C-13 位非羟基化的底物的亲和力高于羟基化的底物。因此 C-13 位非羟基化的 GA_5 是拟南芥菜茎中赤霉素的主要形式。相反，从水稻茎中克隆的 GA 20-氧化酶对 C-13 位羟基化的 C_{20}-GAs 的亲和力高，并且催化 C-13 位羟基化 GA_{53} 的氧化比 GA_{12} 的氧化效率更高(Toyomasu *et al*，1997)。

GA 3β-羟化酶催化底物 C-3 的位羟基化，形成活性 GAs，如催化 GA_9 形成 GA_7 和 GA_4(Lange，1998)。南瓜的 3β-羟化酶能使多种 GAs 的 C-3 位羟基化，其氧化作用不依赖于 C-7 和 C-20 的氧化状态，而与 C-13 位的羟基化有关(Lange *et al*，1997)；与拟南芥菜(Chiang *et al*，1995)和豌豆(Martin *et al*，1997；Lester *et al*，1997)的 3β-羟化酶相比，重组的南瓜 3β-羟化酶催化 C-13 位非羟基化的 GA_9 比羟基化的 GA_{20} 更为有效。GA 3β-羟化酶在不同植物中同源性不是很高，如南瓜的 3β-羟化酶的氨基酸残基序列与烟草(Itoh *et al*，1999)、豌豆和拟南芥菜的 3β-羟化酶相比分别具有 40%、39%和 36%的同源性。

GA 2β-羟化酶催化底物 C-2 的位羟化，并导致非活性 GAs 的形成，对具有生物活性的 GAs 的逆转起着重要作用。虽然在植物组织中曾发现 C-2 位上发生羟基化的 C_{20}-GAs 浓度很高，但 2β-羟化酶的最适底物通常是 C_{19}-GAs。这说明植物中同时存在具有不同底物

https://www.scientific.net/AMR.97-101.141 (Trans Tech Publications, Switzerland)

特异性的 2 种 2β-羟化酶（MacMillan，1997）。Martin 和 Lester 两个实验室几乎同时克隆了豌豆的 GA 2β-羟化酶基因，该酶能催化 C_{19}-GAs 的 2β-羟基化或 2-酮基化结构的形成，即能催化 GA_1 和 GA_4 的 C-2 位发生羟基化，但不能将其进一步氧化；该基因与拟南芥菜的 GA 2β-羟化酶基因具有 54% 的同源性（Martin *et al*，1999；Lester *et al*，1999；Thomas *et al*，1999）。GA 2β-羟化酶维持着植物体内具有生物活性的 GAs 和中间体 C_{19}-GAs 之间的平衡。

2 GA 生物合成的调节

植物 GA 生物合成相关基因的相继克隆和鉴定使有可能直接在转录水平上分析基因表达与内源信号、环境信号之间的关系。其中研究较多的有发育阶段、光信号和活性 GAs 水平对基因表达的调节。赤霉菌中赤霉素的合成可能受到碳源、氮源和溶氧量等因子的调节，在此不详细阐述（Tudzynki，1999）。

2.1 发育阶段对 GA 生物合成的调节

在植物生长和发育过程中，参与 GA 生物合成的相关基因受到严格的调节，其详细资料来自对编码拟南芥菜 CPS 的 *GA1* 基因的研究。植物组织中 *GA1* 的 mRNA 和蛋白质水平都非常低，采用 *GA*1-GUS 报告基因和 RT-PCR 技术分析该基因的细胞定位，发现 *GA1* 启动子活性只表现在特定类型的组织细胞中（茎尖、根尖、花药和未成熟的种子）；而参与 GA 生物合成的其它相关基因在同一组织中的表达还需要进一步研究（Yamaguchi and Kamiya，2000）。

利用 RNA 杂交方法分析了营养生长期南瓜 CPS 和 KS 基因的表达调节，发现 2 个 CPS 基因的 mRNA 水平在幼嫩的组织中极为丰富，随着衰老程度的加深而下降；与 CPS 基因 mRNA 水平的变化相比，KS 基因的 mRNA 水平在同一组织的不同发育阶段保持恒定。同样，在拟南芥菜的不同器官中 *GA2*（编码 KS）的 mRNA 水平也没有 *GA1* 的波动大。这些结果说明 CPS 基因的表达调节是发育阶段调节 GA 生物合成的关键步骤（Yamaguchi and Kamiya，2000）。

2.2 具有生物活性 GAs 的水平对 GA 生物合成的调节

GAs 的水平是受正负反馈调节的。目前，已有愈来愈多的实验证据表明 GA 生物合成受到具有生物活性 GAs 水平的负反馈调节。一类半显性畸矮突变体，如小麦 *Rht3*、玉米 *Dwarf8*、拟南芥 *gai*，对 GA 作用反应不敏感并含有异常高水平的具有生物活性的 GAs；这些突变体却表现出 GA 合成不足缺陷型。这说明对 GA 作用的反应敏感性降低导致了 GA 生物合成的增强，其根本原因可能是 GA 信号传导途径的中断（在下文中还要详细阐明）。因此，高水平的活性 GAs 可能抑制 GA 生物合成。最近的研究表明活性 GAs 的水平在转录水平上调节 GA 20-氧化酶和 GA 3β-羟化酶基因的表达，而编码 CPS、KS 和贝壳杉烯氧化酶的基因在转录水平上不受活性 GAs 水平的调节。由此分析，负反馈调节的靶点是参与 GA 合成过程第 3 阶段的 GA 20-氧化酶和 GA 3β-羟化酶（Yamaguchi and Kamiya，2000）。从马铃薯中克隆了 3 个编码 GA 20-氧化酶的基因，对其表达调节的研究与上述的结果一致（Carrera，1999）。

https://www.cnki.com.cn/Article/CJFDTOTAL-ZWTB200102021.htm

最近克隆的 GA 2β-羟化酶基因表达的融合蛋白能使活性 GAs 灭活，其自身的表达也

受到活性 GAs 水平的调节(Yamaguchi and Kamiya，2000)。Thomas 等(1999)利用活性 GAs 处理拟南芥菜的 *ga1*、*ga2* 突变体的花芽，发现 GA 2β-羟化酶的 mRNA 的水平被上调，这和拟南芥菜的 GA 20-氧化酶和 GA 3β-羟化酶的 mRNA 的水平受到负反馈调节形成鲜明的对比(Thomas *et al*，1999)。综合起来看，活性 GAs 的水平可能是由合成和代谢协同调节的，正负反馈调节可能有助于将活性 GAs 维持在特定的水平。

2.3　光信号对 GA 生物合成的调节

植物的种子萌发、茎伸长和开花等生理过程都受到光信号调节，同样也受到活性 GAs 水平的调节。有些情况下，改变活性 GAs 的水平可以模拟光信号对植物生长的调节；例如，莴苣和拟南芥菜的种子萌发所必需的光条件可通过施加外源的活性 GAs 而代替。因此，光信号有可能是与 GAs 生物合成相关的一个潜在的调节因子(Hedden and Kamiya，1997)。

在长日照条件下，拟南芥(一种兼性长日照植物)生长加速，活性 GAs 水平略有升高，对活性 GAs 的敏感性也有所增强；体内 *GA5* 基因(GA20-氧化酶)的转录物积累。短日照处理能诱导马铃薯块茎的形成，外源的活性 GAs 处理能抑制块茎的形成；GA 20-氧化酶在长日照处理的马铃薯叶中的表达比在短日照处理的马铃薯叶中高(Hedden and Phillips，2000)。Carrera 等(1999)先对马铃薯的叶进行长日照处理，然后再对其短日照处理，结果发现叶的 GA 20-氧化酶活性降低。Ait-Ali 等(1999)研究发现生长在光下的豌豆幼苗与黄化幼苗相比 GA 20-氧化酶的转录水平高。Jackson 等(2000)认为 GA 20-氧化酶的表达可能通过一个蓝光受体受蓝光诱导。上述实验结果表明在长日照植物中 GA 20-氧化酶的表达是光调节的主要控制步骤。

已有嫁接实验(grafting experiments)证据表明光敏素 B 介导马铃薯 GAs 代谢的调节，即红光能诱导 GA 3β-羟化酶基因的表达。在莴苣和拟南芥菜中已发现了 2 个由红光诱导的 GA 3β-羟化酶基因(Hedden and Phillips，2000；Jackson *et al* 1998)。可见，GA 3β-羟化酶也是光调节的步骤之一。

从暗处转移到光下的豌豆黄化幼苗茎尖的 GA_1 水平在最初 24 h 内迅速下降，在接下来的 1～5 天内升高。这种内源 GA_1 水平的下调不是通过 GA 20-氧化酶和 GA 3β-羟化酶活性调节的，而是光诱导了 GA 2β-羟化酶的表达并进而催化 GA_1 到 GA_8 的转变所导致的。这说明光既可诱导 GAs 生物合成，又可诱导 GAs 的灭活。因此，植物能利用内源的活性 GAs 水平的变化对光调节作出相应的生理反应(Hedden and Phillips，2000)。

3　GA 的信号传导

3.1　GA 的信号传导

目前有关 GA 信号传导的研究工作主要集中于谷物类糊粉层系统。

在糊粉层中 α-淀粉酶是表达最丰富的水解酶，该基因的表达受 GAs 诱导，是一个极为有意义的标记基因，可用于检测 GA 信号传导的状态。

参与 GA 信号传导的受体已得以鉴定。利用琼脂糖固定化的 GA_4 处理糊粉层原生质体或将 GA_4 微注射到原生质体内，所得结果表明 GA 受体定位于质膜外侧，利用光亲和标记实验已在茎尖和和糊粉层中鉴定了 2 个 GA_4 结合蛋白(Lovegrove and Hooley，2000)。

https://www.scientific.net/AMR.518-523.141

已有的实验结果都证实了参与 GA 信号传导的蛋白复合体和第二信使的存在。对水稻突变体(*d1*)的研究发现 G 蛋白复合体参与 GA 信号传导,水稻突变体(*d1*)呈半畸矮突变型,能抑制活性 GAs 对糊粉层中 α-淀粉酶基因的诱导表达;外源 GAs 处理不能恢复该突变体茎的伸长。*d1* 基因已得以克隆并进行了功能鉴定,发现该基因编码异源三聚体 G 蛋白的 α-亚单位,复合蛋白 α-亚单位的突变导致信号传导中断,使 GAs 不能正常发挥作用。通过 GAs 处理大麦糊粉层原生质体还发现胞质 Ca^{2+}、CaM、cGMP 浓度升高,微注射实验证明 cGMP 介导了 GA 诱导的 α-淀粉酶基因的表达和酶的分泌;而 Ca^{2+}、CaM 蛋白激酶仅调节 α-淀粉酶的分泌(Lovegrove and Hooley, 2000;Sun, 2000)。

3.2 GA 反应突变体

自然界存在许多 GA 反应突变体,对 GA 信号传导机制的认识大都是通过对这些突变体进行研究得到的。因此对 GA 反应突变体的鉴定变得尤为重要。糊粉层中 α-淀粉酶基因的表达受 GA 诱导,是区别不同畸矮突变体的最有用的标记基因。目前,GA 反应的突变体分为 2 种表型:I. GA 超剂量表型("GA"-overdose phenotype),该表型类似于过量 GAs 处理的野生型植物,即叶灰绿、高茎、多不育;II. GA 非应答性的畸矮突变型(GA-unresponsive dwarf mutant),该型突变体除对外源 GAs 处理没有反应外,与 GA 生物合成突变体有同样的表型,即半畸矮或极度畸矮、叶黑绿、卷叶、延迟开花、花异常发育(Sun, 2000)。

3.2.1 GA 超剂量表型 具有 GA 超剂量表型的突变体也称隐性细长突变体(recessive slender mutants),其相应的正常基因编码 GA-信号传导的负调节因子。如大麦突变体(*sln*)、豌豆突变体(*la* 和 *cry*)呈完全非依赖 GAs 的生长反应,而拟南芥菜突变体(*spy* 和 *rga*)呈部分依赖 GAs 的生长反应;这些突变是隐性的,其中拟南芥菜 *SPY*、*RGA* 基因已被克隆。拟南芥菜种子的萌发需要 GAs 的诱导,而 *SPY* 基因突变能逆转 paclobutrazol(GA 生物合成途径的抑制剂)对种子萌发的抑制。因此这些基因可能编码 GA 信号传导的负调节因子。拟南芥菜的 *SPY* 和大麦的 *HvSPY* 与人及哺乳动物细胞信号传导有关的的 O-乙酰氨基葡萄糖转移酶[o-linked N-acetylglucosamine (o-GlcANC) transferases (OGT)]有极高的同源性,OGTs 能对靶蛋白的 Ser/Thr 残基进行糖基化修饰。大麦的 *HvSPY* 在糊粉层原生质体中的表达能抑制 GA 诱导的 α-淀粉酶基因的表达。这个结果进一步证实了 SPY 和 HvSPY 是 GA 信号传导的抑制因子。而拟南芥菜突变体(rga)能部分抑制 GA 生物合成突变体(*ga1-3*)的表型,其中突变体 *ga1*、*ga2* 和 *ga3* 相应的 3 个基因分别编码 CPS、KS 和贝壳杉烯氧化酶;*RGA* 基因的克隆和功能鉴定表明 RGA 可能作为一个转录因子抑制拟南芥菜的 GA 信号传导途径。RGA 和 GAI 可能单独或共同调节 GA 的信号传导。

3.2.2 GA-非应答性的畸矮突变型 GA-非应答性的畸矮突变型又分为 2 种亚型,即隐性 GA-非应答性畸矮突变体(recessive GA-unresponsive dwarf mutants) 和半显性的 GA-非应答性畸矮突变体(semi-dominant GA-unresponsive dwarf mutants),二者相应的突变基因编码 GA-信号传导的正调节因子。

隐性的 GA-非应答反应畸矮突变体如水稻突变体 (*d1*)、大麦突变体(*gse*)、拟南芥菜突变体(*sly1*、*pkl*)呈半畸矮表型,外源 GAs 处理不能恢复这些突变体茎的伸长;*d1*、*gse* 突变体抑制了活性 GAs 对糊粉层细胞中的 α-淀粉酶基因的诱导表达。其中 *d1* 基因如上文所述,使参与 GA 信号传导的 G 蛋白复合体 α-亚单位被突变,GSE、SLY1 的功能有待进一

步鉴定。由此看来，这些基因可能编码 GA 信号传导的正调节因子(Sun，2000)。

半显性的 GA-非应答反应畸矮突变体如拟南芥菜突变体(*gai*-1)、小麦突变体(*Rht*，即 *Rht-B1* 和 *Rht-D1*)、玉米突变体(*D8* 和 *D9*)，这些突变体积累较高水平的活性 GA_1，说明突变体破坏了 GA 的信号传导，而通过正反馈作用调节 GA 的生物合成。突变体的半显性本质及其在 GA 信号传导中的作用机制不清楚。

Rht 和 *D8* 基因分别是 *RGA* 和 *GAI* 的同源基因，属于植物 GRAS 调节蛋白家族；现已有 33 个 GRAS 成员被克隆。在拟南芥菜中所有的成员包含保守的“VHIID”基元和羧基端的“RVER”基元。不同成员的特异性功能可能取决于氨基端氨基酸残基的差异。RGA 和 GAI 靠近氨基端存在“DELLA”的保守基元，“DELLA”结构域的缺失导致了小麦、玉米的半显性畸矮突变。因此，“DELLA”基元所形成的结构域是 GAI/RGA/Rht/D8 蛋白家族所必需的，参与调节 GA 信号传导途径。通过氨基酸序列分析表明在 GAI/RGA/Rht/D8 蛋白中可能存在类似 SH2 结构域，它在动物细胞中介导 STATs 途径的转录因子与具有酪氨酸激酶活性的受体相结合。而 GAI/RGA/Rht/D8 蛋白的类 SH2 结构域是否具有高等动物及人类的“信号转导和转录激活”(the signal transducers and activators of transcription，STAT)信号途径的功能还需要进一步的生化研究(Sun，2000；Silverston and Sun，2000；Richards，2000)。

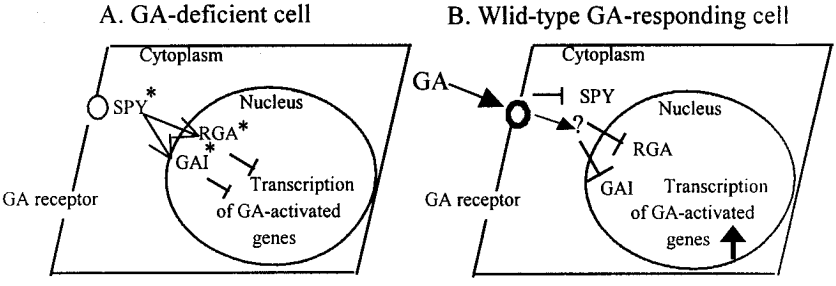


图 3　SPY、GAI、RGA 在 GA 信号传导途径中的作用。A. 在 GA 生物合成或信号传导的突变体中，由于没有 GA 的信号传导，跨膜的 GA 受体被灭活，激活的 SPY* 作为 OGT 通过 GlcNAc 修饰 RGA 和 GAI，激活的 RGA* 和 GAI* 作为转录的激活或抑制因子，直接或间接地激活或抑制基因的表达。B. 野生型植物的 GA 受体被具有生物活性的 GAs 激活，GA 信号不仅抑制 SPY，而且可能通过一个未知因子抑制 RGA 和 GAI，激活 GA 诱导基因的表达(Sun，2000)

3.2.3　GA 的信号传导模型　Sun (2000)依据拟南芥菜的 SPY/RGA/GAI 三个基因的功能研究结果建立了 GA 信号传导模型：在 GA 生物合成存在缺陷时，SPY 能修饰和激活 RGA 和 GAI(图 3A)；作为 OGTs 的 SPY 激活 RGA 和 GAI，抑制 GA 诱导基因的表达。GA 信号途径通过抑制 SPY 灭活 RGA 和 GAI，或激活 N-乙酰葡糖胺糖苷酶(N-acetylglucosaminidase)去除乙酰葡糖胺(GlcNAc)残基，激活 GA 诱导基因的表达(图 3B)。有关该模型的 GA 信号传导机制，还需要进一步的生化分析研究(Sun，2000；Lovegrove and Hooley，2000；Ogas，1998)。

目前，转录因子 RGA 和 GAI 所调节的靶基因已被克隆的为数不多。GA 信号调节 α-淀粉酶基因的表达是一个复杂的过程，已发现有 2 个因子直接作用于 α-淀粉酶基因的表达。其中一个转录因子 GAMYB 能诱导 α-淀粉酶基因的表达，而另一个具有锌指结构的抑制因子 HRT 能抑制 α-淀粉酶基因的表达。这 2 种因子可能又受 RGA 和 GAI 的调节，其

复杂关系还有待进一步研究。此外,受 RGA 和 GAI 调节并参与开花时间控制的 2 个基因含有 MADS 盒,即 *SaMDS A* 和 *AGL*20,分别从殴白芥(*Sinapis alba*)和拟南芥菜中克隆得到;长日照能诱导殴白芥 *SaMDS A* 基因在茎尖分生组织中表达,GAs 能模拟长日照的诱导作用 利用转座子标签法克隆的 *AGL*20 基因也有同样的诱导作用,初步认为这 2 个基因参与开花诱导信号传导,可能处在植物开花诱导过程的中心环节,但是它们在 GA 信号传导或其它开花信号传导过程中的功能还需要进一步研究(Bonhomme *et al*, 2000;Borner *et al*, 2000)。

4 结论

最近,有关 GA 生物合成过程及其信号传导的研究已取得了惊人的进展。分子生物学技术的发展促进了对 GA 生物合成和控制的深刻了解。其中参与该合成过程的酶多数具有多功能的特点,在大肠杆菌中表达的重组蛋白的功能鉴定将会进一步促进对 GA 生物合成及其调节的了解。其中,对 GA 20-氧化酶和 GA 3β-羟化酶的反馈调节能够保持活性 GAs 的在一定水平 光信号也在转录水平上参与 GA 20-氧化酶、3β-羟化酶、2β-羟化酶的调节(Lange, 1998)。许多未知的 GA 单加氧酶基因的克隆鉴定和信号传导的阐明将是最富有挑战性的研究。

在实际应用中,通过转基因植物改变单一基因的表达来调节 GAs 的合成已成为可能,这种技术也可以取代化学生长调节剂去调控植物的生长发育。此外,还可以利用这种技术改变 GA 生物合成途径中一种酶的丰度,以确定这种酶在该合成途径中的作用。例如,拟南芥菜中 GA 20-氧化酶的超表达导致生长加速,证明该酶的活性是此发育过程的限速步骤(Hedden and Kamiya, 1997)。但是由于 GA 受体分子还没有完全确证,GA 信号传导机制也没有详细阐明,目前这种技术在农作物改良方面的应用还十分有限。

参 考 文 献

Ait-Ali T, Frances S, Weller J L, Reid J B, Kendrick R E, Kamiya Y, 1999. Regulation of gibberellin 20-oxidase and gibberellin 3beta-hydroxylase transcript accumulation during De-etiolation of pea seedlings. *Plant Physiol*, **121**: 783 ~ 791

Ait-Ali T, Swain S M, Reid J B, Sun T P, Kamiya Y, 1997. The *LS* locus of pea encodes the gibberellin biosynthesis enzyme ent-kaurene synthase A. *Plant J*, **11**: 443 ~ 454

Bensen R J, Johal G S, Crane V C, Tossberg J T, Schnable P S, Meeley R B, Briggs S P, 1995. Cloning and characterization of the maize *An1* gene. *Plant Cell*, **7**: 75 ~ 84

Bonhomme F, Kurz B, Melzer S, Bernier G, Jacqmard A , 2000. Cytokinin and gibberellin activate SaMADS A, a gene apparently involved in regulation of the floral transition in *Sinapis alba*. *Plant J*, **24**:103 ~ 111

Borner R, Kampmann G, Chandler J, Gleissner R, Wisman E, Apel K, Melzer S ,2000. A MADS domain gene involved in the transition to flowering in *Arabidopsis*. *Plant J*, **24**:591 ~ 599

Bouvier F, Harlingue A, Suire C, Backhaus R A, Bamara B, 1998. Dedicated roles of plastid transketolases during the early onset of isoprenoid biogenesis in pepper fruits. *Plant Physiol*, **117**:1423 ~ 1431

Carrera E, Jackson S D, Prat S, 1999. Feedback control and diurnal regulation of gibberellin 20-oxidase transcript levels in potato. *Plant Physiol*, **119**:765 ~ 773

Chiang H H, Hwang I, Goodman H M, 1995. Isolation of the *Arabidopsis GA4* locus. *Plant Cell*, **7**: 195 ~ 201

Colby S M, Alonso W R, Katahira E J, McGarvey D J, Croteau R, 1993. 4S-limonene synthase from the oil glands of spearmint (*Mentha spicata*). cDNA isolation, characterization, and bacterial expression of the catalytically active monoterpene cyclase. *J Biol Chem*, **268**:23016 ~ 23024

Facchini J G, Chappell J, 1992. Gene family for an elicitor -induced sesquiterpene cyclase in tobacco. *Proc Natl Acad Sci USA*, **89**:

https://www.yczgjw.com.cn 2012-09-26 22:27:37

11088 ~ 11092
Garca-Martnez J L, Lpez-Diaz I, Snchez-Beltrn M J, Phillips A L, Ward D A, Gaskin P, Hedden P, 1997. Isolation and transcript analysis of gibberellin 20-oxidase genes in pea and bean in relation to fruit development. *Plant Mol Biol*, **33**: 1073 ~ 1084
Hedden P, Kamiya Y, 1997. Gibberellin biosynthesis : enzymes, genes and their regulation. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **48**:431 ~ 460
Hedden P, Phillips A L, 2000. Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. *Trends in Plant Science*, **5**:523 ~ 530
Hedden P, Proebsting W M, 1999. Genetic analysis of gibberellin biosynthesis. *Plant Physiol*, **119**:365 ~ 370
Helliwell C A, Olive M R, Gebbie L, Forster R, Peacock W J, Dennis E S, 2000. Isolation of an ent-kaurene oxidase cDNA from *Cucurbita maxima*. *Aust J Plant Physiol*, **27**:1141 ~ 1149
Helliwell C A, Sheldon C C, Olive M R, Walker A R, Zeevaart J A D, Peakcock W J, Dennis E S, 1998. Cloning of the *Arabidopsis* ent-kaurene oxidase gene *GA3*. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**:9019 ~ 9024
Itoh H, Tanaka-Ueguchi M T, Kawaide H, Chen X, Kamiya Y, 1999. The gene encoding tobacco gibberellin 3beta-hydroxylase is expressed at the site of GA action during stem elongation and flower organ development. *Plant J*, **20**:15 ~ 24
Jackson S D, James P E, Carrera E, Prat S, Thomas B, 2000. Regulation of transcript levels of a potato gibberellin 20-oxidase gene by light and phytochrome B. *Plant Physiol*, **124**:423 ~ 430
Jackson S D, James P, Prat S, Thomas B, 1998. Phytochrome B affects the levels of a graft-transmissible signal involved in tuberization. *Plant Physiol*, **117**:29-32
Kang H G, Jun S H, Kim J, Kawaide H, Kamiya Y, 1999. Cloning and molecular analyses of a gibberellin 20-oxidase gene expressed specifically in developing seeds of watermelon. *Plant Physiol*, **121**:373 ~ 382
Kobayashi M, MacMillan J, Phinney B, Gaskin P, Spray C R, Hedden P, 2000. Gibberellin biosynthesis: metabolic evidence for three steps in the early 13-hydroxylation pathway of rice. *Phytochemistry*, **55**:317 ~ 321
Kusaba S, Fukumoto M, Honda C, Yamaguchi I, Sakamoto T, Kano-Murakami Y, 1998. Decreased GA1 content caused by the overexpression of OSH1 is accompanied by suppression of GA 20-oxidase gene expression. *Plant Physiol*, **117**: 1179 ~ 1184
Lange T, 1997. Cloning gibberellin dioxygenase genes from pumpkin endosperm by heterologous expression of enzyme activities in *Escherichia coli*. *Proc Natl Acad Sci USA*, **94**:6553 ~ 6558
Lange T, 1998. Molecular biology of gibberellin synthesis. *Planta*, **204**:409 ~ 419
Lange T, Hedden P, Graebe J E, 1994. Expression cloning of a gibberellin 20-oxidase, a multifunctional enzyme involved in gibberellin biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, **91**: 8552 ~ 8556
Lange B M, Wildung M R, McCaskill D, Croteau R, 1998. A family of transketolases that directs isoprenoid biosynthesis via a mevalonate-independent pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**: 2100 ~ 2104
Lange T, Robatzek S, Frisse A, 1997. Cloning and expression of a gibberellin 2beta, 3beta-hydroxylase cDNA from pumpkin endosperm. *Plant Cell*, **9**:1459 ~ 1467
Lester D R, Ross J J, Ait-Ali T, Martin D N, Reid J B, 1996. A gibberellin 20-oxidase cDNA (Accession no. U58830) from peaseed (PGR960050). *Plant Physiol*, **111**: 1353
Lester D R, Ross J J, Davies P J, Reid J B, 1997. Mendel's stem length gene (*Le*) encodes a gibberellin 3βbeta-hydroxylase. *Plant Cell*, **9**: 1435 ~ 1443
Lester D R, Ross J J, Smith J J, Elliott R C, Reid J B, 1999. Gibberellin 2-oxidation and the SLN gene of *Pisum sativum*. *Plant J*, **19**: 65 ~ 73
Lovegrove A, Hooley R, 2000. Gibberellin and abscisic acid signalling in aleurone. *Trends in Plant Science*, **5**:102 ~ 110
MacMillan J, 1997. Biosynthesis of the gibberellin plant hormones. *Nat Prod Rep*, **14**:221 ~ 243
MacMillan J, Ward D A, Phillips A L, Sanchez-Beltran M J, Gaskin P, Lange T, Hedden P, 1997. Gibberellin biosynthesis from gibberellin A12-aldehyde in endosperm and embryos of *Marah macrocarpus*. *Plant Physiol*, **113**: 1369 ~ 1377
Martin D N, Proebsting W M, Hedden P, 1997. Mendel's dwarfing gene: cDNAs from the *Le* alleles and function of the expressed proteins. *Proc Natl Acad Sci USA*, **94**: 8907 ~ 8911
Martin D N, Proebsting W M, Hedden P, 1999. The slender gene of pea encodes a gibberellin 2-Oxidase. *Plant Physiol*, **121**: 775 ~ 781
Martin D N, Proebsting W M, Parks T D, Dougherty W G, Lange T, Lewis M J, Gaskin P, Hedden P, 1996. Feed-back regulation of gibberellin biosynthesis and gene expression in *Pisum sativum* L. *Planta*, **200**: 159 ~ 166
Mau C J D, West C A, 1994. Cloning of casbene synthase cDNA : evidence forconserved structural features among terpenoid cyclases in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, **91**:8497 ~ 8501
Ogas J, 1998. Plant hormones: dissecting the gibberellin responese pathway. *Current Biology*, **8**: 165-167
Phillips A L, Ward D A, Uknes S, Appleford N E J, lange T, Huttly A K, Gaskin P, Graebe J E, Hedden P, 1995. Isolation and expression of three gibberellin 20-oxidase cDNA clones from *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, **108**:1049 ~ 1057
https://www.scienline.com/doi/10.3724/CBB-121-057
Richards D E, Peng J, Harberd N P, 2000. Plant GRAS and metazoan STATs: one family? *Bioessays*, **22**:573-577
Richman A S, Gijzen M, Starratt A N, Yang Z, Brandle J E, 1999. Diterpene synthesisin *Stevia rebaudiana*: recruitment and up-regulation of key enzymes from thegibberellin biosynthetic pathway. *Plant J*, **19**: 411 ~ 421
(**下转** 155 **页**)

许智宏，刘春明，1998. **植物发育的分子机理. 北京：科学出版社**，39 ~ 53；89 ~ 106
许智宏，1999. **植物发育与生殖的研究：进展和展望. 植物学报**，**41**(9)：909 ~ 920
张宪省，马小杰，郭海新，1998. **胚珠发育的分子基础. 植物学通报**，**15**(3)：1 ~ 5
葛磊，谭克辉，种康，许智宏，2001. **水稻花发育基因调控的研究进展. 科学通报**，**46**(9)：705 ~ 712
蔡小钿，王金发，2000. **植物 MADS 盒基因的功能和调节机理. 植物生理学通讯**，**36**(3)：277 ~ 281
Angenent G C, Franken J, Busscher M, Van Dijken A, Van Went J L, Dons H J M, Van Tunen A J, 1995. A novel class of MADS box genes is involved in ovule development in *Petunia*. *Plant Cell*, **7**:1569 ~ 1582
Coen E S, Meyerowitz E M, 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature*, **63**:1311 ~ 1322
Eberle J, Nemacheck J, Wen C K, Hasebe M, Banks J A, 1995. Ceratopteris: a model system for studying sex determining mechanisms in plants. *Int J Plant Sci*, **156**(3): 359 ~ 366
Hasebe M, Wen C K, Kato M, Backs J A, 1998. Characterization of MADS homeotic genes in the fern *Ceratopteris richardii*. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**:6222 ~ 6227
Kramer E M, Irish V F, 1999. Evolution of genetic mechanisms controlling petal development. *Nature*, **399**:144 ~ 148
Münster T, Pahnke J, Di Rosa A, Kim J T, Martin W, Saedler H, Theissen G, 1997. Floral homeotic genes were recruited from homologous MADS-box genes preexisting in the common ancestor of ferns and seed plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, **94**:2415 ~ 2420
Schmidt R J, Ambrose B A, 1998. The blooming of grass flower development. *Curr Opin Plant Biol*, **1**:60 ~ 67
Schneitz K, 1999. The molecular and genetic control of ovule development. *Curr Opinion Plant Biol*, **2**:13 ~ 17
Tandre K, Svenson M, Svenson ME, Engström P, 1998. Conservation of gene structure and activity in the regulation of reproductive organ development of conifers and angiosperms. *Plant J*, **15**:615 ~ 623
Theissen G, Becker A, Rosa A D, Kanno A, Kim J T, Münster T, Winter K U, Saedler H, 2000. A short history of MADS-box genes in plants. *Plant Molecular Biology*, **42**:115 ~ 149
Winter K U, Becker A, Münster T, Kim J T, Saedler H, Theissen G, 1999. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, **96**:7342 ~ 7347

（上接 149 页）

Silverstone A L, Sun T P, 2000. Gibberellins and green revolution. *Trends in Plant Science*, **5**:1 ~ 2
Smith M W, Yamaguchi S, Ait-Ali T, Kamiya Y, 1998. The first step of gibberellin biosynthesis in pumpkin is catalyzed by at least two copalyl diphosphate synthases encoded by differentially regulated genes. *Plant Physiol*, **118**:1411 ~ 1419
Sun T P, 2000. Gibberellin singal transduction. *Current Opinnion in Plant Biology*, **3**:374-380
Sun T P, Goodman H M, Ausubel F M, 1992. Cloning the *Arabidopsis GA1* locus by genomic subtraction. *Plant Cell*, **4**: 119 ~ 128
Thomas S G, Phillips A L, Hedden P, 1999. Molecular cloning and functional expression of gibberellin 2-oxidases, multifunctional enzymes involved in gibberellin deactivation. *Proc Natl Acad Sci USA*, **96**: 4698 ~ 4703
Toyomasu T, Kawaide H, Sekimoto H, Von Numers C, Phollips A, Hedden Y, Kamiya Y, 1997. Cloning and characterization of a cDNA encoding gibberellin 20-oxidase from rice (*Oryza sativa* L.) seedings. *Physiol Plant*, **99**: 111 ~ 118
Tudzynki B, 1999. Biosynthesis of gibberellins in *Gibberella fujikuroi*: biomolecular aspects. *Appl Microbiol Biotechnol*, **52**:298 ~ 310
Tudzynski B, Hölter K, 1998. Gibberellin biosynthetic pathway in *Gibberella fujikuroi*: evidence for a gene cluster. *Fungal Genetics and Biology*, **25**:157 ~ 170
Tudzynski B, Kawaide H, Kamiya Y, 1998. Gibberellin biosynthesis in Gibberella fujikuroi: cloning and characterization of the copalyl diphosphate synthase gene. *Curr Genet*, **34**:234 ~ 240
Winkler R G, Helentjaris T, 1995. The maize Dwarf3 gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in *Gibberellin biosynthesis*. *Plant Cell*, **7**:1307 ~ 1317
Wu K, Li L, Gage D A, Zeevaart J A D, 1996. Molecular cloning and photoperiod-regulated expression of gibberellin 20-oxidase from the long-day plant spinach. *Plant Physiol*, **110**: 547 ~ 554
Xu Y L, Li L, Wu K, Peeters A J M, Gage D A, Zeevaart J A D, 1995. The *GA5* locus of *Arabidopsis thaliana* encodes a multifunctional gibberellin 20-oxidase: molecular cloning and functional expression. *Proc Natl Acad Sci USA*, **92**: 6640 ~ 6644
Yamaguchi S, Kamiya Y, 2000. Gibberellin biosynthesis: its regulation by endogenous and environmental signals. *Plant Cell Physiol*, **41**:251 ~ 257
Yamaguchi S, Saito T, Abe H, Yamane H, Murofushi N, Kamiya Y, 1996. Molecular cloning and characterization of a cDNA encoding the gibberellin biosynthetic enzyme ent-kaurene synthase B from pumpkin (*Cucurbita maxima* L.). *Plant J*, **10**: 203 ~ 213
Yamaguchi S, Sun T P, Kawaide H, Kamiya Y, 1998. The *GA2* locus of *Arabidopsis thaliana* encodes ent-kaurene synthase of gibberellin biosynthesis. *Plant Physiol*, **116**: 1271 ~ 1278

https://www.scienceandnature.com