

## 专论与综述 Reviews

## 赤霉素促进花发育的分子机制

姜仕豪<sup>1</sup>, 庞基良<sup>1,\*</sup>, 王利琳<sup>1</sup>, 梁海曼<sup>2</sup><sup>1</sup>杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州 310036; <sup>2</sup>浙江大学生命科学学院, 杭州 310012

## Molecular Mechanism of Gibberellin Promotion on Floral Development

JIANG Shi-Hao<sup>1</sup>, PANG Ji-Liang<sup>1,\*</sup>, WANG Li-Lin<sup>1</sup>, LIANG Hai-Man<sup>2</sup><sup>1</sup>College of Life and Environment Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China; <sup>2</sup>College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China

摘要: 文章就赤霉素在花发育中的作用、赤霉素与一些花发育基因表达的关系及其分子机制的研究进展作介绍。

关键词: 赤霉素; 花发育; 分子机制

长期以来对花发育的研究备受人们关注。赤霉素(gibberellin, GA)是五大经典植物激素之一,

(Chailakhyan 1937)提出成花素(florigen)假说以后,在相当长的一段时间内人们一直认为所谓的成花素可能就是赤霉素。经过多年的研究,并未能确定赤霉素就是成花素,而有倾向认为开花位点基因T (flowering locus T, FT)蛋白才是成花素(Turck等2008)。迄今人们对赤霉素在花发育过程中作用的认识已很深入,特别是通过赤霉素合成和赤霉素信号转导突变体研究赤霉素在花发育中的作用已取得了很大进展。

花发育是植物个体从营养生长向生殖生长转变的结果,其过程大致分为开花决定(成花诱导)、花的发端(花转变)和花器官的发育三个阶段。这一过程受诸多内外因子的影响,赤霉素是最重要的影响因子之一,它在花发育的每个阶段均起作用。通过分子遗传学的研究,在模式植物拟南芥的花发育过程中,已建立了较为系统完整的基因作用网络工作模型,显示成花诱导主要有4条途径,即:光周期途径、春化途径、自主途径和赤霉素途径(Boss 2004)。这四条成花诱导途径的信号集中作用于开花途径整合子基因(*FT*、*SOCL*、*LFY*),促进花分生组织属性基因(*LFY*、*API*等)的大量表达,从而导致花的发端(花转变),通过花器官属性基因(*AP2*、*AP3*、*PI*、*AG*)的作用控制花器官的发育。迄今已证实赤霉素与一些花发育基因的表达有直接/间接的关系。本文就近年来赤霉素合成基因、信号转导因子在花发育中的作用以及赤霉

素与一些花发育基因的关系作介绍。

## 1 赤霉素合成相关基因与花的发育

赤霉素的生物合成主要有3个阶段:(1)贝壳杉烯(ent-kaurene)的合成;(2)GA<sub>12</sub>-醛(GA<sub>12</sub>-aldehyde)的合成;(3)从GA<sub>12</sub>-醛到赤霉素活性结构(如GA<sub>1</sub>、GA<sub>3</sub>、GA<sub>7</sub>)的形成。

赤霉素生物合成过程中的关键酶主要有古巴焦磷酸合成酶(CPS)、内贝壳杉烯合成酶(KS)、内贝壳杉烯氧化酶(KO)、GA 3β-羟基化酶、GA 20-氧化酶,拟南芥中编码这些酶的基因分别命名为*GAI*、*GA2*、*GA3*、*GA4*、*GA5*,拟南芥中CPS、KS和内贝壳杉烯氧化酶为单基因调控,而GA 3β-羟基化酶和GA 20-氧化酶为多基因调控。

已经发现的多个与赤霉素合成有关的突变体中大多数相关基因已得到克隆。Sun (1992)采用基因组消减技术克隆到*GAI*位点基因。GA严重缺陷型突变体*gal-3*在*GAI*位点上有5 kb的缺失,几乎丢失了大部分的*GAI*基因,其突变体严重矮化,叶呈深绿色,短日照下不开花,但是通过施加外源GA<sub>3</sub>可以恢复其成花。在长日照条件下能够成花,但比野生型拟南芥的成花时间要迟,说明短日照下GA是成花所必须的(Wilson等1992)。Silverstone等(1997)将*GAI::GUS*转入拟南芥,从组织学及细胞

收稿 2008-03-25 修定 2008-09-05

资助 国家自然科学基金(30671059)和浙江省自然科学基金(M303024)。

\* 通讯作者(E-mail: pangrenshuiliang@yahoo.com.cn; Tel: 0571-28865327)。

学定位的结果表明 *GA1* 在花托、成熟的花粉囊和授粉后的柱头表面高表达, 同时在花序分生组织和早期的花原基中也有表达。番茄 *GA1* 同源基因 *LeCPS* 在花芽发育的早期表达也有所上升(Reber等1999)。番茄的 *gib-1* 突变体表现出 CPS 酶缺失的表型。*gib-1* 突变株虽然仍然能够成花, 但当花芽长到 2.5 mm 时便停止发育, 同时花粉囊中花粉母细胞也停留在减数分裂的  $G_1$  期。这时用外源赤霉素处理即能够恢复花芽的继续发育和花粉母细胞减数分裂的继续进行(Jacobsen 等 1991)。这些结果说明编码 CPS 基因的表达是调节花发育的一个关键步骤。

Yamaguchi等(1996)从南瓜克隆到编码内贝壳杉烯合成酶(KS)的 *GA2* 基因。随后又以 *CmKS* 筛选拟南芥的基因组文库获得拟南芥 *GA2* 基因, *GA2* 突变后拟南芥在短日照下即不成花, 而转入南瓜的 *CmKS* 后又能恢复成花(Yamaguchi 等 1998)。Helliwell等(1998)克隆到拟南芥内贝壳杉烯氧化酶基因 *GA3*, 其在花序组织中表达较强。

*GA4*和*GA5*的突变体表现为植株半矮化, 花发育基本正常。烟草中的 *GA4* 同源基因 *Nty* 在花芽及花器官的特定部位——绒毡层及花粉粒中均有表达(Reber 等 1999; Itoh 等 1999)。水稻中的同源基因 *OsGA3ox1* 在未开的花中大量表达。原位杂交检测花粉囊的结果显示, *OsGA3ox1* 在绒毡层也有表达, 表明 GA 还有调控花粉囊发育的作用(Itoh 等 2001)。拟南芥 *GA20-* 氧化酶基因家族中有 5 个成员, 即 *AtGA20ox1*、*AtGA20ox2*、*AtGA20ox3*、*AtGA20ox4* 和 *AtGA20ox5*, *AtGA20ox1* 在茎和花序中表达, *AtGA20ox2* 在花序和发育中的荚果中表达, 而 *AtGA20ox3* 只在荚果中表达(Phillips 等 1995)。过量表达 *GA20-* 氧化酶能够促进长日照下的拟南芥提前成花(Huang 等 1998); 在长日照条件下, 拟南芥 *ga20ox2* 突变体开花稍有延迟, 而 *ga20ox1 ga20ox2* 双突变体开花显著延迟; 在短日照条件下, *ga20ox1 ga20ox2* 双突变体开花也显著延迟(Rieu等 2008)。Hu 等(2008)报道, 拟南芥花中的 *GA3ox1*、*GA3ox2* 基因对花中产生 GA 是重要的, 在早期花中, 活性 GA 的重新合成对于雄蕊发育和/或花瓣生长是重要的。在番茄中发现 *GA20-* 氧化酶基因 *LeGA20ox-1*、*-2* 在花芽发育阶段表达(Reber 等 1999)。黑麦草(*Lolium perenne*)的成花既需长日照,

也需要春化, 不管是否进行过春化处理, 如果对其进行 2 个长日照处理, 则 *LpGA20ox1* 的表达增加, 随即叶和茎中的 GA 含量也增加 5 倍(MacMillan 等 2005)。以上事实表明, GA 确实是参与成花各个阶段的发育, 而且参与成花发育的 GA 中, 至少有部分活性 GA 是原位重新合成的。因而, 通过操作 GA 氧化酶活性调控内源 GA 水平以调控成花, 已成为分子水平上调控成花的研究目标之一。Coles 等(1999)将 *AtGA20ox1*、*AtGA20ox2*、*AtGA20ox3* 的 cDNA 转入拟南芥, 让其过量表达后, 转基因植株在长日照和短日照下都比非转基因植株提早成花, 转基因植株的莲座叶中  $GA_4$  含量比非转基因植株要高 2~3 倍。Suzuki 等(2008)报道, 用抗活性 GA 的抗体对 GA 氧化酶(*GA3ox1*、*GA20ox1*、*GA20ox2*)进行免疫调节, 可以有效建立 GA-缺失植株。Topp 等(2008)报道, 低浓度酒精可以促使长寿花(*Kalanchoe blossfeldiana*)的 *GA20ox* 下调, 株高降低, 花时推迟。

近年来人们在继续深入研究 GA 合成有关分子机理的同时, 还注意到通过控制 GA 活性水平以维持植物的正常发育过程。Sakamoto 等(2001)分离到的水稻 *GA2-oxidase1* (*OsGA2ox1*) 基因可在茎端和根中表达, 主要在叶原基和幼叶基部一个环型区域表达。而且在营养生长向生殖生长转变的时期茎端环型区域的表达会减少。据此推测 *OsGA2ox1* 在控制茎端分生组织中含有生物活性的 GA, 通过降低它的表达可促进水稻花序分生组织的早期发育。Dijkstra 等(2008)报道, 将多花菜豆(*Phaseolus coccineus*)的 *PcGA2ox1* 基因导入龙葵(*Solanum nigrum*)和茄子(*Solanum melongena*)后, 活性  $GA_1$  和  $GA_4$  的总量即大幅度下降, 成花和果实发育等并不受影响, 但植株矮化, 叶绿素 b 含量大幅度上升。King 等(2008)报道, 毒麦茎尖或茎尖直下方(<0.3 mm 处)是由叶输送来的 GA 卸载处, 其中  $GA_1$  有较强的促进茎伸长活性,  $GA_5$  有较强的促进成花活性, 在花诱导时, 6 h 内  $GA_1$  去活化率达 80% 以上, 于是他们认为 GA 的去活化参与成花过程。所以, 在花发育过程中, 除了要注意各种赤霉素的含量变化以外, 还应注意赤霉素的活性水平也是受调控的, 具有生物活性的赤霉素适时适度转变为非活性的赤霉素, 将有助于动态调控植物体内各种赤霉素的功能状况, 使之分别处于符合发育

需求的适宜水平。

*knotted1 (KNI)*是植物中第一个从玉米中克隆到的一个*homeobox*基因家族的基因,*KNI*基因在茎端分生组织维持、叶发育及花发育中都起重要作用。水稻、大麦、拟南芥、大豆、石斛兰、番茄和烟草中都克隆到*KNI*的同源基因(*KNOTTED-like homeobox, KNOX*),拟南芥中有2种类型的*KNOX*基因:第一类(Class I *KNOTTED-like from Arabidopsis thaliana*)为*KNAT1*、*KNAT2*、*STM*和*KNAT6*。*KNAT1*、*KNAT2*和*STM*主要在茎端分生组织中表达。过量表达*KNAT2*时,花萼、花瓣、雄蕊的伸长受到抑制,胎座组织上产生心皮状结构(Pautot等2001)。*STM*突变时成花数减少,*stm-2*和*stm-5*突变体的花中没有心皮,雄蕊数目也减少(Endrizzi等1996);过量表达*STM*则会促进胚珠异位转变为心皮(类似于*KNAT2*过量表达的表型)(Scofield等2007)。第二类(Class II *KNOTTED-like from Arabidopsis thaliana*)为*KNAT3*、*KNAT4*和*KNAT5*,它们在所有组织中都表达,但其功能还不清楚。*WUS (WUSCHEL)*也是*homeobox*基因家族的基因,它局限在茎端分生组织干细胞下的一小团细胞中表达,对于茎端分生组织的维持起作用。*KNOX*和*WUS*有助于在茎端分生组织中保持高的细胞分裂素活性(Shani等2006)。在花发育早期,*WUS*促进*AG*基因的表达,花发育后期*AG*抑制*WUS*的表达,用*AP3*的启动子过量表达*WUS*后,花中即形成大量心皮状雄蕊(Lohmann等2001)。过量表达*WUS*基因引起拟南芥花序轴的大量花芽异位分化,但营养器官上并不产生异位的花芽(Xu等2005)。人们从石斛兰中也克隆到一个*KNOX*基因*DOH1*,它的正义转化子表现出早花的表型(Yu等2000)。

已有研究证明,某些*KNOX*基因通过抑制*GA20ox*基因的转录而降低GA的水平,如烟草的*KNOX*基因*NTH15*抑制烟草的*GA20ox*基因*Ntc12*的转录,而使体内GA<sub>1</sub>水平下降(Tanaka-Ueguchi等1998; Sakamoto等2001)。水稻的*KNOX*基因*OSHI*转入烟草后,也会引起烟草体内GA<sub>1</sub>和GA<sub>20</sub>水平大大下降(Kusaba等1998)。拟南芥中过量表达*KNAT1*和*STM*,也会抑制*AtGA20ox1*的转录,而相反的是,GA又会抑制*KNOX*基因的功能(Hay等2002)。*KNOX*不仅与GA之间有密切关系,也与其

它激素之间存在密切联系。Sakamoto等(2006)报道,水稻中*KNOX*蛋白在降低GA合成的同时,还通过诱导*OsIPT2*、*OsIPT3*表达,促进细胞分裂素的重新生物合成;他们认为高的细胞分裂素-低GA水平是形成和保持分生组织所需要的。Hay等(2004)指出,GA、生长素和细胞分裂素都参与*KNOX*信号途径。从上述结果来看,在深入探讨*KNOX*与GA的关系时,还应注意*KNOX*与其它激素之间的相互作用。

## 2 赤霉素信号转导因子与花的发育

赤霉素合成后通过一系列的信号转导影响后续基因的表达和调控植物的发育。最近有多篇综述就赤霉素信号转导问题进行了介绍(Fan等2007; Schwechheimer 2008)。赤霉素信号转导过程中有两类调控因子,一类是反向作用因子,如*RGA*、*GAI (Repressor of GA/GA-insensitive)*、*SPY (SPINDLY)*、*SHI (short internodes)*;另一类是正向作用因子,如水稻的*DWARF1 (D1)*基因、马铃薯的*PHOR1*、*MYB*转录因子、*GID1*。目前已知与花发育有关的调控因子主要是*RGA*、*GAI*、*SPY*、*SHI*和*MYB*。

拟南芥的*RGA*和*GAI*在N端都含有高度保守的DELLA结构域,属于GRAS蛋白家族的DELLA亚族。DELLA结构域在赤霉素信号中起关键作用。赤霉素通过类似于生长素信号转导中的泛素化途径促使DELLA蛋白降解,从而引起赤霉素反应基因的表达。已发现拟南芥中的DELLA蛋白有5种,即为*GAI*、*RGA*和*RGL1*、*RGL2*、*RGL3*。Tyler等(2004)分析拟南芥不同发育时期各种组织中5种DELLA蛋白基因表达水平的结果显示,*RGA*和*GAI*在所有组织中广泛表达,*GAI*的表达量比*RGA*低;而*RGL1*、*RGL2*和*RGL3*仅在萌发的种子、花芽和果荚中高度表达。*GAI*和*RGA*的功能缺失会抑制拟南芥突变体*gal-3*迟开花的表型,说明*GAI*和*RGA*起抑制花转变的作用,其中*RGA*抑制花转变的作用大于*GAI*(Dill等2001)。Simpson等(2002)认为*GAI*和*RGA*在GA信号转导的促花途径中对花时起最主要的调节作用,而*RGL1*和*RGL2*仅起很小的作用。Boss等(2002)从葡萄栽培品种‘Pinot Meunier’中得到一个矮化突变体,其表型是在原本形成卷须的部位产生花序,这个突变基因克隆后,经鉴定乃是拟南芥*GAI*和小麦

*Rht* 的同源基因。Cheng 等(2003)以拟南芥 *gal-3* 为材料, 证实 *RGA* 和 *RGL2* 共同抑制花瓣、雄蕊和花药的发育, 而 *RGL1* 则加剧这种抑制作用, GA 通过反作用于 *RGA*、*RGL1* 和 *RGL2* 而促进拟南芥的花瓣、雄蕊和花药的发育。Yu 等(2004)用 GA 处理拟南芥突变体 *gal-3* 2 h 后, 其幼花中花器官属性基因 *AP3*、*PI* 和 *AG* 的转录水平即立刻上调, *gal-3 rga-t2 rgl2-1* 植株的花发育也基本上得到恢复, 从而证实幼花中的花同源异型基因 *AP3*、*PI* 和 *AG* 在转录水平上是受 *RGA*、*RGL2* 活性抑制的, 但 *LFY* 和 *API* 都没有太大的变化, 表明 GA 是通过抑制 DELLA 蛋白(*RGA*、*RGL2*)的功能而促进花器官属性基因 *AP3*、*PI* 和 *AG* 表达的。根据以上资料可以看出, *RGA*、*GAI* 主要与花时相关, 在花转变过程中起作用, *RGL1*、*RGL2* 主要在花器官发育中起作用, *RGL3* 的作用尚不明确。

总之, DELLA 蛋白在 GA 调控花时和花器官发育中是重要的参与者, 近期以来, 这方面的工作又有了一些新的进展。Weston 等(2008)报道, 豌豆中的 DELLA 蛋白促进 GA 合成基因的表达而抑制 GA 去活性基因的表达。De Grauwe 等(2008)报道, 乙烯和 GA 控制着相似的植物发育过程, 乙烯的作用有部分与调节 DELLA 蛋白的积累相关。Navarro 等(2008)指出, DELLA 蛋白改变水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号的强度, 参与 JA 信号发送和 / 或感知。从这些工作中可以看出, DELLA 蛋白的作用涉及多种植物激素, 因此, GA 作用和其他激素之间的广泛联系乃是必然的。

*SPINDY (SPY)* 基因编码一个氧连 N-乙酰葡萄糖胺转移酶(O-linked GlcNAc transferase, OGT) 其 N 端含有 10 个四三共多肽重复结构域(tetratricopeptide repeats, TPR), *SPY* 在植物的整个生命过程中所有器官都有表达(Swain 等 2002), *SPY* 既是 GA 信号转导的负调控因子, 同时又可能是细胞分裂素的正调控因子(Greenboim-Wainberg 等 2005)。*SPY* 还作用于芸苔固醇途径(Shimeda 等 2006)。

短日照下拟南芥 *ap2-1* 突变体的花在第一轮形成 6 片叶, 此 6 片叶内有 4 朵次生的腋生花、6 个雄蕊、2 个融合的心皮, 此种腋生花可被外源 GA 的使用所抑制, 在 *ap2-1 spy* 双突变体中腋生花不

会发生, 表明 GA 可促进花分生组织属性的建立(establishment of flower meristem identity), *SPY* 则抑制花分生组织属性的建立(Okamoto 等 1997)。*SPY* 突变能引起茎的伸长、早花、部分雄性不育(Jacobsen 等 1993, 1996)。在拟南芥中过量表达 *SPY* 会导致植株早开花; *gal spy4* 双突变株的开花时间与野生型的基本一样, 说明 *spy* 可以抑制由于 GA 合成缺失所导致开花延迟的效应(Swain 等 2001)。拟南芥野生型中过量表达 TPR 结构域会引起类似 *SPY* 功能缺失的表型, 如早花、下胚轴短(Tseng 等 2001)。Silverstone 等(2007)认为 TPRs 的第 6、8、9 个重复区域及 C 端催化区与赤霉素调节的成花诱导及育性有关。*rga-Δ17* 是一个功能获得性突变体, 可引起赤霉素不敏感的矮化表型(GA-insensitive dwarf phenotype), 通过比较 *rga-Δ17* 和 *spy-8 rga-Δ17* 双突变体的表型, 发现 *spy-8* 能部分抑制 *rga-Δ17* 的表型, 但是不能恢复其对 GA 的不敏感性, 也不降低 *rga-Δ17* 或 *RGA* 蛋白的水平, 这说明 *SPY* 可能是通过氧连 N-乙酰葡萄糖胺修饰(GlcNAc modification)而活化 DELLA 蛋白的(Silverstone 等 2007)。在拟南芥中还有一个编码 OGT 酶的基因 *SEC (SECRET AGENT)*, 它与 *SPY* 在花发育过程中的作用有部分相同(overlapping function) (Hartweck 等 2006)。

*SPY* 蛋白 N 末端的 TPRs 区域与蛋白之间互作有关, 经酵母双杂交筛选法表明, 光周期诱花途径中 *GI* 基因的蛋白能够与 TPRs 结构域作用, *SPY* 可能参与长日照诱花途径; 在长日照诱花途径中 *gi-2* 可以引起晚花, 同时降低 *CO* 和 *FT* 的表达, 而 *spy-4* 突变体能够部分抑制 *gi-2* 植株中 *CO* 和 *FT* 的 RNA 丰度降低, 也抑制 *gi-2* 的晚花表型, 由此推断 *SPY* 在 *GI* 的下游和 *CO* 的上游起作用, *GI* 负调控 *SPY*, *SPY* 负调控 *CO* (Tseng 等 2004)。这些表明 *SPY* 与花转变、花分生组织属性的建立密切相关。

*SHI* 是 GA 信号转导的负调控因子, 其突变体表型为半矮化, *SHI* 蛋白含环状的锌指区基序。过量表达 *SHI* 会导致 GA 缺失性状的产生, 其中包括晚花(Fridborg 等 1999)。Fridborg 等(2001)构建 *SHI::GUS*, 转入拟南芥, GUS 染色时发现 *SHI* 在侧根原基、侧根根尖和腋芽原基中表达, 同时在花的柱头和花托中也表达, 因此认为 *SHI* 也可能参与赤霉素对花发育的调控。

*GAMYB*最早是从大麦糊粉层细胞中鉴定出来的,赤霉素对 *GAMYB* 表达起促进作用。Gocal 等(1999)采用原位杂交技术分析了毒麦 *LtGAMYB* 基因在花序形成过程中时空表达模式的结果显示,在长日照 12~30 h 后,茎尖中 *LtGAMYB* 的表达无变化;花序分生组织出现双峰突起时,双峰的尖端和侧面的小穗分生组织内大量表达,长日照下 8~11 d 后,其在花序原基中表达下降;以花器官原基出现后的雄蕊原基中的表达最高。拟南芥的 *GAMYB* 同源基因 *AtMYB33* 在所有组织中均表达,以花组织中的表达量最高;拟南芥植株移入长日照下 6 d 后, *AtMYB33* 在花序顶端强烈表达;短日照下经  $GA_4$  处理的植株花序分化过程中的 *AtMYB33* 表达增加;有人在分析 *LFY* 启动子的功能中,鉴定了一个 GA 反应的顺式作用元件,这个顺式作用元件内有一个 CAACTGTC 基序,推断它是 *GAMYB* 的结合位点(Gocal 等 2001)。Achard 等(2004)报道,GA 能提高拟南芥 *AtMYB33* 的转录水平,而 *miR159* 则控制 *AtMYB33* 基因转录产物的断裂(cleavage),下调 *AtMYB33* 的水平,GA 通过抑制 DELLA 蛋白的作用正调 *miR159* 水平。他们认为 *miR159* 是一种受激素调节的保持 *GAMYB* 内稳态的调节因子(*miR159* is a phytohormonally regulated homeostatic modulator of *GAMYB* activity) (图 1)。

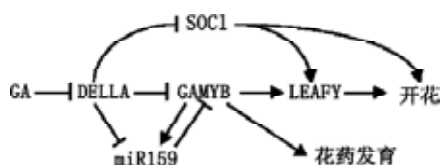


图 1 GA-DELLA 信号转导系统调节花发育示意图(Achard 等 2004)

### 3 赤霉素与花发育相关基因的表达

拟南芥 *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1* (*SOC1*) 是开花途径中的整合子基因之一,它在拟南芥中能够整合光周期、自主调节、春化和赤霉素四大开花时间途径(Moon 等 2003)。 *SOC1* 在叶片和茎端分生组织中表达,花转变时其表达量迅速上升。在长日照及短日照下供给外源赤霉素能够提高 *SOC1* 的表达(Borner 等 2000)。 *gal-3* 突变体在短日照内不能开花,体内 *SOC1* 表达量处于较低水平,用 GA 处理后, *gal-3* 即恢复开花,

*SOC1* 的表达也相应提高。 *gai-1* 突变体中 *SOC1* 表达始终处于较低水平,而在 *spy-5* 中即使不用外源 GA 处理, *SOC1* 仍处于高表达状态。过量表达 *SOC1* 可促使短日照下 *gal-3* 恢复开花,而 *SOC1* 缺失突变则在短日照下表现出对 GA 不敏感(Moon 等 2003)。GA 仅通过抑制 DELLA 蛋白的作用调控 *SOC1* 的表达,并不需要通过 *GAMYB* 的作用(图 1)(Achard 等 2004)。

白芥(*Sinapis alba*)是一种长日照植物,仅一个长日照处理就能诱导开花, *SaMADS A* 是从白芥中克隆到的与拟南芥 *SOC1* (即 *AGL20*) 同源的基因, *SaMADS A* 与 *SOC1* 在 MADS 盒区有 100% 同源性, K 盒区有 95.3% 同源性(Menzel 等 1996);短日照下处于营养生长阶段的白芥在其茎尖处无 *SaMADS A* 基因表达,长日照后 24 h,其茎尖中可以检测到 *SaMADS A* 的表达;用  $5 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  赤霉素处理短日照下的白芥植株 8 h 后, *SaMADS A* 即在茎尖中开始表达,其表达量随着时间的增加而增加;赤霉素和细胞分裂素结合处理时, *SaMADS A* 表达更强,但不管是单独以 GA 处理,还是 GA 和细胞分裂素同时处理,均不能诱导短日照下的白芥开花(Bonhomme 等 2000)。

*LEAFY* (*LFY*) 是花分生组织的属性基因,是开花途径中的整合子之一,也是控制营养生长向生殖生长转变的一个重要基因(Blázquez 等 1997)。 *LFY* 在长日照下高表达,短日照下的 *gal-3* 突变体仅在用 GA 处理的情况下 *LFY* 才能表达,组成型表达的 *LFY* 可促使短日照下未经 GA 处理的 *gal-3* 突变体开花(Blázquez 等 1998)。后来的研究又发现,GA 通过作用 *LFY* 启动子的一个顺式作用元件而激活 *LFY* 的表达(Blázquez 和 Weigel 2000)。已鉴别,  $GA_4$  是调节拟南芥 *LFY* 转录的活性赤霉素(Eriksson 等 2006)。 *ag-1* 和 *leafy-6* 突变体植株在短日照下会发生开花逆转现象,用  $GA_3$  和  $GA_4$  处理短日照下培养的 *ag-1* 和 *leafy-6* 突变体后,开花逆转即完全受到抑制, *spy-2* 和 *spy-3* 也能完全抑制 *lfy-6* 的开花逆转(Eriksson 等 2006)。

毒麦在长日照下 16 h 后,其叶中  $GA_5$  的含量增加 4 倍, *LtFT* (拟南芥 *FT* 的同源基因)量增加 80 倍, *LtCO* (拟南芥 *CO* 同源基因)量也大大增加,  $GA_5$  和多效唑处理的实验证明, *LtFT* 和 *LtCO* 的表达不受 GA 含量的调节,因此,认为长日照是独立影响

GA合成和*LtFT*、*LtCO*表达的(King等2006)。

促花因子1 (*flowering promoting factor1, FPF1*) 是从白芥、拟南芥中克隆到的一个与GA诱花途径相关的促花基因,它在花转变时的茎端分生组织中最早表达(在*LFY*表达量增加之前),组成型表达*FPF1*的拟南芥在不同长度光照下都引起提早开花,因此推测*FPF1*是赤霉素信号转导元件,并参与GA诱导的花转变(Kania等1997)。*FPF1*还调节拟南芥的成花感受态(competence to flowering) (Melzer等1999)。*ACD31.2*基因编码一种晶体蛋白,受*FPF1*过量表达负调,也受GA成花诱导负调控(Chandler等2004)。

赤霉素刺激转录因子(*GA-stimulated transcript1, GAST1*)是从番茄中克隆到的受GA特异诱导的基因。拟南芥、矮牵牛和非洲菊等中也克隆到*GAST1*的同源基因。*GEG*基因最初是在非洲菊花冠发育晚期的cDNA文库中分离到的。它在花冠和心皮中表达。过量表达*GEG*后所形成的小花花冠很短,因此认为*GEG*在花冠和心皮发育中起延缓细胞伸长的作用。施用GA<sub>3</sub>能上调*GEG*在小花花冠中的表达(Kotilainen等1999)。*GIP*是矮牵牛的*GAST1*同源基因,在生长的花冠和幼嫩的节间高表达,以*GIP1*为探针已筛选到三个同源基因即*GIP2*、*GIP4*、*GIP5*,采用转基因引起*GIP2*基因沉默后,转基因植株即表现出晚花表型,这显示*GIP2*可能参与成花转化(Ben-Nissan等1996, 2004)。*GASA*是拟南芥中*GAST1*的同源基因,*GASA1*在花芽和荚果中表达,*GASA4*在根和花芽中表达,*GASA2*、*GASA3*则在种子中表达(Herzog等1995)。

*PPF1*是豌豆中一个与营养生长特别相关的基因,GA可诱导此基因活跃表达,转化正义*PPF1*的拟南芥开花非常迟,转化反义*PPF1*的拟南芥则开花很早;*PPF1*可能编码一个Ca<sup>2+</sup>运输载体蛋白,通过调节叶绿体内Ca<sup>2+</sup>的储藏量而影响植物的开花时间(Wang等2003)。

研究GA影响植物成花的结果表明,GA对有些植物(如拟南芥、毒麦)的成花有非常明显的促进作用,而对另一些植物(如白芥)成花的影响则不明显,甚至对某些植物(如果树)的成花还有抑制作用(Pharis 1985)。如何解释外源GA在成花发育中的效应不一致问题,从最近一些花发育过程中内源

GA含量分析的结果,或许可以得到回答。毒麦是一种长日照植物,单以16 h的长日照处理就足以诱导花芽分化,长日照后的茎尖中GA<sub>5</sub>和GA<sub>6</sub>含量加倍;短日照下叶施1 μg或5 μg的GA<sub>5</sub>和GA<sub>6</sub>,即能诱导毒麦开花,在这样的浓度下茎的伸长并不受促进(King等2001, 2003)。毒麦长日照后4~5 d,其茎尖中GA<sub>1</sub>和GA<sub>4</sub>含量增加。如果植株持续在长日照下,其叶中GA<sub>1</sub>和GA<sub>4</sub>的含量可增加5~20倍,茎尖中也增加10多倍(King等2001)。拟南芥是一种兼性长日照植物(facultative long-day plant),即在长日照下比短日照下开花更早,在花启动前(播种后35~42 d),茎尖中GA<sub>4</sub>含量迅速增加;播种后56 d达到最高水平,与花启动前相比,茎尖中GA<sub>4</sub>含量增加100倍。而在花启动过程中GA<sub>1</sub>和GA<sub>5</sub>均处于较低水平,检测不到GA<sub>3</sub>,这说明GA<sub>4</sub>在拟南芥花分化发育过程中起关键作用(Eriksson等2006)。白芥是一种长日照植物,长日照处理后,其顶芽中GA<sub>1</sub>和GA<sub>4</sub>的含量无变化,检测不到GA<sub>3</sub>、GA<sub>5</sub>和GA<sub>6</sub>(Corbesier等2004)。从这些结果可以看出,不同植物在花芽分化过程中的GA种类和含量有很大差异,这也许是由于不同植物对GA反应不同的原因之一。

#### 4 结束语

GA在花发育中作用的研究主要以长日照植物为材料,有一定的局限性,因此如何寻找更多不同类型和具有代表性的植物应是以以后应该做的工作。大岩桐是一种日中性植物,Pang等(2006)报道大岩桐花被的切块在含有GA的培养基上培养,其再生花芽频率很高,显示大岩桐有可能是一种研究GA在日中性植物花发育中作用的良好材料。

从现有GA在花发育过程中的作用来看,除了赤霉素合成和信号转导、感知的分子机理以外,赤霉素去活性化的机制和生理意义以及赤霉素活性变化的组织细胞定位也逐渐得到人们的关注。外源赤霉素与成花关系的报道颇多,仍尚未形成统一认识。这除了需要深入研究去活性化和对信号感知以外,探讨赤霉素与其他激素之间的关系也很重要。

#### 参考文献

- Achard P, Herr A, Baulcombe DC, Harberd NP (2004). Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development*, 131: 3357-3365

- Ben-Nissan G, Lee JY, Borohov A, Weiss D (2004). GIP, a *Petunia hybrida* GA-induced cysteine-rich protein: a possible role in shoot elongation and transition to flowering. *Plant J*, 37: 229~238
- Ben-Nissan G, Weiss D (1996). The petunia homologue of tomato *gast1*: transcript accumulation coincides with gibberellin-induced corolla cell elongation. *Plant Mol Biol*, 32: 1067~1074
- Blázquez MA, Green R, Nilsson O, Sussman MR, Weigel D (1998). Gibberellins promote flowering of *Arabidopsis* by activating the *LEAFY* promoter. *Plant Cell*, 10: 791~800
- Blázquez MA, Soowal LN, Lee I, Weigel D (1997). *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis*. *Development*, 124: 3835~3844
- Blázquez MA, Weigel D (2000). Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature*, 404: 889~892
- Bonhomme F, Kurz B, Melzer S, Bernier G, Jacquard 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, Gleibner 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
- Boss PK, Bastow RM, Mylne JS, Dean C (2004). Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting, and resetting. *Plant Cell*, 16: S18~S31
- Boss PK, Thomas MR (2002). Association of dwarfism and floral induction with a grape 'green revolution' mutation. *Nature*, 416: 847~850
- Chailakhyan MKH (1937). Concerning the hormonal nature of plant development processes. *Dokl Akad Nauk SSSR*, 16: 227~230
- Chandler JW, Melzer S (2004). An  $\alpha$ -crystallin gene, *ACD31.2* from *Arabidopsis* is negatively regulated by *FPF1* overexpression, floral induction, gibberellins, and long days. *J Exp Bot*, 55: 1433~1435
- Cheng H, Qin L, Lee S, Fu X, Richards DE, Cao D, Luo D, Harberd NP, Peng J (2003). Gibberellin regulates *Arabidopsis* floral development via suppression of DELLA protein function. *Development*, 131: 1055~1064
- Coles JP, Phillips AL, Croker SJ, Garcia-Lepe R, Lewis MJ, Hedden P (1999). Modification of gibberellin production and plant development in *Arabidopsis* by sense and antisense expression of gibberellin 20-oxidase genes. *Plant J*, 17: 547~556
- Corbesier L, Kustermans G, Périlleux C, Melzer S, Moritz T, Havelange A, Bernier G (2004). Gibberellins and the floral transition in *Sinapis alba*. *Physiol Plant*, 122: 152~158
- De Grauwe L, Chaerle L, Dugardeyn J, Decat J, Rieu I, Vriezen WH, Moritz T, Beebster GTS, Phillips AL, Harberd NP et al (2008). Reduced gibberellin response affects ethylene biosynthesis and responsiveness in the *Arabidopsis gai eto 2-1* double mutant. *New Phytol*, 177: 128~141
- Dijkstra C, Adams E, Bhattacharya A, Page AF, Anthony P, Kourmpati S, Power JB, Lowe KC, Thomas SG, Hedden P et al (2008). Over-expression of a gibberellin 2-oxidase gene from *Phaseolus coccineus* L. enhances gibberellin inactivation and induces dwarfism in *Solanum* species. *Plant Cell Rep*, 27: 463~470
- Dill A, Sun TP (2001). Synergistic derepression of gibberellin signaling by removing RGA and GAI function in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 159: 777~785
- Endrizzi K, Moussian B, Haecker A, Levin JZ, Laux T (1996). The *SHOOT MERISTEMLESS* gene is required for maintenance of undifferentiated cells in *Arabidopsis* shoot and floral meristems and acts at a different regulatory level than the meristem genes *WUSCHEL* and *ZWILLE*. *Plant J*, 10: 967~979
- Eriksson S, Böhlenius H, Moritz T, Nilsson O (2006). GA4 is the active gibberellin in the regulation of *LEAFY* transcription and *Arabidopsis* floral initiation. *Plant Cell*, 18: 2172~2181
- Fan LM, Feng XY, Wang Y, Deng XW (2007). Gibberellin signal transduction in rice. *J Integrat Plant Biol*, 49: 731~741
- Fridborg I, Kuusk S, Moritz T, Sundberg E (1999). The *Arabidopsis* dwarf mutant *shi* exhibits reduced gibberellin responses conferred by overexpression of a new putative zinc finger protein. *Plant Cell*, 11: 1019~1031
- Fridborg I, Kuusk S, Robertson M, Sundberg E (2001). The *Arabidopsis* protein *SHI* represses gibberellin responses in *Arabidopsis* and barley. *Plant Physiol*, 127: 937~948
- Gocal GFW, Poole AT, Gubler F, Watts RJ, Blundell C, King RW (1999). Long-day up-regulation of a *GAMYB* gene during *Lolium temulentum* inflorescence formation. *Plant Physiol*, 119: 1271~1278
- Gocal GFW, Sheldon CC, Gubler F, Moritz T, Bagnall DJ, MacMillan CP, Li SF, Parish RW, Dennis ES, Weigel D et al (2001). *GAMYB-like* genes, flowering, and gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 127: 1682~1693
- Greenboim-Wainberg Y, Maymon I, Borochoy R, Alvarez J, Olszewski N, Ori N, Eshed Y, Weiss D (2005). Cross talk between gibberellin and cytokinin: the *Arabidopsis* GA response inhibitor *SPINDLY* plays a positive role in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 17: 92~102
- Hartweck LM, Genger RK, Grey WM, Olszewski NE (2006). *SECRET AGENT* and *SPINDLY* have overlapping roles in the development of *Arabidopsis thaliana* L. Heyn. *J Exp Bot*, 57: 865~875
- Hay A, Craft J, Tsiantis M (2004). Plant hormones and homeoboxes: bridging the gap? *Bioessays*, 26: 395~404
- Hay A, Kaur H, Phillips A, Hedden P, Hake S, Tsiantis M (2002). The gibberellin pathway mediates *KNOTTED1*-type homeobox function in plants with different body plans. *Curr Biol*, 12: 1557~1565
- Hedden P, Phillips AL, Rojas MC, Carrera E, Tudzynski B (2002). Gibberellin biosynthesis in plants and fungi: a case of convergent evolution? *J Plant Growth Regul*, 20: 319~331
- Helliwell CA, Sheldon CC, Olive MR, Walker AR, Zeevaert JAD, Peacock WJ, Dennis ES (1998). Cloning of the *Arabidopsis ent-kaurene oxidase* gene *GA3*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 9019~9024
- Herzog M, Dorne AM, Grellet F (1995). *GASA*, a gibberellin-regulated gene family from *Arabidopsis thaliana* related to

- the tomato *GAST1* gene. *Plant Mol Biol*, 27: 743~752
- Hu J, Mitchum MG, Barnaby N, Ayele BT, Ogawa M, Nam E, Lai W-C, Hanada A, Alonso JM, Ecker JR et al (2008). Potential sites of bioactive gibberellin production during reproductive growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20: 320~336
- Huang S, Raman AS, Ream JE, Fujiwara H, Cerny RE, Brown SM (1998). Overexpression of 20-oxidase confers a gibberellin-overproduction phenotype in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 118: 773~781
- Itoh H, Tanaka-Ueguchi M, Kawaide H, Chen X, Kamiya Y, Matsuoka M (1999). The gene encoding tobacco gibberellin 3 $\beta$ -hydroxylase is expressed at the site of GA action during stem elongation and flower organ development. *Plant J*, 20: 15~24
- Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Sentoku N, Kitano H, Matsuoka M, Kobayashi M (2001). Cloning and functional analysis of two gibberellin 3 $\beta$ -hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 8909~8914
- Jacobsen SE, Binkowski KA, Olszewski NE (1996). *SPINDLY*, a tetratricopeptide repeat protein involved in gibberellin signal transduction in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 9292~9296
- Jacobsen SE, Olszewski NE (1991). Characterization of the arrest in anther development associated with gibberellin deficiency of the *gib-1* mutant of tomato. *Plant Physiol*, 97: 409~414
- Jacobsen SE, Olszewski NE (1993). Mutations at the *SPINDLY* locus of *Arabidopsis* alter gibberellin signal transduction. *Plant Cell*, 5: 887~896
- Kania T, Russenberger D, Peng S, Apel K, Melzer S (1997). *FPF1* promotes flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 9: 1327~1338
- King RW, Evans LT, Mander LN, Moritz T, Pharis RP, Twitchin B (2003). Synthesis of gibberellin GA<sub>6</sub> and its role in flowering of *Lolium temulentum*. *Phytochemistry*, 62: 77~82
- King RW, Mander LN, Asp T, MacMillan CP, Blundell CA, Evans LT (2008). Selective deactivation of gibberellins below the shoot apex is critical to flowering but not to stem elongation of *Lolium*. *Mol Plant*, 1: 295~307
- King RW, Moritz T, Evans LT, Junttila O, Herlt AJ (2001). Long-day induction of flowering in *Lolium temulentum* involves sequential increases in specific gibberellins at the shoot apex. *Plant Physiol*, 127: 624~632
- King RW, Moritz T, Evans LT, Martin J, Andersen CH, Blundell C, Kardailsky I, Chandler PM (2006). Regulation of flowering in the long-day grass *Lolium temulentum* by gibberellins and the *FLOWERING LOCUS T* gene. *Plant Physiol*, 141: 498~507
- Kotilainen M, Helariutta Y, Mehto M, Pöllänen E, Albert VA, Elomaa P, Teeri TH (1999). *GEG* participates in the regulation of cell and organ shape during corolla and carpel development in *Gerbera hybrida*. *Plant Cell*, 11: 1093~1104
- Kusaba S, Fukumoto M, Honda C, Yamaguchi I, Sakamoto T, Kano-Murakami Y (1998). Decreased GA<sub>1</sub> content caused by the overexpression of *OSH1* is accompanied by suppression of GA 20-oxidase gene expression. *Plant Physiol*, 117: 1179~1184
- Lohmann JU, Hong RL, Hobe M, Busch MA, Parcy F, Simon R, Weigel D (2001). A molecular link between stem cell regulation and floral patterning in *Arabidopsis*. *Cell*, 105: 793~803
- MacMillan CP, Blundell CA, King RW (2005). Flowering of the grass *Lolium perenne*. Effects of vernalization and long days on gibberellin biosynthesis and signaling. *Plant Physiol*, 138: 1794~1806
- Melzer S, Kampmann G, Chandler J, Apel K (1999). *FPF1* modulates competence to flowering in *Arabidopsis*. *Plant J*, 18: 395~405
- Menzel G, Apel K, Melzer S (1996). Identification of two MADS box genes that are expressed in the apical meristem of the long-day plant *Sinapis alba* in transition to flowering. *Plant J*, 9: 399~408
- Moon J, Suh SS, Lee H, Choi KR, Hong CB, Peak NC, Kim SG, Lee I (2003). The *SOC1* MADS-box gene integrates vernalization and gibberellin signals for flowering in *Arabidopsis*. *Plant J*, 35: 613~623
- Navarro L, Bari R, Achart P, Lisón P, Nemri A, Harberd NP, Jones JOG (2008). *DELLA* control plant immune responses by modeling the balance of jasmonic acid and salicylic acid signaling. *Curr Biol*, 18: 650~655
- Okamuro JK, Szeto W, Lotys-Prass C, Jofuku KD (1997). Photo and hormonal control of meristem identity in the *Arabidopsis* flower mutants *apetala2* and *apetala1*. *Plant Cell*, 9: 37~47
- Pang JL, Wang LL, Hu JQ, Xiang TH, Liang HM (2006). Synergistic promotion of gibberellin and cytokinin on direct regeneration of floral buds from in vitro cultures of sepal segments in *sinningia speciosa* Hiern. *In vitro Cell Dev Biol Plant*, 42: 450~454
- Pautot V, Dockx J, Hamant O, Kronenberger J, Grandjean O, Jublot D, Traas J (2001). *KNAT2*: evidence for a link between knotted-like genes and carpel development. *Plant Cell*, 13: 1719~1734
- Pharis RP, King RW (1985). Gibberellins and reproductive development in seed plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 36: 517~568
- Phillips AL, Ward DA, Uknes S, Nigel EJ, Appleford, Lange T, Huttly AK, Caskin P, Craebe JE, Hedden P (1995). Isolation and expression of three gibberellin 20-oxidase cDNA clones from *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 108: 1049~1057
- Reber M, Kaneta T, Kawaide H, Yamaguchi S, Yang YY, Imai R, Sekimoto H, Kamiya Y (1999). Regulation of gibberellin biosynthesis genes during flower and early fruit development of tomato. *Plant J*, 17: 241~250
- Rieu I, Ruiz-Rivero O, Fernandez-Garcia N, Griffiths J, Powers SJ, Gong F, Linhartova T, Eriksson S, Nilsson O, Thomas SG et al (2008). The gibberellin biosynthetic genes *AtGA20ox1* and *AtGA20ox2* act, partially redundantly, to promote growth and development throughout the *Arabidopsis* life cycle. *Plant J*, 53: 488~504
- Sakamoto T, Kamiya N, Ueguchi-Tanaka M, Iwahori S, Matsuoka M (2001). *KNOX* homeodomain protein directly suppresses the expression of a gibberellin biosynthetic gene in the to-



- bacco shoot apical meristem. *Genes Dev*, 15: 581~590
- Sakamoto T, Kobayashi M, Itoh H, Tagiri A, Kayano T, Tanaka H, Iwahori S, Matsuoka MO (2001). Expression of a gibberellin 2-oxidase gene around the shoot apex is related to phase transition in rice. *Plant Physiol*, 125: 1508~1516
- Sakamoto T, Sakakibara H, Kojima M, Yamamoto Y, Nagasaki H, Inukai Y, Sato Y, Matsuoka N (2006). Ectopic expression of *KNOTTED1*-like homeobox protein induces expression of cytokinin biosynthesis genes in rice. *Plant Physiol*, 142: 54~62
- Schwechheimer C (2008). Understanding gibberellic acid signaling—are we there yet? *Curr Opin Plant Biol*, 11: 9~16
- Scofield S, Dewitte W, Murray JAH (2007). The *KNOX* gene *SHOOT MERISTEMLESS* is required for the development of reproductive meristematic tissue in *Arabidopsis*. *Plant J*, 50: 767~781
- Shani E, Yanai O, Ori N (2006). The role of hormones in shoot apical meristem function. *Curr Opin Plant Biol*, 9: 484~489
- Shimada A, Uegechi-Tanaka M, Sakamoto T, Fujioka S, Takatsuto S, Yoshida S, Sazuka T, Ashikari M, Matsuoka M (2006). The rice *SPINDLY* gene functions as a negative regulator of gibberellin signaling by controlling the suppressive function of the DELLA protein, SLR1, and modulating brassinosteroid synthesis. *Plant J*, 48: 390~402
- Silverstone AL, Chang CW, Krol E, Sun TP (1997). Developmental regulation of the gibberellin biosynthetic gene *GAI* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 12: 9~19
- Silverstone AL, Tseng TS, Swain SM, Dill A, Jeong SY, Olszewski NE, Sun TP (2007). Functional analysis of *SPINDLY* in gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143: 987~1000
- Simpson GG, Dean C (2002). *Arabidopsis*, the rosetta stone of flowering time? *Science*, 296: 285~289
- Sun TP, Goodman HM, Ausube FM (1992). Cloning the *Arabidopsis GAI* locus by genomic subtraction. *Plant Cell*, 4: 119~128
- Suzuki Y, Mizuno T, Urakami E, Yamaguchi I, Asami T (2008). Immuno modulation of bioactive gibberellin confers gibberellin-deficient phenotypes in plants. *Plant Biotechnol J*, 6: 355~367
- Swain SM, Tseng TS, Olszewski NE (2001). Altered expression of *SPINDLY* affects gibberellin response and plant development. *Plant Physiol*, 126: 1174~1185
- Swain SM, Tseng TS, Thornton TM, Gopalraj M, Olszewski NE (2002). *SPINDLY* is a nuclear-localized repressor of gibberellin signal transduction expressed throughout the plant. *Plant Physiol*, 129: 605~615
- Tanaka-Ueguchi M, Itoh H, Oyama N, Koshioka M, Matsuoka M (1998). Over-expression of a tobacco homeobox gene, *NTH15*, decreases the expression of a gibberellin biosynthetic gene encoding GA 20-oxidase. *Plant J*, 15: 391~400
- Topp SH, Rasmussen SK, Sander L (2008). Alcohol induced silencing of gibberellin 20-oxidases in *Kalanchoe blossfeldiana*. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 93: 241~248
- Tseng TS, Salome PA, McClung CR, Olszewski NE (2004). *SPINDLY* and *GIGANTEA* interact and act in *Arabidopsis thaliana* pathways involved in light responses, flowering, and rhythms in cotyledon movements. *Plant Cell*, 16: 1550~1563
- Tseng TS, Swain SM, Olszewski N (2001). Ectopic expression of the tetratricopeptide repeat domain of *SPINDLY* causes defects in gibberellin response. *Plant Physiol*, 126: 1250~1258
- Turck F, Fornara F, Coupland G (2008). Regulation and identity of florigen: *FLOWERING LOCUS T* moves center stage. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 573~594
- Tyler L, Thomas SG, Hu J, Dill A, Alonso JM, Ecker JR, Sun TP (2004). DELLA proteins and gibberellin-regulated seed germination and floral development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 135: 1008~1019
- Wang D, Xu YJ, Li Q, Hao X, Cui KM, Sun FZ, Zhu YX (2003). Transgenic expression of a putative calcium transporter affects the time of *Arabidopsis* flowering. *Plant J*, 33: 285~292
- Weston DE, Elliott RC, Lester DR, Ramean C, Reid JB, Murfet LC, Ross JJ (2008). The pea DELLA proteins LA and CRY are important regulators of gibberellin synthesis and root growth. *Plant Physiol*, 147: 199~205
- Wilson RN, Heckman JW, Somerville CR (1992). Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis thaliana* under short days. *Plant Physiol*, 100: 403~408
- Xu YY, Wang XM, Li J, Li JH, Wu JS, Walker JC, Xu ZH, Chong K (2005). Activation of the *WUS* gene induces ectopic initiation of floral meristems on mature stem surface in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 57: 773~784
- 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 TP, Kawaide H, Kamiya Y (1998). The *GA2* locus of *Arabidopsis thaliana* encodes ent-kaurene synthase of gibberellin biosynthesis. *Plant Physiol*, 116: 1271~1278
- Yu H, Ito T, Zhao Y, Peng J, Kumar P, Meyerowitz EM (2004). Floral homeotic genes are targets of gibberellin signaling in flower development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 7827~7832
- Yu H, Yang SH, Goh CJ (2000). *DOH1*, a class 1 *knox* gene, is required for maintenance of the basic plant architecture and floral transition in orchid. *Plant Cell*, 12: 2143~2159