

专题介绍 Special Topics

GA 信号转导

许传俊^{1,2} 李玲^{1,*}¹华南师范大学生命科学学院, 广东省植物发育重点实验室, 广州510631; ²福建省亚热带植物研究所, 福建厦门361006

Gibberellin Signal Transduction

XU Chuan-Jun^{1,2}, LI Ling^{1,*}¹College of Life Science, Guangdong Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; ²Fujian Institute of Subtropical Botany, Xiamen, Fujian 316006, China**提要** 文章概述了赤霉素(GA)调节植物生长和发育的信号转导研究进展。**关键词** 赤霉素; 信号转导; DELLA 蛋白; SCF E3 复合体

赤霉素(gibberellin, GA)属于一种四环双萜类植物激素,参与植物生长和发育的所有过程,包括种子萌发,下胚轴伸长,根、茎、叶和果实的生长,花的诱导,花和种子发育,开花,发育阶段转换等(Hartweck和Olszewski 2006; Fleet和Sun 2005)。植物接受GA信号,影响基因的表达从而控制植物的发育。迄今,在高等植物中鉴定和筛选GA信号途径上游的一些组分,以及调节GA反应基因的作用因子方面已经取得显著的成就。最近,水稻中GA信号转导途径的研究又取得了突破性进展,Ueguchi-Tanaka等(2005)鉴定出的1个GA受体,对进一步揭示GA的信号传导途径和了解植物激素如何调控植物发育将是一个推动。本文就近年在GA信号途径中的调节因子、GA的信号转导及GA与其他植物激素间相互作用的研究进展作介绍。

1 GA 信号途径的正、负调节因子

GA 响应突变体分2类:一类是GA反应组成型突变体,植株细长浅绿,相似于过量GA处理下野生型植株表型;另一类与GA信号转导途径损坏有关,表型与GA合成突变体相似,植株矮化,叶色墨绿,叶子紧凑,有些育性降低,在GA处理后不能恢复其野生型的表型。通过GA响应突变体的筛选和研究,已鉴定出许多GA信号途径正负调控因子(表1)。

1.1 GA信号途径的正调节因子 D1 (dwarf1)水稻基因编码G蛋白 α 亚基。D1突变体半矮化,叶

片浓绿,dl/slr1双突变体呈现slr1突变体的表型,表明SLR1 (slender rice1)在D1下游起作用。D1在GA信号中起正调节作用(Gomi和Mastuoka 2003; Ashikari等1999),但是dl突变体呈半矮化表型,且没有完全失去GA信号反应,这表明可能有不经过G蛋白的GA信号转导途径存在(Ueguchi-Tanaka等2000)。

SLY1/SNE/GID2为拟南芥SLY1 (sleepy1)和水稻GID2 (GA-insensitive dwarf2)基因编码高度同源的F-box蛋白(McGinnis等2003; Sasaki等2003),可能是泛素E3连接酶SCF (SKp、cdc53/cullin、F-box)复合体的一个亚基。sly1和gid2功能失活的突变体都表现出对GA不敏感的矮化表型,sly1-10和gid2突变体内RGA (repressor of gal-3)、GAI (GA-insensitive)和SLR1积累增加(McGinnis等2003; Sasaki等2003),且GA处理不能降低这2个突变体内RGA、GAI和SLR1蛋白水平。功能获得的sly1-d (gar2-1)突变体通过增加F-box蛋白与DELLA的亲合性降低DELLA蛋白水平(Fu等2004; Di11等2004),而且SLY直接与DELLA蛋白RGA和GAI作用(Di11等2004)。拟南芥SNE (SNNEZY)编码与SLY1高度同源的F-box蛋白,在

收稿 2006-03-13 修定 2006-07-24

资助 广东省科技计划(2005B20901019)和广东省自然科学基金(05300272)。

*通讯作者(E-mail: lilingscnu.edu.cn, Tel: 020-85211378)。

表1 GA 响应突变体和 GA 信号转导中的正负调节因子

GA 响应突变体	表型	在GA信号转导中的作用	蛋白	植物	参考文献
<i>d1</i>	GA 不敏感, 矮化	正调节因子	G 蛋白 α 亚基	水稻	Ashikari等1999
<i>sly1-10</i>	GA 不敏感, 矮化	正调节因子	F-box 蛋白	拟南芥	McGinnis 等 2003
<i>gid2-1</i>	GA 不敏感, 矮化	正调节因子	F-box 蛋白	水稻	Sasaki 等2003
<i>phor1</i>	GA 不敏感, 矮化	正调节因子	U-box 蛋白	马铃薯	Amdaor 等 2001
<i>pk1</i>	减少 GA 反应, 矮化	正调节因子	CHD3 染色体重组因子	拟南芥	Ogas 等 1999
<i>gai-1</i>	GA 不敏感, 矮化	负调节因子	DELLA 蛋白	拟南芥	Peng 等 1997
<i>Rga-Δ17</i>	GA 依赖	负调节因子	DELLA 蛋白	拟南芥	Dill 等2001
<i>slr1</i>	GA 不敏感, 纤细	负调节因子	DELLA 蛋白	水稻	Ikeda 等 2002
<i>sln1</i>	GA 不敏感, 纤细	负调节因子	DELLA 蛋白	大麦	Chandler 等 2002
<i>VvGAI</i>	GA 不敏感, 矮化	负调节因子	DELLA 蛋白	葡萄	Boss 和 Thomas 2002
<i>Rht</i>	GA 不敏感, 矮化	负调节因子	DELLA 蛋白	小麦	Peng 等 1999
<i>d8</i>	GA 不敏感, 矮化	负调节因子	DELLA 蛋白	玉米	Peng 等 1999
<i>Brrgal-d</i>	GA 不敏感, 矮化	负调节因子	DELLA 蛋白	白菜	Muangprom 等 2005
<i>shi</i>	GA 不敏感, 矮化	负调节因子	锌指蛋白	拟南芥	Fridborg等1999
<i>Hrt</i>	GA 不依赖	负调节因子	锌指蛋白	大麦	Raventos 等 1998
<i>spy</i>	GA 不敏感, 纤细	负调节因子	OGT 蛋白	拟南芥	Jacobsen 等 1996
<i>gid1</i>	GA 不敏感, 矮化	GA 受体	HSL 蛋白(未确定)	水稻	Ueguchi-Tanaka 等 2005

sly1-10 突变体中, *SNE* 过表达可以降低 RGA 的积累, 说明它与 GA 信号有关, 在没有 *SLY1* 转录时, *SNE* 基因可以替代 *SLY1* 在 GA 信号中的作用 (Strader 等 2004)。

PHOR1 (*photoperiod-responsive*) 是从马铃薯中克隆到的基因, 其转录水平在短日照条件下增加, 使用反义的 *PHOR1* 可抑制马铃薯中 *PHOR1* 表达, 从而降低对 GA 的反应, *PHOR1* 过表达则表现为下胚轴伸长以及 GA 反应提高, 说明 *PHOR1* 在 GA 信号中起正调节作用 (Amador 等 2001)。*PHOR1*-GFP 融合蛋白出现在细胞核中, 推测出的 *PHOR1* 蛋白 N 端有一个 U-box 区 (与 *UFD2* 同源), 可能是泛素 E3 连接酶的组分, 在 GA 诱导的 DELLA 蛋白降解中起作用 (Monte 等 2003; Gomi 和 Matsuoka 2003)。

1.2 GA 信号途径的负调控因子 功能失活的 GA 负调控因子突变体表现隐性纤细表型, 而功能获得的突变体则表现为半显性矮化表型 (表 1) (Gomi 和 Matsuoka 2003)。根据 GA 负调控因子可分 2 类: 一类不与 DNA 结合, 如拟南芥 *SPY* 蛋白、DELLA 蛋白家族; 另一类为与启动子序列结合, 如拟南芥锌指蛋白 *SHI*、大麦与 GA 响应元件 *GARE* 结合的锌指蛋白 *HRT*、水稻 *WRKY71* 蛋白 (Zhang 等 2004)。

SPY (*spindly*) 是第 1 个发现的 GA 信号负调控

因子, *spy* 为组成型不敏感型突变体, 隐性突变能部分恢复 *gai-3* 的所有表型, 表明 *SPY* 抑制 GA 信号转导的早期步骤。与 *SPY* 同源的大麦 *HvSPY* 可抑制 GA 诱导的 α -淀粉酶基因的表达 (Robertson 2004)。*SPY* 序列与动物的氧连 N-乙酰葡萄糖胺转移酶 (O-lined GlcNAC transferase, OGT) 高度相似 (Jacobsen 等 1996), OGT 酶的作用位点为富含 Ser/Thr 区, 通过 O-键将 UDP-GlcNAc 的 GlcNAc 转移到目标蛋白的 Ser/Thr 残基上。由于 RGA 和 GAI 蛋白所含 S/T 区是 OGT 的作用位点, 所以 *SPY* 可能通过激活 RGA 和 GAI 抑制 GA 信号途径的转导, 目前, 在大麦糊粉层中已经鉴定出 2 个与 *SPY* 作用的下游因子: *HSINAC* 和 *HSImyb*, 分别属于 NAC 和 *myb* 2 个基因家族, 是 *HvSPY* 下游转录因子, 通过激活其他负调节因子负调控 GA 诱导的反应 (Robertson 2004)。

DELLA 蛋白是 GA 信号途径的一类抑制子 (表 1), 如拟南芥 *GAI*/*RGA*/*RGL*、水稻 *SLR1*、大麦 *SLN1*、玉米 *D8*、小麦 *RHT*、白菜 *BrRGA* 以及葡萄 (*VvGAI*), 在高等植物中高度保守, 属于 GRAS 蛋白家族 (Dill 等 2004)。C 端十分保守, 在 N 端有 2 个高度保守区域, 称为 DELLA 和 *VHYNP* (图 1)。序列分析表明, DELLA 蛋白可能是转录调节因子, 含有磷酸化或糖基化位点的多聚 Ser/Thr 基序、调节蛋白与蛋白相互作用的亮氨酸重

复区(LHR)、核定向信号(NLS)和SH2磷酸酪氨酸结合区。有研究发现, DELLA的融合蛋白出现在细胞核;但在DELLA蛋白上没有鉴定出明显的核DNA结合区,它们可能通过与结合到DNA上的转录因子作用起共同激活或抑制作用(Sun和Gubler 2004)。



图1 DELLA蛋白的结构示意(Sun和Gubler 2004)

2 GA信号转导

2.1 GA信号受体 大量的研究认为,膜上存在GA受体。Hooley等(1991)用固定在葡聚糖颗粒上的GA培养燕麦的糊粉层细胞原生质体和完整的细胞,证实膜上存在接受GA信号的受体,但此受体一直没有分离鉴定出来。近年来,GA受体的研究取得重大突破,Ueguchi-Tanaka等(2005)发现,水稻的GA不敏感矮化突变体*gid1*编码可溶性GA受体。*gid1*突变体完全没有GA反应,经GA处理的糊粉层细胞,不能诱导 α -淀粉酶表达,对第2节叶节的伸长没有促进作用,而且此突变体内大量积累有生理活性的GA。研究表明,*GID1*基因编码类似HSL蛋白,*GID*和*GID*类似蛋白虽然都缺少HSL蛋白催化必需的His残基,但都含有HSL蛋白催化位点所需的Asp和Ser残基,推测这是GA结合的位点。*GID1*对具生理活性的GA亲和性高,而发生突变的*GID1*不能与GA结合,说明*GID1*与GA结合是GA反应所必需的。*gid1*突变体积累SLR1,表明*GID1*位于SLR1上游,分析发现*GID1*直接与SLR1作用,并且依赖于GA,可能是*GID1*将GA信号传递给SLR1,导致SLR1被降解。由于糊粉层细胞对显微注射进细胞内的GA没有反应,所以推测GA与*GID1*在质膜外结合,然后将GA信号传递到胞内;而且*GID1*融合蛋白在细胞核内出现,也有些信号出现在胞质中,猜测*GID1*有可能与质膜相连,但目前尚未发现*GID1*有跨膜区域,因此需进一步研究*GID1*接受GA的位点、*GID1*的定位以及功能(Hartweck和Olszewski 2006)。

2.2 GA诱导DELLA蛋白的降解 GA通过泛素/蛋白酶途径诱导DELLA蛋白降解,解除DELLA蛋白对下游因子的抑制(Gomi和Matsuoka 2003; Itoh等2002; Gubler等2002; Fleet和Sun 2005)。有研究表明,DELLA蛋白N端的DELLA和VHYNP区对GA诱导的蛋白降解是必需的,DELLA区缺失或发生点突变导致突变的蛋白对GA诱导的降解不敏感(Gubler等2002; Itoh等2002; Dill等2001)。拟南芥功能获得的*gai-1*突变体编码的GAI蛋白在DELLA区缺少17个氨基酸(Peng等1997),表现出对GA不敏感的矮化表型。DELLA区缺失的小麦矮化突变体*rht*、DELLA区内发生1个氨基酸突变的大麦*sln1*和葡萄*Vvgai*突变体都出现对GA不敏感的矮化表型(Boss和Thomas 2002; Chandler等2002; Peng等1997)。水稻中有2个类似SLR1蛋白——SLRL1和SLRL2,其N端缺少DELLA区;将SLRL1转入*slr1*突变体可以改变这个突变体的纤细表型,而导致其株高降低;过量表达则导致矮化表型。缺少DELLA区的SLRL1不为GA诱导而降解(Itoh等2005a)。但经GA处理后的RGL1或GAI依然保持稳定,说明GA可能是通过不同的机制调节DELLA蛋白降解(Dill等2004)。

所有的GRAS家族成员中都有一个保守GRAS区。研究发现,在DELLA蛋白GRAS区发生突变的突变体大多数都是功能失活的突变体,植株纤细,说明C端对DELLA蛋白发挥抑制功能是十分重要的(Peng等1997; Itoh等2002; Gubler等2002; Dill等2004)。拟南芥*rga-1*突变体和大麦*slnlc*突变体的DELLA蛋白C端分别缺失67和18个氨基酸后都对GA诱导的降解不敏感,说明它们失去了与GA作用区域(Dill等2004; Gubler等2002)。Muangprom等(2005)发现功能获得的白菜*Brrga1-d*突变体呈现对GA不敏感的矮化表型,BrRGA蛋白在C端GRAS区有一个保守的Q突变,酵母双杂交分析表明此种突变的BrRGA蛋白不能与SLY1作用,以致对GA诱导的降解不敏感。因此认为,GRAS区对F-box蛋白降解DELLA是必需的。业已证实,SLY1直接与DELLA蛋白RGA和GAI的C端GRAS区作用,导致DELLA蛋白被泛素/26S蛋白酶体降解。SLY1的作用不依赖N端DELLA区,但N端对GA信号的接受是必需

的, 可能是N端在接受GA信号后DELLA蛋白构型发生变化, 使其为SCF^{SLY1}E3复合体识别而降解(Di11等2004)。

拟南芥和水稻的F-box蛋白SLY1/SNE/GID2通过调节GA反应组分的稳定性而调节GA反应。在动物和酵母中, 目标蛋白的磷酸化是重要的修饰方式, 它可启动降解过程。有实验证实, N端DELLA/VHYNP和多聚的S/T区的Ser残基是降解DELLA蛋白进行磷酸化的位点(Itoh等2005a)。Hussain等(2005)也证实, RGL2蛋白磷酸化位点是在保守的Ser/Thr残基上。研究表明, 在GA反应中, DELLA蛋白磷酸化可导致DELLA蛋白的降解, SLY1与GAI的作用强弱取决于GAI的磷酸化(Fu等2004)。GA可提高水稻*gid2*突变体内磷酸化形式的SLR1积累(Sasaki等2003), 而磷酸化的SLR1与GID2在体外可以特异结合(Gomi等2004), 说明磷酸化对降解是必需的。但也有研究表明, SLR1降解并不依赖于它自身的磷酸化(Itoh等2005b)。这些表明, 磷酸化在DELLA蛋白降解中的作用还待进一步研究, 可能还存在另一种降解机制。

2.3 GA的信号转导模式 GA受体的发现对深入了解GA的信号途径具有重要意义。在水稻、拟南芥和大麦中, GA信号均导致DELLA降解, DELLA蛋白通过作用于SCF复合体的F-box蛋白而与泛素结合, 随后经泛素/26S蛋白酶体途径降解, 解除其对下游GA响应基因的抑制。水稻和拟南芥的F-box蛋白GID2/SLY1/SNE均参与这个过程(Fleet和Sun 2005; Hartweck和Okzewski 2006)。在水稻GA信号途径中(图2), GA与质膜

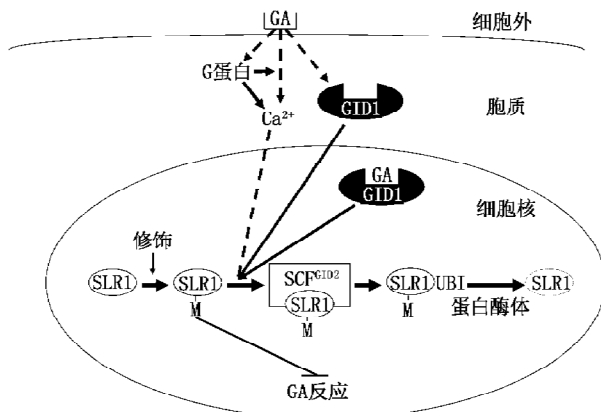


图2 水稻GA信号转导模式(Hartweck等2006)

外受体结合, 通过G蛋白或Ca²⁺以及GID1将信号传到胞内, SLR1即与SCF^{GID2}复合体作用, 从而为泛素/26S蛋白酶体途径降解, 解除DELLA蛋白的抑制作用, 进而调节植物的生长发育。马铃薯的U-box蛋白PHOR1也可能通过泛素/E3连接酶参与DELLA蛋白的降解。拟南芥SPY则通过激活DELLA蛋白参与GA的信号调节植物的发育(Fleet和Sun 2005)。

3 GA与其他激素信号途径的相互作用

ABA抑制一些GA诱导的反应, 如ABA正调节的蛋白激酶PKABA过表达可抑制GA调节的*GAMYB*和 α -淀粉酶基因的表达(Zentalla等2002; Gómez-Cadenas等2001)。GA也调节ABA的代谢和信号转导(Ikeda等2002), 拟南芥*spy1-3*突变体在种子萌发时对ABA不敏感(Steber等1998)。GA负调控因子HvSPY在ABA信号中起正调节作用, 其作用不依赖于ABA途径(Robertson 2003)。

Swain等(2001)发现, SPY可能在多种植物激素信号途径中起作用, 因为他们发现有些突变体显示出了一些GA处理时所没有的表型。Greenboin-Wainberg等(2005)在拟南芥中发现SPY在细胞分裂素的信号转导中起正调节作用, 用多种激素处理野生型拟南芥和其*spy*突变体后, *spy*突变体中细胞分裂素所诱导的反应被抑制。

GA可能影响生长素合成和运输, 也影响乙烯合成和反应(Ogawa等2003)。此外, 生长素和乙烯也影响DELLA蛋白稳定性, 而且在胁迫下ABA和乙烯的信号都通过DELLA蛋白起作用(Achard等2006), DELLA蛋白可能参与多种激素的信号途径(Hartweck和Olszewski 2006)。Steffens等(2006)发现, GA促进的根形成和生长速度都依赖乙烯的信号, 且此过程受ABA抑制, ABA还可抑制根形成过程中的乙烯和GA所促进的表皮细胞程序性死亡过程。泛素/26S蛋白降解途径参与生长素、GA和乙烯等信号途径的蛋白降解, 且发现F-box蛋白TIR1是生长素受体(Keinski和Leyser 2005; Dharmasiri等2005), 而SCF E3复合体在生长素、GA和乙烯等激素信号转导对话(cross talk)中所起的作用尚需进一步探讨。

4 结语

虽然许多植物的GA信号转导途径组分已经被

分离鉴定,但仍存有许多问题,有待于进一步开展对GA的信号受体、信号组分以及其调节的组织特异性基因的研究鉴定,才能最终认识GA信号转导途径和机制。

研究发现,GA信号途径负调节因子DELLA蛋白在生长素、ABA和乙烯信号转导中起作用,因此研究DELLA蛋白在几类激素间的作用机制,将有助于了解几大类植物激素是如何协同作用调节植物的生长发育以及对环境的反应。

在植物激素以及光的反应途径中,都存在通过泛素/26S蛋白酶体途径降解负调节因子解除它们对下游基因的抑制作用,从而调节植物的发育(Huq等2006)。因此,其他蛋白与负调节因子的作用在信号转导途径中是十分重要的步骤,对这些负调节因子的研究鉴定具有重要意义。生长素和GA分别与核内可溶性受体TIR和GID1结合后,负调节因子AUX/IAA和DELLA蛋白通过泛素/26S蛋白酶体途径被降解,从而解除AUX/IAA和DELLA蛋白对生长素和GA响应基因的抑制,因此研究GA信号途径的负调节因子如何接受GA信号,如何经泛素/26S蛋白酶体途径发生降解,也对认识激素信号转导机制十分重要。另外,探讨其他激素信号转导途径是否也存在相似的机制,这些都对人们最终认识植物激素信号转导机制有所帮助。

参考文献

- Achard P, Cheng H, Grauwe LD, Decat J, Schoutteten H, Moritz T, Van Der Straeten D, Peng JR, Harberd NP (2006). Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*, 311: 91~94
- Amador V, Monte E, García-Martínez JL, Prat S (2001). Gibberellins signal nuclear import of PHOR1, a photoperiod-responsive protein with homology to *Drosophila* armadillo. *Cell*, 106: 343~354
- Ashikari M, Wu J, Yano M, Sasaki T, Yoshimura A (1999). Rice gibberellin-insensitive dwarf mutant gene *Dwarf 1* encodes the α -subunit of GTP-binding protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 10284~10289
- Boss PK, Thomas MR (2002). Association of dwarfism and floral induction with a grape 'green revolution' mutation. *Nature*, 416: 847~850
- Chandler PM, Marion-Poll A, Ellis M, Gubler F (2002). Mutants at the *Slender1* locus of barley cv Himalaya: molecular and physiological characterization. *Plant Physiol*, 129: 181~190
- Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M (2005). The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 435: 441~445
- Dill A, Jung HS, Sun TP (2001). The DELLA motif is essential for gibberellin-induced degradation of RGA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 14162~14167
- Dill A, Thomas SG, Hu JH, Steber CM, Sun TP (2004). The Arabidopsis F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation. *Plant Cell*, 16: 1392~1405
- Fleet CM, SUN TP (2005). A DELLAcate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 77~85
- 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
- Fu X, Richards DE, Fleck B, Xie D-X, Burton N, Harberda NP (2004). The Arabidopsis mutant *sleeper1^{gar2-1}* protein promotes plant growth by increasing the affinity of the SCF^{SLY1} E3 ubiquitin ligase for DELLA protein substrates. *Plant Cell*, 16: 1406~1418
- Gómez-Cadenas A, Zentalla R, Walker-Simmons MK, Ho THD (2001). Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. *Plant Cell*, 13: 667~679
- Gomi K, Matsuoka M (2003). Gibberellin signalling pathway. *Curr Opin Plant Biol*, 6: 489~493
- Gomi K, Sasaki A, Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M (2004). 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. *Plant J*, 37: 626~634
- Greenboin-Wainberg Y, Maymon I, Borochoy R, Alcaez J, Olszewski N, Ori N, Eshed Y, Weiss D (2005). Cross talk between gibberellin and cytokinin: the Arabidopsis GA response inhibitor SPINSLY plays a positive role in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 17: 92~102
- Gubler F, Chandler PM, White RG, Llewellyn DJ, Jacobsen JV (2002). GA signaling in barley aleurone cells: control of SLN1 and GAMYB expression. *Plant Physiol*, 129: 191~200
- Hartweck LM, Olszewski NE (2006). Rice GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 is a gibberellin receptor that illuminates and raises questions about GA signaling. *Plant Cell*, 18 (2): 278~282
- Hooley R, Beale MH, Smith SJ (1991). Gibberellin perception at the plasma membrane of *Avena fatua* aleurone protoplasts. *Planta*, 183: 274~280
- Huq E (2006). Degradation of negative regulators: a common theme in hormone and light signaling networks? *Trends Plant Sci*, 11 (1): 4~7
- Hussain A, Cao D, Cheng H, Wen Z, Peng J (2005). Identification of the conserved serine/threonine residues important for gibberellin-sensitivity of Arabidopsis RGL2 protein. *Plant J*, 44 (1): 88~99

- Ikeda A, Sonoda Y, Vernieri P, Perata P, Hirochika H, Yamaguchi J (2002). The *slender* rice mutant, with constitutively activated gibberellin signal transduction, has enhanced capacity for abscisic acid level. *Plant Cell Physiol*, 43 (9): 974~979
- Itoh H, Sasaki A, Ueguchi-Tanaka M, Ishiyama K, Kobayashi M, Hasegawa Y, Minami E, Ashikari M, Matsuoka M (2005a). Dissection of the phosphorylation of rice DELLA protein, SLENDER RICE1. *Plant Cell Physiol*, 46 (8): 1392~1399
- Itoh H, Shimada A, Ueguchi-Tanaka M, Kamiya N, Hasegawa Y, Ashikari M, Matsuoka M (2005b). Over expression of a GRAS protein lacking the DELLA domain confers altered gibberellin responses in rice. *Plant J*, 44 (4): 669~679
- Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Sato Y, Ashikari M, Matsuoka M (2002). The gibberellin signaling pathway is regulated by the appearance and disappearance of SLENDER RICE1 in nuclei. *Plant Cell*, 14: 57~70
- 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
- Keinski S, Leyser O (2005). The Arabidopsis F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 435: 446~451
- McGinnis KM, Thomas SG, Soule JD, Strader LC, Zale JM, Sun TP, Steber CM (2003). The *Arabidopsis* SLEEPY1 gene encodes a putative F-box subunit of an SCF E3 ubiquitin ligase. *Plant Cell*, 15: 1120~1130
- Monte E, Amador V, Russo E, Martínez-García J, Prat S (2003). PHOR1: A U-Box GA signaling component with a role in proteasome degradation? *J Plant Growth Regul*, 22: 152~162
- Muangprom A, Thomas SG, Sun TP, Osborn TC (2005). A novel dwarfing mutation in a green revolution gene from *Brassica rapa*. *Plant Physiol*, 137: 931~938
- Ogas J, Kaufmann S, Henderson J, Somerville C (1999). PICKLE is a CHD3 chromatin-remodeling factor that regulates the transition from embryonic to vegetative development in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 13839~13844
- Ogawa M, Hanada A, Yamauchi Y, Kuwahara A, Kamiya Y, Yamaguchi S (2003). Gibberellin biosynthesis and response during *Arabidopsis* seed germination. *Plant Cell*, 15: 1591~1604
- Peng J, Carol P, Richards DE, King KE, Cowling RJ, Murphy GP, Harberd NP (1997). The *Arabidopsis* GAI gene defines a signalling pathway that negatively regulates gibberellin responses. *Genes Dev*, 11: 3194~3205
- Peng J, Richards DE, Hartley NM, Murphy GP, Devos KM, Flintham JE, Beales J, Fish LJ, Worland AJ, Pelica F et al (1999). 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 400: 256~261
- Raventos D, Skriver K, Schlein M, Karnahl K, Rogers SW, Rogers JC, Mundy J (1998). HRT, a novel zinc finger, transcriptional repressor from barley. *J Biol Chem*, 273: 23313~23320
- Robertson M (2003). Increased dehydrin promoter activity caused by HvSPY is independent of the ABA response pathway. *Plant J*, 34: 39~46
- Robertson M (2004). Two transcription factors are negative regulators of gibberellin response in the HvSPY-signaling pathway in barley aleurone. *Plant Physiol*, 136: 2247~2761
- Sasaki A, Itoh H, Gomi K, Ueguchi-Tanaka M, Ishiyama K, Kobayashi M, Jeong DH, An G, Kitano H, Ashikari M et al (2003). Accumulation of phosphorylated repressor for gibberellin signaling in an F-box mutant. *Science*, 299: 1896~1898
- Steber CM, Cooney S, McCourt P (1998). Isolation of the GA-response mutant *slY1* as a suppressor of *ABLI-1* in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 149: 509~521
- Steffens B, Wang J, Sauter M (2006). Interactions between ethylene, gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice. *Planta*, 223 (3): 604~612
- Strader LC, Ritchie S, Soule JD, McGinnis KM, Steber CM (2004). Recessive-interfering mutations in the gibberellin signaling gene SLEEPY1 are rescued by overexpression of its homologue, SNEEZY. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (34): 12771~12776
- Sun TP, Gubler F (2004). Molecular mechanism of gibberellin signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 197~223
- Swain SM, Tseng TS, Olszewski NE (2001). Altered expression of SPINDLY affects gibberellin response and plant development. *Plant Physiol*, 126: 1174~1185
- Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, Itoh H, Katoh E, Kobayashi M, Chow TY, Hsing YC, Kitano H, Yamaguchi I et al (2005). GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*, 437 (29): 693~698
- Ueguchi-Tanaka M, Fujisawa Y, Kobayashi M, Ashikari M, Iwasaki Y, Kitano H, Matsuoka M (2000). Rice dwarf mutant *d1*, which is defective in the α -subunit of the heterotrimeric G protein, affects gibberellin signal transduction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 11638~11643
- Zentalla R, Yamauchi D, Ho TH (2002). Molecular dissection of the gibberellin/abscisic acid signaling pathways by transiently expressed RNA interference in barley aleurone cells. *Plant Cell*, 14: 2289~2301
- Zhang ZL, Xie Z, Zou XL, Casaretto J, Ho THD, Shen QXJ (2004). A rice *WRKY* gene encodes a transcriptional repressor of the gibberellin signaling pathway in aleurone cells. *Plant Physiol*, 134: 1500~1513