

赤霉素调控植物开花及花器官发育的研究进展

李巧峡* 张丽 王玉 黄小霞

(西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070)

摘要 赤霉素是一类四环双萜类植物生长因子, 影响植物生长发育的多个方面, 包括种子萌发、叶子扩张、茎与叶柄的伸长、花的诱导以及花器官发育等。在不同环境条件下或植物发育的不同阶段, 赤霉素通过合成、失活以及信号转导途径调控植物发育的各个方面。在一些长日照与两年生植物中, 长日照与冷处理后, 活性赤霉素含量会增加并促进开花, 同时赤霉素也可以代替环境信号来缩短植物的开花时间。花诱导后, 活性赤霉素对花器官的生长与发育起着非常关键的作用, 尤其是对雄蕊、花瓣与子房。如果赤霉素合成途径中的酶发生突变或赤霉素信号转导途径中的受体发生突变, 那么花瓣与雄蕊的发育将受阻, 子房发育不良并会引起果实坐果率降低, 形成短花瓣与花药发育不良的短雄蕊, 甚至引起雄性、雌性不育。在花器官中, 赤霉素可能的合成位点主要有雄蕊、子房与花托, 且在一些植物中雄蕊、子房或花托来源的赤霉素可能通过旁分泌的形式促进花瓣与花萼的发育, 比如拟南芥、矮牵牛及黄瓜等。该研究就赤霉素的合成、失活、信号转导以及对开花与花器官发育调控等方面的研究进行详细的阐述。

关键词 赤霉素; 赤霉素合成; 信号转导; 花诱导; 花器官发育

The Research Progress of Gibberellin on the Regulation of Flowering and Floral Organ Development in Plant

Li Qiaoxia*, Zhang Li, Wang Yu, Huang Xiaoxia

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract Gibberellins (GAs), which are tetracyclic diterpenoid growth factors, are essential regulators of many aspects of plant development, including seed germination, leaf expansion, stem and petiole elongation, flower induction, and floral organs development. GAs usually regulates the growth of plant by their synthesis, deactivation and signal transduction pathway under different ecological conditions and different development stage in plant. A role for GAs in flower induction of reproductively competent plants has been established primarily for long daylight and biennial species, in which flowering in non-inductive conditions can be achieved by the application of GAs. Meanwhile, the level of bioactive GAs often increases after the plants have been treated by long daylight and cold. Following floral initiation, a functional GA signaling pathway is essential for the normal development of floral organs especially for stamens, petals and ovaries. Gibberellin deficient or signal transduction mutants typically have short stamens and petals, even impaired male and female fertility due to abnormal stamen and ovary development. The stamen, ovary and receptacle appear to be the major sites of GAs biosynthesis within the developing flower, and the dependence of petals and calyx on the stamens, ovaries or receptacle as a source of GAs for their develop-

收稿日期: 2018-09-03 接受日期: 2018-11-21

国家自然科学基金青年科学基金项目(批准号: 31800188)和甘肃省自然科学基金项目(批准号: 18JR3RA088)资助的课题

*通讯作者。Tel: 13919210122, E-mail: liqiaoxia8024@163.com

Received: September 3, 2018 Accepted: November 21, 2018

This work was supported by the Youth Science Fund Program in National Natural Science Foundation of China (Grant No.31800188) and the Natural Science Foundation of Gansu Province (Grant No.18JR3RA088)

*Corresponding author. Tel: 13919210122, E-mail: liqiaoxia8024@163.com

网络出版时间: 2019-05-10 14:01:37

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20190510.1051.012.html>

ment is a clear example of paracrine signalling within flowers of some plants such as *Arabidopsis*, *Petunia hybrid* and *Cucumis sativus*. In this review, we summarize the understanding of the GAs biosynthesis, deactivation and signal transduction pathways in plants, and discuss how GAs regulates the induction of flower and floral organ development in response to environmental stimuli according to the research progress in recent years.

Keywords gibberellins; GAs biosynthesis; GA signal transduction; flower induction; floral organ development

赤霉素(gibberellins, GAs)是植物中广泛存在的一类生长因子, 化学结构属于二萜类, 由4个异戊二烯单位组成。已从植物、真菌和细菌中分离鉴定出了136种不同结构的GAs, 但只有很少量的具有生物活性, GA_1 和 GA_4 是大多数植物中主要的内源活性分子。大部分GAs没有生物活性, 只是活性GAs的前体, 或非活性代谢物。植物组织中活性GAs的浓度是由GAs合成与失活的速度决定的。具有生物活性的赤霉素通过促进细胞的增殖与扩张调控植物生长发育的多个方面, 包括花与果实的发育、种子的萌发、茎的延长、叶子的扩张等。

1 赤霉素的合成与信号转导

1.1 活性赤霉素的合成

在植物中, 具有生物活性的GAs主要包括 GA_1 、 GA_3 、 GA_4 、 GA_7 、 GA_5 和 GA_6 。其中 GA_1 、 GA_3 、 GA_4 和 GA_7 这四种分子的特点是在C-3 β 上有一个羟基基团, C-6上有一个羧基基团, C-4与C-10之间有一个内酯, 为C19类的GAs^[1]。另外, 如果C-3 β 上的羟基基团被其他功能基团代替, 会变成另外的活性形式 GA_5 和 GA_6 , 这两种分子均为C20类的GAs^[1]。其中, C19类的 GA_1 和 GA_4 在很多植物中具有更广泛的生物活性^[1-2]。

在活性GAs合成过程中, 有6个酶12步将GGDP转化为 GA_4 和 GA_1 ^[1-2]。GAs的合成开始以GGDP为底物, 在三类酶(TPSs、P450s和2ODDs)的催化下合成具有生物活性的GAs。两个TPSs为CPS和KS, 将GGDP转换为贝壳杉烯。贝壳杉烯在P450s(KO和KAO)的作用下被转换为 GA_{12} 。最后 GA_{12} 通过2ODDs($GA_{20}ox$ 和 $GA_{3}ox$)的催化生成 GA_1 和 GA_4 。 $GA_{20}ox$ 催化了C-20的一系列氧化, 包括C-20失去 CO_2 形成 γ -内酯, $GA_{20}ox$ 以C20-GAs为底物生成C19-GAs。然后, GA_9 和 GA_{20} 在 $GA_{3}ox$ 的作用下分别转变为具有生物活性的 GA_4 和 GA_1 分子, $GA_{3}ox$ 还能将 GA_{20} 催化为 GA_5 , GA_5 继续在 $GA_{3}ox$ 的作用下生成

GA_3 和 GA_6 ^[3-5]。 GA_{12} 又可作为 $GA_{13}ox$ 的底物, 生成 GA_{53} , GA_{53} 是 GA_1 在13羟基化途径中的前体^[5](图1)。

在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)与水稻(*Oryza sativa*)中, 催化GA生物合成早期步骤的酶分别是由1个或2个基因编码的。CPS、KS和KO分别是由1个基因编码^[6]。KAO在拟南芥中由2个同源异型基因 $KAO1$ 和 $KAO2$ 编码^[7], 在水稻中有一个 KAO 基因。2ODDs($GA_{20}ox$ 和 $GA_{3}ox$)是催化活性GAs生物合成的后期步骤, 每个2ODDs都由1个基因家族的多个基因编码^[6], 一些研究证据表明, 这些基因家族中的每一个成员都受发育与环境的调控, 对于活性GAs的调节起关键的作用。如在拟南芥中, 有5个基因 $OsGA_{20}ox1-OsGA_{20}ox5$ 编码 $GA_{20}ox$, 4个基因 $AtGA_{3}ox1-AtGA_{3}ox4$ 编码 $GA_{3}ox$ ^[8-9]。水稻中有4个基因 $AtGA_{20}ox1-AtGA_{20}ox4$ 编码 $GA_{20}ox$, 2个基因 $OsGA_{3}ox1-OsGA_{3}ox2$ 编码 $GA_{3}ox$ ^[9]。以上这些基因的突变($gal-1$ 、 $gal-2$ 和 $gal-3$; $kao1$ 和 $kao2$; $ga_{20}ox1$ 和 $ga_{20}ox2$)会导致严重的活性GAs合成缺陷, 其结果是导致开花延迟、植株矮小以及形成短花瓣与短雄蕊等一些缺陷^[7,9-12]。

1.2 活性赤霉素的失活

GAs失活对于活性GAs浓度的有效调节及在植物体内的平衡是非常重要的。GAs的代谢失活途径有多种, 最有特点的失活途径是 $GA_{20}ox$ 的作用。 $GA_{20}ox$ 一般以C19-GAs为底物, 将具有生物活性的 GA_4 和 GA_1 分别氧化为无活性的 GA_{34} 和 GA_8 , 将 GA_4 和 GA_1 的前体 GA_9 和 GA_{20} 分别氧化为无活性的 GA_{51} 和 GA_{29} ^[13]。最近报道的 $GA_{20}ox$ 也以C20-GAs为底物, 如 GA_{12} 和 GA_{53} , 并分别将其氧化为 GA_{110} 和 GA_{97} ^[14-15]。

另外的一种GAs失活机制是通过EUI(elongated uppermost internode)蛋白, 使16,17-双键环氧化, 使得非13-羟基化的GAs失活, 包括 GA_4 、 GA_9 和 GA_{12} ^[16]。 EUI 过表达, 会形成比较矮的苗子, 而其突变体 Eui 能积累高水平的活性GAs, 使得植物生物量增加、

器官变大^[17]。研究表明,在拟南芥中,*GAMT1*和*GAMT2*编码赤霉素甲基转移酶,催化C-6羧基基团甲基化,*GAMT1*和*GAMT2*以各种形式的GAs为底物,包括活性形式的GAs和它们的前体^[18]。拟南芥、烟草和矮牵牛中*GAMT1*和*GAMT2*的超表达会导致形成类似活性GAs缺失的矮小植株。但是GAs的甲基化是否是一种普遍的灭活机制目前在其他植物中还未见报道。GAs也可通过转变为甾合物而失活,GAs通过GA的羟基基团生成GA-O-葡萄糖醚或通过6-羧基生成GA-葡萄糖酯^[19],但是甾合物发挥什么样的调节功能目前也还不清楚。

1.3 赤霉素的信号转导

GAs的信号途径包括生物合成、失活和信号转导,由发育和环境信号调控^[2]。赤霉素信号促进植物生长要通过启动对DELLA蛋白的降解。定位在核中的可溶性受体蛋白GID1对活性GAs进行感知并结合,经过构象变化后与DELLA蛋白N-端的结构域相互作用,然后通过泛素化/26S蛋白酶体途

径使DELLA蛋白降解^[20-22]。所以,DELLA蛋白作为植物生长的抑制剂,可被活性GAs抵消。降解前的DELLA蛋白会与一些转录因子相互作用并阻断它们的生物学功能(图1)。

有研究表明在拟南芥中,DELLA蛋白能与PIFs(phytochrome interacting actors)和BZR1(brassinazole resistant 1)相互作用,并抑制PIFs和BZR1的功能,使其不能结合于相关基因的启动子上,从而抑制这些基因调控的其他基因的表达。而活性GAs作用的结果是从PIFs和BZR1蛋白上移走DELLA蛋白,使PIFs和BZR1转录因子发挥作用并行使其功能^[21,23-24]。进一步的研究表明,DELLA蛋白抑制活性GAs响应基因的表达,有时并不只是直接与目的基因的启动子结合,而是通过与别的一些蛋白相互作用后再结合到目的基因的启动子上。比如,DELLA蛋白首先与RING domain蛋白BOIs[BOI(botrytis susceptible 1 interactor)、BRG1(boi-related gene 1)、BRG2和BRG3]相互作用,然后再结合到活性GAs响应基因的启动

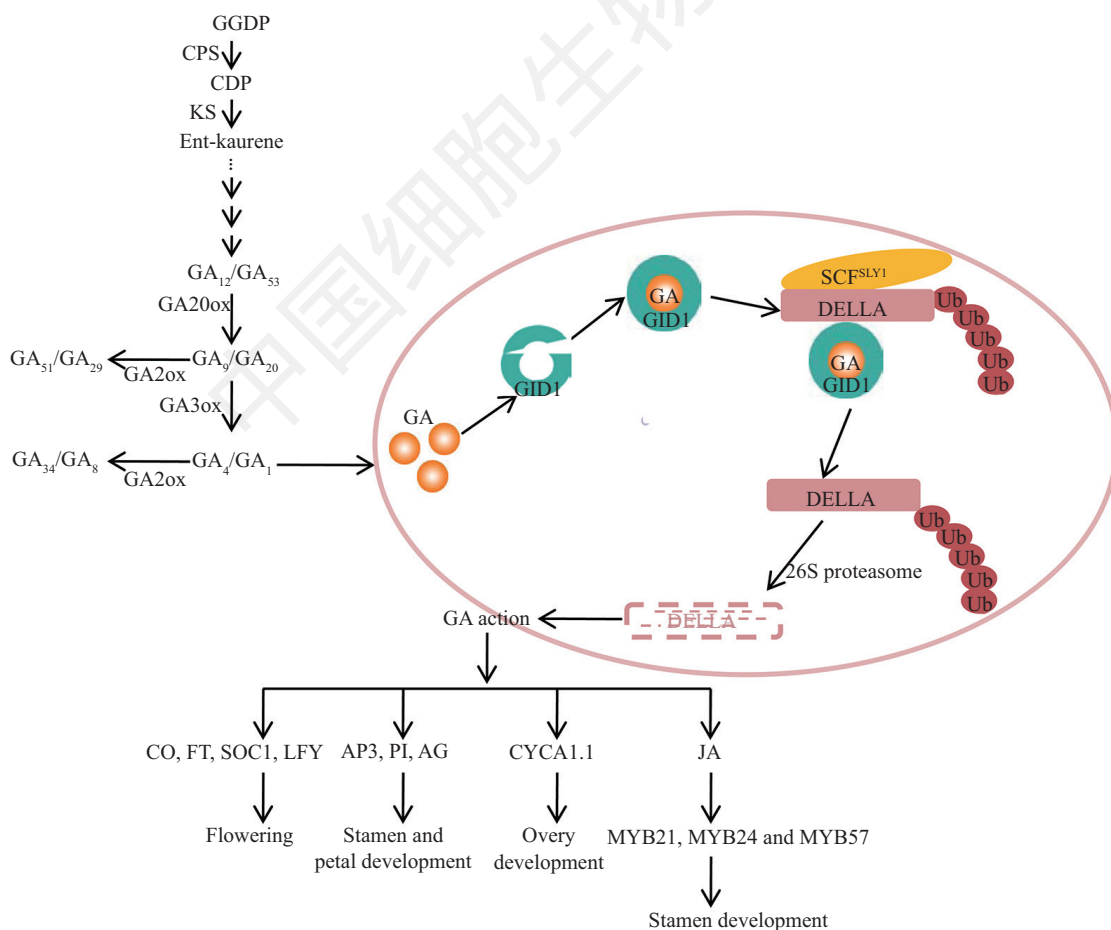


图1 赤霉素合成与信号转导途径

Fig.1 The GA signing transduction pathway

子上并抑制其表达^[25]。

在成花转变中, DELLA蛋白会抑制一系列花芽诱导基因的表达^[25-28]。如DELLA蛋白会与CO相互作用从而抑制CO(constans)蛋白的功能, DELLA-CO会进一步抑制CO/FT介导的长日照开花^[27]。DELLA与FLC(flowering locus C)可以结合, 并可能与其他的一些蛋白或非编码的RNA结合形成一个比较复杂的复合体, 这个复合体能促进FLC对FT(flowering locus T)和SOC1(suppressor of overexpression of constans)基因的转录抑制, 而GAs能促使DELLA蛋白的快速降解, 使得这个复合体的含量下降, 最后促进成花转变^[28](图1)。BOI通过与DELLA蛋白相互作用结合到一些活性GAs响应的转录因子的启动子上, 并抑制这些基因的表达。因此, 在*boiQ*的突变体中, 伴有早开花的早熟特征^[25]。水稻中发现, *OsNAC2*是开花的负调节因子, *OsNAC2*过表达后, 对GA₃不敏感, *OsKO2*和*OsKAO*的表达受到抑制, DELLA蛋白累积, 最后延迟开花^[26]。

比较有趣的是, GAs本身能抑制赤霉素合成过程中的基因和赤霉素受体基因的转录, 而DELLA蛋白的作用却能促进这些基因的表达^[29-31]。这个结果似乎与我们传统的DELLA蛋白抑制基因表达的模式不同。最近的研究表明, 转录因子GAF1(gai-associated factor1)在这个过程中起到关键的作用, 其中DELLA和TPR(topless-related)蛋白分别是GAF1的共激活剂和共阻遏物^[30-31]。当缺乏活性GAs时, DELLA蛋白不能被降解, 与下游的一些转录因子会相互作用, 包括GAF1。DELLA蛋白与GAF1相互作用后, DELLA蛋白作为GAF1转录因子的共激活剂结合到赤霉素合成与赤霉素受体基因的启动子上, 并促进其转录。而当有活性GAs存在时, DELLA蛋白被降解, 释放下游的一些转录因子, 包括GAF1。释放的GAF1与共抑制剂TPR结合, 从而抑制赤霉素合成与赤霉素受体基因的转录(图2)。因此GAF1对下游目的基因转录的调节是通过共激活剂和共抑制剂的平衡决定的。这个机制能很好地解释赤霉素的反馈调节, 并能解释赤霉素为什么能抑制一些基因的表达^[30-31]。所以, 在赤霉素信号转导途径中, DELLA蛋白调控的转录活性因子的含量能在一定程度上说明活性GAs依赖的转录活性, 并阐明植物如何整合环境因子和赤霉素信号使得植物的生长发育达到最优化^[30-31]。

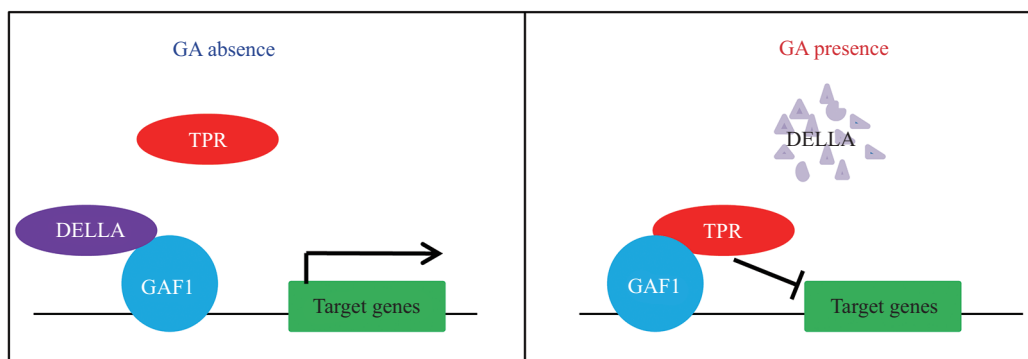
除了DELLA蛋白, 水稻中的核蛋白OsWOX3A也会调节赤霉素合成相关基因的表达。OsWOX3A会直接与*KAO*的启动子相互作用, 抑制*KAO*的表达, 从而使GA₂₀和GA₁的含量下降。过表达*OsWOX3A*会产生与GA-缺失或GA-不敏感突变体一样的表型。给植株外施GA₃或多效唑, 会使*OsWOX3A*的表达瞬间上调或下调, 因此, OsWOX3A对植物赤霉素的生物合成途径也起到一个负反馈的调节作用^[32]。

2 赤霉素对花的诱导作用

拟南芥有4个开花途径: 光周期途径(long-day photoperiod)、春化途径(vernalization)、自主途径(autonomous promotion)和赤霉素途径(GA)。这些途径最后都基本汇聚于调节因子*LFY*(leafy)、*SOC1*与*FT*(flowering locus T)的转录上^[33-36]。光周期途径中, 长日照下, CO蛋白积累, 促进*FT*的转录, 然后FT与含有bZIP的FD转录因子形成异源二聚体, 促进转录因子*API*(*apetala1*)的表达。在光周期途径中, *SOC1*也能被CO和*FT*的表达激活。春化途径中, 春化前, *FRI*(*frigida*)促进*FLC*的表达, 而*FLC*抑制*SOC1*和*FT*表达。春化作用后, *FLC*的表达下降, 减轻了对叶与分生组织中关键调节基因的抑制, 从而促进开花^[37]。赤霉素开花途径中, 外源GAs在短日照下能促进拟南芥顶芽中*LFY*的表达^[33,38], 或通过*SOC1*上调*LFY*^[39], *LFY*又促进*API*的表达(图1和图3)。在很多植物中, 赤霉素促进植株开花往往伴随着活性赤霉素含量的升高^[40-43], 所以在一些研究中发现, 光周期途径、春化途径往往与赤霉素开花途径相互整合在一起^[27-28,44-45]。因此, 鉴于*LFY*和*SOC1*在这几个开花途径中都有重叠与交叉, 我们就有理由假定GAs与内源因子(其他激素)和外源信号(光和温度)的结合可以影响花序与花分生组织中细胞命运的生物转换^[46-47]。

2.1 光周期与赤霉素对花的诱导作用

赤霉素能使需要一定光周期或寒冷处理才能开花的植物开花, 在这些植物中, 赤霉素的使用通常可以代替环境信号。活性GAs对开花诱导的作用是在长日照与两年生植物中建立的。在一些长日照和需要冷处理才能开花的植物中, 外源活性GAs可使不在诱导条件下的植物开花。一般认为, 长日照植物活性GAs合成的增加与开花有关。在长日照植物拟南芥中, 长日照下正常开花, 短日照下延迟开花。

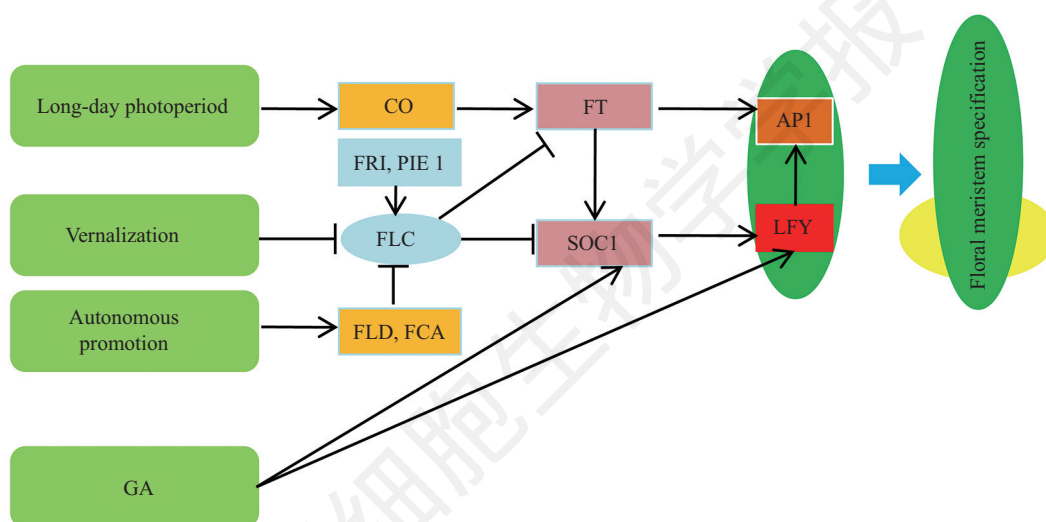


→表示激活下游基因, ⊥表示抑制下游基因。

The activation (indicated by →) and repression (indicated by ⊥) of different genes in the GA signaling of coactivator and corepressor model

图2 赤霉素信号途径中共激活与共阻遏的模式图

Fig.2 A coactivator and corepressor model for GA signaling



→表示激活下游基因, ⊥表示抑制下游基因。

The activation (indicated by →) and repression (indicated by ⊥) of different genes in the pathways lead to the specification of floral meristems.

图3 拟南芥的开花诱导途径

Fig.3 Major floral induction pathways in *Arabidopsis*

内源活性GAs促进植物开花的证据来源于GAs生物合成和信号途径的突变体(GAs受体突变体), 如活性GAs合成严重缺陷的突变体*gal-3*, 在短日照下不开花, 除非施加外源具有生物活性的GAs; 对活性GAs不敏感的突变体*gai*(GAs受体突变体)和有部分活性GAs合成缺陷的突变体*gal-6*会在短日照下开花, 但是比野生型开的晚。实验证明, 在所有生态型拟南芥中, 外加活性GAs可有效缩短开花时间^[10], 因此赤霉素对拟南芥开花具有诱导作用。

光下*GA20ox*的高表达有助于长日照植物的开花诱导, 如拟南芥^[48]和菠菜(*Spinacia oleracea*)^[49]。拟南芥中, 长日照下, *AtGA20ox2*在叶中的表达量增加, 活性GAs生物合成水平也相应增加^[48,50]。菠菜也

是长日照植物, 长日照下, *SoGA20ox1*表达上调^[34]。当将菠菜从短日照下移到长日照下, 所有早期13-羟基化途径中的GAs含量增加, 尤其是 GA_{20} 、 GA_1 和 GA_8 , 而*GA20ox1*在长日照下的表达量下调^[49]。在黑麦草(*Lolium temulentum*)中, GA_1 和 GA_4 可诱导茎的伸长。长日照下, *LpGA20ox1*表达上调, 增加叶与新芽组织中活性GAs水平。短日照下, 外源活性GAs能促进开花, 因此GAs能模仿长日照, 并且可能是长日照下可传递的内源开花刺激物^[51]。

但是对于短日照植物, 单一的黑暗处理能够促进植物开花, 在黑暗处理期间, 在子叶中合成某种开花刺激物经韧皮部传到顶端分生组织, 并诱导开花。在这个过程中, 植物激素肯定参与到其中。其中, 内

源活性GAs在菊花(*Chrysanthemums*)提前开花进程中发挥积极的作用^[52]。但是, 无论在短日照, 还是长日照下, 赤霉素均会诱导菊花开花^[53]。

2.2 春化作用与赤霉素对花的诱导作用

春化是一种冷处理, 能促进很多植物开花。拟南芥*gal-3*突变体在短日照下, 由于缺乏开花信号, 即使在春化作用后也依然不开花, 说明拟南芥由春化作用诱导的开花也需要活性GAs。有很多研究表明, 春化作用与内源GAs含量的改变有关, 春化作用后内源GAs的含量升高。小白菜(*Brassica rapa* ssp. *chinensis* Makino)春化处理后, 在花芽诱导期间, 活性GAs的含量上升到一个峰值^[41]。在*Thlaspi arvense*中, 春化能促进GA₉的生物合成, 诱导茎的延长, 而且外源GA₃可以替代冷处理诱导植物开花^[54]。冬油菜(*Brassica campestris*)需要春化作用或冷处理才能诱导茎的伸长和开花, 为了研究活性GAs在春化诱导中的作用, 以春化10周后和无春化的植物为材料, 检测了内源GAs的含量和GAs[H³]的代谢。结果发现, GA₁、GA₃、GA₈、GA₁₉和GA₂₀在春化后茎尖中的含量比未春化的要高出2倍之多。从代谢上来看, GA₂₀到GA₁的转化增加, 而GA₂₀或GA₁到甾合物的代谢减少^[55]。因此, 活性GAs在冷处理期间得到累积。萝卜(*Raphanus sativus*)也是对冷处理有强烈需求的植物, 其抽苔与开花都必须经过冷处理。烯效唑(UCZ)是GAs生物合成的抑制剂, 用烯效唑处理植物, 能使其内源GAs(GA₁、GA₉和GA₂₀)水平降低, 用UCZ处理冷处理过的萝卜后发现, 它不但抑制抽苔, 而且延迟开花, 但是UCZ的作用可被外源GA₃逆转^[56]。这个实验也表明GAs参与了萝卜茎的延长与开花。许多相似的研究均表明, 一些应需冷处理的植物在缺乏温度诱导的情况下可被外源GAs诱导开花。比如在郁金香(*Tulipa*)的开花中, 活性GAs能部分代替冷处理, 活性GAs生物合成的抑制能很大程度上抑制茎的延长与开花^[57]。缺乏冷处理的两年生植物天仙子(*Hyoscyamus*), 外源施加活性GAs也能诱导其开花^[58]。

对于一些短日照需要冷处理才能开花的植物, 冷处理也可被活性GAs代替。菊花中, 冷处理能促进活性GAs的合成, 在短日照下促进菊花的开花^[52]。蝴蝶兰(*Phalaenopsis hybrida*), 开花一般要受低温和短日照诱导, 而在高温条件下, 蝴蝶兰的开花是被阻滞的, 但外源GA₃能代替低温促进蝴蝶兰开花^[59]。

Su等^[59]研究发现, 用冷处理和GA₃处理的蝴蝶兰茎尖(能发育为花芽)其活性GA₁和其前体的含量高于正常高温下的GAs含量, 而正常高温下茎尖中的非活性GAs如GA₈的含量要高于前两个条件下茎尖中的含量。所以, 活性GAs在蝴蝶兰的开花诱导中发挥重要作用。堇花兰(*Miltoniopsis orchid* Hybrids), 一种兰花的杂交种, 开花一般也需要低温和短日照诱导, 外源GA₃能在自然温度下诱导堇花兰开花^[60], 此研究与GA₃诱导蝴蝶兰开花相似。

2.3 赤霉素与其他植物生长因子的相互作用对花芽诱导的影响

研究表明, 低浓度的IAA(indole acetic acid)对开花诱导更有利, 而高浓度的IAA对开花具有抑制作用^[61]。Wijayanti等^[61]研究认为, IAA对开花的抑制可能是因为高浓度IAA促进了乙烯的合成, 因为生长素能激活ACC(1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid)合酶的转录, ACC合酶是催化乙烯(ethylene)合成的限速酶^[62-63]。矮牵牛的开花诱导是通过ABA(abscisic acid)、IAA、GAs和乙烯之间的相互作用来调节的, 激素水平之间的互相平衡对于开花过程显得非常重要。外源施加ABA和IAA能抑制矮牵牛开花, 而且IAA的抑制作用强于ABA的, 而外源GA₃能克服ABA和IAA的抑制作用^[61]。在黄瓜(*Cucumis sativus*)的雌雄花决定中, 赤霉素能促进雄花的发育, 而乙烯能促进雌花的发育。GA₃的施加能降低乙烯的产生, 明显诱导雄花的发育。而且, 外源GA₃的施加能降低乙烯受体CsETR1和乙烯响应转录因子的表达。说明赤霉素在调控花芽性别时可能有乙烯的参与^[64]。郁金香中, 活性GAs与生长素的相互作用是郁金香花梗延长的先决条件, 高浓度的活性GAs会使花梗对生长素有更高的响应能力与敏感性^[65]。在大麦(*Hordeum vulgare*)内源激素互相影响的研究中发现, 生长素能促进GA3ox的上调, 降低GA2ox的活性, 对于开花前茎的伸长起着很重要的作用^[66]。

活性GAs与ABA在种子萌发与基因表达上互为负调控, ABA在拟南芥种子萌发与发育上作为活性GAs合成的抑制剂。在开花方面, 研究表明, ABA对矮牵牛的开花也具有抑制作用, 但是GA₃能通过降低乙烯的生成而逆转ABA的这种负作用^[67]。在晚香玉(*Polianthes tuberosa*)的开花启动期, 内源ABA的含量显著降低^[68]。乙烯对活性GAs的调节也是负调控, 乙烯与生长素均能调节活性GAs对DELLA蛋

白的降解速度,生长素降低了DELLA蛋白的稳定性,而乙烯增加了该蛋白的稳定性^[69-70]。乙烯通过降低活性GA含量而延迟拟南芥开花,如果拟南芥生长在具有乙烯前体与富含乙烯的空气中,开花会推迟。乙烯诱导的晚花表型会由外源活性GAs作用而挽回。在*ctr1-1*(CTR1为编码一种Ser/Thr的激酶,乙烯信号途径中的负调节因子)突变体中,GA₁和GA₄含量大幅度的降低,说明乙烯信号最初对准GA代谢途径,改变活性GAs的含量,然后转向DELLA蛋白^[71]。

3 赤霉素对花器官发育的影响

花诱导后,赤霉素信号途径通过细胞增殖与细胞伸长调节花器官的正常生长与发育。如缺乏足够量的活性赤霉素,会抑制花芽的发育,最终形成较小的花芽^[72-73]。赤霉素几乎对每轮花器官的发育都有一定的调控作用(图1)。

3.1 赤霉素对雄蕊与花瓣发育的调控

Goto和Pharis^[12]研究表明,拟南芥中,雄蕊的正常发育要比其他花器官(雌蕊、花瓣和花萼)需要更高的GAs含量。GA-合成缺陷突变体(*gal-3*, *gal-6*)或GA-受体缺陷突变体(*gai*)的拟南芥花芽都具有典型的短花瓣与短雄蕊,花丝的细胞伸长受到抑制^[74-76]。比较严重的GA-合成缺陷突变体会引起雄性不育甚至雌性不育^[8,12,77-78]。KAO能够将贝壳杉烯酸催化为GA₁₂,如果*AtKAO1*和*AtKAO2*其中之一发生突变,其表型与野生型相差不多,如果二者同时发生突变,也会形成与*gal-3*突变体一样的表型,形成短花瓣与短雄蕊^[7]。

DELLA蛋白是GAs响应的负调节因子。拟南芥基因组编码5个不同的DELLA蛋白:GAI、RGA、RGL1、RGL2和RGL3^[6,79-80]。Cheng等^[75]研究表明,GA调节花器官的发育主要由DELLA蛋白介导,不同DELLA蛋白的组合对不同植物器官的发育是不同的:RGA、RGL1和RGL2对花的发育比较关键,RGL1和RGL2对种子萌发比较重要,GAI和RGA对茎的伸长比较重要。*gal-3*突变体中,DELLA蛋白中的RGA、RGL1和RGL2协同作用抑制拟南芥中花瓣与雄蕊的发育,因此,活性GAs促进拟南芥花瓣与雄蕊的伸长是通过GA结合RGA、RGL1和RGL2并使其降解而进行调节的,尤其是RGA和RGL2。在缺GAI、RGA、RGL1和RGL2的*gal-3*突变体中,相比较野生型,植株长得更高,花瓣与雄蕊能充分伸长。

所以,DELLA蛋白的突变能逐渐恢复*gal-3*突变体中花的缺陷。施加外源GA于*gal-3*突变体的花蕾中,能使其花序中B和C类同源异形基因*AP3*(*apetala3*)、*PI*(*pistillata*)和*AG*(*agamous*)的表达迅速上调,使花继续发育^[79]。同样的研究表明,DELLA蛋白的同系基因*CsGAIP*能通过降低B类MADS-box基因*AP3*和*PI*的转录,而抑制黄瓜雄花中雄蕊的发育^[81]。

进一步研究表明,雄蕊形成以后,AG能促进与活性GAs合成有关基因的表达^[82],如能促进*GA4*表达(编码*GA3-β*羟化酶),*GA3-β*羟化酶是催化活性GAs生物合成的最后一个酶^[83]。同时,研究表明,GA信号反过来又上调*AG*。在*gal-3*突变体中,*AG*的表达量比野生型的低,而过表达*AG*能部分恢复花的表型。由此可知,*AG*对于繁殖器官的持续发育是必要的,并且在花发育过程中可能是GA信号的一个靶点,*AG*与活性GAs通过一个正反馈回路调控雄蕊的发育^[79]。

拟南芥中,雄蕊中DELLA-调节的基因与茉莉酸(jasmonate, JA)调节的基因有大量的重叠。GA的负调节因子DELLA蛋白会抑制JA的生物合成,而活性GAs能促使DELLA蛋白降解,上调合成JA的2个基因[*LOX1*(defective in anther dehiscence 1)和*DAD1*(lipoxygenase 1)]的表^[84]。在拟南芥花发育的第12时期时,JA能激活*MYB21*、*MYB24*和*MYB57*的表达,促进雄蕊和花丝的发育^[85]。在*gal-3*的突变体中,*MYB21*、*MYB24*和*MYB57*的表达量很低,施加外源JA能恢复活性GAs合成缺陷突变体中*MYB21*、*MYB24*和*MYB57*的表达^[84]。因此,推测GA信号途径和JA-信号途径在花发育过程中有一定的交叉,在雄蕊发育后期活性GAs通过JA促进*MYB21*、*MYB24*和*MYB57*这3个基因的表达,调控雄蕊与花丝的发育^[86]。

也有研究表明,高浓度的赤霉素会抑制蜜腺体的发育^[87]与花青素的累积^[88]。除此之外,赤霉素能负调控花芽芳香物质的产生,如在矮牵牛中,*GA20ox*的过表达与DELLA的敲除,会降低类苯基丙烷的积累与挥发^[89]。而且,在一些植物中发现,赤霉素能抑制花的发育,施加外源GA₃后,能抑制长日照下西番莲(*Passiflora edulis*)花器官的发育。而施加赤霉素合成的抑制剂(多效唑)后,能使短日照下的西番莲花进一步发育^[90]。因此,不同含量赤霉素可能对花器官发育有不同的效应,且在不同植物类型

中可能发挥的作用也不尽相同。

3.2 赤霉素对其他花器官发育的调控

雌蕊与雄蕊的协调伸长才能有效保证自花传粉。拟南芥中*CI9-GA2ox* 5个同源基因全缺失的突变体中, 雌蕊的生长会大大增加, 其长度超过雄蕊并且是野生型的2倍, 加速生长的雌蕊有时在未开放的花中弯曲生长。这可能是雌蕊对升高的赤霉素含量有较高的敏感性引起的^[91]。也有研究表明, 赤霉素能促进雌蕊的生长并形成突出的柱头, 与单性结实有关^[92]。开花期间, 子房中GA₁的含量上升, 能刺激并维持子房壁细胞的分裂, 以达到坐果的目的。研究表明, 赤霉素合成与CYCA1.1(G₂期细胞周期调控因子)的上升有一定关系, 赤霉素合成的激活会促进CYCA1.1的上调, 保持子房壁的细胞分裂, 促进子房的生长。同时, GA₃处理能促进子房生长, 而多效唑抑制细胞分裂, 降低结实率^[93]。在番茄(*Solanum lycopersicum*)中, 高浓度的赤霉素也能促进子房的生长, 但是其代价是受精受到破坏, 胚珠发育失败, 花粉管生长受到抑制, 促进单性结实^[94]。同时, 番茄单性结实时, 伴随着*SIGA20ox1*、*SIGA20ox2*和*SI-GA20ox3*表达的上升与*SIGA2ox1*表达的下降^[95]。与番茄一样, 赤霉素作为生长素的下游也能促进甜椒(*Capsicum annuum*)子房的生长, 增高果实的坐果率, 并且多效唑的处理可被外源赤霉素相抵消^[96-97]。

另外, 赤霉素可负调控植物胚珠的发育^[98-99]。转录因子ATS(aberrant testa shape)能抑制赤霉素的合成, 并稳定DELLA蛋白, 与其形成正确的复合体ATS-DELLA, 此复合体能调控胚珠珠被的正常发育。*ats-1*的突变体能提高赤霉素的合成, 使植株提前开花并促进种子的萌发, 但珠被不能正常发育^[98]。此外, 赤霉素也能负调控植株中胚珠的数量, DELL蛋白的活性与胚珠的数量呈正相关, 并在胚珠的诱发中起到积极的作用^[99]。

也有研究表明, 花萼的发育也受到赤霉素的调控。番茄*SICMBI*[与*SEP*(sepallata)功能相似]转录因子的下调与赤霉素的合成有一定的关系, 当其被下调后, 赤霉素合成增加, 赤霉素含量升高, 会形成膨大的愈合花萼^[100]。

3.3 赤霉素对植物花芽性别分化的调控

在一些植物中, 赤霉素能促进雄花的发育^[64,101]。黄瓜中, GA₃的施加能明显诱导雄花的发育, 而且, 外源GA₃的施加能降低乙烯受体*CsETR1*和乙烯响应

转录因子的表达, 说明赤霉素在调控花芽性别时可能有乙烯的参与^[64]。同时, GA₃能下调C类同源异型基因*CAG2*的转录^[64]。在菠菜中也发现, 活性GAs合成的抑制能使其雄花雌性化, 活性GAs合成的减少能使DELLA蛋白家族成员(SpGAI)在雌花中的含量成倍增高, 表明SpGAI可被看做菠菜中的雌性化因子^[101]。麻风树(*Jatropha curcas*)主要为一种雌雄同株植物, 偶尔也会有全雌植株。雌株花序的赤霉素含量要明显低于雌雄同株花序中的含量。外施GA₃, 会促进雄花花被的发育, 并在纯雌植物花序中能部分抑制雌花中雌蕊的发育以产生两性花^[102-103]。而在玉米(*Zea mays*)中, 无论是外源赤霉素的施加, 还是内源赤霉素含量的增长, 均能促进玉米雄穗中雌蕊的发育^[104-105]。因此在不同植物中, 赤霉素对于性别分化有着不同的效应。

3.4 赤霉素在花芽中的合成位点

水稻花药中能产生高水平的具有生物活性的GAs。在水稻中, 雄蕊中富含GAs^[106]。其中GA₉和GA₄在水稻雄蕊中的含量比雌蕊中的高出好几十倍, 并在花发育过程中发现, 花药的绒毡层是活性GAs合成的主要场所之一^[4,107]。而且, 在水稻中, 花中*OsGA20ox1*和*OsGA3ox1*的表达主要局限花药的绒毡层中, 而其他器官不表达GAs合成酶基因, 却有能表达感知GAs的信号基因, 表明花药可能为其他的花器官提供活性GAs^[107]。GAs信号除了调节花丝的生长外, 还会影响花药的发育, 足够浓度的GAs才能形成正常的花粉, 并正常开裂。拟南芥中, *CPS*和*GA3ox*主要在花托和雄蕊中表达, 这些花器官可能为其他花器官提供GAs, 比如花瓣^[9]。在拟南芥活性GAs合成缺陷或受体突变体中, 花粉绒毡层的发育会受到影响, 小孢子发生停止后, 绒毡层提前退化。在发育的花药内, 绒毡层似乎是GAs合成的主要场所, 花药开裂前, *AtGA3ox3*和*AtGA3ox4*的表达在绒毡层退化前达到一个峰值, 后来又降低^[78]。这个结果与在水稻中的研究差不多, 花药合成GAs的能力在发育上相对比较晚^[77,106]。花丝也可能是GAs合成的场所, *AtKAO2*和*AtGA3ox1*基因在花丝中的表达较高^[7,82,108]。在植物雌花中发现, 子房也可能是赤霉素合成的主要位点, 黄瓜子房来源的GA₉迁移到花瓣与花萼中后, 通过GA20-oxidase和3-oxidase将其转换成GA₄以促进花瓣与花萼的发育^[109]。

3.5 赤霉素合成位点与作用位点的差异

雄蕊来源的GAs能刺激花冠的生长。在拟南芥花发育期间, 活性GAs对于雄蕊和花瓣的发育是必要的^[71]。拟南芥花芽中, 活性GAs可能从雄蕊和花托这两个器官中转运到花瓣中, 促进花瓣的生长^[72]。在笋瓜(*Cucurbita maxima*)中发现, 雄蕊也是GAs生物合成的主要场所, GA20ox3和GA3ox4是雄蕊中活性GAs生物合成的关键酶, 前体GA₉含量首先升高, 紧接着具有生物活性的GA₄含量迅速上升^[110]。在花快速发育开始之前, 活性GAs首先在雄蕊中积累, 然后转运到别的花器官中以促进它们的生长, 包括花瓣和花梗。将笋瓜雄花中的雄蕊摘除掉后, 花瓣和花梗的生长发育完全停止, 花蕾早早脱落。而给去雄的花施加外源GA₄后, 花继续发育, 并达到了正常的大小^[110]。Weiss等^[111]研究也表明, 在矮牵牛花中, 花瓣对雄蕊依赖的发育也是旁分泌信号的例子之一, 当将矮牵牛的花药摘除后, 花瓣的发育受到阻滞, 而外源活性GAs处理后其生长得以恢复。由此可见, 花药富含GAs, 花药中活性GAs可能是其他花器官中赤霉素的来源, 因此推测活性GAs从花药输出到花瓣并影响花瓣的发育。此外, 子房来源的GA₉也能迁移到花瓣与花萼中以促进二者的发育^[109]。同时, 将笋瓜中的GA2-oxidase 转基因到黄瓜中, 会使得GA₉和GA₄的含量降低, 并影响雌花的发育, 如外施GA₉能使雌花的发育得以恢复^[109]。因此, 活性赤霉素能从合成的位点转移到作用的位点, 比如在黑麦草成花转换过程中从叶子转移到茎尖中, 谷类种子萌发时从胚胎转移到糊粉层, 花器官发育过程中从雄蕊、花托或子房中转移到花瓣、花萼中。因此, 赤霉素合成位点与作用位点可能并不完全一致^[9]。

4 结论

赤霉素对开花与花器官的发育起到很重要的作用。在一年生与两年生植物中, 赤霉素能模仿长日照与春化作用促进植物开花。同时, 通过对拟南芥、水稻、矮牵牛、黄瓜和笋瓜的研究发现, 赤霉素的合成位点与作用位点并不完全一致, 在花器官中, 赤霉素似乎主要在花托、雄蕊与子房中合成, 并可能通过旁分泌的形式促进花瓣与花萼的发育。通过上述内容, 关于赤霉素在植物中的研究已有一些进展, 但还有许多的问题与细节仍需要去解决。例

如, 在多年生草本植物与木本植物中, 赤霉素是否也有相同的生理功能, 能否促进雄蕊与花瓣的发育? 另外, 赤霉素是如何从合成位点转运到作用位点? 它的转运机制又是什么? 赤霉素合成酶与赤霉素信号转导途径中的蛋白在花芽中的表达模式到目前还不是很清楚, 这些酶与蛋白在空间表达位点上有何异同? 在植物中, 又有多少转录因子受DELLAs蛋白的抑制与激活? DELLAs蛋白又是如何与这些转录因子的启动子结合的, 是直接还是与别的一些蛋白相互作用后再结合到启动子上, 不同类型的目的基因, 相互作用的蛋白是否也不同? 因此, 关于植物赤霉素的研究在未来仍然是一个热点领域, 值得花费精力与时间去做一些相关的工作。

参考文献 (References)

- 1 Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu Rev Plant Biol* 2008; 59(1): 225-51.
- 2 Lange MJP, Lange T. Gibberellin biosynthesis and the regulation of plant development. *Plant Biol* 2006; 8(3): 281-90.
- 3 Spray CR, Kobayashi M, Suzuki Y, Phinney BO, Gaskin P, Macmillan J. The *dwarf-1* (dt) mutant of *Zea mays* blocks three steps in the gibberellin-biosynthetic pathway. *Proc Natl Acad Sci USA* 1996; 93(19): 10515-18.
- 4 Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Sentoku N, Kitano H, Matsuoka M, Kobayashi M. Cloning and functional analysis of two gibberellin 3 β -hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice. *Proc Natl Acad Sci USA* 2001; 98(15): 8909-14.
- 5 Appleford NE, Evans DJ, Lenton JR, Gaskin P, Croker SJ. Function and transcript analysis of gibberellin-biosynthetic enzymes in wheat. *Planta* 2006; 223(3): 568-82.
- 6 Olszewski N, Sun TP, Gubler F. Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways. *Plant Cell* 2002; 14 Suppl(90001): S61-80.
- 7 Regnault T, Davière JM, Heintz D, Lange T, Achard P. The gibberellin biosynthetic genes *AtGAO1* and *AtGAO2* have overlapping roles throughout *Arabidopsis* development. *Plant J* 2014; 80(3): 462-74.
- 8 Rieu I, Ruiz-Rivero O, Fernandez-Garcia N, Griffiths J, Powers SJ, Gong F, *et al.* The gibberellin biosynthetic genes *AtGA20ox1* and *AtGA20ox2* act, partially redundantly, to promote growth and development throughout the *Arabidopsis* life cycle. *Plant J* 2008; 53(3): 488-504.
- 9 Plackett ARG, Thomas SG, Wilson ZA, Hedden P. Gibberellin control of stamen development: a fertile field. *Trends Plant Sci* 2011; 16(10): 568-78.
- 10 Wilson RN, Heckman JW, Somerville CR. Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis thaliana* under short days. *Plant Physiol* 1992; 100(1): 403-08.
- 11 Michaels SD, Amasino RM. The gibberellin acid biosynthesis mutant *gal-3* of *Arabidopsis thaliana* is responsive to vernalization. *Dev Genet* 1999; 25(3): 194-98.
- 12 Goto N, Pharis RP. Role of gibberellin in the development of

- floral organs of the gibberellin-deficient mutant, *gal-1*, of *Arabidopsis thaliana*. *Can J Bot* 2011; 77(7): 944-54.
- 13 Thomas SG, Phillips AL, Hedden P. Molecular cloning and functional expression of gibberellin 2-oxidases, multifunctional enzymes involved in gibberellin deactivation. *Proc Natl Acad Sci USA* 1999; 96(8): 4698-703.
 - 14 Schomburg FM, Bizzell CM, Lee DJ, Zeevaart JA, Amasino RM. Overexpression of a novel class of *gibberellin 2-oxidases* decreases gibberellin levels and creates dwarf plants. *Plant Cell* 2003; 15(1): 151-63.
 - 15 Lee DJ, Zeevaart JA. Molecular cloning of *GA2-oxidase3* from spinach and its ectopic expression in *Nicotiana sylvestris*. *Plant Physiol* 2005; 138(1): 243-54.
 - 16 Zhu Y, Nomura T, Xu Y, Zhang Y, Peng Y, *et al.* *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice. *Plant Cell* 2006; 18(2): 442-56.
 - 17 Zhang YY, Zhang BC, Yan DW, Dong WX, Yang WB, Li Q, *et al.* Two *Arabidopsis* cytochrome P450 monooxygenases, *CYP714A1* and *CYP714A2*, function redundantly in plant development through gibberellin deactivation. *Plant J* 2011; 67: 342-53.
 - 18 Varbanova M, Yamaguchi S, Yang Y, McKelvey K, Hanada A, Borochoy R, *et al.* Methylation of gibberellins by *Arabidopsis* *GAMT1* and *GAMT2*. *Plant Cell* 2007; 19(1): 32-45.
 - 19 Schneider G, Jensen E, Spray CR, Phinney BO. Hydrolysis and reconjugation of gibberellin A20 glucosyl ester by seedlings of *Zea mays* L. *Proc Natl Acad Sci USA* 1992; 89(17): 8045-48.
 - 20 Murase K, Hirano Y, Sun TP, Hakoshima T. Gibberellin induced DELLA recognition by the gibberellin receptor *GID1*. *Nature* 2008; 456(7221): 459-63.
 - 21 Feng SH, Martinez C, Gusmaroli G, Wang Y, Zhou J, Wang F, *et al.* Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature* 2008; 451(7177): 475-79.
 - 22 Davière JM, Achard P. Gibberellin signaling in plants. *Development* 2013; 140(6): 1147-51.
 - 23 Bai MY, Shang JX, Oh E, Fan M, Bai Y, Zentella R, *et al.* Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol* 2012; 14(8): 810-17.
 - 24 Gallego-Bartolomé J, Minguet E G, Grau-Enguix F, Abbas M, Locascio A, Thomas SG, *et al.* Molecular mechanism for the interaction between gibberellin and brassinosteroid signaling pathways in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2012; 109(33): 13446-51.
 - 25 Park J, Nguyen KT, Park E, Jeon J, Choi G. 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*. *Plant Cell* 2013; 25(3): 927-43.
 - 26 Chen X, Lu SC, Wang YF, Zhang X, Lv B, Luo L Q, *et al.* *Os-NAC2* encoding a NAC transcription factor that affects plant height through mediating the gibberellic acid pathway in rice. *Plant J* 2015; 82(2): 302-14.
 - 27 Wang H, Pan J, Li Y, Lou D, Hu Y, Yu D. The DELLA-CONSTANS transcription factor cascade Integrates gibberellic acid and photoperiod signaling to regulate flowering. *Plant Physiol* 2016; 172(1): 479-88.
 - 28 Li M, An F, Li W, Ma M, Feng Y, Zhang X, *et al.* DELLA proteins interact with FLC to repress flowering transition. *J Integr Plant Biol* 2016; 58(7): 642-55.
 - 29 Zentella R, Zhang ZL, Park M, Thomas SG, Endo A, Murase K, *et al.* Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2007; 19(10): 3037-57.
 - 30 Fukazawa J, Teramura H, Murakoshi S, Nasuno K, Nishida N, Ito T, *et al.* DELLAs function as coactivators of GAI-ASSOCIATED FACTOR1 in regulation of gibberellin homeostasis and signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2014; 26(7): 2920-38.
 - 31 Fukazawa J, Mori M, Watanabe S, Miyamoto C, Ito T, Takahashi Y. DELLA-GAF1 complex is a main component in gibberellin feedback regulation of GA20 oxidase 2. *Plant Physiol* 2017; 175(3): 1395-406.
 - 32 Cho SH, Kang K, Lee SH, Lee IJ, Paek NC. OsWOX3A is involved in negative feedback regulation of the gibberellic acid biosynthetic pathway in rice (*Oryza sativa*). *J Exp Bot* 2016; 67(6): 1677-87.
 - 33 Blázquez MA, Weigel D. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature* 2000; 40(6780): 889-92.
 - 34 Lee DJ, Zeevaart JAD. Differential regulation of RNA Levels of gibberellin dioxygenases by photoperiod in *Spinach*. *Plant Physiol* 2002; 130(4): 2085-94.
 - 35 Samach A, Onouchi H, Gold SE, Ditta GS, Schwarz-Sommer Z, Yanofsky MF, *et al.* Distinct roles of *CONSTANS* target genes in reproductive development of *Arabidopsis*. *Science* 2000; 288(5471): 1613-16.
 - 36 Michaels SD, Himmelblau E, Kim SY, Schomburg FM, Amasino RM. Integration of flowering signals in winter-annual *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 2005; 137(1): 149-56.
 - 37 Searle I, He Y, Turck F, Vincent C, Fornara F, Kröber S, *et al.* The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. *Gene Dev* 2006; 20(7): 898-912.
 - 38 Eriksson S, Bohlenius H, Moritz T, Nilsson O. GA₄ is the active gibberellin in the regulation of *LEAFY* transcription and *Arabidopsis* floral initiation. *Plant Cell* 2006; 18(9): 2172-81.
 - 39 Achard P, Herr A, Baulcombe DC, Harberd NP. Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development* 2004; 131(14): 3357-65.
 - 40 Zhou H, Liao J, Liu B, Cao S, Azam M, Xia Y. Effects of 5-azacytidine and gibberellic acid on flower development of *azalea Pak*. *J Agri Sci* 2016; 53(1): 1-6.
 - 41 Shang M, Wang X, Zhang J, Qi X, Ping A, Hou L, *et al.* Genetic regulation of GA metabolism during vernalization, floral bud initiation and development in Pak Choi (*Brassica rapa* ssp. chinensis Makino). *Front Plant Sci* 2017; 8: 1533.
 - 42 Liu X, Lv S, Liu R, Fan S, Liu C, Liu R, *et al.* Transcriptomic analysis reveals the roles of gibberellin-regulated genes and transcription factors in regulating bolting in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *PLoS One* 2018; 13(2): e0191518.
 - 43 Chang MZ, Huang CH. Effects of GA₃ on promotion of flowering in *Kalanchoe* spp. *Sci Horti* 2018; 238: 7-13.
 - 44 Huang B, Qian P, Gao N, Shen J, Hou S. Fackel interacts with gibberellic acid signaling and vernalization. *Planta* 2017; 245(5): 939-50.
 - 45 Agliassa C, Narayana R, Berteau CM, Rodgers CT, Maffei ME. Reduction of the geomagnetic field delays *Arabidopsis thaliana*

- flowering time through downregulation of flowering-related genes. *Bioelectromagnetics* 2018; 39(5): 361-74.
- 46 Hui WK, Wang Y, Chen XY, Zayed MZ, Wu GJ. Analysis of transcriptional responses of the inflorescence meristems in *Jatropha curcas* following gibberellin treatment. *Int. J. Mol. Sci.* 2018, 19 (2): 432.
 - 47 Tan PH, Zhang L, Yin SX, Teng K. Heterologous expression of a novel *Poa pratensis* gibberellin 2-oxidase gene, *PpGA2ox*, caused dwarfism, late flowering, and increased chlorophyll accumulation in *Arabidopsis*. *Biol Plantarum* 2018; 62(1): 1-9.
 - 48 Xu YL, Gage DA, Zeevaart JAD. Gibberellins and stem growth in *Arabidopsis thaliana*-effects of photoperiod on expression of the *GA4* and *GA5* loci. *Plant Physiol* 1997; 114(4): 1471-76.
 - 49 Wu KQ, Li L, Gage DA, Zeevaart JAD. Molecular cloning and photoperiod-regulated expression of *gibberellin 20-oxidase* from the long-day plant *spinach*. *Plant Physiol* 1996; 110(2): 547-54.
 - 50 Hisamatsu T, King RW, Helliwell CA, Koshioka M. The involvement of gibberellin 20-oxidase genes in phytochrome-regulated petiole elongation of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 2005; 138(2): 1106-16.
 - 51 King RW, Moritz T, Evans LT, Junttila O, Herlt AJ. Long-Day induction of flowering in *Lolium temulentum* involves sequential increases in specific gibberellins at the shoot apex. *Plant Physiol* 2001; 127(2): 624-32.
 - 52 Sumitomo K, Li T, Hisamatsu T. Gibberellin promotes flowering of chrysanthemum by upregulating CmFL, a *chrysanthemum FLORICAULA / LEAFY* homologous gene. *Plant Sci* 2009; 176(5): 643-49.
 - 53 Dong B, Deng Y, Wang H, Gao R, Stephen GK, Chen S, *et al.* Gibberellic acid signaling is required to induce flowering of *Chrysanthemums* grown under both short and long days. *Int J Mol Sci* 2017; 18(6): 1259.
 - 54 Hazebroek JP, Metzger JD. Thermoinductive regulation of gibberellin metabolism in *Thlaspi arvense* L. metabolism of [³H]-ent-kaurenoic acid and [¹⁴C]gibberellin A₁₂-aldehyde. *Plant Physiol* 1990; 94(1): 157-65.
 - 55 Zanewich KP, Rood SB. Vernalization and gibberellin physiology of winter *Canola*. endogenous gibberellin (GA) content and metabolism of [³H]GA₁, and [³H]GA₂₀. *Plant Physiol* 1995; 108: 615-21.
 - 56 Nishijima T, Katsura N, Koshioka M, Yamazaki H, Mander LN. Effects of uniconazole and GA₃ on cold-induced stem elongation and flowering of *Raphanus sativus* L. *Plant Growth Regul* 1997; 21(3): 207-14.
 - 57 Robers M, Romeijn G, Romeijn E, Van der Plas LHW. Effects of exogenous gibberellins and paclobutrazol on floral stalk growth of tulip sprouts isolated from cooled and non-cooled tulip bulbs. *Physiol Plant* 1994; 92(1994): 661-67.
 - 58 Lang A. Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin. *Naturwissenschaften* 1956; 43(12): 284-85.
 - 59 Su WR, Chen WS, Koshioka M, Mander LN, Hung LS, Chen WH, *et al.* Changes in gibberellin levels in the flowering shoot of *Phalaenopsis hybrida* under high temperature conditions when flower development is blocked. *Plant Physiol Biochem* 2001; 39(1): 45-50.
 - 60 Matsumoto TK. Gibberellic acid and benzyladenine promote early flowering and vegetative growth of *Miltoniopsis* orchid Hybrids. *Hortscience* 2006; 41(1): 131-35.
 - 61 Wijayanti L, Fujioka S, Kobayashi M, Sakurai A. Involvement of abscisic acid and indole-3-acetic acid in the flowering of *Pharbitis nil*. *J Plant Growth Regul* 1997; 16(2): 115-19.
 - 62 Abel S, Nguyen MD, Chow W, Theologis A. *ACS4*, a primary indoleacetic acid-responsive gene encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase in *Arabidopsis thaliana*. Structural characterization, expression in *Escherichia coli*, and expression characteristics in response to auxin. *J Biol Chem* 1995; 270(32): 19093-99.
 - 63 Stepanova AN, Robertson-Hoyt J, Yun J, Benavente LM, Xie DY, Doležal K, *et al.* TAA1-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development. *Cell* 2008; 133(1): 177-91.
 - 64 Zhang Y, Zhao G, Li Y, Mo N, Zhang J, Liang Y. Transcriptomic analysis implies that GA regulates sex expression via ethylene-dependent and ethylene-independent pathways in Cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Front Plant Sci* 2017; 8: 10.
 - 65 Rietveld PL, Wilkinson C, Franssen HM, Balk PA, Van der Plas LHW, Weisbeek PJ, *et al.* Low temperature sensing in tulip (*Tulipa gesneriana* L.) is mediated through an increased response to auxin. *J Exp Bot* 2000; 51(344): 587-94.
 - 66 Wolbang CM, Chandler PM, Smith JJ, Ross JJ. Auxin from the developing inflorescence is required for the biosynthesis of active gibberellins in barley stems. *Plant Physiol* 2004; 134(2): 769-76.
 - 67 Wilmowicz E, Frankowski K, Glazińska P, Kęsy J, Wojciechowski W, Kopcewicz J. Cross talk between phytohormones in the regulation of flower induction in *Pharbitis nil*. *Biol Plantarum* 2011; 55(4): 757-60.
 - 68 Su WR, Huang K, Shen RS, Chen WS. Absciscic acid affects floral initiation in *Polianthes tuberosa*. *J Plant Physiol* 2002; 159(5): 557-59.
 - 69 Achard P, Vriezen WH, Van Der Straeten D, Harberd NP. Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell* 2003; 15(12): 2816-25.
 - 70 Fu XD, Harberd NP. Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature* 2003; 421(6924):740-43.
 - 71 Achard P, Baghour M, Chapple A, Hedden P, Van Der Straeten D, Genschik P, *et al.* The plant stress hormone ethylene controls floral transition via DELLA-dependent regulation of floral meristem-identity genes. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007; 104(15): 6484-89.
 - 72 Hu YX, Tao YB, Xu ZF. Overexpression of *Jatropha gibberellin 2-oxidase 6 (JcGA2ox6)* induces dwarfism and smaller leaves, flowers and fruits in *Arabidopsis* and *Jatropha*. *Front Plant Sci* 2017; 8: 2103.
 - 73 Xiao Z, Fu R, Li J, Fan Z, Yin H. Overexpression of the *gibberellin 2-Oxidase* gene from *Camellia lipoensis* induces dwarfism and smaller flowers in *Nicotiana tabacum*. *Plant Mol Biol Rep* 2016; 34(1): 182-91.
 - 74 Koornneef M, Van der Veen JH. Induction and analysis of gibberellin sensitive mutants in *Arabidopsis thaliana*(L.) heynh. *Theor Appl Genet* 1980; 58(6): 257-63.
 - 75 Cheng H, Qin L, Lee S, Fu X, Richards DE, Cao D, *et al.* Gib-

- berellin regulates *Arabidopsis* floral development via suppression of DELLA protein function. *Development* 2004; 131(5): 1055-64.
- 76 Brock MT, Kover PX, Weinig C. Natural variation in *GAI* associates with floral morphology in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol* 2012; 195(1): 58-70.
- 77 Chhun T, Aya K, Asano K, Yamamoto E, Morinaka Y, Watanabe M, *et al.* Gibberellin regulates pollen viability and pollen tube growth in rice. *Plant Cell* 2007; 19(12): 3876-88.
- 78 Hu JH, Mitchum MG, Barnaby N, Ayele B T, Ogawa M, Nam E, *et al.* Potential sites of bioactive gibberellin production during reproductive growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2008; 20(2): 320-36.
- 79 Yu H, Ito T, Zhao Y, Peng J, Kumar P, Meyerowitz EM. Floral homeotic genes are targets of gibberellin signaling in flower development. *Proc Natl Acad Sci USA* 2004; 101(20): 7827-32.
- 80 Fleet CM, Sun TP. A DELLA cate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis. *Curr Opin Plant Biol* 2005; 8(1): 77-85.
- 81 Zhang Y, Liu B, Yang S, An JB, Chen CH, Zhang XL, *et al.* A cucumber DELLA homolog CsGAIP may inhibit staminate development through transcriptional repression of B class floral homeotic genes. *PLoS One* 2014; 9(3): e91804.
- 82 Gómez-Mena C, de Folter S, Costa MM, Angenent GC, Sablowski R. Transcriptional program controlled by the floral homeotic gene *AGAMOUS* during early organogenesis. *Development* 2005; 132(3): 429-38.
- 83 Silverstone AL, Chang CW, Krol E, Sun TP. Developmental regulation of the gibberellin biosynthetic gene *GAI* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* 1997; 12(1): 9-19.
- 84 Cheng H, Song S, Xiao L, Soo H M, Cheng Z, Xie D, *et al.* Gibberellin Acts through Jasmonate to control the expression of *MYB21*, *MYB24*, and *MYB57* to promote stamen filament growth in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* 2009; 5(3): e1000440.
- 85 Song S, Qi T, Huang H, Ren Q, Wu D, Chang C, *et al.* The jasmonate-ZIM domain proteins interact with the R2R3-MYB transcription factors MYB21 and MYB24 to affect jasmonate-regulated stamen development in *Arabidopsis*. *Plant cell* 2011; 23(3): 1000-13.
- 86 Song S, Qi T, Huang H, Xie D. Regulation of stamen development by coordinated actions of jasmonate, auxin and gibberellin in *Arabidopsis*. *Mol Plant* 2013; 6(4): 1065-73.
- 87 Wiesen LB, Bender RL, Paradis T, Larson A, Perera MADN, Nikolau BJ, *et al.* A role for *GIBBERELLIN 2-OXIDASE6* and gibberellins in regulating nectar production. *Mol Plant* 2015; 9(5): 753-56.
- 88 Povero G, Loreti E, Novi G, Solfanelli C, Alpi A, Perata P. Gibberellins, jasmonate and abscisic acid modulate the sucrose-induced expression of anthocyanin biosynthetic genes in *Arabidopsis*. *New Phytol* 2008; 179(4): 1004-16.
- 89 Ravid J, Spitzer-Rimon B, Takebayashi Y, Seo M, Cna'ani A, Aravena-Calvo J, *et al.* GA as a regulatory link between the showy floral traits color and scent. *New Phytol* 2017; 215(1): 411-22.
- 90 Nave N, Katz E, Chayut N, Gazit S, Samach A. Flower development in the passion fruit *Passiflora edulis* requires a photoperiod-induced systemic graft-transmissible signal. *Plant Cell Environ* 2010; 33(12): 2065-83.
- 91 Rieu I, Eriksson S, Powers SJ, Gong F, Griffiths J, Woolley L, *et al.* Genetic analysis reveals that C19-GA 2-oxidation is a major gibberellin inactivation pathway in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2008; 20(9): 2420-36.
- 92 García-Hurtado N, Carrera E, Ruiz-Rivero O, López-Gresa MP, Hedden P, Gong F, *et al.* The characterization of transgenic tomato overexpressing gibberellin 20-oxidase reveals induction of parthenocarpic fruit growth, higher yield, and alteration of the gibberellin biosynthetic pathway. *J Exp Bot* 2012; 63(16): 695-709.
- 93 Mesejoa C, Yusteb R, Reiga C, Martínez-Fuentes A, Iglesias DJ, Muñoz-Fambuenab N, *et al.* Gibberellin reactivates and maintains ovary-wall cell division causing fruit set in parthenocarpic *Citrus* species. *Plant Sci* 2016; 247: 13-24.
- 94 Hazrap P, Dutta AK, Chatterjee P. Altered gibberellin and auxin levels in the ovaries in the manifestation of genetic parthenocarpy in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Curr Sci* 2010; 99(10): 1439-43.
- 95 Okabe Y, Yamaoka T, Ariizumi T, Ushijima K, Kojima M, Takebayashi Y, *et al.* Aberrant stamen development is associated with parthenocarpic fruit set through up-regulation of gibberellin biosynthesis in Tomato. *Plant Cell Physiol* 2019; 60(1): 38-51.
- 96 Tiwari A, Offringa R, Heuvelink E. Auxin-induced fruit set in *Capsicum annum* L. requires downstream gibberellin biosynthesis. *J Plant Growth Regul* 2012; 31(4): 570-78.
- 97 Sandoval-Oliveros R, Guevara-Olvera L., Beltrán JP, Gómez-Mena C, Acosta-García G. Developmental landmarks during floral ontogeny of jalapeño chili pepper (*Capsicum annum* L.) and the effect of gibberellins on ovary growth. *Plant Reprod* 2017; 30(3): 119-29.
- 98 Gomez MD, Ventimilla D, Sacristan R, Perez-Amador MA. Gibberellins regulate ovule integument development by interfering with the transcription factor ATS. *Plant Physiol* 2016; 172(4): 2403-15.
- 99 Gomez MD, Barro-Trastoy D, Escoms E, Saura-Sanchez M, Sanchez I, Briones-Moreno A, *et al.* Gibberellins negatively modulate ovule number in plants. *Development* 2018; 145: 163865.
- 100 Zhang J, Hu Z, Wang Y, Yu X, Liao C, Zhu M, *et al.* Suppression of a tomato *SEPALLATA* MADS-box gene, *SICMB1*, generates altered inflorescence architecture and enlarged sepals. *Plant Sci* 2018; 272: 75-87.
- 101 West NW, Golenberg EM. Gender-specific expression of *GIBBERELLIC ACID INSENSITIVE* is critical for unisexual organ initiation in dioecious *Spinacia oleracea*. *New Phytol* 2018; 217(3): 1322-34.
- 102 Chen MS, Pan BZ, Fu Q, Tao YB, Martínez-Herrera J, Niu L, *et al.* Comparative transcriptome analysis between gynoeicous and monoecious plants identifies regulatory networks controlling sex determination in *Jatropha curcas*. *Front Plant Sci* 2017; 7: 1953.
- 103 Lan Q, Liu JF, Shi SQ, Deng N, Jiang ZP, Chang EM. Anatomy, microstructure, and endogenous hormone changes in *Gnetum parvifolium* during anthesis. *JSE* 2018; 56(1): 14-24.
- 104 Nickerson NH. Sustained treatment with gibberellic acid of five different kinds of maize. *Ann Mo Bot Gard* 1959; 46(1): 19-37.
- 105 Rood SB, Pharis RP, Major DJ. Changes in endogenous gibberellin-like substances with sex reversal of the apical inflorescence of corn. *Plant Physiol* 1980; 66(5): 793-96.

- 106 Hirano K, Aya K, Hobo T, Sakakibara H, Kojima M, Shim PA, *et al.* Comprehensive transcriptome analysis of phytohormone biosynthesis and signaling genes in microspore/pollen and tapetum of rice. *Plant Cell Physiol* 2008; 49(10): 1429-50.
- 107 Kaneko M, Itoh H, Inukai Y, Sakamoto T, Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, *et al.* Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? *Plant J* 2003; 35(1): 104-15.
- 108 Mitchum MG, Yamaguchi S, Hanada A, Kuwahara A, Yoshioka Y, Kato T, *et al.* Distinct and overlapping roles of two gibberellin 3-oxidases in *Arabidopsis* development. *Plant J* 2006; 45(5): 804-18.
- 109 Lange M J P and Lange T. Ovary-derived precursor gibberellin A9 is essential for female flower development in cucumber. *Development* 2016; 143(23): 4425-29.
- 110 Lange M J P, Knop N, Lange T. Stamen-derived bioactive gibberellin is essential for male flower development of *Cucurbita maxima* L. *J Exp Bot* 2012; 63 (7): 2681-91.
- 111 Weiss D, Halevy A H. Stamens and gibberellin in the regulation of corolla pigmentation and growth in *Petunia hybrida*. *Planta* 1989; 179(1): 89-96.