



DELLA 蛋白在植物生长发育中的作用

蒋梦婷,渠慎春*

(南京农业大学 园艺学院,南京 210095)

摘要:DELLA 蛋白作为 GA 信号转导通路中起抑制作用的转录因子,是一类定位在核内的生长抑制蛋白,可以直接与植物体内关键转录因子的蛋白互作,进而许多植物信号活动中发挥核心作用。该文对近年来国内外有关模式植物及果树、蔬菜、花卉、粮食作物等植物 DELLA 蛋白基因家族的鉴定、时空表达模式、蛋白结构、参与的 GA 信号转导机理、与光敏色素互作因子 PIF 及 F-box 蛋白的互作及 DELLA 蛋白在植物种子萌发、形态建成、豆科植物根瘤菌共生、气孔关闭、植物抗逆反应等过程中的重要作用等方面的研究进展进行综述,并比较了 DELLA 蛋白基因家族在不同物种中的差异,对其今后的研究热点和方向进行了展望,为进一步探讨 DELLA 蛋白的功能提供信息。

关键词:DELLA 蛋白;赤霉素(GA);植物激素;信号转导;植物生长发育

中图分类号:Q789 文献标志码:A

DELLA and Its Functions in Plant Growth and Development

JIANG Mengting, QU Shenchun*

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: DELLA protein, a transcription factor that plays an inhibitory role in the GA signal transduction pathway, is a type of growth inhibitory protein that localized in the nucleus and can directly interact with proteins of key transcription factors in plants, thereby playing a central role in many plant signaling activities. This paper summarizes the identification, temporal and spatial expression patterns, molecular structure, regulatory mechanisms in GA signal transduction, interaction with PIF and F-box protein of DELLA protein gene family and the role of DELLA protein in seed germination, morphogenesis, rhizobial symbiosis of legumes, stomatal closure, plant stress response and so forth of several fruit trees, vegetables, flowers, model plants, grain crops, and so forth at home and abroad in recent years, and the difference of DELLA protein gene family between these species are also compared. Finally, we prospected its future research hotspots and directions, to provide information for further exploration of the function of DELLA protein.

Key words: DELLA; gibberellin(GA); plant hormones; signal transduction; plant growth and development

赤霉素(gibberellin, GA)作为一种重要的植物激素,几乎参与了高等植物生长和发育的各个过程,如种子萌发、茎和叶片伸长、下胚轴伸长、花的形成、

果实的发育等^[1]。DELLA 蛋白作为 GA 信号转导通路中起抑制作用的转录因子,是一类定位在核内的生长抑制蛋白,可以直接与植物体内关键转录因

子的蛋白互作,进而在许多植物信号活动中发挥核心作用。研究表明,DELLA蛋白能被拟南芥O型岩藻糖转移酶SPINDLY(SPY)岩藻糖化,进而促进了DELLA蛋白与油菜素内酯关键调控子BRASSINAZOLE-RESISTANT1(BZR1)以及光信号通路关键调控子包括PHYTOCHROME-INTERACTING-FACTOR3(PIF3)和PIF4的互作^[2]。DELLA蛋白能够特异地与GA信号通路下游靶基因结合,调控下游基因的表达进而调控植物的生长发育^[3]。拟南芥中GA不敏感型基因(GAI)的克隆实现了赤霉素信号传导途径研究的突破。Peng等通过克隆拟南芥GAI和相关基因GRS,提出GAI是一种生长阻遏因子,其对生长的抑制作用可被GA信号解除,并证明了gai突变体在其N-末端区域含有17个氨基酸的缺失,gai突变体对GA不敏感,导致拟南芥表现出矮化表型^[4]。此外,有研究表明RGA编码蛋白与GAI具有82%的相似性且也被GA信号诱导降解,且与gai相同缺失的RGA突变体对GA诱导的降解有抗性^[5]。由此可见,DELLA蛋白N端区域是GA存在下降解所必需的,而不是生长抑制所必需的。拟南芥中,除了GAI和RGA,还有另外3种DELLA蛋白:RGL1、RGL2和RGL3^[6]。除RGL3外,其余4个成员在抑制GA调节植物生长发育过程中具有部分重叠的功能^[7-8]。其中,RGL3仅有部分抑制生长功能。RGA和GAI是调控GA引发的营养生长和花芽分化的主要抑制因子,包括茎的伸长和叶片的生长;RGL2调控种子发芽,此外,RGA、RGL1和RGL2共同参与了花和果实的发育^[9-10]。水稻和大麦只有一个DELLA蛋白基因,分别是SLR1和SLN1^[11-12]。DELLA蛋白是植物特有的转录因子,目前已在不同植物物种的基因组中被克隆鉴定,其中包括裸子植物、双子叶植物和单子叶植物等。

近年来,随着多个物种全基因组测序的完成,DELLA蛋白的鉴定和研究在不同物种间广泛展开,DELLA蛋白家族的鉴定起始于模式植物拟南芥,随后水稻、玉米、油菜、小麦、大麦、葡萄、苹果、棉花、枇杷、梨、大豆、黄瓜、梅花等物种中也相继鉴定出了DELLA蛋白。DELLA蛋白家族成员的鉴定促进了DELLA蛋白在植物生长发育过程中功能和调控机制的研究。

黄先忠等^[13]、张彤等^[14]研究指出DELLA蛋白在种子萌发、花的发育、植物的形态建成等过程中扮演着重要角色^[13-14]。植物对GA的特异反应是由

GA对DELLA蛋白的泛素化降解,解除DELLA蛋白的阻遏来完成的。此外,植物细胞可根据感知的GA浓度调控DELLA蛋白与GA受体(GID1)的结合进而调控植物的生长^[15]。近年来,DELLA蛋白在GA信号转导途径中的作用机制、DELLA蛋白参与植物激素信号途径以及DELLA蛋白受光和逆境影响所引起的信号转导作用机制等得到了深入研究。DELLA蛋白的功能以及DELLA蛋白与植物生长发育的关系成为植物信号传导研究的热点,国内外关于DELLA蛋白家族的克隆及功能分析的报道时有出现。

故此,本研究对国内外近些年有关不同物种中DELLA蛋白编码基因的克隆鉴定情况、蛋白结构、激素信号转导机制、在植物生长发育中的作用机制等方面的研究进行了详细对比、归纳和论述,旨在归纳完善近年来关于DELLA蛋白基因家族的最新研究进展,以期为今后进一步研究DELLA蛋白及其在植物中的功能提供理论依据。

1 DELLA蛋白基本特征

1.1 DELLA蛋白基因家族的鉴定及时空表达模式

在植物中,DELLAs主要以多基因的形式存在,少数以单基因形式存在(如水稻、小麦等),且因物种差异常表现出基因家族数目上的差异。目前,已有多个物种的DELLA基因家族成员得到鉴定(表1)。其中,模式植物拟南芥DELLA家族最早被鉴定出来,共5个成员;常见作物水稻、小麦、玉米中鉴定出来的DELLA基因家族成员均较少,都只有1个;果树、蔬菜、花卉、油料作物、林木等不同类别的植物,鉴定出来的DELLA基因家族成员也较少。关于DELLA蛋白的现有研究发现,DELLAs在植物所有的组织中都有表达,尤其在萌发的种子、幼叶、幼果等部位表达量较高^[16]。但在有些植物中其表达部位有所差异,例如,棉花中DELLA蛋白在营养器官及下胚轴、纤维、纤维起始期和延伸期的胚珠中表达较多,说明DELLA蛋白参与了纤维的形成过程^[17];大豆中DELLA蛋白主要分布在胚组织中、叶和花等部位^[18];黄瓜中DELLA蛋白主要表达于茎、雄花芽^[19];葡萄中DELLA蛋白主要表达于茎尖、幼叶、幼果等部位^[20],苹果中DELLA蛋白主要存在于幼果中^[21];在花卉中,梅花的DELLA蛋白主要分布在茎和种子中^[22],大岩桐DELLA蛋白主要集中在花萼中^[23],甜樱桃的DELLA蛋白主要分布在韧皮部和花中^[24]。

表 1 植物 DELLA 基因家族的鉴定

Table 1 Characterization of plant DELLA gene family

| 物种 Species | 基因名 Gene name | 时空表达 Temporal and spatial expression | DELLA 家族成员数 Family member | 参考文献 Reference |
|------------------------------------|---------------------|--|------------------------------------|-------------------|
| 拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> | GAI | 所有组织 All organizations | 5 | [16] |
| | RGA | 萌芽种子、花、角果 Germinated seeds, flowers, pods | | |
| | GL1 | 萌芽种子、花、角果 Germinated seeds, flowers, pods | | |
| | GL2 | 萌芽种子、花、角果 Germinated seeds, flowers, pods | | |
| | RGL3 | 萌芽种子、花、角果 Germinated seeds, flowers, pods | | |
| 水稻 <i>Oryza sativa</i> | SLR1 | 所有组织 All organizations | 2 | [11] |
| 棉花 <i>Gossypium hirsutum</i> | GA12 | 营养器官 Vegetative organs | 2 | [17] |
| | GA13 | 营养器官、纤维起始期的胚珠 Vegetative organs, ovules of fiber beginning | | |
| | GA14 | 下胚轴、纤维延伸期的胚珠 Hypocotyl, ovule of fiber extension | | |
| 葡萄 <i>Vitis vinifera</i> | GAI | 茎尖、幼叶、幼果 Stem tip, young leaves, young fruit | 1 | [20] |
| 苹果 <i>Malus domestica</i> | GAI | 幼果 Young fruit | 1 | [21] |
| 甜樱桃 <i>Prunus avium</i> | GAI | 花、果实 Flower, fruit | 1 | [24] |
| 黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> | GAIP | 茎、雄花芽 Stem, male flower bud1 | 1 | [19] |
| 大豆 <i>Glycine max</i> | GAI1a | 叶、花、胚组织 Leaf, flower, embryo tissue | 1 | [18] |
| 梅花 <i>Prunus mume</i> | DELLA1 | 茎、种子 Stems, seeds | 2 | [22] |
| | DELLA2 | 茎 Stems | | |
| 大岩桐 <i>Sinningia speciosa</i> | GAI | 花萼 calyx | 1 | [23] |
| 小麦 <i>Triticum aestivum</i> | Rht | 所有组织 All organizations | 1 | [4] |
| 大麦 <i>Hordeum vulgare</i> | SLN1 | 所有组织 All organizations | 1 | [12] |
| 玉米 <i>Zea mays</i> | d8 | 所有组织 All organizations | 1 | [4] |

1.2 DELLA 蛋白的结构

DELLA 蛋白作为 GA 的信号转导通路中的核心元件, 属于植物特有的 GRAS 家族的一个亚族, 对于 DELLA 蛋白结构中多个保守结构域的功能早前已有研究。DELLA 蛋白 N 端包含 DELLA 和 VHYNP 两个保守结构域,C 端具有 GRAS 家族特有的 GRAS 结构域, 包含 2 个亮氨酸七肽重复序列(LHRI 和 LHRII)以及 VHIID、PFYRE、SAW 三个保守结构域(图 1)。其中, 位于 N 末端的 DELLA 和 VHYNP 两个结构域是 GA 信号的感知结构域, DELLA 和 VHYNP 结构域的突变使植物不能正常感知 GA 信号, 往往会引起植物的矮化生长; C 端的结构域具有转录调节的功能, C 端的结构域对于维持 DELLA 蛋白的功能也至关重要。研究表明, DELLA 蛋白的 LHRI 结构域对于 DELLA 蛋白与 PIFs、FLC、JAZ1 和 BZR1 等转录因子之间的互作至关重要^[25]。

1.3 DELLA 蛋白参与的植物 GA 信号转导机理

DELLA 蛋白参与的最重要的信号转导为 GA

信号转导途径(图 2)。目前, 对于 GA 信号转导模式, 国内外普遍认同的观点是: GA 信号转导通路包括信号感知和信号转导两部分, 主要转导元件有 GA 受体(GID1)、起阻遏作用的 DELLA 蛋白及其他介导 DELLA 蛋白降解的调控因子(F-box 型蛋白)。当细胞感知 GA 浓度较低时, 此时受体 GID1 的 N 端会呈疏松结构且不会与 GA 结合, 从而使阻遏蛋白 DELLA 与靶基因结合并抑制其转录, 进而影响植物生长。当细胞感知 GA 水平较高时, 首先受体 GID1 的 C 端构象发生改变, N 端 N-E_x 结构会将 GA 封闭在受体内; 进而与 DELLA 蛋白结合形成 GA-GID1-DELLA, 并促进 DELLA 蛋白与 F-box 蛋白的 E3 泛素连接酶(SCF E3 ligase)结合; 最终被 26S 蛋白酶体特异性识别并降解, 降解后的 DELLA 蛋白以单体泛素和多肽的形式存在, 其阻遏功能被解除, 植株显现出正常 GA 反应^[26]。

DELLA 蛋白不仅在植物赤霉素信号途径中发挥着重要的作用, 对植物其他激素信号转导也产生重要影响。研究表明, DELLA 蛋白在生长素对幼苗



图 1 DELLA 蛋白区域结构^[25]
Fig. 1 Regional structures of DELLA protein^[25]

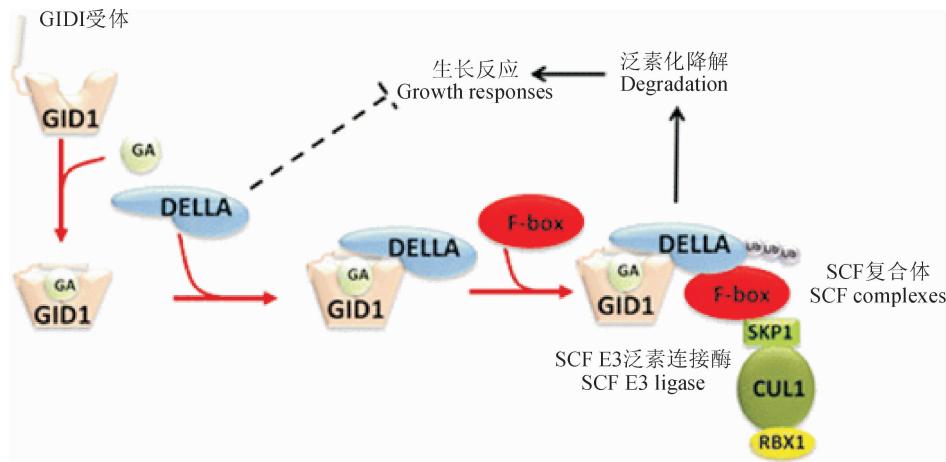


图 2 GA 信号感知和信号转导途径^[26]
Fig. 2 GA signal perception and signal transduction pathway^[26]

下胚轴弯钩结构的调控中起重要作用。植物 DELLA 蛋白在根部乙烯响应中扮演重要角色, 乙烯通过延缓 GA 诱导的 DELLA 蛋白的降解, 进而与 DELLA 蛋白协同抑制幼苗根的伸长^[27]。DELLA 蛋白在脱落酸(abscisic acid, ABA)提高植物耐旱性方面起到了重要作用, DELLA 蛋白可通过促进 XERICO(一种 H2 型 E3 蛋白)的表达来促进 ABA 的积累, 进而提高其耐旱性。ABA 与赤霉素间存在互作, ABA 抑制植物生长, 该作用是由 DELLA 蛋白和 ABA 代谢途径共同调节的。Cheng 等发现茉莉酸(jasmonic acid, JA)能促进拟南芥雄蕊的生长发育, 该过程是通过 JA 和 DELLA 蛋白的互作完成的^[28]。且 DELLA 可以与茉莉酸途径抑制因子(jasmonate ZIM-domain protein 1, JAZ1)结合, 激活 MYC 与下游靶基因的表达, 影响茉莉酸的累积^[29]。

2 DELLA 蛋白在植物生长发育中的作用

近几年来, 国内外关于植物 DELLA 蛋白功能的研究时有报道。研究表明, DELLA 蛋白除了抑制植物的生长发育引起植株矮化外, 在豆科植物根瘤菌的共生、植物开花、下胚轴弯钩结构的形成、植物的避阴反应、植物抗逆生理等方面都具有极其重

要的作用(表 2)。

2.1 DELLA 蛋白参与植物的形态建成

研究发现, 植物中的 DELLA 蛋白突变体往往改变植物形态, 即抑制植株茎的伸长进而引起植株出现矮化生长, 如油菜中的 DS-3 可编码一种 DELLA 蛋白, 负向调控油菜茎的伸长^[30]。同时, DELLA 蛋白自身结构的完整性对植物正常的生长至关重要, 据报道, 拟南芥 DELLA 蛋白 DELLA 结构域 17 个氨基酸的缺失导致拟南芥表现出矮化表型^[4]; VHYNP 结构域的碱基错义突变(脯氨酸-亮氨酸)导致甘蓝型油菜半矮化^[31], 这类突变常引起植株矮化等 GA 缺乏的表型, 且此类突变的抑制作用不会因 GA 的存在而消失, 因此又称为功能获得性突变或显性突变。而 DELLA 蛋白 C 端的突变往往使得植株表现出过度生长的表型, 称为隐形突变。例如拟南芥的 *rga* 和 *rgl*、水稻的 *slr1*、大麦的 *sln1c*、小麦的 *Rht* 等突变体^[32-34]。此外, 最新研究发现, DELLA 蛋白在番茄单个叶片的形成过程中发挥着重要的作用^[35]。

2.2 DELLA 蛋白参与豆科植物中固氮根瘤菌的共生

豆科植物与固氮菌、菌根真菌之间存在一种共生关系。豆科植物通过形成根瘤结构为固氮菌提供生长场所和所需养料, 固氮菌将大气中的氮还原为

表 2 DELLA 蛋白在植物生长发育中的作用

Table 2 The functions of DELLA protein in plant growth and development

| 物种 Species | 蛋白名 Protein name | 生理作用 Physiological function | 参考文献 Reference |
|---|---------------------|--|-------------------|
| 拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> | DELLA | 参与茎伸长的形态建成 Morphological involvement in stem elongation | [4] |
| | RGL2 | 参与种子的萌发 Participate in seeds germination | [7] |
| | DELLA | 抑制下胚轴伸长 Inhibition of hypocotyl elongation | [10] |
| | GAI/RGA | 抑制黄化苗弯钩结构的形成 Inhibit the formation of the hook structure of yellowing seedlings | [10] |
| | DELLA | 参与并抑制植物的避阴反应 Participate and inhibit the canopy response of plants | [40] |
| | DELLA | 抑制植物开花 Suppress plant flowering | [42] |
| 番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> | DELLA | 促进植物对干旱缺水的抵抗力 Promote plant resistance to drought and water shortage | [46] |
| | RGL1 | 减缓由年龄引起的叶片衰老 Slow down age-related leaf senescence | [49] |
| 水稻 <i>Oryza sativa</i> | DELLA | 参与番茄单个叶片的形成 Participate in the formation of individual leaves of tomato | [35] |
| | DELLA | 促进番茄保卫细胞气孔关闭 Promote tomato guard cell stomata closure | [48] |
| 草莓 <i>Fragaria vesca</i> | SLR1 | 参与水稻形态建成 Participate in rice morphogenesis | [33] |
| | | 参与水稻病原体的免疫反应 Participate in the immune response of rice pathogens | [50] |
| 豆科植物 <i>Legumes</i> | RGA1 | 参与草莓匍匐茎的形成 Participate in the formation of strawberry stalks | [44] |
| 大麦 <i>Hordeum vulgare cv. himalaya</i> | DELLA | 促进豆科植物与根瘤菌的共生 Promote the symbiosis between legumes and rhizobium | [37] |
| 小麦 <i>Triticum aestivum</i> | DELLA | 参与大麦茎的伸长,影响其形态建成 Participate in the elongation of barley stems, affecting its morphogenesis | [34] |
| | DELLA | 参与小麦茎的生长,影响其形态建成 Participate in the growth of wheat stems, affecting its morphogenesis | [32] |
| 油菜 <i>Brassica napus</i> | DELLA | 参与抵抗盐胁迫等逆境 Participate in adversity against salt stress | [47] |
| | DELLA | 负向调控油菜茎的伸长 Negative regulation of the elongation of rape stems | [30] |

氨进而被豆科植物吸收利用。研究表明,GA 抑制豆科植物根瘤的形成,而 DELLA 蛋白正向调控豆科植物中与根瘤菌共生相关基因的表达^[36]。有证据显示,在豆科植物 *della* 突变体中,成熟的根瘤数量大大减少。Jin 等指出^[37],DELLA 蛋白通过与钙调蛋白依赖性蛋白激酶 (CCaMK)、IPD3 形成 CCaMK-IPD3-DELLA 蛋白复合体,促进豆科植物原生质体中结核诱导相关基因的表达,进而促进豆科植物根瘤共生;且 CCaMK 可通过加强 DELLA 蛋白与 IPD3 之间的互作,促进 CCaMK-IPD3-DELLA 复合物的形成;DELLA 蛋白可与 IPD3 互作,促进其磷酸化。此外,DELLA 蛋白还可与结瘤信号转导因子 (Nodulation signaling pathway) NSP2-NSP1 形成蛋白复合物,并与结瘤诱导基因 ERN1 的启动子结合,促进结瘤诱导基因的表达,进而促进结瘤器官的形成^[38];且 DELLA 可通过与 IPD3 以及 NSP2 形成蛋白复合体,共同调控结瘤诱导基因的表达。

2.3 DELLA 蛋白参与种子萌发

种子萌发不仅与光照、温度、水分等外部环境因

素有关,还与内部激素的调控密切相关^[7]。研究表明,DELLA 蛋白在种子萌发过程中发挥着重要作用,而这一过程是由生长素、赤霉素和脱落酸协同完成的,且 PIFs 在这一过程发挥着重要作用。种子成熟后,胚停止生长,并进入休眠状态,直到出现适宜种子萌发的环境。在光下,光通过光敏色素将 PIL5 降解,并诱导 GA 的积累,从而降解 DELLA 蛋白,启动种子萌发。Lee 在拟南芥中的研究发现,在黑暗中 PIL5 通过与 DELLA 蛋白的启动子结合激活 DELLA 蛋白的表达,RGL2 诱发 XERICO 基因表达 RING-H2 锌指蛋白(一个种子萌发的负调控子),促进 ABA 合成,进而抑制种子萌发^[7]。

2.4 DELLA 蛋白参与下胚轴生长及弯钩结构的形成

在野生型拟南芥中过量表达拟南芥的 *rga* DELLA 结构域缺失突变体以及 GFP 融合蛋白,结果显示 *rga* 能够显著抑制拟南芥下胚轴的伸长,并且表现出对 GA 不敏感(施加 GA 不能促进下胚轴的伸长)。幼苗在黑暗中萌发时,下胚轴上端会形成一个顶端钩状。弯钩结构对保护幼苗顶端分生组织

以及确保子叶穿透土壤具有重要作用。此过程由乙烯(ET)、生长素(IAA)和GA共同调控。研究表明^[27],DELLA蛋白抑制黄化苗弯钩结构的形成,而这种抑制作用被GA反转,且仅对黄化幼苗弯钩结构的维持起作用;对GA反应不敏感的GA缺陷型(*gal-3*)黄化苗不出现弯钩结构,但在GAI和RGA功能缺陷型(*gal-3 gai-t6 rga-24*)的黄化幼苗中却表现出了弯钩结构。此外,ET通过刺激EIN3(ETHYLENE INSENSITIVE3)和EIL(EIN3-like)的积累使得DELLA蛋白与EIN3相互作用最终抑制幼苗弯钩结构的形成^[28]。

2.5 DELLA蛋白参与避阴反应

植物能通过光质信号感知与周围植物的竞争,从而产生避阴反应,表现为茎伸长以增加捕获光的量。避阴反应受光敏色素B受体和赤霉素的严格调控,在较低的红光与远红光比例(R:FR)和降低的蓝光强度下被诱导。研究表明^[39],拟南芥叶柄的伸长与DELLA蛋白的降解呈正相关。拟南芥群体在没有光照的条件下,远红外光照射增多,红外光照射减弱,红光与远红光比例降低,促进GA合成以及GA反应相关基因的表达,并通过泛素化-蛋白酶体途径降解DELLA蛋白,进而引发叶柄的伸长。在拟南芥*gai*突变体中(DELLA蛋白对GA表现不敏感)的研究发现,这种光敏色素诱导的避阴反应强度降低,这表明DELLA蛋白抑制植物的避阴反应。然而,DELLA缺失的突变体并不具有组成型的避阴反应,它们也呈现出受低红光与远红光诱导的叶柄伸长反应^[40]。因此,DELLA蛋白的降解并不是影响植物的避阴反应的唯一条件。

2.6 DELLA蛋白参与植物的繁殖发育

GA对于拟南芥无论在短日照、长日照还是连续的光照条件下的开花诱导都起着至关重要的作用。GA促进开花的作用是通过解除DELLA的抑制作用实现的^[41]。研究表明,DELLA蛋白可与FLC(一种抑制开花的转录因子)互作进而加强FLC对植物开花相关基因FT和SOC1表达的抑制;DELLA蛋白也能直接抑制FT和SOC1的表达,从而抑制开花;而DELLA蛋白LHRI结构域缺失的突变体则不能抑制植物开花。有证据表明,DELLA蛋白还可通过负调控miRNA159进而抑制开花整合基因LEAFY(LFY)的表达^[42]。另有研究报道,DELLA蛋白可通过与SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE(SPL)互作抑制SPL的表达进而延缓开花时间^[25]。此外,

DELLA蛋白可与CO互作,CO是一种可促进开花的F-box锌指转录因子,且DELLA蛋白通过抑制CO与NF-YB2的互作,进而抑制其靶向基因FT和SOC1的表达,抑制植物开花^[42];最新研究表明,DELLA蛋白可以控制草莓匍匐茎的形成,在草莓无性繁殖上起着重要作用^[43-44]。

2.7 DELLA蛋白参与逆境反应

植物体内花青素的积累是判断植物遭遇逆境的重要生理指标。研究发现,植物在遭遇高温、冷害等非生物胁迫时,DELLA蛋白积累,抑制植物生长,并与MYBL2和JAZ蛋白形成JAZ-DELLA-MYBL2复合物,促进MYB/bHLH/WD40的释放及活性MBW复合物的形成,进而使花青素快速积累,提高植物的抗逆能力^[45]。此外,DELLA蛋白通过促进根形态改变以及根毛的伸长,使植物表现出磷饥饿表型特征,进而适应周围环境。另有报道称,环境变化能改变DELLA蛋白活性,DELLA蛋白可以通过调节活性氧(ROS,reactive oxygen species)水平来控制植物对胁迫的反应和生长。在生物和非生物胁迫下,DELLA蛋白积累,促进过氧化氢酶的表达,进而抑制ROS的积累,提高植物对逆境的忍耐力。最新研究发现,拟南芥DELLA蛋白的缺失突变体可显著提高植物对于干旱缺水的忍耐力^[46]。此外,研究还发现小麦DELLA蛋白结构重组及类囊体膜蛋白突变体可减轻其在盐胁迫诱导下引起的光合机构损伤,进而改变光合反应速率^[47]。

2.8 DELLA蛋白促进植物气孔关闭

植物在干旱缺水的条件下,通过气孔关闭并且生长减缓来避免缺水带来的伤害。研究发现,西红柿保卫细胞中的DELLA蛋白PROCERA(PRO)通过提高植物对脱落酸(ABA)的灵敏度,促进气孔关闭、减少水分缺失来应对水缺乏,且pro缺失突变体表现出气孔导度增加以及在水缺乏条件下更快的萎蔫^[48]。这些结果表明DELLA蛋白能促进气孔关闭,且不受其对生长抑制作用的影响。

2.9 DELLA蛋白减缓由年龄引起的叶片衰老

叶片的衰老可由多种因素引起,比如环境胁迫、生长发育、内源激素调控等。最新研究发现,拟南芥中的DELLA蛋白RGL1可延缓或抑制由年龄引起的叶片衰老,过表达RGL1显著提高了由年龄引起的衰老中叶片的寿命,DELLA蛋白通过抑制WRKY45蛋白的活性来减缓衰老植物叶片中的衰老^[49]。可见,DELLA蛋白可正向调控由年龄引起的叶片衰老,提高衰老植物中叶片的存活寿命,进而

减缓由年龄引起的叶片衰老。

2.10 DELLA 蛋白参与水稻病原体的免疫反应

近年来,关于 DELLA 蛋白对于病原体攻击的植物反应的研究日益增加。最新研究表明^[50],水稻 DELLA 蛋白 SLR1 在抵抗活体而非死体水稻病原体的过程中发挥着先锋作用,且这种对病原体的抵抗作用部分归因于 DELLA 蛋白促进了水杨酸(SA)和茉莉酸(JA)介导的水稻原型免疫的效果。而且水稻中的 DELLA 蛋白 SLR1 是通过同时促进 SA 和 JA 介导的原型免疫发挥作用的,而拟南芥中 DELLA 蛋白对于病原体的攻击则表现出对 SA 和 JA 不同的作用。上述研究结果表明,DELLA 蛋白参与了水稻病原体的免疫反应,并在抵抗水稻病原体中发挥着积极的作用。

3 DELLA 蛋白的互作研究

3.1 DELLA 蛋白与光敏色素互作因子 PIF 的互作

光敏色素互作因子 PIF(PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR)作为 bHLH(basic helix-loop-helix)转录因子家族的成员,其主要特点是能与光敏色素(phytochrome, PHY)发生相互作用,且 PIFs 蛋白家族也参与了众多激素信号转导途径。在光介导的幼苗下胚轴生长中,光敏色素通过促进 PIF 的降解抑制下胚轴的伸长,同时促进 DELLA 蛋白的积累,DELLA 蛋白与 PIFs 的 bHLH 结构域结合,阻止 PIF3/PIF4 与靶基因启动子结合,抑制植物下胚轴伸长^[51]。此外,PIF1/PIL5 可通过抑制 GA3ox 的表达,引起 GA2ox 和 GAI 和 RGA 的表达来抑制种子发芽^[52]。

3.2 DELLA 蛋白与 F-box 蛋白的互作

F-box 蛋白是 SCF(Skp, Cullin, F-box)复合体中一个重要的亚基。而 SCF 复合物是一类重要

的 E3 泛素连接酶(由于能够识别特异靶蛋白而成为参与泛素化酶中的研究热点),参与了植物细胞靶蛋白的泛素化。F-box 蛋白的 C-端含有与蛋白互作相关的二级结构,这一结构介导了特异底物的泛素化^[53]。研究表明^[54],拟南芥和水稻中的 F-box 蛋白 SLEEPY1(SLY1)和 GID2 都参与了 DELLA 蛋白的泛素化降解,SLY1 和 GID2 直接与 DELLA-GA-GID1 复合体中的 DELLA 蛋白结合,快速将 DELLA 蛋白泛素化,最后通过 26S 蛋白酶体降解 DELLA 蛋白^[9]。此外,研究表明,F-box 蛋白也参与了植物逆境反应、信号转导和花器官发育。

4 展望

DELLA 蛋白参与了许多植物生长发育过程和激素的信号转导途径。近年来,DELLA 蛋白的结构、参与的激素转导途径以及 DELLA 蛋白在生长发育过程中的功能在拟南芥、水稻等模式植物中研究的较为深入,尤其以模式植物拟南芥中的研究居多,最新的关于 DELLA 蛋白的研究逐渐涉及到果树、蔬菜、花卉、林木等类别的植物,研究内容大多为 DELLA 蛋白的克隆鉴定、时空表达分析及 DELLA 蛋白相关功能的验证。目前的研究发现,DELLA 蛋白对植物的形态、种子萌发、根形成、弯钩结构形成纤维发育、花器官发育以及植物的避阴反应和抗逆反应等方面均有重要作用。尽管近些年国内外科研人员在不同物种 DELLA 家族的研究中作出了大量的努力,不断发掘出 DELLA 蛋白在植物生长发育中的作用,证实了 DELLA 蛋白在多种激素信号转导中的整合作用,但 DELLA 结构域怎样感知 GA 信号,DELLA 蛋白上游及下游基因,DELLA 蛋白与环境及其他激素的互作机制等问题仍需要进一步研究,进而揭示植物生长发育以及激素信号转导分子机理,为作物育种和遗传改良提供理论基础。

参考文献:

- [1] 吴建明, 黄杏, 丘立杭, 等. DELLA 蛋白在植物中的研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2016, 24(8): 1 207-1 215.
- [2] WU J M, HU X, QUE L H, et al. Progress on DELLA protein in plant [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2016, 24(8): 1 207-1 215.
- [3] ZENTELLA R, SUI N, BARNHILL B, et al. The *Arabidopsis* O-fucosyltransferase SPINDLY activates nuclear growth repressor DELLA [J]. *Nature Chemical Biology*, 2017, 13(10): 1 038.
- [4] FENG S H, MARTINEZ C, GUSMAROLI G, et al. Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins [J]. *Nature*, 2008, 451(7 177): 475-479.
- [5] PENG J R, HARBERD N P. Gibberellin deficiency and response mutations suppress the stem elongation phenotype of phytochrome-deficient mutants of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 1997, 113: 1 051-1 058.
- [6] SILVERSTONE A L, CIAMPAGLIO C N, SUN T P. The *Arabidopsis* RGA gene encodes a transcriptional regulator re-

- pressing the gibberellin signal transduction pathway[J]. *The Plant Cell*, 1998, **10**(2): 155-169.
- [6] HUSSAIN A, PENG J R. DELLA proteins and GA signalling in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2003, **22**(1): 134-140.
- [7] LEE S, CHENG H, KING K E, et al. Gibberellin regulates *Arabidopsis* seed germination via *RGL2*, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition [J]. *Genes Development*, 2002, **16**: 646-658.
- [8] WEN C K, CHANG C. *Arabidopsis RGL1* encodes a negative regulator of gibberellin responses[J]. *The Plant Cell*, 2002, **14**: 87-100.
- [9] ZENTELLA R, ZHANG Z L, PARK M, et al. Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signalling in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2007, **19**: 3 037-3 057.
- [10] ACHARD P, RENOU J P, BERTHOME R, et al. Plant DELLA restrain growth and promote survival of adversity by reducing the levels of reactive oxygen species[J]. *Current Biology*, 2008, **18**(9): 656-660.
- [11] IKEDA A, SONODA Y, KITANO H, et al. *Slender* rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the *SLR1* gene, an ortholog of the height regulating gene *GAI/RGA/RHT/D8*[J]. *The Plant Cell*, 2001, **13**: 999-1 010.
- [12] FU X D, RICHARDS D E, HYNES L W, et al. Gibberellin-mediated proteasome-dependent degradation of the barley DELLA protein SLN1 repressor[J]. *The Plant Cell*, 2002, **14**: 1-10.
- [13] 黄先忠, 马正强. DELLA家族蛋白与植物生长发育的关系[J]. 植物生理学通讯, 2004, **40**(5): 529-532.
- HUANG X Z, MA Z Q. Progress in studies on DELLA protein family in plant growth and development[J]. *Plant Physiology Communications*, 2004, **40**(5): 529-532.
- [14] 张彤, 赵琳, 赵建刚, 等. 植物DELLA蛋白的功能及其在大豆中的研究[J]. 大豆科学, 2011, **30**(5): 874-879.
- ZHANG T, ZHAO L, ZHAO J G, et al. Function of plant DELLA protein and its research advancement in soybean[J]. *Soybean Science*, 2011, **30**(5): 874-879.
- [15] SUN T P. Gibberellin-GID1-DELLA: A pivotal regulatory module for plant growth and development[J]. *Plant Physiology*, 2010, **154**(2): 567-570.
- [16] TYLER L, THOMAS S G, HU J H, et al. DELLA proteins and gibberellin regulated seed germination and floral development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2004, **135**: 1 008-1 019.
- [17] 温玮. 棉花DELLA蛋白的基因克隆与功能的初步鉴定[D]. 海口:海南大学, 2010.
- [18] 宋仙萍. 大豆DELLA基因GmGAI1 α 参与赤霉素信号转导途径的功能分析[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2013.
- [19] 张颜. 黄瓜中GA信号转导因子CsGAIP和CsGAMYB1的克隆与功能分析[D]. 北京:中国农业大学, 2014, 23-32.
- [20] 杨光, 曹雪, 房经贵, 等. ‘藤稔’葡萄VvGAI基因的克隆、亚细胞定位及时空表达分析[J]. 园艺学报, 2011, **38**(10): 1 883-1 892.
- YANG G, CAO X, FANG J G, et al. Cloning, subcellular localization and spatiotemporal expression of a *VvGAI* gene from grapevine ‘Fujiminori’[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, **38**(10): 1 883-1 892.
- [21] 梁美霞, 祝军, 戴洪义. 柱型苹果MdGAI基因的克隆及表达分析[J]. 园艺学报, 2011, **38**(10): 1 969-1 975.
- LIANG M X, ZHU J, DAI H Y. Cloning and expression analyzing of *MdGAI* gene of columnar apples[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, **38**(10): 1 969-1 975.
- [22] 逯久幸. 梅花休眠相关DELLA基因的克隆与功能分析[D]. 北京:北京林业大学, 2015: 51-52.
- [23] 费元, 钟丹, 韩雪庞, 等. 大岩桐GAI同源基因的克隆及功能研究[J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2014, **13**(5): 509-516.
- FEI Y, ZHONG D, HAN X P, et al. Cloning and functional analysis of *GA I* homologous gene in *Sinningia speciosa*[J]. *Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science)*, 2014, **13**(5): 509-516.
- [24] 钟翡翠, 沈欣杰, 刘芳, 等. 甜樱桃DELLA蛋白基因PaGAI的克隆与表达分析[J]. 园艺学报, 2012, **39**(1): 143-150.
- ZHONG C, SHEN X J, LIU F, et al. Cloning and expression analysis of *PaGAI* gene of DELLA protein from *Prunus avium*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, **39**(1): 143-150.
- [25] LI M Z, AN F Y, LI W Y, et al. DELLA proteins interact with FLC to repress flowering transition[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, **7**(58): 642-655.
- [26] HEDDEN P, SPONSEL V, et al. A century of gibberellin research[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2015, **34**(4): 740-760.
- [27] ACHARD P, VRIEZEN W H, HARBERD N P, et al. Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function[J]. *The Plant Cell*, 2003, **15**(12): 2 816-2 825.
- [28] CHENG H, SONG S S, XIAO L T, et al. Gibberellin acts through jasmonate to control the expression of *MYB21*, *MYB24*, and *MYB57* to promote stamen filament growth in *Arabidopsis*[J]. *PLoS Genetics*, 2009, **5**(3): 1 371-1 379.
- [29] HOU X L, LEE L Y C, XIA K F, et al. DELLA modulates jasmonate signaling via competitive binding to JAZs[J]. *Developmental Cell*, 2010, **19**(6): 884-894.
- [30] ZHAO B, LI H T, LI J J, et al. *Brassica napus* DS-3, encoding a DELLA protein, negatively regulates stem elongation through gibberellin signaling pathway[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, **130**(4): 727-741.
- [31] LIU C, WANG J L, HUANG T D, et al. A missense mutation in the VHYNP motif of a DELLA protein causes a semi-dwarf mutant phenotype in *Brassica napus*[J]. *Theor Appl Genet*, 2010, **121**: 249-258.

- [32] DAI C, XUE H W. Rice early flowering1, a CKI, phosphorylates DELLA protein SLR1 to negatively regulate gibberellin signalling[J]. *The EMBO Journal*, 2010, 29: 1 916-1 927.
- [33] ITOH H, SATO Y, ASHIKARI M, et al. The gibberellin signaling pathway is regulated by the appearance and disappearance of SLENDER RICE1 in nuclei[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14: 57-70.
- [34] CHANDLER P M, ELLIS M, GUBLER F, et al. Mutants at the Slender1 locus of barley cultivar Himalaya. Molecular and physiological characterization[J]. *Plant Physiology*, 2002, 129(1): 181-190.
- [35] JASINSKI S, PIAZZA P, HAY A, et al. PROCERA encodes a DELLA protein that mediates control of dissected leaf form in tomato[J]. *Plant Journal*, 2008, 56(4): 603-612.
- [36] FLOSS D S, PARK H J, HARRISON M J, et al. DELLA proteins regulate expression of a subset of AM symbiosis-induced genes in *Medicago truncatula*[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2016, 11(4): 1-4.
- [37] JIN Y, LIU H, LUO D X, et al. DELLA proteins are common components of symbiotic rhizobial and mycorrhizal signalling pathways[J]. *Nature Communications*, 2016, 10 (1 038): 12 433
- [38] TAN S, BRAULT M, WEN J Q, et al. DELLA-mediated gibberellin signalling regulates Nod factor signalling and rhizobial infection [J]. *Nature Communications*, 2016, 10 (1 038): 12 636.
- [39] DEVLIN P F, YANOFSKY M J, KAY S A, et al. A genomic analysis of the shade-avoidance response in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133: 1 617-1 629.
- [40] TANJA D P, MIEKE D W, RONALD P, et al. DELLA protein function in growth responses to canopy signals[J]. *The Plant Journal*, 2007, 51: 117-126.
- [41] CHENG H, QIN L J, LEE S, et al. Gibberellin regulates *Arabidopsis* floral development via suppression of DELLA protein function[J]. *Development*, 2004, 131(5): 1 055-1 064.
- [42] XU F, LI T, XU P B, et al. DELLA proteins physically interact with CONSTANS to regulate flowering under long days in *Arabidopsis*[J]. *FEBS Letters*, 2016, 590(10): 541-549.
- [43] CARUANA J C, WANG W P, LIU Z C, et al. Suppressor of runnerless encodes a DELLA protein that controls runner formation for asexual reproduction in strawberry[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11: 230-233.
- [44] LI W J, ZHANG J X, SUN H Y, et al. FveRGA1, encoding a DELLA protein, negatively regulates runner production in *Fragaria vesca*[J]. *Planta*, 2018, 247(4): 941-951.
- [45] XIE Y, TAN H J, MA Z X, et al. DELLA proteins promote anthocyanin biosynthesis via sequestering MYBL2 and JAZ suppressors of the MYB/bHLH/WD40 complex in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9: 711-721.
- [46] 王 玮, 冯 起, 张莉环, 等. DELLA蛋白缺失对拟南芥干旱胁迫耐受性的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(5): 867-872.
- WANG W, FENG Q, ZHANG L H, et al. Drought tolerance of DELLA proteins deficiency in *Arabidopsis*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2018, 38(5): 867-872.
- [47] JUSOVIC M, MISHEVA S P, VELITCHKOVA M Y, et al. Photosynthetic responses of a wheat mutant (Rht-B1c) with altered DELLA proteins to salt stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2018, 37(2): 645-656.
- [48] NIR I, SHOHAT H, PANIZEL I, et al. The tomato DELLA protein PROCERA acts in guard cells to promote stomatal closure[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29: 3 186-3 197.
- [49] CHEN L G, XIANG S Y, LI D B, et al. *Arabidopsis* WRKY45 interacts with the DELLA protein RGL1 to positively regulate age-triggered leaf senescence[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(9): 1 174-1 189.
- [50] DE V D, SEIFI S, HAECK A, et al. The DELLA protein SLR1 integrates and amplifies salicylic acid-and jasmonic acid-dependent innate immunity in rice[J]. *Plant Physiology*, 2016, 170(3): 1 831.
- [51] 杨剑飞, 王 宇, 杨 琳, 等. 光敏色素互作因子PIFs是整合多种信号调控植物生长发育的核心元件[J]. 植物生理学报, 2014, 50(8): 1 109-1 118.
- YANG J F, WANG Y, YANG L, et al. Phytochrome-interacting factors integrate multiple signals to control plant growth and development[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(8): 1 109-1 118.
- [52] ACHARD P, LIAO L, JIANG C, et al. DELLAAs contribute to plant photomorphogenesis[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143: 1 163-1 172.
- [53] 王利群, 唐冬英, 李新梅, 等. 拟南芥F-box基因At5g22700的功能初步分析[J]. 激光生物学报, 2014, 23(2): 140-146.
- WANG L Q, TANG D Y, LI X M, et al. A function analysis of F-box gene At5g22700 in *Arabidopsis*[J]. *Acta Laser Biology Sinica*, 2014, 23(2): 140-146.
- [54] 吴 丹, 唐冬英, 李新梅, 等. F-box蛋白在植物生长发育中的功能研究进展[J]. 生命科学的研究, 2015, 19(4): 362-367.
- WU D, TANG D Y, LI X M, et al. Progresses on F-box protein function in plant growth and development[J]. *Life Science Research*, 2015, 19(4): 362-367.

(编辑:裴阿卫)