



油茶*DELLA*基因的克隆和表达分析

湛琦, 骆梦琳, 李佳玲, 周会汶, 张立莎, 刘亚男, 吴杨, 朱智国

引用本文:

湛琦, 骆梦琳, 李佳玲, 周会汶, 张立莎, 刘亚男, 吴杨, 朱智国. 油茶*DELLA*基因的克隆和表达分析[J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(5): 634–642.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4670>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

毛竹APX家族基因鉴定和表达分析

Identification and Expression Analysis of the APX Gene Family in *Phyllostachys edulis*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 255–264 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4155>

青花菜*BoSCL3*基因的克隆和渍水胁迫下的表达特征分析

Cloning *BoSCL3* Gene from *Brassica oleracea* var. *italica* and Expression Analysis under Waterlogging Stress

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 195–200 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4263>

铁皮石斛WOX转录因子的鉴定和分析

Identification and Analysis of WOX Transcription Factor in *Dendrobium officinale*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 301–310 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4294>

三角梅*cDOPA 5GT*基因的克隆和光照对其表达的影响

Cloning of Cyclo-DOPA-5-glucosyltransferase Gene from *Bougainvillea glabra* and Effect of Illumination on Its Expression

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 75–81 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4233>

巨桉*BRI1*基因的克隆和表达分析

Gene Cloning and Expression Analysis of *BRI1* in *Eucalyptus grandis*

热带亚热带植物学报. 2019, 27(6): 684–692 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4044>

向下翻页，浏览PDF全文

油茶 *DELLA* 基因的克隆和表达分析

谌琦, 骆梦琳, 李佳玲, 周会汶, 张立莎, 刘亚男, 吴杨, 朱智国*

(九江学院药学与生命科学学院, 江西油茶研究中心, 江西 九江 332000)

摘要: 为了解油茶(*Camellia oleifera*)中 *DELLA* 基因功能及其表达特性, 采用 PCR 技术从‘长林 4 号’油茶中克隆了 5 个 *DELLA* 基因, 命名为 *CoDELLA1*~*CoDELLA5*, 对其编码的 5 个 CoDELLA 蛋白进行生物信息学分析, 并对 5 个 *DELLA* 基因的表达模式以及激素响应活性进行了分析。结果表明, 5 个 *CoDELLA* 基因的编码区长度分别为 1 791、1 875、1 848、1 593 和 1 581 bp, 分别编码 597、625、616、531 和 527 个氨基酸。5 个 CoDELLA 蛋白的氨基酸序列相似度较高, 丝氨酸残基为主要的潜在磷酸化位点, CoDELLA 蛋白 N 端均含有典型的 DELLA 结构域。不同物种中 DELLA 蛋白的系统发育存在差异, CoDELLA 与茶树的 CsDELLA 同源性最高。*CoDELLA* 基因在油茶不同组织中的表达也存在差异, 且赤霉素和独脚金内酯等多种激素和非生物胁迫对其表达具有调控作用。*CoDELLA* 基因可能在油茶的生长发育和非生物胁迫响应中发挥重要作用。

关键词: 油茶; DELLA; 基因; 生物信息学; 基因表达

doi: 10.11926/jtsb.4670

Cloning and Expression Analysis of *DELLA* Genes in *Camellia oleifera*

CHEN Qi, LUO Menglin, LI Jialing, ZHOU Huiwen, ZHANG Lisha, LIU Yanan, WU Yang, ZHU Zhiguo*

(College of Pharmacy and Life Sciences, Institute of Jiangxi Oil-tea Camellia, Jiujiang University, Jiujiang 332000, Jiangxi, China)

Abstract: To reveal the function and expression pattern of *DELLA* genes in *Camellia oleifera*, five *DELLA* genes, named *CoDELLA1*, *CoDELLA2*, *CoDELLA3*, *CoDELLA4* and *CoDELLA5*, were cloned from ‘Changlin 4’ by PCR technique. The bioinformation of 5 encoding CoDELLA were analyzed, as well as expression patterns of 5 *CoDELLA* and hormone response activities. The results showed that the CDS length of five *CoDELLA* genes were 1 791, 1 875, 1 848, 1 593 and 1 581 bp, encoding 597, 625, 616, 531 and 527 amino acids, respectively. The amino acid sequences of the five CoDELLA proteins were highly similar, and serine residues were the main potential phosphorylation sites. The N-terminal of CoDELLA proteins all contained typical DELLA domains. There were differences in the phylogeny of DELLA proteins from different species, CoDELLA had the highest homology with CsDELLA in *C. sinensis*. The expression of *CoDELLA* gene in different tissues was also different, which was regulated by various hormones and abiotic stresses such as gibberellin and auxin. Therefore, it was suggested that *CoDELLA* genes might play important role in the growth of *C. oleifera* and response to abiotic stress.

Key words: *Camellia oleifera*; DELLA; Gene; Bioinformatic; Gene expression

油茶(*Camellia oleifera*)是重要的木本油料树种, 茶籽中提取的茶油被誉为“东方橄榄油”, 不饱

和脂肪酸含量可高达 90%, 且富含维生素 E, 具有极高的营养价值和经济价值^[1]。油茶植株生长发育、

收稿日期: 2022-05-12

接受日期: 2022-06-20

基金项目: 江西省教育厅科技项目(GJJ201803); 江西省自然科学基金项目(20202BABL215016)资助

This work was supported by the Project for Science and Technology of Department of Education in Jiangxi (Grant No. GJJ201803), and the Project for Natural Science in Jiangxi (Grant No. 20202BABL215016).

作者简介: 谌琦(2001 年生), 硕士研究生, 研究方向为林木遗传育种。E-mail: chenqi_0928@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhuzhiguo_jju@163.com

果实发育和种子萌发等生长发育过程, 受植物体内的生长素、赤霉素、脱落酸、细胞分裂素等多种植物激素的调控。近年来研究表明, 作为一种重要植物激素, 赤霉素在油茶等植物的花芽分化、枝条生长、种籽品质与萌发等多方面都具有影响^[2-6]。

赤霉素(gibberellic acid, GA)在种子萌发、花芽分化、侧枝伸长和生长发育中具有重要作用, 其信号转导分子调控过程相对明确; DELLA 蛋白作为赤霉素信号传导途径的负调控因子, 对赤霉素信号转导发挥抑制作用^[7-9]。DELLA 蛋白不具有 DNA 结合结构域, 当没有活性 GA 刺激存在时, DELLA 蛋白通过与转录因子结合, 抑制或激活转录因子的 DNA 结合活性, 从而抑制或激活靶基因表达, 调控下游 GA 响应基因的表达, 阻遏植物的生长发育; 而 GA 可通过激活 GA 受体 GID1 与 DELLA 蛋白结合形成 GID1-GA-DELLA 复合体, 诱导 DELLA 蛋白的泛素化降解, 从而达到去阻遏的效果^[10]。DELLA 蛋白属于 GRAS 家族, 也是 GRAS 家族研究最广泛的亚群部落之一^[11], 已在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[12]、茶树(*C. sinensis*)^[13]、番茄(*Lycopersicon esculentum*)^[14]、水稻(*Oryza sativa*)^[11]、大麦(*Hordeum vulgare*)^[15]等许多植物中鉴定到, 但对油茶中 *DELLA* 基因家族的分离鉴定和进化分析还未见报道。DELLA 蛋白不仅作为 GA 信号转导途径中的关键调控因子, 也是赤霉素与生长素、脱落酸、独脚金内酯等多个信号通路之间的相互作用节点^[16]。

本研究通过同源克隆分离鉴定了油茶的 5 个 *DELLA* 基因, 对其编码的蛋白进行理化性质、氨基酸序列比对及系统进化等生物信息学分析, 并对其表达模式、对植物激素和非生物胁迫的响应活性进行研究, 为油茶 *DELLA* 蛋白的功能解析和 *DELLA* 介导的生长发育调控研究奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料

本研究选取 2 a 生的‘长林 4 号’油茶(*Camellia oleifera*)为材料, 采集幼嫩叶片、花、茎、果实和芽, 放于液氮中速冻, 在-80 °C 冰箱保存, 用于总 RNA 的提取。分别用 50 $\mu\text{mol/L}$ 赤霉素(GA₃)、独脚金内酯(SL)、玉米素(KT)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)和 10 $\mu\text{mol/L}$ 2,4-D 进行喷施, 以 0.01%乙醇水溶液喷施作为对照。非生物胁迫包括脱水干旱、300 mmol/L

NaCl 和 4 °C 低温处理, 分别于处理 0、3、6、9、12、24 h 后采集幼芽, 置于液氮中速冻, 在-80 °C 冰箱保存, 用于荧光定量 PCR 分析。每处理 3 个重复。

1.2 总 RNA 提取与 cDNA 合成

样品在研钵中液氮低温研磨, 按照植物 RNA 快速提取试剂盒说明书(RNA Easy Fast Plant Tissue Kit, 天根)提取 RNA, 然后用琼脂糖凝胶电泳检测, RNA 提取质量符合标准后, 使用 MLV 逆转录酶试剂(Promega)逆转录合成 cDNA, 5 倍稀释后储存于-20 °C 冰箱备用。

1.3 *DELLA* 基因克隆

利用 Phytozome 网站(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>)检索拟南芥、番茄、水稻、茶树中的 *DELLA* 基因数据, 根据序列比对分析, 选定基因克隆区域, 利用 Primer Premier 5 软件设计基因克隆引物(表 1)。以油茶 cDNA 为模板, 使用高保真 DNA 聚合酶(Prime STAR Max polymerase, TaKaRa)扩增目的基因。PCR 反应体系和程序按照 DNA 聚合酶操作说明实施。PCR 产物经琼脂糖凝胶电泳检测后, 转移至 pMD19-T 载体, 将阳性 DH5 α 菌株送至测序公司进行 Sanger 测序。

1.4 生物信息学分析

利用在线软件 ProtParam (<https://web.expasy.org/protparam/>)预测基因编码区长度、蛋白的氨基酸序列长度、分子量、分子式、等电点、疏水指数和脂溶系数等; 利用在线软件 NetPhos 3.1 Server (<https://services.healthtech.dtu.dk/service.php?NetPhos-3.1>)对 *DELLA* 蛋白磷酸化位点进行预测; 在植物基因组网站 Phytozome 中获取拟南芥、番茄、水稻及茶树等物种的 *DELLA* 同源基因数据, 使用 DNAMAN 软件对 *DELLA* 家族成员的氨基酸序列进行比对, 利用在线工具 MEME (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>)对 *DELLA* 的保守基序进行预测。利用 MEGA 7.0 软件对不同植物的 *DELLA* 构建系统进化树; 使用 SWISS-MODEL 在线软件(<https://swissmodel.expasy.org/>), 以 2ZSH.1.B 蛋白模型为模板, 采用同源建模方式进行蛋白三级结构预测分析。

1.5 基因表达分析

对克隆的油茶 *DELLA* 基因进行核苷酸序列分析, 利用 Primer Premier 5 软件设计荧光定量 PCR 引物(表 1), 引物参数为: PCR 产物长度 100~200 bp, 引物退火温度约为 60 °C。以 *CoCESA* 和 *CoTUBa3* 为内参基因^[17], 使用 SYBR Green I 嵌合荧光法(2 $\times$

表 1 所用引物

Table 1 Primers in the test

引物 Primer	序列 Sequence (5'~3')	引物 Primer	序列 Sequence (5'~3')
CoDELLA1	F: TAGAGATATGAAGCGCGAGC R: CTAGCTGAGTTTCCACGCCGAG	qCoDELLA2	F: GGAGGCGAGTGGGAAAAGTA R: AGAGATCGGAAGGGTTGTAGTGA
CoDELLA2	F: GAGAGAGATGAAGCGCGACC R: CTATCTCTCATAAGGCAGCCAGC	qCoDELLA3	F: AAGCAGGGGCTATGAGGAA R: AAGTGTGCGAATTGAGGTATG
CoDELLA3	F: ATGAAGAGAAATCGAGATCGAGA R: TTAAGCCGAGTTCAATGTTGAG	qCoDELLA4	F: GCGTGGAAGAGAAAGAAGGGT R: GGTGGTGGGTTTGTCTGAGG
CoDELLA4	F: ATGGGTCCCTACGATGCATC R: TTA AAAACCAAGTGGTGGTGGT	qCoDELLA5	F: AGCACCAAGAAATCCCCA R: CATCTCATCAATCAACGACACG
CoDELLA5	F: ATGGGTCCCTACGATTCTTC R: TTAAAGCACATTATTATGATGACT	qCoTUBα3	F: TGGGGCCATTAATGTAGACG R: CCATGCCTTGGATCACAATT
qCoDELLA1	F: CACTAGGGATGTGGGCTGAG R: GACGTTGTCTTGTGGACGG	qCoCESA	F: AAGGACCGCTGATACTCGAA R: ACACCATGGCCTGGAAATAA

RealStar Fast SYBR qPCR Mix, GenSTAR)进行荧光定量 PCR 检测, 分析 *DELLA* 基因在油茶不同组织中的相对表达量。实验设置 3 个生物学重复和 3 个技术重复, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 计算相对表达量。

2 结果和分析

2.1 *DELLA* 基因的克隆

将提取的油茶总 RNA 进行反转录成 cDNA, PCR 扩增产物经凝胶电泳检测, 获得 5 个克隆片段, 长度均为 1 500~2 000 bp, 与其他物种中已知 *DELLA* 基因相似(图 1)。PCR 产物经纯化回收连接至克隆载体中, 转化 DH5α 大肠杆菌感受态细胞, 菌落 PCR 筛选获得阳性菌落, 经测序获得油茶 *DELLA* 基因序列。所克隆的 5 个油茶 *DELLA* 基因分别命名为 *CoDELLA1*、*CoDELLA2*、*CoDELLA3*、*CoDELLA4* 和 *CoDELLA5*, 其编码区长度为 1 581~1 875 bp。

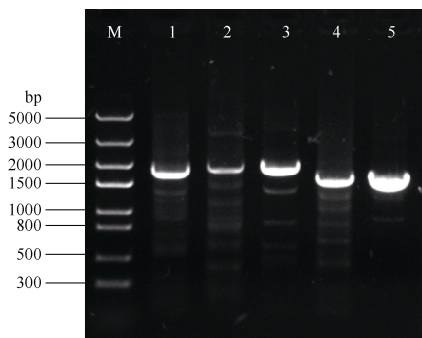


图 1 油茶 *DELLA* 基因的 PCR 扩增。M: Marker; 1~5: 5 个 *CoDELLA* 基因。
Fig. 1 PCR amplification of *DELLA* genes in *Camellia oleifera*. M: Marker; 1~5: Five *CoDELLAs*.

2.2 *DELLA* 蛋白的生物信息学分析

利用在线软件 ProtParam 对油茶 *CoDELLAs* 基因编码的蛋白质进行理化性质预测, *CoDELLAs* 基因分别编码 527~625 个氨基酸, 蛋白质分子量为 5.78~6.90 kD, 等电点为 5.24~5.52, 脂溶系数为 -0.314~ -0.091, 疏水指数为 75.83~91.10, 均为亲水性蛋白(表 2)。

经在线软件 NetPhos 3.1 Server 预测, 油茶 *CoDELLAs* 蛋白的磷酸化位点中以丝氨酸残基最多, 其次为苏氨酸和酪氨酸残基(图 2)。同时, 磷酸化位点多分布于 *CoDELLAs* 蛋白的 N 端 *DELLA* 结构域, *CoDELLA1* 和 *CoDELLA2* 蛋白的磷酸化位点最为典型, 在 *DELLA* 结构域和 GRAS 结构域之间(polyS/T/V)存在大量磷酸化位点(图 2), 表明 *CoDELLAs* 蛋白具有典型的 *DELLA* 蛋白磷酸化位点。

2.3 *DELLA* 氨基酸序列比对

利用 DNAMAN 软件对油茶的 *DELLAs*、拟南芥的 RGA、GAI、RGL1、RGL2 和 RGL3、番茄的 GAI 及水稻的 SLR1 进行氨基酸序列比对, 结果表明(图 3), 这些物种的 *DELLA* 蛋白均有典型的 *DELLA* 结构域(*DELLA* 基序、TVHYNP 结构域)、GRAS 结构域(VHVID 基序、RVER 基序、SAW 基序)和核定位信号(NLS)。进一步利用 MEME 软件进行蛋白质保守域分析, 结果表明, 这些物种 *DELLA* 氨基酸序列的保守基序存在差异, 但均含有高度保守的特征性结构域, *DELLA* 蛋白特有的结构域中, *DELLA*-LE_xLE 基序(基序 5)、TVHYNP 基序(基序 8)均存在(图 4: B~D)。此外, 油茶 *DELLA* 蛋白的 N

表 2 油茶 5 个 DELLA 的基本信息

Table 2 Basic informations of 5 DELLAs in *Camellia oleifera*

蛋白 Protein	核苷酸长度 (bp) Nucleotide length	氨基酸长度 (aa) Amino acid length	等电点 pI	分子量 (kDa) Molecular weight	疏水指数 GRAVY	脂溶系数 Aliphatic index
CoDELLA1	1 791	597	5.22	65 295.39	-0.314	75.83
CoDELLA2	1 875	625	5.52	69 068.32	-0.303	82.74
CoDELLA3	1 848	616	5.42	67 163.53	-0.284	81.74
CoDELLA4	1 593	531	5.24	58 154.95	-0.120	90.04
CoDELLA5	1 581	527	5.49	57 829.38	-0.091	91.10

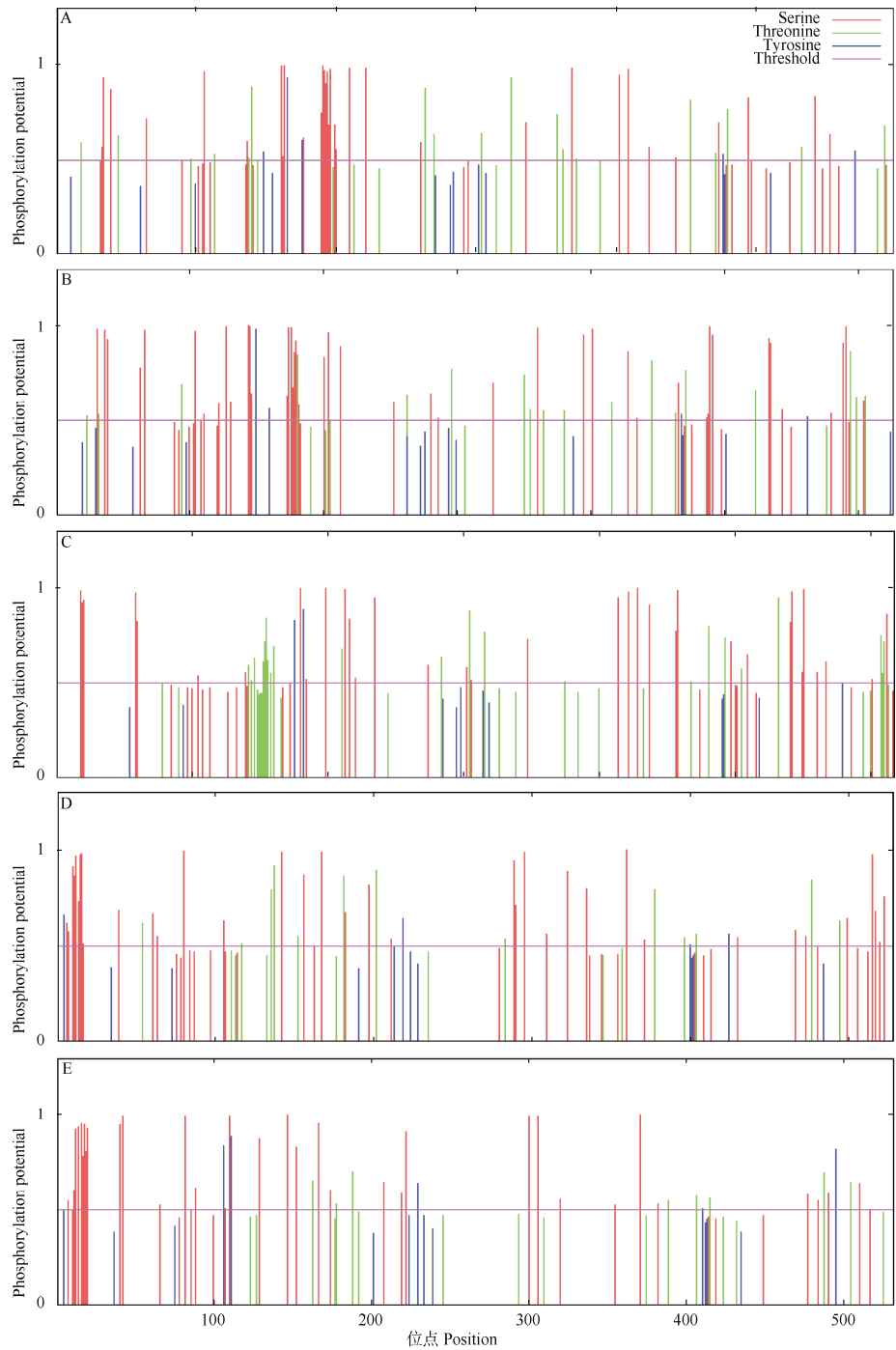


图 2 油茶 CoDELLA1~CoDELLA5 (A~E)的磷酸化位点预测

Fig. 2 Prediction of phosphorylation sites in CoDELLA1~CoDELLA5 (A~E) of *Camellia oleifera*

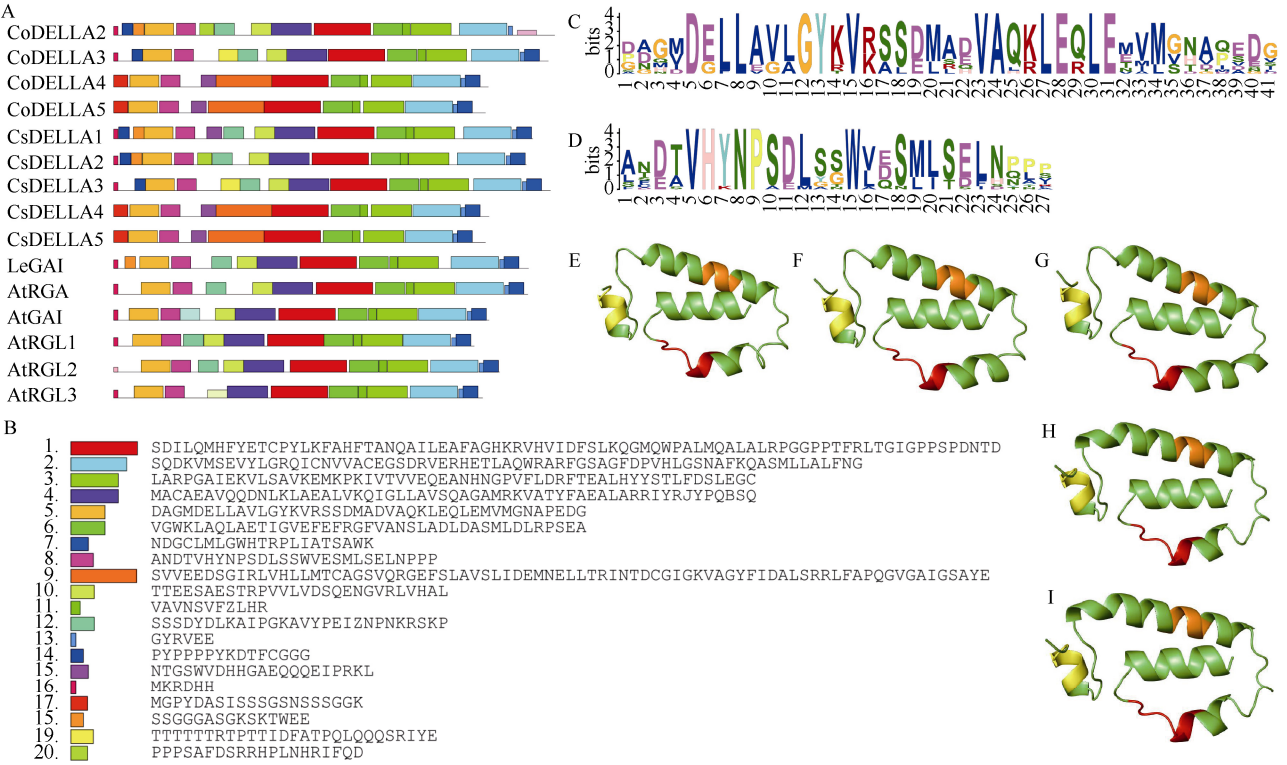


图 4 油茶 *DELLA* 蛋白结构预测。A: 不同物种的 *DELLA* 蛋白保守基序; B: 保守基序的氨基酸序列; C: *DELLA* 基序的氨基酸分布特征; D: TVHYNP 基序氨基酸分布特征; E-I: CoDELLA1~CoDELLA5 蛋白三级结构预测。

Fig. 4 Structure prediction of *DELLA* proteins in *Camellia oleifera*. A: Conserved motifs of *DELLA* in different species; B: Amino acid sequence of conserved motifs; C: Amino acid distribution of *DELLA* motif; D: Amino acid distribution of TVHYNP motif; E-I: Predicted 3D structure of CoDELLA1~CoDELLA5, respectively.

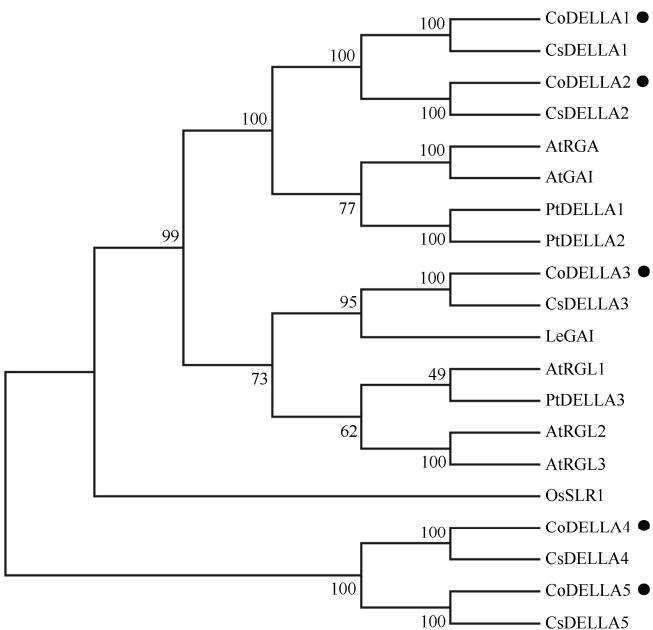


图 5 基于 *DELLA* 氨基酸序列的不同物种系统进化树。Co: 油茶; Cs: 茶树; At: 拟南芥; Le: 番茄; Os: 水稻; Pt: 杨树。

Fig. 5 Phylogenetic tree of different species based on *DELLA* amino acid sequences. Co: *Camellia oleifera*; Cs: *C. sinensis*; At: *Arabidopsis thaliana*; Le: *Lycopersicon esculentum*; OS: *Oryza sativa*; Pt: *Populus trichocarpa*.

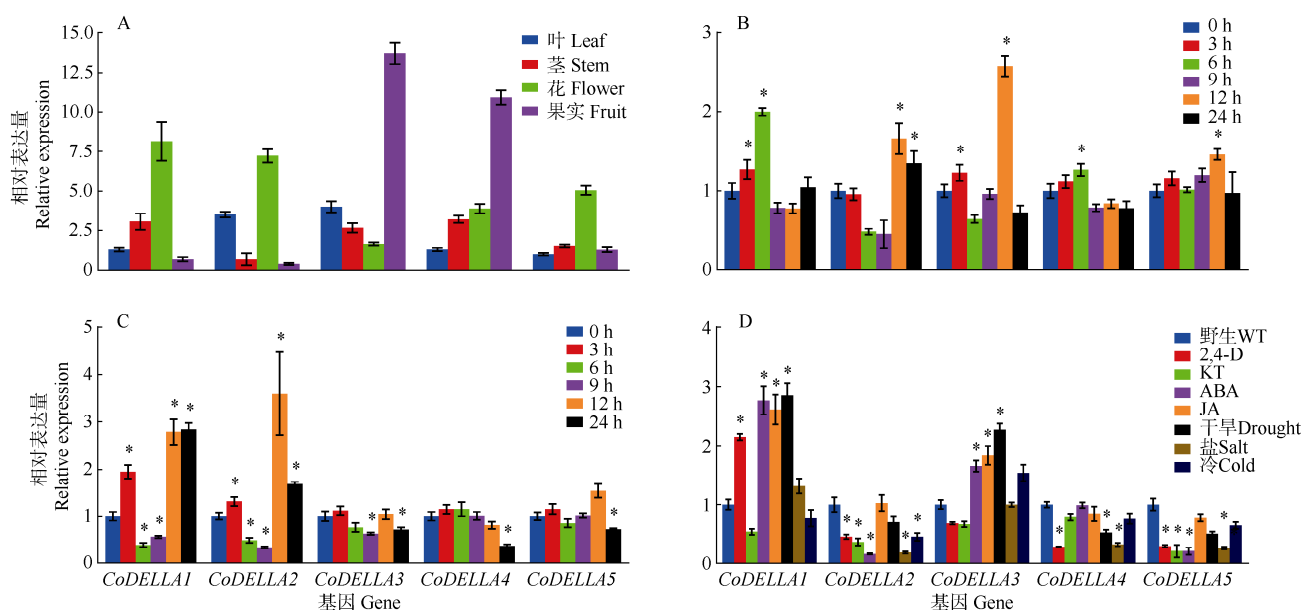


图 6 油茶 *CoDELLAs* 基因的表达模式。A: 组织表达模式; B: 赤霉素; C: 独脚金内酯; D: 激素和非生物胁迫; *: $P < 0.05$

Fig. 6 Expression patterns of *CoDELLAs* in *Camellia oleifera*. A: Tissue expression pattern; B: Gibberellin; C: Strigolactone; D: Phytohormones and abiotic stresses; *: $P < 0.05$

PCR 检测, 结果表明, 与对照相比, GA_3 处理 6 h 的 *CoDELLA1* 表达量提高; 而 *CoDELLA2* 和 *CoDELLA3* 在 6~9 h 的表达量略微下降, 但在处理 12 h 后表达量提高; *CoDELLA4* 与 *CoDELLA5* 的表达量差异不大(图 6: B)。这说明不同 *CoDELLAs* 对 GA_3 的响应时间存在差异。

CoDELLA1 和 *CoDELLA2* 经 $50 \mu\text{mol/L}$ 外源独脚金内酯(SL)处理 3、12 和 24 h 后的表达量比对照提高, 而处理 6、9 h 的表达量略有下降(图 6: C), 而 *CoDELLA3*、*CoDELLA4* 和 *CoDELLA5* 的表达量变化不大, 推测独脚金内酯可能对赤霉素信号转导活性有影响。

此外, 植物在激素与胁迫响应中存在大量信号交联, 为进一步了解 *CoDELLA* 基因的潜在功能, 分别对激素和胁迫处理 6 h 的油茶幼芽中 *CoDELLAs* 的表达特性进行了分析。结果表明, 与对照相比, 激素和胁迫处理对 *CoDELLA* 表达的影响不同(图 6: D), *CoDELLA1* 和 *CoDELLA3* 的表达均受 ABA、JA 和干旱胁迫的诱导, 且 *CoDELLA1* 的表达受 2,4-D 的诱导; *CoDELLA2*、*CoDELLA4*、*CoDELLA5* 的表达则受 2,4-D、盐胁迫等的抑制。这说明, 油茶中不同 *CoDELLA* 的表达受多种激素和胁迫的调控, *CoDELLA* 基因可能参与多种激素和胁迫调控的复杂生长发育过程。

3 结论和讨论

在植物生长发育过程中, 赤霉素通过抑制 DELLA 蛋白, 激活大量下游响应基因的表达, 从而影响种子休眠与萌发、植株大小及胁迫响应等生长发育过程^[12,15,18-19]。赤霉素对油茶侧枝发育、种子萌发、花芽分化及茶籽油脂代谢等方面都具有重要调控作用, 但其调控作用的分子机制尚需深入研究^[5,20-22]。本研究根据油茶全基因组序列, 通过 Primer 5 设计基因引物, 采用 PCR 技术成功克隆了油茶的 5 个 *DELLA* 基因, 通过对不同植物的 DELLA 氨基酸序列进行比对, 结果表明 DELLA 蛋白具有典型的 DELLA 结构域和 GRAS 结构域, 且保守基序的位置相近。DELLA 蛋白 N 端的 DELLA 结构域, 是其与赤霉素受体 GID1 蛋白结合互动的重要部位, 具有调控细胞内赤霉素信号转导的作用^[18,23]。将油茶、茶树、拟南芥、番茄和杨树的 DELLA 家族构建系统发育树, 可见油茶 *CoDELLAs* 与茶树的 *CsDELLAs* 具有较高的同源性, 且 *CoDELLA1*、*CoDELLA2*、*CoDELLA3* 与拟南芥和番茄的 DELLA 具有较高同源性, 表明其在功能上可能也具有一定相似性。磷酸化等多种翻译后修饰对蛋白稳定性具有重要影响, DELLA 蛋白的丝氨酸、苏氨酸的磷酸化参与 DELLA 蛋白稳定性调控, 该磷酸化作用

主要出现在 *DELLA* 蛋白的 *DELLA*/TVHYNP 基序, 以及位于 *DELLA* 结构域与 GRAS 结构域之间的富含丝氨酸、苏氨酸、缬氨酸(polyS/T/V)的调控位点^[11,24-25]。*CoDELLA* 的 N 端和 polyS/T/V 区域存在大量潜在的磷酸化位点, 表明这些 *CoDELLA* 均具有典型的蛋白稳定性调控机制。

实时荧光定量 PCR 分析表明, *CoDELLAs* 在花、茎、叶、果实中均有表达。*CoDELLA1*、*CoDELLA2* 和 *CoDELLA5* 均在花中的表达量最高, *CoDELLA3* 和 *CoDELLA4* 在果中的表达均高于叶、茎和花。已有研究表明, 拟南芥的 *GAI* 在所有组织中均有表达, *RGL1* 的表达主要集中在花器官, 而 *RGL1*、*RGL2* 和 *RGL3* 仅在萌发种子、花和果中表达量较高^[19,26]。同时, 花生(*Arachis hypogaea*)的 *AhDELLA3* 和 *AhDELLA4* 基因在花、种子中的表达量高于其他组织, 暗示其在这些部位的功能特异性^[27], 故推测 *CoDELLAs* 可能在油茶赤霉素信号转导途径发挥调控作用。

本研究表明, 外源赤霉素处理油茶, *CoDELLA1* 的表达量在 6 h、*CoDELLA2* 和 *CoDELLA3* 在 12 h 提高, 这与植物体内赤霉素的反馈调节相符。同样, 独脚金内酯处理油茶, *CoDELLA1* 和 *CoDELLA2* 在 3、12 和 24 h 的表达量提高, 而在 6、9 h 时略微下降。已有研究表明, *DELLA* 蛋白介导的赤霉素信号转导途径通常与生长素、细胞分裂素等植物激素信号途径存在信号交联作用, 其中独脚金内酯作为一种新发现的植物激素, 与赤霉素信号途径之间也存在潜在相互作用^[28], 且其分子机制也比较相似^[29], 故推测独脚金内酯可能对赤霉素信号转导的活性有一定影响。此外, 油茶 *CoDELLAs* 的表达也受生长素、细胞分裂素及盐胁迫等不同途径的调控, 表明其可能在植物赤霉素信号抑制作用和赤霉素信号途径与多种不同途径之间的信号交联作用发挥重要调控作用。

综上, 油茶中的 5 个 *DELLA* 蛋白均与茶树等植物的 *DELLA* 同源性较高, 且在花和果实中表达较高, 说明该类蛋白的结构保守性和在不同组织中作用的差异性。*GA₃* 和 *SL* 等激素及干旱等非生物胁迫下 *CoDELLAs* 表达水平的差异说明 *CoDELLAs* 功能的多样性。

参考文献

[1] MA L, CHEN Y Z. Analyzed camellia oil of function characteristics [J]. Chin Agric Sci Bull, 2009, 25(8): 82-84. [马力, 陈永忠. 茶油的功能

特性分析 [J]. 中国农学通报, 2009, 25(8): 82-84.]

- [2] LIU Q T, NIE R B, HUANG Y L, et al. Studies on increasing flue-cured tobacco seed vigor with gibberellins [J]. Seed, 2008, 27(3): 75-77. [刘启彤, 聂荣邦, 黄一兰, 等. 赤霉素提高烤烟种子活力的研究 [J]. 种子, 2008, 27(3): 75-77. doi: 10.3969/j.issn.1001-4705.2008.03.024.]
- [3] LI N. The influence of spraying Gibberellin acid on rice seed quality [J]. Guangdong Agric Sci, 2011, 38(15): 13-15. [李楠. 喷施赤霉素对水稻种子品质的影响 [J]. 广东农业科学, 2011, 38(15): 13-15. doi: 10.3969/j.issn.1004-874X.2011.15.004.]
- [4] LIU W, XIE B, NI G P, et al. Influence of gibberellin and amino acid on branch and leaf growth of *Syzygium grijsii* [J]. Bull Bot Res, 2011, 31(2): 218-226. [刘玮, 谢冰, 倪国平, 等. 赤霉素和氨基酸对三叶赤楠(*Syzygium grijsii*)枝叶生长影响研究 [J]. 植物研究, 2011, 31(2): 218-226. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2011.02.016.]
- [5] CHEN X, SUN Y, LI J A. Effects of GA and PP₃₃₃ on growth of *Camellia oleifera* seedlings [J]. Nonwood For Res, 2013, 31(2): 86-90. [陈显, 孙颖, 李建安. 赤霉素和多效唑对油茶幼株生长的影响 [J]. 经济林研究, 2013, 31(2): 86-90. doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2013.02.028.]
- [6] ZHANG Q, SU Y Q, XU Y M. Effect of harvesting time on contents of secondary metabolites in the leaf of *Eucommia ulmoides* treated by gibberellin acid [J]. J NW For Univ, 2010, 25(6): 130-133. [张强, 苏印泉, 徐咏梅. 采样时间对赤霉素处理杜仲叶次生代谢物含量的影响 [J]. 西北林学院学报, 2010, 25(6): 130-133.]
- [7] YUE C, ZENG J M, CAO H L, et al. Gibberellins metabolism and signaling pathway in higher plant [J]. Plant Physiol J, 2012, 48(2): 118-128. [岳川, 曾建明, 曹红利, 等. 高等植物赤霉素代谢及其信号转导通路 [J]. 植物生理学报, 2012, 48(2): 118-128. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2012.02.014.]
- [8] DAVIÈRE J M, ACHARD P. Gibberellin signaling in plants [J]. Development, 2013, 140(6): 1147-1151. doi: 10.1242/dev.087650.
- [9] ZHANG L, HUANG Z Y, SU S W, et al. Effects of exogenous hormones on the growth of lotus and expression of related genes [J]. J NW For Univ, 2019, 34(2): 35-41. [张琳, 黄志远, 苏少文, 等. 外源激素对荷花生长及相关基因表达的影响 [J]. 西北林学院学报, 2019, 34(2): 35-41. doi: 10.3969/j.issn.1001-7461.2019.02.06.]
- [10] HUANG X Z, JIANG C F, LIAO L L, et al. Progress on molecular foundation of GA biosynthesis pathway and signaling [J]. Chin Bull Bot, 2006, 23(5): 499-510. [黄先忠, 蒋才富, 廖立力, 等. 赤霉素作用机理的分子基础与调控模式研究进展 [J]. 植物学通报, 2006, 23(5): 499-510. doi: 10.3969/j.issn.1674-3466.2006.05.006.]
- [11] DAI C, XUE H W. Rice *early flowering1*, a *CKI*, phosphorylates *DELLA* protein SLR1 to negatively regulate gibberellin signalling [J].

- EMBO J, 2010, 29(11): 1916–1927. doi: 10.1038/emboj.2010.75.
- [12] TYLER L, THOMAS S G, HU J H, et al. DELLA proteins and gibberellin-regulated seed germination and floral development in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2004, 135(2): 1008–1019. doi: 10.1104/pp.104.039578.
- [13] HAN Y X, DAI H W, ZHENG S T, et al. Identification and expression analysis of the *DELLA* gene family in *Camellia sinensis* (L.) O. Ktze [J]. Plant Sci J, 2020, 38(5): 644–653. [韩雨欣, 代洪苇, 郑姝婷, 等. 茶树 *DELLA* 基因家族的鉴定及表达分析 [J]. 植物科学学报, 2020, 38(5): 644–653. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2020.50644.]
- [14] OLSZEWSKI N, SUN T P, GUBLER F. Gibberellin signaling: Biosynthesis, catabolism, and response pathways [J]. Plant Cell, 2002, 14(S1): S61–S80. doi: 10.1105/tpc.010476.
- [15] FU X D, RICHARDS D E, AIT-ALI T, et al. Gibberellin-mediated proteasome-dependent degradation of the barley *DELLA* protein SLN1 repressor [J]. Plant Cell, 2002, 14(12): 3191–3200. doi: 10.1105/tpc.006197.
- [16] ZHOU P, LI Q F, XIONG M, et al. Advances in *DELLA* protein-mediated phytohormonal crosstalk in regulation of plant growth and development [J]. Plant Physiol J, 2020, 56(4): 661–671. [周鹏, 李钱峰, 熊敏, 等. *DELLA* 蛋白介导的激素互作调控植物生长发育研究进展 [J]. 植物生理学报, 2020, 56(4): 661–671. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2019.0570.]
- [17] ZHOU C F, LIN P, YAO X H, et al. Selection of reference genes for quantitative real-time PCR in six oil-tea *Camellia* based on RNA-seq [J]. Mol Biol, 2013, 47(6): 836–851. doi: 10.1134/S0026893313060198.
- [18] ZHU Z G, KANG X J, LOR V S, et al. Characterization of a semi-dominant dwarfing *PROCERA* allele identified in a screen for CRISPR/Cas9-induced suppressors of loss-of-function alleles [J]. Plant Biotechnol J, 2019, 17(2): 319–321. doi: 10.1111/pbi.13027.
- [19] WEN C K, CHANG C. *Arabidopsis* *RGL1* encodes a negative regulator of gibberellin responses [J]. Plant Cell, 2002, 14(1): 87–100. doi: 10.1105/tpc.010325.
- [20] TIAN R Y, GUO Y, WANG Y G, et al. Effect of gibberellin treatment and wet sand stratification on seed germination of *Camellia oleifera* [J]. Seed, 2010, 29(8): 85–88. [田如英, 郭颖, 王元国, 等. 赤霉素浸种与湿沙层积对油茶种子发芽的影响 [J]. 种子, 2010, 29(8): 85–88. doi: 10.3969/j.issn.1001-4705.2010.08.026.]
- [21] WEN Y, SU S C, MA L Y, et al. Effects of gibberellins on flower bud formation and fruit quality in *Camellia oleifera* [J]. J Zhejiang Agric For Univ, 2015, 32(6): 861–867. [温玥, 苏淑钗, 马履一, 等. 赤霉素处理对油茶花芽形成和果实品质的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 2015, 32(6): 861–867. doi: 10.11833/j.issn.2095-0756.2015.06.006.]
- [22] CAI Y, WANG D X, CHEN S C, et al. Effect of gibberellin on growth of spring shoots and flower bud differentiation in *Camellia osmantha* [J]. J SW For Univ, 2020, 40(4): 180–184. [蔡娅, 王东雪, 陈仕昌, 等. 赤霉素对香花油茶花芽分化和春梢生长的影响 [J]. 西南林业大学学报, 2020, 40(4): 180–184. doi: 10.11929/j.swfu.201908001.]
- [23] UEGUCHI-TANAKA M, NAKAJIMA M, KATOH E, et al. Molecular interactions of a soluble gibberellin receptor, GID1, with a rice *DELLA* protein, SLR1, and gibberellin [J]. Plant Cell, 2007, 19(7): 2140–2155. doi: 10.1105/tpc.106.043729.
- [24] BLANCO-TOURINÁN N, SERRANO-MISLATA A, ALABADÍ D. Regulation of *DELLA* proteins by post-translational modifications [J]. Plant Cell Physiol, 2020, 61(11): 1891–1901. doi: 10.1093/pcp/pcaa113.
- [25] QIN Q Q, WANG W, GUO X L, et al. *Arabidopsis* *DELLA* protein degradation is controlled by a type-one protein phosphatase, TOPP4 [J]. PLoS Genet, 2014, 10(7): e1004464. doi: 10.1371/journal.pgen.1004464.
- [26] LEE K P, PISKUREWICZ U, TUREČKOVÁ V, et al. A seed coat bedding assay shows that RGL2-dependent release of abscisic acid by the endosperm controls embryo growth in *Arabidopsis* dormant seeds [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, 107(44): 19108–19113. doi: 10.1073/pnas.1012896107.
- [27] AN J, HOU L, LI C, et al. Cloning and expression analysis of four *DELLA* genes in peanut [J]. Russ J Plant Physiol, 2015, 62(1): 116–126. doi: 10.1134/S1021443715010021.
- [28] WALLNER E S, LÓPEZ-SALMERÓN V, GREB T. Strigolactone versus gibberellin signaling: Reemerging concepts? [J]. Planta, 2016, 243(6): 1339–1350. doi: 10.1007/s00425-016-2478-6.
- [29] WATERS M T, GUTJAHR C, BENNETT T, et al. Strigolactone signaling and evolution [J]. Annu Rev Plant Biol, 2017, 68: 291–322. doi: 10.1146/annurev-arplant-042916-040925.