

doi:10.3969/j.issn.1672-5565.2015.03.02

受赤霉素调节的拟南芥 *F-box* 基因筛选分析

李 丽, 刘德荣, 李新梅, 赵小英*, 刘选明*

(湖南大学生物学院, 长沙 410082)

摘要: 赤霉素(Gibberellins, GAs)作为一种植物激素,对植物的生长发育具有重要调控作用,但其作用机制有待进一步完善。F-box蛋白是SCF复合体的一个亚基,通过特异性识别底物来调控植物的生长发育。本研究采用生物信息学方法,通过分析拟南芥基因芯片数据库提供的数据库筛选到38个受GA调节的候选*F-box*基因,并对其中6个基因进行了实时荧光定量PCR验证。PlantCARE分析显示,其中30个基因的启动子区具有GA响应元件,以及IAA、ABA、光、温度干旱胁迫、或生物钟相关的顺式作用元件。通过分析BioGrid数据库提供的相互作用对象,发现其中18个候选F-box蛋白与GA2ox1, GA3ox1和GA3ox3具有相互作用关系。基因表达谱分析表明,这些候选*F-box*基因在拟南芥各个组织器官中都有不同程度的表达,对IAA、ABA、光、温度干旱等胁迫或不同光周期都具有一定的响应。为深入研究GA调控植物生长发育的分子机制提供了重要线索。

关键词: 赤霉素; *F-box* 基因; 拟南芥; 基因芯片

中图分类号: Q343.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-5565(2015)03-150-08

Screening and analysis of gibberellin-regulated *F-box* genes in *Arabidopsis*

LI li, LIU Derong, LI Xinmei, ZHAO Xiaoying*, LIU Xuanming*

(College of Biology, Hunan University, Changsha 410082, China)

Abstract: Gibberellins (GAs) act as one plant hormone, which play an important role in the regulation of plant growth and development, but the molecular mechanism for GA-mediated plant growth regulation remains to be perfect further. F-box proteins are the subunits of SCF complex and also control the plant growth and development via the specific recognition of substrates. In this study, 38 candidate *F-box* genes regulated by GA were selected through the analysis of gene microarray data in *Arabidopsis* using bioinformatics methods, and six of which were verified by real-time PCR. Furthermore, Plant CARE results show that there are thirty *F-box* genes with GA response elements and other elements involved in IAA, ABA, light, temperature and drought stresses or circadian clock in the promoter sequence. Besides, the analysis of interactions of proteins provided by BioGrid databases show that eighteen candidate F-box proteins have direct or indirect correlation with GA2ox1, GA3ox1 and GA3ox3. The gene expression profiles tell us that the candidate *F-box* genes express at all tissues and organs in *Arabidopsis*, and have responses to IAA, ABA, light, temperature and drought stresses, or photoperiod. Our results in this paper provide important clues for further study the molecular mechanism of plant growth and development regulated by GAs.

Keywords: GA; *F-box* gene; *Arabidopsis*; Gene microarray

赤霉素(Gibberellins, GAs)是一类双萜类植物激素,它在植物的各个生理学过程中起促进作用,包括种子的萌发、营养生长、开花以及各种生物和非生

物胁迫响应等^[1-4]。活性GAs的水平通常是受到严格调控的,并且在特定的作用位点积累来调控植物的生长发育^[5-8]。目前就GAs合成途径的研究比较详

收稿日期:2015-04-03;修回日期:2015-05-04.

基金项目:国家自然科学基金项目(No:31171176);湖南省自然科学基金项目(No:11JJJA002)。

作者简介:李丽,女,硕士研究生,研究方向:植物分子生物学;E-mail: 957800401@qq.com.

* 通信作者:赵小英,女,教授,硕导,研究方向:植物赤霉素和光信号转导;E-mail: zxy_mm@163.com;

刘选明,男,教授,博导,研究方向:植物功能基因组学、植物发育分子生物学、生物质再生能源等;E-mail: xml05@126.com.

细,它需要一系列酶的参与,其中关键酶 GA20-氧化酶 (GA20ox) 和 GA3-氧化酶 (GA3ox) 的丰度在很大程度上决定着活性 GAs 的水平,然而另一种关键酶 GA2-氧化酶 (GA2ox) 能使活性 GAs 失活^[9-12]。对于 GA 信号途径,始于 GA 与其受体 GID1(在拟南芥中有:GID1A, GID1B 和 GID1C) 结合,然后促进 GA-GID1-DELLA 复合物的形成,进而启动 DELLA 蛋白的泛素化降解,从而解除 DELLA 蛋白的生长抑制效应^[13-15]。

SCF 复合体是众多 E3 泛素连接酶中的一种,其组成亚基之一, F-box 蛋白能特异性识别底物,从而介导靶蛋白的降解^[16]。在拟南芥中,当 GA 存在的情况下, F-box 蛋白 SLY1 就通过与 DELLA 蛋白直接相互作用使其被泛素化降解,进而促进植物对 GA 的应答^[17]。拟南芥基因组中约存在 700 多个 *F-box* 基因^[18], 大多数 *F-box* 基因的功能尚不清楚。那么是否还存在其它更多的 *F-box* 基因参与到复杂的 GA 信号途径中呢?

我们采用生物信息学方法,试图挖掘拟南芥中受 GA 调节的 *F-box* 基因,分析这些候选 *F-box* 基因上游启动子中的顺式作用元件,组织器官表达谱、对各种环境因子如光、温度、不同光周期等的响应表达谱,预测这些基因的编码蛋白与 GA 合成代谢及信号途径关键酶和蛋白因子之间的相互作用关系,为深入研究 GA 调控植物生长发育的分子机制提供重要线索和思路。

1 材料和方法

1.1 芯片数据下载

登录 NCBI 的 GEO 数据库 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gds>), 以“Gibberellin”和“*Arabidopsis*”为关键词检索,分别下载登录号 (Accession) GSE29699, GSE35408, GSE39384, GSE6150 和 GSE7353 等 5 组芯片数据。挑选芯片数据时,仅选取 GA 处理野生型拟南芥的数据,多种激素处理或 GA 处理突变体的芯片全部排除,以确保试验的准确性。

1.2 芯片数据分析

利用 RMAExpress 将原始芯片数据标准化^[19], 然后用自定义的 perl 程序筛选表达量有差异的基因。同时满足下列条件的基因被认定受 GA 调节的候选 *F-box* 基因:(1) 该基因的表达值大于或等于本组芯片所有表达值的 25% 分位值;(2) GA 处理后该基因的表达量上调或下调 1.4 倍以上 ($P < 0.05$); (3) 该基因的表达变化趋势(升高或降低)至少在 2 组芯片中表现一致。

1.3 启动子分析

从 Tair 网站 (<https://www.arabidopsis.org/>) 下载基因的启动子(起始密码子上游 1 500 bp 的序列), 利用 PlantCARE 网站 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/w ebtools/plantcare/html/>) 提供的在线分析工具分析所有序列^[20], 并统计和 GA、IAA、ABA、光、温度干旱胁迫及生物钟相关的顺式作用元件。

1.4 候选基因的表达谱和相互作用网络分析

利用 Genevestigator (<https://genevestigator.com/g v/>) 分别分析候选 *F-box* 基因在不同激素 (ABA、IAA)、光、温度(冷、热)、干旱、光周期和不同组织中的表达情况^[21]。利用 Cytoscape 分析候选 *F-box* 基因编码蛋白与 GA 合成代谢途径及信号途径关键酶和蛋白因子的相互作用情况^[22], 分析过程仅以 BioGrid 数据库提供的相互作用数据为对象^[23]。由于整个相互作用网络比较复杂,对 GA 与候选 *F-box* 蛋白建立连接没有影响的其它蛋白已被移除。

1.5 GA 处理

首先对拟南芥野生型 Col-0 种子进行表面消毒,即:用 70% 的乙醇消毒 30 s, 然后加入 1.5% 的次氯酸钠 (NaClO), 使种子完全淹没其中,并不断晃动确保消毒效率,10 min 后用无菌水将种子清洗 5 次。接着,将消毒后的种子播种于 1/2MS 培养基上,于 4 °C 黑暗下低温处理 4 d, 然后转到持续白光下生长,6 d 后,用 50 μmol 的 GA₃ 喷洒幼苗,分别于 0、0.5、1.5、3、6、9、12 h 后收集材料(GA 处理前收集材料的时间点定为 0 h), 在液氮中速冻,然后保存于 -80 °C, 用于 RNA 分析。

1.6 实时荧光定量 PCR 分析

首先用 RNAiso Plus 试剂 (Takara, Japan) 提取材料中的总 RNA, 然后参照试剂盒提供的说明,用 PrimeScript RT Reagent Kit with gDNA Eraser (Perfect Real Time) (Takara, Japan) 将 RNA 逆转录成单链 cDNA。随后,用 SYBR Premix Ex Taq™ (Tli RNaseH Plus) (Takara, Japan) 试剂盒进行实时荧光定量 PCR 分析。实时荧光定量 PCR 在 Mx3000 Real-time PCR 系统 (Stratagene, The Netherlands) 中进行, PCR 程序为: 95 °C 5 min, 95 °C 30 s, 58 °C 20 s, 72 °C 30 s, 根据基因本底表达水平的差异, 设计不同的循环数, 一般为 40 个循环。PCR 引物为: *Atlg23390* (5'-AAG CTCTCGATCTCTGTCCCG-3' 和 5'-ATCCCTCT TAGTTTCTCCAAATACG-3'); *Atlg61340* (5'-GAG AGTCTTTGTTAATTCAGCGAGT-3' 和 5'-ATGTG ACTGCTTTGCTATCATTTGTA-3'); *Atlg78280* (5'-GTGTTGGTGGCACTGTATCCT-3' 和 5'-TCATC CGTGTCTCTTCTCTTT-3'); *At3g61060* (5'-ACGG GTCGTCTTTGTTTATCTATTT-3' 和 5'-TCCTTCC

AAGCCTCTTTGATGTTTT-3'); *At4g21510* (5'-TCTCGACTTGAGTGTCTCCCTC-3' 和 5'-GCTCTTTCCTCTTAGCCTTGGT-3'); *At5g50450* (5'-ACGCTCTTACCTCTCTCTGAAATC-3' 和 5'-CCGACCCGA ACTAAACCACTCT-3'); *Actin2* (5'-CACTGTGCCAA TCTACGAGGGT-3' 和 5'-ACAAACGAGGGCTGGAACAAG-3')。以拟南芥持家基因 *ACTIN2* 的表达水平作为内参计算待测基因的相对表达水平^[24]。每一个数据代表三个重复试验的平均值。

2 结果和分析

2.1 受 GA 调节的拟南芥 *F-box* 基因筛选及其启动子分析

在拟南芥基因组中约存在 700 多个 *F-box* 基因,为了初步确定哪些 *F-box* 基因可能为 GA 途径

相关基因,我们首先采用生物信息学方法筛选受 GA 调节的 *F-box* 基因。在 <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/geo/>(GEO)网站中共下载了 5 组基因芯片,分别是 GSE29699, GSE35408, GSE39384, GSE6150 和 GSE7353,用 RMAExpress 将原始数据标准化,然后用自定义的 perl 程序进行数据分析,结果筛选到 38 个受 GA 调节(在 $P < 0.05$ 时,上调或者下调 1.4 倍以上)的候选 *F-box* 基因(见表 1)。随后,对这 38 个基因起始密码子上游 1 500 bp 启动子序列进行分析,结果发现其中 30 个基因的上游启动子区具有不同数量的 GA 响应元件 GARE-motif(见表 1),进一步说明这些基因可能是 GA 反应相关基因。此外,还发现这些基因的启动子序列中具有光、激素、温度和干旱胁迫、或光周期等环境因子响应元件(见表 1)。

表 1 38 个候选 *F-box* 基因的统计

Table 1 The statistics of 38 selected *F-box* genes

Tair ID	Short description	Other name(s)	GA	Light	IAA, ABA	Stress	Circadian clock
At1g107800	F-box/RNI-like protein	T16B5.8	2	23		5	1
At1g12710	phloem protein 2-A12	PP2-A12; T12C24.23; T12C24_23	1	16	1	1	
At1g12820	auxin signaling F-box 3 protein	F13K23.7; F13K23_7	1	16	1	3	4
At1g15670	F-box protein KMD	F7H2.1; F7H2_1		22		4	2
At1g21410	F-box protein SKP2A	F24J8.5; F24J8_5; SKP2A	1	22	2	3	2
At1g23390	F-box/kelch-repeat protein	F26F24.26; F26F24_26		22		1	1
At1g30950	protein UNUSUAL FLORAL ORGANS	F17F8.16; UFO; UNUSUAL FLORAL ORGANS	1	2		2	
At1g31350	KAR-UP F-box 1	KUF1; T19E23.14; T19E23_14		14		1	
At1g47790	putative F-box protein	T2E6.11; T2E6_11		15		4	1
At1g61340	F-box stress induced 1	T1F9.17; T1F9_17	2	18	4	6	
At1g63090	phloem protein 2-A11	AtPP2-A11; F16M19.16; F16M19_16; PP2-A11	2	18		2	1
At1g68050	flavin-binding, kelch repeat, fbox 1	ADO3; FKF1; T23K23.10; T23K23_10	2	12	1	4	1
At1g78100	F-box protein	T11H11.4; T11H11_4	2	18	2	3	2
At1g78280	F-box protein	F3F9.18; F3F9_18	1	19	6	3	1
At1g78840	putative F-box/FBD/LRR-repeat protein	F9K20.11; F9K20_11	1	19	1	3	1
At1g80440	F-box/kelch-repeat protein	T21F11.23; T21F11_23	8	14	1	1	
At2g02870	F-box/kelch-repeat protein SKIP11	T17M13.4; T17M13_4	2	12	1	2	
At2g18780	F-box protein	MSF3.16; MSF3_16	1	19	6	2	1
At2g21680	putative F-box/kelch-repeat protein	F2G1.5; F2G1_5	2	23	2	3	
At2g32560	F-box protein	T26B15.12; T26B15_12	1	3	12		2
At2g41170	F-box protein	T3K9.6; T3K9_6	4	10		5	3
At2g44130	F-box/kelch-repeat protein	F6E13.26	1	16	1	2	2
At3g07550	RNI-like superfamily protein		2	20	2		1
At3g08810	F-box/kelch-repeat protein		3	11	4	1	4

续(表1)

Tair ID	Short description	Other name(s)	GA	Light	IAA, ABA	Stress	Circadian clock
At3g20710	F-box family protein		1	17	5	1	2
At3g23880	F-box/kelch-repeat protein			10	1	3	1
At3g49150	putative F-box/LRR-repeat protein			12	1	6	
At3g49510	F-box protein		3	16	3		4
At3g61060	phloem protein 2-A13	AtPP2-A13; phloem protein 2-A13; PP2-A13	2	19	5	2	2
At4g21510	F-box stress induced protein 2	F18E5.130; F18E5_130	3	20	2	2	4
At4g30640	RNI-like superfamily protein	F17I23.20; F17I23_20	2	16	2	1	1
At5g02920	F-box/LRR-repeat protein 25	F9G14.230; F9G14_230		11	1		1
At5g04010	probable F-box protein	F8F6.220; F8F6_220	1	10		2	2
At5g06550	HR demethylase-like protein	F15M7.8; F15M7_8	1	13			2
At5g40050	putative F-box protein	MUD12.3; MUD12_3	2	19	3	8	1
At5g43190	F-box/kelch-repeat protein	MNL12.1; MNL12_1	2	22	1	6	1
At5g50450	MYND-type zinc finger protein			14	1	1	1
At5g60610	FBD-associated F-box protein	MUP24.3; MUP24_3	5	16	3	8	4

2.2 部分候选 *F-box* 基因表达鉴定

为了进一步确定芯片分析结果的可靠性,我们从中挑选了6个在芯片中表达量改变倍数较大的 *F-box* 基因进行实时荧光定量 PCR 鉴定,这些基因分别是 *At1g23390*, *At1g61340*, *At1g78280*, *At3g61060*, *At4g21510* 和 *At5g50450*。芯片结果中 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/geo/query/acc.cgi?acc=GSE6150>),在 GA 处理 0.5 h 时, *At1g23390* 的表达水平下降 2.2 倍,随着处理时间延长,在 1 h 和 3 h 时,其表达水平有所回升,而 *At1g61340* 的表达变化趋势则相反,在 GA 处理 0.5 h 时的表达水平较对照上升了 4.7 倍,然后随着时间推移,逐渐下降; *At1g78280* 和 *At3g61060* 对 GA 的反应相对较慢,GA

处理 1 h 后,其表达水平才有显著的升高,分别是对照的 1.6 倍和 2.1 倍,在 3 h 时,与对照相比,稍微有所降低; *At5g50450* 则在 GA 处理 0.5 h、1 h 和 3 h 下,其 mRNA 水平逐渐升高。

实时荧光定量 PCR 分析结果表明,这 6 个 *F-box* 基因对外源 GA 均有响应(见图 1),并且变化趋势与芯片结果大体一致。例如, *At1g23390* 和 *At1g61340* 对 GA 的响应较迅速,在 GA 处理后 0.5 h 就分别达到表达水平的最低值和峰值,分别下降和升高 1.7 倍和 1.9 倍(见图 1a, b); *At1g78280* 和 *At3g61060* 在 GA 处理 6 h 时,其表达水平较对照分别降低了 1.47 和 1.69 倍(见图 1c, d)。进一步证实了筛选结果的可靠性。

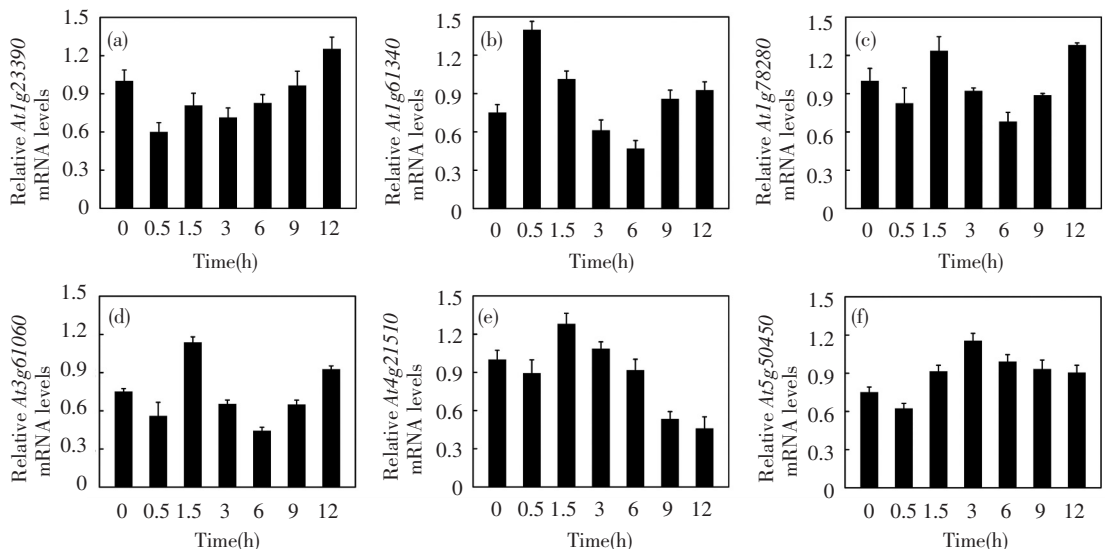


图1 外源 GA₃ 处理对 6 个候选 *F-box* 基因表达的影响

Fig.1 The effect of exogenous GA₃ treatment on the mRNA expression of 6 candidate *F-box* genes

2.3 候选 F-box 蛋白与 GA 途径关键蛋白的相互作用网络分析

为了进一步分析候选 *F-box* 基因与 GA 的关系, 我们利用 BioGrid 数据库中提供的相互作用对象, 用 Cytoscape 软件分析 38 个候选 *F-box* 蛋白与 GA 途径关键酶和蛋白因子 (GA20ox、GA3ox、GA2ox、GID1 和 DELLA) 之间是否存在直接或间接相互作用关系。结

果发现 *F-box* 蛋白 At1g68050 (FKF1) 与 GA2ox1 和 GA3ox3 具有相互作用关系, 其它 17 个 *F-box* 蛋白 (图 2 中粗线框标记部分) 通过 SCF 复合体组成亚基 Skp1 相关蛋白 Skp1 HOMELOGUE 1、Skp1-like2 和 At1g22920 与 GA2ox1、GA3ox1 和 GA3ox3 蛋白间有关联 (见图 2), 表明这 18 个 *F-box* 基因可能参与调控 GA 的合成和代谢。

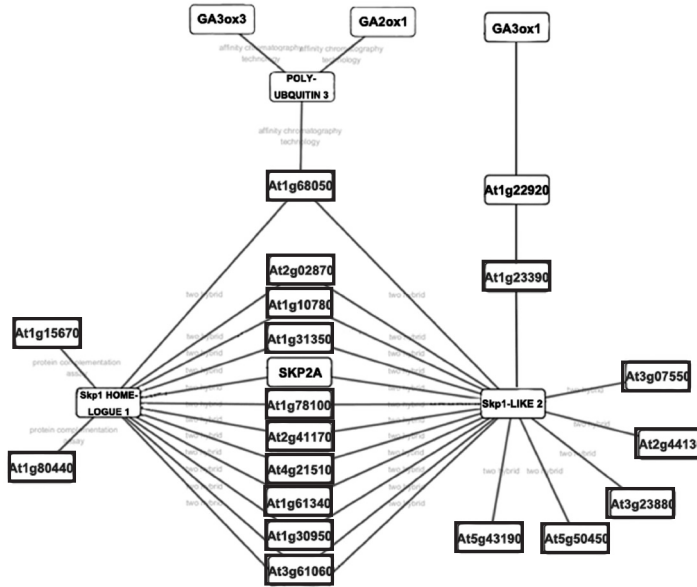


图 2 候选 *F-box* 蛋白与 GA 途径关键蛋白的相互关系网络

Fig. 2 The correlation network between candidate *F-box* proteins and key proteins involved in GA pathway

2.4 候选 *F-box* 基因的表达谱分析

2.4.1 不同组织器官中的表达谱分析

由于 GAs 通常是在植物特定的功能部位积累并发挥作用^[5-8], 因此我们对候选的 38 个 *F-box* 基因在拟南芥不同组织器官中的表达情况进行了分析。从图 3 中可以看出, *At1g78100*、*At2g41170* 和 *At3g08810* 这 3 个基因在所有组织中的表达都是极

其低的, *At1g47790* 和 *At3g49510* 只在果荚中表达较高, 可能参与调控果荚及种子的发育; *At3g20710* 和 *At5g60610* 只在雄蕊中有一定量的表达, 可能参与花和雄蕊的发育; 其它 *F-box* 基因的表达则相对广泛, 在拟南芥幼苗、下胚轴、花、果荚和根中都有不同程度的表达, 表明这些基因可能参与了植物整个生长发育过程的调控。

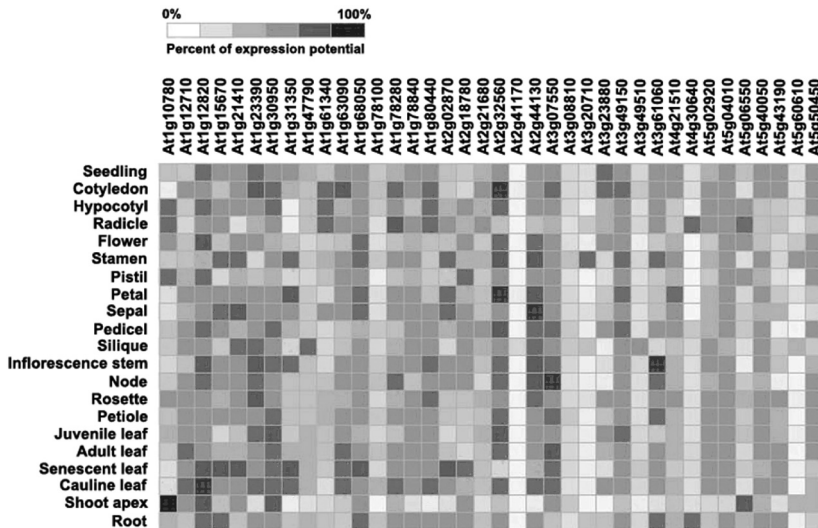


图 3 候选 *F-box* 基因在拟南芥不同组织中的表达谱

Fig. 3 The expression profile of candidate *F-box* genes in different tissues of *Arabidopsis*

2.4.2 不同激素、光、温度和干旱胁迫及不同光周期下的表达谱分析

由于其它激素,如生长素可以调控 GAs 的合成^[1],且激素之间通常可以形成复杂的交叉调控网络,同时 GA 也可以将环境信号如光、非生物胁迫及光周期等信号进行整合,进而调控植物的生长发育,从而使植物适应外界环境的变化^[25-30]。因此,我们利用 Genevestigator 分析了 38 个候选 *F-box* 基因响应 IAA、ABA、光、温度和干旱胁迫及不同光周期的表达谱。

从图 4 中可看出,大部分 *F-box* 基因对这些环境因子及激素都有一定的响应,其中对环境因子的应答较强烈。具体而言,在上述因子分别作用下其

表达水平上调或下调超过 2 倍 ($P < 0.05$) 的 *F-box* 基因有,激素 (ABA、IAA) 处理下: *At1g10780*, *At1g21410*, *At1g80440*, *At3g23880*, *At3g61060*, *At5g06550*;不同光下: *At1g23390*, *At1g80440*;光周期影响下: *At1g15670*, *At1g23390*, *At1g61340*, *At1g63090*, *At1g78100*, *At1g80440*, *At2g44130*, *At3g23880*, *At3g61060*, *At4g21510*;胁迫影响下: *At1g10780*, *At1g15670*, *At1g21410*, *At1g23390*, *At1g61340*, *At1g80440*, *At3g61060*。综合而言,对各种环境因子都响应显著的基因为: *At1g23390* 和 *At1g80440*,这 2 个基因可能通过 GA 信号通路,参与激素间的交叉会话以及植物对环境因子的响应。

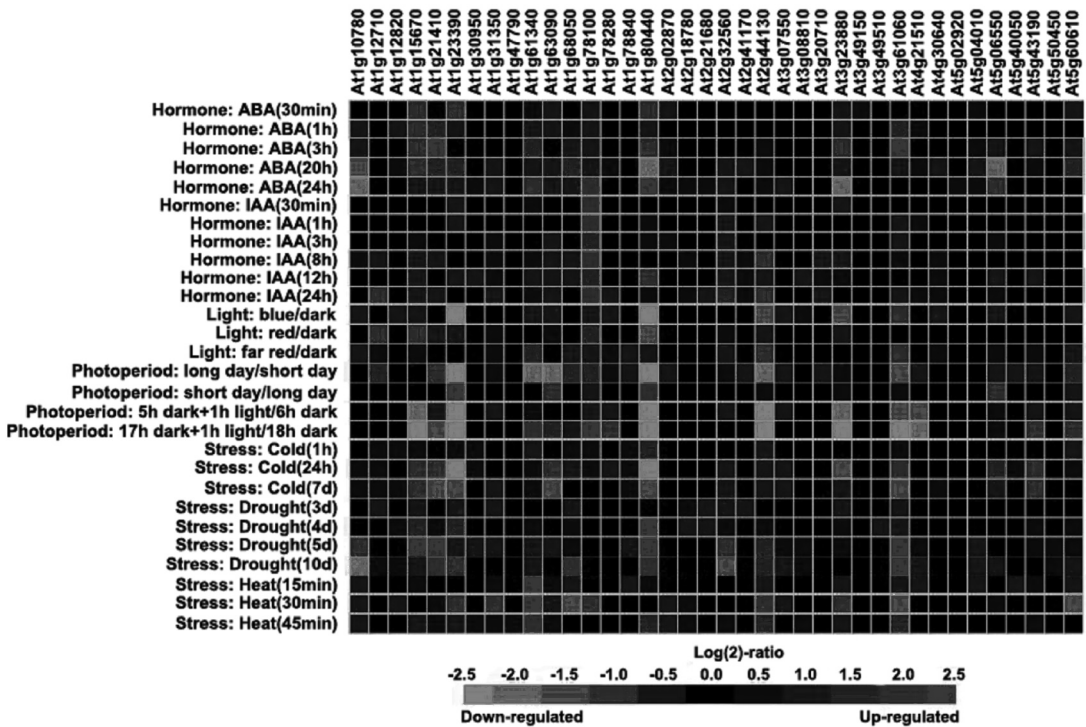


图 4 候选 *F-box* 基因在不同激素或环境因子影响下的表达谱

Fig. 4 The expression profile of candidate *F-box* genes under different environment factors or hormones

3 讨论

本研究通过基因芯片分析,总共筛选到表达水平受 GA 上调或下调 1.4 倍以上的 *F-box* 基因 38 个。通过对这 38 个基因上游 1 500 bp 启动子区分析,发现其中 30 个基因都具有 GA 响应元件 GARE-motif,以及其它激素或者环境因子响应元件,如 IAA、ABA、光、生物钟或温度及干旱等响应元件,表明这些基因可能在 GA 信号通路以及植物对外界环境变化的响应中起重要作用。

从 38 个基因中挑选了 6 个在芯片分析结果中表达量改变较大的基因进行了实时荧光定量 PCR 鉴定,证实这 6 个基因对外源 GA 均有不同程度的

响应,并且与芯片结果大体一致。此外,通过对 BioGrid 数据库中提供的相互作用对象分析,发现一些候选 *F-box* 蛋白与 GA 合成代谢途径关键酶 GA3ox1、GA3ox3 和 GA2ox1 具有一定的相互作用关系,但是在植物体内是否存在相互作用,是间接互作还是直接互作,还有待进一步验证。

植物体内 GAs 的水平受到严格调控并且在特定的功能位点积累进而调控植物的生长发育^[5-8]。通过对 38 个候选 *F-box* 基因的表达谱分析,发现大部分基因在拟南芥幼苗、下胚轴、花和根中有不同程度的表达,而这些部位的生长发育也受到 GA 的调控^[1-4]。GAs 不仅直接调控植物的生长发育,还能通过对环境信号,如光、温度和干旱等非生物胁迫及生物钟等进行整合进而对植物的生长发育进行调

控^[25-30]。本研究筛选到的受 GA 调节的部分候选 *F-box* 基因对不同光、光周期及胁迫具有很强的响应,同时对激素 ABA 和 IAA 也有不同程度的应答。推测这些基因可能通过 GA 信号通路参与植物生长发育,以及植物对环境因子的响应。

总之,通过生物信息学方法,我们筛选到了一系列响应 GA 的 *F-box* 基因,并可能通过 GA 信号通路参与植物对环境因子的应答。因此,本研究结果为我们今后深入研究 GA 调控植物生长发育的分子机制提供了重要线索。

参考文献

- [1] OLSZEWSKI N, SUN T P, GUBLER F. Gibberellin signaling, biosynthesis, catabolism, and response pathways [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(Suppl): S61-S80.
- [2] UEGUCHI-TANAKA M, NAKAJIMA M, MOTOYUKI A, et al. Gibberellin receptor and its role in gibberellin signaling in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58: 183-198.
- [3] SCHWECHHEIMER C, WILLIGE B C. Shedding light on gibberellic acid signaling [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(1): 57-62.
- [4] HAUVERMALE A L, ARIIZUMI T, STEBER C M. Gibberellin signaling: a theme and variations on DELLA repression [J]. *Plant Physiol*, 2012, 160(1): 83-92.
- [5] UBEDA-TOMÁS S, FEDERICI F, CASIMIRO I, et al. Gibberellin signaling in the endodermis controls *Arabidopsis* root meristem size [J]. *Curr Biol*, 2009, 19(14): 1194-1199.
- [6] NELISSEN H, RYMEN B, JIKUMARU Y, et al. A local maximum in gibberellin levels regulates maize leaf growth by spatial control of cell division [J]. *Curr Biol*, 2012, 22(13): 1183-1187.
- [7] LÖFKE C, ZWIEWKA M, HEILMANN I, et al. Asymmetric gibberellin signaling regulates vacuolar trafficking of PIN auxin transporters during root gravitropism [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2013, 110(9): 3627-3632.
- [8] SHANI E, WEINSTAIN R, ZHANG Y, et al. Gibberellins accumulate in the elongating endodermal cells of *Arabidopsis* root [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2013, 110(12): 4834-4839.
- [9] BIRNBAUM K, SHASHA D E, WANG J Y, et al. A gene expression map of the *Arabidopsis* root [J]. *Science*, 2003, 302(5652): 1956-1960.
- [10] YAMAGUCHI S. Gibberellin metabolism and its regulation [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 225-251.
- [11] HEDDEN P, THOMAS S G. Gibberellin biosynthesis and its regulation [J]. *Biochem J*, 2012, 444(1): 11-25.
- [12] RIEU I, ERIKSSON S, POWERS S J, et al. Genetic analysis reveals that C19-GA 2-oxidation is a major gibberellin inactivation pathway in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(9): 2420-2436.
- [13] MCGINNIS K M, THOMAS S G, SOULE J D, et al. The *Arabidopsis* SLEEPY1 gene encodes a putative F-box subunit of an SCF E3 ubiquitin ligase [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(5): 1120-1130.
- [14] WILLIGE B C, GHOSH S, NILL C, et al. The DELLA domain of GA INSENSITIVE mediates the interaction with the GA INSENSITIVE DWARF1A gibberellin receptor of *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2007, 19(4): 1209-1220.
- [15] MURASE K, HIRANO Y, SUN T P, et al. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1 [J]. *Nature*, 2008, 456(7221): 459-463.
- [16] CRAIG K L, TYERS M. The F-box: a new motif for ubiquitin dependent proteolysis in cell cycle regulation and signal transduction [J]. *Prog Biophys Mol Biol*, 1999, 72(3): 299-328.
- [17] DILL A, THOMAS S G, HU J, et al. The *Arabidopsis* F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation [J]. *Plant Cell*, 2004, 16(6): 1392-1405.
- [18] RISSEUW E P, DASKALCHUK T E, BANKS T W, et al. Protein interaction analysis of SCF ubiquitin E3 ligase subunits from *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2003, 34(6): 753-767.
- [19] BOLSTAD B M, IRIZARRY R A, ASTRAND M, et al. A comparison of normalization methods for high density oligonucleotide array data based on variance and bias [J]. *Bioinformatics*, 2003, 19(2): 185-193.
- [20] LESCOT M, DÉHAIS P, THIJS G, et al. PlantCARE, a database of plant cis-acting regulatory elements and a portal to tools for in silico analysis of promoter sequences [J]. *Nucleic Acids Res*, 2002, 30(1): 325-327.
- [21] HRUZ T, LAULE O, SZABO G, et al. Genevestigator v3: a reference expression database for the meta-analysis of transcriptomes [J]. *Adv Bioinformatics*, 2008, 2008: 420747.
- [22] SAITO R, SMOOT M E, ONO K, et al. A travel guide to Cytoscape plugins [J]. *Nat Methods*, 2012, 9(11): 1069-1076.
- [23] STARK C, BREITKREUTZ B J, REGULY T, et al. BioGRID: a general repository for interaction datasets [J]. *Nucleic Acids Res*, 2006, 34: D535-D539.
- [24] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C(T)}$ Method [J]. *Methods*, 2001, 25(4): 402-408.
- [25] DE LUCAS M, DAVIÈRE J M, RODRÍGUEZ-FALCÓN M, et al. A molecular framework for light and gibberellin

- control of cell elongation [J]. *Nature*, 2008, 451(7177): 480-484.
- [26] DJAKOVIC-PETROVIC T, DE WIT M, VOESENEK L A, et al. DELLA protein function in growth responses to canopy signals [J]. *Plant J*, 2007, 51(1): 117-126.
- [27] FENG S, MARTINEZ C, GUSMAROLI G, et al. Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins [J]. *Nature*, 2008, 451(7177): 475-479.
- [28] ACHARD P, GONG F, CHEMINANT S, et al. The cold-inducible CBF1 factor-dependent signaling pathway modulates the accumulation of the growth-repressing DELLA proteins via its effect on gibberellin metabolism [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(8): 2117-2129.
- [29] STAVANG J A, GALLEGO-BARTOLOMÉ J, GÓMEZ M D, et al. Hormonal regulation of temperature-induced growth in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2009, 60(4): 589-601.
- [30] FUKAO T, BAILEY-SERRES J. Submergence tolerance conferred by Sub1A is mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2008, 105(43): 16814-16819.