

甘蔗 *ScGID2* 基因的克隆鉴定及其在赤霉素信号转导中的表达调控模式分析

陈荣发¹, 梁序昭², 赖振光¹, 邓宇驰¹, 吴宗猛¹, 文俊丽¹, 周忠凤¹, 李燕娇³, 吴期滨⁴, 范业赓^{1*}, 吴建明^{1*}

1. 广西壮族自治区农业科学院甘蔗研究所/农业农村部广西甘蔗生物技术与遗传改良重点实验室/广西甘蔗遗传改良重点实验室, 广西南宁 530007; 2. 广西种业集团有限公司, 广西南宁 530007; 3. 广西壮族自治区农业科学院微生物研究所, 广西南宁 530007; 4. 中国热带农业科学院热带生物技术研究所/热带作物生物育种全国重点实验室, 海南海口 571101

摘要: 甘蔗节间长度是决定株高的重要因素, 适当促进甘蔗节间伸长可以提高单产。前期研究发现, 赤霉素受体 (gibberellin insensitive dwarf, GID) 在甘蔗节间伸长盛期高表达, 且该过表达可增强赤霉素信号并促进节间伸长。本研究以桂糖 42 号、新台糖 22 号和桂辐 98-296 等甘蔗品种为材料, 克隆 *ScGID2* 基因的 CDS 序列并进行生物信息学分析, 通过实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 分析该基因在不同组织、不同基因型品种及赤霉素 (GA₃) 处理下的表达模式。结果显示: *ScGID2* 基因的 CDS 全长为 720 bp, 编码 239 个氨基酸, 含保守的 F-box 结构域, 与高粱、玉米等禾本科植物的 GID2 同源性较高 (88.75%以上), 主要定位于细胞核。表达模式分析显示, *ScGID2* 在未伸长期茎尖中的表达量最高, 其次是伸长盛期的+2 节间。不同甘蔗品种间 *ScGID2* 基因的表达模式存在差异, 新台糖 22 号、桂辐 98-296 和桂糖 43 号 *ScGID2* 基因的表达呈先升后降、再升再降趋势, 桂糖 43 号 *ScGID2* 基因的表达量远高于新台糖 22 号和桂辐 98-296, 桂糖 42 号 *ScGID2* 基因的表达量逐步增加, 30 d 时达到峰值。长节长品种 *ScGID2* 基因的表达峰值显著高于短节长品种, 且持续时间较长; GA₃ 处理后, 短节长品种桂糖 14-818 *ScGID2* 基因的表达峰值早于长节长品种桂辐 98-296。鉴于 *ScGID2* 的表达受赤霉素诱导且与节间伸长速率呈正相关, 可作为甘蔗株高改良的潜在分子靶点。本研究结果为阐明赤霉素介导甘蔗节间伸长的分子机制提供理论依据。

关键词: 赤霉素; *ScGID2*; 甘蔗节间伸长; 表达调控

中图分类号: S566.1 文献标志码: A

Cloning and Characterization of Gibberellin Signal Transduction Gene *ScGID2* from Sugarcane and Its Expression Analysis in Response to GA Signaling

CHEN Rongfa¹, LIANG Xuzhao², LAI Zhenguang¹, DENG Yuchi¹, WU Zongmeng¹, WEN Junli¹, ZHOU Zhongfeng¹, LI Yanjiao³, WU Qibin⁴, FAN Yegeng^{1*}, WU Jianming^{1*}

1. Sugarcane Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences / Guangxi Key Laboratory of Sugarcane Biotechnology and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / Guangxi Key Laboratory of Sugarcane Genetic Improvement, Nanning, Guangxi 530007, China; 2. Guangxi Seed Industry Group Co., LTD., Nanning, Guangxi 530007, China; 3. Institute of Microbiology, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China; 4. Institute of Tropical Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / State Key Laboratory of Tropical Crop Breeding, Haikou, Hainan 571101, China

收稿日期 2025-08-23; 接受日期 2025-10-19

基金项目 广西自然科学基金项目 (No. 2023GXNSFAA026004); 广西科技计划项目 (农业农村领域) (桂科农 AB24153007); 国家自然科学基金项目 (No. 32401966)。

作者简介 陈荣发 (1986—), 硕士, 副研究员, 研究方向: 甘蔗栽培生理生化和分子生物学。*通信作者 (Corresponding author): 范业赓 (FAN Yegeng), E-mail: fanyegeng@163.com; 吴建明 (WU Jianming), E-mail: wujianming2004@126.com。

Abstract: Internode length is a key factor determining sugarcane plant height, and appropriate promotion of sugarcane internode elongation can increase unit yield. The gibberellin insensitive dwarf (GID) gene is a core receptor in the gibberellin (GA) signaling pathway. Previous studies have shown that sugarcane GID1 is highly expressed during the vigorous internode elongation stage, and its overexpression can enhance GA signaling to promote internode elongation. In this study, using the sugarcane variety Guitang 42, Xintaitang 22, Guifu 98-296 as the material, the coding sequence (CDS) of *ScGID2* (gibberellin receptor protein) was cloned and subjected to bioinformatics analysis. Besides, quantitative real-time PCR (qRT-PCR) was used to analyze the expression patterns of the gene in different tissues, different genotypic varieties, and under gibberellin (GA₃) treatment. Result showed that the cloned *ScGID2* gene had a full-length CDS of 720 bp, encoding 239 amino acids, containing a conserved F-box domain. It shared high homology (>88.75%) with GID2 from gramineous plants such as sorghum and maize, and was mainly localized in the nucleus. Expression pattern analysis revealed that *ScGID2* had the highest expression level in the shoot apex at the non-elongation stage, followed by the +2 internode at the vigorous elongation stage. There were differences in the expression patterns of *ScGID2* among different sugarcane varieties. The expression of *ScGID2* in Xintaitang 22, Guifu 98-296, and Guitang 43 showed a trend of first increasing, then decreasing, then increasing again, and then decreasing again. The expression level of *ScGID2* in Guitang 43 was much higher than that in Xintaitang 22 and Guifu 98-296. The expression level of *ScGID2* in Guitang 42 increased gradually, reaching the peak at 30 days. The expression peak of *ScGID2* in long-internode varieties was significantly higher than that in short-internode varieties and lasted longer. After GA₃ treatment, the expression peak of *ScGID2* in the short-internode variety Guitang 14-818 appeared earlier than that in the long-internode variety Guifu 98-296. Taken together, the present study provides a theoretical basis for elucidating the molecular mechanism of gibberellin-mediated sugarcane internode elongation, and *ScGID2* could serve as a potential molecular target for sugarcane plant height improvement, since the expression of *ScGID2* is induced by gibberellin and positively correlated with the internode elongation rate.

Keywords: gibberellin; *ScGID2*; Sugarcane internode elongation; expression regulation

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2026.01.002

甘蔗 (*Saccharum officinarum* L.) 节间长度是决定株高和产量的重要因素,适当促进节间伸长是提高甘蔗单产最有效的途径之一。外源赤霉素能促进甘蔗节间长度增加^[1-2],进而显著提高产量^[3-5]。本课题组前期利用 ScoT、DNA-AFLP^[6]、mRNA、miRNA^[7]和转录组测序等技术^[8-9]分析发现,赤霉素信号转导途径是介导甘蔗节间伸长的关键调控通路。

赤霉素信号转导依赖于 GA-GID1-DELLA 信号通路,其组分包括活性赤霉素、赤霉素受体 GID1、DELLA 蛋白家族成员 (DELLAs) 以及 DELLA 蛋白降解有关的带有 F-Box 基序的同源蛋白 (GID2/SLY1)^[10-12]。该通路的关键调控节点是活性 GA 解除 DELLA 蛋白对植物生长发育的阻遏作用^[13],而 DELLA 蛋白降解 (即去阻遏) 依赖泛素蛋白酶体降解途径^[14-15],其中,F-box 蛋白的作用是不断地转运 DELLA 蛋白质到 SCF 复合体上进行泛素化标记,促进 DELLA 蛋白被 26S 蛋白酶体降解,从而促进植物生长发育。GID2 基因编码 F-box 蛋白,水稻 (*Oryza sativa* L.) GID2 和拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) SLY1、SNE 蛋白是 SCFSLY1/GID2/SNE E3-泛素连接酶蛋白复

合体中的 F-Box 蛋白,是 GA 信号转导的正调控因子,其核心作用是通过泛素化途径识别并降解负调控因子 DELLA 蛋白 (如 SLR1),解除 DELLA 对 GA 响应基因的转录抑制^[16-17]。例如,水稻 GID2 可特异性识别 GA-GID1-SLR1 复合体,介导 SLR1 的蛋白酶体降解^[18],这一过程受 SLR1 自身磷酸化状态抑制,同时依赖 SCFGID2 复合体的调控^[19],体现了 GA 信号通路的多重调控特性。在拟南芥中,SNE 可以替代 SLY1 发挥作用^[20],SNE/SLY2 (SLY1 的同源基因) 在 *sly1* 突变体中过表达能使转基因拟南芥表型恢复到野生型水平,而 SLR1 功能缺失导致了拟南芥对 GA 的高度不敏感,使植株矮化;水稻 *gid2* 突变体也使植株矮化和对 GA 不敏感^[21-22]。有研究表明,病毒互作也会对 GA 信号产生干扰,水稻黑条矮缩病毒 P7-2 蛋白可与 OSK1/5/20 形成 SCF-like 复合体,并与 GID2 互作,诱导 GID2 的泛素化降解,阻断 GA 响应途径,导致感病植株矮化^[23]。

在作物生产应用上,外源 GA₃ 处理可显著提升竹笋中赤霉素受体基因 *GID1* 和正调控基因 *GID2* 的转录水平,且二者在竹笋形态学上端高表

达^[24-25]。甘蔗中, 伸长期不同阶段的 *GA20ox1* 和 *GID1* 基因的相对表达量变化趋势与 GA 含量的变化趋势一致, 而与 GAI 含量的变化趋势相反^[12]; 外源 GA_3 可诱导 *GID1* 表达, 加速 GA 信号向细胞内传递, 激活 *GA20ox1* 转录以促进赤霉素合成; 活性 GA 通过促使 *GID1* 与 DELLA 蛋白结合形成 GA-*GID1*-DELLA 复合体, 解除 DELLA 阻遏作用, 最终促进甘蔗茎节伸长^[26]。

近年来, 已在水稻^[19]、大麦 (*Hordeum Linn*)^[27]、花生 (*Arachis hypogaea*)^[28] 等多种植物中鉴定出 *GID2* 基因, 但 *GID2* 基因在重要糖料作物甘蔗上的研究鲜有报道。本课题组前期通过转录组测序获得甘蔗 *GID2* 基因的全长序列^[8], KEGG 分析显示其在赤霉素信号转导途径显著富集, 且与玉米 F-box 蛋白 *GID2* 具有高度同源性, 但 *GID2* 基因依赖赤霉素信号调控甘蔗节间伸长的机理仍需进一步研究。因此, 本研究克隆甘蔗 *GID2* 的 CDS 序列, 并对其进行生物信息学分析, 同时通过实时荧光定量 PCR 解析 *GID2* 基因在不同伸长期、不同品种及 GA_3 处理下的表达特征, 旨在为阐明 *GID2* 基因通过赤霉素信号调控甘蔗节间伸长的分子机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 植物材料 以桂糖 42 号、桂辐 98-296、新台糖 22 号、桂糖 43 号和桂糖 14-818 等 5 个甘蔗 (*Saccharum spp.*) 品种 (系) 为试验材料。前人区试结果表明, 5 个材料的节间长度顺序依次为: 桂辐 98-296>桂糖 42 号>新台糖 22 号>桂糖 43 号>桂糖 14-818。供试材料种植于广西农业科学院甘蔗遗传改良重点实验室温室大棚, 参照王伦旺等^[29]的方法管理。桂糖 42 号长至伸长初期, 采取甘蔗第 1 片真叶, 液氮速冻后置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存, 用于 *ScGID2* 基因的 CDS 序列克隆; 长至 9~10 片真叶 (未伸长期, L_0)、12~13 片真叶 (伸长初期, L_1) 和 15~16 片真叶 (伸长盛期, L_2) 时, 采用混合取样法对甘蔗第 2 片真叶 (自茎顶部起)、第 2 片真叶包裹的节间组织和蔗根进行取样, 将长势相对一致的 5 株样品混合作为 1 个生物学重复, 每个时期取 3 个重复, 液氮速冻后置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存, 用于不同组织的 *ScGID2* 表达模式分析。在桂糖 42 号、桂辐 98-296、新台糖 22 号和桂糖 43 号甘蔗长至伸长初期时, 采用混

合取样法, 分别于 0、3、6、15、30 d 采取甘蔗第 2 片真叶包裹的节间组织 (+2 节间), 将长势相对一致的 5 株样品混合作为 1 个生物学重复, 每个时期取 3 个重复, 液氮速冻后置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存, 用于不同甘蔗品种的 *ScGID2* 表达模式分析。桂辐 98-296 和桂糖 14-818 甘蔗长至伸长初期, 分别于喷施 GA_3 前 (0 d)、喷施 GA_3 后的 3 d 和 6 d 采用混合取样法对甘蔗第 2 片真叶包裹的节间组织 (+2 节间), 将每 5 株长势相对一致的植株样品混合作为 1 个生物学重复, 每个时期取 3 个重复, 液氮速冻后置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存, 用于 GA_3 处理下长、短节间品种的 *ScGID2* 表达模式分析。

1.1.2 主要试剂 SMA-RTer RACE cDNA Amplification Kit (Clontech Laboratories Inc, CA, USA), pMD18-T 载体和 RNase free DNase I (TaKaRa, 大连), ABI 7500 Realtime system (ABI, Alameda, CA, USA), Sso AdvancedTM universal SVBR[®] Green Supermix detection system (Bio-Rad, Hercules, CA, USA)。

1.2 方法

1.2.1 *ScGID2* 克隆 采用 Trizol 法提取甘蔗叶片 RNA。采用 SMA-RTer RACE cDNA Amplification Kit 扩增 *ScGID2* 的 CDS 全长序列 (引物序列见表 1), 用巢式 PCR 进行 RACE 扩增, 扩增产物经 1.5% 琼脂糖凝胶电泳检测后回收, 连接 pMD18-T 载体转化大肠杆菌 DH5 α , 挑取阳性克隆到深圳华大基因股份有限公司测序。

1.2.2 *ScGID2* 的生物信息学分析 利用 Expy Protparat (<https://www.expasy.org/proteomics>) 在线软件预测 *ScGID2* 的理化性质, 利用 WoLF PSORT (<https://wolfpsort.hgc.jp>) 在线软件预测其亚细胞定位, 利用 MEME Suite 5.1.0 (<http://meme-suite.org/tools/meme>) 在线软件进行 Motif 分析, 利用 TMHMM Server v.2.0 软件预测跨膜结构, 利用 Net Phos3.1 Server (<https://www.cbs.dtu.dk/services/NetPhos/>) 在线软件分析磷酸化位点, 利用 Prabi (https://npsa-prabi.ibp.fr/cgi-bin/npsa_auto-mat.pl?page=npsa_sopma.htm) 在线软件预测二级结构, 利用 SWISS MODEL (<http://swissmodel.expasy.org>) 进行同源建模和三级结构预测, 利用 DNAMAN 软件比对不同植物 *GID2* 的氨基酸序列, 利用 MEGA 6.0 软件的邻位相连法 (neighbor-joining 法) 构建不同植物 *GID2* 的系统进化树。

1.2.3 ScGID2 蛋白亚细胞定位 将 35S:ScGID2-GFP 融合表达载体、空载体和核定位信号 marker 的质粒分别电击转化农杆菌 GV3101, 挑取单克隆, 28 ℃ 过夜摇菌, 收集菌液, 4000 r/min 离心 5 min, 用侵染液[含 10 mmol/L MgCl₂, 50 mmol/L MES (pH5.6), 100 μmol/L 乙酰丁香酮]悬浮菌体, 调节 OD 值 (0.8~1.5); 将 35S:ScGID2-GFP 融合表达载体和空载体的农杆菌, 分别与核定位信号 marker 的农杆菌等量混匀, 注射在一个月大小的烟草叶片背面, 25 ℃ 黑暗培养 48 h, 使用激光共聚焦显微镜 (ZEISS LSM980) 观察荧光信号。

1.2.4 ScGID2 的表达模式分析 用 Trizol 法分别提取甘蔗根、茎和叶片的总 RNA, 使用 RNase free DNase I 进行处理, 以确保无 DNA 污染。用 A₂₆₀/A₂₈₀ 在 1.9~2.1 之间、A₂₆₀/A₂₃₀ 大于 2.0 且电泳后条带完整的 1μg RNA 进行反转录。将成功获得的 cDNA 用无核酸酶的水稀释 10 倍后置于 -20 ℃ 保存备用。设计引物 (表 1), 使用 ABI 7500 Realtime system 进行实时荧光定量 PCR (qRT-PCR)。反应试剂采用 Sso Advanced™ universal SVBR® Green Supermix detection system, 反应体系为: SVBR® Green supermix 5 μL, 引物 (10 μmol/L) 各 0.5 μL, cDNA 1 μL, 加入 dd H₂O 至总体积达到 10 μL。反应条件为: 95 ℃ 预变性 2 min; 95 ℃ 变性 15 s, 60 ℃ 退火 1 min, 40 个循环。以甘蔗 25SRNA 作为内参基因。每个样品均设置 3 次重复, 使用 2^{-ΔΔCt} 方法分析定量数据。

1.3 数据处理

使用 SPSS 22.0 软件对不同处理时间的数据进行差异显著性分析 (Duncan 法), 采用 Graphpad prism 8.0 软件进行表达分析和制图。

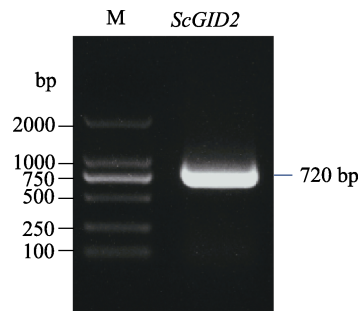
表 1 本研究所用引物
Tab. 1 Primers employed in this study

引物名称 Primer name	序列 (5'-3') Sequence (5'-3')	用途 Purpose
ScGID2-F	ATGAAGTGCCGCTCCGATTCTC	基因克隆
ScGID2-R	CCCACATTGGCCACCTCCATTCT	
ScGID2-qF1	CTGGTGTTCGAGGTGCTGAT	不同部位组织 qRT-PCR
ScGID2-qR1	CCGTCCGCTGCTTCTTACTC	
ScGID2-qF2	AGGCTCATCCGCTTCACTTAC	不同品种、GA 处 理 qRT-PCR
ScGID2-qR2	CCGTCCGCTGCTTCTTACTC	

2 结果与分析

2.1 甘蔗 ScGID2 基因的克隆

以甘蔗桂糖 42 号幼嫩叶片的 cDNA 为模版进行 PCR 扩增, 并对扩增产物进行回收、连接、转化。测序分析结果显示, ScGID2 的 CDS 全长为 720 bp (图 1), 共预测到 2 个开放阅读框 (ORF): ORF1 (正链, 阅读框 3, 735 nt, 编码 244 个氨基酸) 和 ORF2 (负链, 阅读框 3, 81 nt, 编码 26 个氨基酸), 编码 239 个氨基酸 (图 2)。提取该基因最长开放读码框 (ORF1, 244 个氨基酸), 经 Hmmer 搜索 Pfam 数据库, 未检测到 $p \leq 1e^{-5}$ 的保守结构域 (图 3)。推测该蛋白可能含物种



M: DL2000 DNA marker.

图 1 ScGID2 基因克隆

Fig. 1 Cloning of ScGID2

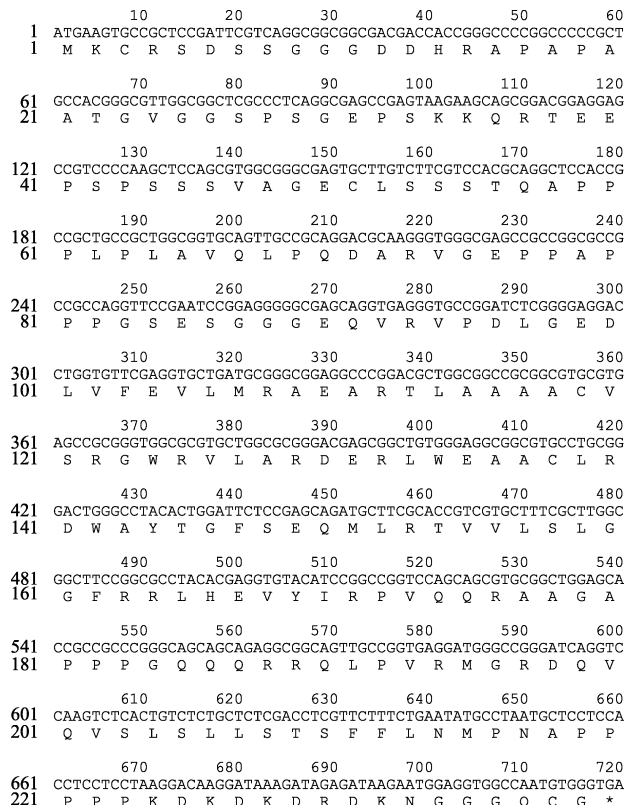


图 2 ScGID2 基因的编码区序列

Fig. 2 Coding region sequence of ScGID2

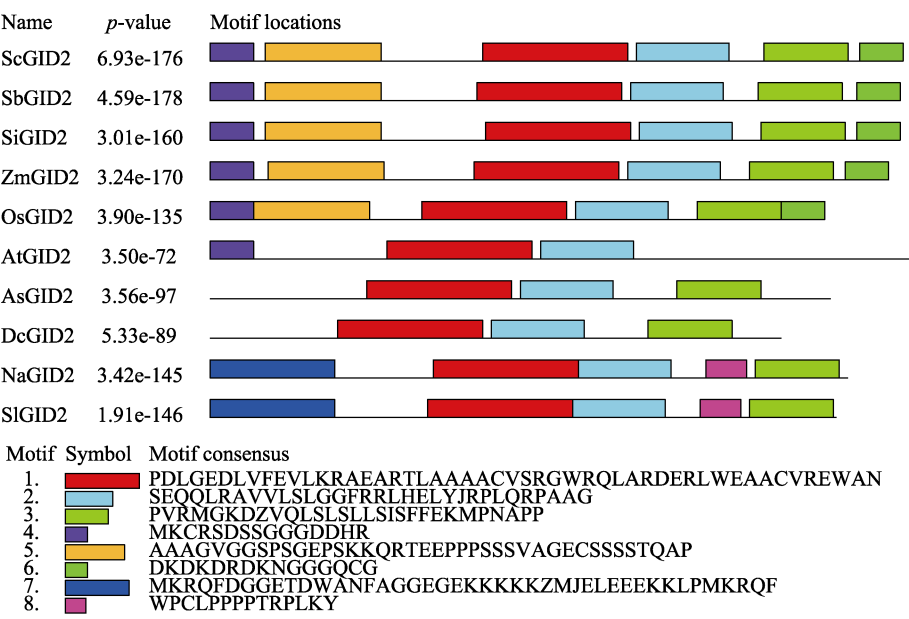


图 3 *ScGID2* motif 分析
Fig. 3 Motif analysis of *ScGID2*

特异性序列、低保守功能域或新结构。经 Sugarcane Genome Database (<https://sugarcane.gxu.edu.cn/scdb/download>) 数据库进行 blast 比对后发现, 该序列与 *Saccharum hybrid* XTT22 的 *GID2* 基因序列的比率为 99.4%。

2.2 *ScGID2* 生物信息学分析

2.2.1 *ScGID2* 蛋白理化性质分析 通过 ExPASy ProtParam 软件分析显示, *ScGID2* 蛋白的分子量为 25.452 kDa, 理论等电点 (pI) 为 8.32, 不稳定系数达 72.81, 判定其为不稳定蛋白。电荷残基分布显示, *ScGID2* 蛋白含 27 个带负电荷氨基酸残基和 29 个带正电荷氨基酸残基, 亲水性平均系数为-0.600, 属于亲水性蛋白。亚细胞定位预测结果显示, *ScGID2* 蛋白最有可能定位于细胞核, 其次为叶绿体或细胞骨架中, 推测其功能可能与核内调控、叶绿体生理或细胞结构维持相关。蛋白质二级结构预测结果显示, *ScGID2* 蛋白二级结构以无规则卷曲 (60.67%) 和 α -螺旋 (25.94%) 为主, 辅以 9.21% 的延伸链及 4.18% 的 β -转角 (图 4A)。其三级结构预测结果如图 4B 所示, *GID2* 蛋白肽链从 C 端到 N 端由多个 α -螺旋和无规卷曲构成, 与二级结构分析结果基本吻合。

2.2.2 *ScGID2* 蛋白同源序列分析 对不同植物 *GID2* 氨基酸序列进行多重序列比对 (图 5) 发现, 甘蔗 *GID2* 与高粱 (*Sorghum bicolor*, SbGID2) 的氨基酸序列相似度为 90.5%, 与玉米 (*Zea mays*,

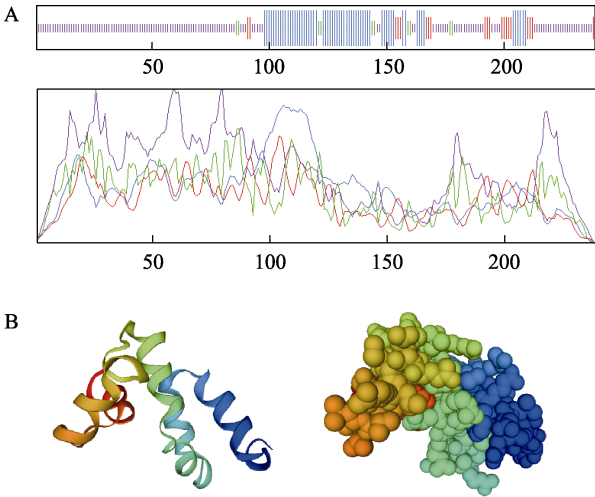


图 4 *ScGID2* 蛋白的二级结构 (A) 和三级结构 (B)
Fig. 4 Secondary (A) and tertiary structure (B) of *ScGID2*

ZmGID2) 的相似度为 88.75%, 与粟 (*Setaria italica*, SiGID2) 的相似度为 75.31%, 而与番茄 (*Solanum lycopersicum*, SlGID2) 的相似度仅为 29.07%。系统进化树分析结果 (图 6) 表明, 甘蔗 *GID2* 与高粱 SbGID2 之间的进化关系最近, 其次为玉米 *ZmGID2*、粟 SiGID2、水稻 (*Oryza sativa*, OsGID2), 而与大豆 (*Glycine max*, GmGID2)、渐狭叶烟草 (*Nicotiana attenuata*, NaGID2)、番茄 SlGID2 等植物的进化分支距离较远, 这些结果反映出不同演化分支植物在 *GID2* 基因序列上的分化特征。

AsGID2	MKRRAI..AGSDVGD....LPEIG.....EKRPKVCDEE.....EEFEFEGGL..	38
AtGID2	MKCPSSSAGRDPWAP....PPASGGGG...SSEFAKKRQRTS....SSSQABASSSS..	47
DcGID2	MKRRPI..DGSDAGD....PPEIE.....EKRAKLDREGEQ.....EEGE.....	33
GhGID2	MKRRTPDSQATVSDQ.....KLKKIKEDDEP.....EDTKSG..	32
GmGID2	MKRAFSVDTAEDNKN.....RNTKKTCLDSE.....EEEEHGTRGG	37
HvGID2	MKCPSSSGGGG.RDPW..APPPGGGGGGG...SSEFAKKQORTA....SSSRADAEATTSS	50
NaGID2	MKRQFD..GGETDCA....NFAAG.....EGELKMKQVI.....ESEEKKLPM	39
OsGID2	MKFRSDSSGG.DEPR..APAAGDGGGGG...DEFAKKQ.RTD..PSSSSSQGEASSSS..	49
SbGID2	MKCRSDSSGGGDDPR..PPPPAATGVGG.SPSGEPSSKKQ.RTEEPFGSSVAGECSSS..	54
ScGID2	MKCRSDSSGGGDDHR..APAPAATGVGG.SPSGEPSSKKQ.RTEEPSPSSSVAGECLSS..	54
SiGID2	MKLRSDSSGGGDDHWTAAATAATGGGG...SGEPSSKKQ.RTEEPSSSSGAGECSSSSA	56
SlGID2	MKRQFD..AGETDWA....NFTGG.....DHVKMKKEML.....ELEERKLLPM	39
TaGID2	MKGPSSSGGGG.RDPW..APPPGGGGGGGG.SSQFAKKQORTA....SSGQADEASTSS	52
ZmGID2	MKCRSDSSGGGDDHR..APAPAATGVGGSPVGEPSKKQ.RTEEPVASSSMAGECSSS..	55
ZoGID2	MKRSATDGSADDGKQ.....KRLRSAG.....GEADDR..	29
Consensus	mk e	
AsGID2	T....MSSSPREEEAKAEAPDGGEDLVFEILKR	68
AtGID2	.SQPPFQQ.....PGDAREVPDGGEDVMFEVLR	75
DcGID2	VIISPSKE....DAAPEIGDDLVFEILKR	58
GhGID2	LMNLDENLLYEVFKH	47
GmGID2	S.....VYLDNVLFEVLR	52
HvGID2	P.QPPFQ.....PPGPAPDGGD.....VYVYLDLMFEVLR	81
NaGID2	KRQFDAG...ETNCTASAGDGLKKTKMEEIIES....EAEAEAVLLENLLYEVLR	91
OsGID2	..QPPFQQQEEQPPEDAGEGEQ.....PR.VPDGGEDLVFEVLR	87
SbGID2	STQAP...LAPLLPQEARVGDPAAPPPPGP..ESGGGE..QVMRVDPDGGEDLVFEVLR	106
ScGID2	STQAPPLPLAVQLPDARVGE.PAPPPGS..ESGGGE..QVR.VPDGGEDLVFEVLR	108
SiGID2	SVQAPPPPTQREPSAQDAREGEQ...PPPGADAEVGG.E..QER.VPDGGEDLVFEVLR	109
SlGID2	KRQFEA....NCAAKVS.GDLKK..MKQVIESPDADADTEAVLLENLLYEVLR	89
TaGID2	SSQPPFQ.....QQQPAPDGGD.....VYVYLDLMFEVLR	84
ZmGID2	FLQAPPP..LAEQLPDARVGEQ...PPPGS..EAGGDE..QAR.VPDGGEDLVFEVLR	105
ZoGID2	DRAVPVPELGGEDLVFEVLR	49
Consensus	1 e	
AsGID2	ADSRTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	128
AtGID2	VEPRTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	135
DcGID2	ADARSLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	118
GhGID2	VDARTLARAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	107
GmGID2	VDARSLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	112
HvGID2	AEARTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	141
NaGID2	VDGRTLATAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	148
OsGID2	AEARTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	147
SbGID2	AEARTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	166
ScGID2	AEARTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	168
SiGID2	AEARTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	169
SlGID2	VDGRTLATAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	146
TaGID2	AEARTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	144
ZmGID2	AEARTLAFAACVSRWRQLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	165
ZoGID2	ADAHTVGRACVCRIRRLAEDERLWETVCTRHWANICGNGQLRSVVIALGGFRRLHSL	109
Consensus	cv w a d r w e c 1 r vvl ggfr	
AsGID2	YLLPLLR...PSTAAGRARASLPLEVVSPPRGPSGMPA...RWGKDEVQLSLSLISIGY	181
AtGID2	SIQARRRF...VGCNWHGVTRPE...RGRRRG...VPWTEHEHRLFLGLKKYG	182
DcGID2	YLLPLLR...PTAGAGRPRPALPLLLAASRSPCLPA...RCGKDEILLSLSLISIGY	171
GhGID2	YLWTFPSKPQ.....AASASAWSPPKIINSKP.....PARWGKDEVNLSLISISIF	153
GmGID2	YLWPLSKP...HAPSSSSSSSWPAIPHVLRSKP.....RWGKDEVHLSLISLSIRY	161
HvGID2	SIRPIQR.....RRAG..APPAQGRGRRQ...PVARLGRDQVQLSLSLISIF	185
NaGID2	YLWPLSKPSPSPSSSSTPPTSTWPCLPPTPLKYAANTNRWGKDEVNLSLISLSIRY	208
OsGID2	YIRPLQW.....RGAG..VPR..QQGRRQ...PPVRLGRDQVQLSLSLISIF	188
SbGID2	YIRPVQQ.....RAAG..APPPGQQRRQ...LPVRMGRDQVQVSLSLSTSF	209
ScGID2	YIRPVQQ.....RAAG..APPPGQQRRQ...LPVRMGRDQVQVSLSLSTSF	211
SiGID2	YIRPVQR.....RAAG..APP..GQRRQ...VPVRLGPDQVQVSLSLSTSF	210
SlGID2	YLWPLSKPSPSPSASSSNPPASAWPCLPAPTPLKYAANTNRWGKDEVNLSLISLSIRY	206
TaGID2	SIRPIQR.....RRAGVPAAPQGERGRRQ...PVARLGRDQVQLSLSLISIF	190
ZmGID2	YIRPVQQ.....RAAG..APP..GQRRQ...LPVRMGRDQVQVSLSLSTSF	206
ZoGID2	FLLPLLG.....HRPAAASPSLAPPASPIISRRP...NSRTGKDEVQLSLALLSLNF	158
Consensus	1	
AsGID2	FERMN..LNYPRSGGGGGGGGGGGPGGAAGSGG	214
AtGID2	RGDWRNISRNFVQTRTPQVASHAQYFIRLSSGVARRSSIHDITTVHLTDQPPAPSQ	241
DcGID2	FEKMN..LNYPRPRPGGGGSG.....DAAGSGG	197
GhGID2	YEKMNNRGR	162
GmGID2	YEKMN..FLNTKNT	174
HvGID2	FQNMPSGP.PPKKKDEGDGSDKGSGGQCG	213
NaGID2	YEKMN..FKANKST	220
OsGID2	FQNM...CPK.KDKGNDSDKNGGGQCG	212
SbGID2	FLNMPNAPPPPPPKDKDKDRDKNGGGQCG	238
ScGID2	FLNMPNAPPPPPPKDKDKDRDKNGGGQCG	239
SiGID2	FLKMPNAPPPPK.KDKDNDRDKNGGGQCG	238
SlGID2	YEKMN..FKANK	216
TaGID2	FQSMPNHP.PPKKKDEGDGNDKGGGRCG	218
ZmGID2	FLKMPNAPPPPPPKDKDKDRDKNGGGQCG	234
ZoGID2	FGKLN.....SKSNRGGGGGGGSG	177
Consensus		

图 5 不同植物 GID2 多重序列比对

Fig. 5 Multiple sequence alignment of GID2 from different plants

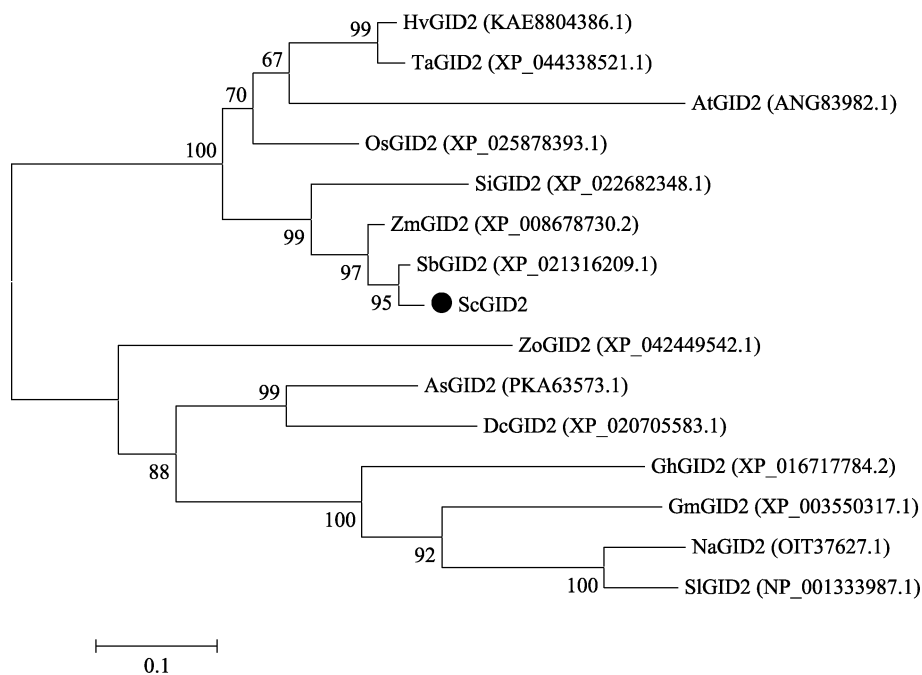


图 6 甘蔗与不同植物 GID2 蛋白的进化树

Fig. 6 Phylogenetic tree of GID2 proteins between sugarcane and different plants

2.3 ScGID2 蛋白亚细胞定位分析

由图 7 可知，在 220V411（无 *ScGID2*-GFP 融合载体，CK）中，GFP 通道仅微弱背景，RFP 通道核定位信号清晰；而在 PC1300-GFP（含融合载体）中，GFP 绿色荧光与核定位信号 marker 的红色荧光共定位于细胞核，且细胞质等其他部位无荧光（融合图像中细胞核处红绿叠加呈黄色）。这表明 *ScGID2* 蛋白主要定位于细胞核，同时因融合蛋白表达及观测特性，在细胞质也有分布（与预测一致）。

2.4 ScGID2 基因表达模式分析

2.4.1 *ScGID2* 的组织表达模式 由图 8 可知，叶

中的 *ScGDD2* 表达呈先显著升高后下降的动态趋势，伸长初期（ L_1 ）的表达量达到峰值，显著高于未伸长期（ L_0 ）与伸长盛期（ L_2 ），且未伸长期的表达量最低，与伸长初期存在极显著差异；茎尖（+2 节间）的表达趋势与叶相反，呈先显著下降后回升的趋势，未伸长期的表达量最高，伸长初期显著降至最低，伸长盛期又回升，其中未伸长期与伸长初期的表达量存在极显著差异；根中的 *ScGID2* 表达趋势与茎尖一致，即未伸长期的表达量最高，伸长初期降至最低，伸长盛期上升，但整体表达量显著低于茎尖在对应时期的水平。

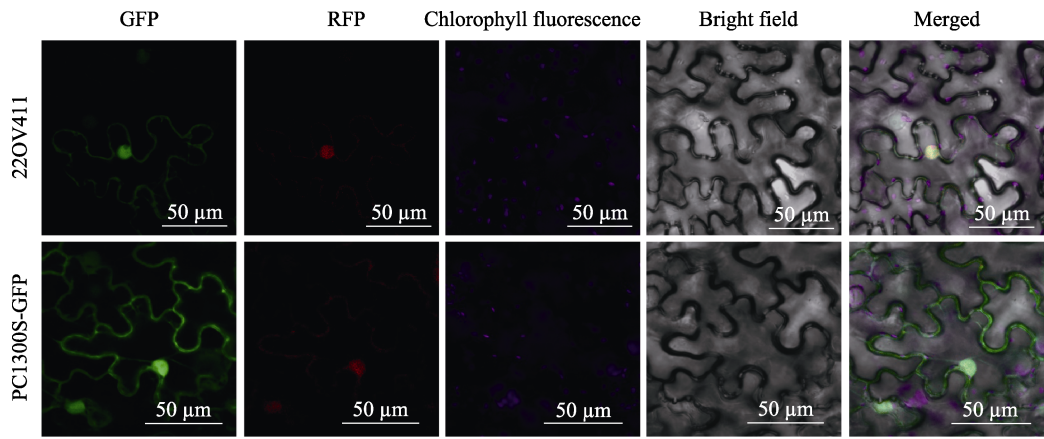
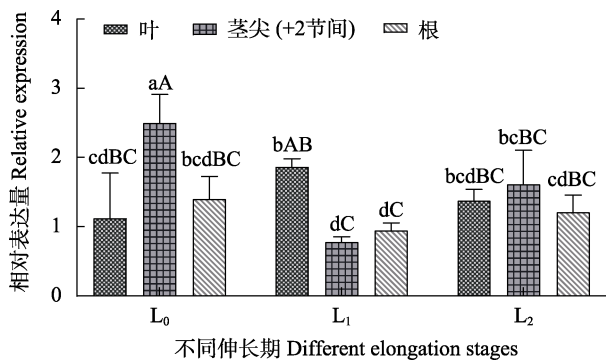


图 7 ScGID2 亚细胞定位

Fig. 7 Subcellular localization of *ScGID2*



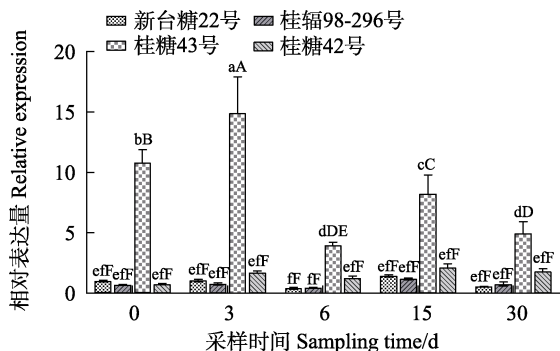
不同小写字母表示同一伸长期不同组织之间差异显著 ($P < 0.05$) ; 不同大写字母表示同一组织在不同伸长期之间差异显著 ($P < 0.05$) 。

Different lowercase letters indicate significant difference among different tissues at the same elongation stage ($P < 0.05$), different capital letters indicate significant difference among the same tissue at different elongation stages ($P < 0.05$).

图 8 甘蔗 *ScGID2* 在不同伸长期不同组织的表达模式

Fig. 8 Expression patterns of *ScGID2* in different tissues of sugarcane at different elongation stages

2.4.2 不同基因型甘蔗品种+2节间的 *ScGID2* 表达模式 由图 9 可知, 新台糖 22 号、桂辐 98-296 和桂糖 43 号 *ScGID2* 基因的表达呈先升后降、再升再降的趋势, 三者在具体表达程度和峰值出现情况方面有差异。桂糖 43 号的 *ScGID2* 基因持续高表达, 其表达量远高于新台糖 22 号、桂辐 98-296 和桂糖 42 号, 新台糖 22 号和桂辐 98-296 的 *ScGID2* 基因持续低表达; 桂糖 42 号的 *ScGID2* 基因表达整体呈上升趋势, 在 30 d 时达到峰值。



不同小写字母表示同一时间不同品种之间的差异显著 ($P < 0.05$) , 不同大写字母表示同一品种不同时间之间差异显著 ($P < 0.05$) 。

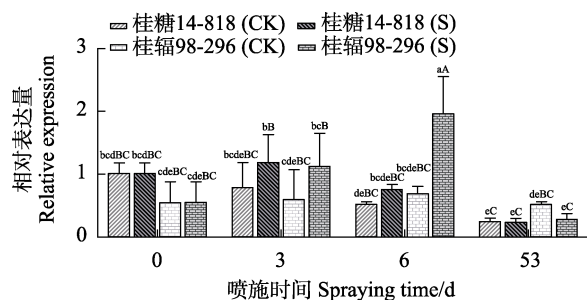
Different lowercase letters indicate significance difference among different varieties at the same time point ($P < 0.05$), different uppercase letters indicate significance difference among the same variety at different time points ($P < 0.05$).

图 9 甘蔗 *ScGID2* 在不同基因型品种+2节间的表达模式

Fig. 9 Expression patterns of *ScGID2* in sugarcane varieties with different genotypes

2.4.3 外源赤霉素 GA_3 诱导甘蔗+2节间 *ScGID2* 基因的表达模式 由图 10 可知, 外源赤霉素 GA_3 诱导 *ScGID2* 基因在短节间品种桂糖 14-818 和长

节间品种桂辐 98-296)+2 节间组织中的表达, 且品种间存在显著差异。 GA_3 诱导短节间品种桂糖 14-818 节间组织中的 *ScGID2* 基因快速表达, 喷施 GA_3 3 d 时的表达量达到峰值, 随后缓慢下降, 在 53 d 时的表达量显著低于 0 d, 此时该节间已停止伸长生长, 新的+2 节的生长发育已开始。相似的, GA_3 诱导长节间品种桂辐 98-296 节间组织中的 *ScGID2* 基因表达, 在喷施 6 d 时出现峰值, 且显著高于桂糖 14-818 同期的表达量, 而二者在喷施 3 d 时的表达量相当, 喷施 53 d 时的表达也与桂糖 14-818 相似。这表明长节间品种节间的生长发育速率较短节间的快且持续时间较长, 但 2 个品种的节间伸长周期(即节间停止伸长的时间)大致是相同的。这些结果表明外源赤霉素快速诱导甘蔗节间伸长的速率具有时效性, 且与品种基因型紧密相关。



不同小写字母表示不同品种同一喷施天数之间的差异显著; 不同大写字母表示同一品种不同喷施天数之间的差异显著。

Different lowercase letters indicate significant difference among different varieties under the same number of spraying days; Different uppercase letters indicate significant difference among the same variety under different numbers of spraying days.

图 10 外源赤霉素 GA_3 诱导甘蔗+2节间的 *ScGID2* 基因的表达模式

Fig. 10 Expression pattern of *ScGID2* at +2 internodes in sugarcane induced by exogenous gibberellin GA_3

3 讨论

甘蔗作为我国重要的糖料作物, 在国家食糖安全战略中发挥着重要作用。伸长期是甘蔗株高和有效茎形成的重要时期, 株高和有效茎数是决定甘蔗单产的重要因子, 而节间伸长是这 2 个甘蔗重要性状建成的关键。因此, 伸长期甘蔗节间快速伸长的调控机理具有重要的学术研究价值。前人研究发现, 甘蔗节间的快速伸长与赤霉素含量的急剧增加及其途径相关基因的表达上升密切相关^[2, 8, 12, 26], 这表明对赤霉素信号转导途径基因的研究, 将有助于了解甘蔗节间伸长的调控机制。

本研究克隆的甘蔗 *ScGID2* 基因编码 239 个氨基酸，与高粱、玉米等禾本科植物的 *GID2* 蛋白序列相似度超过 88%，其 F-box 结构域和 DELLA 结合位点高度保守^[30]。这一结果与水稻 *GID2* (*OsGID2*) 的研究一致，水稻的 *GID2* 通过识别 GA-GID1-DELLA 复合体介导 SLR1 蛋白的泛素化降解^[19, 31]。*ScGID2* 含有典型的 DLLR 结构域，该结构域在拟南芥 *SLY1* 中被证实为 DELLA 蛋白互作的关键区域^[11, 30]。亚细胞定位分析结果表明，*ScGID2* 主要定位于细胞核，与水稻 *GID2* 核定位特性一致，推测其在核内参与 DELLA 蛋白的降解调控^[19]。本研究还发现，*ScGID2* 与高粱、玉米和粟等单子叶植物的 *GID2* 之间具有较高的序列相似度和进化关系，而与大豆、渐狭叶烟草、番茄等作物的 *GID2* 序列相似度较低且进化关系较远，说明 *ScGID2* 与高粱、玉米和粟等单子叶植物的 *GID2* 具有更为相似的功能。

本研究发现 *ScGID2* 在未伸长期的茎尖表达量最高，其次是伸长盛期的+2 节间，这与油菜茎秆伸长阶段、甘蔗伸长期 *GA20ox* 和 *GID1* 的表达模式一致，也与毛竹笋 *GID2* 的顶部高表达、基部低表达的特征相符^[12, 24-25, 32]。自然生长状态下，不同甘蔗品种间的 *ScGID2* 基因表达模式存在差异，新台糖 22 号、桂辐 98-296 和桂糖 43 号的 *ScGID2* 基因表达呈先升后降、再升再降趋势，桂糖 43 号的 *ScGID2* 基因的表达量远高于新台糖 22 号、桂辐 98-296，而桂糖 42 号的 *ScGID2* 基因表达量逐步上升，在 30 d 时达到峰值。此外，长节间品种桂辐 98-296 的 *ScGID2* 表达峰值显著高于短节间品种，且峰值持续时间较长；在 GA_3 处理后，短节间品种桂糖 14-818 的 *ScGID2* 表达峰值出现更早，喷施 3 d 即可达峰，而长节间品种桂辐 98-296 的表达峰值则推迟至喷施 6 d 时出现。*ScGID2* 在不同组织、不同品种及 GA 处理的表达模式表明，*GID2* 可能作为分子开关，通过控制 DELLA 蛋白的降解速率，调节节间细胞伸长周期。不同基因型品种调控节间伸长速率的效果存在差异，即短节间品种依赖快速短期高表达启动生长，长节间品种通过延长激活时间、提升峰值维持持续伸长^[32-33]。因此，推测 *ScGID2* 作为 SCF 复合体的 F-box 亚基，介导 SLR1 类 DELLA 蛋白的泛素化降解，解除其对细胞伸长基因（如扩张

蛋白基因）的抑制^[11]。同时，*ScGID2* 可能参与 GA 与 IAA、CTK 信号通路的交叉互作，如 GA 通过上调 *GID2* 促进 DELLA 降解，进而解除 DELLA 对 ARF 转录因子的抑制，增强 IAA 的促进伸长效应^[34-35]。

相较于水稻和拟南芥，甘蔗 *ScGID2* 在响应 GA 信号时表现出更复杂的表达动态，这可能与甘蔗多倍体基因组特性相关^[36]，其表达下调或通过影响多个 DELLA 同源基因降解效率调控节间伸长速率，且其在根中的表达模式与茎尖相似，表明其可能参与根系发育的 GA 信号调控（需进一步验证）^[37-38]。综上，*ScGID2* 可通过上述机制促进节间伸长，进而推动甘蔗株高增加，减少甘蔗群体资源竞争、优化生长空间，有效提高单位面积有效茎数，最终实现单产提升。其调控模式可概括为：GA 信号触发→*ScGID2* 表达（品种遗传差异决定表达时序、峰值及持续时间）→DELLA 蛋白降解→解除对细胞伸长基因和 ARF 的抑制（直接/间接增强 IAA 效应）→节间伸长→株高增加→有效茎数提升→单产提高。后续研究可把 *ScGID2* 作为甘蔗株高改良的分子靶点，其启动子区的表观修饰位点（如 CHH 甲基化）可作为分子标记用于辅助育种，通过调控 *ScGID2* 的表达丰度优化甘蔗节间长度，提升产量。

4 结论

本研究克隆了甘蔗赤霉素信号关键基因 *ScGID2*，其编码的 239 氨基酸蛋白具有保守的 F-box 结构域，与禾本科植物的 *GID2* 在进化树上形成独立分支，且在多倍体基因组中存在旁系同源基因分化。*ScGID2* 主要定位于细胞核，与水稻 *GID2* 的核定位特性一致。同时，*ScGID2* 在甘蔗茎尖和伸长盛期+2 节间高表达，受外源 GA_3 诱导并快速表达，且在长节间品种中的表达量更高，持续时间更长，与节间伸长速率呈正相关。以上结果为阐明赤霉素介导甘蔗节间伸长的分子机制提供理论依据和潜在分子靶点。

参考文献

- [1] MOORE P H, BUREN L L. Gibberellin studies with sugarcane. I. cultivar differences in growth responses to gibberellic acid[J]. Crop Science, 1978, 18(3): 443-446.
- [2] 吴建明, 李杨瑞, 王爱勤, 杨柳, 杨丽涛. 赤霉素处理对

- 甘蔗节间伸长及产质量的影响[J]. 中国糖料, 2010(4): 24-26.
- WU J M, LI Y R, WANG A Q, YANG L, YANG L T. Effect of gibberellin treatment on stem length, yield and quality of sugarcane[J]. Sugar Crops of China, 2010(4): 24-26. (in Chinese)
- [3] 吴建明, 李杨瑞, 杨柳, 王爱勤, 杨丽涛. 赤霉素诱导甘蔗节间伸长与内源激素变化的关系[J]. 热带作物学报, 2009, 30(10): 1452-1457.
- WU J M, LI Y R, YANG L, WANG A Q, YANG L T. Relationship between gibberellin-induced internode elongation and endogenous hormone changes in sugarcane[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2009, 30(10): 1452-1457. (in Chinese)
- [4] YADAV S P, SINGH S C, YADAV S. Effect of ethephol and gibberellic acid on growth and yield of sugarcane (cv 'CoS 03251') with recommended agronomic practices[J]. Indian Journal Sugar Tech, 2016, 31(2): 65-67.
- [5] SIQUEIRA M L, AMARAL C M E, MACEDO W R, CAMARGO P R. *In vitro* development of sugarcane seedlings using ethephon or gibberellin[J]. Comunicata Scientiae, 2017, 8(2): 389-395.
- [6] WU J M, LI Y R, YANG L T, FANG F X, SONG H Z, TANG H Q, WANG M, WENG M L. cDNA-SCoT: A novel rapid method for analysis of gene differential expression in sugarcane and other plants[J]. Australian Journal Crop Science, 2013, 7(5): 659-664.
- [7] QIU L H, CHEN R F, FAN Y G, HUANG X, LUO H M, XIONG F Q, LIU J X, ZHANG R H, LEI J C, WU J M, LI Y R. Integrated mRNA and small RNA sequencing reveals microRNA regulatory network associated with internode elongation in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.)[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 817.
- [8] CHEN R F, FAN Y G, YAN H F, ZHOU H W, ZHOU Z F, WENG M L, HUANG X, PRAKASH L, LI Y R, QIU L H, WU J M. Enhanced activity of genes associated with photosynthesis, phytohormone metabolism and cell wall synthesis is involved in gibberellin-mediated sugarcane internode growth[J]. Frontiers in Genetics, 2020, 11: 570094.
- [9] CHEN R F, FAN Y G, ZHOU H W, MO S P, ZHOU Z F, YAN H F, LUO T, HUANG X, WENG M L, PRAKASH L, LI Y R, QIU L H, WU J M. Global transcriptome changes of elongating internode of sugarcane in response to mepiquat chloride[J]. BMC Genomics, 2021, 22: 79.
- [10] FLEET C M, SUN T P. A DELLA cate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis[J]. Cueurnt Opinion in Plant Biology, 2005, 8(1): 77-85.
- [11] SUN T P. Gibberellin-GID1-DELLA: A pivotal regulatory module for plant growth and development[J]. American Society of Plant Biology, 2010, 154: 567-570.
- [12] 范业康, 丘立杭, 黄杏, 周慧文, 甘崇琨, 李杨瑞, 杨荣仲, 吴建明, 陈荣发. 甘蔗节间伸长过程赤霉素生物合成关键基因的表达及相关植物激素动态变化[J]. 植物学报, 2019, 54(4): 486-496.
- FAN Y G, QIU L H, HUANG X, ZHOU H W, GAN C K, LI Y R, YANG R Z, WU J M, CHEN R F. Expression analysis of key genes in gibberellin biosynthesis and related phytohormonal dynamics during sugarcane internode elongation[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2019, 54(4): 486-496. (in Chinese)
- [13] DAVIERE J M, ACHARD P. A pivotal role of DELLAs in regulating multiple hormone signals[J]. Molecular Plant, 2015, 9: 10-20.
- [14] MCGINNIS K M, THOMAS S G, SOULE J D, STRADER L C, ZALE J M, SUN T P, STEBER C M. The *Arabidopsis* SLEEPY1 gene encodes a putative F-box subunit of an SCF E3 ubiquitin ligase[J]. Plant Cell, 2003, 15: 1120-1130.
- [15] WANG F, DENG X W. Plant ubiquitin-proteasome pathway and its role in gibberellin signaling[J]. Cell Research, 2011, 21: 1286-1294.
- [16] DILL A, THOMAS S G, HU J, STEBER C M, SUN T P. The *Arabidopsis* F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation[J]. Plant Cell, 2004, 16: 1392-1405.
- [17] MURASE K, HIRANO Y, SUN T P, HAKOSHIMA T. Gibberellin induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1[J]. Nature, 2008, 456: 459-464.
- [18] HIRANO K, ASANO K, TSUJI H, KAWAMURA M, MORI H, KITANO H, UEGUCHI-TANAKA M, MATSUOKA M. Characterization of the molecular mechanism underlying gibberellin perception complex formation in rice[J]. Plant Cell, 2010, 22: 2680-2696.
- [19] GOMI K, SASAKI A, ITOH H, UEGUCHI-TANAKA M, ASHIKARI M, KITANO H, MATSUOKA M. GID2, an F-box subunit of the SCF E3 complex, specifically interacts with phosphorylated SLR1 protein and regulates the gibberellin dependent degradation of SLR1 in rice[J]. Plant Journal, 2004, 37: 626-634.
- [20] ARIIZUMI T, PAULRAJ K L, CAMILLE M S. The role of two F-Box proteins, SLEEPY1 and SNEEZY, in *Arabidopsis* gibberellin signaling[J]. Plant Physiology, 2011, 155: 765-775.
- [21] SASAKI A, ITOH H, GOMI K, UEGUCHI-TANAKA M, ISHIYAMA K, KOBAYASHI M, JEONG D H, AN G, KITANO H, ASHIKARI M, MATSUOKA M. Accumulation of phosphorylated repressor for gibberellin signaling in

- an F-box mutant[J]. *Science*, 2003, 299: 1896-1898.
- [22] ISHIDA T, ZHANG Y Y, ZHU H B, FUDANO S, PENG Y, SETO Y, MASHIGUCHI K, LIU J Y, HE Z H, ZHANG S B, YAMAGUCHI S. Stepwise deactivation of gibberellins during rice internode elongation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2025, 122(23): e2415835122.
- [23] TAO T, ZHOU C J, WANG Q, CHEN X R, SUN Q, ZHAO T Y, YE J C, WANG Y, ZHANG Z Y, ZHANG Y L, GUO Z J, WANG X B, LI D W, YU J L, HAN C G. Rice black streaked dwarf virus P7-2 forms a SCF complex through binding to *Oryza sativa* SKP1-like proteins, and interacts with GID2 involved in the gibberellin pathway[J]. *Public Library of Science One*, 2017, 12(5): e0177518.
- [24] 潘现飞. 毛竹赤霉素信号途径相关基因的克隆与功能分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2016.
- PAN X F. Cloning and function analysis of genes related to gibberellin acid signaling in *Phyllostachys edulis*[D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2016. (in Chinese)
- [25] 叶家其, 张毓婷, 傅鹰, 周明兵, 汤定钦. 毛竹茎秆伸长过程中赤霉素生物合成、降解和信号转导关键基因的鉴定及表达分析[J]. *生物工程学报*, 2019, 35(4): 647-666.
- YE J Q, ZHANG Y T, FU Y, ZHOU M B, TANG D Q. Genome-wide identification and expression analysis of gibberellin biosynthesis, metabolism and signaling family genes in *Phyllostachys edulis*[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2019, 35(4): 647-666. (in Chinese)
- [26] QIU L H, CHEN R F, LUO H M, FAN Y G, HUANG X, LIU J X, XIONG F Q, ZHOU H W, GAN C K, WU J M, LI Y R. Effects of Exogenous GA₃ and DPC treatments on levels of endogenous hormone and expression of key gibberellin biosynthesis pathway genes during stem elongation in sugarcane[J]. *Sugar Tech*, 2019, 21(6): 936-948.
- [27] 谭嘉琦. 大麦黄矮病毒 GAV 调控赤霉素通路引起寄主矮化的分子机理研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2020.
- TAN J Q. Molecular mechanisms underlying dwarf symptom formation involved in the gibberellin pathway in wheat after infection of Barley Yellow Dwarf Virus GAV[D]. Xianyang: Northwest A & F University, 2020. (in Chinese)
- [28] 朱丹青, 向雪林, 汪柏丞, 禹晨晏, 徐国凤, 袁鹏辉, 刘登望, 曾宁波, 罗梓楠, 李林. 花生赤霉素代谢途径中三个基因家族鉴定与分析[J]. *花生学报*, 2024, 53(4): 15-27.
- ZHU D Q, XIANG X L, WANG B C, YU C Y, XU G F, YUAN P H, LIU D W, ZENG N B, LUO Z N, LI L. Identification and analysis of three gene families in gibberellin metabolic pathway of peanut[J]. *Journal of Peanut Science*, 2024, 53(4): 15-27. (in Chinese)
- [29] 王伦旺, 廖江雄, 谭芳, 唐仕云, 黄家雍, 李翔, 杨荣仲, 李杨瑞, 黄海荣, 经艳, 邓宇驰. 高产高糖抗倒伏甘蔗新品种桂糖 42 号的选育及高产栽培技术[J]. *南方农业学报*, 2015, 46(8): 1361-1366.
- WANG L W, LIAO J X, TAN F, TANG S Y, HUANG J Y, LI X, YANG R Z, LI Y R, HUANG H R, JING Y, DENG Y C. Breeding of new high-yield, high-sugar and lodging-resistant sugarcane variety Guitang 42 and its high-yield cultivation technique[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2015, 46(8): 1361-1366. (in Chinese)
- [30] HERNANDEZ-GARCIA J, BRIONES-MORENO A, BLAZQUEZ M A. Origin and evolution of gibberellin signaling and metabolism in plants[J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2020, 109: 46-54.
- [31] UEGUCHI-TANAKA M. Gibberellin metabolism and signaling[J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2023, 87(10): 1093-1101.
- [32] 高少凡, 韦丁一, 何庆彪, 徐劲松, 张学昆, 谢伶俐, 许本波. 甘蓝型油菜苗期赤霉素含量及其代谢关键基因转录特性[J]. *中国油料作物学报*, 2024, 46(6): 1240-1250.
- GAO S F, WEI D Y, HE Q B, XU J S, ZHANG X K, XIE L L, XU B B. Gibberellin metabolism level and key gene transcription characteristics at seedling stage of *Brassica napus* L.[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2024, 46(6): 1240-1250. (in Chinese)
- [33] 谢伶俐, 韦丁一, 章子爽, 徐劲松, 张学昆, 许本波. 甘蓝型油菜发育进程中赤霉素动态变化及其与产量的关系[J]. *中国农业科学*, 2022, 55(24): 4793-4807.
- XIE L L, WEI D Y, ZHANG Z S, XU J S, ZHANG X K, XU B B. Dynamic changes of gibberellin content during the development and its relationship with yield of *Brassica napus* L.[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(24): 4793-4807. (in Chinese)
- [34] 魏灵珠, 程建徽, 李琳, 吴江. 赤霉素生物合成与信号传递对植物株高的调控[J]. *生物工程学报*, 2012, 28(2): 144-153.
- WEI L Z, CHENG J H, LI L, WU J. Regulation of plant height by gibberellins biosynthesis and signal transduction[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2012, 28(2): 144-153. (in Chinese)
- [35] 贾兵, 余桃, 郭国凌, 王友煜, 许波, 刘普, 衡伟, 朱立武. ‘砀山酥梨’宿萼果与脱萼果内源激素含量比较及其信号传导基因的表达差异[J]. *南京农业大学学报*, 2021, 44(3): 428-436. (in Chinese)
- JIA B, YU T, GUO G L, WANG Y Y, XU B, LIU P, HENG W, ZHU L W. Comparison of endogenous hormones content and expression difference of signal transduction genes between the calyx-persistence fruit and calyx-shedding fruit in ‘Dangshansuli’ pear[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2021, 44(3): 428-436. (in Chinese)

- [36] 闫海锋, 陈荣发, 丘立杭, 范业赓, 周慧文, 周忠凤, 翁梦苓, 黄杏, 吴建明. 甘蔗赤霉素合成基因 *ScGA3ox* 的克隆和表达分析[J]. 植物生理学报, 2020, 56(10): 2121-2131.
YAN H F, CHEN R F, QIU L H, FAN Y G, ZHOU H W, ZHOU Z F, WENG M L, HUANG X, WU J M. Molecular cloning and expression analysis of gibberellin synthesis gene *ScGA3ox* in sugarcane[J]. Plant Physiology Journal, 2020, 56(10): 2121-2131. (in Chinese)
- [37] SHAH S H, SHAISTUL I, FIROZ M, MANZER H, SIDDIQUI M H. Gibberellic acid: a versatile regulator of plant growth, development and stress responses[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2023, 42: 7352-7373.
- [38] 宋松泉, 刘军, 黄荟, 伍贤进, 徐恒恒, 张琪, 李秀梅, 梁娟. 赤霉素代谢与信号转导及其调控种子萌发与休眠的分子机制[J]. 中国科学: 生命科学, 2020, 50(6): 599-615.
SONG S Q, LIU J, HUANG H, WU X J, XU H H, ZHANG Q, LI X M, LIANG J. Gibberellin metabolism and signaling and its molecular mechanism in regulating seed germination and dormancy[J]. Scientia Sinica (Vitae), 2020, 50(6): 599-615. (in Chinese)