

绘图 / 赵春秀



“绿色革命”基因 是何方神圣？

撰文 刘学英

经过50多年的研究，科学家们发现，小分子化合物赤霉素有着步骤繁琐的生物合成过程、错综复杂的信号传导过程和代谢调控过程。通过广泛搜集矮秆、半矮秆突变体，并在模式植物拟南芥以及水稻、小麦等作物中进行深入的生物学功能解析和分子特性研究，科学家们发现了赤霉素的生物合成、信号传导以及代谢调控相关基因的突变都会影响植物株高。那么，在农作物增产中扮演了重要角色的“绿色革命”基因是何“身份”呢？

水稻的SD1基因，位于1号染色体的长臂上，编码由389个氨基酸组成的GA20氧化酶2

(GA20ox2)。GA20ox是赤霉素合成路径的关键限速酶，催化GA53经过三步反应转换为GA20。在水稻中存在4个GA20ox基因，分别为OsGA20ox1-4。在籼稻生产上广泛应用的“绿色革命”基因sd1是缺失了383个碱基的突变类型，突变导致GA20ox蛋白翻译提前终止而失去功能，阻断了GA53至GA20的合成过程，降低了内源活性赤霉素的含量，最终使水稻的生长受到抑制，株高变矮。这类因赤霉素的合成途径发生阻断而导致赤霉素含量降低并最终使植株变矮的突变体，是赤霉素敏感型的，也就是说，如果外源喷施赤霉素，突变体的株高可以恢

复正常。

在正常情况下，赤霉素促进植物生长发育，而赤霉素信号传导途径中的一个阻遏因子——DELLA蛋白则抑制了这一过程。简单地讲，活性赤霉素分子可以直接扩散进入细胞，在细胞里与它的受体蛋白GID1相遇并被感知，二者结合形成GA-GID1复合体；之后诱导GID1蛋白构象改变，进一步促成GID1与DELLA蛋白的N端相结合而形成更加稳定的GA-GID1-DELLA复合体；随即引发DELLA蛋白的C端特异地与E3泛素连接酶蛋白复合体SCF^{GID2/SLY1}中的F-Box蛋白GID2/SLY1发生亲和反应并被泛素化，进一步经由26S蛋白酶体降解途径降解，从而解除DELLA蛋白的阻遏作用，实现赤霉素促进植物生长的应答反应。这就是赤霉素信号传导途径的“赤霉素去抑制促生长机制”，而DELLA蛋白毫无疑问是赤霉素信号途径的关键角色。

如果DELLA蛋白发生突变而导致其不能与GID1结合，那么赤霉素的信号传导就会被阻断，DELLA蛋白就不能被降解而高水平积累，最终组成性地阻遏植物的生长发育，导致植物矮化。DELLA蛋白自身突变的突变体为赤霉素不敏感型，其内源的活性赤霉素水平没有降低甚至更高，即使外源施加赤霉素也不能使株高恢复正常。在六倍体(AA、BB、DD)小麦中，在A、B、D基因组中分别存在一个降低株高基因RHT1(Reduced Height 1)的等位基因，被分别命名为Rht-A1a、Rht-B1a和Rht-D1a。这三个等位基因均编码DELLA蛋白。小麦的“绿色革命”基因是由等位基因Rht-B1a和Rht-D1a突变产生的，突变基因又被命名为Rht-B1b和Rht-D1b。二者分别位于4B和4D染色体短臂上，均因DELLA蛋白的N端DELLA结构域发生了碱基突变而产生了N端截短的DELLA蛋白，不能响应和传递赤霉素信号而造成了植物的半矮化，但不影响植物其他方面的生长和产量。Rht-B1b和Rht-D1b对株高的控制效应相似，同时携带两个基因时株高会更矮一些。同样，玉米的D8基因编码DELLA蛋白，因在D8蛋白的N端DELLA结构域发生突变而导致赤霉素的信

号传导发生阻断，造成了植物的矮化。

自“绿色革命”以来，在小麦中已鉴定了20多个矮秆基因，其中包括自然变异的基因，也包括人工诱变的基因。但是，只有少数几个基因能在生产上应用，而多数则因导致极端矮化或其他不利的表型而不能被直接利用。在这些矮秆基因中，有的导致植物的矮化是对赤霉素敏感的，有的是对赤霉素不敏感的。例如，世界小麦品种中应用最广泛的“绿色革命”基因、来自农林10号的Rht1(Rht-B1b)、Rht2(Rht-D1b)是赤霉素不敏感类型的；来自大姆指矮的Rht3(Rht-B1c)是Rht1(Rht-B1b)的等位基因，在DELLA结构域插入了90个碱基，产生的Rht-B1c蛋白不能与GID1蛋白相互作用而导致小麦植株矮化，也是赤霉素不敏感类型的；来自赤小麦的Rht8和Rht9是赤霉素不敏感类型的。

总而言之，水稻的“绿色革命”基因sd1是负责赤霉素合成的关键基因发生了突变，降低赤霉素合成而导致DELLA蛋白高水平积累；而小麦的“绿色革命”基因Rht1则是负责赤霉素信号传导的关键基因DELLA蛋白基因发生了突变而导致赤霉素信号传导被阻断。这两种情况最终都导致了农作物的矮化。可以说，DELLA蛋白是第一次“绿色革命”的关键控制点。

由第一次“绿色革命”掀起的科学界对于植物激素的研究热潮，至今仍热度不减。科学家们逐渐发现，除赤霉素外，油菜素内酯、生长素等植物激素在植物株高调控中也发挥着重要的作用，参与这些激素合成、运输和信号传导等过程的基因大多参与株高的调控。鉴定和利用这些基因以避免矮秆基因单一化而产生的农作物品种的遗传脆弱性问题提供了新的思路。

(责编 桑新华)