

DOI:10.14188/j.ajsh.20250624001

植物激素脱落酸和赤霉素在干旱调节中的拮抗机制

胡骏[†], 江悦[†], 黄继帅, 徐祎萌, 陈雨婷, 谢斌

(武汉大学 生命科学学院 杂交水稻全国重点实验室, 湖北 武汉 430072)

摘要: 干旱是限制植物生长发育和作物产量的主要非生物胁迫之一。为适应干旱环境,植物进化出了复杂的响应机制,其中植物激素在感知干旱胁迫信号与协调生长反应中起着关键作用。脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellin, GA)作为关键的内源性调节因子,在植物发育与逆境响应中呈现出典型的拮抗关系。ABA作为经典的逆境激素,其在干旱胁迫中的关键作用已被广泛验证;与此同时,越来越多的研究表明,GA除了在生长发育中发挥重要作用外,在干旱调节中也扮演着重要角色。多种内源及外源信号可通过相反的方式调控ABA和GA的生物合成与分解代谢,进而介导激素水平的动态拮抗。近年来的研究揭示了ABA和GA信号转导组分之间的直接分子联系,为理解其拮抗机制提供了新视角。该研究综述了ABA和GA在干旱胁迫中的研究进展,探讨干旱胁迫下两者在代谢调控及信号转导层面的串扰机制,以期作为作物抗旱性状遗传改良提供理论依据。

关键词: 干旱胁迫;脱落酸;赤霉素;串扰机制

中图分类号: Q74

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2025)05-0442-14

Antagonistic mechanism of phytohormones abscisic acid and gibberellins in plant drought response

Hu Jun[†], Jiang Yue[†], Huang Jishuai, Xu Yimeng, Chen Yuting, Xie Bin

(State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Science, Wuhan University, Wuhan 430072, Hubei, China)

Abstract: Drought is one of the major abiotic stresses limiting plant growth, development, and crop production. To adapt to drought conditions, plants have evolved complex response mechanisms, among which phytohormones play a pivotal role in perceiving stress signals and coordinating growth responses. Abscisic acid (ABA) and gibberellins (GA), as key endogenous regulators, exhibit a typical antagonistic relationship in plant development and stress responses. ABA, widely recognized as a classical stress hormone, has been extensively validated for its critical role in drought stress. Meanwhile, an increasing number of studies indicate that GA not only plays an important role in growth and development, but also in drought regulation. Multiple endogenous and exogenous signals can regulate the biosynthesis and catabolism of ABA and GA in opposite ways, thereby mediating a dynamic hormonal antagonism. Recent studies have uncovered direct molecular connections between components of the ABA and GA signaling pathways, offering new insights into their antagonistic mechanisms. Here, we summarize the recent advances in understanding the roles of ABA and GA under drought stress, focusing on their crosstalk at the levels of metabolic regulation and signal transduction in plants, with the aim of providing a theoretical basis for the genetic improvement of drought tolerance in crops.

Key words: drought stress; abscisic acid(ABA); gibberellins(GA); crosstalk mechanism

收稿日期: 2025-06-24 修回日期: 2025-07-04 接受日期: 2025-10-03

作者简介: 胡骏(1978-),男,博士,教授,主要从事水稻功能基因组研究、分子遗传与基因工程, E-mail: junhu@whu.edu.cn; 江悦(2004-),女,本科生,主要从事植物胁迫相应方面的研究, E-mail: 2022302041062@whu.edu.cn; [†] 为共同第一作者,对本文有相同贡献

引用格式: 胡骏, 江悦, 黄继帅, 等. 植物激素脱落酸和赤霉素在干旱调节中的拮抗机制[J]. 生物资源, 2025, 47(5): 442-455.

Hu Jun, Jiang Yue, Huang Jishuai, et al. Antagonistic mechanism of phytohormones abscisic acid and gibberellins in plant drought response [J]. Biotic Resources, 2025, 47(5): 442-455.

0 引言

干旱胁迫已成为制约全球农业生产的重要因素,严重威胁粮食安全,随着气候变化加剧和水资源日益匮乏,干旱将愈发成为未来严峻挑战^[1]。据统计,干旱已经影响了全球超过20%的农业用地,导致粮食产量显著低于消费所需^[2]。在过去的二十年中,干旱导致全球水稻产量下降了25.4%,超过因病虫害等生物胁迫造成的损失的和,严重危害粮食安全的同时造成了巨大的经济损失^[3]。干旱胁迫可导致植物许多生理过程紊乱,例如,溶质运输中断、光合作用速率降低、养分吸收受损和活性氧(reactive oxygen species, ROS)的过量积累。为了应对干旱的不利影响,植物进化出了多种细胞和分子适应机制,如离子和渗透平衡调节,抗氧化防御系统激活以及生长模式调整等^[4-5]。

植物激素通过复杂的信号网络在干旱响应中扮演着至关重要的角色。研究表明,多种激素,如脱落酸(abscisic acid, ABA)、油菜素类固醇(brassinosteroids, BRs)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、乙烯(ethylene, ETH)、赤霉素(gibberellin, GA)和吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA),在植物干旱适应过程中协同调节其生长发育、水分维持以及耐旱性建立等关键过程。其中,ABA作为植物抵抗非生物胁迫的核心调控因子,能够协调一系列生理功能以应对不同的环境压力。干旱胁迫下,植物体内ABA含量显著升高,与其受体结合激活下游信号级联反应并诱导多种干旱应答反应^[6]。值得注意的是,ABA不仅是植物在非胁迫条件下生长和发育所必需的,而且在维持产量的稳定性方面具有重要意义^[5,7]。另外,GA作为促进植物生长的重要激素,参与调控植物从种子萌发到果实成熟等生长发育过程^[8]。研究发现,GA负调控植物对生物和非生物胁迫的响应,渗透胁迫可显著抑制GA的合成与积累^[9-10]。同时,GA水平下降导致DELLA蛋白积累,进而提高植物对干旱等非生物胁迫的适应性^[11]。

不同的植物激素彼此拮抗或协同相互作用,形成复杂的串扰网络,在植物的整个生命周期中精确地调控不同的生物过程^[12]。ABA和GA是一对经典的拮抗激素,共同调控种子成熟、休眠和萌发、初级根生长和开花时间等多个关键发育过程^[13]。随着研究不断深入,ABA与GA的调控网络串扰已从生长发育调控扩展至非生物胁迫响应等领域。本文系统地梳理了ABA和GA在干旱胁迫中的研究进展,重点探讨这两种激素在干旱胁迫下的串扰机制,以期植物抗旱尤其是农作物抗旱提供理论指导。

1 ABA代谢与转运:干旱胁迫的关键调控

干旱诱导的ABA合成是驱动植物在干旱胁迫期间适应性反应的关键过程。ABA在高等植物中的生物合成起始于质体中的前体玉米黄质^[11]。首先,玉米黄质被ZEP酶(zeaxanthin epoxidase)以及9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-*cis*-epoxy carotenoid dioxygenase, NCED)转化为黄素^[14-15]。随后,黄素从质体转移到胞质溶胶中,分别通过短链脱氢酶/还原酶(short-chain-dehydrogenase reductase, SDR/ABA2)和脱落醛氧化酶(abscisic aldehyde oxidase, AAO)催化,最终转化为ABA^[16-17]。在缺水环境中,植物会增强编码ABA生物合成酶的基因表达以积累内源性ABA,从而应对干旱胁迫^[18]。限速酶NCED是ABA合成的关键调控因子,在拟南芥、豆类、番茄、玉米和鳄梨等植物中其表达水平受干旱胁迫诱导^[15, 19-22]。除此之外,上调编码ABA生物合成酶的基因表达增强了植物的抗旱性(表1)。例如,过表达*AtNCED3*的拟南芥转基因植株中内源性ABA水平增加,叶片蒸腾速率降低,耐旱性提高^[15]。烟草中过表达*SgNCED1*诱导抗氧化酶编码基因和其他ABA响应基因的表达,从而增强耐旱性^[23]。

除了生物合成外,ABA的分解代谢和转运是控制ABA介导的应激调节的另外两个关键过程(表1)。当应激信号减弱,细胞色素P450型酶(CYP707A)作为ABA代谢的关键酶,催化产生无生物活性的代谢产物相酸(PA)和二氢相酸(DPA)^[13]。与葡萄糖偶联是ABA失活的第二种途径,在调节正常和脱水条件下的ABA含量中也起着重要作用。在糖基转移酶的作用下,ABA及其羟基化分解代谢物均可与葡萄糖偶联生成ABA葡萄糖酯(ABA-GE)^[24]。当植物遇到非生物胁迫时,ABA-GE能够再次水解转化为ABA,这是由 β -葡萄糖苷酶完成的^[25]。在拟南芥中分离出的AtBG1和AtBG2、BGLU10分别位于内质网和液泡,通过水解ABA-GE产生ABA在抗非生物胁迫中发挥作用^[26-28]。ABA是一种弱酸,当它被质子化时可以通过被动扩散穿过生物膜^[6]。ABA也可以通过多种类型的转运蛋白实现跨膜运输。ATP结合盒(ATP-binding cassette, ABC)转运蛋白AtABCG40在拟南芥中负责摄取ABA,其功能缺失突变体气孔响应ABA关闭速率降低,导致耐旱性减弱^[29]。另一转运蛋白AtABCG22的突变体气孔调控同样受到扰乱,蒸腾作用增加^[30]。而MATE(multidrug and toxic compound extrusion)家族成员AtDTX50作为ABA外排转运蛋白发挥作用,其功能缺失突变体气

表1 不同植物物种中部分 ABA 代谢和信号转导基因对干旱胁迫的调控

Table 1 Regulation of selected ABA metabolism and signaling genes in response to drought stress across plant species

基因	过表达/突变	研究物种	耐旱性调控	涉及的化合物/通路/过程改变	
ABA代 谢基因和 转运蛋白 基因	<i>AtNCED3</i>	过表达 ^a (突变 ^b)	拟南芥	正调控	ABA水平升高,蒸腾速率降低 ^a (相反 ^b) ^[15]
	<i>SgNCED1</i> (<i>Stylosanthes guianensis</i>)	异源表达	烟草	正调控	ABA水平升高,抗氧化酶活性增加 ^[23]
	<i>AtBG1</i>	突变	拟南芥	正调控	ABA水平降低,气孔运动缺陷 ^[26]
	<i>AtBG2</i>	突变	拟南芥	正调控	失水增加 ^[27]
	<i>BGLU10</i>	过表达 ^a (突变 ^b)	拟南芥	正调控	失水减少,ABA水平升高,ABA和干旱响应基因表达增加 ^a (相反 ^b) ^[28]
	<i>AtABCG40</i>	突变	拟南芥	正调控	ABA摄取受损,气孔调节受损 ^[29]
	<i>AtDTX50</i>	突变	拟南芥	负调控	气孔导度降低 ^[31]
	<i>AtABCG22</i>	突变	拟南芥	正调控	失水增加,气孔孔径增大 ^[30]
ABA信 号转导基 因	<i>PYL4</i>	过表达	拟南芥	正调控	气孔孔径减小、密度减小,蒸腾作用减少 ^[37]
	<i>PYL8</i>	过表达	拟南芥	正调控	失水减少,ABA响应基因表达增加 ^[35]
	<i>PYL5</i>	过表达	拟南芥	正调控	失水减少,ABA响应基因表达增加 ^[36]
	<i>PYL9</i>	过表达	拟南芥和 水稻	正调控	失水减少,过氧化氢积累减少,抗氧化酶活性增加 ^[34]
	<i>OsPYL7</i>	过表达	水稻	正调控	干旱胁迫后存活率增加,鲜重增加 ^[40]
	<i>OsPYL5</i>	过表达	水稻	正调控	失水减少,蒸腾速率降低 ^[39]
	<i>TaPYL4</i>	过表达	小麦	正调控	失水减少,气孔孔径减小,水分利用效率增加 ^[41]
	<i>PePYL4</i>	过表达	杨树	正调控	过氧化酶活性增加,水分利用效率增加 ^[42]
	<i>HAB1</i>	过表达	拟南芥	负调控	蒸腾速率增加 ^[44]
	<i>OsABIL2</i>	过表达	水稻	负调控	失水增加,气孔密度增大 ^[45]
	<i>OsPP2C09</i>	过表达 ^a (突变 ^b)	水稻	负调控	失水增加,气孔开放增大 ^a (相反 ^b) ^[46]
	<i>ZmPP84</i>	过表达 ^a (突变 ^b)	玉米	负调控	失水增加,气孔调节受损 ^a (相反 ^b) ^[48]
	<i>TaPP2C-a10</i> (小麦)	异源表达	拟南芥	负调控	失水增加,干旱响应基因表达降低 ^[49]
<i>SnRK2.6/OST1</i>	过表达 ^a (突变 ^b)	拟南芥	正调控	气孔响应ABA关闭增快,ROS生成增加 ^a (相反 ^b) ^[53]	
ABA相 关转录因 子或激酶 基因	<i>ZmGCT1/2</i>	过表达 ^a (突变 ^b)	玉米	负调控	失水增加,蒸腾作用升高,气孔调节受损 ^a (相反 ^b) ^[54]
	<i>AREB1,AREB2,BF3</i>	三重突变	拟南芥	正调控	失水增加,应激反应基因表达降低 ^[56]
	<i>OsMADS23</i>	过表达 ^a (突变 ^b)	水稻	正调控	失水减少,过氧化氢积累减少,脯氨酸含量增加 ^a (相反 ^b) ^[58]
	<i>ABI5</i>	过表达	拟南芥	正调控	过氧化物酶活性增加,脯氨酸含量增加 ^[57]

注:a、b分别表示基因的不同突变所对应的化合物/通路/过程改变。

Note: a and b respectively represent the changes in compounds/pathways/processes corresponding to different mutations of the gene.

孔导度较低,更耐旱^[31]。

2 ABA 信号转导与干旱胁迫

植物 ABA 信号转导主要由核心信号模块介导,该模块包含 PYR/PYL/RCAR 受体、PP2C 蛋白磷酸酶和 SNF1 相关激酶的亚家族 2(SnRK2)(图1)。这些关键组分与离子通道和转录因子等靶标相互作用以介导 ABA 诱导的生理响应,在调控植物耐旱性中扮演关键角色(表1)。在缺乏 ABA 时,PP2C 充

当负调控因子抑制 SnRK2 的活性;在 ABA 存在的情况下,ABA 与 PYR/PYL/RCAR 受体的结合抑制 PP2C 的活性,从而允许 SnRK2 激酶的激活^[32]。活化的 SnRK2 激酶进一步磷酸化下游底物蛋白从而诱导 ABA 反应。

2.1 ABA 受体:耐旱作物改造的新兴靶点

植物中调节干旱胁迫的 ABA 信号通路涉及多个 ABA 受体,它们在 ABA 信号转导和耐旱性中起重要作用。例如,拟南芥六重突变体(*pyr1/pyl1/*

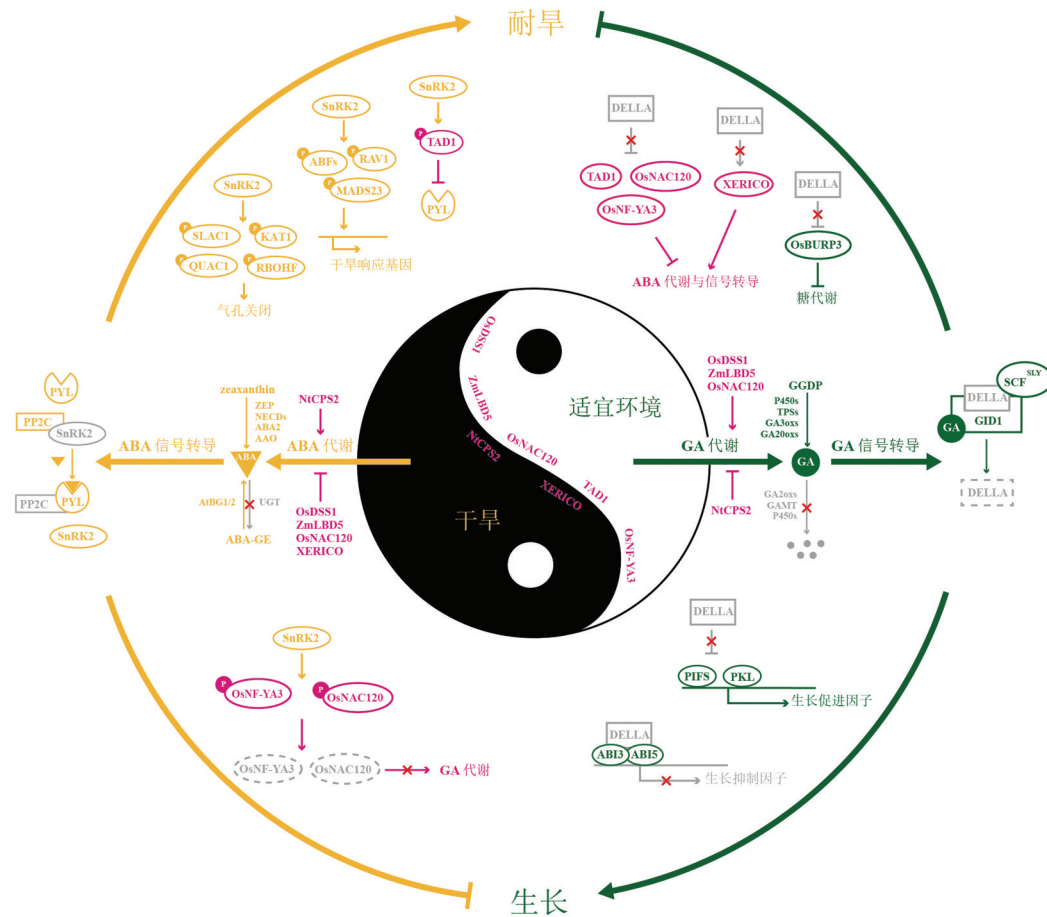


图1 脱落酸(ABA)和赤霉素(GA)代谢与信号转导以及拮抗工作模型

Figure 1 Working model of abscisic acid (ABA) and gibberellin (GA) metabolism, signaling, and antagonism

注:太极图的阴阳象征ABA(橙色,干旱激活)与GA(绿色,适宜环境激活)信号通路;阴阳交界处的蛋白介导干旱响应中二者的拮抗串扰(紫红色)。

Note: Yin and yang represent ABA (orange, drought-activated) and GA (green, favorable condition-activated) signaling pathways. Interface proteins mediate antagonistic crosstalk (magenta).

pyl2/pyl4/pyl5/pyl8)对ABA极度不敏感,叶片蒸腾显著提高^[33]。*PYL4*、*PYL5*、*PYL8*或*PYL9*的过表达增强了ABA反应,赋予拟南芥更高的抗旱性^[34-37]。回顾近几年的研究,已在水稻、小麦以及杨树中揭示了ABA受体以及调节因子在干旱胁迫响应中的保守功能。水稻ABA信号转导的正调节因子OsPSKR15通过与OsPYL11相互作用参与ABA信号转导来增强耐旱性^[38]。过表达*OsPYL5*赋予水稻更高的耐旱性,却抑制生长导致产量降低^[39]。而2020年Bhatnagar团队发现过表达*OsPYL7*的转基因水稻虽然没有表现出ABA敏感性及渗透胁迫耐受性,但其显示出耐旱性;且过表达*OsPYL7*的转基因株系在正常生长条件下未表现出生长迟缓或产量降低^[40]。这表明该基因可能是开发无生长缺陷的非生物胁迫耐受作物的好候选者^[40]。在小麦中过表达ABA受体增加了ABA敏感性,同时提高了干旱胁迫下的谷物产量和水分利用效率^[41]。杨树中过表

达*PePYL4*不仅提高了水分利用效率,还加速了活性氧的清除以促进耐旱性^[42]。

2.2 PP2C:负调控因子还是正调控因子?

相较于*PYL*基因,PP2C基因众多,功能复杂。在拟南芥中,76个PP2C基因可分为10个组别(A-J),而A组PP2C中的6个成员:ABI1,ABI2,HAB1,HAB2,AHG1和AtPP2CA已被鉴定为ABA信号通路的关键负调节因子,并参与植物非生物胁迫响应的调控^[43]。例如,*HAB1*的组成型过表达会降低植株对ABA的敏感性并增强蒸腾作用,最终削弱植株的耐旱性^[44]。类似地,水稻*OsABIL2*的过表达会显著改变植物发育表型,包括气孔密度和根系结构,导致对干旱胁迫更加敏感^[45]。水稻OsPP2C09与ABA信号通路的核心成分相互作用,在植物生长中起积极作用,但负向调节ABA信号转导和耐旱性^[46]。值得注意的是,2021年的研究发现OsPP2C09还可作为胁迫信号的正调控因子,通过

激活ABA非依赖性的信号通路参与干旱响应^[47]。在这项研究中,OsPP2C09被非生物胁迫迅速诱导,其通过与DRE结合转录因子相互作用,激活不依赖ABA的信号级联,进而调控干旱响应^[47]。近几年,其他植物中的研究也表明,PP2C蛋白在耐旱性调控中具有保守且广泛的功能^[48-50]。例如,2023年的研究表明,玉米ZmPP8去磷酸化丝裂原活化蛋白激酶ZmMEK1,抑制气孔关闭以负向调节耐旱性^[48]。

2.3 SnRK2蛋白激酶:磷酸化多种底物蛋白

植物特有的SnRK2(sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2)家族是一类丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,在调控植物干旱响应和渗透胁迫适应过程中发挥关键作用^[51]。保卫细胞中多个离子通道及NADPH氧化酶已被鉴定为SnRK2激酶的底物。在干旱胁迫条件下,拟南芥保卫细胞中的SnRK2.6/OST1响应ABA信号并通过双重调控机制介导气孔关闭:一方面磷酸化阴离子外流通道SLAC1、QUAC1和钾离子内流通道KAT1,调控离子跨膜转运^[52-53];另一方面磷酸化NADPH氧化酶RBOHF促进ROS的产生^[53]。有趣的是,最新研究发现,玉米的SnRK2.8/9通过磷酸化RAF样激酶ZmGCT1,减少其质膜定位,从而解除ZmGCT1对ZmSLAC1的抑制作用,正向调节玉米抗旱性^[54]。

大量研究表明,SnRK2激酶可通过磷酸化修饰多种转录因子,进而调控下游胁迫响应基因的转录激活,最终协调植物的逆境适应反应。ABRE结合因子(ABF)以及ABI5都属于bZIP转录因子家族,它们通过靶向干旱胁迫响应基因启动子区域存在的ABRE元件激活下游基因表达^[55]。在拟南芥中,ABA诱导激活的SnRK2.2与AREB1、AREB2和ABF3直接相互作用^[56]。微阵列分析发现,在AREB1、AREB2和ABF3的三重突变体中,许多干旱胁迫诱导基因的表达水平受到抑制,并且这些三重突变体显示出干旱胁迫敏感表型^[56]。类似地,过表达ABI5的拟南芥植株在干旱条件下的存活率显著高于野生型^[57]。水稻中,MADS-box转录因子OsMADS23直接激活靶基因OsNCED2/3/4和OsP5CR的转录,调控ABA和脯氨酸的生物合成,赋予植物耐旱性^[58]。进一步的研究表明,SAPK9以ABA依赖方式磷酸化OsMADS23增强其稳定性与转录活性,形成正反馈调节通路^[58]。RAV1是拟南芥中SnRK2靶向的一个转录因子,其作为ABA信号转导的负调节因子抑制ABA响应基因(如ABI3、ABI4、ABI5)的表达^[59]。与上述正调控因子不同,SnRK2.2、SnRK2.3和SnRK2.6介导的磷酸化可以

抑制RAV1的活性^[59]。

3 GA代谢:干旱胁迫下转录重编程

作为经典的促进植物生长发育的激素,GA几乎参与调控整个植物生命周期的生长发育过程,包括种子发芽、茎的伸长、叶片扩张、花粉成熟以及花、果实和种子发育^[60-64]。此外,越来越多的证据表明,植物体内生物活性GA含量降低及其信号转导途径受抑制是植物响应非生物胁迫的普遍机制之一,凸显了GA在抗逆方面的重要作用^[9]。

自最初发现以来,已经有130多种GA被鉴定,其中绝大部分为生物活性GA的前体或代谢产物,只有极少数具有生物活性,如GA₁、GA₃、GA₄和GA₇^[8]。在植物中,从GA前体牻牛儿基焦磷酸(geranylgeranyl diphosphate,GGDP)合成生物活性GA需要3类酶:萜烯合酶(terpene synthases,TPSs)、细胞色素P450单加氧酶(cytochrome P450 monooxygenases,P450s)和2-酮戊二酸依赖性双加氧酶(2-oxoglutarate-dependent dioxygenases,2ODDs)^[8]。该生物合成途径包含3个主要阶段:首先,质体中的两个TPS,戊二烯二磷酸合成酶(ent-copalyl diphosphate synthase,CPS)和贝壳杉烯合成酶(ent-kaurene synthase,KS)催化GGDP转化为贝壳杉烯(ent-kaurene)。然后,贝壳杉烯2个P450氧化酶——贝壳杉系氧化酶(ent-kaurene oxidase,KO)和贝壳杉烯酸氧化酶(ent-kaurenoic acid oxidase,KAO)逐步氧化为GA₁₂。最后,由细胞质中的GA20-氧化酶(GA20ox)和GA3-氧化酶(GA3ox)催化形成活性GA^[8,65]。GA的失活则主要受GA2-氧化酶(GA2ox)调控。此外,赤霉素甲基转移酶(GAMT)以及部分P450氧化酶也行使着GA失活酶的功能^[66-67]。

与ABA的响应模式相反,干旱胁迫通常导致GA水平的下降^[9]。最新的研究表明,这一过程主要通过GA代谢相关基因的转录重编程实现,并进一步证实了GA代谢基因在调节植物耐旱性中的重要作用。研究发现,水稻在脱水处理后,其GA生物合成基因GA20ox1和GA3ox2的表达受到显著抑制,而GA失活基因GA2ox则被快速诱导表达,最终导致生物活性GA含量降低和DELLA蛋白SLR1的积累^[68]。类似地,番茄在干旱胁迫下通过下调GA20ox1和GA20ox2的表达,同时上调保卫细胞中GA2ox7的表达来抑制GA积累^[10]。这种调控具有双重生理意义:一方面,保卫细胞内低GA水平有利于气孔关闭;另一方面,GA20ox1和GA20ox2的下调抑制了叶片扩张以减少失水^[10]。通过遗传改造

GA代谢途径,研究人员已开发出多种耐旱植株(表2)^[69-74]。例如,拟南芥中 *ga20ox1/2* 或 *ga3ox1/2* 双突变体在断水处理后存活率显著提高^[9]。番茄GA合成突变体 *gib* 相较于野生型积累了更高水平的渗透调节物质,并且能够在缺水条件下保持较高的叶片含水量和叶片膨胀度^[69]。2024年的一项研究表明,在烟草中过表达梨 *PbrGA2ox1* 可显著提高ROS清除酶的基因表达量和酶活性,降低过氧化氢的积累,从而提升烟草对脱水的耐受性^[75]。2023年,研究者利用CRISPR-Cas9系统编辑 *ZmGA20ox3* 基因,获得了半矮化且产量未减少的玉米植株,其多个干旱响应基因的表达显著上调,改善了干旱条件下玉米的农艺性状^[70]。其他研究也证实, *GA2ox6*、*KS3*、*AtGAMT1* 以及 *OsCYP71D8L* 等基因也是调控GA水平以改善植株株型、抗旱性和产量的重要靶点^[71-74]。

4 GA信号转导:调控干旱胁迫响应的多个维度

GRAS转录因子家族中的DELLA蛋白作为GA信号通路的关键负调控因子,通过抑制GA信号转导途径调控植物生长发育(图1)^[76-78]。拟南芥基因组编码5种DELLA蛋白(*RGA*、*GAI*、*RGL1*、*RGL2*和*RGL3*),这些蛋白在功能上既存在冗余性又表现出一定的特异性^[77, 79-82]。相比之下,水稻、大

麦和番茄等物种中仅存在单个DELLA蛋白,即SLR1、SLN1和PROCERA^[78, 83-84]。DELLA蛋白的降解过程受GA诱导:当GA与受体蛋白GID1结合后,引发GID1构象变化,形成GA-GID1-DELLA三元复合物^[85]。该复合物被SCF^{SLY1/GID2}E3泛素连接酶识别,最终通过26S蛋白酶体途径降解,从而解除DELLA对植物生长的抑制作用^[85]。DELLA蛋白通过与众多转录因子及转录调控因子的相互作用调控下游基因的表达,其作用机制主要包括两种模式。其一,DELLA蛋白可以与转录因子相互作用形成转录激活复合体共同调控下游基因的表达。例如,拟南芥DELLA蛋白RGL2与ABI3、ABI5共同靶向并激活下游基因*SOM*的表达,从而抑制种子萌发^[86]。其二,DELLA蛋白与转录因子或转录调控因子相互作用,使其与结合位点隔离,阻止它们激活促进生长发育的基因的表达。DELLA蛋白通过隔离转录因子PIF3和PIF4或染色质重塑复合物PKL,抑制下游基因的表达与下胚轴伸长^[87]。

研究表明,GA信号转导的关键组分会从多个维度影响干旱胁迫响应(见表2)。两个团队分别在近两年揭示了*SLR1*的表达水平与植物耐旱性的正相关性:*SLR1*表达降低的转基因植株(*SLR1-RNAi*)表现出较野生型更弱的耐旱性,而*SLR1*功能获得型突变体(*slr1-d1*)及其过表达株系

表2 不同植物物种中部分GA代谢和信号转导基因对干旱胁迫的调控

Table 2 Regulation of selected GA metabolism and signaling genes in response to drought stress across plant species

基因	突变/过表达	研究物种	耐旱性的调控	涉及的化合物/通路/过程改变	
GA代谢 基因	<i>SlGA20ox1</i> 和 <i>SlGA20ox2</i>	突变	番茄	负调控	失水减少,叶面积缩小 ^[10]
	<i>SlGA2ox7</i>	突变	番茄	正调控	气孔闭合延迟,气孔导度增加 ^[10]
	<i>ZmGA20ox3</i>	突变	玉米	负调控	干旱响应基因表达增加,ABA含量增加 ^[70]
	<i>GA2ox6</i>	过表达	水稻	正调控	脯氨酸含量增加,抗氧化酶活性增加 ^[71]
	<i>CPS</i> 、 <i>KS</i> 、 <i>KA0</i>	突变	番茄	负调控	脯氨酸含量增加,叶片含水量升高 ^[69]
	<i>KS</i>	突变	玉米	负调控	干旱下存活率升高 ^[73]
	<i>OsCYP71D8L</i>	过表达	水稻	正调控	可溶性糖含量增加,叶绿素水平升高,过氧化氢水平降低 ^[72]
	<i>PbrGA2ox1</i> (梨)	异源表达	烟草	正调控	脯氨酸含量增加,抗氧化酶活性增加,ABA合成和信号转导基因表达增加 ^[75]
	<i>GA20ox1/2</i>	双重突变	拟南芥	负调控	干旱下存活率升高 ^[9]
	<i>AtGAMT1</i>	异源表达	番茄	正调控	蒸腾速率降低,气孔导度降低 ^[74]
GA信号 转导基 因	<i>SLR1</i>	RNAi	水稻	正调控	干旱下存活率降低 ^[68]
	<i>SLR1</i>	过表达	水稻	正调控	气孔孔径减小,脯氨酸含量增加 ^[88]
	<i>PROCERA</i>	过表达	番茄	正调控	蒸腾速率降低,叶片含水量升高,气孔导度降低 ^[89]
	<i>GID1</i>	突变	番茄	负调控	蒸腾作用减少,木质部导管扩张受抑制,水力导度降低 ^[90]
	<i>SLY1</i>	突变	番茄	负调控	木质部导管扩张受抑制 ^[90]

(OE-SLR1)则表现出显著增强的耐旱表型,这充分证实了 DELLA 蛋白在植物抗旱机制中的重要作用^[68, 88]。最新发表的分子机制研究发现,SLR1通过调节渗透保护物质的积累以及气孔运动增强水稻的耐旱性。具体而言,干旱胁迫诱导积累的 SLR1 会与另一核蛋白 OsBURP3 竞争性结合并调节其丰度,从而释放原本被 OsBURP3 结合的蔗糖合酶 OsSUS1,使 OsSUS1 主要在细胞质中分布,参与蔗糖的合成,最终导致蔗糖含量升高以及气孔的关闭,此工作模型在玉米中同样存在,显示 GA 通过 DELLA 调控植物抗旱机制具有一定的普遍性^[88]。类似地,过表达稳定 DELLA 蛋白 PRO Δ 17 的番茄植株在干旱胁迫下表现出蒸腾速率降低、叶片含水量增加以及气孔导度减小等典型抗旱表型^[89]。此外,研究人员在 2020 年提出,GA 信号通路还可以通过调控木质部发育来调节干旱条件下的水分运输。在番茄中 GA 受体 GID1 或 F-box 蛋白 SLY1 的缺失突变导致了 GA 活性降低,进而抑制木质部导管扩张,降低水力导度^[90]。早期有研究表明,DELLA 蛋白通过抑制高盐条件下 ROS 的积累促进了植物在逆境的生存,而干旱与盐胁迫均会引发渗透失衡和 ROS 积累,提示 DELLA 可能通过相似机制参与干旱胁迫调控^[91]。

5 干旱胁迫下的 GA 与 ABA 串扰

为响应不同的发育阶段和环境条件,植物体内 GA 和 ABA 的代谢与信号转导发生各种变化并相互交流,形成动态串扰系统,以维持 GA 和 ABA 之间的正确平衡,从而维持植物稳态(图 1)。

5.1 ABA 与 GA 水平:此起彼伏

ABA 和 GA 最经典的拮抗事件便是对种子休眠与萌发的调控。在种子成熟过程中,内源性 ABA 不断积累,诱导并维持种子休眠,抑制胚胎活性^[92]。而 GA 则通过拮抗 ABA 的作用来打破休眠,促进种子萌发^[93]。种子可以感知各种环境信号(如光照和温度),以精准地调节 GA 和 ABA 的平衡,从而调整休眠并确保在最佳的时机下萌发^[94-96]。例如,在黑暗环境下 PIL5(phytochrome-interacting factor3-like5)通过抑制 GA3ox1/GA3ox2 表达并激活 GA2ox2 来降低 GA 水平,同时促进 ABA1/NCED6/NCED9 表达并抑制 CYP707A2 来提高 ABA 含量,从而抑制种子萌发^[97-98]。此外,SOMNUS,CHO1 和 MYB96 等转录因子也通过调控 ABA 和 GA 代谢基因的表达参与这一过程^[99-101]。

这种对 GA 和 ABA 代谢的拮抗调控机制同样参与植物干旱胁迫响应。正如前所述,干旱胁迫诱导 ABA 水平的快速增加,并显著抑制 GA 的积累。在此过程中,许多调控因子通过调控 GA 与 ABA 的平衡来介导植物的胁迫反应。以烟草为例,顺式冷杉醇合成基因 *NtCPS2* 敲除株系,植株气孔孔径增大,水分流失加剧,抗氧化能力显著下降^[102]。进一步的研究发现,*NtCPS2* 敲除株系在干旱胁迫下不仅 GA 含量升高且其合成基因表达上调,同时 ABA 含量及其合成基因表达受到抑制,这表明 *NtCPS2* 可能通过调控 GA 与 ABA 的比率正向调节植物的耐旱性^[102]。类似地,*DSS1/CYP96B4* 作为水稻 CYP450 基因簇的成员,其缺失突变体 ABA 水平增加而 GA 水平下降,导致萌发延迟与耐旱性增强^[103]。另外,玉米 ZmLBD5 通过靶向多个 GA 合酶基因的启动子促进 GA 积累,同时负调控 ABA 水平,导致生长促进但损害耐旱性^[104]。

除受调控因子的拮抗调控外,GA 和 ABA 代谢之间也存在直接的串扰关系。研究表明,在番茄中,外源 ABA 处理可抑制 *GA2ox2* 的表达,同时诱导 *GA2ox7* 的表达,该机制部分介导了干旱胁迫诱导的 GA 水平下降^[10]。类似地,在玉米中,*Zm-GA2ox3* 基因的敲除直接影响了 ABA 合成途径,导致 *NCED1/3/4/9* 及 *AAO3* 的表达水平显著提高,ABA 含量随之显著增加^[70]。此外,在干旱胁迫下,过表达梨的 *PbrGA2ox1* 基因不仅通过激活 *NCED* 的表达促进了 ABA 合成,还可增强 ABA 信号转导基因(如 *PYL1*, *SnRK2e*, *AREB* 和 *DREB*)的表达^[75]。基于合成缺陷突变体的研究进一步证实了 ABA 和 GA 水平的拮抗关系。拟南芥 *aba2-2* 突变种子在种子吸胀、发育以及高温胁迫阶段,GA 生物合成基因表达水平及 GA 含量均升高^[105]。ABA 生物合成基因(*ABA1*, *NCED6* 和 *NCED9*)在 *gal* 突变体中的表达高于野生型种子,而 ABA 分解代谢基因 *CYP707A2* 的表达则被抑制^[97]。最新的研究发现,激素转运调控也参与 GA-ABA 互作网络。RNA-seq 和 RT-qPCR 分析确定了番茄 DELLA 蛋白 PRO 促进了保卫细胞中 ABA 转运蛋白 AIT1.1 的表达,从而促进 ABA 积累并诱导气孔关闭^[106]。

5.2 GA 与 ABA 信号转导:多个串扰节点连接信号通路的关键组分

由 GA 和 ABA 信号级联通路关键组分介导的信号转导变化是 GA 与 ABA 串扰的另一重要机制。研究发现,水稻 *TAD1/TE* 基因编码 E3 泛素连接酶 APC/C 的共激活因子,能够负调控水稻分

藜与耐旱性,并整合 GA 和 ABA 信号通路^[68, 107]。TAD1 既与 GA 信号核心抑制因子 SLR1 结合,又靶向 ABA 受体 PYL10;蛋白质丰度分析显示,TAD1 促进了 PYL10 的降解,同时提高了 SLR1 的稳定性^[68]。进一步研究表明,SLR1 与 TAD1 的竞争性结合抑制了 APC/C^{TAD1}-PYLs 复合体的形成,稳定了 PYL10,这一调控模式在突变体中得到验证:PYL10 在 *slr1-d1* 中积累,而在 *slr1* 突变体中显著降低^[68]。此外,受 ABA 诱导的 SnRK2 家族成员 (SAPK8、SAPK9 和 SAPK10) 通过磷酸化 TAD1 阻断其对 ABA 受体的降解作用^[68, 107]。在番茄中,研究者同样发现 DELLA 正调控 ABA 受体:番茄 DELLA 蛋白 PRO 通过上调两个 ABA 受体基因 (*SIPYR1* 和 *SIPYL8-2*) 在保卫细胞中的表达而增强气孔对 ABA 的敏感性^[89]。

NAC 家族蛋白作为植物特异性转录因子,在植物对非生物胁迫的响应中扮演关键角色^[108]。最新研究揭示了 OsNAC120 整合 GA 和 ABA 信号通路调控植物生长与耐旱性平衡的新机制。OsNAC120 通过特异性识别靶基因启动子中的 CACG-box 基序,激活 GA 合成基因 (*OsGA20ox1* 和 *OsGA20ox3*) 的表达并抑制 ABA 合成基因 (*OsNCED3* 和 *OsNCED4*) 的转录^[109]。这一过程受到 SLR1 和 SnRK2 的双重调控:一方面 SLR1 与 OsNAC120 结合阻断其转录激活活性;另一方面 OsSAPK9 介导的磷酸化修饰促进 OsNAC120 降解^[109]。有趣的是,核因子 OsNF-YA3 在渗透胁迫响应中展现出与 OsNAC120 相似的分子调控机制^[110]。SLR1 与 SAPK9 分别抑制 OsNF-YA3 的转录激活活性和稳定性,进而影响 OsNF-YA3 对 ABA 和 GA 代谢基因的调控^[110]。核因子 Y 的另外一类亚基 NF-YC 家族也在种子的休眠与萌发调控中介导了 GA 与 ABA 的串扰。例如,NF-YC3、NF-YC4 和 NF-YC9 与拟南芥 DELLA 蛋白 RGL2 相互作用,靶向 *ABI5* 的启动子并激活其转录,从而增强 ABA 信号转导途径^[111]。5 个 NF-YC (NF-YC8-12) 通过调节 GA 和 ABA 相关基因的表达,并与 SAPK 激酶相互作用,共同参与调控籽粒品质和种子萌发^[112]。此外,*XERICO* 通过上调 ABA 生物合成和 ABA 反应基因的表达赋予拟南芥和水稻更高的耐旱性^[113-115]。随后的研究发现,*XERICO* 是 DELLA 的靶标基因之一,其转录水平受 DELLA 正向调控,因此 DELLA 可能通过诱导 *XERICO* 表达而放大 ABA 信号输出^[115]。

6 GA-ABA 串扰的新机制:干旱响应中的潜在保守机制

作为一对典型的拮抗激素,GA 和 ABA 的串扰机制研究取得了一些重要进展。近年来,随着多个关键调控模块的发现,GA-ABA 串扰网络的分子框架逐渐明晰。虽然这些模块多源于植物生长发育的相关研究,其在植物耐旱性调控中的具体功能仍需深入解析,但了解这些新发现的机制将为耐旱性研究提供重要线索。

ABI4 是包含 APETALA 2 (AP2) 结构域的转录因子 (ATF),作为增强子参与 ABA 信号转导。研究表明,ABI4 直接结合 *NCED6* 和 *GA2ox7* 基因启动子调控其转录,从而协调 ABA 和 GA 的代谢平衡,影响了植物生长发育的多个过程^[116]。ABA 通过促进 ABI4 转录及蛋白稳定性正向调控其功能,而 GA 则发挥抑制作用^[116]。研究发现,ABI4 可直接激活 DELLA 蛋白 RGL2 的表达,并与 RGL2 特异性结合形成异源二聚体相互稳定,共同调控下游基因的表达,其转录激活能力受到 ABA 促进而 GA 抑制^[117]。事实上,许多 ATF 被报道参与调控 ABA 和 GA 代谢途径,介导 ABA 和 GA 间的拮抗^[118]。例如,水稻 OsAP2-39 同时激活 ABA 合成基因 *OsNCED1* 和 GA 失活基因 *OsEUI* 的表达,从而精细调节 ABA 和 GA 的平衡^[119]。

E3 SUMO 连接酶 SIZ1 可能是连接 GA 和 ABA 信号通路的新节点。在拟南芥种子萌发过程中,SIZ1 介导 *ABI5* 的 SUMO 化修饰,从而负向调控 ABA 信号转导^[120]。最近的一项研究表明,SIZ1 还可 SUMO 化修饰 SLY1,增强其蛋白稳定性并促进其对 DELLA 蛋白 RGA 的降解,进而激活 GA 信号通路^[121]。此外,组蛋白脱乙酰酶 HDA705 和 miR528 过表达引起的 ABA 水平上调与 GA 水平下调,暗示了表观遗传在激素互作调控的潜在作用^[122-123]。

7 结 语

ABA 和 GA 不仅通过各自独立的代谢与信号通路发挥重要作用,更通过多层次的互作网络精准协调植物生长发育与逆境适应之间的动态平衡。本综述系统地归纳了 GA 与 ABA 拮抗串扰的 3 大核心机制:(1)通过代谢基因的转录重编程调控激素含量;(2)通过激素转运蛋白介导空间重分配,实现激素的位点特异性活性;(3)通过核心信号转导组分之间的相互作用调控激素反应性。上述机制的解析不仅为深入理解植物激素信号网络的复杂性提供了新

的范例,也为作物抗逆性状的遗传改良提供了潜在的理论基础。

尽管 GA-ABA 调控网络的研究取得了显著进展,但由于激素调控网络的高度复杂性,仍存在众多关键科学问题亟待突破。作为必需的生长调节因子,GA 和 ABA 在植物体内通常受到负反馈机制调节以维持稳态。值得注意的是,GA 与 ABA 在不同发育阶段及组织器官中表现出显著的功能特异性,其动态平衡随生长需求变化而不断打破与重建。例如,在种子成熟与休眠阶段,ABA 积累协同 GA 水平下降抑制萌发;而感知萌发信号后,ABA/GA 平衡逆转打破休眠。干旱胁迫响应中,ABA 水平升高而 GA 水平下降,以增强植物耐旱性;胁迫解除后,GA 合成增加促进植物生长发育。这一动态平衡的精确调控引发关键科学问题:激素水平扰动是如何与稳态调控机制相协调;GA 与 ABA 信号途径如何被精确调控,从而在不同发育阶段产生正确的信号输出。解开这些问题不仅能够深化对植物激素互作原理的认知,更有望为精准农业、节水抗旱等生产实践提供新策略——通过定向调控 GA 和 ABA 的动态平衡实现抗逆性与产量的协同提升。

参考文献

- [1] Vadez V, Grondin A, Chenu K, et al. Crop traits and production under drought [J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2024, 5(3): 211-225.
- [2] Mansoor S, Khan T, Farooq I, et al. Drought and global hunger: biotechnological interventions in sustainability and management [J]. *Planta*, 2022, 256(5): 97.
- [3] Ma Y Y, Tang M Y, Wang M Y, et al. Advances in understanding drought stress responses in rice: molecular mechanisms of ABA signaling and breeding prospects [J]. *Genes*, 2024, 15(12): 1529.
- [4] Lü J H, Dong T Y, Zhang Y P, et al. Metabolomic profiling of brassinolide and abscisic acid in response to high-temperature stress [J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(4): 935-946.
- [5] Kavi Kishor P B, Tiozon R N Jr, Fernie A R, et al. Abscisic acid and its role in the modulation of plant growth, development, and yield stability [J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(12): 1283-1295.
- [6] Ng L M, Melcher K, Teh B T, et al. Abscisic acid perception and signaling: structural mechanisms and applications [J]. *Acta Pharmacologica Sinica*, 2014, 35(5): 567-584.
- [7] Ali F, Qanmber G, Li F G, et al. Updated role of ABA in seed maturation, dormancy, and germination [J]. *Journal of Advanced Research*, 2022, 35: 199-214.
- [8] Hedden P. Gibberellin metabolism and its regulation [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2001, 20(4): 317-318.
- [9] Colebrook E H, Thomas S G, Phillips A L, et al. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(1): 67-75.
- [10] Shohat H, Cheriker H, Kilambi H V, et al. Inhibition of gibberellin accumulation by water deficiency promotes fast and long-term 'drought avoidance' responses in tomato [J]. *New Phytologist*, 2021, 232(5): 1985-1998.
- [11] Nambara E, Marion-Poll A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 165-185.
- [12] Aerts N, Pereira Mendes M, Van Wees S C M. Multiple levels of crosstalk in hormone networks regulating plant defense [J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 489-504.
- [13] Shu K, Zhou W G, Chen F, et al. Abscisic acid and gibberellins antagonistically mediate plant development and abiotic stress responses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 416.
- [14] Audran C, Liotenberg S, Gonneau M, et al. Localisation and expression of zeaxanthin epoxidase mRNA in *Arabidopsis* in response to drought stress and during seed development [J]. *Functional Plant Biology*, 2001, 28(12): 1161.
- [15] Iuchi S, Kobayashi M, Taji T, et al. Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2001, 27(4): 325-333.
- [16] Cheng W H, Endo A, Zhou L, et al. A unique short-chain dehydrogenase/reductase in *Arabidopsis* glucose signaling and abscisic acid biosynthesis and functions [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(11): 2723-2743.
- [17] Seo M, Peeters A J, Koiwai H, et al. The *Arabidopsis* aldehyde oxidase 3 (AAO3) gene product catalyzes the final step in abscisic acid biosynthesis in leaves [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(23): 12908-12913.
- [18] Zareen S, Ali A, Yun D J. Significance of ABA biosynthesis in plant adaptation to drought stress [J]. *Journal of Plant Biology*, 2024, 67(3): 175-184.
- [19] Tan B C, Schwartz S H, Zeevaert J A, et al. Genetic

- control of abscisic acid biosynthesis in maize [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(22): 12235-12240.
- [20] Burbidge A, Grieve T M, Jackson A, et al. Characterization of the ABA-deficient tomato mutant notabilis and its relationship with maize Vp14 [J]. The Plant Journal, 1999, 17(4): 427-431.
- [21] Chernys J T, Zeevaart J A D. Characterization of the 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene family and the regulation of abscisic acid biosynthesis in avocado [J]. Plant Physiology, 2000, 124(1): 343-354.
- [22] Qin X, Zeevaart J A. The 9-cis-epoxycarotenoid cleavage reaction is the key regulatory step of abscisic acid biosynthesis in water-stressed bean [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1999, 96(26): 15354-15361.
- [23] Bao G G, Zhuo C L, Qian C M, et al. Co-expression of NCED and ALO improves vitamin C level and tolerance to drought and chilling in transgenic tobacco and stylo plants [J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(1): 206-214.
- [24] Lim E K, Doucet C J, Hou B K, et al. Resolution of (+)-abscisic acid using an *Arabidopsis* glycosyltransferase [J]. Tetrahedron: Asymmetry, 2005, 16(1): 143-147.
- [25] Sah S K, Reddy K R, Li J X. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 571.
- [26] Lee K H, Piao H L, Kim H Y, et al. Activation of glucosidase via stress-induced polymerization rapidly increases active pools of abscisic acid [J]. Cell, 2006, 126(6): 1109-1120.
- [27] Xu Z Y, Lee K H, Dong T, et al. A vacuolar β -glucosidase homolog that possesses glucose-conjugated abscisic acid hydrolyzing activity plays an important role in osmotic stress responses in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2012, 24(5): 2184-2199.
- [28] Wang P T, Liu H, Hua H J, et al. A vacuole localized β -glucosidase contributes to drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. Chinese Science Bulletin, 2011, 56(33): 3538-3546.
- [29] Kang J, Hwang J U, Lee M, et al. PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(5): 2355-2360.
- [30] Kuromori T, Sugimoto E, Shinozaki K. *Arabidopsis* mutants of AtABCG22, an ABC transporter gene, increase water transpiration and drought susceptibility [J]. The Plant Journal, 2011, 67(5): 885-894.
- [31] Zhang H W, Zhu H F, Pan Y J, et al. A DTX/MATE-type transporter facilitates abscisic acid efflux and modulates ABA sensitivity and drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant, 2014, 7(10): 1522-1532.
- [32] Hubbard K E, Nishimura N, Hitomi K, et al. Early abscisic acid signal transduction mechanisms: newly discovered components and newly emerging questions [J]. Genes & Development, 2010, 24(16): 1695-1708.
- [33] Gonzalez-Guzman M, Pizzio G A, Antoni R, et al. *Arabidopsis* PYR/PYL/RCAR receptors play a major role in quantitative regulation of stomatal aperture and transcriptional response to abscisic acid [J]. The Plant Cell, 2012, 24(6): 2483-2496.
- [34] Zhao Y, Chan Z L, Gao J H, et al. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(7): 1949-1954.
- [35] Saavedra X, Modrego A, Rodríguez D, et al. The nuclear interactor PYL8/RCAR3 of *Fagus sylvatica* FsPP2C1 is a positive regulator of abscisic acid signaling in seeds and stress [J]. Plant Physiology, 2009, 152(1): 133-150.
- [36] Santiago J, Rodrigues A, Saez A, et al. Modulation of drought resistance by the abscisic acid receptor PYL5 through inhibition of clade A PP2Cs [J]. The Plant Journal, 2009, 60(4): 575-588.
- [37] Pizzio G A, Rodriguez L, Antoni R, et al. The PYL4 A194T mutant uncovers a key role of PYR1-LIKE4/PROTEIN PHOSPHATASE 2CA interaction for abscisic acid signaling and plant drought resistance [J]. Plant Physiology, 2013, 163(1): 441-455.
- [38] Nagar P, Sharma N, Jain M, et al. OsPSKR15, a phyto-sulfokine receptor from rice enhances abscisic acid response and drought stress tolerance [J]. Physiologia Plantarum, 2022, 174(1): e13569.
- [39] Kim H, Lee K, Hwang H, et al. Overexpression of *PYL5* in rice enhances drought tolerance, inhibits growth, and modulates gene expression [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(2): 453-464.
- [40] Bhatnagar N, Kim R, Han S, et al. Ectopic expression of OsPYL/RCAR7, an ABA receptor having low signaling activity, improves drought tolerance without growth defects in rice [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(11): 4163.
- [41] Mega R, Abe F, Kim J S, et al. Tuning water-use effi-

- ciency and drought tolerance in wheat using abscisic acid receptors [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(2): 153-159.
- [42] Li Q, Shen C, Zhang Y, et al. PePYL4 enhances drought tolerance by modulating water-use efficiency and ROS scavenging in *Populus* [J]. *Tree Physiology*, 2023, 43(1): 102-117.
- [43] Hirayama T, Shinozaki K. Perception and transduction of abscisic acid signals: keys to the function of the versatile plant hormone ABA [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(8): 343-351.
- [44] Saez A, Apostolova N, Gonzalez-Guzman M, et al. Gain-of-function and loss-of-function phenotypes of the protein phosphatase 2C HAB1 reveal its role as a negative regulator of abscisic acid signalling [J]. *The Plant Journal*, 2004, 37(3): 354-369.
- [45] Li C X, Shen H Y, Wang T, et al. ABA regulates subcellular redistribution of OsABI-LIKE2, a negative regulator in ABA signaling, to control root architecture and drought resistance in *Oryza sativa* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2015, 56(12): 2396-2408.
- [46] Miao J, Li X F, Li X B, et al. OsPP2C09, a negative regulatory factor in abscisic acid signalling, plays an essential role in balancing plant growth and drought tolerance in rice [J]. *New Phytologist*, 2020, 227(5): 1417-1433.
- [47] Min M K, Kim R, Hong W J, et al. OsPP2C09 is a bifunctional regulator in both ABA-dependent and independent abiotic stress signaling pathways [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(1): 393.
- [48] Guo Y Z, Shi Y B, Wang Y L, et al. The clade F PP2C phosphatase ZmPP84 negatively regulates drought tolerance by repressing stomatal closure in maize [J]. *New Phytologist*, 2023, 237(5): 1728-1744.
- [49] Yu X F, Han J P, Li L, et al. Wheat PP2C-a10 regulates seed germination and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Reports*, 2020, 39(5): 635-651.
- [50] Jeong S, Lim C W, Lee S C. CaADIP1-dependent CaADIK1-kinase activation is required for abscisic acid signalling and drought stress response in *Capsicum annuum* [J]. *New Phytologist*, 2021, 231(6): 2247-2261.
- [51] Saruhashi M, Kumar Ghosh T, Arai K, et al. Plant Raf-like kinase integrates abscisic acid and hyperosmotic stress signaling upstream of SNF1-related protein kinase2 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(46): E6388-E6396.
- [52] Imes D, Mumm P, Böhm J, et al. Open stomata 1 (OST1) kinase controls R-type anion channel QUAC1 in *Arabidopsis* guard cells [J]. *The Plant Journal*, 2013, 74(3): 372-382.
- [53] Acharya B R, Jeon B W, Zhang W, et al. Open Stomata 1 (OST1) is limiting in abscisic acid responses of *Arabidopsis* guard cells [J]. *New Phytologist*, 2013, 200(4): 1049-1063.
- [54] Feng Z K, Li H Y, Sun Z H, et al. ZmGCT1/2 negatively regulate drought tolerance in maize by inhibiting ZmSLAC1 to maintain guard cell turgor [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2025, 122(15): e2423037122.
- [55] Maruyama K, Todaka D, Mizoi J, et al. Identification of cis-acting promoter elements in cold- and dehydration-induced transcriptional pathways in *Arabidopsis*, rice, and soybean [J]. *DNA Research*, 2012, 19(1): 37-49.
- [56] Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, et al. AREB1, AREB2, and ABF₃ are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation [J]. *Plant Journal*, 2010, 61(4): 672-685.
- [57] Chen X, Han C Z, Yang R R, et al. Influence of the transcription factor ABI5 on growth and development in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2024, 302: 154316.
- [58] Li X X, Yu B, Wu Q, et al. OsMADS23 phosphorylated by SAPK9 confers drought and salt tolerance by regulating ABA biosynthesis in rice [J]. *PLoS Genetics*, 2021, 17(8): e1009699.
- [59] Feng C Z, Chen Y, Wang C, et al. *Arabidopsis* RAV1 transcription factor, phosphorylated by SnRK2 kinases, regulates the expression of *ABI3*, *ABI4*, and *ABI5* during seed germination and early seedling development [J]. *The Plant Journal*, 2014, 80(4): 654-668.
- [60] Waadt R, Seller C A, Hsu P K, et al. Plant hormone regulation of abiotic stress responses [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022, 23(10): 680-694.
- [61] Claeys H, De Bodt S, Inzé D. Gibberellins and DELLA: central nodes in growth regulatory networks [J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(4): 231-239.
- [62] Chhun T, Aya K, Asano K, et al. Gibberellin regulates pollen viability and pollen tube growth in rice [J]. *The Plant Cell*, 2008, 19(12): 3876-3888.

- [63] Hu Y L, Zhou L M, Huang M K, et al. Gibberellins play an essential role in late embryogenesis of *Arabidopsis* [J]. *Nature Plants*, 2018, 4(5): 289-298.
- [64] Sánchez-Montesino R, Bouza-Morcillo L, Marquez J, et al. A regulatory module controlling GA-mediated endosperm cell expansion is critical for seed germination in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12 (1): 71-85.
- [65] Hedden P, Thomas S G. Gibberellin biosynthesis and its regulation [J]. *Biochemical Journal*, 2012, 444(1): 11-25.
- [66] Zhu Y Y, Nomura T, Xu Y H, et al. Elongated uppermost internode encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(2): 442-456.
- [67] Varbanova M, Yamaguchi S, Yang Y, et al. Methylation of gibberellins by *Arabidopsis* GAMT1 and GAMT2 [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(1): 32-45.
- [68] Liao Z G, Zhang Y C, Yu Q, et al. Coordination of growth and drought responses by GA-ABA signaling in rice [J]. *New Phytologist*, 2023, 240(3): 1149-1161.
- [69] Omena-Garcia R P, Oliveira Martins A, Medeiros D B, et al. Growth and metabolic adjustments in response to gibberellin deficiency in drought stressed tomato plants [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 159: 95-107.
- [70] Liu Y, Chen Z Q, Zhang C, et al. Gene editing of ZmGA20ox3 improves plant architecture and drought tolerance in maize [J]. *Plant Cell Reports*, 2023, 43 (1): 18.
- [71] Lo S F, Ho T D, Liu Y L, et al. Ectopic expression of specific GA2 oxidase mutants promotes yield and stress tolerance in rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(7): 850-864.
- [72] Zhou J H, Li Z Y, Xiao G Q, et al. CYP71D8L is a key regulator involved in growth and stress responses by mediating gibberellin homeostasis in rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(3): 1160-1170.
- [73] Wu H, Bai B B, Lu X D, et al. A gibberellin-deficient maize mutant exhibits altered plant height, stem strength and drought tolerance [J]. *Plant Cell Reports*, 2023, 42(10): 1687-1699.
- [74] Nir I, Moshelion M, Weiss D. The *Arabidopsis* gibberellin methyl transferase 1 suppresses gibberellin activity, reduces whole-plant transpiration and promotes drought tolerance in transgenic tomato [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(1): 113-123.
- [75] Guo G L, Zhang H Y, Dong W Y, et al. Overexpression of PbrGA2ox1 enhances pear drought tolerance through the regulation of GA3-inhibited reactive oxygen species detoxification and abscisic acid signaling [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2024, 23(9): 2989-3011.
- [76] Silverstone A L, Ciampaglio C N, Sun T P. The *Arabidopsis* RGA gene encodes a transcriptional regulator repressing the gibberellin signal transduction pathway [J]. *The Plant Cell*, 1998, 10(2): 155-169.
- [77] Peng J, Carol P, Richards D E, et al. The *Arabidopsis* GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses [J]. *Genes & Development*, 1997, 11(23): 3194-3205.
- [78] Ikeda A, Ueguchi-Tanaka M, Sonoda Y, 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(5): 999-1010.
- [79] Silverstone A L, Jung H S, Dill A, et al. Repressing a repressor: gibberellin-induced rapid reduction of the RGA protein in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2001, 13(7): 1555-1566.
- [80] 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(5): 646-658.
- [81] Wen C K, Chang C R. *Arabidopsis* RGL1 encodes a negative regulator of gibberellin responses [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(1): 87-100.
- [82] 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(2): 1008-1019.
- [83] Gubler F, Chandler P M, White R G, et al. Gibberellin signaling in barley aleurone cells. Control of *SLN1* and *GAMYB* expression [J]. *Plant Physiology*, 2002, 129(1): 191-200.
- [84] Jasinski S, Tattersall A, Piazza P, et al. PROCERA encodes a DELLA protein that mediates control of dissected leaf form in tomato [J]. *The Plant Journal*, 2008, 56(4): 603-612.
- [85] Griffiths J, Murase K, Rieu I, et al. Genetic characterization and functional analysis of the *GID1* gibberellin receptors in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18 (12): 3399-3414.
- [86] Lim S, Park J, Lee N, et al. ABA-insensitive3 ABA-insensitive5 and DELLAs interact to activate the expression of *SOMNUS* and other high-temperature-inducible

- genes in imbibed seeds in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2014, 25(12): 4863-4878.
- [87] Van De Velde K, Ruelens P, Geuten K, et al. Exploiting DELLA signaling in cereals [J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(10): 880-893.
- [88] Huang J S, Xie B, Xian F J, et al. Gibberellin signaling mediates nucleocytoplasmic trafficking of sucrose synthase 1 to regulate the drought tolerance in rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(6): 1909-1926.
- [89] 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(12): 3186-3197.
- [90] Illouz-Eliaz N, Nissan I, Nir I, et al. Mutations in the tomato gibberellin receptors suppress xylem proliferation and reduce water loss under water-deficit conditions [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(12): 3603-3612.
- [91] Achard P, Renou J P, Berthomé R, et al. Plant DELLAs restrain growth and promote survival of adversity by reducing the levels of reactive oxygen species [J]. *Current Biology*, 2008, 18(9): 656-660.
- [92] Gubler F, Millar A A, Jacobsen J V. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(2): 183-187.
- [93] Shu K, Liu X D, Xie Q, et al. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(1): 34-45.
- [94] Chiang G C K, Barua D, Kramer E M, et al. Major flowering time gene, flowering locus C, regulates seed germination in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(28): 11661-11666.
- [95] Donohue K, Heschel M S, Butler C M, et al. Diversification of phytochrome contributions to germination as a function of seed-maturation environment [J]. *New Phytologist*, 2008, 177(2): 367-379.
- [96] Finch-Savage W E, Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination [J]. *New Phytologist*, 2006, 171(3): 501-523.
- [97] Oh E, Yamaguchi S, Hu J H, et al. PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the GAI and RGA promoters in *Arabidopsis* seeds [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(4): 1192-1208.
- [98] Oh E, Yamaguchi S, Kamiya Y, et al. Light activates the degradation of PIL5 protein to promote seed germination through gibberellin in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2006, 47(1): 124-139.
- [99] Yano R, Kanno Y, Jikumaru Y, et al. CHOTTO1, a putative double APETALA2 repeat transcription factor, is involved in abscisic acid-mediated repression of gibberellin biosynthesis during seed germination in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(2): 641-654.
- [100] Lee H G, Lee K, Seo P J. The *Arabidopsis* MYB96 transcription factor plays a role in seed dormancy [J]. *Plant Molecular Biology*, 2015, 87(4): 371-381.
- [101] Kim D H, Yamaguchi S, Lim S, et al. SOMNUS, a CCH-type zinc finger protein in *Arabidopsis*, negatively regulates light-dependent seed germination downstream of PIL5 [J]. *The Plant Cell*, 2008, 20(5): 1260-1277.
- [102] Xu S X, Han W L, Cao K X, et al. Knockdown of *NtCPS2* promotes plant growth and reduces drought tolerance in *Nicotiana tabacum* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 968738.
- [103] Tamiru M, Undan J R, Takagi H, et al. A cytochrome P450, OsDSS1, is involved in growth and drought stress responses in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Molecular Biology*, 2015, 88(1): 85-99.
- [104] Feng X J, Xiong J, Zhang W X, et al. ZmLBD5, a class-II LBD gene, negatively regulates drought tolerance by impairing abscisic acid synthesis [J]. *Plant Journal*, 2022, 112(6): 1364-1376.
- [105] Toh S, Imamura A, Watanabe A, et al. High temperature-induced abscisic acid biosynthesis and its role in the inhibition of gibberellin action in *Arabidopsis* seeds [J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(3): 1368-1385.
- [106] Shohat H, Illouz-Eliaz N, Kanno Y, et al. The tomato DELLA protein PROCERA promotes abscisic acid responses in guard cells by upregulating an abscisic acid transporter [J]. *Plant Physiology*, 2020, 184(1): 518-528.
- [107] Lin Q B, Wu F Q, Sheng P K, et al. The SnRK2-APC/CTE regulatory module mediates the antagonistic action of gibberellic acid and abscisic acid pathways [J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 7981.
- [108] Chen Y E, Xia P G. NAC transcription factors as biological macromolecules responded to abiotic stress: a comprehensive review [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2025, 308: 142400.
- [109] Xie Z Z, Jin L, Sun Y, et al. OsNAC120 balances plant growth and drought tolerance by integrating GA and ABA signaling in rice [J]. *Plant Communications*, 2024, 5(3): 100782.
- [110] Jin X K, Zhang Y F, Li X X, et al. OsNF-YA3 regulates plant growth and osmotic stress tolerance by in-

- teracting with SLR1 and SAPK9 in rice [J]. *The Plant Journal*, 2023, 114(4): 914-933.
- [111] Liu X, Hu P W, Huang M K, et al. The NF-YC - RGL2 module integrates GA and ABA signalling to regulate seed germination in *Arabidopsis* [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12768.
- [112] Xu H Y, Li S F, Kazeem B B, et al. Five rice seed-specific NF-YC genes redundantly regulate grain quality and seed germination *via* interfering gibberellin pathway [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(15): 8382.
- [113] Ko J H, Yang S H, Han K H. Upregulation of an *Arabidopsis* RING-H2 gene, XERICO confers drought tolerance through increased abscisic acid biosynthesis [J]. *The Plant Journal*, 2006, 47(3): 343-355.
- [114] Zeng D E, Hou P, Xiao F M, et al. Overexpression of *Arabidopsis* XERICO gene confers enhanced drought and salt stress tolerance in rice (*Oryza Sativa* L.) [J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2015, 24(1): 56-64.
- [115] Zentella R, Zhang Z L, Park M, et al. Global analysis of della direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(10): 3037-3057.
- [116] Shu K, Chen Q, Wu Y R, et al. ABI4 mediates antagonistic effects of abscisic acid and gibberellins at transcript and protein levels [J]. *Plant Journal*, 2016, 85(3): 348-361.
- [117] Xian B S, Rehmani M S, Fan Y N, et al. The ABI4-RGL2 module serves as a double agent to mediate the antagonistic crosstalk between ABA and GA signals [J]. *New Phytologist*, 2024, 241(6): 2464-2479.
- [118] Shu K, Zhou W G, Yang W Y. APETALA 2-domain-containing transcription factors: focusing on abscisic acid and gibberellins antagonism [J]. *New Phytologist*, 2018, 217(3): 977-983.
- [119] Yaish M W, El-Kereamy A, Zhu T, et al. The APETALA-2-like transcription factor OsAP2-39 controls key interactions between abscisic acid and gibberellin in rice [J]. *PLoS Genetics*, 2010, 6(9): e1001098.
- [120] Miura K, Lee J, Jin J B, et al. Sumoylation of ABI5 by the *Arabidopsis* SUMO E3 ligase SIZ1 negatively regulates abscisic acid signaling [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(13): 5418-5423.
- [121] Kim S I, Park B S, Kim D Y, et al. E3 SUMO ligase AtSIZ1 positively regulates SLY1-mediated GA signaling and plant development [J]. *Biochemical Journal*, 2015, 469(2): 299-314.
- [122] Zhao J H, Li M Z, Gu D C, et al. Involvement of rice histone deacetylase HDA705 in seed germination and in response to ABA and abiotic stresses [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2016, 470(2): 439-444.
- [123] Zhao J, Liu X, Wang M, et al. The miR528-D3 module regulates plant height in rice by modulating the gibberellin and abscisic acid metabolisms [J]. *Rice*, 2022, 15(1): 27.