北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

胡杨PeMAX2调控拟南芥耐旱性

马思圆 尧俊 李静 安珂悦 赵瑞 赵楠 周晓阳 陈少良

Populus euphratica PeMAX2 regulating drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*

Ma Siyuan, Yao Jun, Li Jing, An Keyue, Zhao Rui, Zhao Nan, Zhou Xiaoyang, Chen Shaoliang

引用本文:
马思圆, 尧俊, 李静, 安珂悦, 赵瑞, 赵楠, 周晓阳, 陈少良. 胡杨PeMAX2调控拟南芥耐旱性[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(6):106–117. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220494
Ma Siyuan, Yao Jun, Li Jing, An Keyue, Zhao Rui, Zhao Nan, Zhou Xiaoyang, Chen Shaoliang. *Populus euphratica* PeMAX2 regulating drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(6):106–117. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220494

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220494

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

胡杨*PeREM*6.5调控拟南芥水分胁迫耐受机制

*Populus euphratica PeREM*6.5 regulating tolerance mechanism to water stress in *Arabidopsis thaliana*

北京林业大学学报, 2022, 44(9): 40–51. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210195

胡杨*PeCSP*1过表达负调控拟南芥耐盐性

Overexpression of *Populus euphratica PeCSP*1 negatively regulating salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*

北京林业大学学报, 2023, 45(7): 9–17. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220020

过表达胡杨*PeAnn*1负调控拟南芥的抗旱性

Overexpression of *PeAnn*1 from *Populus euphratica* negatively regulates drought resistance in transgenic *Arabidopsis thaliana*

北京林业大学学报, 2020, 42(6): 14–25. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200031

过表达胡杨*PePKS*5提高拟南芥耐盐性

Overexpression of *Populus euphratica PePKS*5 enhancing salt tolerance of *Arabidopsis thaliana*

北京林业大学学报, 2024, 46(2): 62–74. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220480

白桦*BpSPL*8启动子的克隆及异源过表达*BpSPL*8对拟南芥耐旱性的影响

Cloning the promoter of *BpSPL*8 from *Betula platyphylla* and overexpression of *BpSPL*8 gene affecting drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*

北京林业大学学报, 2019, 41(8): 67–75. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190137

胡杨异形叶抗氧化能力的比较

Comparative study on antioxidant capacity of heteromorphic leaves of *Populus euphratica*

北京林业大学学报, 2019, 41(8): 76–83. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190134

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220494

胡杨 PeMAX2 调控拟南芥耐旱性

马思圆[1] 尧 俊[2] 李 静[1] 安珂悦[1] 赵 瑞[1] 赵 楠[3] 周晓阳[3] 陈少良[1]
（1. 北京林业大学生物科学与技术学院，林木、花卉遗传育种教育部重点实验室，北京 100083；2. 广东省森林培育与保护利用重点实验室，广东省林业科学研究院，广东 广州 510520；3. 北京林业大学验室与设备管理处，北京 100083）

摘要:【目的】MAX2 能抑制植物的分枝，且是独角金内酯信号传导途径的关键调控因子。MAX2 同时还参与多种激素间的交叉互作，在植物抵御生物和非生物胁迫中发挥至关重要的作用。前期研究发现胡杨 PeMAX2 能调控拟南芥的离子平衡和耐盐性，但对于 PeMAX2 的耐旱功能还知之甚少，本文将探索胡杨 PeMAX2 调控拟南芥耐旱性的作用机制。**【方法】**将胡杨 *PeMAX*2 在拟南芥中异源表达，进行渗透胁迫和干旱胁迫，研究过表达 *PeMAX*2 拟南芥的生理和分子响应机制。**【结果】**(1)在长期干旱胁迫下，胡杨叶片 *PeMAX*2 基因表达水平升高。(2)甘露醇处理后，*PeMAX*2 转基因拟南芥的种子萌发率和根长均高于野生型拟南芥(WT)和 *max*2 突变体，并且转基因株系细胞膜受损较轻。渗透胁迫后，转基因株系超氧化歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶活性及其编码基因上调表达的升高幅度均显著高于拟南芥 WT 和 *max*2 突变体，转基因株系调控根细胞 H_2O_2 水平的能力更强。(3)土壤干旱处理 10 d 后，转基因株系叶绿素含量下降幅度低于 WT 和 *max*2 突变体，而且过表达株系在干旱胁迫下能维持较高水平的 PSⅡ最大光化学效率、相对电子传递效率和实际光合量子产量；在碳同化和气孔导度方面，转基因拟南芥叶片的净光合速率和气孔导度均高于 WT 和突变体，说明过表达 *PeMAX*2 提高了拟南芥转基因植株在干旱条件下光合作用的能力。土壤复水后 WT 和突变体叶绿素含量、荧光和光合作用的恢复程度也明显低于转基因株系。**【结论】**过表达胡杨 *PeMAX*2 可以提高拟南芥的耐旱性，主要是由于过表达 *PeMAX*2 提高了转基因拟南芥活性氧平衡的调控能力，减弱了干旱胁迫对生物膜的氧化损伤和光合作用的抑制。

关键词：胡杨；*PeMAX*2；拟南芥；耐旱性；抗氧化酶；光合作用
中图分类号：S792.11 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)06−0106−12
引文格式：马思圆，尧俊，李静，等. 胡杨 PeMAX2 调控拟南芥耐旱性［J］. 北京林业大学学报，2024，46(6)：106−117. Ma Siyuan, Yao Jun, Li Jing, et al. *Populus euphratica* PeMAX2 regulating drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(6): 106−117.

Populus euphratica PeMAX2 regulating drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*

Ma Siyuan[1] Yao Jun[2] Li Jing[1] An Keyue[1] Zhao Rui[1] Zhao Nan[3]
Zhou Xiaoyang[3] Chen Shaoliang[1]
(1. Key Laboratory of Forest and Flower Genetics and Breeding of Ministry of Education, School of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization, Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China;
3. Public Analysis and Testing Center, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: ［**Objective**］ MAX2 plays an important role in inhibiting plant branching and regulating strigolactone signaling pathway. MAX2 is also involved in multi-phytohormone interactions and in plant response to biotic and abiotic stresses. It has been shown that overexpression of *Populus euphratica* PeMAX2 can improve ionic homeostasis and the salt tolerance in transgenic plants of *Arabidopsis thaliana*.

收稿日期: 2022−12−05 **修回日期:** 2023−02−21
基金项目: 国家自然科学基金项目(32071730、32371828、31770643)，高等学校学科创新引智计划项目(111 Project、B130007)，北京市自然科学基金项目(6182030、6172024)，中央高校基本科研业务费专项(2019ZY25)。

第一作者: 马思圆。主要研究方向：植物逆境生物学。Email: msyuan66@163.com 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。
责任作者: 陈少良，博士，教授。主要研究方向：林木逆境生理。Email: Lschen@bjfu.edu.cn 地址：同上。

本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

However, little is known about the function of PeMAX2 in drought tolerance. The objective of this study is to explore the mechanism of PeMAX2 in regulating drought tolerance of *Arabidopsis thaliana*. [**Method**] *P. euphratica PeMAX*2 was overexpressed in *A. thaliana*, and the physiological and molecular mechanism underlying the osmotic and drought tolerance of transgenic plants was investigated in this study. [**Result**] (1) The expression of *PeMAX*2 gene was up-regulated in *P. euphratica* leaves under long-term of drought stress. (2) After mannitol treatment, the seed germination rate and root length of *A. thaliana* overexpressing *PeMAX*2 were significantly higher than those of wild type and *max*2 mutant. The cell membrane was less damaged in *PeMAX*2-transgenic plants under osmotic stress compared with WT and *max*2. The increase of superoxide dismutase, peroxidase and catalase activities and the transcription levels of their encoding genes were higher in transgenic lines than in WT and *max*2 mutant under osmotic stress. As a result, the ability to regulate H_2O_2 was increased in root cells of transgenic lines. (3) A 10-d of soil drought decreased the chlorophyll content in all tested lines, and a more pronounced reduction was observed in WT and *max*2 mutant. Under drought stress, the maximum photochemical efficiency of PSⅡ, relative electron transport rate and actual quantum yield of photosynthesis were less inhibited in *PeMAX*2-overexpressed plants than in WT and *max*2. Meanwhile, transgenic plants had higher net photosynthetic rate and stomatal conductance under drought treatment, as compared with WT and mutant plants. This indicated that overexpression of *PeMAX*2 improved the photosynthetic capacity of transgenic plants under drought conditions. The recovery of chlorophyll content, fluorescence and photosynthesis of WT and mutant were significantly lower than that of transgenic lines after soil rehydration. [**Conclusion**] Overexpression of *P. euphratica PeMAX*2 improves the drought tolerance of *A. thaliana*. This is mainly due to the increased ability to scavenge reactive oxygen species in transgenic plants. Consequently, the oxidative damage to cell membrane and the drought inhibition of photosynthesis are alleviated in *PeMAX*2-transgenic plants under water stress.

Key words: *Populus euphratica*; *PeMAX*2; *Arabidopsis thaliana*; drought tolerance; antioxidant enzyme; photosynthesis

MAX2(more axillary growth 2)具有抑制植物腋芽萌发的功能[1]。深入研究还发现，MAX2 能作为 F-box 蛋白进行胞内的信号转导。在拟南芥中 F-box 蛋白家族的成员有一个保守的由 35 ~ 60 个氨基酸组成的 F-box 结构域，是许多激素信号途径的中心调节成分。F-box 蛋白与另外 2 个蛋白 Skp1 和 Cullin 构成 SCF(Skp1-Cullin-F-box)泛素复合体，是泛素蛋白降解系统的重要组成部分，泛素化标记的蛋白质被 26S 蛋白酶体降解。F-box 蛋白的底物通常是某一个信号途径中的抑制子，被 26S 蛋白酶降解后信号通路开启[2−4]。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的独角金内酯(strigolactone，SL)信号途径中，MAX2 通过形成 SCF 复合体，与抑制子 SMXL、受体蛋白 D14 和 SL 结合，形成一个新的复合体，导致 SMXL 被泛素化–蛋白酶体降解，解除了对下游转录因子的抑制，激活响应基因的转录，最终调控植物的分枝、叶片伸长等发育过程[5]。SL 负调控植物生长素，通过影响生长素的极性运输来控制分枝。*max*2 突变体的枝条多分枝表型是由主茎中生长素运输能力的增加引起的。SL 参与的植物分枝途径被称为类胡萝卜素衍生的 MAX 途径[6−10]。在拟南芥中，烟雾素类似物(karrikin，KAR)与 SL 几乎共用了这一信号途径，KAR 信号途径中的受体 KAI2 与 SL 的受体 D14 是旁系同源物，二者信号抑制子也是同源基因，而且它们还共用 MAX2 这一个 F-box 泛素连接酶。KAR 与其受体蛋白 KAI2、MAX2 形成的 SCF 复合体结合，使下游信号传递抑制子被泛素化，并通过 26S 蛋白酶体降解，从而使下游信号响应基因表达，执行相应的生物学功能，包括种子萌发、根的发育等过程[11]。

近来的大量研究表明，MAX2 不仅能抑制腋芽萌发，还在植物发育过程中扮演多重角色，包括种子萌发、幼苗的光形态建成、植物分枝、SL 信号传导、KAR 信号传导、温度信号传导、脱落酸(ABA)信号介导和细胞分裂素信号途径等[12−19]。进一步研究还发现，MAX2 可以抵御非生物胁迫。在拟南芥中发现 MAX2 参与 ABA 和干旱响应，相较于野生型，*max*2 突变体对 ABA 诱导的气孔关闭的敏感性降低、气孔孔径较大；*max*2 突变体的角质层厚度减少，导致膜通透性增加；其突变体种子萌发和幼苗早期

表现出对 ABA、氯化钠、甘露醇的超敏反应[20]。有研究者将埃及列当(*Orobanche aegyptiaca*)*MAX*2 同源基因 *OaMAX*2 在拟南芥中异源表达，发现其与过表达 *AtMAX*2 拟南芥在耐旱和调控分枝方面的表型一致[21]。在苹果(*Malus* × *domestica*)愈伤组织中过表达 *MdMAX*2，增强了花青素的积累，而在拟南芥中过表达 *MdMAX*2，导致花青素含量增加和下胚轴长度减少。此外，过表达 *MdMAX*2 的苹果愈伤组织和拟南芥对盐胁迫和干旱胁迫的耐受性增强。因此，*MdMAX*2 在植物光形态建成和胁迫响应中具有正调控作用[22]。大豆(*Glycine max*)在种子萌发阶段，通过 MAX2 介导的 KAR 和 SL 途径可以调节干旱和盐胁迫下大豆种子的萌发率[23]。这些研究结果表明，MAX2 在植物生长发育和应对非生物胁迫过程中发挥着极其重要的作用。而在木本植物中，MAX2 对干旱和盐胁迫的响应还未知。

胡杨(*Populus euphratica*)是能在干旱的荒漠地带成林的乔木树种，已成为研究干旱、盐等非生物胁迫响应的重要木本模式物种[24−25]。目前，胡杨抗逆基因分离、克隆转化及其作用机制解析已成为研究热点[26]。实验室前期研究表明：过表达胡杨 *PeMAX*2 基因提高了转基因拟南芥对盐胁迫的耐受性，缓解了高浓度盐胁迫对细胞膜完整性的损伤；过表达株系还能促进根尖 Na^+的外排，减少 K^+的外流，维持体内 Na^+/K^+的平衡[27]。但对胡杨 MAX2 是否会参与干旱胁迫调节及其调控作用机理还未有研究。本文拟明确胡杨 *MAX*2 基因的耐旱功能，为利用基因工程提高植物的耐旱性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

一年生胡杨苗购自新疆，栽种于北京林业大学苗圃。野生型拟南芥(Columbia ecotype，WT)、拟南芥 *max*2 突变体((SALK_092836)，Mut)、含 pCAMBIA1300-*PeMAX*2 构件的大肠杆菌菌液保存于实验室。质粒小提试剂盒、cDNA 反转录试剂盒、荧光定量 PCR 试剂盒购自康为世纪生物科技有限公司。胡杨叶片 RNA 提取试剂盒和其他试剂购自北京拜尔迪生物公司。引物合成、测序由北京睿博兴科公司完成。

1.2 干旱胁迫对胡杨叶片 *PeMAX*2 表达量影响处理

在苗圃中选取生长状态良好的胡杨苗，分为 2 组：1 组是不浇水进行干旱处理，分别在干旱处理 0、3、7、12 d、复水 3 d 和复水 7 d 取胡杨叶片；2 组为对照组，每周浇水 1 ~ 2 次，在对应时间取胡杨叶片；每个处理 3 个生物学重复。取叶片后迅速用锡箔纸保存，放入液氮中冻存并提取其总 RNA，随后反转录为 cDNA。用 *PeMAX*2 特异性实时荧光定量(RT-qPCR)引物检测胡杨叶片 *MAX*2 基因表达量，胡杨 *PeActin*7 为内参基因(引物序列见表 1)。反应条件：95 ℃ 5 min，95 ℃ 30 s，55 ℃ 30 s，72 ℃ 30 s，40 个循环；72 ℃ 10 min。反应结束后分析其表达量。

1.3 转基因拟南芥阳性植株的获取

将含有 pCAMBIA1300-*PeMAX*2 构件的大肠杆菌质粒转化至农杆菌 GV3101 中。在含有卡那霉素和利福平抗生素 LB 平板上筛选阳性克隆。通过测序鉴定含有 pCAMBIA1300-*PeMAX*2 构件的农杆菌克隆，并利用拟南芥沾花法进行转化。收获的 T_1 代种子在含有潮霉素的 1/2 MS 培养基上筛选阳性植株，将阳性植株移至土壤($V_{泥炭土}$∶$V_{营养土}$∶$V_{蛭石}$ = 1∶1∶1)中进行培养，并进行 DNA 检测，获得 T_2 代种子，将获得的拟南芥 T_2 代种子再次播种到有潮霉素的 1/2 MS 培养基上，长出 4 片真叶后将其移到土里，再进行 DNA 检测，收获的种子继续用潮霉素筛选并进行 DNA 检测，直至获得 T_3 代纯合种子。利用 Trizol 法提取野生型、T_3 代转基因拟南芥(OE1 ~ OE7)叶片的总 RNA，经逆转录后进行 RT-qPCR 检测，选取表达量较高的 2 个株系用于后续试验。

1.4 转基因拟南芥耐旱性分析方法

1.4.1 种子萌发率

以加入不同浓度甘露醇的 1/2 MS 固体培养基

表 1 本研究所用引物及序列

Tab. 1 Primers and sequences used in this study

基因名称 Primer name	正向引物(5′—3′) Forward primer (5′−3′)	反向引物(5′—3′) Reverse primer (5′−3′)
*PeMAX*2-qPCR	GGCTCTTAGGAGCATCGACC	TGCCGTGATTGCCTGAATCT
*PeMAX*2	CCGCAAGCTTGTCGACATGGCCAGTTCCAGTATG	AATGGGTCGCGGATCCGTCGAGGATCTGACGCC
*PeActin*7	ATTGGCCTTGGGGTTAAGAG	CACACTGGAGTGATGGTTGG
*AtACTIN*2	GGTAACATTGTGCTCAGTGGTGG	AACGACCTTAATCTTCATGCTGC
AtSOD	AGGAAACATCACTGTTGGAGAT	GAGTTTGGTCCAGTAAGAGGAA
AtPOD	CGTGCCCTTCATATTGTTGG	GACGCCATCAACAACGAGTC
AtCAT	AGGATCAAACTTTGAGGGGTAG	CTTGTGGTTCCTGGAATCTACT

模拟干旱逆境，浓度梯度设为 0、200、250、300、350 mmol/L，以不加甘露醇（0 mmol/L）作为对照。将拟南芥野生型（WT）、拟南芥 *max*2 突变体（Mut）、过表达 *PeMAX*2 株系（OE-1、OE-2）分别播种不同梯度浓度的甘露醇的 1/2 MS 培养基上，每个株系播种 50 粒，以 0 mmol/L 作为对照，每种处理 3 组重复。4 ℃ 低温春化处理 2 ~ 3 d，光照培养箱中培养 7 d，统计种子的萌发率。

1.4.2　根　长

将各株系拟南芥种子（WT、Mut、OE-1、OE-2）分别播种在浓度梯度为 0、200、250、300、350 mmol/L 甘露醇的 1/2 MS 培养基上，每个株系播种 20 粒，以 0 mmol/L 作为对照，每种处理 5 组重复。4 ℃ 低温春化处理 2 ~ 3 d，光照培养箱中竖直培养 8 d，利用图片处理软件 Image-J 统计根长。

1.4.3　相对电导率

取生长在 0 和 250 mmol/L 甘露醇处理的 1/2 MS 固体培养基上的拟南芥各株系幼苗（WT、Mut、OE-1、OE-2）各 10 株（每种处理做 3 组重复），放入去离子水中，室温下静置 24 h 后，测定其电导率记为 EC_1。在 100 ℃ 水浴 30 min，冷却至室温后，测定其电导率记为 EC_2。细胞膜的透性是用叶片相对电导率（EL）表示，使用以下公式计算：$EL = EC_1/EC_2 \times 100\%$。

1.5　长期渗透胁迫下拟南芥根尖 H_2O_2 含量测定

利用过氧化氢特异性荧光探针 H_2DCF-DA 检测拟南芥根中 H_2O_2 含量。取在 0 和 250 mmol/L 甘露醇处理的 1/2 MS 固体培养基上培养 8 d 的拟南芥各株系幼苗（WT、Mut、OE-1、OE-2），用 H_2DCF-DA 溶液（10 μmol/L）避光孵育 15 min。随后用去离子水冲洗 3 ~ 5 次，将做好的拟南芥临时玻片放在激光共聚焦显微镜（Leica SP8，Wetzlar，德国）下观察并拍照。激发波长为 504 nm，发射波长为 529 nm，利用 Image-J 软件计算相对荧光强度。

1.6　长期渗透胁迫下拟南芥根尖 Ca^{2+} 水平测定

利用钙离子特异性荧光探针 Rhod-2/AM 测定各株系拟南芥根中 Ca^{2+} 水平。取在 0 和 250 mmol/L 甘露醇处理的 1/2 MS 固体培养基上培养 8 d 的拟南芥各株系幼苗（WT、Mut、OE-1、OE-2），利用 Ca^{2+} 荧光探针 Rhod-2/AM 溶液（10 μmol/L）避光孵育 2 h。之后用去离子水冲洗 3 ~ 5 次，将做好的拟南芥临时玻片放在激光共聚焦显微镜（Leica SP8，Wetzlar，德国）下观察并拍照。激发波长为 552 nm，发射波长为 581 nm。利用 Image-J 软件计算相对荧光强度。

1.7　拟南芥抗氧化酶活性和编码基因表达量的检测

分别取在 0 和 250 mmol/L 甘露醇处理的 1/2 MS 固体培养基上生长 8 d 的拟南芥各株系幼苗（WT、Mut、OE-1、OE-2），各称取 0.1 g，在液氮中迅速研磨至细粉状，随后加入 0.9 mL 预冷的 100 mmol/L PBS 缓冲液，pH 7.2 ~ 7.4，冰浴条件下制成匀浆液。4 ℃ 下 12 000 g 离心 10 min，取上清液进行后续的超氧化歧化酶（superoxide dismutase，SOD）、过氧化物酶（peroxidase，POD）、过氧化氢酶（catalase，CAT）活性的测定。其中 SOD 活性通过 NBT 光还原法测定[28]，POD 活性的测定采用愈创木酚法[29]，CAT 活性测定采用紫外吸收法[30]，利用考马斯亮蓝 G250 法进行蛋白测定，用牛血清白蛋白（BSA）测定标准曲线，根据标准曲线对样品蛋白进行浓度计算。

依据 TRIzon（康为世纪）的 RNA 提取说明书提取各株系拟南芥（WT、Mut、OE-1、OE-2）总 RNA，随后利用 HiFiScript gDNA Removal RT MasterMix（康为世纪）试剂盒去除基因组 DNA，并且完成逆转录得到拟南芥 cDNA。拟南芥荧光定量体系参照擎科生物 TSINGKE TSE201 2 × TSINGKE® Master qPCR Mix（SYBR Green I）试剂盒说明书，以逆转录得到的 cDNA 为模板进行实时荧光定量基因扩增检测。拟南芥内参基因为 *ACTIN*2（At3g18780），RT-qPCR 使用引物序列见表 1。

1.8　生理参数测定

将拟南芥野生型（WT）、拟南芥 *max*2 突变体（Mut）和转基因 *PeMAX*2 株系（OE-1、OE-2）的种子经消毒后播在 1/2 MS 固体培养基上。4 ℃ 低温春化处理 2 ~ 3 d，光照培养箱里培养至拟南芥长出 4 片真叶，把幼苗移栽到土壤中（$V_{泥炭土}$∶$V_{营养土}$∶$V_{蛭石}$ = 1∶1∶1）继续生长。生长条件是：光照强度为 100 ~ 200 μmol/(m^2·s)；相对湿度为 75%；温度为白天 23 ℃，夜晚 20 ℃；光周期为 16 h 光照，8 h 黑暗。及时浇水，生长 25 ~ 30 d。之后选取生长状态健康、长势相近的拟南芥，分成 2 组，一组不浇水模拟土壤自然干旱，另一组正常浇水作为对照组，处理过程中每 3 ~ 4 d 对土壤湿度进行测定，对处理 0 d、干旱 10 d、复水 3 d、正常浇水对应的各株系拟南芥（WT、Mut、OE-1、OE-2）进行相对叶绿素含量、叶绿素荧光参数和光合参数的测定。其中，叶绿素含量使用便携式叶绿素仪（SPAD-502-Plus）对拟南芥叶片进行原位测定；叶绿素荧光参数使用 Junior PAM 便携式荧光仪测定，测定前需要将各株系拟南芥黑暗处理 20 ~ 30 min，同一株系选出长势相近的叶片进行测定；拟南芥光合参数利用光合仪 Yaxin-1 102 测定；以上每个株系均重复测定 6 ~ 8 次，最后取平均值。

1.9　数据分析

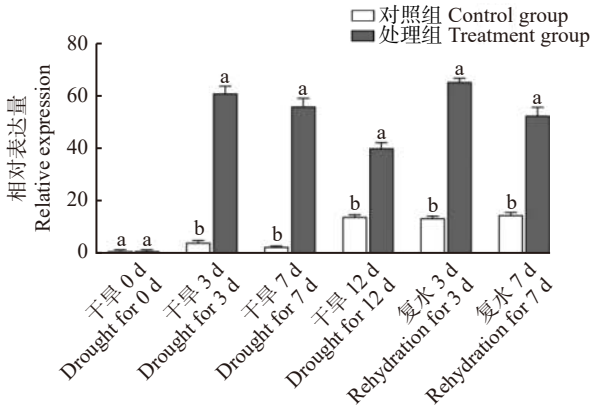
通过 Excel、GraphPad Prism8.0.2、SPSS Statistics

19 对实验数据进行统计和绘图。利用 SPSS Statistics 19 进行单因素方差分析，显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对胡杨叶片 *PeMAX2* 表达量影响

对胡杨苗木进行干旱 12 d、复水 7 d 处理，以正常浇水为对照，利用 RT-qPCR 检测各处理胡杨叶片中 *PeMAX2* 的表达量变化。图 1 显示：干旱 0 d，胡杨 *PeMAX2* 基因表达量没有显著变化；干旱处理 3 d 后，胡杨 *PeMAX2* 的表达量大幅度上升，高出对照 13.29 倍；干旱 7 d 和 12 d，*PeMAX2* 的表达量虽有所降低，但仍处于较高水平；复水 3 d 和 7 d 后，胡杨叶片中 *PeMAX2* 表达量也未有显著降低。试验结果表明：胡杨能响应干旱胁迫，上调 *PeMAX2* 基因的表达，并能长期维持 *PeMAX2* 基因的高表达。



不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。下同。Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ level. Same as below.

图 1 不同处理胡杨叶片中 *PeMAX2* 基因表达量的变化

Fig. 1 Changes of *PeMAX2* gene expression in leaves of *Populus euphratica* under different treatments

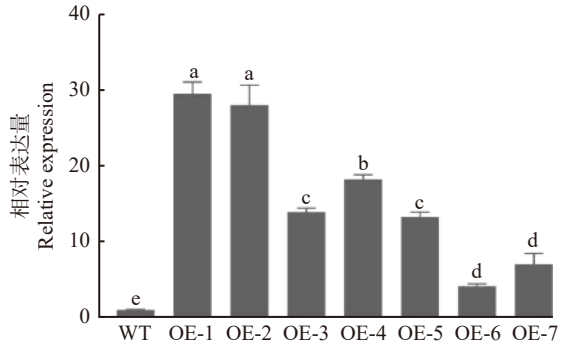
2.2 转基因拟南芥高表达株系的筛选

在拟南芥中过表达 *PeMAX2*，共获得 7 个转基因株系（OE1 ~ OE7）。RT-qPCR 结果显示：与野生型相比，*PeMAX2* 的表达量在所有转基因株系中均显著提高（图 2）。选择相对表达量高的 2 个株系 OE-1 和 OE-2 进行后续试验。

2.3 转基因拟南芥耐旱性表型分析

2.3.1 渗透胁迫下拟南芥萌发率

对拟南芥野生型（WT）、拟南芥 *max2* 突变体（Mut）、过表达 *PeMAX2* 株系（OE-1、OE-2）进行甘露醇浓度梯度处理，比较各株系在渗透胁迫下的种子萌发情况，研究 PeMAX2 对拟南芥渗透胁迫耐受性的影响。图 3A、3B 显示：在 0 mmol/L 甘露醇处理下，各株系拟南芥生长状况和萌发率无明显差异。随着甘露醇浓度梯度的升高，各株系拟南芥的生长受到明显抑制，但是转基因株系 OE-1 和 OE-2 的萌发率均高于 WT 和 Mut 株系。在 200 mmol/L 甘露醇处理下，WT 和 Mut 株系的萌发率低于对照组，分别下降至 97.3%、96.0%，转基因株系几乎没有下降。在甘露醇浓度为 250 mmol/L 时，各株系拟南芥的生长受到明显抑制，WT 和 Mut 的萌发率降至 93.7% 和 92.3%，但是转基因株系 OE-1 和 OE-2 萌发率与对照组无显著差异。在甘露醇浓度升为 300 mmol/L 后，WT 和 Mut 的萌发率下降至 86.0% 和 84.7%，而转基因株系 OE-1 和 OE-2 的萌发率显著高于 WT 和 Mut。在甘露醇浓度升为 350 mmol/L 后，所有株系萌发率均显著下降，但转基因株系 OE-1 和 OE-2 的萌发率远远显著高于 WT 和 Mut，仍能维持在 71.3% 和 88.7%，而 WT 和 Mut 的萌发率骤降至 14.0% 和 7.3%。这说明在渗透胁迫下，过表达 *PeMAX2* 的拟南芥株系有较强的适应性，萌发率显著提升。



WT. 野生型株系；OE-1 ~ OE-7. 转 *PeMAX2* 基因株系。下同。WT, wild-type line; OE-1−OE-7, *PeMAX2*-transgenic lines. The same below.

图 2 拟南芥各株系 *PeMAX2* 表达量

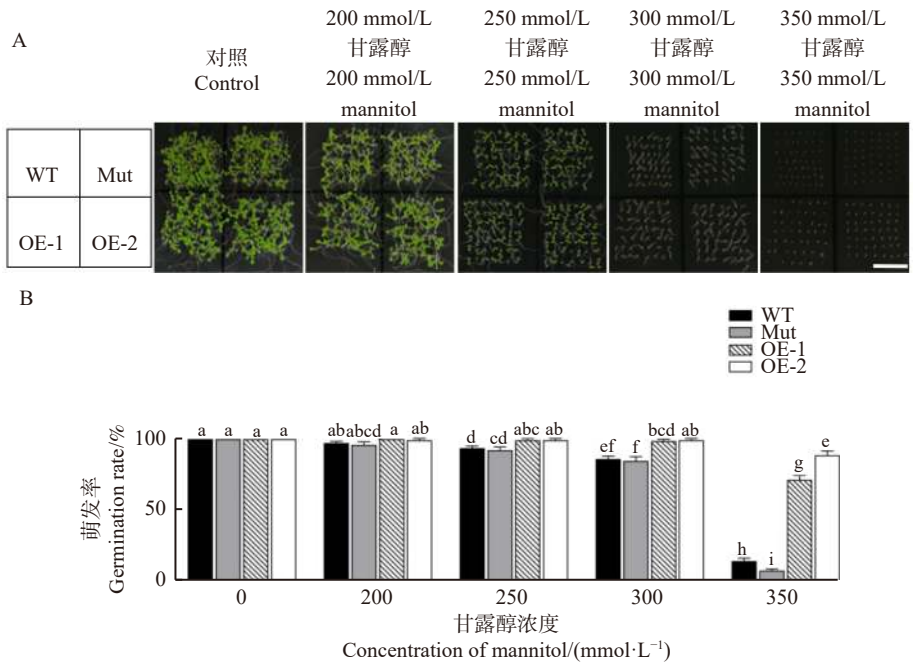
Fig. 2 Expreesion of *PeMAX2* in different lines of *Arabidopsis thaliana*

2.3.2 渗透胁迫下拟南芥根长生长

图 4A 显示：在不添加甘露醇的对照培养基上，所有株系的根长和生长状态均无明显差异。然而，在 200 mmol/L 甘露醇胁迫下，WT、Mut 根长显著下降，明显低于 *PeMAX2* 过表达株系，说明 WT、Mut 株系生长受到明显抑制，而且 Mut 受到的抑制更为明显。在 250 mmol/L 甘露醇处理下，WT、Mut 根长进一步下降，较对照处理分别下降 36.8% 和 44.1%，OE-1 和 OE-2 也有所下降，下降幅度为 24.1% 和 30.0%。在 300 mmol/L 甘露醇处理下，各株系生长受到严重抑制，与过表达株系相比，WT、Mut 受到的抑制更为显著。以上结果说明，在渗透胁迫下，*PeMAX2* 过表达株系能维持根系的生长态势，有利于提高耐旱性。250 mmol/L 甘露醇处理下各株系的表型区别更为显著，且不会严重抑制拟南芥生长，因而以此作为后续试验的处理浓度。

2.4 渗透胁迫下转基因拟南芥相对电导率变化

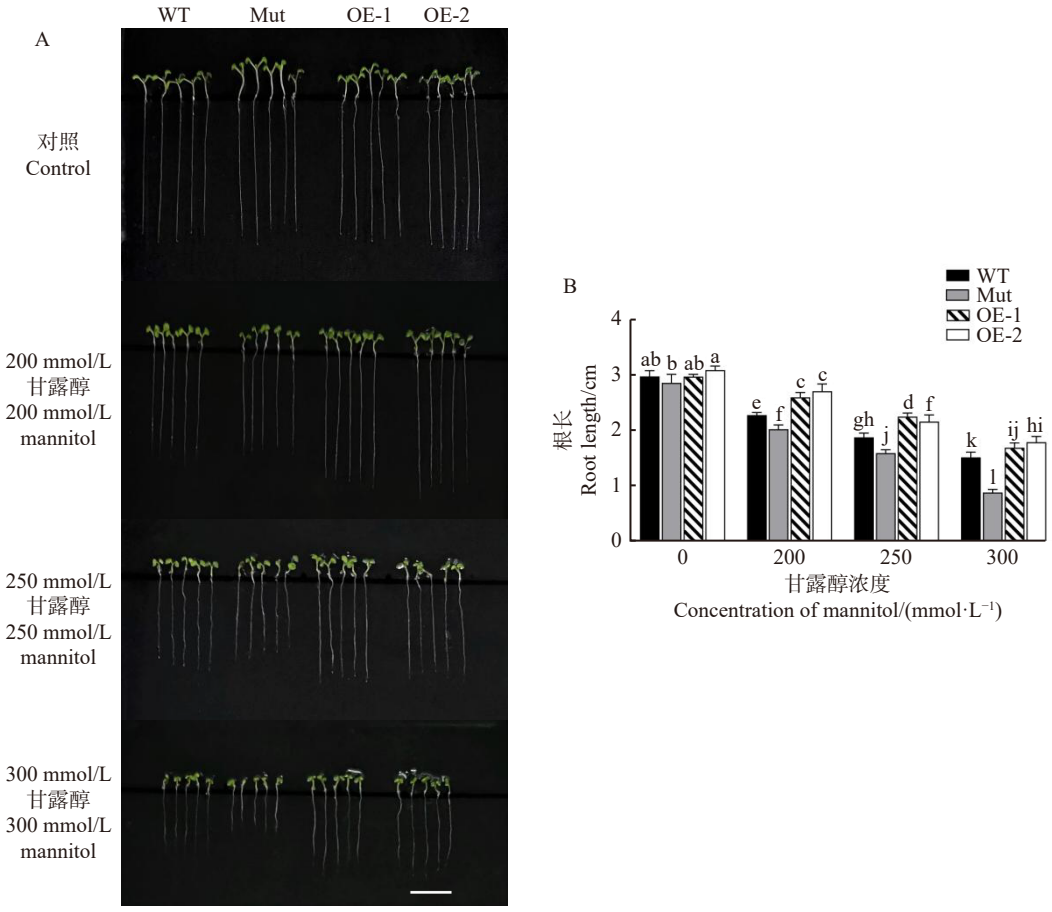
相对电导率是反映植物细胞膜损伤的重要参考



Mut. 突变体; 比例尺 = 3 cm。Mut, mutant; scale bar = 3 cm.

图 3　不同浓度甘露醇对不同拟南芥株系生长表型(A)和萌发率(B)的影响

Fig. 3　Effects of different concentrations of mannitolon growth phenotype (A) and germination rate (B) on different *Arabidopsis thaliana* lines



比例尺 = 1 cm。Scale bar = 1 cm.

图 4　不同浓度甘露醇对不同拟南芥株系根系生长表型(A)和根长(B)的影响

Fig. 4　Effects of different concentrations of mannitol on root growth phenotype (A) and length (B) on different *Arabidopsis thaliana* lines

数据，当植物受到逆境环境胁迫，细胞膜遭到破坏，膜透性增大，电解质渗漏的程度发生改变。图 5 显示: 250 mmol/L 甘露醇处理下，所测株系的相对电导率均有显著性升高，说明在渗透胁迫下各株系拟南

芥都存在细胞膜损伤。其中，WT 和 Mut 株系的相对电导率分别增加了 30.6%、45.5%，高于转基因株系的升高幅度，说明过表达 *PeMAX2* 能减轻渗透胁迫对拟南芥细胞膜造成的伤害。

2.5 长期渗透胁迫下拟南芥根中 H_2O_2 含量变化

利用荧光探针 H_2DCF-DA 测定了拟南芥在长期渗透胁迫下（250 mmol/L 甘露醇处理 8 d）的 H_2O_2 含量。图 6 显示：在长期渗透胁迫下，各株系根细胞中 H_2O_2 荧光强度显著提升，说明渗透胁迫诱导植物细胞积累了活性氧。其中，相较于转基因株系，WT 和 Mut 根中 H_2O_2 荧光强度的提升更为显著，Mut 的 H_2O_2 水平更高，说明 WT 和 Mut 中积累的活性氧水平更高。这些结果表明：在渗透胁迫下，过表达 *PeMAX2* 拟南芥清除体内 H_2O_2 的能力更高，积累的活性氧更少，抗氧化防御能力强于 WT 和 Mut 拟南芥。

2.6 长期渗透胁迫下拟南芥根中 Ca^{2+} 水平变化

Ca^{2+} 作为第二信使，是细胞信号传导的重要成员，胁迫环境通常导致胞内的 Ca^{2+} 浓度发生变化。为了比较不同株系对渗透胁迫的响应，利用荧光探针 Rhod-2/AM 测定了长期渗透胁迫下拟南芥根细胞内 Ca^{2+} 浓度的变化。图 7 显示：在正常生长条件下，各株系拟南芥根细胞中 Ca^{2+} 荧光强度很弱且无显著差异；在 250 mmol/L 甘露醇处理后，各株系 Ca^{2+} 荧光强度均有显著提升，而且转基因株系根尖 Ca^{2+} 水平显著高于 WT 和 Mut 株系。这说明 *PeMAX2* 转基因株系响应环境胁迫能力增强，有助于提高植

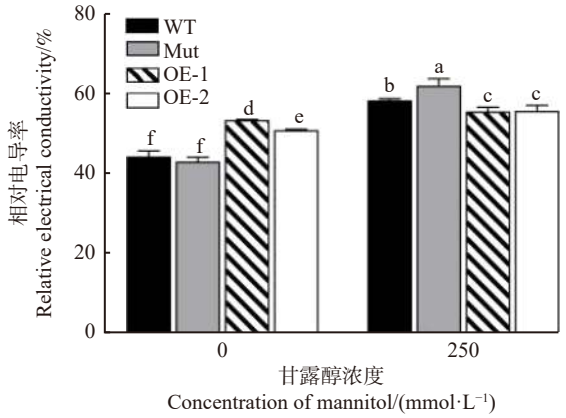
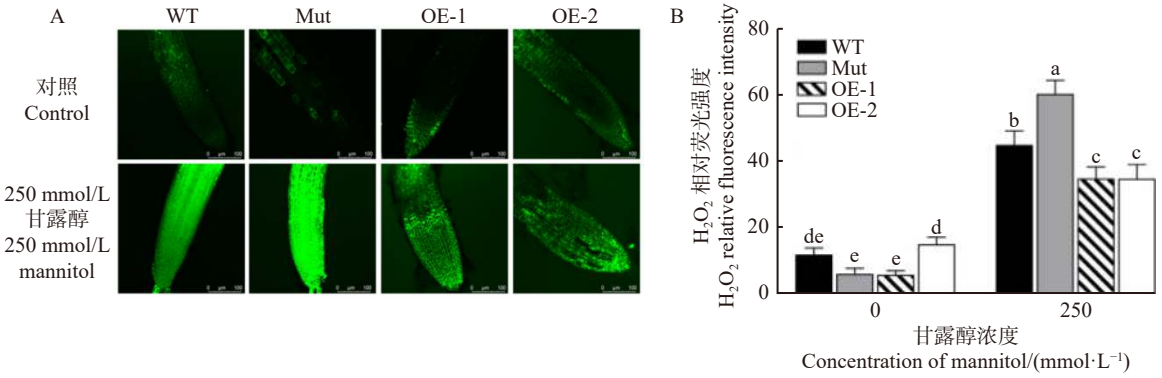


图 5 甘露醇（250 mmol/L）对不同拟南芥株系相对电导率的影响

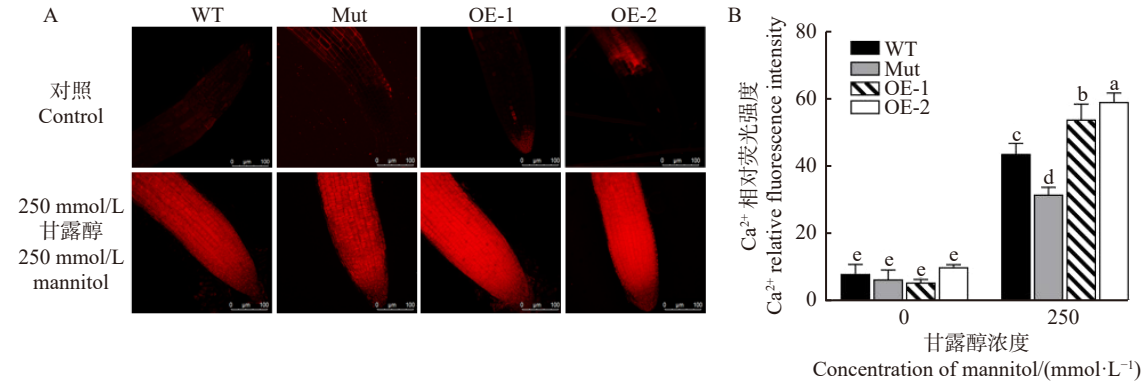
Fig. 5 Effects of mannitol (250 mmol/L) on relative electrical conductivity of different *Arabidopsis thaliana* lines



A. 不同胁迫下拟南芥根细胞 H_2O_2 的绿色荧光，比例尺=100 μm；B.根细胞中 H_2O_2 的荧光强度。A, green fluorescence of H_2O_2 in *Arabidopsis thaliana* root cells under different treatments, scale bar=100 μm; B, H_2O_2 fluorescence intensity of root cells.

图 6 甘露醇（250 mmol/L）胁迫下拟南芥各株系根细胞 H_2O_2 荧光强度的变化

Fig. 6 Changes of H_2O_2 fluorescence intensity in root cells of different *Arabidopsis thaliana* lines under mannitol stress (250 mmol/L)



A. 不同胁迫下拟南芥根细胞 Ca^{2+} 的红色荧光，比例尺 = 100 μm；B. 根细胞 Ca^{2+} 荧光强度。A. red fluorescence of Ca^{2+} in *Arabidopsis thaliana* root cells under different treatments, scale bar = 100 μm; B, Ca^{2+} fluorescence intensity of root cells.

图 7 甘露醇（250 mmol/L）胁迫下拟南芥各株系根细胞 Ca^{2+} 荧光强度的变化

Fig. 7 Changes of Ca^{2+} fluorescence intensity in root cells of different *Arabidopsis thaliana* lines under mannitol stress (250 mmol/L)

物耐受水分胁迫的能力。

2.7　渗透胁迫下拟南芥抗氧化酶活性及其编码基因转录水平的变化

与对照条件相比，250 mmol/L 甘露醇处理后，拟南芥各株系抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性均显著提高，其中，转基因株系的 3 种抗氧化酶活性大小和升高幅度均显著高于 WT 和 Mut 株系（图 8A～C）。与 3 种抗氧化酶相关的编码基因 *AtSOD*、*AtPOD*、*AtCAT* 的表达水平变化与酶活性变化趋势相对应（图 8D～F）。

2.8　干旱对拟南芥生长和光合生理的影响

2.8.1　干旱胁迫对拟南芥生长状态的影响

为了进一步验证胡杨 PeMAX2 能否提高拟南芥对水分胁迫的耐受能力，对各株系（WT、Mut、OE-1、OE-2）进行干旱和复水处理，并监测试验期间土壤湿度变化。图 9 显示：干旱 0 d，各株系生长状态无明显区别；干旱处理 10 d 后，土壤湿度从 30.6% 下降至 9.8%，WT 和 Mut 株系莲座叶叶片较小且发黄，植株出现萎蔫状态，但 *PeMAX*2 过表达株系长势较好，莲座叶叶片较大且萎蔫不明显。另外，无论是干旱处理还是对照处理，*max*2 突变体的株高都较小且分枝较多，叶片角质层厚度明显变薄。复水 3 d 后，各株系生长状态均有所恢复。

2.8.2　干旱胁迫下拟南芥叶绿素含量变化

干旱胁迫后拟南芥叶片呈现发黄现象，为检测叶绿素含量变化，分别对干旱处理 0 d、10 d、复水 3 d 的各株系拟南芥叶片进行叶绿素原位测定。图 10 显示：干旱处理 0 d 时，除了 Mut 外，各株系叶绿素含量无显著差异。干旱处理 10 d 后，各株系叶绿素含量均有显著下降，其中 WT 和 Mut 的叶绿素含量下

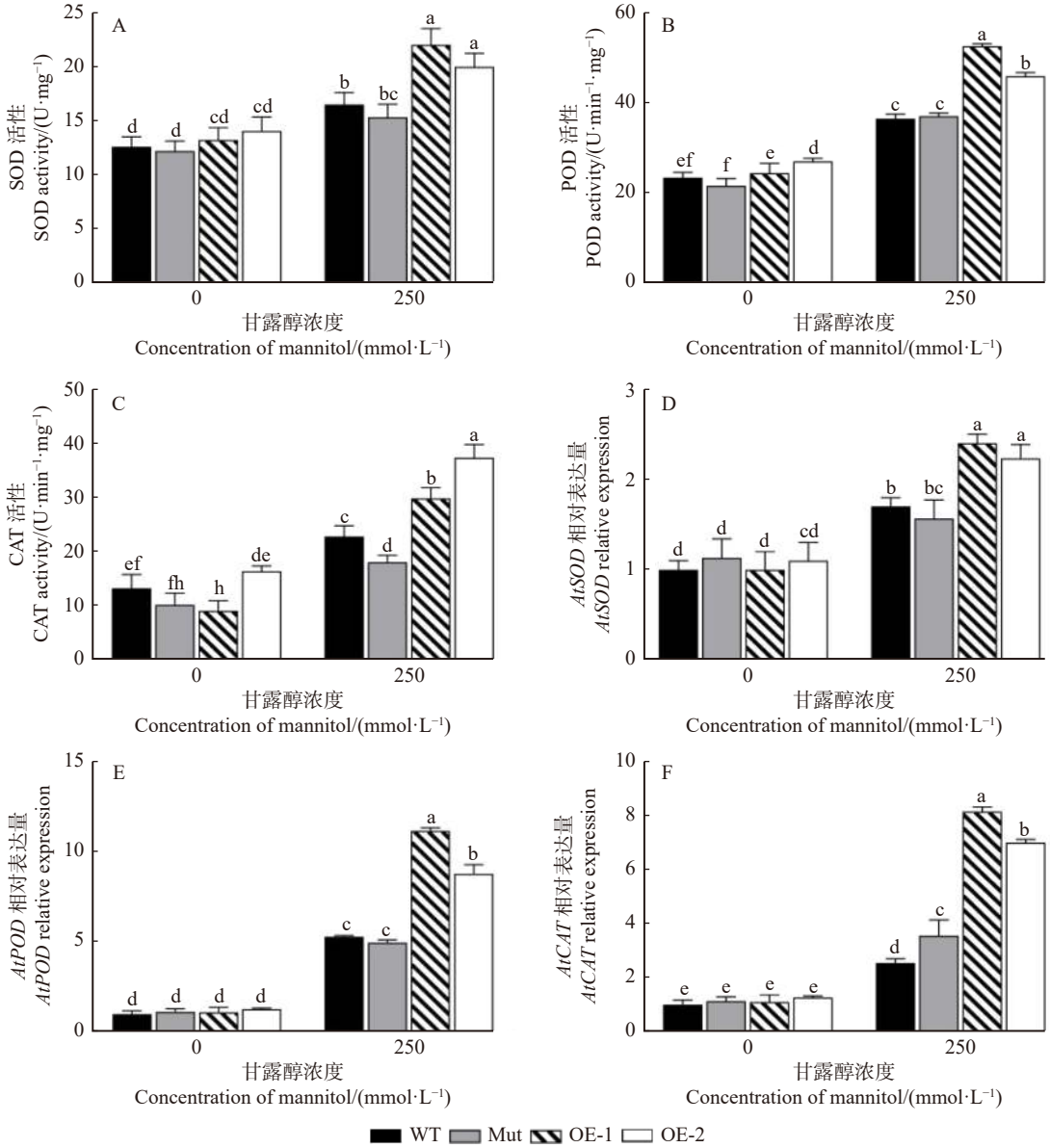
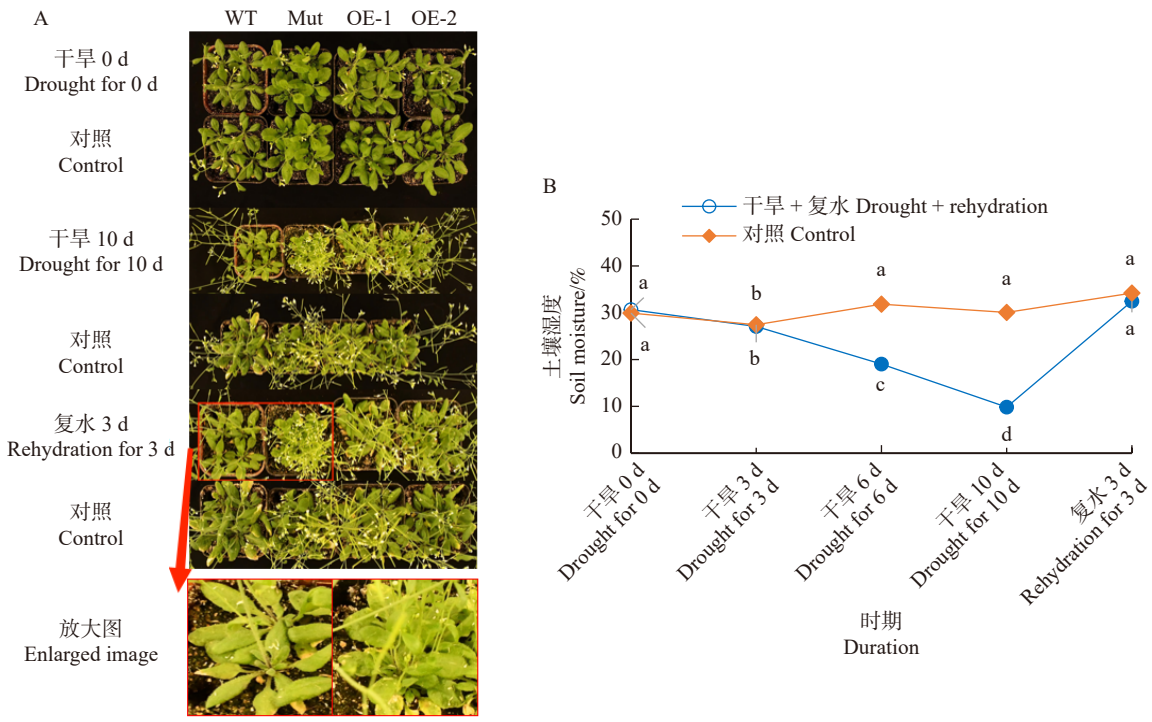


图 8　甘露醇（250 mmol/L）对不同拟南芥株系抗氧化酶活性及其编码基因表达量的影响

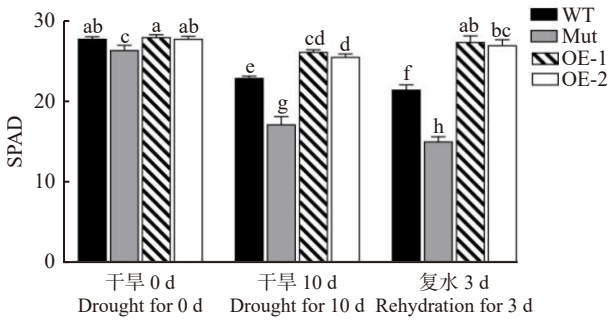
Fig. 8　Effects of mannitol (250 mmol/L) on antioxidant enzyme activity and encoding gene expression in different *Arabidopsis thaliana* lines



A. 干旱和复水处理后拟南芥生长状况；B. 干旱和复水处理后土壤湿度变化。A, plant performance of *Arabidopsis thaliana* after treatment of drought and rehydration; B, changes of soil moisture after drought and rehydration treatments.

图 9 干旱和复水处理对不同拟南芥株系生长状况的影响

Fig. 9 Effects of drought and rehydration treatments on plant performance of different *Arabidopsis thaliana* lines



SPAD. 叶绿素相对含量。SPAD, relative content of chlorophyll.

图 10 干旱和复水处理后拟南芥各株系叶绿素相对含量变化

Fig. 10 Changes in relative content of chlorophyll for different *Arabidopsis thaliana* lines under drought and rehydration treatment

降幅度更大。复水 3 d 后，转基因株系 OE-1 和 OE-2 的叶绿素含量有所升高，但 WT 和 Mut 的叶绿素含量进一步下降。这些结果说明：水分亏缺会影响拟南芥叶片中叶绿素的含量，但过表达 *PeMAX2* 株系受到的影响较小。

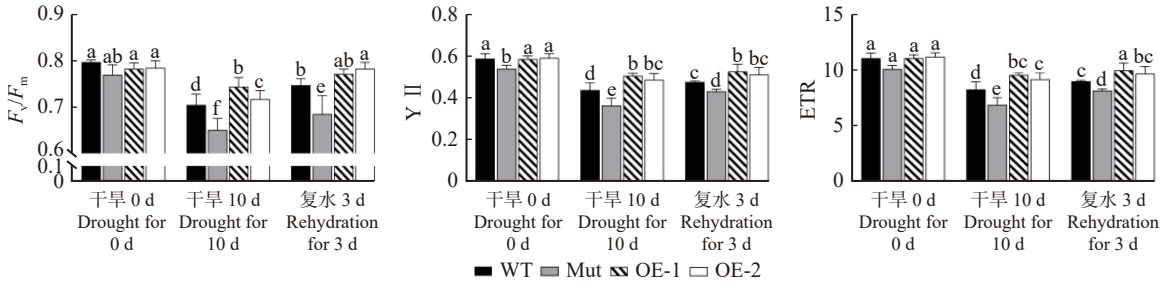
2.8.3 干旱胁迫下拟南芥叶绿素荧光参数变化

干旱胁迫会影响植物的光合能力，为了研究干旱胁迫对各株系光反应过程的影响，测定了 WT、Mut、OE-1、OE-2 各株系叶片的叶绿素荧光参数，包括 PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光合量子产量(YⅡ)和相对电子传递效率(ETR)。

图 11 显示：在干旱处理 0 d，WT、Mut、OE-1、OE-2 各株系拟南芥的 F_v/F_m 没有显著差异；干旱胁迫 10 d 后，各株系的 F_v/F_m 显著性下降，其中 WT 和 Mut 分别下降 11.5% 和 14.5%，OE-1 和 OE-2 分别下降 8.9% 和 5.1%，转基因株系下降幅度小；复水 3 d 后，各株系 F_v/F_m 均有回升，但 WT 和 Mut 的 F_v/F_m 仍显著低于转基因株系 OE-1 和 OE-2。这说明干旱胁迫对 *PeMAX2* 过表达株系光反应中心的伤害较小，而对 WT 和突变体株系光反应中心伤害较大，影响了光反应能力。

除了 Mut 株系，各株系的 YⅡ在干旱处理 0 d 没有显著差异；干旱胁迫 10 d 后，WT 和 Mut 株系分别下降 27.1% 和 33.3%，OE-1 和 OE-2 分别下降 13.6% 和 16.9%，说明在干旱胁迫下 *PeMAX2* 转基因株系仍能维持较高的实际光合量子产量；复水 3 d 后，各株系的 YⅡ均有所回升，但 WT 和 Mut 的 YⅡ仍显著低于转基因株系(图 11)。

ETR 能反映光系统Ⅱ线性电子传递的活性[31]，ETR 的变化趋势与 F_v/F_m 相似：即在干旱处理 0 d 时，各株系的 ETR 无显著差异；经过 10 d 干旱胁迫后，各株系 ETR 显著降低，转基因株系降低幅度相对较小；复水 3 d 后，各株系 ETR 数值均有回升，但 WT 和 Mut 的 ETR 仍显著低于转基因株系 OE-1 和 OE-2(图 11)。这说明干旱胁迫未明显影响 *PeMAX2* 转基因株系光反应过程中的电子传递。



F_v/F_m. PSⅡ最大光化学效率; YⅡ. 实际光合量子产量; ETR. 相对电子传递效率。F_v/F_m, the maximum photochemical efficiency of PSⅡ; YⅡ, actual quantum yield of photosynthesis; ETR, relative electron transport rate.

图 11　干旱和复水处理后拟南芥各株系的叶绿素荧光参数变化

Fig. 11　Changes in chlorophyll fluorescence parameters of *Arabidopsis thaliana* lines under drought and rehydration treatments

2.8.4　干旱胁迫下拟南芥净光合速率和气孔导度变化

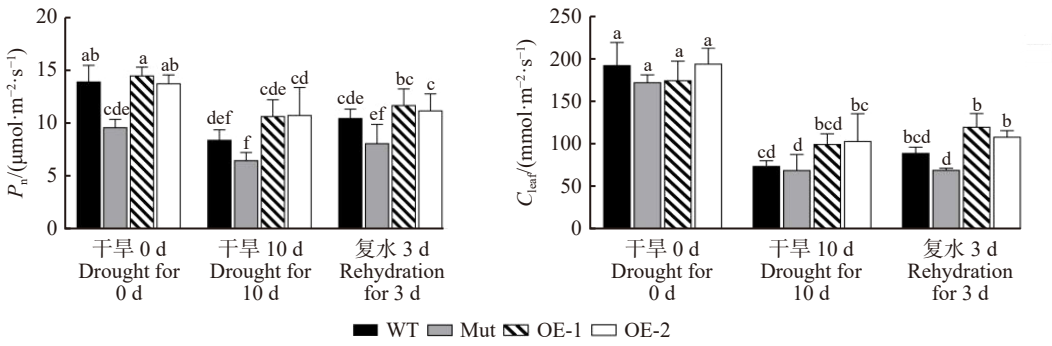
为了探讨长期干旱胁迫对各株系拟南芥碳同化能力的影响，进一步对 WT、Mut、OE-1、OE-2 拟南芥的净光合速率和气孔导度进行了测定。图 12A 显示：干旱处理 0 d，除 Mut 外，其他株系之间的净光合速率没有显著差异；干旱处理 10 d 后，各株系的净光合速率显著降低，其中 WT 下降 39.2%，而 OE-1 和 OE-2 各下降 26.4%、21.2%，转基因株系净光合速率下降幅度明显低于 WT。复水 3 d 后，各株系的净光合速率虽有所升高，但均不明显。

干旱处理 0 d，各株系气孔导度无显著差异。在干旱胁迫下，各株系的气孔导度的变化与净光合速率趋势相似。干旱处理 10 d 后，各株系气孔导度显著下降，OE-1 和 OE-2 株系的气孔导度高于 WT 和 Mut 株系，且下降幅度相对较小。复水 3 d 后，各株系气孔导度略有恢复，但无显著性升高，转基因株系仍高于 WT 和 Mut 株系(图 12)。

3　讨　　论

独角金内酯(SL)通过调控水分胁迫下叶片的气孔开度，提高植物的耐旱性[32−33]。本文的研究表明，作为 SL 信号传导途径核心因子 MAX2 也同样调控植物对干旱胁迫的响应。甘露醇处理后，胡杨 *PeMAX*2 转基因株系 OE-1、OE-2 的萌发率和根长生长虽受到抑制，但仍显著高于 WT 和 *max*2 突变体，同样，在土壤干旱胁迫下，*PeMAX*2 转基因株系能维持较好的生长态势，长势明显优于 WT 和 *max*2。这些表型结果说明，过表达胡杨 *PeMAX*2 提高了转基因拟南芥对水分胁迫的耐受性。与本研究类似，任广悦[34]在拟南芥中通过超量表达黄瓜(*Cucumis sativus*)*CsMAX*2 基因，发现转基因拟南芥的萌发率显著高于野生型。将埃及列当的 *OaMAX*2 基因在拟南芥 *Atmax*2 突变体中过表达，能明显提高转基因拟南芥在干旱胁迫下的生存率[21]。再有，过表达苹果 *MdMAX*2 的愈伤组织和拟南芥对干旱胁迫的耐受性增强[22]。本文研究结果表明，胡杨 PeMAX2 能正向调节植物的耐旱性，这与转基因拟南芥在水分胁迫下维持光合作用、抗氧化能力有关。

长期干旱胁迫条件下，转基因拟南芥的叶片叶绿素含量下降幅度低于 WT 和 *max*2 突变体，有利于光合作用的进行。而且叶绿素动力学荧光诱导曲线的测定结果也证明了 *PeMAX*2 转基因拟南芥的光反应能力更强，因此，胡杨 PeMAX2 有助于缓解干旱胁迫对拟南芥 PSⅡ光化学效率的影响。在光合碳同化方面，*PeMAX*2 转基因拟南芥能在干旱胁迫下更好地调节气孔开放，有利于碳同化作用的进行。在



P_n. 净光合速率; C_{leaf}. 气孔导度。P_n, net photosynthetic rate; C_{leaf}, stomatal conductance.

图 12　干旱处理和复水后拟南芥各株系的光合参数变化

Fig. 12　Changes in photosynthetic parameters of *Arabidopsis thaliana* lines under drought and rehydration treatment

拟南芥中过量表达苹果 *MdMAX*2、黄瓜 *CsMAX*2 的基因，也发现在干旱胁迫下转基因株系的叶绿素含量显著高于野生型[22,34]。*PeMAX*2 转基因拟南芥能在干旱胁迫下维持光合作用，与其调控气孔开度、保持水分平衡的能力密不可分。An 等[22]发现苹果 *MdMAX*2 的过表达能提高转基因拟南芥对 ABA 的敏感度，降低叶片的失水率。有研究表明，拟南芥 *max*2 突变体在干旱处理下，植株失水的速率显著高于野生型，且对 ABA 和干旱诱导的气孔关闭不敏感[32,35]，本文研究也证实了 *max*2 突变体对土壤干旱和渗透胁迫的敏感表型。因此，推测 PeMAX2 提高植物的干旱响应可能与 ABA 信号通路有关。

*PeMAX*2 转基因株系对渗透胁迫具有较高的耐受性，与其较强的 ROS 清除能力和较高的 Ca^{2+}水平有关。甘露醇处理后，*PeMAX*2 转基因株系的抗氧化酶编码基因 *AtSOD*、*AtPOD*、*AtCAT* 的表达量在渗透胁迫下明显增加，提高了 SOD、POD、CAT 的酶活，维持活性氧平衡，从而减弱了活性氧对细胞膜、类囊体膜的损伤，提高了转基因株系对水分胁迫的耐受能力。黄瓜 *CsMAX*2 基因的过表达也使干旱胁迫相关基因的表达量显著上调[34]。值得注意的是，经甘露醇处理后，*PeMAX*2 转基因拟南芥根尖 Ca^{2+}水平显著高于 WT 和 *max*2。作为第二信使，Ca^{2+}水平的提升有助于提高转基因株系的信号传导功能，使其可以快速响应渗透胁迫信号，提高活性氧清除能力，减轻 ROS 积累对植株细胞膜的损伤，从而提高 *PeMAX*2 转基因拟南芥耐受水分胁迫的能力。Rezayian 等[36]也发现，在干旱胁迫下，通过外源施加 Ca^{2+}可以显著提高抗氧化酶活性，降低油菜植株体内 H_2O_2 含量，提高耐旱能力。

综上所述，胡杨 PeMAX2 通过提高转基因拟南芥的活性氧平衡能力和光合能力，增强了耐旱性。本文通过探讨独角金内酯信号途径核心因子 MAX2 对水分胁迫的响应，进一步揭示了独角金内酯信号途径调控植物耐旱性的生理机制。

参 考 文 献

[1] Toh S, Holbrook-Smith D, Stogios P J, et al. Structure-function analysis identifies highly sensitive strigolactone receptors in *Striga*[J]. Science, 2015, 350: 203−207.

[2] Li B W, Gao S, Yang Z M, et al. The F-box E3 ubiquitin ligase AtSDR is involved in salt and drought stress responses in *Arabidopsis*[J]. Gene, 2021, 809: 146011.

[3] Carbonnel S, Torabi S, Gutjahr C. *MAX*2-independent transcriptional responses to *rac*-GR24 in *Lotus japonicus* roots[J]. Plant Signaling & Behavior, 2021, 16(1): 1840852.

[4] Yu H C, Wu J, Xu N F, et al. Roles of F-box proteins in plant hormone responses[J]. Acta BiochimBiophys Sin (Shanghai), 2007, 39(12): 915−922.

[5] Wang L, Wang B, Yu H, et al. Transcriptional regulation of strigolactone signalling in *Arabidopsis*[J]. Nature, 2020, 583: 277−281.

[6] Stirnberg P, van de Sande K, Leyser H M O, et al. *MAX*1 and *MAX*2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*[J]. Development, 2002, 129(5): 1131−1141.

[7] Bennett T, Sieberer T, Willett B, et al. The *Arabidopsis MAX* pathway controls shoot branching by regulating auxin transport[J]. Current Biology, 2006, 16(6): 553−563.

[8] Hayward A, Stirnberg P, Beveridge C, et al. Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control[J]. Plant Physiology, 2009, 151(1): 400−412.

[9] Stirnberg P, Furner I J, Leyser H M O, et al. MAX2 participates in an SCF complex which acts locally at the node to suppress shoot branching[J]. The Plant Journal, 2007, 50(1): 80−94.

[10] 王闵霞, 彭鹏, 龙海馨, 等. 独脚金内酯途径相关基因的研究进展 [J]. 分子植物育种, 2014, 12(3): 603−609.
Wang M X, Peng P, Long H X, et al. Progress in cloning of strigolactone-related genes[J]. Molecular Plant Breeding, 2014, 12(3): 603−609.

[11] Waters M T, Scaffidi A, Flematti G R, et al. The origins and mechanisms of karrikin signaling[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2013, 16(5): 667−673.

[12] Bunsick M, Toh S, Wong C, et al. *SMAX*1-dependent seed germination bypasses GA signalling in *Arabidopsis* and *Striga*[J]. Nature Plants, 2020, 6(6): 646−652.

[13] Bursch K, Niemann E T, Nelson D C, et al. Karrikins control seedling photomorphogenesis and anthocyanin biosynthesis through a HY5-BBX transcriptional module[J]. Plant Journal, 2021, 107(5): 1346−1362.

[14] Zhao L L, Fang J J, Xing J, et al. Identification and functional analysis of two cotton orthologs of *MAX*2 which control shoot lateral branching[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2017, 35(5): 480−490.

[15] Al-Babili S, Bouwmeester H J. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone[J]. Annual Review of Plant Biology, 2015, 66(1): 161−186.

[16] Swarbreck S M, Guerringue Y, Matthus E, et al. Impairment in karrikin but not strigolactone sensing enhances root skewing in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal, 2019, 98(4): 607−621.

[17] Osnato M. Not too short and not too long: SMAX1 optimizes hypocotyl length at warmer temperature[J]. The Plant Cell, 2022, 34(7): 2580−2581.

[18] Yao C, Finlayson S A. Abscisic acid is a general negative regulator of *Arabidopsis* axillary bud growth[J]. Plant Physiology, 2015, 169(1): 611−626.

[19] Li W Q, Nguyen K H, Ha C V, et al. Crosstalk between the cytokinin and MAX2 signaling pathways in growth and callus formation of *Arabidopsis thaliana*[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2019, 511(2): 300−306.

[20] Bu Q Y, Lü T X, Shen H, et al. Regulation of drought tolerance

by the F-box protein MAX2 in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2014, 164(1): 424−439.

[21] Li W Q, Nguyen K H, Watanabe Y, et al. *OaMAX*2 of *Orobanche aegyptiaca* and *Arabidopsis AtMAX*2 share conserved functions in both development and drought responses[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2016, 478(2): 521−526.

[22] An J P, Li R, Qu F J, et al. Apple F-box protein MdMAX2 regulates plant photomorphogenesis and stress response[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1685.

[23] Fu X J, Wang J, Shangguan T W, et al. SMXLs regulate seed germination under salinity and drought stress in soybean[J]. Plant Growth Regulation, 2022, 96(3): 397−408.

[24] 侯思源, 张会龙, 尧俊, 等. 胡杨 *PeREM*6.5 调控拟南芥水分胁迫耐受机制 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(9): 40−51.
Hou S Y, Zhang H L, Yao J, et al. *Populus euphratica PeREM*6.5 regulating tolerance mechanism to water stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(9): 40−51.

[25] 武霞, 张一南, 赵楠, 等. 过表达胡杨 *PeAnn*1 负调控拟南芥的抗旱性 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(6): 14−25.
Wu X, Zhang Y N, Zhao N, et al. Overexpression of *PeAnn*1 from *Populus euphratica* negatively regulates drought resistance in transgenic *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(6): 14−25.

[26] Ge X L, Zhang L, Du J J, et al. Transcriptome analysis of *Populus euphratica* under salt treatment and *PeERF*1 gene enhances salt tolerance in transgenic *Populus alba* × *Populus glandulosa*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(7): 3727.

[27] 尧俊. 胡杨转录调节因子 PeWRKY1 调控离子平衡分子网络研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
Yao J. *Populus euphratica* transcription factor PeWRKY1 mediates signaling network conferring ionic homeostasis under salt stress[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020.

[28] Abbasi G H, Ijaz M, Akhtar J, et al. Profiling of anti-oxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves of salt tolerant and salt sensitive maize hybrids under NaCl and Cd stress[J]. Sains Malaysiana, 2016, 45(2): 177−184.

[29] Aalifar M, Aliniaeifard S, Arab M, et al. Blue light improves vase life of carnation cut flowers through its effect on the antioxidant defense system[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 511.

[30] Jia M X, Jiang X R, Xu J, et al. CAT and MDH improve the germination and alleviate the oxidative stress of cryopreserved *Paeonia* and *Magnolia* pollen[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40(2): 1−10.

[31] Du G Y, Li X J, Wang J H, et al. Discrepancy in photosynthetic responses of the red alga *Pyropia yezoensis* to dehydration stresses under exposure to desiccation, high salinity, and high mannitol concentration[J]. Marine Life Science & Technology, 2021, 4(1): 10−17.

[32] Ha C V, Leyva-Gonzalez M A, Osakabe Y, et al. Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(2): 851−856.

[33] Liu J W, He H Z, Vitali M, et al. Osmotic stress represses strigolactone biosynthesis in *Lotus japonicus* roots: exploring the interaction between strigolactones and ABA under abiotic stress[J]. Planta, 2015, 241(6): 1435−1451.

[34] 任广悦. 黄瓜 SLs 信号转导基因 *CsMAX*2 的克隆及抗逆功能验证 [D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2020.
Ren G Y. Cloning of SLs signal transduction gene *CsMAX*2 in *Cucumis sativus* L. and verification of stress resistance[D]. Harbin: Harbin Normal University, 2020.

[35] 吕天晓. 拟南芥 MAX2 蛋白介导 ABA 及抗旱反应的分子机制 [D]. 长春: 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 2015.
Lü T X. Functional analysis of MAX2 in regulating ABA signaling and drought stress response in *Arabidopsis*[D]. Changchun: Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, 2015.

[36] Rezayian M, Niknam V, Ebrahimzadeh H. Penconazole and calcium ameliorate drought stress in canola by upregulating the antioxidative enzymes[J]. Functional Plant Biology, 2020, 47(9): 825−839.

（责任编辑　范　娟　赵田芸
责任编委　蒋湘宁）