

钟兴月, 再克亚木·亚尔买买提, 谢咏雪, 等. 陆地棉 SCL3 亚基因家族的鉴定及其在干旱胁迫应答中的功能研究[J]. 山西农业科学, 2026, 54(1): 1-12.

ZHONG X Y, YARMAMAT Z, XIE Y X, et al. Identification of the SCL3 subfamily in *Gossypium hirsutum* and functional analysis in drought stress response[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2026, 54(1): 1-12.

doi:10.26942/j.cnki.issn.1002-2481.2026.01.01

陆地棉 SCL3 亚基因家族的鉴定及其 在干旱胁迫应答中的功能研究

钟兴月^{1,2}, 再克亚木·亚尔买买提^{1,2}, 谢咏雪^{1,2}, 凯丽比努尔·艾合买提^{1,2},

张 新^{1,2}, 单多福^{1,2}, 郭彦君^{1,2}

(1. 新疆师范大学 生命科学院, 新疆 乌鲁木齐 830017;

2. 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 新疆 乌鲁木齐 830017)

摘 要: 为鉴定棉花 GRAS 家族关键亚族 SCL3 的基因成员并解析其在棉花抗旱中的功能, 研究采用生物信息学方法系统鉴定 SCL3 亚家族基因, 分析其理化性质、基因结构、启动子顺式作用元件、组织表达特异性及干旱胁迫下的表达模式; 并通过病毒诱导的基因沉默技术(VIGS)初步验证 *GhSCL3-D13-1* 在棉花干旱胁迫应答中的功能。结果表明, 从棉花基因组中鉴定出 10 个 *GhSCL3* 基因, 其编码蛋白均为不稳定亲水性蛋白。保守基序分析结果表明, 系统发育关系相近的基因保守基序组成高度相似; 启动子顺式作用元件分析结果发现, *GhSCL3* 基因启动子区域包含多个非生物胁迫响应相关元件。组织表达模式分析表明, 部分 *GhSCL3* 基因在特定组织中呈现优势表达。干旱处理下的表达分析结果显示, 部分 *GhSCL3* 基因的表达受到干旱胁迫的显著诱导, 其中 *GhSCL3-D13-1* 的表达受干旱胁迫显著上调; qPCR 进一步证实, *GhSCL3-D13-1* 转录水平可被 PEG 或 ABA 处理显著诱导。VIGS 沉默 *GhSCL3-D13-1*, 与对照植株相比, 基因沉默植株的叶片相对含水量(RWC)、过氧化氢酶(CAT)与过氧化物酶(POD)活性显著降低, 丙二醛(MDA)含量显著升高, 表明 *GhSCL3-D13-1* 正向调控棉花的干旱胁迫应答过程。

关键词: 棉花; 干旱胁迫; SCL3; 生物信息学分析; 病毒诱导的基因沉默(VIGS)

中图分类号: S562

文献标识码: A

文章编号: 1002-2481(2026)01-0001-12

Identification of the SCL3 Subfamily in *Gossypium hirsutum* and Functional Analysis in Drought Stress Response

ZHONG Xingyue^{1,2}, YARMAMAT Zaykiyam^{1,2}, XIE Yongxue^{1,2}, AIHEMATI Kailibinuer^{1,2},

ZHANG Xin^{1,2}, SHAN Duofu^{1,2}, GUO Yanjun^{1,2}

(1. College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830017, China;

2. Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, Urumqi 830017, China)

Abstract: To identify the gene members of SCL3, a key subfamily of the GRAS family in cotton, and clarify their functions in cotton(*Gossypium hirsutum*) drought resistance, in this study, SCL3 subfamily genes were systematically identified using bioinformatics methods, and their physicochemical properties, gene structures, cis-acting elements in the promoter region, tissue expression specificity, and expression patterns under drought stress were analyzed. Meanwhile, the function of *GhSCL3-D13-1* in cotton response to drought stress was preliminarily verified by virus-induced gene silencing(VIGS) technology. The results showed that 10 *GhSCL3* genes were identified from the cotton genome, and all their encoded proteins were unstable hydrophilic proteins. Conserved motif analysis indicated that genes with close phylogenetic relationships had

收稿日期: 2025-11-10

基金项目: 新疆农作物生物技术重点实验室开放课题(xjnkjwdzc-2004002-02-02)

作者简介: 钟兴月, 在读硕士, 研究方向: 棉花逆境功能基因组, E-mail: 3330413701@qq.com

通信作者: 郭彦君, 副教授, 博士, 主要从事植物分子生物学研究, E-mail: 2406603419@qq.com

highly similar conserved motif compositions. Analysis of cis-acting elements in the promoter region revealed that the promoter regions of *GhSCL3* genes contained multiple elements related to abiotic stress response. Tissue expression pattern analysis showed that some *GhSCL3* genes exhibited dominant expression in specific tissues. Expression analysis under drought treatment indicated that the expression of some *GhSCL3* genes was significantly induced by drought stress, among which the expression of *GhSCL3-D13-1* was significantly upregulated. qPCR further confirmed that the transcriptional level of *GhSCL3-D13-1* could be significantly induced by PEG or ABA treatment. After silencing *GhSCL3-D13-1* via VIGS, compared with the control plants, the leaf relative water content(RWC), catalase(CAT) and peroxidase(POD) activities of the gene-silenced plants were significantly decreased, while the malondialdehyde(MDA) content was significantly increased. These results indicated that *GhSCL3-D13-1* positively regulated the drought stress response in cotton.

Keywords: cotton; drought stress; SCL3; bioinformatics analysis; virus-induced gene silencing(VIGS)

转录因子作为调控开关,能够整合多种信号并调控下游基因表达网络,在植物适应性重塑(包括抗旱胁迫响应)过程中发挥中枢调控作用^[1-4]。GRAS(GAI-RGA-and-SCR)转录因子家族是高等植物特有的一类转录因子家族,其命名源于该家族中最初被鉴定的3个成员,即赤霉素不敏感基因(GAI)、GAI阻遏基因(RGA)以及稻草人基因(SCR)^[5]。大多数GRAS蛋白由400~770个氨基酸残基组成,具有高度保守的C端结构域和序列变异较大的N端区域^[6]。其C端由5个保守结构域组成,分别是SAW、LRI、LRII、PFYRE和VHIID^[7]。目前,GRAS家族已在30多种植物中完成鉴定,涵盖拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、可可(*Theobroma cacao*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、大麦(*Hordeum vulgare*)等模式植物与经济作物^[7-11]。基于基因结构相似性,GRAS基因可归类为不同亚家族。TIAN等^[12]首次在GRAS基因家族中鉴定出8个亚家族,包括DELLA、HAM、LISCL、PAT1、LS、SCR、SHR及SCL3亚家族,其中SCL3亚家族的氨基酸序列与DELLA亚家族系统发育关系相近,但不具备DELLA基序。不同物种中GRAS基因亚家族的数量存在显著差异。例如,在魔芋(*Amorphophallus konjac*)中,GRAS基因家族可划分为11个亚群,分别为DELLA、Os04、SHR、PAT1、HAM、SCR、SCL28、SCL4/7、LAS、LISCL和SCL3^[13];在陆地棉中,150个GRAS基因可分为14个亚群,包括SCR、DLT、OS19、LAS、SCL4/7、OS4、OS43、DELLA、PAT1、SHR、HAM、SCL3、LISCL和G_GRAS,其中G_GRAS亚家族为棉花特有的亚家族^[14];在大麦中,62个GRAS基因可分为12个亚家族,具体为SCL3、Os43、DELLA、SCR、HAM、Os19、SCL4/7、LAS、PAT1、SHR、

LISCL和DLT^[15]。上述研究结果表明,GRAS家族的亚家族分类可能具有物种特异性。

GRAS基因家族因具备多样生物学功能且在植物界广泛分布,正受到日益增多的关注。已有大量研究证实,其编码的GRAS蛋白在植物生长发育调控与逆境胁迫应答过程中均发挥关键作用^[16-21]。不同GRAS亚家族功能存在显著差异:DELLA亚家族通过调控赤霉素(GA)与茉莉酸(JA)信号转导,调控植物开花与生长进程,同时在植物抵御逆境胁迫中具有重要作用^[22-24];HAM亚家族可维持茎尖分生组织分化状态,并调控根的生长发育^[25-26];LISCL亚家族能够介导细胞伸长与分裂过程,且对植物非生物胁迫耐受性具有调节作用^[27-29];PAT1亚家族在植物光敏色素信号转导及逆境胁迫抵御中发挥重要功能^[30-31];LS亚家族成员可调控植物腋芽生长发育^[32];SCR亚家族与SHR亚家族均为拟南芥根辐射形态生长的正向调控因子,且在根细胞层形成过程中具有关键作用^[25];SCL3亚家族能够调控挥发性萜烯生物合成,同时SCR与SHR形成的异二聚体可诱导SCL3表达,通过抑制DELLA功能调节下游GA通路及GA稳态,进而调控根部细胞伸长与分裂^[33-34]。然而,当前针对SCL3亚家族响应非生物胁迫的研究仍相对有限。已有研究显示,盐胁迫条件下SCL3亚家族的*BvGRAS-6*基因表达水平显著上调,提示该基因可能在甜菜盐胁迫响应中发挥重要作用^[35];过表达该亚家族成员*SmGRAS5*的植株,其叶绿素含量、光合能力、抗氧化酶活性及丹参酮含量均显著提高,植物抗旱性与耐盐性得到明显增强^[36]。

棉花作为重要的纤维与油料兼用作物,具有极高的经济价值^[37]。我国新疆地区凭借独特的地理位置与优越的光热资源,已成为国内最大的棉

花产区^[38]。然而,全球气候变暖背景下,降水稀少已成为限制棉花产量的主要环境因子^[39]。干旱胁迫可通过破坏植物细胞渗透平衡、损伤生物膜系统、降低光合效率等途径,干扰植物正常生长代谢,严重时可导致植株死亡^[40]。因此,挖掘棉花自身抗旱基因资源,对应对气候变化挑战、发展节水农业、保障国家棉纺工业原料安全具有重要意义。已有研究强烈提示,GRAS家族 SCL3 亚家族在植物应答逆境环境具有潜在关键作用;但目前该亚家族成员的功能仅在少数植物中被报道,在重要经济作物棉花中尚未开展系统性鉴定与分析,其在棉花抗旱响应中的具体功能及生理机制仍不明确。

本研究基于棉花基因组数据,对 SCL3 亚家族基因进行了系统性鉴定与生物信息学分析;随后通过 VIGS 技术沉默候选基因,比较干旱胁迫下对照植株与基因沉默植株的表型及生理指标差异。首次阐明 SCL3 亚家族在棉花响应干旱胁迫中的功能,旨在为抗旱棉花品种的分子育种提供了重要遗传资源。

1 材料和方法

1.1 植物材料及生长条件

选取陆地棉品种中棉 49(*Gossypium hirsutum* cv. Zhongmian 49)种子,首先用 75%(V/V)乙醇溶液灭菌 5 min,随后用无菌蒸馏水冲洗 3 次;接着将种子浸入 1%(V/V)次氯酸钠溶液中灭菌 10 min,再次用无菌蒸馏水冲洗干净后,置于 2 张湿润的无菌滤纸之间,在 28℃黑暗条件下催芽 2 d。催芽

后,将幼苗移栽至装有营养土、黑土与蛭石混合基质(体积比 3:1:1)的花盆中。移栽前对每个花盆中的混合基质进行预先称质量,以保证各花盆中基质体积一致。之后将花盆转移至温室中培养,温室环境参数设定为:昼夜温度 25℃/22℃,光周期 16 h 光照/8 h 黑暗。

1.2 RNA 提取和基因表达定量分析

选取 4 周龄陆地棉品种中棉 49 幼苗,分为 2 组处理:常规浇水对照组与干旱胁迫处理组。采用土壤相对含水量(RSWC)评估干旱胁迫程度,具体操作为:干旱处理前,先使每盆土壤充分吸水后测定花盆总质量,减去空盆质量得到土壤饱和质量。当干旱组 RSWC 降至 10% 以下时,采集 2 组幼苗的叶片样本。

$$RSWC = (\text{实测土壤湿质量} - \text{土壤干质量}) / (\text{土壤饱和质量} - \text{土壤干质量}) \times 100\% \quad (1)$$

使用植物 RNA 提取试剂盒(福际生物,成都)从叶片中提取总 RNA,再通过逆转录试剂盒(福际生物,成都)将总 RNA 逆转录为 cDNA。实时荧光定量 PCR(qPCR)试验在 UYS900 系统上进行,反应程序设定为:95℃预变性 3 min;随后进行 40 个循环,每个循环包括 95℃变性 10 s、58℃退火 10 s、72℃延伸 20 s;最后以 95℃ 15 s、58℃ 1 min、95℃ 15 s 完成熔解曲线分析。

目的基因特异性引物通过 NCBI Primer-BLAST 工具设计(表 1),qPCR 试验采用 SYBRGreen I 双链嵌合荧光染料法。以 *GhHIS3* 基因为内参基因,每个处理设 3 次生物学重复,取平均值后采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算目的基因的相对表达量。

表 1 引物及用途

Tab.1 Primer and application

引物名称 Primer name	序列(5'—3') Primer sequence(5'—3')	用途 Application
<i>GhSCL3-D13-1</i> -qPCR-F	TAAGACCGGTGAAGCTCTTGCG	qPCR
<i>GhSCL3-D13-1</i> -qPCR-R	ATCTGCAAGACTCGGTGTGACG	qPCR
<i>GhHIS3</i> -F	TCAAGACTGATTTGCGTTTCCA	qPCR 内参基因
<i>GhHIS3</i> -R	GCGCAAAGGTTGGTGTCTTC	qPCR 内参基因
<i>GhSCL3-D13-1</i> -F	tgagtaaggtaccgaattcCTTCTCGTCTCGTGTGCG	载体构建
<i>GhSCL3-D13-1</i> -R	ggacatgcccggtcctcgagGCCCTTCTGGTCTAGCATTAAG	载体构建

1.3 棉花 SCL3 基因亚家族成员的鉴定

为鉴定陆地棉基因组中的 SCL3 亚家族成员,首先从拟南芥信息资源数据库(TAIR, [https://www.](https://www.arabidopsis.org)

[arabidopsis.org](https://www.arabidopsis.org))获取拟南芥 SCL3 蛋白序列。以拟南芥 SCL3 亚家族成员 AtSCL3 的氨基酸序列(AT1G50420.1)作为查询探针,通过 BLASTp 程

序在陆地棉基因组数据库中进行同源序列检索,设定 E 值阈值为 $1e^{-5}$,以筛选潜在同源基因。同时,从 Pfam 蛋白结构域数据库(<http://pfam.xfam.org>)下载 GRAS 家族的隐马尔可夫模型(HMM)文件(PF03514),利用 HMMER 软件(参数设置:E 值= $1e^{-5}$)对陆地棉基因组进行全基因组扫描,鉴定 GRAS 家族成员。将上述 BLASTp 与 HMMER 分析筛选获得的潜在 SCL3 亚家族成员蛋白质序列,提交至棉花多组学数据库(Cotton MD,https://yanglab.hzau.edu.cn/CottonMD/gene_search.1)进行功能注释与序列验证,最终确定陆地棉 SCL3 亚家族成员,并根据各成员在染色体上的物理位置完成系统命名。采用 TBtools 软件分析陆地棉 SCL3 亚家族蛋白的基本理化性质;将陆地棉 SCL3 蛋白(GhSCL3)序列提交至 WOLF PSORT 数据库(<https://wolfsort.hgc.jp>),通过在线工具预测其亚细胞定位。

1.4 系统发育和保守基序分析

采用 MEGA 11 软件对陆地棉、拟南芥及可可的 SCL3 蛋白序列进行多序列比对;基于比对结果,利用 FastTree 软件构建系统发育树。将陆地棉 GhSCL3 蛋白序列提交至 MEME 在线工具(<http://meme-suite.org/>),分析其保守基序;上述多序列比对、系统发育树及保守基序分析结果均通过 TBtools 软件进行可视化呈现。

1.5 棉花 GhSCL3 亚家族成员的表达分析

从棉花多组学数据库(Cotton MD,<https://yanglab.hzau.edu.cn/CottonMD/heatmap.1>)获取陆地棉 GhSCL3 基因的转录组数据,该数据集涵盖 17 个样本,包含陆地棉不同组织、胚珠发育各时期及纤维生长各阶段的表达量信息。将转录组数据中的基因表达量标准化为 $\log_2$ TPM 值后,采用 TBtools 软件构建 GhSCL3 基因的表达热图,以可视化其表达模式。

采用绝对土壤含水量(ASWC)评估棉花所遭受的干旱胁迫程度。从每组处理中随机选取 6 个花盆的棉花植株进行称质量,记录鲜质量(WW1)。当干旱处理组的 ASWC 降至 10% 以下时,采集棉花叶片样品用于转录组测序。测序数据已上传至中国国家基因组数据中心(NGDC)的基因组序列档案(GSA)数据库,登录号为 CRA025657(<https://ngdc.cnbc.ac.cn/gsa/s/2o4mShmR>)。从转录组数据中提取 SCL3 基因的

表达量数据,利用 TBtools 软件绘制热图进行可视化分析。

$ASWC = (WW1 - (\text{混合养分土壤干质量} + \text{花盆质量})) / \text{混合养分土壤干质量} \times 100\%$ (2)

为验证 GhSCL3 基因对于干旱胁迫及 ABA 的响应,采用水培处理陆地棉幼苗:分别用 15%PEG 6000(模拟干旱胁迫)、100 mol/L ABA 处理,于处理 0、3、6、12、24 h 时采集叶片样本并提取总 RNA;以 GhHIS3 基因为内参基因,通过 qPCR 检测靶基因(GhSCL3)的表达水平。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算 GhSCL3 的相对表达量,每个处理设 3 次生物学重复并取平均值。使用 GraphPad Prism 8 软件进行统计分析与可视化:通过独立样本 *t* 检验分析不同处理组与对照组(0 h)间的表达差异显著性,同时采用该软件绘制基因相对表达量的条形图。

1.6 病毒诱导基因沉默(VIGS)

本试验采用烟草脆裂病毒(Tobacco rattle virus, TRV)双元表达系统,包含 TRV1 与 TRV2 载体。由于棉花 CLA 基因参与叶绿体发育且在进化中高度保守,其沉默后植株会呈现明显白化表型,因此,该基因被选为 VIGS 试验的阳性对照。将含 TRV1 载体的农杆菌菌液与含 TRV2:GhCLA 重组载体的农杆菌菌液混合,通过子叶注射法接种棉花幼苗,获得阳性对照植株,命名为 TRV2:GhCLA。

选取 GhSCL3-D13-1 基因的 400 bp 特异性片段作为沉默靶序列,以棉花 cDNA 文库为模板扩增该片段,随后将其克隆至 TRV2 载体,构建 TRV2:GhSCL3-D13-1 重组载体。设置 3 组处理:(1)将含 TRV1 载体的农杆菌菌液与含 TRV2 空载体的农杆菌菌液混合,注射棉花子叶,获得对照植株,记为 TRV2:00;(2)阳性对照组为上述 TRV2:GhCLA 植株;(3)将含 TRV1 载体的农杆菌菌液与含 TRV2:GhSCL3-D13-1 重组载体的农杆菌菌液混合,注射棉花子叶,获得 GhSCL3-D13-1 基因沉默植株,记为 TRV2:GhSCL3-D13-1。

当 TRV2:GhCLA 植株出现白化表型时,表明 VIGS 系统沉默效率正常(靶基因沉默成功)。随后提取 TRV2:00 与 TRV2:GhSCL3-D13-1 植株的叶片总 RNA,通过 qPCR 验证 GhSCL3-D13-1 基因的沉默效果:以 GhHIS3 基因为内参基因,采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算靶基因相对表达量,每个处理设 3 次重复,并取平均值。

2 结果与分析

2.1 GhSCL3 亚家族成员的鉴定与理化性质分析

在陆地棉基因组中,共鉴定出 10 个 SCL3 亚家族成员,依据各成员在染色体上的物理位置进

行系统命名(表 2)。由表 2 可知,GhSCL3 亚家族成员编码蛋白的氨基酸残基数存在差异:平均值为 449 个,范围为 379(GhSCL3-A13-1)至 478 个(GhSCL3-A13-2);对应的蛋白分子质量介于 42.7~54.1 ku,等电点(pI)分布在 5.65~8.31 范围内。

表 2 棉花 *GhSCL3* 基因家族成员信息

Tab.2 Information of the *GhSCL3* genes family members family members in cotton

蛋白命名 Protein name	蛋白 ID Protein ID	长度/个 Length	分子质量/ku Molecular weight	等电点 Isoelectric point	不稳定指数 Instability index	亲水性 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Subcellular localization
GhSCL3-A05	Ghi_A05G19656	464	52 257.37	5.65	64.19	-0.188	细胞质
GhSCL3-A07	Ghi_A07G10886	416	46 569.60	7.65	49.02	-0.124	细胞核
GhSCL3-A09	Ghi_A09G06751	472	52 941.88	5.87	49.70	-0.178	细胞核
GhSCL3-A13-1	Ghi_A13G00686	379	42 711.24	6.32	56.02	-0.169	细胞核
GhSCL3-A13-2	Ghi_A13G13961	478	53 407.40	5.87	45.74	-0.155	叶绿体
GhSCL3-D04	Ghi_D04G03726	464	52 275.37	5.77	62.82	-0.174	细胞质
GhSCL3-D07	Ghi_D07G10266	417	46 663.87	8.31	49.04	-0.106	细胞核
GhSCL3-D09	Ghi_D09G06206	472	52 928.88	5.87	49.70	-0.172	细胞核
GhSCL3-D13-1	Ghi_D13G00666	477	54 088.50	6.30	55.80	-0.188	细胞核
GhSCL3-D13-2	Ghi_D13G12836	455	50 814.55	6.05	42.53	-0.143	细胞核

不稳定性指数分析结果显示,所有 GhSCL3 蛋白的不稳定性指数均大于 40,表明这些蛋白均属于不稳定蛋白质;亲水性分析结果显示,GhSCL3 蛋白的平均亲水性值为-0.16,具体范围为-0.106(GhSCL3-D07)~-0.188(GhSCL3-D13-1),且所有成员的亲水性值均小于 0,提示陆地棉 GhSCL3 亚家族蛋白均具有亲水性。亚细胞定位预测结果表明,多数 GhSCL3 蛋白定位于细胞核,少数成员则分布于细胞质或叶绿体中(表 2)。

2.2 *GhSCL3* 基因的系统发育和保守基序分析

本研究以 1 个拟南芥 AtSCL3 蛋白、10 个陆地棉 GhSCL3 蛋白及 3 个可可 ThSCL3 蛋白为分析对象,构建系统发育树。基于该系统发育树揭示的 GhSCL3 亚家族进化分支关系,进一步开展保守基序分析,结果显示,GhSCL3 蛋白共包含 10 个保守基序(命名为 Motif1~Motif10),且这些基序在不同进化分支的成员中分布存在差异(图 1)。其中,*GhSCL3-D09*、*GhSCL3-A09*、*GhSCL3-A13-2*、*GhSCL3-D13-1*、*GhSCL3-A05* 及 *GhSCL3-D04* 的保守基序数量最多,均含 10 个;而 *GhSCL3-A13-1* 的保守基序数量最少,仅含 6 个。结合系统发育树的进化关系进一步分析发现,处于同一进化分支的 GhSCL3 成员亲缘关系更近,其保守基序组成也更相似。

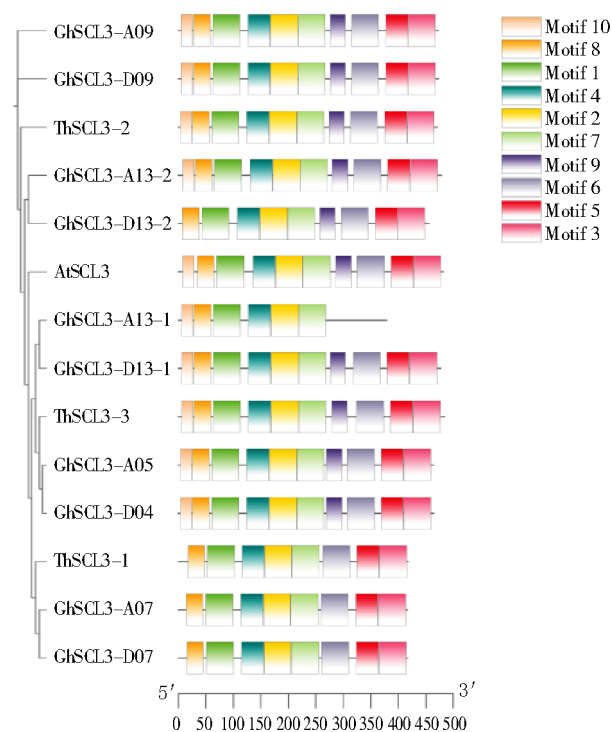


图 1 棉花 SCL3 基因家族的保守基序分析

Fig.1 Conserved motifs analysis of cotton SCL3 gene family

2.3 *GhSCL3* 基因启动子顺式作用元件的分析

为进一步探究 *GhSCL3* 基因可能参与的生物学过程,本研究对 10 个陆地棉 *GhSCL3* 基因启动

子区域的顺式作用元件分布特征进行分析。结果显示,*GhSCL3*基因启动子中富含多种与环境胁迫响应相关的顺式作用元件,具体包括:脱落酸(ABA)响应元件(AAGAA-motif、ABRE、ABRE3a、ABRE4)、赤霉素(GA)响应元件(P-box)、茉莉酸甲酯(MeJA)响应元件(CGTCA-motif、TGACG-motif)、生长素响应元件(AuxRR-core、TGA-element)、水杨酸(SA)响应元件(TCA-element)、低温胁迫响应元件(LTR)、干旱胁迫响应元件(MBS)、金属胁迫响应元件(MRE)、防御与应激响应元件(TC-rich repeats)、厌氧响应元件(ARE)及伤害响应元件(WUN-motif)。上述元件的存在

提示,*GhSCL3*基因可能参与棉花对多种环境胁迫的响应过程。

此外,*GhSCL3*基因启动子中还大量存在与转录因子结合相关的顺式作用元件,如MYB、Myb-binding site、MYB-like sequence、MYC、W box,表明*GhSCL3*基因的转录表达可能受到多种转录因子的调控(图2)。值得注意的是,*GhSCL3-A07*、*GhSCL3-A09*、*GhSCL3-A13-1*、*GhSCL3-A13-2*、*GhSCL3-D07*、*GhSCL3-D09*及*GhSCL3-D13-1*的启动子中均包含干旱胁迫响应元件MBS,提示这些基因可能在棉花抵御干旱胁迫的过程中发挥重要作用。

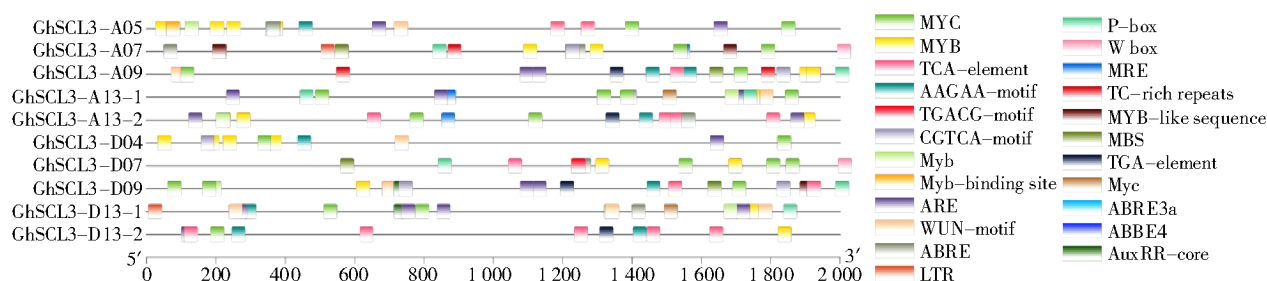


图2 *GhSCL3*启动子区顺式元件分析

Fig.2 Analysis of cis-regulatory elements in *GhSCL3* gene promoter

2.4 陆地棉 *GhSCL3*基因在不同组织中的表达模式分析

为探究陆地棉 *GhSCL3*基因是否参与棉花生长发育过程,本研究基于已发表的转录组数据集,分析了10个 *GhSCL3*基因在棉花不同组织及器官发育阶段的表达模式,涉及的组织包括根、叶、萼片、茎、苞片、花梗、花丝、花药、雌蕊、胚珠及纤维。由图3可知,部分 *GhSCL3*家族成员(如 *GhSCL3-A09*、*GhSCL3-D09*、*GhSCL3-A13-2*、*GhSCL3-D13-2*)在多种组织(根、萼片、茎、花梗、花药、苞片、花丝、雌蕊)及胚珠、纤维的多个发育时期均呈现高表达特征,提示这些基因可能广泛参与棉花不同组织与器官的发育过程。

与之相反,另一部分 *GhSCL3*基因表现出明显的组织特异性表达模式。例如, *GhSCL3-D13-1*主要在根、萼片、茎及花药中表达; *GhSCL3-A13-1*主要在根和茎中表达; *GhSCL3-D04*的表达集中在萼片与胚珠; *GhSCL3-A05*主要在胚珠中表达,而 *GhSCL3-A07*与 *GhSCL3-D07*在根中高表达。上述表达特征表明,这类具有组织特异性表达的 *GhSCL3*基因可能在棉花特定组织的发

育过程中发挥调控作用。

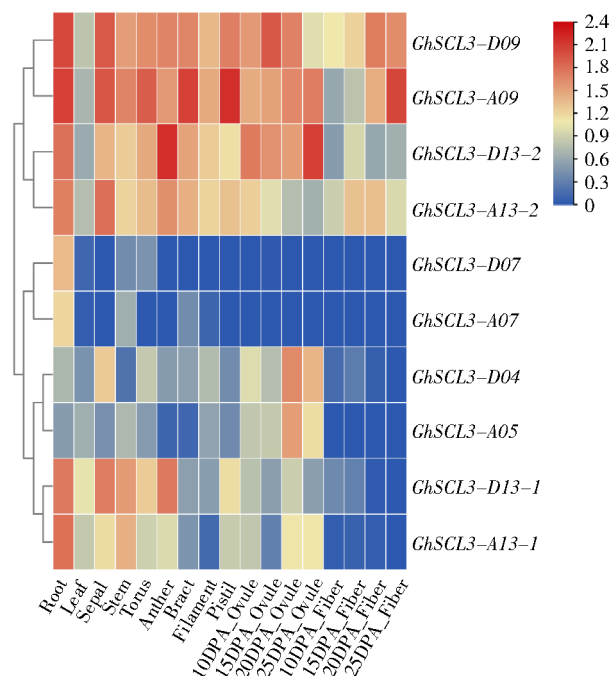


图3 *GhSCL3*基因在陆地棉不同组织中的表达模式

Fig.3 Expression patterns of *GhSCL3* family genes in different *Gossypium hirsutum* tissues

2.5 干旱胁迫下棉花 SCL3 基因的表达分析

干旱处理下棉花叶片转录组数据的 SCL3 表达分析如图 4 所示。

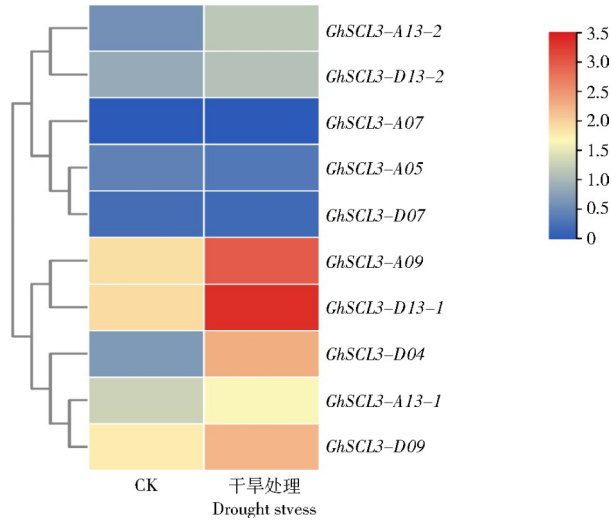


图 4 干旱处理下棉花叶片转录组数据的 SCL3 表达分析

Fig.4 The expression analysis of SCL3 based on transcriptome data of cotton leaves under drought treatment

为探究 SCL3 基因在棉花响应干旱胁迫中的潜在功能,本研究基于转录组数据,分析了干旱处理条件下陆地棉 SCL3 亚家族成员的表达谱。结果显示,大多数 *GhSCL3* 基因在干旱处理前后的表达水平无显著差异;仅部分成员的表达受干旱胁迫诱导,其中 *GhSCL3-A09*、*GhSCL3-D09* 及 *GhSCL3-D13-1* 的表达变化较为明显(图 4)。值得注意的是,干旱胁迫可显著上调 *GhSCL3-D13-1* 的表达水平,提示该基因可能参与棉花对干旱胁迫的响应过程。

为进一步验证 *GhSCL3-D13-1* 在棉花干旱响应中的功能,本研究通过 qPCR 检测了该基因在 PEG 及 ABA 处理下的表达动态。结果表明,PEG 处理后, *GhSCL3-D13-1* 的表达水平显著升高,在 12、24 h 达到表达峰值;ABA 处理同样可显著诱导该基因表达,其表达峰值出现于 12 h。上述结果进一步支持 *GhSCL3-D13-1* 可能通过响应干旱胁迫及 ABA 信号,参与棉花抗旱性的调控(图 5)。

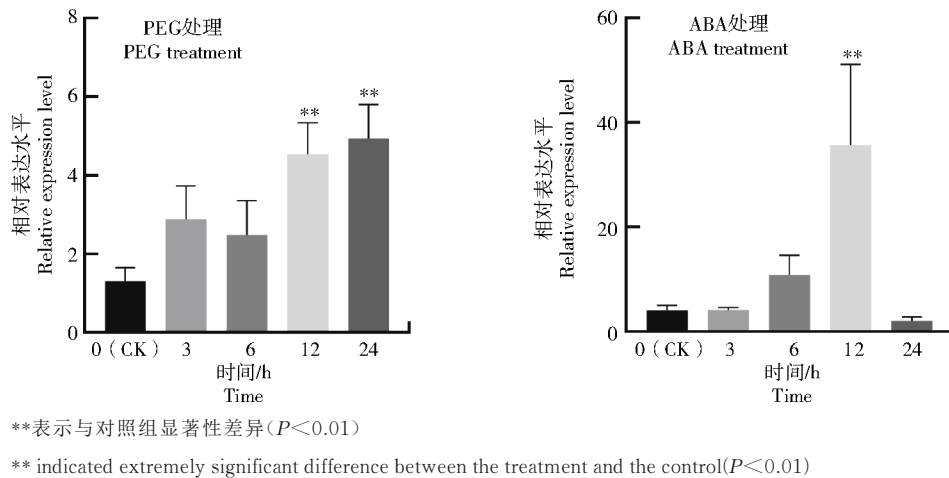


图 5 PEG 或 ABA 下 *GhSCL3-D13-1* 基因的表达分析

Fig.5 Expression analysis of *GhSCL3-D13-1* gene under PEG or ABA treatment

2.6 敲低 *GhSCL3-D13-1* 基因降低棉花的耐旱性

为进一步明确 *GhSCL3-D13-1* 在棉花响应干旱胁迫中的功能,本研究采用 VIGS 技术沉默该基因。当阳性对照植株(TRV2: *GhCLA*)表现出白化表型时,表明 VIGS 系统沉默效率正常,靶基因可被有效沉默(图 6)。通过 qPCR 检测 TRV2:00 (空载体对照)与 TRV2: *GhSCL3-D13-1* (基因沉默株)植株中 *GhSCL3-D13-1* 的表达水平并计算

沉默效率,结果显示,与 TRV2:00 植株相比, TRV2: *GhSCL3-D13-1* 植株中 *GhSCL3-D13-1* 的转录水平显著下调,证实该基因的转录被有效抑制(图 6)。

随后对 4 周龄的 TRV2:00 与 TRV2: *GhSCL3-D13-1* 植株进行干旱胁迫处理,干旱处理 0 d 时,2 组植株无明显表型差异;自然干旱 12 d 后, TRV2: *GhSCL3-D13-1* 植株叶片萎蔫程度显著重于 TRV2:00 植株;复水 1 d 后, TRV2:00 植株的恢

复能力显著优于 TRV2:*GhSCL3-D13-1* 植株。

为探究表型差异的生理机制,进一步测定 2 组植株干旱胁迫下的关键生理指标。结果显示,TRV2:00 植株叶片 RWC 较 TRV2:*GhSCL3-D13-1* 植株高 36.70%,而 MDA 含量比 TRV2:*GhSCL3-D13-1* 植株低 10.58%(图 6);此外,与

TRV2:00 植株相比,TRV2:*GhSCL3-D13-1* 植株的 CAT 与 POD 活性分别降低 55.24% 和 29.84%(图 6)。综合表型观察与生理指标分析结果表明,沉默 *GhSCL3-D13-1* 基因可显著降低棉花的抗旱能力。

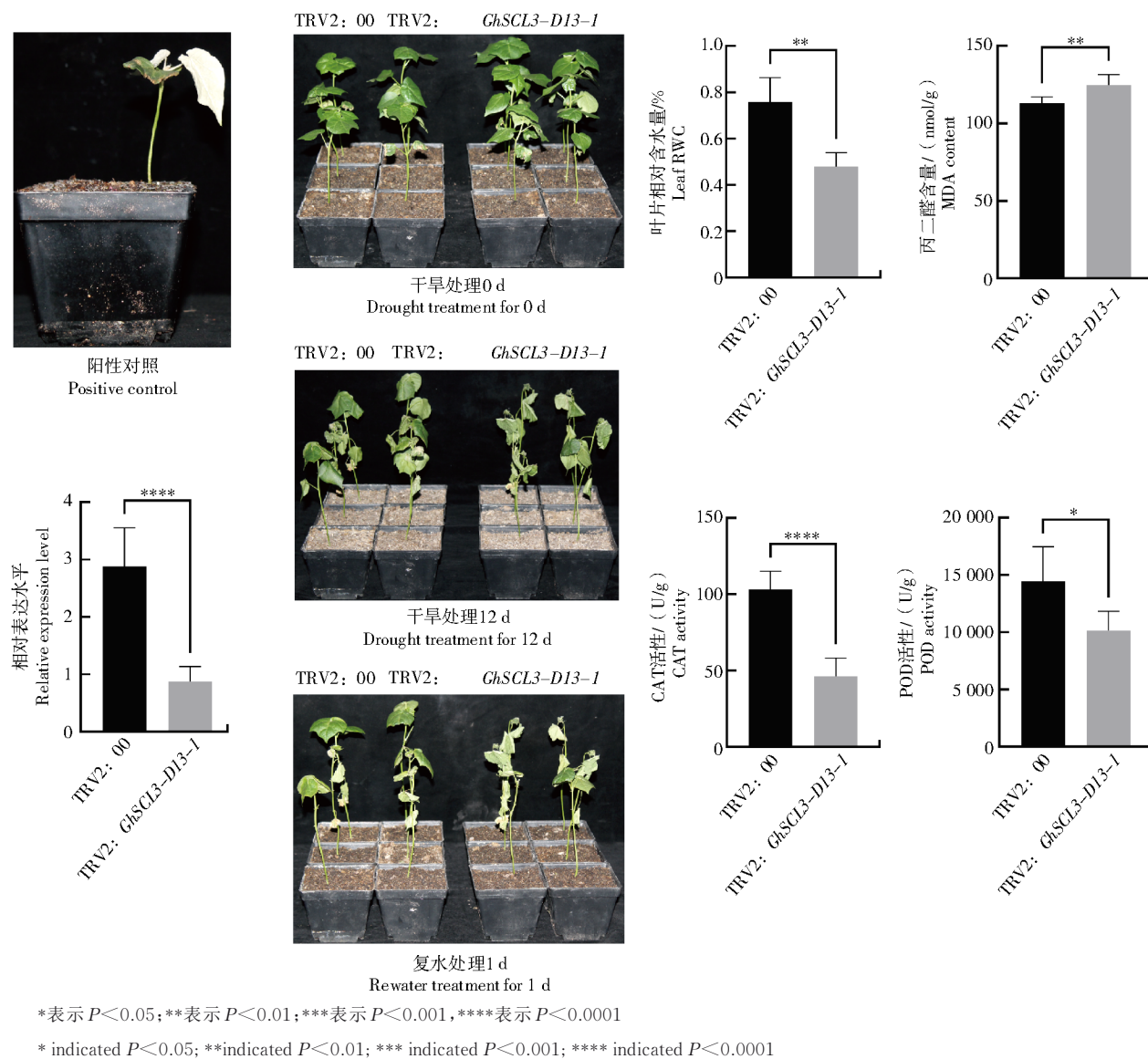


图 6 *GhSCL3-D13-1* 的沉默降低了棉花对干旱胁迫的耐受性

Fig.6 Silencing of *GhSCL3-D13-1* reduced cotton tolerance to drought stress

3 结论与讨论

GRAS 家族是一类植物特异性转录因子,在植物生长发育进程中扮演关键角色,具体包括茎尖分生组织发育与植物分蘖、小孢子发生、叶片夹角形成、植株高度、开花时间、果实成熟及种子萌

发、根和茎的径向模式建成等方面^[22,41-42]。同时 GRAS 成员在植物应答各类环境胁迫的过程中发挥着不可或缺的核心作用,它们不仅能快速感知干旱、盐渍、低温、重金属污染等非生物胁迫信号,还能响应病原菌侵染、昆虫取食等生物胁迫压力,通过精准调控下游抗逆相关基因的表达、参与胁

胁迫信号通路的传导与级联放大,以及协同其他转录因子形成调控网络,帮助植物启动防御应答、调整生理代谢模式,最终增强植物对复杂恶劣环境的适应能力与生存竞争力^[43-46]。虽然 GRAS 的功能已经在多种植物中被研究,但是对于棉花 GRAS 家族成员研究还十分匮乏。其中一项研究发现,在棉花基因组中共有 150 个 GRAS 基因家族成员,其可以分为包括 gSCR, DLT, OS19, LAS, SCL4/7, OS4, OS43, DELLA, PAT1, SHR, HAM, SCL3, LISCL 和 G-GRAS 的 14 个亚组^[14]。本研究重点关注了 GRAS 的亚家族 SCL3,在棉花基因组中共鉴定到 10 个 SCL3 亚家族成员,而前人的研究则是鉴定到 9 个 SCL3 亚家族成员,这可能是因为本研究使用了新版本的棉花基因组数据,使成员鉴定结果得到进一步完善。

GRAS 家族成员的功能具有保守性,在拟南芥、水稻、小麦、玉米、番茄、高粱、魔芋、凤梨等不同类群植物中,均已证实能够对干旱、盐渍、低温、高温胁迫等多种非生物胁迫作出积极响应^[13, 28, 47-49]。棉花的 GRAS 基因家族成员的表达水平同样在 PEG、盐、低温和高温处理条件下发生显著改变^[14]。本研究发现, GhSCL3 基因启动子中存在大量与干旱、ABA、低温、厌氧等非生物胁迫相关的顺式元件(如 MBS、ABRE),且这类元件在 SCL3 亚家族各基因中均有分布,呈现功能保守性;同时 5 个 SCL3 亚家族成员的表达受到干旱胁迫的显著诱导,进一步证实了 GRAS 家族是植物抵御非生物胁迫过程的重要参与者。

随着全球气候变暖加剧,干旱胁迫的发生频率显著增加,而该胁迫会严重抑制作物的生长发育进程,进而显著降低作物产量^[50-51]。通过鉴定植物的抗旱基因资源,并利用转基因或基因编辑技术创制抗旱新种质,将为提高作物的抗旱性奠定基础。目前已有多项研究证实,GRAS 家族成员在植物抗旱中发挥着重要的作用,例如玉米的 *ZmGRAS15* 是干旱应答正调控因子,过表达该基因可促进玉米根的伸长,同时提高了玉米对干旱胁迫的耐受性^[29]。水稻的 *OsGRAS23*、杨树的 *SCL7*、大豆的 *GmGRAS37*、番茄的 *SlGRAS7* 和海滨木槿的 *HhGRAS14* 均是植物应答干旱的正调控因子^[31, 52-55]。下调 *SlGRAS10* 的表达促进了花青素的积累并增强了土豆对干旱和盐胁迫的耐受

性,表明该基因是植物干旱应答的负调控因子^[56]。*OsGRAS2* 通过降低 *OsHKT1;5* 的表达,负调控水稻的盐胁迫应答^[57]。这说明 GRAS 基因家族成员的功能在不同物种是多样的,因此,需要在不同的物种去研究其功能,以进一步完善 GRAS 基因家族成员的功能信息。同时 SCL3 是 GRAS 的一个重要亚族,但是目前关于该亚族成员在植物非生物响应中的相关研究还相对较少。其中的 1 项研究发现, *SmGRAS5* 基因的过表达增强了丹参对干旱和盐胁迫的耐受性^[36]。本研究发现, SCL3 亚家族成员 *GhSCL3-D13-1* 的表达受到干旱胁迫最为显著的诱导,在 PEG 和 ABA 处理条件下该基因的表达也发生了显著上调,这暗示该基因可能在棉花的干旱抵御过程中发挥重要作用。进一步分析发现, *GhSCL3-D13-1* 启动子中存在干旱胁迫响应元件 MBS,推测其与干旱胁迫响应密切相关,这与前人研究中 SCL3 亚家族 *BvGRAS-6* 启动子含干旱胁迫响应元件且盐胁迫下表达显著上调的结果一致^[35]。此外,通过病毒诱导的基因沉默技术抑制 *GhSCL3-D13-1* 表达后,干旱处理条件下沉默植株生长状态显著弱于对照植株,表明该基因表达受抑会弱化棉花抗旱能力。该结果还进一步提示, SCL3 亚家族成员在植物应答非生物胁迫的过程中同样发挥重要作用,同时也证实了 GRAS 转录因子是植物抵御环境胁迫的关键调控因子。

干旱胁迫可导致棉花细胞膜损伤,严重时甚至引发细胞死亡^[37]。在此过程中,MDA 作为细胞膜中不饱和脂肪酸发生脂质过氧化反应的关键终产物之一,其含量变化可直观反映植物细胞膜氧化损伤的程度,因此被广泛用作评估植物氧化损伤水平的标志物^[58-59]。本研究发现,在抑制 *GhSCL3-D13-1* 表达的棉花植株中 MDA 含量显著高于对照组植株,说明沉默该基因加剧了干旱胁迫下棉花细胞的损伤程度,进一步证实了该基因在棉花干旱应答中的作用。之前的研究表明,干旱会造成棉花叶片失水、萎蔫^[60],RWC 可作为缺水期间植物水分状况的直接指标^[61]。本研究发现,抑制 *GhSCL3-D13-1* 表达的棉花植株中 RWC 显著低于对照组植株,说明降低该基因的表达弱化了棉花的保水能力。此前的研究发现,干旱胁迫会导致棉花中 ROS 的过度积累,从而影响氧化还原稳态并导致氧化应激,造成植物光合作用效率下降、

细胞受到严重损伤^[62]。植物已经进化出通过采用抗氧化过程来抵消 ROS 过度产生和积累的机制,包括酶促抗氧化剂(如 SOD、POD 和 CAT 等)和非酶促抗氧化剂(类胡萝卜素、非蛋白质氨基酸和酚类化合物等)^[63-64]。本研究发现,沉默 *GhSCL3-D13-1* 的棉花植株 CAT 和 POD 这 2 种关键抗氧化酶活性显著低于对照组,说明沉默该基因降低了棉花植株的过氧化物清除能力,这可能导致棉花植株积累更多的 ROS,因此,使其抗旱能力显著下降。本研究证实,AtSCL3 的同源基因 *GhSCL3-D13-1* 可响应干旱胁迫,结合前人研究中 AtSCL3 同源基因 *BvGRAS-6*、*SmGRAS5* 分别作为植物盐胁迫、盐与干旱胁迫正调控因子的结果,进一步验证了 SCL3 亚家族在植物抵御非生物胁迫过程中发挥的保守且重要的作用^[35-36]。

本研究通过对棉花 SCL3 亚家族成员进行鉴定与系统分析,并结合转录组数据及 qPCR 技术,筛选鉴定出 1 个参与棉花干旱胁迫响应的 SCL3 家族基因,命名为 *GhSCL3-D13-1*。进一步的功能研究表明,*GhSCL3-D13-1* 通过调控棉花体内水分维持、氧化损伤修复及抗氧化酶系统,协同增强植株抗旱性。该结果不仅为解析棉花 SCL3 亚家族的胁迫响应功能提供了全新的分子证据,也为后续转基因抗逆材料的创制奠定了理论基础。

参考文献:

- [1] PENG W Y, ZHANG Y, XIE H J, et al. Research progress on the synergistic regulation of MYB transcription factor-mediated developmental plasticity and stress responses in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 16: 1668800.
- [2] SONG S, ZHANG N N, FAN X W, et al. bHLH transcription factors in cereal crops: diverse functions in regulating growth, development and stress responses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, 26(20): 9915.
- [3] WU H, HOU X L, ZHANG C Y. Nuclear factor-Y transcription factors in crops: biological roles, regulation, and breeding applications[J]. *Plant Communications*, 2025, 6(11): 101530.
- [4] 闫庚洋, 高文, 李航, 等. 牡丹 R2R3-MYB 基因家族鉴定及花色形成相关基因筛选[J]. *河南农业科学*, 2025, 54(12): 121-137.
YANG Y, GAO W, LI H, et al. Genome-wide identification of R2R3-MYB gene family and screening of genes related to flower color formation in *Paeonia suffruticosa*[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2025, 54(12): 121-137.
- [5] WENG Y H, CHEN X Y, HAO Z D, et al. Genome-wide analysis of the GRAS gene family in *Liriodendron chinense* reveals the putative function in abiotic stress and plant development[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1211853.
- [6] CHANG J R, FAN D J, LAN S X, et al. Genome-wide identification, expression and stress analysis of the GRAS gene family in *Phoebe bournei*[J]. *Plants*, 2023, 12(10): 2048.
- [7] HOU S J, ZHANG Q Q, CHEN J, et al. Genome-wide identification and analysis of the GRAS transcription factor gene family in *Theobroma cacao*[J]. *Genes*, 2023, 14(1): 57.
- [8] YAO K Y, CUI S H, ZHANG S B, et al. Genome-wide identification, evolution and expression analysis of GRAS transcription factor gene family under viral stress in *Nicotiana benthamiana*[J]. *Plants*, 2025, 14(15): 2295.
- [9] DUTTA M, SAHA A, MOIN M, et al. Genome-wide identification, transcript profiling and bioinformatic analyses of GRAS transcription factor genes in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 777285.
- [10] SHE M, ZHENG D Y, ZHANG S P, et al. Functional analysis of maize GRAS transcription factor gene ZmGRAS72 in response to drought and salt stresses[J]. *Agriculture Communications*, 2024, 2(3): 100054.
- [11] ZHAO Y, YIN C X, XING R X, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the HvGATA gene family under abiotic stresses in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *BMC Genomics*, 2025, 26(1): 637.
- [12] TIAN C G, WAN P, SUN S H, et al. Genome-wide analysis of the GRAS gene family in rice and *Arabidopsis*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 54(4): 519-532.
- [13] SHI H L, YANG M, LIU Z S, et al. Genome-wide characterization of GRAS gene family and their expression profiles under diverse biotic and abiotic stresses in *Amorphophallus konjac*[J]. *BMC Genomics*, 2025, 26(1): 643.
- [14] ZHANG B, LIU J, YANG Z E, et al. Genome-wide analysis of GRAS transcription factor gene family in *Gossypium hirsutum* L.[J]. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 348.
- [15] TO V T, SHI Q, ZHANG Y Y, et al. Genome-wide analysis of the GRAS gene family in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Genes*, 2020, 11(5): 553.
- [16] DI LAURENZIO L, WYsocka-DILLER J, MALAMY J E, et al. The SCARECROW gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the *Arabidopsis* root[J]. *Cell*, 1996, 86(3): 423-433.
- [17] WASEEM M, NKURIKIYIMFURA O, NIYITANGA S, et al. GRAS transcription factors emerging regulator in plants growth, development, and multiple stresses[J]. *Molecular Biology Reports*, 2022, 49(10): 9673-9685.
- [18] KHAN Y, XIONG Z, ZHANG H, et al. Expression and roles of GRAS gene family in plant growth, signal transduction, biotic and abiotic stress resistance and symbiosis formation-a review[J]. *Plant Biology*, 2022, 24(3): 404-416.
- [19] MA F, FU J, YANG T, et al. Systematic analysis of the GRAS family genes in *Arabidopsis thaliana* reveals a role for SCL14 in primary root growth and redox homeostasis[J]. *The Plant Journal*, 2025, 124(2): e70534.
- [20] CHEN L, QIN Y, FAN S X. Genome-wide identification and characterization of the GRAS gene family in lettuce revealed

- that silencing LsGRAS13 delayed bolting[J]. *Plants*, 2024, 13 (10):1360.
- [21] JAISWAL V, KAKKAR M, KUMARI P, et al. Multifaceted roles of GRAS transcription factors in growth and stress responses in plants[J]. *iScience*, 2022, 25(9):105026.
- [22] WANG J D, LIU Q Q, LI Q F. DELLA family proteins function beyond the GA pathway[J]. *Trends in Plant Science*, 2025, 30(4):352-355.
- [23] CHAI Z, FANG J L, HUANG C L, et al. A novel transcription factor, ScAIL1, modulates plant defense responses by targeting DELLA and regulating gibberellin and jasmonic acid signaling in sugarcane[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(19):6727-6743.
- [24] FERNANDES T, GONÇALVES N M, MATIOLLI C C, et al. SUMOylation of rice DELLA SLR1 modulates transcriptional responses and improves yield under salt stress[J]. *Planta*, 2024, 260(6):136.
- [25] RICH M K, COURT Y P E, ROUX C, et al. Role of the GRAS transcription factor ATA/RAM1 in the transcriptional reprogramming of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* [J]. *BMC Genomics*, 2017, 18(1):589.
- [26] GAO M J, PARKIN I, LYDIATE D, et al. An auxin-responsive SCARECROW-like transcriptional activator interacts with histone deacetylase[J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 55(3):417-431.
- [27] CHEN C, LU L L, MA S Y, et al. Analysis of PAT1 subfamily members in the GRAS family of upland cotton and functional characterization of GhSCL13-2A in *Verticillium dahliae* resistance[J]. *Plant Cell Reports*, 2023, 42(3):487-504.
- [28] CAO X, DING L P, LIANG J H, et al. LzSCL9, a Novel GRAS Transcription Factor in Lanzhou Lily (*Lilium davidii* Var. *unicolor*), participates in regulation of trichokonins-primed heat stress tolerance[J]. *Plants*, 2024, 13(16):2330.
- [29] WANG D M, LIU X Y, HE G H, et al. GWAS and transcriptome analyses unravel ZmGRAS15 regulates drought tolerance and root elongation in maize[J]. *BMC Genomics*, 2025, 26(1):246.
- [30] ZHANG S, LI X W, FAN S D, et al. Overexpression of HcSCL13, a *Halostachys caspica* GRAS transcription factor, enhances plant growth and salt stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 151:243-254.
- [31] WANG T T, YU T F, FU J D, et al. Genome-wide analysis of the GRAS gene family and functional identification of GmGRAS37 in drought and salt tolerance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:604690.
- [32] YANG M G, YANG Q Y, FU T D, et al. Overexpression of the *Brassica napus* BnLAS gene in *Arabidopsis* affects plant development and increases drought tolerance[J]. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(3):373-388.
- [33] YANG C Q, MARILLONNET S, TISSIER A. The scarecrow-like transcription factor SISCL3 regulates volatile terpene biosynthesis and glandular trichome size in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. *The Plant Journal*, 2021, 107(4):1102-1118.
- [34] WANG Y H, WANG P, DI P, et al. Genome-wide identification of the GRAS gene family and evidence for the involvement of PgGRAS48 in main root development in *Panax ginseng*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 16:1603268.
- [35] HAO X L, GONG Y Y, CHEN S X, et al. Genome-wide identification of GRAS transcription factors and their functional analysis in salt stress response in sugar beet[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(13):7132.
- [36] LI W R, YU J C, WANG R H, et al. Overexpression of SmGRAS5 enhances tolerance to abiotic stresses in *Salvia miltiorrhiza*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2025, 221:109669.
- [37] LIU J J, LIU J N, WANG H, et al. Genome wide identification of GDSL gene family explores a novel *GhirGDSL26* gene enhancing drought stress tolerance in cotton[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1):14.
- [38] SAIMI G, WANG Z Y, LIUSUI Y, et al. The functions of an NAC transcription factor, GhNAC2-A06, in cotton response to drought stress[J]. *Plants*, 2023, 12(21):3755.
- [39] ZHOU H P, CHEN J B, DING X W, et al. Future climate change will strengthen cotton production but have substantial environmental costs: a focus on Xinjiang by APSIM modelling [J]. *Journal of Cleaner Production*, 2025, 491:144803.
- [40] LI N H, LI J, XIE J M, et al. *Glycine* betaine and plant abiotic stresses: unravelling physiological and molecular responses[J]. *Plant Science*, 2025, 355:112479.
- [41] HO-PLÁGARO T, GARCÍA-GARRIDO J M. Multifarious and interactive roles of GRAS transcription factors during arbuscular mycorrhiza development[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:836213.
- [42] CAO J S, SANG X L, LIU L Q, et al. Exploration of the GRAS family in *Dimocarpus longan*: identification, characterization, expression analysis and *DIGRAS24* role in flowering time[J]. *BMC Plant Biology*, 2025, 25(1):1389.
- [43] NEVES C, RIBEIRO B, AMARO R, et al. Network of GRAS transcription factors in plant development, fruit ripening and stress responses[J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(12):uhad220.
- [44] GUAN Y Y, WANG K G, ZHAO J J, et al. Genome-wide identification of *TaeGRASs* responsive to biotic stresses and functional analysis of *TaeSCL6* in wheat resistance to powdery mildew[J]. *BMC Genomics*, 2024, 25(1):1149.
- [45] TANABE S, ONODERA H, HARA N, et al. The elicitor-responsive gene for a GRAS family protein, *CIGR2* suppresses cell death in rice inoculated with rice blast fungus via activation of a heat shock transcription factor, *OsHsf23*[J]. *BioScience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2016, 80(1):145-151.
- [46] WANG Z M, WONG D C J, WANG Y, et al. GRAS-domain transcription factor PAT1 regulates jasmonic acid biosynthesis in grape cold stress response[J]. *Plant Physiology*, 2021, 186(3):1660-1678.
- [47] LIN J T, WU J H, ZHANG D, et al. The GRAS gene family

- and its roles in pineapple (*Ananas comosus* L.) developmental regulation and cold tolerance[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1):1204.
- [48] NIU Y L, ZHAO T T, XU X Y, et al. Genome-wide identification and characterization of GRAS transcription factors in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. PeerJ, 2017, 5:e3955.
- [49] FAN Y, YAN J, LAI D L, et al. Genome-wide identification, expression analysis, and functional study of the GRAS transcription factor family and its response to abiotic stress in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] [J]. BMC Genomics, 2021, 22(1):509.
- [50] GEBRECHORKOS S H, SHEFFIELD J, VICENTE-SERRANO S M, et al. Warming accelerates global drought severity[J]. Nature, 2025, 642:628-635.
- [51] VICENTE-SERRANO S M, JUEZ C, POTOPOVÁ V, et al. Drought risk in Moldova under global warming and possible crop adaptation strategies[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 2024, 1538(1):144-161.
- [52] XU K, CHEN S J, LI T F, et al. OsGRAS23, a rice GRAS transcription factor gene, is involved in drought stress response through regulating expression of stress-responsive genes[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15(1):141.
- [53] MA H S, LIANG D, SHUAI P, et al. The salt- and drought-inducible poplar GRAS protein SCL7 confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(14):4011-4019.
- [54] NI L J, WANG Z Q, LIU X D, et al. Genome-wide study of the GRAS gene family in *Hibiscus hamabo* Sieb. et Zucc and analysis of *HhGRAS14*-induced drought and salt stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. Plant Science, 2022, 319:111260.
- [55] HABIB S, WASEEM M, LI N, et al. Overexpression of *SlGRAS7* affects multiple behaviors leading to confer abiotic stresses tolerance and impacts gibberellin and auxin signaling in tomato [J]. International Journal of Genomics, 2019, 2019:4051981.
- [56] HABIB S, LWIN Y Y, LI N. Down-regulation of *SlGRAS10* in tomato confers abiotic stress tolerance [J]. Genes, 2021, 12(5):623.
- [57] MA A, WANG T J, WANG H R, et al. The GRAS transcription factor OsGRAS2 negatively impacts salt tolerance in rice [J]. Plant Cell Reports, 2024, 44(1):17.
- [58] YAO P F, ZHANG C L, BI Z Z, et al. Overexpression of potato PYL16 gene in tobacco enhances the transgenic plant tolerance to drought stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(16):8644.
- [59] SONG J W, XIN L, GAO F K, et al. Effects of foliar selenium application on oxidative damage and photosynthetic properties of greenhouse tomato under drought stress [J]. Plants, 2024, 13(2):302.
- [60] KLOTZ M, SCHALLER J, KNAUFT A M, et al. Effects of leaf silicon on drought performance of tropical tree seedlings [J]. Biology Letters, 2024, 20(3):20230451.
- [61] ASLAM S, HUSSAIN S B, BABER M, et al. Estimation of drought tolerance indices in upland cotton under water deficit conditions [J]. Agronomy, 2023, 13(4):984.
- [62] THIRUMALA KUMAR V P, DEVKAR V, MEHTEROV N, et al. NAC transcription factor JUNGBRUNNEN1 enhances drought tolerance in tomato [J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(2):354-366.
- [63] 夏瑾华, 刘佳凝. 外源甜菜碱对干旱胁迫下金花菜种子萌发和实生苗生长发育的缓解效应 [J]. 山西农业科学, 2025, 53(5):101-111.
- XIA J H, LIU J N. Alleviating effect of exogenous betaine on seed germination and seedling growth of *Medicago polymorpha* under drought stress [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(5):101-111.
- [64] LU X P, WU Q, NIE K Y, et al. Exogenous phthalanilic acid induces resistance to drought stress in pepper seedlings (*Capsicum annuum* L.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1156276.