



陆地棉响应干旱胁迫的扩展蛋白基因 *GhEXLB1* 功能分析

钱多,古杰燕,柯丽萍,赵艳艳

(浙江理工大学生命科学与医药学院,杭州 310018)

摘要: 中国棉花主产区为新疆,该地区夏季晴热少雨导致的干旱严重影响棉花纤维的产量和品质,挖掘陆地棉响应干旱的功能基因对培育棉花抗旱品种、保障棉花增产稳产具有重要作用。分析陆地棉干旱胁迫转录组数据,获得陆地棉干旱胁迫响应基因 *GhEXLB1*,并测定该基因响应干旱胁迫的表达模式;采用病毒诱导的基因沉默技术下调 *GhEXLB1* 表达量,并分析 *GhEXLB1* 沉默棉花的干旱胁迫相关的生理生化指标。结果表明:在陆地棉 *Expansin* 基因家族中,51个基因在干旱处理后表达差异显著,其中42个上调表达,9个下调表达。*GhEXLB1* 响应干旱胁迫明显,表达水平相较于干旱处理前变化最大,干旱处理6 h后该基因表达量较处理前升高了9.5倍;*GhEXLB1* 下调表达植株对干旱胁迫的耐受性显著低于对照植株,成活率约为45%;干旱胁迫下 *GhEXLB1* 沉默植株中活性氧清除系统相关酶活性显著改变,与对照相比,*GhEXLB1* 下调表达棉花丙二醛含量显著上升、过氧化氢酶活性显著上升、过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性显著降低。该结果为进一步挖掘棉花响应干旱胁迫功能基因和培育耐旱新品种提供了新的理论依据。

关键词: 陆地棉;表达模式;*GhEXLB1*;下调表达;干旱胁迫

中图分类号: S330.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-3851(2025)03-0263-07

引文格式: 钱多,古杰燕,柯丽萍,等. 陆地棉响应干旱胁迫的扩展蛋白基因 *GhEXLB1* 功能分析[J]. 浙江理工大学学报(自然科学),2025,53(2):263-269.

Reference Format: QIAN Duo, GU Jieyan, KE Liping, et al. Functional analysis of expansin gene *GhEXLB1* in response to drought stress in *Gossypium hirsutum*[J]. Journal of Zhejiang Sci-Tech University, 2025, 53(2): 263-269.

Functional analysis of expansin gene *GhEXLB1* in response to drought stress in *Gossypium hirsutum*

QIAN Duo, GU Jieyan, KE Liping, ZHAO Yanyan

(College of Life Sciences and Medicine, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou 310018, China)

Abstract: Xinjiang is the primary cotton-producing region in China. Drought caused by hot and sunny summers with little rainfall in the region severely affects the yield and quality of cotton fibers. Mining the functional genes of *Gossypium hirsutum* in response to drought plays an important role in cultivating drought-resistant cotton varieties and ensuring cotton yield and stability. By analyzing the RNA-Seq data of *Gossypium hirsutum* under drought treatment, the drought stress response gene *GhEXLB1* was obtained, and the expression pattern of the gene in response to drought stress was determined. Virus-induced gene silencing was used to down-regulate *GhEXLB1* expression and drought stress-related physiological and biochemical indices in *GhEXLB1*-silenced cotton were analyzed. The result showed that 51 genes in the *expansin* gene family of *Gossypium hirsutum* were significantly differentially expressed after the drought treatment, 42 differentially expressed genes (DEGs) were up-regulated, and nine DEGs were down-regulated. Among them, *GhEXLB1* responded significantly to drought stress, with the greatest change in expression level compared with that before drought treatment, and the expression of

收稿日期: 2024-06-14 网络出版日期: 2024-09-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(32101683)

作者简介: 钱多(2000—),女,黑龙江鸡西人,硕士研究生,主要从事植物逆境方面的研究。

通信作者: 赵艳艳, E-mail: zhaoyanyanhao@163.com

this gene increased by 9.5-fold after 6 h of drought treatment compared with that before the treatment; the drought tolerance of *GhEXLB1*-silenced plants was significantly reduced than that of control plants, with a survival rate of about 45%. Reactive oxygen scavenging system-related enzyme activities were significantly altered in *GhEXLB1*-silenced plants under drought stress, with a significant increase in malondialdehyde content, a significant increase in catalase activity, and significant reductions in peroxidase and superoxide dismutase activities in *GhEXLB1*-silenced cotton as compared to the control. This study provides a new theoretical basis for further research on the identification of drought stress related genes and the breeding of drought-tolerant cotton varieties.

Key words: *Gossypium hirsutum*; expression pattern; *GhEXLB1*; down-regulated expression; drought stress

0 引言

棉花(*Gossypium* spp)是中国重要的经济农作物之一,也是棉纤维纺织工业的主要原料,在医药、化工与国防等方面具有重要的价值。新疆棉区是中国棉花的主产区,棉花产量占全国总产量的90%以上^[1]。新疆棉区光照充沛、多晴少雨、夏季温差大等气候特点适合棉花生长,但是气候干燥和降雨量低,棉花易遭受干旱胁迫,影响其产量和纤维品质。为了提高棉花的产量和水分利用率,培育棉花抗旱品种已成为解决新疆棉花生产面临干旱等逆境问题的重要手段之一。因此,亟需挖掘陆地棉抗旱的关键基因,分析棉花干旱胁迫的调控机制,从而为培育适合新疆棉区栽培的耐旱棉花品种提供理论依据。

棉花基因组序列测定的完成和精确组装加快了棉花功能基因的挖掘和鉴定。目前,棉花中已经发现了多个响应干旱胁迫的基因,如:丝裂原活化蛋白激酶信号通路中的 *GhWRKY59* 与 *GhMKK3*^[2-5] 与转录因子 *GhCIPK6*、*GbMYB5* 和 *GhNAC79* 等^[6-7]。扩展蛋白(Expansin, EXP)是细胞壁的重要组成部分,在植物的生长发育及逆境胁迫应答等方面均发挥着重要作用^[8-9]。不同亚家族的 EXP 成员氨基酸序列同源性仅为 20%~40%,但均具有保守的结构域以及保守的半胱氨酸和色氨酸^[10]。根据氨基酸序列相似性,EXP 蛋白分为 4 个亚家族: α -Expansin (EXPA)、 β -Expansin (EXPB)、Expansin-like A (EXLA)和 Expansin-like B(EXLB)^[11]。EXP 蛋白已被报道参与植物生长发育的多个过程,如叶片大小调控、根系发育、果实软化、纤维发育与开花器官发育等^[12-13]。Jin 等^[14]发现干旱胁迫能够诱导 EXP 蛋白积累,该蛋白在干旱等非生物胁迫的响应方面具有重要的作用。

陆地棉(*G. hirsutum* L.)是中国棉花主栽品

种,产量约占棉花总产量的90%以上。陆地棉生长期较长,在生长过程中易受干旱胁迫的影响,导致棉花产量下降、纤维品质降低,进而导致棉花减产减收^[15-16]。陆地棉是纤维作物和多倍体作物,基因组庞大,功能基因的鉴定与分析较为困难^[17]。陆地棉基因组中含有较大的 EXP 基因家族,该家族共有 72 个 EXP 基因,46 个 EXPA 基因、8 个 EXPB 基因、6 个 EXLA 基因和 12 个 EXLB 基因^[18]。EXP 蛋白在植物的脱水和复水过程中起着细胞壁重塑的作用,提高叶片细胞壁的扩展能力^[19-20],参与植物生长发育和抗逆反应,如干旱、耐盐碱和高温等的响应,但是该基因家族在棉花响应干旱胁迫中的研究较少。

本文通过基因组学和荧光定量 PCR 方法,获得受干旱胁迫显著诱导表达的基因 *GhEXLB1*;采用病毒诱导基因沉默技术下调表达棉花中 *GhEXLB1* 基因,并比较 *GhEXLB1* 下调表达植株和对照植株对于干旱胁迫的耐受性及干旱胁迫后抗氧化指标变化,为进一步分析棉花 *GhEXLB1* 应答干旱胁迫的分子作用机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试剂

通用型植物 RNA 柱式提取试剂盒 RC411、反转录试剂盒 PrimeScriptTM 1st Strand Synthesis Kit、荧光定量试剂盒 ChamQ SYBR qPCR Master Mix Q331 和 DNA 回收试剂盒均购于南京诺唯赞生物科技股份有限公司,PEG6000 购于生工生物工程有限公司,Ex Taq[®] DNA Polymerase、*Xba* I、*Bam* H I 和质粒试剂盒购于 TaKaRa 生物技术有限公司。

1.2 方法

1.2.1 陆地棉 Expansin 家族成员及进行响应干旱胁迫的表达基因的获取

从棉花基因组数据库(<http://www.cottongen>).

org/)中下载陆地棉(NBI_genome_v1.1)的全基因组数据。利用 HMMER 软件分析确定陆地棉 EXP 基因家族成员,并从 National center for biotechnology information (NCBI)的 SRA 数据库(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/>)中下载模拟干旱处理的陆地棉转录组数据,利用 DEseq2 软件进行差异表达生物信息学分析,获得响应干旱胁迫下的差异表达基因。

1.2.2 棉花种植及干旱胁迫处理

陆地棉 Coker312(C312)种植在浙江理工大学下沙校区棉花试验地。待棉花种子的 2 片子叶长出后,将幼苗转移到霍格兰营养液中培养,直至幼苗长出 3 片真叶,其间约 4 d 换一次营养液。采用质量体积分数为 10% 的 PEG6000 溶液对幼苗进行培养,并设置不加 PEG6000 水培对照,在 10% PEG 溶液中培养 0、3 h 和 6 h 的棉花幼苗和对照组幼苗,采集幼苗的根、茎和叶,每个培养时间点取样至少 3 个生物学重复。

1.2.3 总 RNA 的提取、cDNA 合成和荧光定量 PCR

取 0、3 h 和 6 h 干旱处理的样品 0.1 g,液氮研磨成粉末后装入 2 mL 离心管中,采用 RNApure Pure 植物总 RNA 提取试剂盒提取 RNA。使用 PrimeScript™ 1st Strand Synthesis Kit 反转录试剂盒对 RNA 进行反转录,反转录的 cDNA 稀释 20 倍作为模板进行荧光定量 PCR。荧光定量 PCR 使用 Vazyme 公司的 ChamQ SYBR qPCR Master Mix Q331 试剂盒,反应体系和反应参数详见说明书。基因 *GhEXLB1* 的相对表达量采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 方法计算获得,具体方法参考文献[21]。荧光定量 PCR 引物如下:荧光定量 PCR 引物 GhEXLB1F/GhEXLB1-R: GCAACTGTTTCACTCATTAC/CATTGCGGTAGAGGTCAGAT,内参基因 *GhHis3* 检测引物 GhHis3F/GhHis3R CAAGACTGATTTGCGTTTCC/GCGCAAAGGTTGGTGTCTTC。

1.2.4 *GhEXLB1* 基因沉默载体的构建与农杆菌浸润接种

以 1.2.3 中的棉花 cDNA 为模板,通过引物对 TRV2-EXLB1F/TRV2-EXLB1R GGtctagaCAAC TGTTTCACTCATTAC/CCggatccGCAATAGTTGCTGTTGGTGC 进行 PCR 扩增,目的产物琼脂糖电泳、割胶回收,并通过 *Xba* I 和 *Bam* H I 克隆到质粒 pTRV2::00 中,获得载体 pTRV2::*GhEXLB1*。pTRV2::*GhEXLB1* 载体的农杆菌转化方法参考文献[21]。分别活化含质粒 pTRV2::00、

pTRV2::*PDS*、pTRV2::*GhEXLB1* 以及 pTRV::192 的甘油菌,并扩大培养至菌液浓度 OD₆₀₀ 为 1.8。菌液分别离心后收集,用浸润接种缓冲液(10 mmol/L MgCl₂、200 μmol/L 乙酰丁香酮、10 mmol/MES)对菌体进行重悬并将 OD 值调至 1.0,于 25 °C 恒温培养箱黑暗静置 3~4 h。分别将 TRV2::00、TRV2::*PDS* 和 TRV2::*GhEXLB1* 农杆菌液分别与 TRV1::192 菌液等体积混和,采用无针头 1 mL 注射器浸润接种棉花子叶。农杆菌接种棉花置于黑暗环境中避光处理 1 d,避光结束后将棉花在棉花培养室中正常培养。

1.2.5 植株响应干旱胁迫测定

选取 *GhEXLB1* 基因表达量明显降低的植株 9 株和对照植株,待 2 组植株长到两叶一心期的时候,先浇足量的水进行水饱和后,再进行自然干旱处理,干旱处理 20 d,每天观察沉默植株和对照植株叶片萎蔫情况。

1.2.6 干旱胁迫相关生理指标的测定

过氧化氢酶、超氧化物歧化酶、过氧化物酶和丙二醛含量的具体测量方法参照文献[21],具体如下:分别称取干旱处理前和自然干旱处理 15 d 的 *GhEXLB1* 下调表达植株和对照植株的叶片 0.5 g,加入 5 mL 预冷的 PBS 缓冲液研磨至匀浆后,转入 15 mL 离心管,3000 r/min 离心 10 min,吸取上清液转移至新的离心管获得粗酶提取液,用于丙二醛含量以及过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧化物歧化酶的活性测定。

2 结果与分析

2.1 陆地棉响应干旱胁迫的 EXP 基因的分析

利用 PEG6000 模拟干旱胁迫,对陆地棉进行干旱胁迫处理的转录组分析,筛选出逆境响应相关 *GhEXP* 基因。再使用 ComplexHeatmap 对 *GhEXP* 基因响应干旱胁迫的表达变化进行可视化分析,结果如图 1 所示。由图 1 可知:与干旱处理前相比 *GhEXP* 家族中有 51 个基因在 PEG 处理后表达差异显著,其中 42 个差异表达基因(Differentially expressed gene, DEG)呈现上调表达,9 个为下调表达;差异表达的 *GhEXP* 基因,可归属 EXLA 亚家族(7.83%)、EXLB 亚家族(9.8%)、EXPA 亚家族(72.54%)和 EXPB 亚家族(9.8%)。

2.2 陆地棉 *Expansins* 基因响应干旱胁迫的表达分析

通过荧光定量 PCR 分析棉花中 EXP 基因 Gh

_A05G1576、Gh_A08G1444、Gh_D01G2169 和 Gh_D08G1739 在不同时间干旱处理的相对表达量,结果如图 2 所示。图 2 显示:干旱处理 3 h 和 6 h,4 个基因表达水平极显著上升,Gh_A05G1576 基因分别是干旱前的 1.7 倍和 3.6 倍;Gh_A08G1444 基因分别是干旱前 4.2 倍和 9.5 倍;Gh_D01G2169 基因分别是干旱前的 1.2 倍和 2.8 倍;Gh_D08G1739 基因分别是干旱前的 2.3 倍和 3.8

倍,这 4 个 *EXP* 基因受干旱胁迫呈现极显著上调,表明其响应干旱胁迫,可能参与棉花植株干旱胁迫反应。Gh_A08G1444 基因在干旱胁迫前后表达水平变化非常显著,因此本文选择 Gh_A08G1444 基因进一步开展响应干旱胁迫的功能分析。Gh_A08G1444 氨基酸序列和拟南芥 AtEXLB1(At4G17030)氨基酸序列相似性最高,故命名为 GhEXLB1。

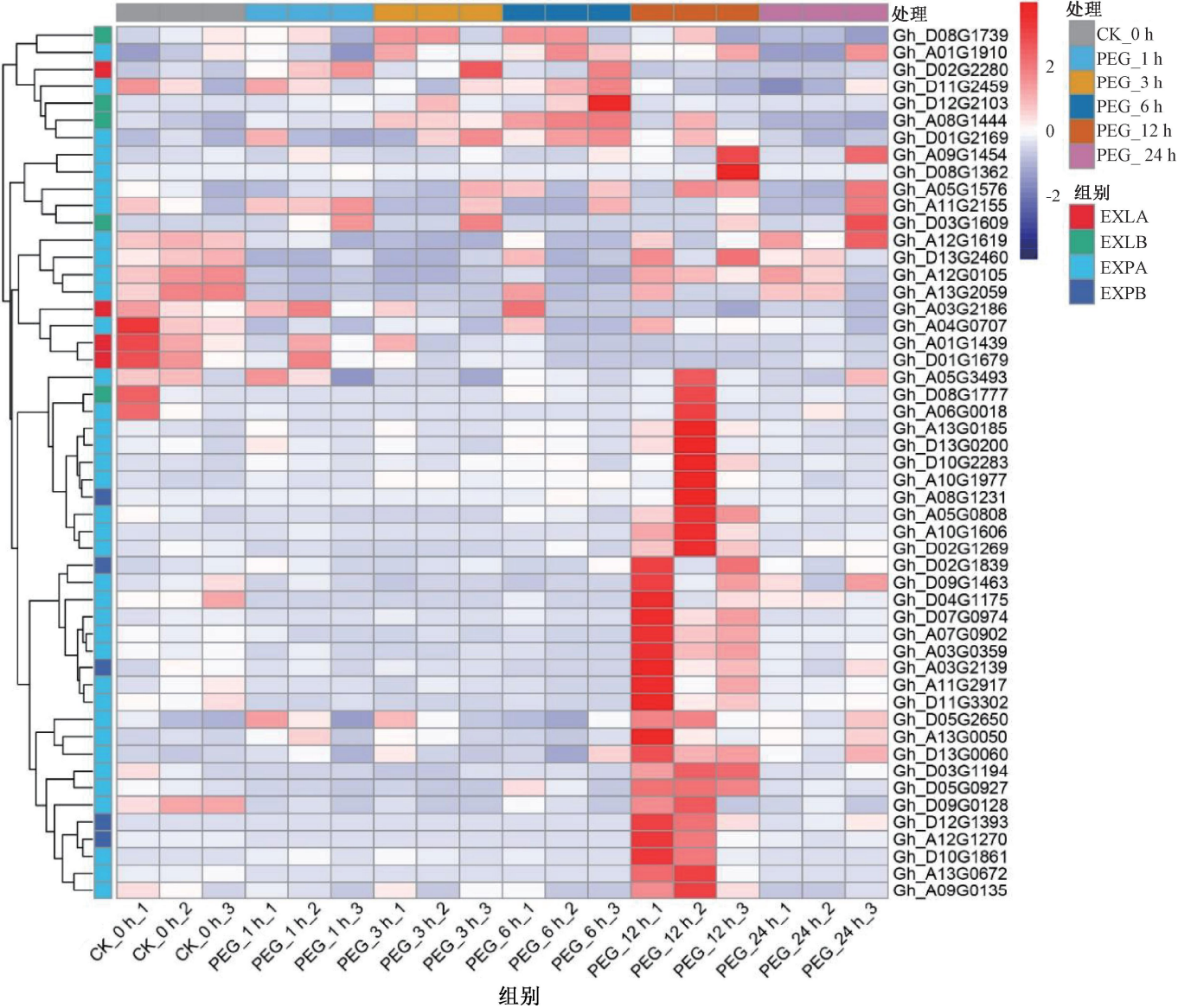


图 1 陆地棉响应干旱胁迫的 *Expansin* 基因鉴定和表达图谱

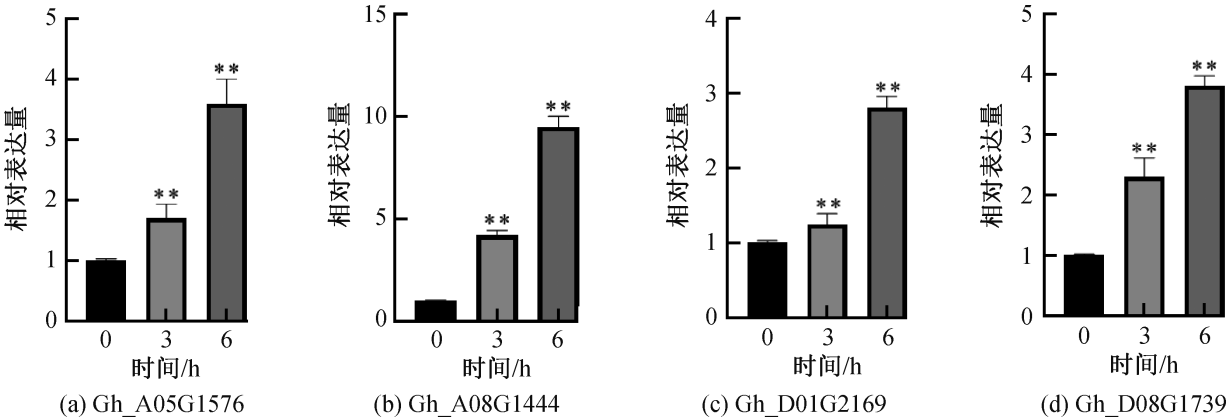


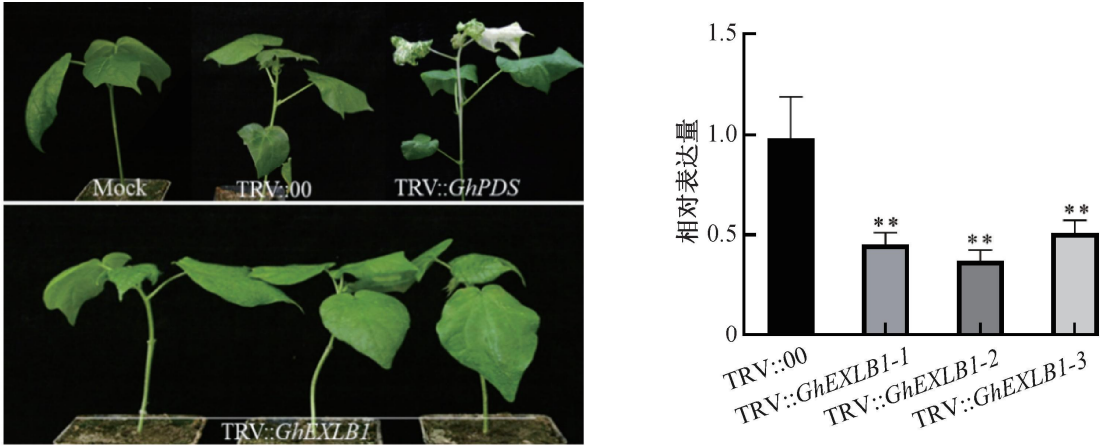
图 2 干旱胁迫后陆地棉中 *Expansins* 基因表达水平图

注:**表示 $P < 0.01$ 。

2.3 通过病毒诱导的基因沉默方法降低棉花中 *GhEXBL1* 表达量

通过病毒诱导的基因沉默技术在棉花中下调表达棉花中的 *GhEXBL1*,同时以沉默叶绿素合成相关基因 *GhPDS* 作为正对照以确定沉默体的效率和进程,结果如图 3 所示。由图 3(a)可知:农杆菌浸润接种 7 d, Mock 接种棉花和对照接种植株 (TRV::00)叶片生长正常,TRV::*GhPDS* 接种棉

花新生叶片产生光漂白表型,TRV::*GhEXBL1* 处理植株的表型和对照植株一样,叶片生长正常,有轻微卷曲。图 3(b)显示:TRV::*GhEXBL1* 处理棉花中的 *GhEXBL1* 基因表达水平显著下降,为对照植株中的 *GhEXBL1* 基因表达水平的 0.3~0.5 倍,说明可以利用病毒介导的基因沉默方法来降低棉花中的 *GhEXBL1* 表达量,进一步地用于棉花对干旱胁迫响应测定。



(a) *GhPDS*和*GhEXBL1*沉默棉花植株和对照植株表型图 (b) TRV::*GhEXBL1*处理棉花中*GhEXBL1*表达水平图

图 3 病毒介导基因沉默降低棉花中 *GhEXBL1* 基因表达水平图

注: **表示 $P<0.01$ 。

2.4 *GhEXLB1* 下调植株响应干旱胁迫的表型分析

9 颗 *GhEXLB1* 下调表达棉花和对照植株,生长至两叶一心期进行水饱和后自然干旱处理,第 20 天 TRV::*GhEXBL1* 接种植株和对照植株的长势、表型和存活率结果如图 4 所示。图 4 表明:干旱胁迫后

GhEXLB1 下调表达植株生长受到显著抑制,叶片失绿、萎蔫严重,成活率显著降低,约为 45%,对照植株的成活率约为 100%。因此,*GhEXLB1* 干涉表达后棉花植株的耐旱性降低,生长受到严重的影响, *GhEXLB1* 可能是棉花响应干旱胁迫的正调控因子。



(a) *GhEXLB1*下调表达植株的干旱胁迫表型图 (b) 干旱胁迫后成活率统计

图 4 干旱处理 *GhEXLB1* 下调表达植株的生长情形图

注: **表示 $P<0.01$ 。

2.5 *GhEXLB1* 下调表达棉花耐旱性的生化分析

为了进一步分析 *GhEXLB1* 参与干旱胁迫的生理生化机制,取自然干旱前和干旱后 *GhEXLB1* 基因下调表达植株和对照植株的叶片,测定丙二醛 (Malondialdehyde, MDA) 含量和过氧化氢酶 (Catalase, CAT)、过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 与超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD) 活

性,结果如图 5 所示。图 5 显示:干旱处理前, *GhEXLB1* 下调表达植株和对照植株中 MDA 含量、CAT、POD 和 SOD 活性无明显差异;干旱处理后, *GhEXLB1* 下调植株和对照植株的 CAT、POD 和 SOD 活性均上升, *GhEXLB1* 下调植株的 MDA 也显著上升,对照植株没有显著差异;干旱处理后 *GhEXLB1* 下调植株中 POD、SOD 活性要显著低于

对照植株,而 *GhEXLB1* 下调表达植株中 MDA 的含量显著高于对照植株(见图 5(d))。以上结果表明,干旱胁迫下 *GhEXLB1* 下调表达植株中 ROS

清除系统相关酶 POD、SOD 活性显著下降,从而降低了其对干旱胁迫的耐受性。

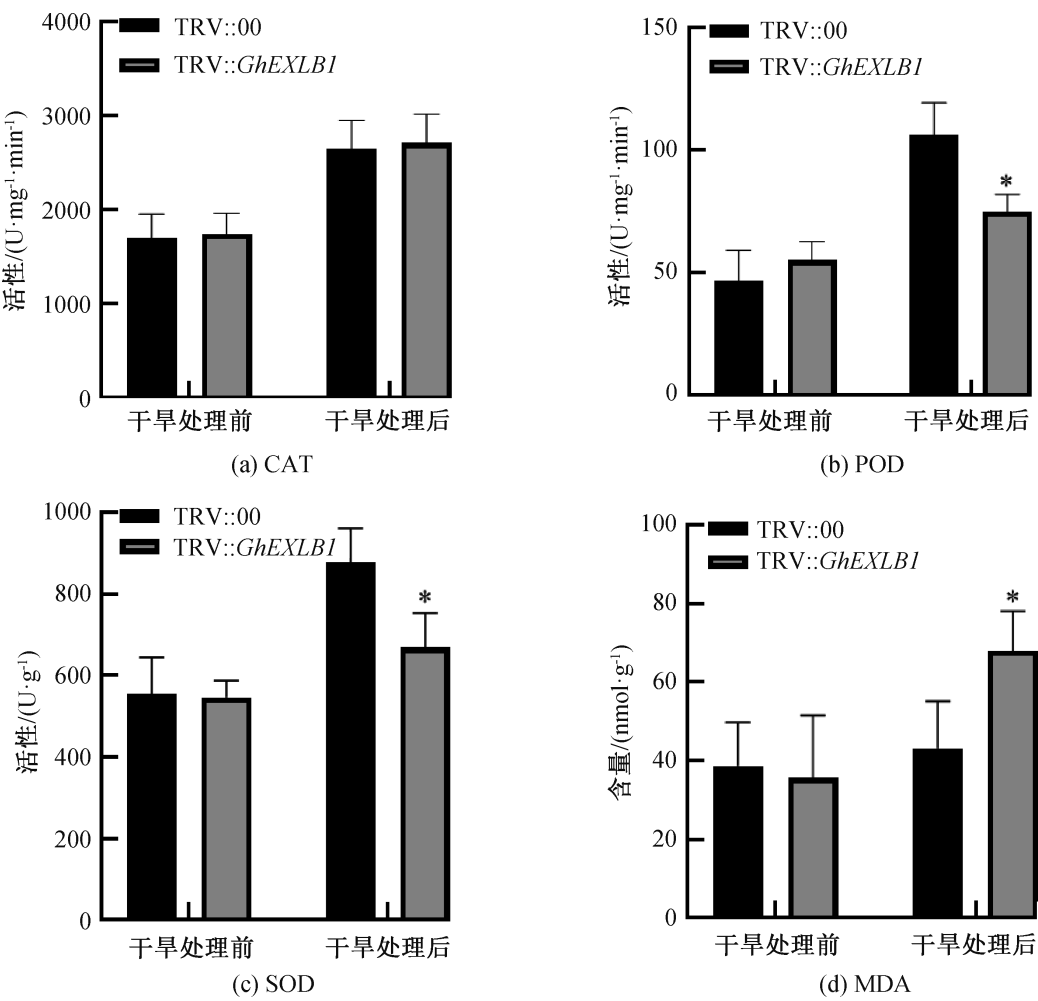


图 5 *GhEXLB1* 表达量降低植株干旱处理前后抗氧化指标变化图

注: * 表示 $P<0.05$ 。

3 结 论

本文通过分析陆地棉干旱胁迫转录组数据,对植物 EXP 蛋白基因家族进行干旱胁迫后基因表达分析,测定棉花中 *GhEXLB1* 基因对于干旱胁迫响应,主要结论如下:

a)陆地棉干旱胁迫处理后,*GhEXPn* 家族中有 51 个基因表达差异显著,其中 42 个差异表达基因呈现上调表达,9 个为下调表达。

b)陆地棉 *GhEXLB1* 基因积极响应干旱胁迫,在干旱处理 6 h 后基因表达量较处理前升高了 9.5 倍。

c)下调表达 *GhEXBL1* 后棉花植株耐旱性降低,成活率约为 45%,POD 与 SOD 的酶活性显著下降,本文获得的 *GhEXLB* 是基因工程培育耐旱棉花品种优异的候选基因和新的遗传资源。

参考文献:

[1] 国家统计局. 国家统计局关于 2023 年棉花产量的公告[EB/

OL]. (2023-12-25). [2024-06-10]. https://www.stats.gov.cn/sj/zxfb/202312/t20231225_1945745.html.
[2] Yang Z E, Gao C X, Zhang Y H, et al. Recent progression and future perspectives in cotton genomic breeding[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2023, 65(2): 548-569.
[3] Li F J, Li M Y, Wang P, et al. Regulation of cotton (*Gossypium hirsutum*) drought responses by mitogen-activated protein (MAP) kinase cascade-mediated phosphorylation of GhWRKY59[J]. New Phytologist, 2017, 215(4): 1462-1475.
[4] He L R, Yang X Y, Wang L C, et al. Molecular cloning and functional characterization of a novel cotton CBL-interacting protein kinase gene (*GhCIPK6*) reveals its involvement in multiple abiotic stress tolerance in transgenic plants [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2013, 435(2): 209-215.
[5] Wang C, Lu W J, He X W, et al. The cotton mitogen-activated protein kinase kinase 3 functions in drought tolerance by regulating stomatal responses and root growth[J]. Plant & Cell Physiology, 2016, 57(8): 1629-1642.
[6] Chen T Z, Li W J, Hu X H, et al. A cotton MYB transcription factor, GbMYB5, is positively involved in plant adaptive response to drought stress[J]. Plant & Cell Physiology, 2015,

- 56(5): 917-929.
- [7] Guo Y N, Pang C Y, Jia X Y, et al. An NAM domain gene, *GhNAC79*, improves resistance to drought stress in Upland cotton[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1657.
- [8] Chen Y H, Han Y Y, Zhang M, et al. Overexpression of the wheat expansin gene TaEXPA2 improved seed production and drought tolerance in transgenic tobacco plants[J]. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0153494.
- [9] Yang J J, Zhang G Q, An J, et al. Expansin gene TaEXPA2 positively regulates drought tolerance in transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 2020, 298: 110596.
- [10] 施杨, 徐筱, 李昊阳, 等. 水稻扩展蛋白家族的生物信息学分析[J]. *遗传*, 2014, 36(8): 809-820.
- [11] Sampedro J, Cosgrove D J. The expansin superfamily[J]. *Genome Biology*, 2005, 6(12): 242.
- [12] He X Y, Zeng J B, Cao F B, et al. HvEXPB7, a novel β -expansin gene revealed by the root hair transcriptome of Tibetan wild barley, improves root hair growth under drought stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(22): 7405-7419.
- [13] Li Y, Tu L L, Pettolino F A, et al. GbEXPATR, a species-specific expansin, enhances cotton fibre elongation through cell wall restructuring[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(3): 951-963.
- [14] Jin K M, Zhuo R Y, Xu D, et al. Genome-wide identification of the expansin gene family and its potential association with drought stress in *Moso Bamboo* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(24): 9491.
- [15] Gai Y P, Li X Z, Ji X L, et al. Chilling stress accelerates degradation of seed storage protein and photosynthetic protein during cotton seed germination[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2008, 194(4): 278-288.
- [16] Loka D A, Oosterhuis D M. Water-deficit stress effects on pistil biochemistry and leaf physiology in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *South African Journal of Botany*, 2014, 93: 131-136.
- [17] Li F G, Fan G Y, Lu C R, et al. Genome sequence of cultivated upland cotton (*Gossypium hirsutum* TM-1) provides insights into genome evolution [J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(5): 524-530.
- [18] 张奇艳, 雷忠萍, 宋银, 等. 陆地棉扩展蛋白基因的鉴定与特征分析[J]. *中国农业科学*, 2019, 52(21): 3713-3732.
- [19] Jones L, McQueen-Mason S. A role for expansins in dehydration and rehydration of the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* [J]. *FEBS Letters*, 2004, 559(1/2/3): 61-65.
- [20] Wu Y, Sharp R E, Durachko D M, et al. Growth maintenance of the maize primary root at low water potentials involves increases in cell-wall extension properties, expansin activity, and wall susceptibility to expansins [J]. *Plant Physiology*, 1996, 111(3): 765-772.
- [21] Zhu N, Duan B L, Zheng H L, et al. An R2R3 MYB gene *GhMYB3* functions in drought stress by negatively regulating stomata movement and ROS accumulation [J]. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*, 2023, 197: 107648.

(责任编辑:张会巍)