



# 过表达 *GmXTH1* 基因大豆对干旱胁迫的生理生化响应

张 野, 张瀚竹, 杜叶焱, 宋 阳

(吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130033)

**摘要:**为研究 *GmXTH* 基因对干旱胁迫大豆苗期表型和生理生化特征的影响,以转基因受体大豆品种 M18、*GmXTH1* 过表达转基因株系 OEA1 和 OEA2、*GmXTH1* 干扰表达转基因株系 IEA1 和 IEA2 为试验材料,采用盆栽法,设置 3 种不同水分处理,对苗期不同转化株系的表型、RWC、SOD 活性、POD 活性和 MDA 含量进行测定。结果表明:随干旱胁迫程度增加,不同转化株系的 RWC 相对降低,SOD 和 POD 活性先增加后减少,MDA 含量增加。相同干旱胁迫条件下,与对照品种 M18 相比,转 *GmXTH1* 基因过表达材料 OEA1 和 OEA2 的 RWC 较高,SOD 和 POD 活性相对较高,响应速度较快,MDA 含量较低,增长率相对较低,叶色浓绿、茎秆粗壮和株型整体表现较好,胁迫后复水恢复快。*GmXTH1* 基因干扰表达材料 IEA1 和 IEA2 的表现则相反,植株受干旱胁迫后,整体表现为叶片萎蔫,茎秆枯细,株型整体表现较差,RWC、SOD 和 POD 活性相对较低,响应速度较慢。说明 *GmXTH1* 基因的过量表达对与大豆植株抗旱相关的生理生化指标有积极影响,*GmXTH1* 基因可能参与大豆的抗旱应答反应过程。

**关键词:**大豆;干旱胁迫;*GmXTH1*;过表达;干扰表达;生理生化

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Physiological and Biochemical Responses of *GmXTH1* Overexpression Soybean to Drought Stress at Seedling Stage

ZHANG Ye, ZHANG Han-zhu, DU Ye-yao, SONG Yang

(College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun 130033, China)

**Abstract:** In order to study the effect of *GmXTH1* gene on the phenotype and physiological and biochemical characteristics of soybean seedlings under drought stress, five transgenic soybean varieties M18, *GmXTH1* overexpressing transgenic lines OEA1 and OEA2, *GmXTH1* interfering expressing transgenic lines IEA1 and IEA2 were used as experimental materials. We set three different water treatments using the potting method to measure the phenotype of RWC, SOD and POD activity, and MDA content of different transformed lines at the seedling stage. The results showed that with the increase of drought stress, RWC decreased relatively, SOD and POD activity increased firstly and then decreased, and MDA content increased. Under the same drought stress condition, compared with the control M18, OEA1 and OEA2 with overexpressed *GmXTH1* gene had higher RWC, higher SOD and POD activity, faster response speed, weaker MDA content, lower growth rate, thicker green leaves, thicker stems, better overall plant type performance, and faster rehydration after drought stress. However, IEA1 and IEA2 with *GmXTH1* interference expressed gene were on the contrary. Under drought stress, the overall performance of the plants was as follows: leaf wilted, stem withered and was thin, overall performance of plant type was poor, RWC, SOD and POD activities were relatively low, and response speed was slow. The result indicated that the *GmXTH1* overexpressed gene had a positive effect on the physiological and biochemical indexes related to drought resistance of soybean plants, and *GmXTH1* gene may be involved in the response to drought stress in soybean.

**Keywords:** Soybean; Drought stress; *GmXTH1*; Overexpression; Interference expression; Physiology and biochemistry

大豆(*Glycine max*)作为全球主要的油料作物之一,也是人类重要的植物蛋白来源<sup>[1-2]</sup>,在整个生长周期内,受到各种逆境因素的影响。其中,干旱是影响大豆生长发育最重要的逆境因子,而我国主要的农业自然灾害之一便是干旱,它严重制约了农作

物生产力的提升、农业的可持续发展和社会经济的稳定<sup>[3-4]</sup>。东北北部地区是我国大豆重要产区,该地区春旱频发,7、8 月经常出现伏旱及秋旱,对大豆生长发育和产量产生很大影响<sup>[5]</sup>,王芳<sup>[6]</sup>研究表明,大豆结荚鼓粒期在水分胁迫下,籽粒蛋白质含

收稿日期:2021-12-28

基金项目:吉林省科技发展规划 - 优秀青年人才基金(20190103120JH);第四批吉林省青年科技人才托举工程(QT202020)。

第一作者:张野(1995—),男,在读硕士,主要从事作物遗传育种研究。E-mail:1749711044@qq.com。

通讯作者:宋阳(1988—),女,博士,讲师,主要从事作物遗传育种研究。E-mail:songyangjlnd@163.com。

量比对照提高,脂肪含量下降。曹秀清等<sup>[7]</sup>报道,除苗期轻旱处理产量有所增加外,其他各生育期干旱处理都显著降低了大豆的产量,特别是花荚期、鼓粒成熟期重旱处理减产幅度分别达 78.0% 和 83.0%,基本绝收。随着全球气候变化趋势的加剧,干旱问题将更加突出,对大豆品种的抗旱性提出了新的要求<sup>[8]</sup>。

XTH 酶(木葡聚糖水解酶)对木葡聚糖的切割再连接和细胞壁重构有着十分重要的作用。按照序列特征,XTHs 被划分为 I、II 和 III 类<sup>[9-10]</sup>,III 类又被划分为 IIIA 和 IIIB 两个小类<sup>[11]</sup>。其中,IIIA 类显示出 XEH 活性,专一水解木葡聚糖的  $\beta$ -1,4 糖苷键;IIIB 类、I 类和 II 类的 XTHs 可以内切木葡聚糖分子,产生还原性末端,和另一个木葡聚糖链相连接,其 XET 活性很显著<sup>[11-13]</sup>。XTH 酶的特征序列是 DEIHDFEFLG,该序列包含了能够介导催化活性的氨基酸残基。该催化位点附近的苏氨酸或丝氨酸残基由 N-糖基化修饰<sup>[13-14]</sup>,与酶活性有很大关联。I/II 类中包含保守 N-糖基化位点,在 IIIA 亚类中没有发现保守 N-糖基化位点<sup>[11]</sup>。XTHs 蛋白的 C-末端可以形成能稳定蛋白质结构的二硫键,因其通常含有高度保守的半胱氨酸。

目前,XTH 基因的研究已取得了一些进展,有些 XTH 基因的过表达和缺失突变能够加强转基因植株对环境胁迫的耐性。拟南芥 *xth17* 和 *xth15* 突变体与野生型植株相比 A1 耐性也得到提高<sup>[15-16]</sup>。在拟南芥与番茄中超量表达 *CaXTH3* 也能够提高转基因植株抗旱与耐盐性<sup>[17-18]</sup>。在转基因烟草中过量表达 *PeXTH* 能促进转基因植株叶片肉质化,从而提高植株的耐盐性<sup>[19]</sup>。*OsXTH8* 在水稻叶鞘和幼嫩节根的维管束有较高的表达量,与抑制生长基因的表达调控有关<sup>[20]</sup>。对 *AtXTH31* 基因的研究较多,*AtXTH31* 基因对金属铝离子的胁迫处理十分敏感,随着木葡聚糖含量减少,拟南芥 *Axth31* 突变体 Al<sup>3+</sup> 吸收量下降,植株耐 Al 胁迫能力得到提高<sup>[21]</sup>; *AtXTH31* 基因的过表达能降低拟南芥对 ABA 的敏感性,提高其发芽率<sup>[22]</sup>。*AtXTH31* 基因在大豆中过表达时植株对水淹胁迫的耐受性较强,萌发率较高,幼苗期和营养生长期的根/下胚轴更长,说明 *AtXTH31* 基因能够在抵抗胁迫反应中发挥作用<sup>[23]</sup>。另外,大多数大豆 XTH 基因表现出一种独特的器官特异性表达模式,许多大豆 XTH 基因表达水平显著与乙烯和水淹胁迫有关。

本研究前期根据 RNA-seq 测序结果,采用 RACE 技术,从大豆 M18 苗期根系组织中克隆得到木葡聚糖转移酶/水解酶基因 *GmXTH1*,使用在线分析程序 ORF FINDER 进行序列分析表明该基因理论上的开放阅读框为 840 bp,可编码 279 个氨基酸,含有典型的 XTH 家族蛋白特征基序 DEIDFEFLG 结构。该基因在 NCBI 数据库中并没有完全一致的序列,其同源性序列为 XP\_015634499.1,同源性为 81%。本研究以 *GmXTH1* 基因过表达材料 OEA1、OEA2 和 *GmXTH1* 基因干扰表达材料 IEA1、IEA2 为研究对象,设置正常情况下、干旱 7 d、干旱 15 d 共 3 个处理,对转 *GmXTH1* 基因大豆株系的苗期进行抗旱性鉴定,旨在探明不同干旱胁迫处理对转 *GmXTH1* 基因大豆苗期表型、RWC、SOD 和 POD 活性,MDA 的含量等生理生化指标的影响,发掘与大豆抗旱相关的 XTH 基因,明确其调控机理,为培育高抗性大豆新品种奠定理论和材料基础。

1 材料与方法

1.1 材料

使用 TAKARA 公司生产的 RNAiso 试剂盒从大豆 M18 苗期根系组织提取总 RNA,根据 RNA-seq 测序结果序列,设计嵌套引物 XTHgsp,扩增目的片段并由吉林省库美生物科技有限公司测序,验证扩增正确的目的片段。

以转基因受体大豆品种 M18、*GmXTH1* 过表达转基因 T<sub>4</sub> 代株系 OEA1 和 OEA2、*GmXTH1* 干扰表达转基因 T<sub>4</sub> 代株系 IEA1 和 IEA2 为试验材料,由吉林农业大学植物生物技术中心提供。

1.2 试验设计

试验于吉林农业大学植物生物技术中心实验室进行,严格挑选试验材料,去杂,选取整齐一致,健康饱满的大豆种子,将挑好的种子播种于塑料桶内,桶高 30 cm,上口径直径为 15 cm,底部直径为 15 cm,每桶装沙土 1 kg。采用完全随机设计,设置不同株系(品种)和干旱处理两个因素,设 3 个水分处理,分别为正常水分条件、干旱 7 d、干旱 15 d。3 次重复,共 45 盆,每盆留苗 3 株。

盆栽基质为沙土,沙土使用前清洗 3 遍,植株在人工气候室培养。在第一个三出复叶完全展开之前正常浇水,使土壤基本保持湿润状态,在大豆第一个三出复叶完全展开后进行干旱处理。分别于干旱 7 和 15 d 后进行复水处理,观察不同大豆株系(品种)植株的恢复情况。复水处理之前测定 3 个

水分处理大豆苗期叶片各项生理生化指标。

1.3 方法

参考乔富廉<sup>[24]</sup>的方法测定叶片相对含水量(RWC),分别采用 NBT 光化还原法<sup>[25]</sup>和愈创木酚法<sup>[25]</sup>测定超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性,按照文献<sup>[26-28]</sup>方法测定丙二醛(MDA)含量。

1.4 数据分析

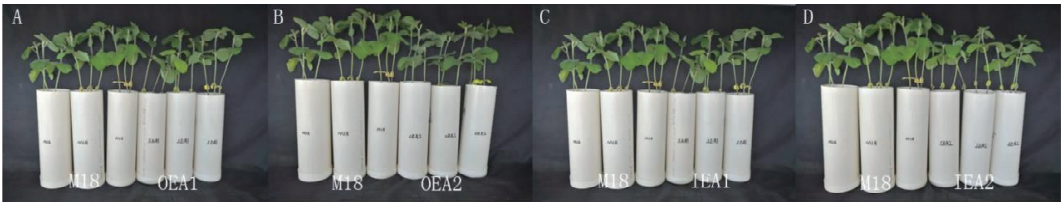
运用 Excel 2010 整理数据并作图。每个试验处理重复 3 次,每次重复进行 3 次平行测量。9 次测量的平均值 ± 标准差作为最终结果,运用 DPS

V17.5 进行数据分析,采用单因素方差分析法对不同水分处理下大豆苗期生理生化指标进行分析,用 Duncan 方法在 5% 显著水平下进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同水分处理下各大豆生长状态比较分析

2.1.1 正常水分条件处理 由图 1 可知,水分正常情况下,*GmXTH* 过表达转基因株系 OEA1 和 OEA2 及干扰表达转基因株系 IEA1 和 IEA2 表现良好,叶片浓绿、茎秆粗壮,与对照 M18 相比无显著差异。



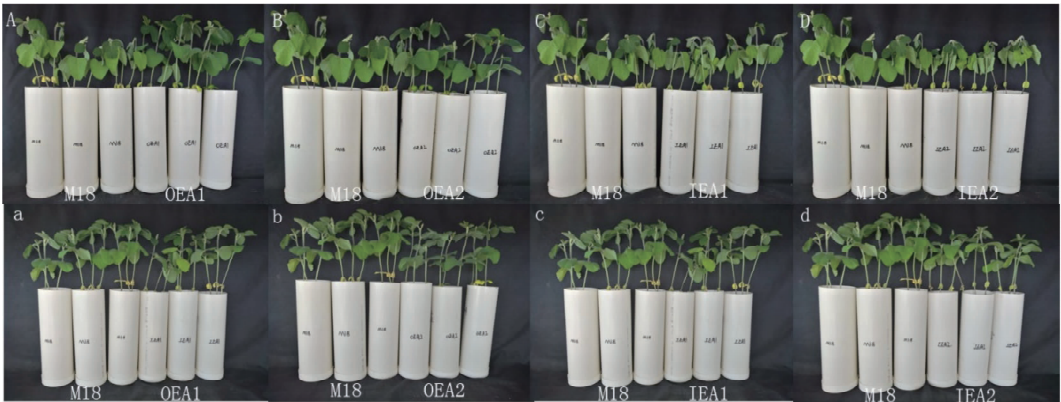
A:M18 和 OEA1;B:M18 和 OEA2;M18 和 IEA1;M18 和 IEA2  
A:M18 and OEA1;B:M18 and OEA2;C:M18 and IEA1;D:M18 and IEA2

图 1 正常水分条件下转基因大豆株系和受体 M18 的表型对比

Fig. 1 The phenotypic comparison of transgenic lines and receptor M18 under normal water condition

2.1.2 干旱 7 d 处理 由图 2 可知,干旱处理 7 d 后,不同株系间整体表型有显著差异。转 *GmXTH1* 过表达株系 OEA1 和 OEA2 叶片略微下垂浓绿,茎秆粗壮直立;*GmXTH1* 干扰表达转基因株系 IEA1 植株中度萎焉,叶片中度下垂,卷曲皱缩,茎秆由于轻度干旱胁迫出现弯曲现象,IEA2 植株中度萎焉,叶片较严重下垂,茎秆也出现弯曲现象;对照组材料

M18 叶片轻度萎焉,叶片轻微下垂,略微泛黄,边缘略微卷曲皱缩。复水 2 h 后 OEA1 和 OEA2 叶片逐渐恢复到上扬浓绿,茎秆粗壮挺拔。IEA1 和 IEA2 复水 24 h 后植株由萎焉逐渐直立,叶片由下垂逐渐恢复到上扬浓绿。对照材料 M18 复水 12 h 后恢复到叶片上扬浓绿、茎秆粗壮挺拔,整体恢复性有显著差异。



A ~ D: 干旱 7 d; a ~ d: 复水; A/a: M18 和 OEA1; B/b: M18 和 OEA2; C/c: M18 和 IEA1; D/d: M18 和 IEA2  
A-D: 7 d drought; a-d: Rehydration; A/a: M18 and OEA1; B/b: M18 and OEA2; C/c: M18 and IEA1; D/d: M18 and IEA2

图 2 干旱 7 d 及复水后转基因株系和受体 M18 的表型对比

Fig. 2 The phenotypic comparison of transgenic lines and receptor M18 after 7 d drought and rehydration



2.1.3 干旱 15 d 处理 由图 3 可知,干旱 15 d 后, *GmXTH1* 过表达转基因株系 OEA1 皱缩较为严重,但也有较少部分叶片正常延展,茎秆较为挺立, OEA2 植株叶片皱缩较为严重,但也有少部分为正常延展,茎秆较为挺立。对照组材料 M18 植株叶片严重皱缩,茎秆严重脱水弯曲。 *GmXTH1* 干扰表达

转基因株系 IEA1 和 IEA2 植株叶片极严重皱缩,茎秆也由于极严重脱水,变得干枯矮小。复水 24 h 后, OEA1 和 OEA2 逐渐恢复到叶片上扬浓绿、茎秆粗壮挺拔的正常生长状态。 IEA1 和 IEA2 植株复水后无恢复现象,植株干枯死亡。对照组材料 M18 植株复水后无恢复现象,植株干枯死亡。



A ~ D: 干旱 15 d; a ~ d: 复水; A/a: M18 和 OEA1; B/b: M18 和 OEA2; C/c: M18 和 IEA1; D/d: M18 和 IEA2  
A-D: 15 d drought; a-d: Rehydration; A/a: M18 and OEA1; B/b: M18 and OEA2; C/c: M18 and IEA1; D/d: M18 and IEA2

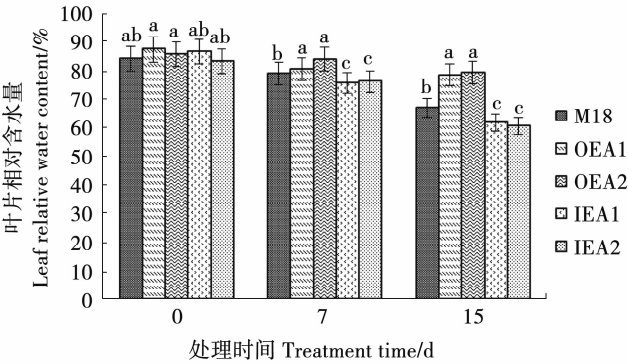
图 3 干旱 15 d 及复水后转基因株系和受体 M18 表型对比

Fig 3 The phenotypic comparison of transgenic lines and receptor M18 after 15 d drought and rehydration

2.2 不同水分处理下各大豆叶片 RWC 比较

由图 4 可知,在正常水分处理时,不同大豆株系(品种)叶片 RWC 整体无显著差异。干旱处理 7 d 后, OEA1 和 OEA2 叶片的 RWC 分别为 80.56% 和 83.97%, 明显高于对照组 M18 (79.14%); IEA1 和 IEA2 叶片的 RWC 分别为 75.68% 和 76.25%, 明显

低于对照组 M18。干旱处理 15 d, OEA2 和 OEA1 叶片的 RWC 分别为 79.24% 和 78.54%, 明显高于对照组 M18 (66.93%); IEA2 和 IEA1 叶片的 RWC 分别为 60.35% 和 61.77%, 明显低于对照组 M18。 *GmXTH1* 过表达转基因株系、 *GmXTH1* 干扰表达转基因株系和对照组 M18 的叶片 RWC 间差异显著。



不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。  
Different lowercase indicate significant difference between treatments. The same below.

图 4 不同水分条件下各大豆株系苗期叶片 RWC 比较

Fig 4 The relative water content in leaves of the soybean plants at seedling stage under different water conditions

2.3 不同水分处理下各大豆 SOD 活性比较

由表 1 可知,正常水分处理时,不同株系(品种)的 SOD 活性无显著差异。干旱处理 7 d 后,

OEA1 和 OEA2 的 SOD 活性显著高于 M18; IEA1 和 IEA2 的 SOD 活性显著低于 M18。并且与正常水分处理相比, OEA1 和 OEA2 的 SOD 活性分别增加

156.57% 和 126.89%，显著高于对照 M18 (94.65%)。IEA1 和 IEA2 的 SOD 活性分别增加 74.63% 和 84.98%。干旱处理 15 d 后, OEA1 和 OEA2 的 SOD 活性显著高于 M18; IEA1 和 IEA2 的

SOD 活性显著低于 M18。并且与正常水分处理相比, OEA1 和 OEA2 的 SOD 活性分别增加 59.50% 和 56.63%, 高于对照 M18 (33.55%)。IEA1 和 IEA2 的 SOD 活性分别增加 22.88% 和 21.88%。

表 1 不同干旱胁迫下各大豆株系叶片 SOD 活性

Table 1 The SOD activity of the soybean leaves under different water conditions (U · mg<sup>-1</sup>)

处理 Treatment	M18	OEA1	OEA2	IEA1	IEA2
正常水分 Normal water	49.71 ± 0.97 a	49.73 ± 0.33 a	51.10 ± 2.06 a	51.84 ± 0.28 a	49.26 ± 2.19 a
干旱 7 d Drought 7 d	96.76 ± 0.55 b	127.59 ± 0.25 a	115.94 ± 0.53 a	90.53 ± 1.36 c	91.12 ± 0.57 c
干旱 15 d Drought 15 d	66.39 ± 0.38 b	79.32 ± 0.14 a	80.04 ± 1.10 a	63.70 ± 0.40 c	60.04 ± 0.65 c

2.4 不同水分处理下各大豆 POD 活性比较

由表 2 可知, 正常水分处理时, 不同株系(品种)的 POD 活性无显著差异。干旱 7 d 处理, OEA1 和 OEA2 的 POD 活性显著高于 M18; IEA1 和 IEA2 的 POD 活性显著低于 M18。并且与正常水分处理相比, OEA1 和 OEA2 的 POD 活性分别增加 155.24% 和 176.45%, 高于对照 M18 的增幅 (113.54%)。并且与正常水分处理相比, IEA1 和

IEA2 的 POD 活性分别增加 61.27% 和 67.66%, 低于对照 M18 的增幅 (113.54%)。干旱处理 15 d 后, OEA1 和 OEA2 的 POD 活性显著高于 M18, IEA1、IEA2 的 POD 活性显著低于 M18。并且与正常水分处理相比, OEA1 和 OEA2 的 POD 活性分别增加 65.59% 和 69.12%, 高于对照 M18 的增幅 (57.00%)。IEA1 和 IEA2 的 POD 活性增长率分别为 40.94% 和 44.65%。

表 2 不同干旱胁迫下各大豆株系叶片 POD 活性

Table 2 The POD activity of the soybean leaves under different water conditions (U · mg<sup>-1</sup>)

处理 Treatment	M18	OEA1	OEA2	IEA1	IEA2
正常水分 Normal water	301.24 ± 10.87 a	313.12 ± 2.78 a	312.18 ± 3.50 a	311.86 ± 2.24 a	312.55 ± 17.00 a
干旱 7 d Drought 7 d	643.27 ± 22.27 b	799.23 ± 16.61 a	863.01 ± 23.49 a	502.95 ± 10.28 c	524.03 ± 2.12 c
干旱 15 d Drought 15 d	472.95 ± 5.21 b	518.48 ± 28.28 a	527.96 ± 9.28 a	439.52 ± 8.18 c	452.11 ± 12.97 c

2.5 不同水分处理下各大豆 MDA 含量比较

由表 3 可知, 在正常水分处理时, 不同株系(品种)的 MDA 含量无显著差异。干旱处理 7 d 后, OEA1 和 OEA2 的 MDA 含量明显低于 M18, IEA1 和 IEA2 的 MDA 含量明显高于 M18。并且与正常水分处理相比, OEA1 和 OEA2 的 MDA 含量分别增加 37.50% 和 46.57%, 低于对照 M18 (73.67%)。

IEA1 和 IEA2 的 MDA 含量增长率分别为 206.95% 和 200.24%。干旱处理 15 d 后, OEA1 和 OEA2 的 MDA 含量显著低于 M18, IEA1 和 IEA2 的 MDA 含量显著高于 M18。并且与正常水分处理相比, OEA1 和 OEA2 的 MDA 含量分别增加 82.94% 和 104.30%, 显著低于对照 M18 的 144.84%。IEA2 和 IEA1 的 MDA 含量增长率分别为 297.72% 和 296.99%。

表 3 不同干旱胁迫下各大豆株系叶片 MDA 含量

Table 3 The MDA content of soybean leaves under different water conditions (U · mg<sup>-1</sup>)

处理 Treatment	M18	OEA1	OEA2	IEA1	IEA2
正常水分 Normal water	8.43 ± 0.07 a	8.56 ± 0.50 a	8.61 ± 0.41 a	8.31 ± 0.19 a	8.78 ± 0.61 a
干旱 7 d Drought 7 d	14.64 ± 0.01 b	11.77 ± 0.03 c	12.62 ± 0.51 c	24.95 ± 0.32 a	26.95 ± 0.06 a
干旱 15 d Drought 15 d	20.64 ± 0.01 b	15.66 ± 0.39 c	17.59 ± 0.51 c	32.99 ± 0.21 a	34.92 ± 0.08 a

3 讨 论

研究结果表明, 不同大豆株系苗期在干旱胁迫下植株生长状态存在明显差异。随着干旱时间的延长, *GmXTH1* 基因过表达材料 OEA1 和 OEA2 生长状态明显优于对照组材料, *GmXTH1* 干扰表达转

基因材料 IEA1 和 IEA2 生长状态明显劣于对照组材料。说明过表达 *GmXTH1* 基因能显著提高植株的抗旱性。

叶片的 RWC 等指标对水分亏缺反应敏感, 通常被用作抗旱性鉴定的重要指标<sup>[28]</sup>。叶片含水量与土壤水分呈显著相关<sup>[29]</sup>, 本研究结果表明, 随着

干旱时间的增加,叶片 RWC 随之降低,*GmXTH1* 基因过表达材料 OEA1 和 OEA2 叶片 RWC 显著高于对照组材料,*GmXTH1* 干扰表达转基因材料 IEA1 和 IEA2 叶片 RWC 显著低于对照组材料。说明过表达 *GmXTH1* 基因能显著延缓叶片 RWC 降低。

干旱胁迫应激产生抗氧化作用的酶可以清除自由基,减轻细胞膜伤害,增强品种抗旱能力<sup>[30]</sup>。本研究表明,随着干旱时间增加,在 3 个测定时间 SOD 和 POD 活性基本呈先升后降的趋势,与王启明和莫红等<sup>[31-32]</sup> 结果一致。*GmXTH1* 基因过表达材料 OEA1 和 OEA2 的 SOD 和 POD 对于干旱响应较对照品种 M18 迅速,且活性较高。*GmXTH1* 干扰表达转基因材料 IEA1 和 IEA2 的 SOD 和 POD 对于干旱的响应较对照品种 M18 缓慢,且活性较低。说明过表达 *GmXTH1* 基因可促进大豆苗期有害物质有效清除,能及时产生较多保护酶,抵抗干旱带来的伤害。

MDA 是细胞膜脂过氧化作用的产物,体现植物对逆境条件反应的强弱<sup>[33]</sup>。研究表明 MDA 含量随干旱时间的延长而增加<sup>[34-36]</sup>,本研究也得出相似的结果。*GmXTH1* 基因过表达材料 OEA1 和 OEA2 的 MDA 含量增加量明显低于对照组材料,*GmXTH1* 干扰表达转基因材料 IEA1 和 IEA2 的 MDA 含量增加量明显高于对照组材料,说明过表达 *GmXTH1* 基因能减缓膜脂的过氧化程度。

4 结 论

*GmXTH1* 过表达转基因材料 OEA1 和 OEA2 在干旱胁迫条件下生长状态较好,保护酶 SOD 和 POD 的活性相对增长较快,过氧化物产物 MDA 含量增长较慢,说明 *GmXTH1* 基因的过量表达能提高大豆株系的抗旱能力,*GmXTH1* 基因可能参与大豆的抗旱应答反应过程,但有关该基因的作用机制还有待进一步研究。

参考文献

[1] 周恩远,刘丽君,祖伟,等. 春大豆农艺性状与品质相关关系的研究[J]. 东北农业学报,2008,39(2):145-149. ( Zhou E Y, Liu L J, Zu W, et al. Relationship between agronomic traits and quality of spring soybean [ J ]. Journal of Northeast Agricultural University, 2008, 39(2): 145-149. )

[2] 刘清玮,高延辉,王希. 大豆皂苷脂质体的制备及稳定性研究[J]. 吉林农业大学学报,2017, 39 ( 6 ):619-623. ( Liu Q W, Gao Y H, Wang X. Preparation and stability of soybean saponin liposomes [ J ]. Journal of Jilin Agricultural University, 2017, 39 (6):619-623. )

[3] Lesk C, Rowhani P, Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production[ J ]. Nature, 2016, 529:84-87

[4] Hu Y N, Liu Y J, Tang H J, et al. Contribution of drought to potential crop yield reduction in a wheat-maize rotation region in the North China Plain [ J ]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13:1509-1519.

[5] He X Y, Zheng H F, Guo R C, et al. Spatial and temporal analysis of drought risk during the crop-growing season over northeast China[ J ]. Natural Hazards, 2014, 71 :275-289.

[6] 王芳. 干旱胁迫对大豆产量及品质性状的影响 [ D ]. 大庆:黑龙江八一农垦大学,2006. ( Wang F. Effects of drought stress on soybean yield and quality characters [ D ]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2006. )

[7] 曹秀清,蒋尚明. 干旱胁迫对大豆品质及产量的影响 [ J ]. 现代农业科技,2017(16):3-4,7. ( Cao X Q, Jiang S M. Effects of drought stress on soybean quality and yield [ J ]. Modern Agricultural Science and Technology, 2017(16):3-4,7. )

[8] Louren T, Saibo N, Oliveira M M, et al. Inducible and constitutive expression of Hv CBF4 in rice leads to differential gene expression and drought tolerance [ J ]. Biologia Plantarum, 2011, 55 ( 4 ): 653-663.

[9] Rose J K C, Braam J, Fry S C, et al. The XTH family of enzymes involved in xyloglucan endotransglucosylation and endohydrolysis: Current perspectives and a new unifying nomenclature [ J ]. Plant Cell Physiol, 2002, 43(12):1421-1435.

[10] Campbell P, Braam J. Xyloglucan endotransglycosylases: Diversity of genes, enzymes and potential wall-modifying functions [ J ]. Trends Plant Science, 1999, 4(9):361-366.

[11] Baumann M J, Eklof J M, Michel G, et al. Structural evidence for the evolution of xyloglucanase activity from xyloglucan endotransglycosylases: Biological implications for cell wall metabolism [ J ]. Plant Cell, 2007, 19(6):1947-1963.

[12] Saladié M, Rose J K C, Cosgrove D J, et al. Characterization of a new xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase ( XTH ) from ripening tomato fruit and implications for the diverse modes of enzymic action [ J ]. Plant Journal, 2006, 47(2):282-295.

[13] Kallas A M, Piens K, Denman S E, et al. Enzymatic properties of native and deglycosylated hybrid aspen ( *Populus tremula* × *tremuloides* ) xyloglucan endotransglycosylase 16A expressed in *Pichia pastoris* [ J ]. The Biochemical Journal, 2005, 390 ( 1 ): 105-113.

[14] Van Sandt V S T, Guisez Y, Verbelen J P, et al. Analysis of a xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase ( XTH ) from the lycophodiophyte *Selaginella kraussiana* suggests that XTH sequence characteristics and function are highly conserved during the evolution of vascular plants [ J ]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(12):2909-2922.

[15] Zhu X F, Lei G J, Wang Z W, et al. Coordination between apoplastic and symplastic detoxification confers plant aluminum resistance [ J ]. Plant Physiology, 2013, 162:1947-1955.

[16] Zhu X F, Wan J X, Sun Y, et al. Xyloglucan endotransglucosylase-hydrolase 17 interacts with xyloglucan endotransglucosylase-

hydrolase 31 to confer xyloglucan endotrans-glucosylase action and affect aluminum sensitivity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2014,165:1566-1574.

[17] Cho S K, Kim J E, Park J A, et al. Constitutive expression of abiotic stress-inducible hot pepper *CaXTH3*, which encodes a xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase homolog, improves drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. *FEBS Letters*,2006, 580:3136-3144.

[18] Choi J Y, Seo Y S, Kim S J, et al. Constitutive expression of *CaXTH3*, a hot pepper xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase, enhanced tolerance to salt and drought stresses without phenotypic defects in tomato plants (*Solanum lycopersicum* cv. Dotaerang) [J]. *Plant Cell Reports*,2011,30:867-877.

[19] Han Y S, Wang W, Sun J, et al. *Populus euphratica* XTH overexpression enhances salinity tolerance by the development of leaf succulence in transgenic tobacco plants [J]. *Journal Experimental Botany*,2013,64(14):4225-4238.

[20] Jan A, Yang G, Nakamura H, et al. Characterization of a xyloglucan endotransglucosylase gene that is up-regulated by gibberellin in rice [J]. *Plant Physiology*, 2004, 136 (3): 3670-3681.

[21] Zhu X F, Shi Y Z, Lei G J, et al. XTH31, encoding an *in vitro* XEH/XET-active enzyme, regulates aluminum sensitivity by modulating *in vivo* XET action, cell wall xyloglucan content, and aluminum binding capacity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*,2012,24 (11):4731-4747.

[22] Endo A, Tatematsu K, Hanada K, et al. Tissue-specific transcriptome analysis reveals cell wall metabolism, flavonol biosynthesis and defense responses are activated in the endosperm of germinating *Arabidopsis thaliana* seeds [J]. *Plant Cell Physiology*, 2012,53(1):16-27.

[23] Song L, Valliyodan B, Prince S, et al. Characterization of the XTH gene family: New insight to the roles in soybean flooding tolerance[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(9):2705.

[24] 乔富廉. 植物生理学实验分析测定技术 [M]. 北京:中国农业出版社, 2002:3-4. ( Qiao F L. Plant physiology experiment analysis and determination technology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2002:3-4. )

[25] 张宪政. 作物生理研究法 [M]. 北京:北京农业出版社,1990: 195-206. (Zhang Z H. Crop physiology research method [M]. Beijing: Beijing Agricultural Press, 1990:195-206. )

[26] 刘友良. 植物水分逆境生理 [M]. 北京:中国农业出版社, 1992:57-63. ( Liu Y L. Plant water stress physiology [M]. Beijing: China Agricultural Press, 1992:57-63. )

[27] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京:高等教育出版社, 2000:195-197. ( Li H S. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000:195-197. )

[28] 白志英,李村东,孙红春,等. 干旱胁迫对小麦染色体代换系旗叶相对含水量和离体是谁速率的影响 [J]. *华北农学报*, 2008, 23 (1):62-65. ( Bai Z Y, Li C D, Sun H C, et al. Effect of drought stress on relative water content and RWL of flag leaves in wheat chromosome substitution lines [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23 (1):62-65. )

[29] 王帆,何奇瑾,周广胜. 夏玉米三叶期持续干旱下不同叶位叶片含水量变化及其与光合作用的关系 [J]. *生态学报*,2019,39 (1):254-264. ( Wang F, He Q J, Zhou G S. Changes of leaf water content at different leaf positions and their relationship with photosynthesis in summer maize under sustained drought at trifoliate stage [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39 (1): 254-264. )

[30] 谢晨,谢皓,陈学珍. 大豆抗旱形态和生理生化指标研究进展 [J]. *北京农学院学报*, 2008, 23(4):74-76. ( Xie C, Xie H, Chen X Z. Advance on the morphologic characteristic and physiological index in the drought-resistance soybean [J]. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2008, 23(4):74-76. )

[31] 王启明. 干旱胁迫对大豆苗期叶片保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2006, 25(4):918-921. ( Wang Q M. Effects of drought stress on protective enzymes activities and membrane lipid peroxidation in leaves of soybean seedlings [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25 (4):918-921. )

[32] 莫红,翟兴礼. 干旱胁迫对大豆苗期生理生化特征的影响 [J]. *湖北农业科学*, 2007, 46(1):45-48. ( Mo H, Zhai X L. Effects of drought stress on physiological and biochemical characteristics of soybean seedlings [J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2007, 46 (1):45-48. )

[33] 刘俊,廖柏寒,周航,等. 镉胁迫对大豆花荚期生理生态的影响 [J]. *生态环境学报*, 2009,18(1):176-182. ( Liu J, Liao B H, Zhou H, et al. Effects of Cd<sup>2+</sup> on the physiological and biochemical properties of *Glycine max* in flowering-podding phase [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18 (1): 176-182. )

[34] 楼靓珺,宋新山,赵晓祥. 苗期大豆对土壤水分和空气湿度变化的生理生化响应 [J]. *草业科学*,2013, 30 (6):898-903. ( Lou L J, Song X S, Zhao X X. Response of physiology and biochemistry of soybean seedling to soil water deficit and air humidity [J]. *Science of Grass Industry*, 2013, 30 (6): 898-903. )

[35] 焦健,李朝周,黄高宝. 钴对干旱胁迫下大豆幼苗叶片的保护作用及其机理 [J]. *应用生态学报*,2006, 17(5):796-800. ( Jiao J, Li C Z, Huang G B . Protective effects and their mechanisms of cobalt on soybean seedling's leaf under drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17 (5): 796-800. )

[36] 闫美玲,李向东,林英杰,等. 苗期干旱胁迫对不同抗旱花生品种生理特性、产量和品质的影响 [J]. *作物学报*,2007,33(1): 113-119. ( Yan M L, Li X D, Lin Y J, et al. Effects of drought during seedling stage on physiological traits, yield and quality of different peanut cultivars [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33 (1):113-119. )