

引用格式:

石涵, 朱文君, 肖牧, 阮颖, 刘春林. MATH结构域基因 $TC1A$ 过表达对植物耐旱性的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2025, 51(5): 36–44.

SHI H, ZHU W J, XIAO M, RUAN Y, LIU C L. The effect of overexpression of $TC1A$ gene with MATH domains on plant drought tolerance [J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2025, 51(5): 36–44.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



MATH结构域基因 $TC1A$ 过表达对植物耐旱性的影响

石涵^{1,3}, 朱文君^{1,3}, 肖牧^{2,3}, 阮颖^{1,2}, 刘春林^{1,2,3*}

(1. 作物表观遗传调控与发育重点实验室, 湖南 长沙 410128; 2. 岳麓山实验室, 湖南 长沙 410128; 3. 湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128)

摘要: 以野生型拟南芥(*Arabidopsis thaliana*, Col-0)、 $TC1A$ -GUS、 $TC1A$ -GFP和过表达株系 $OE-TC1A\#1$ 和 $OE-TC1A\#2$ 为试验材料, 分析拟南芥中功能未知的1个编码MATH结构域的基因 $TC1A$ 的表达模式和 $TC1A$ 蛋白的亚细胞定位, 在干旱胁迫下对野生型和过表达株系的表型进行观察和生理指标测定, 并对过表达株系进行转录组分析和激素水平分析, 研究 $TC1A$ 对植物耐旱性的影响。结果表明: $TC1A$ 蛋白定位于细胞质膜和细胞核; 过表达植株与野生型植株Col-0之间的差异表达基因主要分布在与逆境应答与植物激素转导相关的途径; $TC1A$ 的转录水平因受干旱胁迫诱导而上调, 且过表达 $TC1A$ 基因能显著提高拟南芥植株对干旱的耐受性; 过表达植株与野生型植株的ABA含量变化无显著差异, 而茉莉酸合成过程的中间产物12-氧-植物二烯酸(OPDA)在 $TC1A$ 过表达植株中显著增加, 推测 $TC1A$ 调控植株的耐旱性可能不依赖ABA信号, 而是与OPDA水平的上升有关。

关键词: 拟南芥; MATH结构域; 12-氧-植物二烯酸(OPDA); 耐旱性; $TC1A$ 基因

中图分类号: Q943.2

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2025)05-0036-09

The effect of overexpression of $TC1A$ gene with MATH domains on plant drought tolerance

SHI Han^{1,3}, ZHU Wenjun^{1,3}, XIAO Mu^{2,3}, RUAN Ying^{1,2}, LIU Chunlin^{1,2,3*}

(1. Key Laboratory of Crop Epigenetic Regulation and Development, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Yuelushan Laboratory, Changsha, Hunan 410128, China; 3. College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Using wild-type *Arabidopsis thaliana*(Col-0), $TC1A$ -GUS, $TC1A$ -GFP reporter lines, and two independent overexpression lines($OE-TC1A\#1$ and $OE-TC1A\#2$) as experimental materials, we first characterized the expression pattern and subcellular localization of $TC1A$ —a previously uncharacterized MATH domain gene in *Arabidopsis*. We then performed integrated phenotypic, physiological, transcriptomic, and hormonal analyses on wild-type and $TC1A$ -overexpressing plants to elucidate the role of $TC1A$ in mediating drought tolerance. Subcellular localization revealed that the $TC1A$ protein localizes to the plasma membrane and nucleus. Transcriptomic analysis indicated that genes differentially expressed between $TC1A$ -overexpressed plants and wild-type (Col-0) plants were predominantly enriched in stress response and hormone signaling pathways. The transcriptional level of $TC1A$ was up-regulated under drought stress, and overexpression of the $TC1A$ gene significantly improved the drought tolerance of *Arabidopsis* plants. Hormonal profiling revealed no significant difference in ABA content between overexpressed plants and wild-type plants. However, the level of intermediate product 12-oxo-phytodienoic acid(OPDA) in the jasmonic acid synthesis process was significantly increased in $TC1A$ overexpression plants, suggesting that $TC1A$ regulates drought tolerance via OPDA

收稿日期: 2025-01-13

修回日期: 2025-10-16

基金项目: 国家自然科学基金委联合重点项目(U20A2028); 湖南省科技人才托举项目(2022TJ-Y04)

作者简介: 石涵(1998—), 女, 湖南益阳人, 硕士研究生, 主要从事作物遗传育种研究, shihan2345@126.com; *通信作者, 刘春林, 博士, 教授, 主要从事作物种质创新与基因工程研究, liucl@hunau.edu.cn

signaling rather than ABA signaling.

Keywords: *Arabidopsis thaliana*; MATH domain; 12-oxo-phytodienoic acid(OPDA); drought resistance; *TC1A* gene

MATH 结构域(meprin and TRAF-C homology domain)是安眠蛋白和肿瘤坏死因子受体相关因子(TNF-receptor associated factors, TRAF)共有的结构域,由7个反平行的 β -折叠组成^[1-2]。含MATH结构域的蛋白多参与蛋白互作和蛋白泛素化^[3-4]。迄今为止,有关MATH蛋白的研究主要集中在动物中,它们广泛参与调控细胞生长、分化和衰老^[5-9],而对其在植物中的功能研究较少。已有研究表明,多种植物基因组中均存在MATH同源基因,例如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、白菜型油菜(*Brassica rapa*)、苜蓿(*Medicago sativa*)和水稻(*Oryza sativa*)等^[10-11]。E3泛素连接酶BPM是一种MATH-BTB蛋白,它能够与E3泛素连接酶组分Cullin3a(CUL3a)和Cullin3b(CUL3b)结合形成RBX1复合物,并通过MATH结构域识别其靶蛋白^[12]。BPM蛋白通过MATH结构域与乙烯响应转录因子发生相互作用,从而对下游基因的转录进行调控^[13]。MAB1是一种具有MATH-BTB结构域的蛋白,在玉米(*Zea mays*)的生殖细胞系和受精卵中特异性表达,在细胞质中与CUL3a以及微管剪切蛋白Katanin亚基P60发生相互作用,并作为衔接蛋白(adaptor protein)发挥类似于不对称细胞分裂调控因子MEL-26的作用^[14]。在拟南芥中,MATH-BTB/POZ复合物可介导E3泛素连接酶CULLIN3与转录因子AP2/ERF(APETALA2/ethylene responsive factor)间的相互作用,从而调节蛋白质的特异性降解并使脂肪酸含量增加^[15]。此外,MATH-BTB蛋白还能够定向作用于ATHB6^[16]。

在拟南芥和油菜的基因组中,MATH基因家族可分为6个亚族,其中第三亚族(III)具有独特的结构,其推定的编码序列中仅有4个串联重复的MATH结构域,而无任何其他已知的结构域^[11]。在拟南芥中,*AtTC1A*(*AT2G25330*)属于MATH家族的第III亚族,但第III亚族成员的生物学功能目前尚不明确。近期研究发现,*AtTC1A*的同源基因参与调控拟南芥的自身免疫反应^[17]。本研究中,通过对拟南芥过表达*TC1A*植株进行表型分析、生理生化指标和激素水平的测定以及转录组技术分析,旨在探讨MATH结

构域基因*TC1A*在植物耐旱中的作用,为作物耐旱品种的选育提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

野生型拟南芥(Col-0)、*TC1A*-GUS、*TC1A*-GFP和过表达株系*OE-TC1A#1*、*OE-TC1A#2*均由湖南省作物表观遗传调控与发育重点实验室提供。以野生型拟南芥Col-0为对照材料。

1.2 方法

1.2.1 培养条件

拟南芥种子经消毒、层化后播种在高压灭菌的土壤中,在 $120\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1})$ 、 $(22\pm 2)\text{ }^\circ\text{C}$ 、16 h光照/8 h黑暗的生长室中培养生长。

1.2.2 非生物胁迫条件下的GUS组织化学染色和GFP荧光亚细胞定位

在正常生长条件下,对带有*TC1A*-GUS表达框的转基因品系幼苗(12 d)、叶、花和果荚进行GUS组织化学染色,取组织器官与幼苗浸于GUS染液中,抽真空后用锡箔纸包裹避光,于 $37\text{ }^\circ\text{C}$ 下孵育过夜,显色24 h后,用70%乙醇脱色,利用体视显微镜MODEL C-BD230(Nikon,日本)进行观察^[18-20]。将带有35S启动子驱动的*TC1A*-GFP表达框的农杆菌注射到本氏烟草(*Nicotiana benthamiana*)叶片中,让其瞬时表达48 h后,撕取烟草叶片在激光共聚焦显微镜(LSM880, ZeissTM,德国)下进行绿色荧光观察^[21]。

1.2.3 RNA提取和实时荧光定量PCR

采用RNA试剂盒(普洛麦格生物产品有限公司,上海)提取拟南芥幼苗总RNA, RNA经RevertAid First Strand cDNA Synthesis Kit(欧洲Fermantas公司)试剂盒反转录成cDNA。使用CFX96 Real-Time PCR System C1000 Touch Thermal Cycler(Bio-RAD Singapore)和SYBR Green Master mix (Applied Biosystems, 美国)进行实时定量PCR扩增,每个样品设3次重复。 $95\text{ }^\circ\text{C}$ 预变性10 min; $95\text{ }^\circ\text{C}$ 变性15 s,

60 °C退火15 s, 72 °C延伸30 s, 共40个循环。用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法^[22]测定相对表达水平, 以GAPDH为内参, 3次重复, 数值结果以平均值 \pm 标准偏差(SD)表示。

1.2.4 干旱胁迫处理和生理指标测定及活性氧(ROS)的组织化学染色

干旱胁迫处理: 待*OE-TC1A#1*和*OE-TC1A#2*过表达株系与Col-0植株长至5~6片真叶后, 14 d不浇水, 14 d后再复水1 d后拍照。

生理指标测定: 采用索莱宝公司的试剂盒检测果糖、葡萄糖、丙二醛(MDA)、丙酮酸和脯氨酸含量。参照李合生^[23]的方法, 用国产雷磁DDS-307型电导率仪测定相对电导率。

活性氧(ROS)的组织化学染色^[24]: 选用武汉赛维尔生物科技有限公司的植物超氧阴离子染色液(G1023-100ML), 通过NBT染色法检测超氧阴离子(O_2^-)水平; 选用武汉赛维尔生物科技有限公司的植物过氧化氢染色液(G1022-100ML), 通过DAB染色法检测过氧化氢(H_2O_2)含量。

1.2.5 植物激素的测定

将材料分为2组, 野生型拟南芥为对照组Col组, *OE-TC1A#1*和*OE-TC1A#2*过表达株系为试验组。参照文献^[25]的方法提取植物激素: 将样品在低温液氮条件下研磨成粉末, 称取200 mg, 加入0.9 mL含有生长素、细胞分裂素等同位素内标物(内标物质量浓度为10 ng/mL)的提取缓冲液(异丙醇、水、盐酸的体积比为2:1:0.002), 在4 °C下轻轻搅拌30 min后, 向每份样品中加入0.9 mL二氯甲烷, 在4 °C下搅拌30 min后以13 000 r/min离心5 min, 取1 mL下层溶液用氮吹仪吹干, 加入120 μ L甲醇和80 μ L超纯水将干燥提取物溶解, 标注样品, 备用。采用LC-MS对吲哚乙酸及其衍生物、吲哚丁酸、茉莉酸、OPDA、水杨酸、赤霉素、脱落酸等多种植物激素进行检测, 每份样品各取10 μ L注入C₁₈色谱柱, 使用ExionLC/Triple Quad质谱仪(AB SCIEX, 4500)进行分析, 由广州市唯誉智合科技有限公司完成测定。

1.2.6 转录组测序和数据分析

采集生长3周的拟南芥野生型Col-0和*OE-TC1A*过表达株系的地上部分, 由北京百迈客生物科技有

限公司进行转录组测序及分析(RNA-Seq)。具体测序步骤如下: 使用Agilent Bioanalyzer 2100系统(Agilent Technologies, CA)的RNA Nano6000 Assay Kit对RNA完整性进行评估, 以确认RNA质量是否满足建库要求。每个样品使用1 μ g的总RNA作为RNA样品制备的输入材料。建库使用NEBNext® Ultra TM RNA Library Prep Kit for Illumina试剂盒, 采用Illumina平台对构建好的文库进行测序, 并为每个样品添加索引代码以标识序列。利用DESeq2软件进行差异基因的表达分析, 鉴定拟南芥野生型和*OE-TC1A*过表达株系间的差异表达基因, 筛选参数为 $P<0.01$ 。基于Nr(NCBI蛋白质序列数据库)、Nt(NCBI核苷酸序列数据库)、Pfam(蛋白质家族数据库)、KOG(eukaryotic orthologous groups)、COG(同源蛋白质聚类系统)、Swiss-Prot(高质量蛋白质序列数据库)、KO(基因功能注释数据库)和GO(基因本体)等数据库, 对差异表达基因(DEGs)进行注释和分析。使用R语言软件包Goseq对DEGs进行GO富集分析^[26]。根据京都基因和基因组百科全书(KEGG)注释结果, 使用KOBAS(KEGG orthology-based annotation system)进行通路富集分析^[27-28]。

1.2.7 数据分析与处理

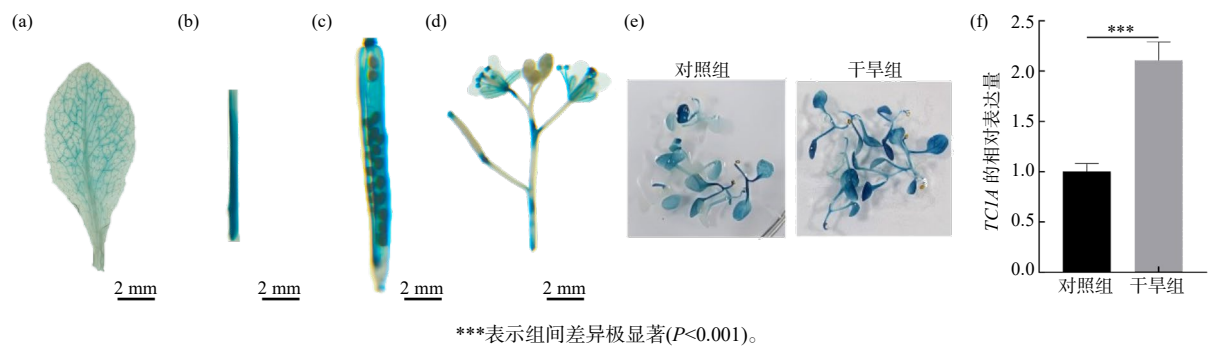
采用Excel 2021处理数据, 利用GraphPad Prism 8.0进行数据分析、统计和绘图, 采用 t 检验方法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 *TC1A*基因的表达模式分析

定量PCR检测以及报告系统的启动子活性分析能够较为直观地反映目的基因在植物不同生长环境下或不同组织器官中的相对表达量。基于此, 笔者构建了由*TC1A*基因启动子驱动的报告系统并将其导入野生型拟南芥中, 通过组织化学染色分析检测GUS报告基因在不同组织以及条件下的表达。在正常条件下, 叶、幼茎、果荚、花中都有蓝色出现(图1(a)、图1(b)、图1(c)、图1(d)), 说明MATH串联基因*TC1A*在植株的叶、花和果荚中都有表达, 并在拟南芥的生长发育过程中发挥作用。干旱处理下, 蓝色更深(图1(e)), *TC1A*基因表达上升(图1(f))。

由此可见，干旱胁迫能够诱导*TC1A*基因表达，暗示 *TC1A*基因可能参与植株受非生物胁迫的应答过程。



***表示组间差异极显著($P<0.001$)。
(a) 叶片; (b) 幼茎; (c) 果荚; (d) 花; (e) 胁迫条件下的GUS染色; (f) *TC1A*基因的相对表达量
图1 *TC1A*基因表达模式分析结果

Fig.1 Analysis of *TC1A* gene expression pattern

2.2 *TC1A*的亚细胞定位分析

为进一步揭示*TC1A*的潜在功能与作用机制,本研究构建了35S启动子驱动的*TC1A*-GFP融合蛋白表达框。通过农杆菌介导的转化,将*TC1A*-GFP融合蛋白在本氏烟草中进行瞬时表达。采用带有35S::GFP表达框的农杆菌作为对照,在荧光显微镜下观察并比较分析GFP以及*TC1A*-GFP融合蛋白的

亚细胞定位。撕取本氏烟草叶片下表皮,在激发光以及明场下进行细胞学观察,结果表明:单独的GFP荧光蛋白在细胞中均匀分布且呈现弥散状态,无明显的信号集中点,说明GFP荧光蛋白缺乏特异的亚细胞定位;*TC1A*-GFP融合蛋白的绿色荧光信号主要分布于细胞质膜和细胞核(图2),推测*TC1A*可能在这2个亚细胞结构中发挥作用。

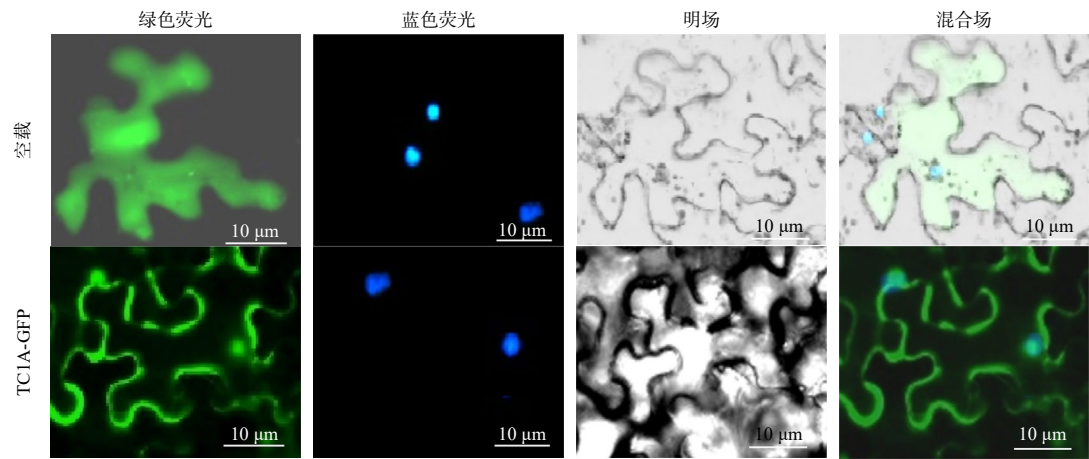


图2 *TC1A*-GFP融合蛋白的亚细胞定位分析结果
Fig.2 Subcellular localization of *TC1A*-GFP fusion protein

2.3 *TC1A*过表达植株对干旱胁迫的反应

*TC1A*的表达因受到干旱胁迫的诱导而上调(图1(f)),暗示其可能参与调控干旱应答反应。由图3可知,在干旱处理14 d后,Col-0植株萎蔫枯死,且复水后无法恢复活性,说明Col-0野生型在实验处理

条件下已丧失活性;在干旱条件下, *TC1A*过表达植株的部分叶片仍然为绿色,萎蔫程度较野生型的轻,且复水后能继续生长,说明*TC1A*过表达植株在干旱条件下依然存有活力。另外, *TC1A*基因过表达植株(特别在生长早期)整体较Col-0植株矮小。

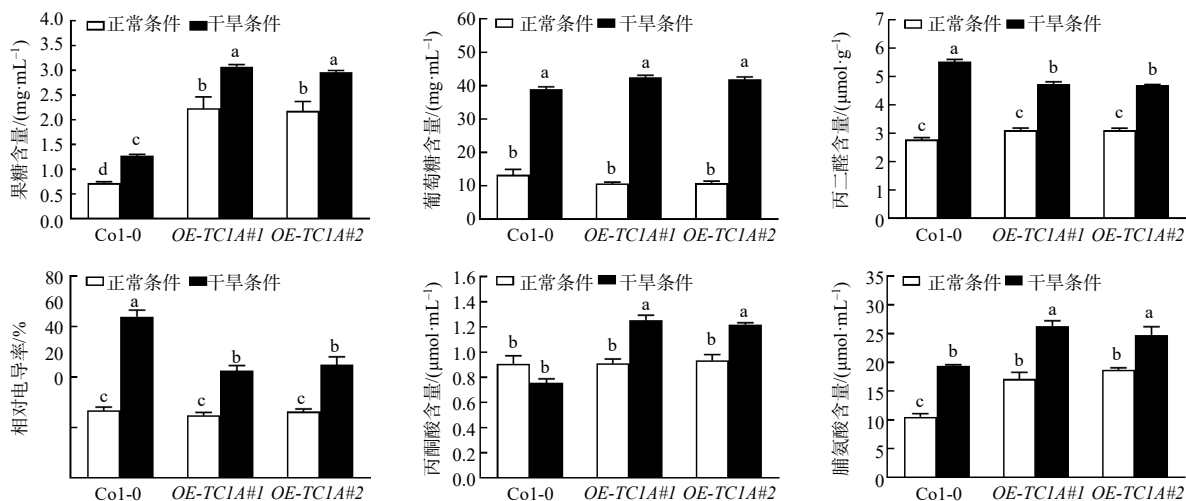


图3 不同生长条件下Col-0和TC1A过表达株系的表型

Fig.3 Phenotypes of Col-0 and overexpressing TC1A lines under different growth conditions

处理后对果糖含量、葡萄糖含量、丙二醛含量、相对电导率、丙酮酸含量、脯氨酸含量等多项生理指标进行测定,结果(图4)表明:干旱处理后,过表达植株的相对电导率和丙二醛含量较野生型的低,

果糖含量、丙酮酸含量和脯氨酸含量显著高于野生型的,说明TC1A过表达植株可能通过降低电导率和丙二醛含量,提高果糖、丙酮酸和脯氨酸含量来应对干旱造成的胁迫。



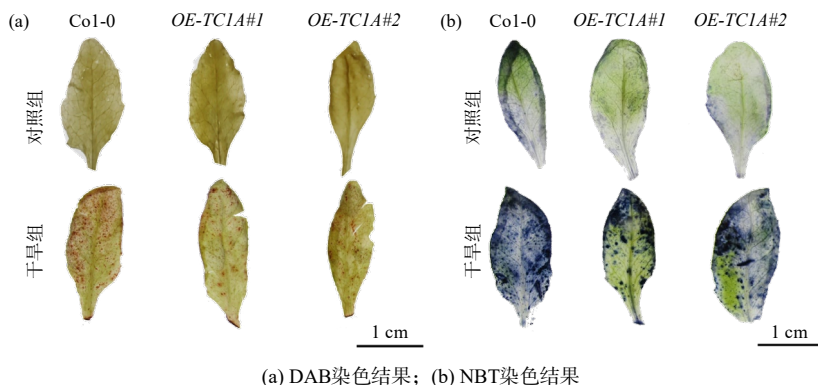
同一指标不同小写字母表示6个处理间的差异有统计学意义($P < 0.05$)。

图4 拟南芥野生型和TC1A过表达株系的生理生化指标

Fig.4 Physiological and biochemical indexes in wild-type and TC1A overexpressing *Arabidopsis thaliana* under drought stress

DAB和NBT染色结果(图5)显示,在非胁迫条件下,Col-0植株叶片与TC1A过表达植株的染色无显

著差异;而在干旱条件下,野生型叶片的染色比TC1A过表达株系的染色更深,野生型叶片积累了更

图5 野生型和*TC1A*过表达株系叶片的活性氧检测结果Fig.5 Detection result of reactive oxygen species in the leaves of wild-type and overexpressed *TC1A* strains

多的棕色和蓝色沉淀,表明*TC1A*过表达植株叶片中的过氧化物含量和超氧阴离子水平更低,叶片损伤程度比野生型的轻。这些结果表明,在相同的干旱胁迫条件下,*TC1A*过表达植株较野生型Col-0具有更强的抗干旱能力,说明*TC1A*水平升高能显著增强植株的耐旱能力。

2.4 *TC1A*过表达植株的转录组分析

分析*TC1A*过表达植株与Col-0植株之间的转录组数据,发现两者之间共有1 185个差异表达基因(DEGs),包含显著差异表达基因700个,其中351个

基因表达下调,349个基因表达上调。GO注释结果表明,显著差异表达基因主要富集在植物的代谢调控、化合物合成项、细胞结构、蛋白存储和逆境响应项,涉及显著差异基因数量最多的是分子功能中的DNA结合转录因子活性。KEGG分析结果显示,DEGs主要富集在植物激素信号转导途径、苯丙烷类生物合成途径和苯丙氨酸代谢途径中,显著差异基因数量最多的通路是植物激素信号转导途径,占所有DEGs的28%(图6)。推测*TC1A*可能参与调控植物内源激素的水平。

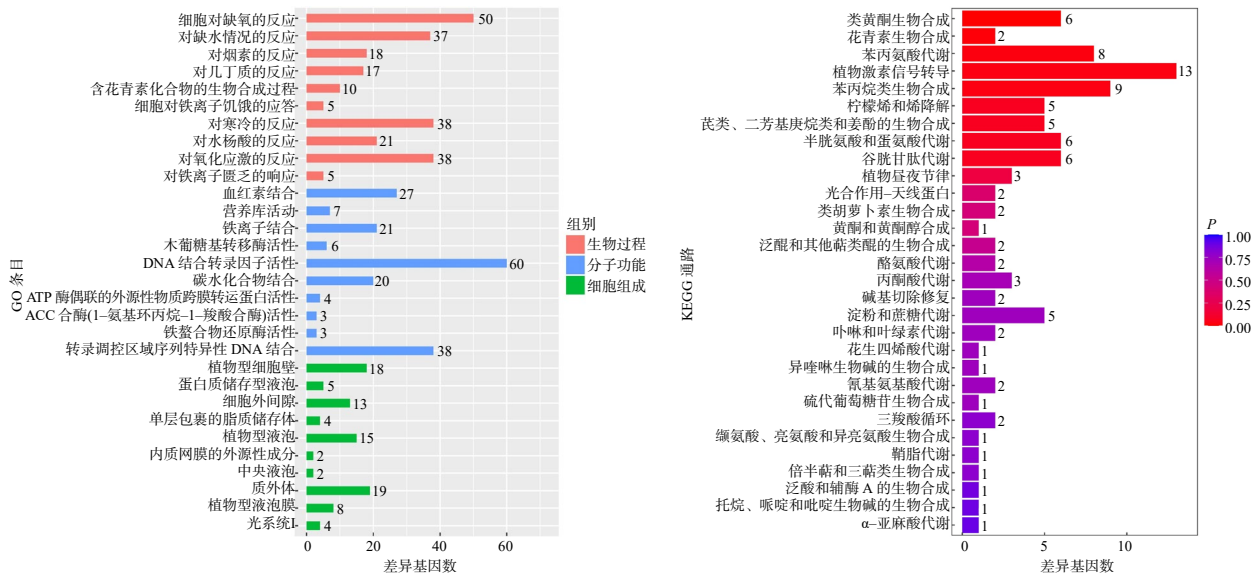


图6 显著差异表达基因的KEGG和GO功能注释结果

Fig. 6 KEGG and GO functional annotations for significantly differentially expressed genes

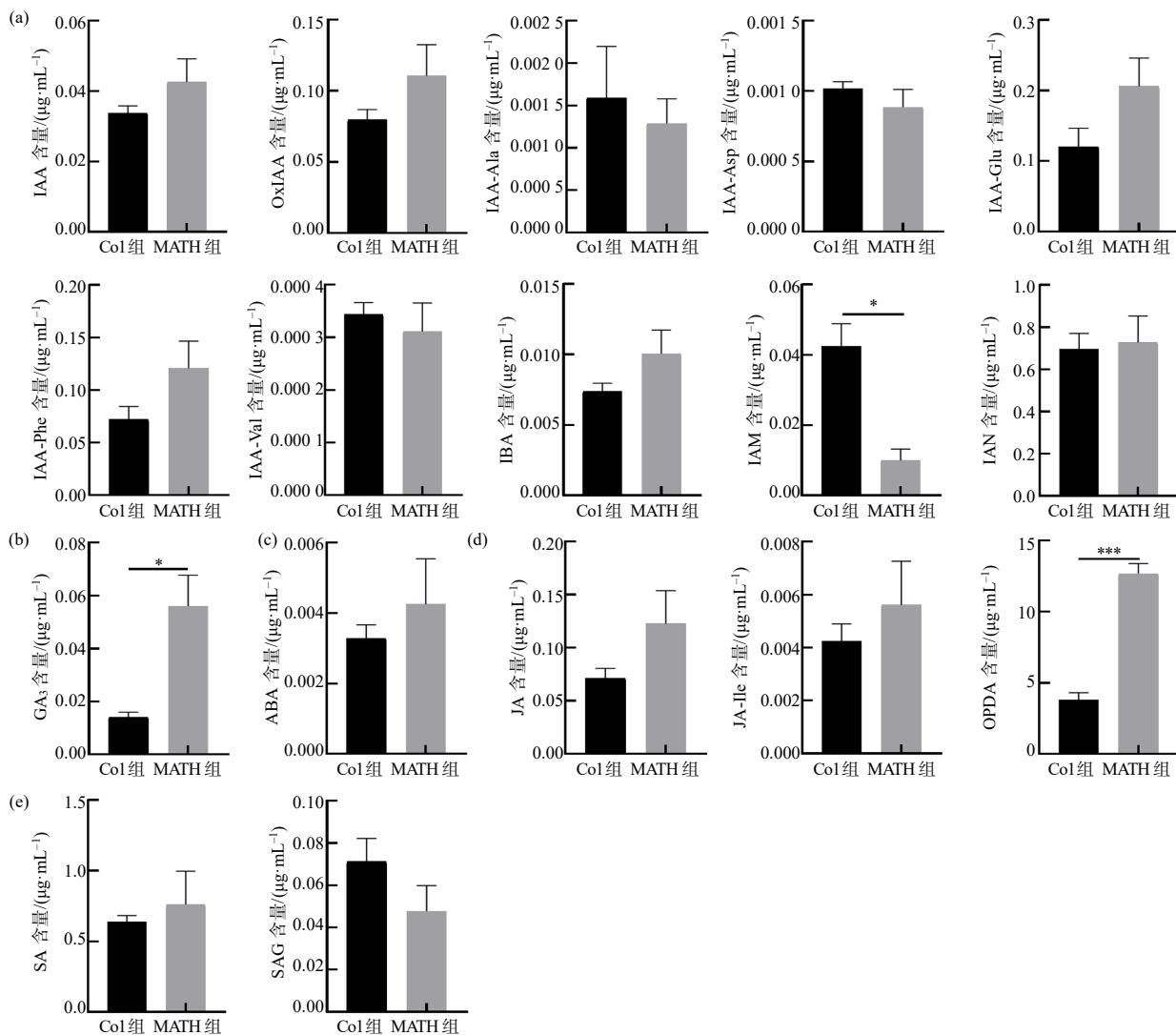
2.5 *TC1A*过表达植株的激素谱分析

植物可以通过调控体内的激素含量来应对外界胁迫对植物造成的伤害,但植物中存在多种激素且其含量普遍较低,为了从整体水平上探究*TC1A*过表达植株中的激素水平,进而揭示*TC1A*对植物激

素的调控作用,本研究通过LC-MS分析测定了5类激素的含量,以探索*TC1A*-植物激素-耐旱之间的关系。在检测到的17种激素成分中,与野生型植株(Col组)相比较,吲哚-3-乙酸(IAA)、IAA代谢物(OxIAA)、吲哚乙酸-丙氨酸(IAA-Ala)、吲哚乙酸-

天冬氨酸(IAA-Asp)、吲哚乙酸-谷氨酸(IAA-Glu)、吲哚乙酸-苯丙氨酸(IAA-Phe)、吲哚乙酸-缬氨酸(IAA-Val)、吲哚丁酸(IBA)、吲哚乙腈(IAN)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)、茉莉酸-异亮氨酸(JA-Ile)、水杨酸(SA)和水杨酸2-O- β -葡萄糖苷(SAG)共14种成分在*TC1A*过表达植株(MATH组)中的含量变化不显著;吲哚乙酰胺(IAM)、赤霉素(GA₃)和12-氧-植物二烯酸(OPDA)这3种激素的含量在*TC1A*过表达植株中显著或极显著增加,其中OPDA的含量变化

最为显著($P < 0.001$)(图7)。推测*TC1A*通过促进OPDA而非ABA的累积来参与植物干旱应答反应。已有研究表明OPDA能促进气孔关闭并提升植物保水能力,进而提升植物耐旱能力^[29-31]。IAM属于生长素类,相比于Col-0植株,*TC1A*过表达植株中的IAM含量显著下降,赤霉素GA₃含量显著上升,这2种激素的变化均不利于植株的成长,这可能是*TC1A*过表达植株较Col-0植株矮小的原因。



(a) 生长素类及其同系物的含量变化; (b) 赤霉素的含量变化; (c) 脱落酸的含量变化; (d) 茉莉酸类激素的含量变化; (e) 水杨酸类激素的含量变化

图7 野生型拟南芥与*TC1A*过表达植株中的激素含量

Fig. 7 Hormone content in wild-type and *TC1A*-overexpressing *Arabidopsis* plants

3 结论与讨论

在哺乳动物中,有关含MATH结构域蛋白的功能已有较深入的研究,这类蛋白最初被鉴定为适配器分子,它们来自细胞表面受体的上游信号传递

给下游效应因子^[6],具有天然免疫、获得性免疫和细胞增殖^[14]等功能。在植物中,MATH结构域的基因参与非生物胁迫过程,如拟南芥的BTB/POZ-MATH (BPM)蛋白直接与ABA负调控因子AtHB6相互作用,AtHB6负调控ABA的指示基因*RD29B*的表达,进

而影响植株的缺水(如寒冷、高盐和干燥)反应^[16,29]。

本研究结果显示,过表达*TC1A*基因能显著提升植株耐旱的能力,表现为叶片枯萎程度较轻而植株存活率更高。在*TC1A*过表达植物中,茉莉酸合成途径中的中间产物OPDA水平显著高于Col-0中的含量,而ABA含量变化并不显著。已有研究表明OPDA能促进植物抗逆^[30-32],推测*TC1A*过表达植株耐旱能力的提高可能与OPDA水平的上升有关,而与ABA的关系不大。OPDA水平的上升可能促进抗非生物胁迫重要因子如果糖、丙酮酸和脯氨酸含量增加,为*TC1A*过表达植物耐旱能力的提高提供生化物质的保障。这些结果也表明*TC1A*参与调控植物应对干旱胁迫的过程,且其与已知ABA依赖的耐旱途径不同,具有较为独特的调控机制。

另外,*TC1A*过表达植株(特别在生长早期)较Col-0植株矮小,说明*TC1A*基因可能参与调控植物的生长发育过程。生长素和赤霉素与植物生长发育密切相关,从激素测定结果来看,过表达植株体内的生长素类激素IAM含量下降、赤霉素类激素GA₃含量上升,推测*TC1A*可能同时调控植物生长与抗逆。*TC1A*的双重作用机制及其平衡生长与逆境应答的具体机理还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] UREN A G, VAUX D L. TRAF proteins and meprins share a conserved domain[J]. Trends in Biochemical Sciences, 1996, 21(7): 244-245.
- [2] SUNNERHAGEN M, PURSGLOVE S, FLADVAD M. The new MATH: homology suggests shared binding surfaces in meprin tetramers and TRAF trimers[J]. FEBS Letters, 2002, 530(1/2/3): 1-3.
- [3] BRADLEY J R, POBER J S. Tumor necrosis factor receptor-associated factors(TRAFs)[J]. Oncogene, 2001, 20(44): 6482-6491.
- [4] ZAPATA J M, PAWLOWSKI K, HAAS E, et al. A diverse family of proteins containing tumor necrosis factor receptor-associated factor domains[J]. The Journal of Biological Chemistry, 2001, 276(26): 24242-24252.
- [5] ROTHE M, WONG S C, HENZEL W J, et al. A novel family of putative signal transducers associated with the cytoplasmic domain of the 75 kDa tumor necrosis factor receptor[J]. Cell, 1994, 78(4): 681-692.
- [6] BRINK R, LODISH H F. Tumor necrosis factor receptor(TNFR)-associated factor 2A(TRAF2A), a TRAF2 splice variant with an extended RING finger domain that inhibits TNFR2-mediated NF-kappaB activation[J]. The Journal of Biological Chemistry, 1998, 273(7): 4129-4134.
- [7] YE H, PARK Y C, KREISHMAN M, et al. The structural basis for the recognition of diverse receptor sequences by TRAF2[J]. Molecular Cell, 1999, 4(3): 321-330.
- [8] KONGCHUM P, HALLERMAN E M, HULATA G, et al. Molecular cloning, characterization and expression analysis of *TLR9*, *MyD88* and *TRAF6* genes in common carp(*Cyprinus carpio*)[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2011, 30(1): 361-371.
- [9] 吕彤彤, 颜文慧, 梁艳, 等. BTB蛋白泛素化介导植物发育和逆境应答的研究进展[J]. 生物工程学报, 2024, 40(1): 63-80.
- [10] PEŠKAN-BERGHÖFER T, SHAHOLLARI B, GIONG P H, et al. Association of *Piriformospora indica* with *Arabidopsis thaliana* roots represents a novel system to study beneficial plant-microbe interactions and involves early plant protein modifications in the endoplasmic reticulum and at the plasma membrane[J]. Physiologia Plantarum, 2004, 122(4): 465-477.
- [11] ZHAO L M, HUANG Y, HU Y, et al. Phylogenetic analysis of *Brassica rapa* MATH-domain proteins[J]. Current Genomics, 2013, 14(3): 214-223.
- [12] WEBER H, BERNHARDT A, DIETERLE M, et al. *Arabidopsis* AtCUL3a and AtCUL3b form complexes with members of the BTB/POZ-MATH protein family[J]. Plant Physiology, 2005, 137(1): 83-93.
- [13] WEBER H, HELLMANN H. *Arabidopsis thaliana* BTB/POZ-MATH proteins interact with members of the ERF/AP2 transcription factor family[J]. The FEBS Journal, 2009, 276(22): 6624-6635.
- [14] JURANIĆ M, SRILUNCHANG K O, KROHN N G, et al. Germline-specific MATH-BTB substrate adaptor MAB1 regulates spindle length and nuclei identity in maize[J]. The Plant Cell, 2012, 24(12): 4974-4991.
- [15] CHEN L Y, LEE J H, WEBER H, et al. *Arabidopsis* BPM proteins function as substrate adaptors to a CULLIN3-based E3 ligase to affect fatty acid metabolism in plants[J]. The Plant Cell, 2013, 25(6): 2253-2264.
- [16] LECHNER E, LEONHARDT N, EISLER H, et al. MATH/BTB CRL3 receptors target the homeodomain-leucine zipper ATHB6 to modulate abscisic acid signaling[J]. Developmental Cell, 2011, 21(6): 1116-1128.
- [17] AO K, ROHMANN P F W, HUANG S, et al. Puncta-localized TRAF domain protein TC1b contributes to the autoimmunity of snc1[J]. Plant Journal, 2023, 114(3): 591-612.
- [18] JEFFERSON R A, KAVANAGH T A, BEVAN M W. GUS fusions: beta-glucuronidase as a sensitive and

- versatile gene fusion marker in higher plants[J]. The EMBO Journal, 1987, 6(13): 3901–3907.
- [19] 余媛, 赵莺婕, 郭磊, 等. 拟南芥含MATH结构域基因*AtSb3*的表达分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2013, 39(5): 489–494, 565.
- [20] 谭安琪, 刘瑞琪, 何礼庆, 等. β -罗勒烯诱导表达的*SFIBO*基因候选启动子短截分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(22): 7309–7315.
- [21] XU F, KAPOS P, CHENG Y T, et al. NLR-associating transcription factor bHLH84 and its paralogs function redundantly in plant immunity[J]. PLoS Pathogens, 2014, 10(8): e1004312.
- [22] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method[J]. Methods, 2001(4): 25: 402–408.
- [23] 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.
- [24] JAMBUNATHAN N. Determination and detection of reactive oxygen species(ROS), lipid peroxidation, and electrolyte leakage in plants[J]. Methods in Molecular Biology, 2010, 639: 292–298.
- [25] PAN X Q, WELTI R, WANG X M. Quantitative analysis of major plant hormones in crude plant extracts by high-performance liquid chromatography-mass spectrometry[J]. Nature Protocols, 2010, 5(6): 986–992.
- [26] YOUNG M D, WAKEFIELD M J, SMYTH G K, et al. Gene ontology analysis for RNA-seq: accounting for selection bias[J]. Genome biology, 2010, 11(2): R14.
- [27] MAO X Z, CAI T, OLYARCHUK J G, et al. Automated genome annotation and pathway identification using the KEGG Orthology(KO) as a controlled vocabulary[J]. Bioinformatics, 2005, 21(19): 3787–3793.
- [28] KANEHISA M, ARAKI M, GOTO S, et al. KEGG for linking genomes to life and the environment[J]. Nucleic Acids Research, 2007, 36: D480–D484.
- [29] HUANG Y, YANG R Q, LUO H L, et al. *Arabidopsis* protein phosphatase PIA1 impairs plant drought tolerance by serving as a common negative regulator in ABA signaling pathway[J]. Plants, 2023, 12(14): 2716.
- [30] GENG D L, WANG R Y, ZHANG Y, et al. A 13-LOX participates in the biosynthesis of JAs and is related to the accumulation of baicalein and wogonin in *Scutellaria baicalensis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1204616.
- [31] MERLAEN B, DE KEYSER E, VAN LABEKE M C. The jasmonic acid pathway, rather than abscisic acid, may partly explain contrasting stomatal responses in two strawberry cultivars under osmotic stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 151: 21–33.
- [32] SAVCHENKO T, DEHESH K. Drought stress modulates oxylipin signature by eliciting 12-OPDA as a potent regulator of stomatal aperture[J]. Plant Signaling & Behavior, 2014, 9(4): e28304.

责任编辑: 毛友纯

英文编辑: 罗 维