

DOI:10.12171/j.1000-1522.20230374

盐胁迫下胡杨根系发育与遗传调控

张波¹ 卢凯燕¹ 张晓宇¹ 邬荣领²

(1. 北京林业大学理学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学生物科学与技术学院, 计算生物学中心, 北京 100083)

摘要:【目的】探究胡杨主根分别在正常和盐胁迫条件下的生长适应性模式, 有效定位影响胡杨根系表型性状的显著数量性状座位(QTL), 将遗传调控网络可视化, 进一步探究胡杨根系表型性状在盐胁迫下的遗传调控机制。【方法】基于胡杨在正常和盐胁迫条件下的表型与基因型数据, 运用主成分分析、方差分析和动态模型拟合等统计方法分析表型变化规律, 采用功能作图方法定位显著 QTL, 将根系在盐胁迫下表型性状的遗传调控网络可视化。【结果】(1)相关性分析表明, 胡杨根系性状在正常条件下表现出高度协同作用, 而在盐胁迫下通过减少根数量来增加平均根长; 基于主成分分析确定了主根长、主根表面积和主根数量作为研究的主要表型性状; 与正常条件相比, 盐胁迫对主根长、主根表面积和主根数量3种表型性状产生了抑制作用。比较拟合优度 R^2 发现, 相较于 Logistic、Richards 和 Weibull 生长方程, Gompertz 模型表现最优。(2)在正常条件下, 分别定位到 100、89、85 个调控主根长、主根表面积、主根数量的显著 QTLs, 主要分布于连锁群 1、4、5、14 和 15; 在盐胁迫下, 分别定位到 91、85、87 个调控以上3个性状的显著 QTLs, 集中分布于 2、3、5、13 和 18 连锁群。(3)遗传效应分析显示, 两种条件下影响主根长度的显著 QTLs 遗传效应均随时间持续上升; 影响主根数量的显著 QTLs 主要表现为持续上升, 部分位点表现为先升后降或先降后升的趋势; 影响主根表面积 of 显著 QTLs 在正常条件下呈现3种模式—先升后降、持续波动上升和先升后降再升, 而在盐胁迫下大多持续上升。(4)正常条件下, 分别注释到影响主根长、主根表面积、主根数量表型性状的 21、14、14 个候选基因, 主要集中于基本的代谢过程、生长素转运、染色体分离等; 盐胁迫下分别注释到 19、17、15 个候选基因, 主要富集于胁迫响应、氧化还原平衡、铁离子运输和 tRNA 修饰等。(5)可视化遗传网络发现, 枢纽基因 (*LOC105114908*) 和 (*LOC105120566*) 可能参与胡杨盐胁迫响应。【结论】盐胁迫显著影响了胡杨根系的生长发育。运用多种统计模型, 本研究定位到影响根系生长的显著 QTLs, 揭示了其遗传效应随环境变化的动态特征。研究结果为理解胡杨适应盐胁迫的遗传调控基础提供了新见解, 并为林木遗传改良研究提供了方法支持。

关键词: 胡杨; 盐胁迫; 功能作图; 遗传效应; 遗传网络; 数量性状基因座位; 主根性状

中图分类号: S758.5; S792.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2025)01-0072-13

引文格式: 张波, 卢凯燕, 张晓宇, 等. 盐胁迫下胡杨根系发育与遗传调控 [J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(1): 72-84.
Zhang Bo, Lu Kaiyan, Zhang Xiaoyu, et al. Root development and genetic regulation in *Populus euphratica* under salt stress [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(1): 72-84.

Root development and genetic regulation in *Populus euphratica* under salt stress

Zhang Bo¹ Lu Kaiyan¹ Zhang Xiaoyu¹ Wu Rongling²

(1. School of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Center of Computational Biology, School of Biological Sciences and Biotechnology,
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] This paper studies the growth adaptability pattern of *Populus euphratica* root under normal and salt stress conditions, effectively locates the significant quantitative trait loci (QTL) affecting the phenotypic traits of *P. euphratica* root, visualizes genetic regulation network, and explores the genetic

收稿日期: 2023-12-29 修回日期: 2024-06-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(32070601)。

第一作者: 张波。主要研究方向: 统计学。Email: zhang_bo@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学理学院。

责任作者: 张晓宇, 教授。主要研究方向: 统计学。Email: xy Zhang@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

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

regulation mechanism of phenotypic traits of *P. euphratica* root under salt stress. [Method] Based on phenotypic and genotypic data of *P. euphratica* under normal and salt stress conditions, statistical methods such as principal component analysis, variance analysis, and dynamic model fitting were used to analyze phenotypic variation patterns, locate significant QTL by functional mapping, and visualize the genetic network of phenotypic traits in root system under salt stress. [Result] (1) Correlation analysis showed that *P. euphratica* root traits exhibited high synergy under normal conditions, but under salt stress, the roots reduced in number while increased in average length. PCA identified main root length, main root surface area, and main root number as the primary phenotypic traits for study. Compared with normal conditions, salt stress inhibited the growth of these three traits. Comparison of goodness-of-fit R^2 revealed that the Gompertz model performed best among Logistic, Richards, and Weibull growth equations. (2) Under normal conditions, 100, 89, and 85 significant QTLs regulating main root length, main root surface area, and main root number were identified, respectively, mainly distributed on linkage groups 1, 4, 5, 14, and 15. Under salt stress, 91, 85, and 87 significant QTLs regulating these three traits were located, concentrated on linkage groups 2, 3, 5, 13, and 18. (3) Genetic effect analysis showed that the significant QTLs affecting main root length exhibited continuously increasing genetic effects over time under both conditions. The significant QTLs influencing main root number mainly showed a continuous increase, with some loci displaying trends of first increasing then decreasing or first decreasing then increasing. The significant QTLs affecting main root surface area exhibited three patterns under normal conditions: first increasing then decreasing, continuously fluctuating upwards, and first increasing then decreasing before increasing again, while most showed a continuous increase under salt stress. (4) Under normal conditions, 21, 14, and 14 candidate genes were annotated for traits of main root length, main root surface area, and main root number, respectively, mainly involved in basic metabolic processes, auxin transport, and chromosome segregation functions. Under salt stress, 19, 17, and 15 candidate genes were annotated for these traits, respectively, primarily enriched in stress response, redox balance, iron ion transport, and tRNA modification functions. (5) The genetic network was visualized, revealing hub genes (*LOC105114908* and *LOC105120566*) might involve in *P. euphratica*'s response to salt stress. [Conclusion] Salt stress significantly affects the growth and development of *P. euphratica* roots. Using various statistical models, significant QTLs influencing root growth are located, demonstrating their dynamic genetic effects with environmental changes. The results provide new insights into understanding the genetic regulatory basis of *P. euphratica*'s adaptation to salt stress and offer methodological support for forest tree genetic improvement research.

Key words: *Populus euphratica*; salt stress; functional mapping; genetic effects; genetic network; quantitative trait loci (QTL); taproot trait

作为中国西北部戈壁荒漠中独有的成林乔木, 胡杨(*Populus euphratica*)展现出对复杂盐碱环境的强适应力, 其顽强的生命力主要归功于强劲根系。根系是植物吸收水分和营养, 应对生态变化的关键器官, 尤其在逆境下起着至关重要的作用^[1-3]。干旱、盐碱等非生物胁迫严重影响了胡杨的生长发育, 尽管已有研究^[4]探讨了胡杨根系在逆境下的生理机制, 但其根系耐盐性的遗传特性仍缺乏系统性探究。研究胡杨在盐胁迫下根系的遗传调控机制, 可揭示其适应复杂环境的生长特性, 并对农作物和林木的分子标记辅助育种具有重要意义。

研究人员对胡杨根系在盐胁迫下的生长调控机

制进行了积极探索。Wang 等^[5]研究表明: 过表达 *PAGERF16* 基因可降低胡杨的生根率, 推迟生根时间, 同时显著促进侧根的增殖和增厚, 而主根长度未受影响。Fan 等^[6]研究了 *SPSNAC042* 基因在盐胁迫和干旱胁迫下的作用, 发现该基因能够促进根系发育, 增强胡杨对环境胁迫的耐受性。此外, Liu 等^[7]对 *WUSCHEL-related homeobox (WOX)* 转录因子在胡杨不定根响应逆境胁迫过程中的作用机制进行了研究, 发现 *WOX11/12a-SMALL AUXIN UP RNA36* 模块通过调节生长素信号途径来促进不定根的发育, 增强了对盐胁迫的适应能力。上述研究探究了特定基因在胡杨根系耐盐性中的作用, 但主要集中

单一表型性状的遗传机制,而对多个根系性状在盐胁迫下的综合遗传分析较为匮乏。因此,研究胡杨根系在盐胁迫下多个表型性状的遗传调控机制是十分必要的。

利用数量性状座位(quantitative trait locus, QTL)定位的方法来解析复杂性状的遗传机制是一种十分有效的手段。Ma等^[8]提出了功能作图的分析方法,使用了与时间相关的生物生长函数进行分析,获得了随时间变化且与生物生长相关的QTL。研究动态性状有助于揭示基因的动态表达,为胡杨根系性状遗传调控研究提供理论依据。本研究主要选择胡杨根系在盐胁迫下的主根长、主根表面积和主根数量3个表型性状,拟采用主成分分析、方差分析和动态模型拟合等多种统计方法,分析这些性状的表型生长变化趋势,探究胡杨主根分别在正常和盐胁迫条件下的生长适应性模式。通过功能作图对正常和盐胁迫条件下的表型与基因型数据进行关联分析,有效定位影响胡杨根系表型性状的显著QTL,并进一步将遗传调控网络可视化,探究胡杨根系表型性状在盐胁迫条件下的遗传调控机制,旨在以新视角揭示胡杨根系生长发育的遗传调控机制。

1 材料与方法

1.1 材料

研究对象选用的胡杨母本 Pe-1 和父本 0046 均来自新疆库尔勒地区^[9],亲本间地理距离为 31 km。2014 年,将父本 0046 的雄性花枝在北京林业大学人工气候室中进行水培,收集并保存发育完全的花粉于 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的 EP 管中。胡杨母本 Pe-1 全株移栽至北京林业大学温室种植,在雌花完全发育后,使用父本 0046 的花粉进行人工授粉,6 月中旬获得成熟种子。种子在试管中培养 4 个月后,幼苗移栽至基质中,最终获得 408 株全同胞子代,这些子代保存于北京林业大学温室苗床中。通过这 408 个胡杨全同胞个体的组培无性系化和扩繁保存实验,最终获得 156 个能够在生根培养基上生根并正常生长发育成完整植株的系号。生根培养基配方为 1/2 MS + 0.4 mg/L IBA + 25 g/L 蔗糖 + 8 g/L 琼脂。实验过程中,每个系号保持 50 株以上单株。

1.2 研究方法

1.2.1 盐胁迫浓度确定

实验设置了 4 个 NaCl 浓度梯度:0.1%(17.111 6 mmol/L)、0.3%(51.334 7 mmol/L)、0.5%(85.557 8 mmol/L)和 0.7%(119.781 0 mmol/L)。为确定盐胁迫的适宜浓度,从 156 个胡杨无性系中随机选择 20 个系号进行盐胁迫浓度筛选预实验,每个系号

5 个重复。所有系号均选取长度约 10 mm,包含 4~6 片叶片的顶芽进行接种,并培养 45 d,期间统计生根情况(生根率和根系表型)。合适的盐胁迫浓度既能诱导轻度胁迫表型,又不完全抑制植物生根与生长。

1.2.2 表型性状测定

分别在正常条件和盐胁迫下对 156 个胡杨无性系进行试管接种实验。每个系号选择生长状况一致的单株,截取长度约 10 mm 且具 4~6 片叶片的顶芽,接种到长 300 mm、内径 45 mm 的圆柱平底玻璃试管中进行培养,每个试管均加入 260 mL 生根培养基。每 24 个试管为一组,放置在 3×8 格子的试管架中。所有试管苗均在组培间统一培养条件下生长,光照强度为 1 500 lx,温度为 $26\text{ }^{\circ}\text{C}$,光照周期为 16 h 光照、8 h 黑暗。所有系号统一在接种后第 13 天开始,使用 Clark 等^[10]的方法搭建的 360° 拍照系统进行图像采集,每隔 5 d 采集一次,共进行 14 次采集,持续 78 d。试管接种实验结果显示:在正常条件下,156 个系号均能正常生根,并获得根系生长数据;在盐胁迫条件下,117 个系号能够正常生根并获得根系生长数据。实验在正常和盐胁迫条件下均获得 7 种动态表型性状数据,包括主根长度、主根表面积、主根数量、根体积、平均根直径、平均根长度和最大根长度。每个系号进行多次接种,以确保最终每个系号在每个处理下获得较一致的 3 个重复的根系生长状态数据^[11]。

1.2.3 SNP 标记开发

采集 F1 代每个单株的叶片,使用液氮速冻后保存于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱。随后,使用 TIANGEN 试剂盒提取基因组 DNA,并采用 NanoDrop 2000 (Thermo Scientific)测定 DNA 的浓度和纯度。将质量合格的 DNA 样品送至上海美吉生物公司 (Majorbio, Shanghai),利用 RAD 技术在 Illumina HiSeq2500 平台上进行高通量测序。基于测序获得的 SNP 标记,构建了全同胞群体的胡杨连锁图谱。该图谱包含 8 305 个 SNP 位点,分布在 19 个连锁群中,总长度为 4 574.89 cM,标记间的平均距离为 0.55 cM。根据孟德尔分离原理,将标记分为测交标记和杂交标记两类,测交标记包括 $lm\times ll$ 和 $nm\times np$ 型,杂交标记记为 $hk\times hk$,测交标记有 6 886 个,杂交标记有 1 419 个。

1.2.4 表型数据的分析

针对胡杨在正常与盐胁迫条件下的 7 个动态表型性状,利用 14 个时间点测定的表型值分别进行相关性分析、主成分分析和方差分析。本研究采用 Pearson 相关性分析探究这些表型性状在不同环境

下的相互关系。对数据集进行 Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) 检验和巴特利特的球形检验, 以确保数据满足主成分分析的条件。开展主成分分析和方差分析, 利用 R 语言中的 aov 函数进行组间差异检验, 并以箱线图展示, 以评估不同环境条件下表型性状的差异, 探究环境因素对表型性状生长的影响。针对 Logistic^[12]、Richards^[13]、Weibull^[14]、Gompertz^[15] 经典生长模型进行数值实验, 确定拟合胡杨根系生长的最优模型。

1.2.5 功能作图

功能作图是将描绘生长表型性状的生长曲线嵌入到 QTLs 定位框架中的统计分析方法^[8], 以 $n(n=156)$ 个样本为作图群体, 每个个体 i 在 $T(T=14)$ 个时间点测得的表型向量记为 $\mathbf{p}_i = \mathbf{p}_i(1), \mathbf{p}_i(2), \dots, \mathbf{p}_i(T)$, 其生长曲线可用 Gompertz 方程拟合。

$$g(t) = a \exp(-b \exp(-ct)) \quad (1)$$

式中: $g(t)$ 为时间 t 的表型值, a 代表初始生长值, b 代表生长速率, c 代表最大生长天数。

在功能作图框架中, 测交标记 ($lm \times ll$ 和 $nm \times np$) 为 2 种基因型, 杂交标记 ($hk \times hk$) 为 3 种基因型, 其中每个 SNP 位点第 j 种基因型分组下, 群体的表型性状服从一个多元正态分布。

$$f_j(\mathbf{p}_i) = \frac{1}{(2\pi)^{T/2} |\Sigma|^{1/2}} \exp \left[-\frac{1}{2} (\mathbf{p}_i - \mathbf{m}_j)' \Sigma^{-1} (\mathbf{p}_i - \mathbf{m}_j) \right] \quad (2)$$

式中: $\mathbf{m}_j = \mathbf{m}_j(1), \mathbf{m}_j(2), \dots, \mathbf{m}_j(T)$ 是与 \mathbf{p}_i 对应的均值向量, 可用方程 (1) 来拟合; Σ 代表不同组分的协方差矩阵。功能作图通过构建协方差矩阵减少需要估算的参数, 提高 QTLs 定位的检测能力。应用 Zhao 等^[16] 推导的一阶结构前依赖 (first-order structured antedependence, SAD) 模型构建协方差矩阵 Σ 。

$$\Sigma = \begin{pmatrix} \sigma^2(1) & \dots & \sigma^2(1, T) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma^2(T, 1) & \dots & \sigma^2(T) \end{pmatrix} \quad (3)$$

其中

$$\begin{aligned} \sigma^2(t) &= \frac{1 - \phi^{2t}}{1 - \phi^2} \gamma^2, \quad t = 1, 2, \dots, T \\ \sigma^2(t_1, t_2) &= \phi^{2t_2 - t_1} \frac{1 - \phi^{2t_1}}{1 - \phi^2} \gamma^2, \quad t_2 > t_1, \quad t_1 = 1, \dots, T \end{aligned} \quad (4)$$

式中: $\sigma^2(t)$ 是表型性状在时间 t 的方差, $\sigma^2(t_1, t_2)$ 是表型性状在时间 t_1 和 t_2 之间的协方差, γ^2 是创新方差, ϕ 是一阶时间相关参数。

结合公式 1~4, 针对每个 SNP 标记, 构建如下似然函数。

$$L(\lambda) = \prod_{j=1}^J \prod_{i=1}^{n_j} f_j(\mathbf{p}_i; \mathbf{m}_j, \Sigma) \quad (5)$$

式中: J 为 SNP 位点基因型数, n_j 为携带基因型 $j(j=1, 2, \dots, J)$ 的样本数, 满足 $\sum_{i=1}^J n_j = n$, λ 是包含所有未知参数的集合。

本研究用以下假设检验确定是否存在显著的 QTLs 影响胡杨表型性状的生长轨迹。

$$H_0: (a_j, b_j, c_j) \equiv (a, b, c), \quad j = 1, 2, \dots, J$$

$$H_1: \text{以上等式至少有一个不成立}$$

通过极大似然估计对模型参数进行估计, 通过全基因组水平上原假设 H_0 和备择假设 H_1 的计算, 可以得出各标记位点上的对数似然比 (log-likelihood ratio, LR)。

$$LR = -2(\log L_0(\lambda) - \log L_1(\lambda))$$

式中: $L_0(\lambda)$ 和 $L_1(\lambda)$ 分别是假设检验 H_0 和 H_1 下的最大似然估计^[8]。使用 pchisq 函数将对数似然比转换计算得到所有 SNPs 的 p 值后, 使用 Bonferroni 方法对检验结果进行校正, 确定显著位点的阈值, 根据阈值确定显著 QTLs^[17]。为了可视化不同基因组位置的显著性水平及其分布规律, 本研究采用曼哈顿图对分析结果进行展示, 横轴表示基因组在连锁群上的位置, 纵轴表示对应的显著性统计值 $-\lg p$ 。以上计算均使用 Rstudio 软件完成。

1.2.6 遗传效应

为探究遗传因素对胡杨根系表型性状的影响, 本研究使用功能作图估计每一个 SNP 的生长参数 a 、 b 和 c , 计算 SNP 随时间变化的遗传方差, 将其作为遗传效应, 对所有的 QTLs 遗传效应聚类。聚类可以将遗传效应相似的 QTLs 聚到一起, 通过划分不同的模块, 以分析 QTLs 的功能。

1.2.7 功能注释

为了解显著位点的功能和参与的生物学过程, 本研究对超过阈值线的显著位点进行功能注释。利用 BLAST 软件将显著位点标记对应的序列与胡杨的现有基因组数据库进行比对, 以识别候选基因, 并进行功能注释。

1.2.8 遗传网络构建

假设检验获得的显著 QTLs 在调控胡杨根系表型性状的生长中发挥关键作用, 构建这些 QTLs 的遗传网络有助于更好地理解盐胁迫下表型变异的遗传机制。通过 LASSO 回归模型^[18] 进行变量选择, 分析 QTLs 的调控关系, 使用 Cytoscape 软件 (版本 3.10.0) 绘制正常与盐胁迫两种生长条件下 QTLs 调控网络。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫浓度确定

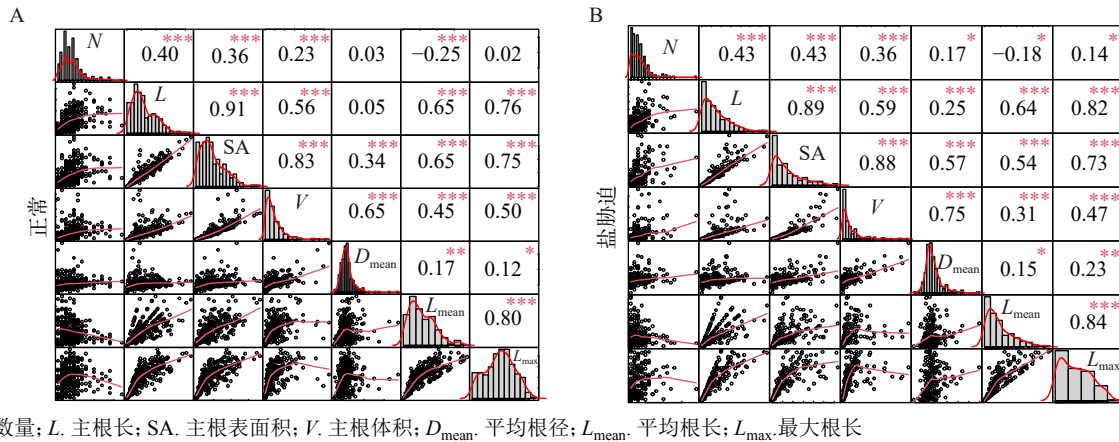
0.1%、0.3%、0.5% 和 0.7% NaCl 下的生根率分

别为 100%、72%、5% 和 2%。与正常组相比, 0.1% NaCl 下胡杨各系号的主根显著变短, 部分系号主根较细弱。0.1% NaCl 既能保证胡杨生根率, 又对胡杨根系生长产生了胁迫。因而, 最终确定 0.1% (17.111 6 mmol) 作为盐胁迫实验的适宜 NaCl 浓度, 以确保胡杨幼苗在盐胁迫条件下能正常生根和生长。此外, 观察显示大部分组培顶芽在接种 13 d 后开始生根, 这也为根系性状采集提供了起始时间点的依据。

2.2 相关性分析

在正常生长条件下, 主根的数量、长度、表面积

和体积 4 个表型性状间呈正相关, 相关系数范围为 0.23 ~ 0.91; 其中主根长与主根表面积间的相关系数为 0.91, 显示出极强的正相关, 这展现出在正常生长条件下, 主根的长度与表面积在水分和养分吸收方面的密切协同作用(图 1A)。平均根径与主根数量、主根长相关性较弱, 但与主根体积的相关系数为 0.65, 显示出显著的正相关。平均根长与主根数量呈现负相关($r = -0.25$), 与其他表型性状呈现正相关(0.17 ~ 0.80)。最大根长与主根数量的相关性极弱, 与主根长、主根表面积和平均根长呈极显著的正相关(0.75 ~ 0.80)。



N. 主根数量; L. 主根长; SA. 主根表面积; V. 主根体积; D_{mean} . 平均根径; L_{mean} . 平均根长; L_{max} . 最大根长

图 1 胡杨根系表型性状在正常(A)和盐胁迫(B)条件下的相关性分析

Fig. 1 Correlation analysis of *Populus euphratica* taproot system phenotypic traits under normal (A) and salt stress (B) conditions

在盐胁迫条件下, 主根数量、主根长、主根表面积、主根体积和平均根径 5 个表型性状间呈正相关(0.17 ~ 0.89)(图 1B)。其中主根数量、主根长和主根体积呈正相关($r > 0.36$), 平均根长与主根数量呈负相关($r = -0.18$), 但与其他表型性状呈正相关。这暗示着在盐胁迫环境中, 胡杨可能倾向于减少根的数量来增加根的平均长度, 并将其作为一种优化资源分配和提高吸收效率的适应性策略。

2.3 主成分分析

正常和盐胁迫条件下整体的 KMO 检验系数均超过 0.50, 巴特利特球形检验的 P_0 值远低于 0.05, 表明数据适用于主成分分析。主成分分析结果(表 1)表明: 在正常条件下, 前两个主成分共解释了 75.25% 的总方差, 其中第 1 主成分占 56.09%, 主要受主根长和主根表面积影响; 第 2 主成分占 19.16%, 以主根数量为主导因素。在盐胁迫条件下, 前两个主成分的累计方差解释率为 79.35%, 第 1 主成分占 58.40%, 受主根长和主根表面积影响最大; 第 2 主成分占 20.95%, 主要由主根数量和平均根长决定。综合主成分分析的结果, 选择主根长、主根表面积和主根数量 3 个性状进行下一步分析, 探讨它们在正常和盐胁迫条件下的遗传调控机制。

表 1 主成分分析

Tab. 1 Principal component analysis

项目	正常条件		盐胁迫条件	
	主成分1	主成分2	主成分1	主成分2
特征值	3.926	1.341	4.088	1.467
贡献率/%	56.09	19.16	58.40	20.95
累计贡献率/%	56.09	75.25	58.40	79.35
主根数量	0.125	0.653	0.192	0.492
主根长	0.450	0.000	0.447	-0.126
主根表面积	0.489	0.110	0.482	0.107
主根体积	0.411	0.296	0.408	0.334
平均根径	0.198	0.380	0.283	0.409
平均根长	0.390	-0.478	0.333	-0.559
最大根长	0.428	-0.317	0.416	-0.374

2.4 方差分析

方差分析用于评估胡杨主根长、主根表面积和主根数量表型性状在不同生长条件下的生长差异。相比正常生长条件, 这 3 种主要表型性状在盐胁迫下的表型数值有所降低, 表明盐胁迫对这 3 种表型性状产生了抑制作用(图 2)。

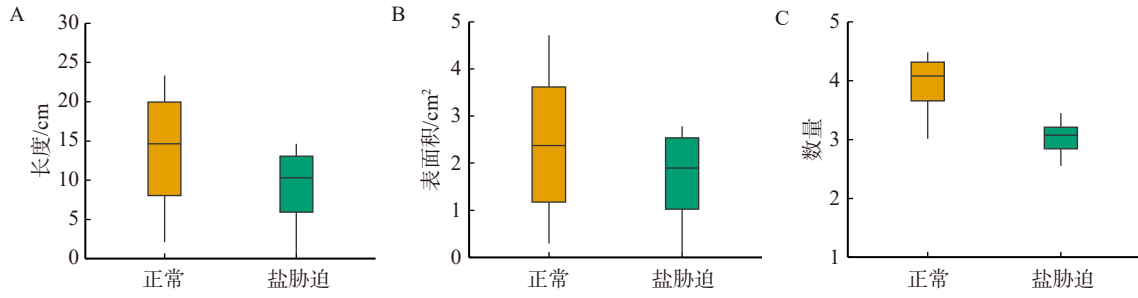


图 2 主根性状在正常和盐胁迫条件下的方差分析

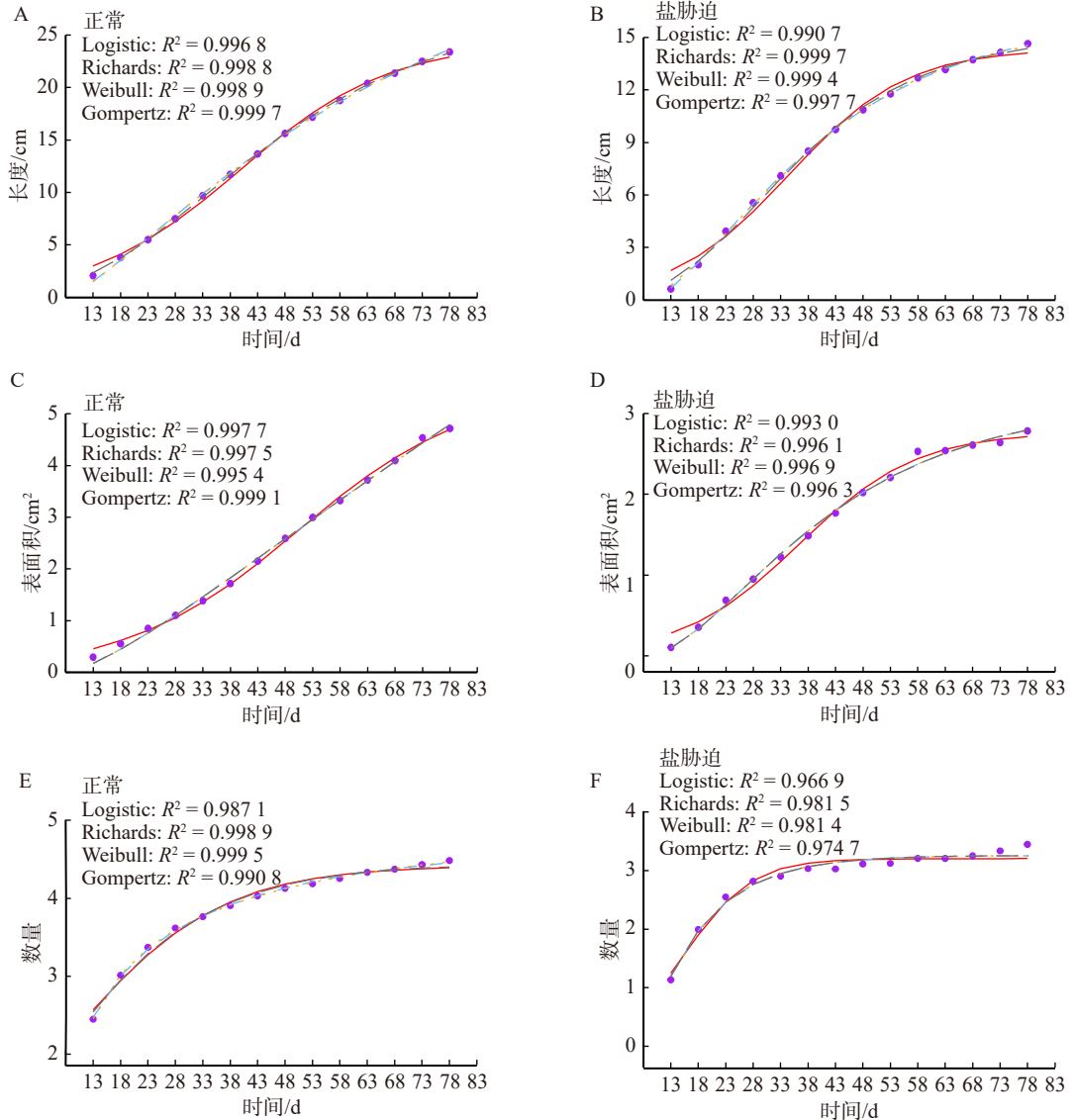
Fig. 2 Variance analysis (ANOVA) of taproot traits under normal and salt stress conditions

2.5 表型性状的动态生长拟合

本研究运用 Logistic、Richards、Weibull、Gompertz 4 种生长模型, 分别拟合正常与盐胁迫条件下主根长、主根表面积和主根数量的平均生长轨迹。这些模型在两种条件下的拟合优度均超过

0.95, 有效地描述了胡杨根系的生长趋势(图 3)。基于 Gompertz 模型适合描述生物先快后慢的不对称性生长趋势, 因此本研究选择该模型进一步探究胡杨根系遗传调控机制。

正常生长条件下, 胡杨的主根长在前期快速生



紫色点表示 3 个表型性状 14 个时间点的生长均值; 3 个表型性状的平均曲线用 Logistic 方程(红色实线)、Richards 方程(蓝色虚线)、Weibull 方程(橙色点划线)和 Gompertz 方程(灰色长虚线)拟合。

图 3 4 种模型对 3 种主根性状生长曲线的拟合

Fig. 3 Fitting of growth curves for three taproot traits using four models

长,第58天后生长速率下降(图3A);主根表面积则一直快速生长至第78天(图3C);主根数量在前期38 d内生长迅速,随后生长减缓(图3E)。盐胁迫条件下,胡杨主根长和主根表面积呈“S”型曲线生长,前期生长缓慢,随后生长速率上升,上升到最高值后又逐渐下降,逐渐呈现稳定(图3B,3D);主根数量呈现出前期快速生长,后期逐渐趋于稳定的生长模式(图3F)。

2.6 胡杨根系表型性状 QTLs 定位

通过功能作图分析,本研究定位到在不同生长条件下调控胡杨主根长、主根表面积和主根数量生长的显著 SNPs,它们零散地分布在整个基因组中。我们将显著 SNPs 称为 QTLs,以区分那些不显著的 SNPs。曼哈顿图(图4)展示了显著 QTLs 在测交类型标记和杂交类型标记这两种 SNPs 类型中的分布情况。在正常生长条件下,3个性状共定位到274个显著位点,主根长共定位到100个显著 SNPs 位点,测交类型标记占67个,杂交类型标记33个,主要分布在1号、14号和15号连锁群(图4A)。主根表面积显示有89个显著 SNPs 位点,测交类型标记63个,杂交类型标记26个,其中5号连锁群的显著 SNPs 占16.85%(图4C)。主根数量的动态生长表型定位出85个显著 SNPs 位点,测交类型标记占52个,分布在1号、3号、4号、5号、8号、9号、10号、12号、13号、14号、15号和19号连锁群;杂交类型标记33个,分布在4号、5号、6号、9号、10号、11号、12号、14号、15号、18号和19号(图4E)。

盐胁迫环境下3个性状共定位到263个显著位点,胡杨主根长定位到91个显著的 SNPs,包括测交类型标记68个和杂交类型标记23个,其中2号、3号、12号、13号和18号连锁群上的 SNPs 分别占14.29%、14.29%、12.09%、19.78%和16.48%(图4B)。主根表面积识别了85个显著的 SNPs,2号、3号和13号连锁群上的 SNPs 分别占显著 SNPs 的16.47%、38.82%和16.47%,3号连锁群识别的 SNPs 比例最高(图4D)。主根数量识别出87个显著 SNPs 位点,测交类型标记占51个,杂交类型标记36个,主要分布在1号、3号和5号连锁群,其中5号连锁群拥有最集中的 SNPs 区域,占显著标记 SNPs 位点的39.08%(图4F)。

主根长、主根表面积和主根数量的生长动态表型在两种条件下的 QTLs 分布差异反映了胡杨根系生长与环境之间的遗传关联。盐胁迫条件下表型性状的 QTLs 的显著分布变化,说明这些特殊位点对胡杨基因组响应盐胁迫环境具有重要调控作用。

2.7 显著 QTLs 的遗传效应

为探究遗传因素对胡杨根系表型性状的影响,本研究分析了胡杨根系表型性状在正常和盐胁迫条件下显著 QTLs 位点的遗传效应,并绘制了随时间变化的热图,同一模块内 QTLs 遗传效应的变化趋势基本一致(图5)。影响主根长的显著 QTLs 的遗传效应在两种条件下均随时间持续上升(图5A,5B)。正常生长条件下,影响主根表面积的显著 QTLs 遗传效应呈现3种模式:先升后降,持续波动

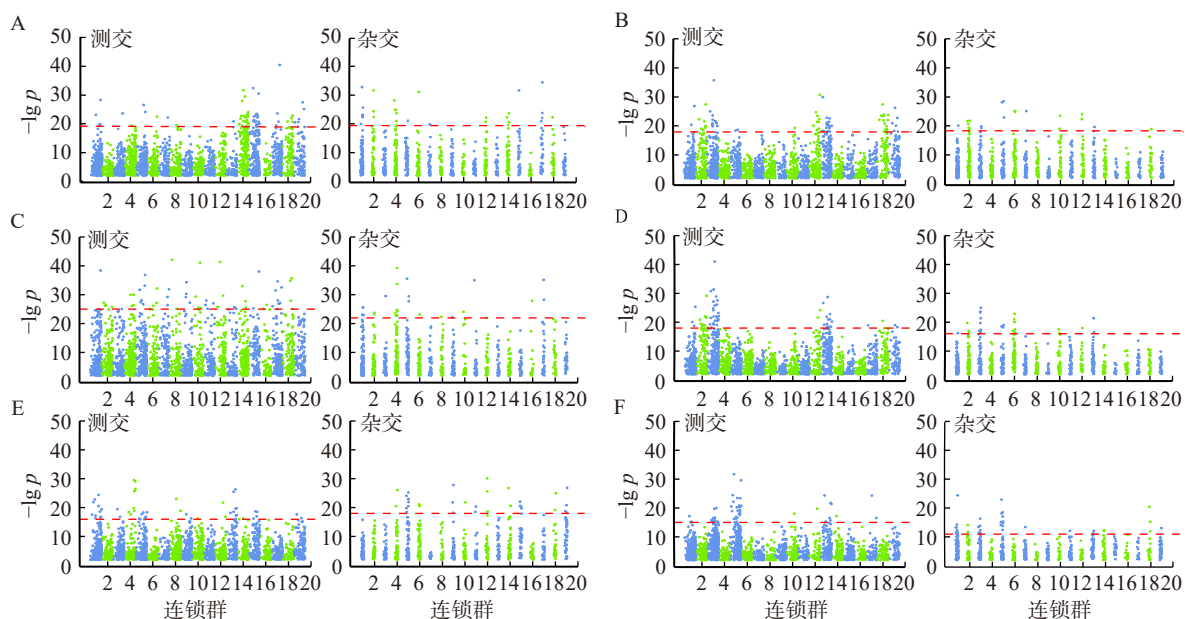
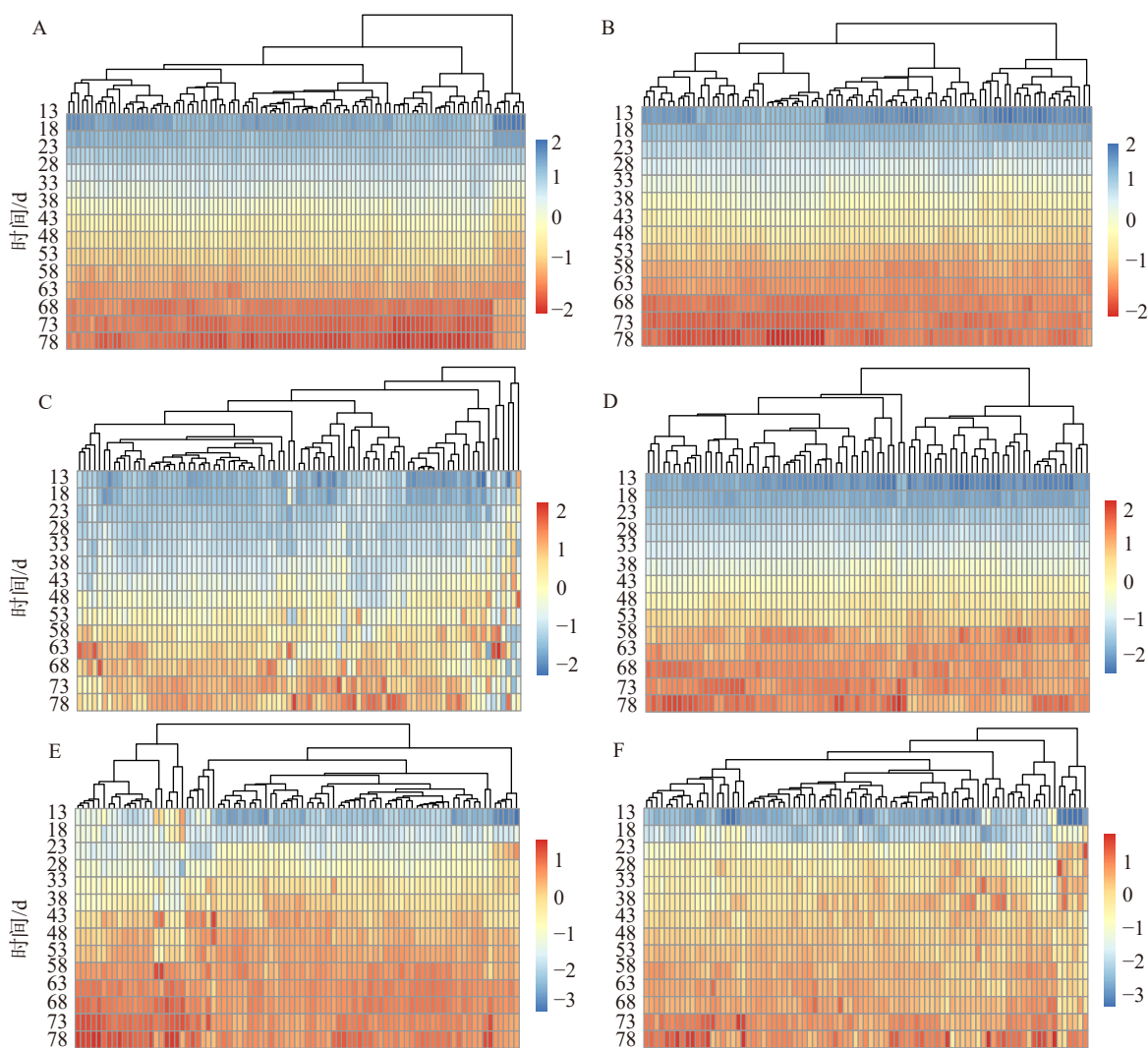


图4 胡杨根系表型性状显著位点的曼哈顿图

Fig. 4 Manhattan plots of significant loci associated with *P. euphratica* taproot phenotypic traits



A. 正常条件下主根长; B. 盐胁迫下主根长; C. 正常条件下主根表面积; D. 盐胁迫下主根表面积; E. 正常条件下主根数量; F. 盐胁迫下主根数量

图 5 不同条件下不同性状显著位点的遗传效应

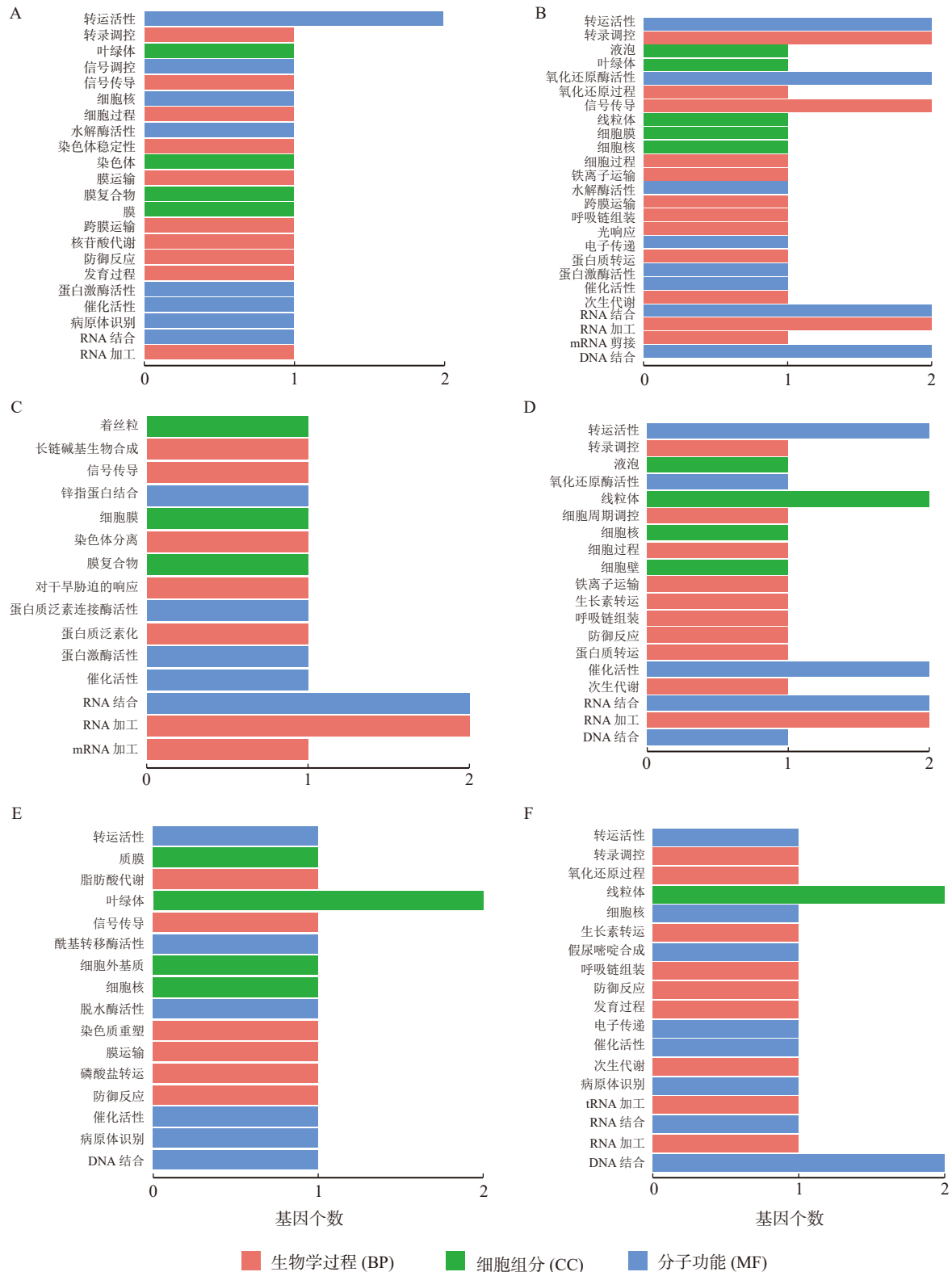
Fig. 5 Genetic effects of significant loci for different traits under varied conditions

上升, 以及先升后降再升(图 5C)。在盐胁迫生长条件下, 影响主根表面积的显著 QTLs 大多呈现持续上升的趋势(图 5D)。影响主根数量的显著 QTLs 在两种条件下主要表现为持续上升, 部分位点表现为先升后降或先降后升的趋势(图 5E, 5F)。不同环境条件下显著位点遗传效应的变化反映出胡杨对盐胁迫生长环境的适应性调整, 这些调整可能与部分显著 QTLs 的基因表达调控相关。

2.8 部分显著 QTLs 所在候选基因的功能注释

为进一步筛选候选基因, 本研究将显著位点对应的序列导入 BLAST 进行功能注释。在正常生长条件下, 主根长相关 QTLs 成功注释到 21 个相关基因, 对这些基因进行 GO 分析, 在细胞组分、分子功能和生物学过程 3 个方面共富集到 22 个 GO 词条(图 6A)。在细胞组分方面, 富集到与叶绿体、膜复合物等相关的 4 个词条; 在分子功能方面, 富集到 RNA 结合、催化活性、转运活性等相关的 8 个词条;

在生物学过程方面, 主要富集到转录调控、防御反应和跨膜运输等相关的 10 个词条。例如: 位点 *lm_1l_8866* 与 GDSL 脂肪酶/酯酶家族中的 *AT1G54790* 基因密切相关, 此类酶对植物脂肪酸代谢和细胞膜的生物化学过程至关重要^[19]; 位点 *nn_np_12107* 位于编码与胡杨 Nudix 水解酶 15 类似的蛋白的基因, 该蛋白在细胞代谢中具有多重功能, 包括水解有毒代谢产物, 调节核苷酸水平和参与氧化应激反应^[20]。主根表面积相关 QTLs 成功注释到 14 个候选基因, 在细胞组分、分子功能和生物学过程 3 个方面共富集到 15 个 GO 词条(图 6C)。在生物学过程中, 富集到对干旱胁迫的响应、RNA 加工、长链碱基生物合成等相关的 7 个词条; 在分子功能中, 富集到蛋白激酶活性、RNA 结合、锌指蛋白结合等相关的 5 个词条; 在细胞组分中, 富集到细胞膜、着丝粒和膜复合物相关的 3 个词条。其中, 显著位点 *nn_np_11836* 注释到的基因 *AT2G33170* 可编码富含亮氨酸重复



A. 正常条件下主根长; B. 盐胁迫下主根长; C. 正常条件下主根表面积; D. 盐胁迫下主根表面积; E. 正常条件下主根数量; F. 盐胁迫下主根数量

图6 GO基因注释信息

Fig. 6 GO gene annotation information

的受体样蛋白激酶,可能在植物免疫应答中发挥重要作用^[21];位点 *lm_11_9575* 关联的蛋白可能与中心粒功能相关,对于细胞分裂中染色体的正确分离至关重要。主根数量相关 QTLs 成功注释到 14 个候选基因。在 GO 分析中,生物学过程、分子功能和细胞

组分共富集到 16 个词条(图 6E)。在生物学过程中,富集到膜运输、信号传导和染色质重塑等相关的 6 个词条;在分子功能中,富集到催化活性、酰基转移酶活性和 DNA 结合等相关的 6 个词条;在细胞组分中,富集到细胞核、细胞外基质和叶绿体等相关

的 4 个词条。其中, 位点 *lm_ll_3403* 与 *nodulation-signaling pathway 2 protein-like* 基因相关联, 表明其可能在固氮信号传递中发挥作用, 这对植物在缺氮条件下的生存至关重要^[22]。上述结果表明, 在正常条件下, 与主根长、主根表面积和主根数量相关的候选基因主要集中在基本的代谢过程、生长素转运、染色体分离等方面, 这些功能可能对维持胡杨根系的正常生长和发育起到重要作用。

在盐胁迫条件下, 主根长、主根表面积和主根数量的相关 QTLs 分别成功注释到 19、17 和 15 个候选基因。对主根长注释到的相关基因进行 GO 分析(图 6B), 在生物学过程中, 富集到转录调控、RNA 加工、信号传导等相关的 12 个词条; 在分子功能中, 富集到氧化还原酶活性、转移活性、DNA 结合等相关的 8 个词条; 在细胞组分中, 富集到线粒体、液泡和细胞膜等相关的 5 个词条。例如, 在盐胁迫条件下, 位点 *nn_np_9370* 与 β -D-木糖苷酶基因(*LOC105114908*)的 mRNA 序列相似。 β -D-木糖苷酶在植物应对生物和非生物压力时, 对木质素和纤维素的分解极为重要, 可影响胡杨在干旱和盐碱等逆境环境下的适应能力。对主根表面积相关基因进行 GO 分析(图 6D), 在生物学过程中, 富集到 RNA 加工、防御反应和生长素转运等相关的 10 个词条; 在分子功能中, 富集到转运活性、催化活性和 RNA 结合等相关的 7 个词条; 在细胞组分中, 富集到线粒体、液泡和细胞核等相关的 4 个词条。例如: 位点 *hk_hk_3008* 注释到的 *LOC105138460* 基因可参与胡杨的铁离子稳态调节, 通过调控液泡中铁离子的存储和释放, 应对环境变化引起的氧化应激。对主根数量相关候选基因进行 GO 分析(图 6F), 在生物学过程方面, 富集到次生代谢、tRNA 加工和防御反应等相关的 9 个词条; 在分子功能方面, 富集到 DNA 结合、催化活性和转运活性等相关的 8 个词条; 在细胞组分方面, 富集到线粒体相关的 1 个词条。如: 位点 *lm_ll_6590* 注释到的 *LOC105132893* 基因可编码线粒体中的一种 tRNA 伪尿苷合酶 A, 该酶可能影响线粒体 tRNA 的修饰和功能^[23]。综上, 在盐胁迫条件下, 主根长、主根表面积和主根数量相关基因主要富集于胁迫响应、氧化还原平衡、铁离子运输和 tRNA 修饰等方面, 表明这些基因可能在适应盐胁迫引起的环境胁迫和维持根系代谢平衡方面发挥了关键作用。

2.9 遗传网络分析

在正常条件主根长遗传网络中(图 7A), *Q2551*、*Q2533* 和 *Q7998* 等显著 QTLs 产生的连接数分别占总连接数的 69.9%、19.42% 和 7.77%, 并且它们之间

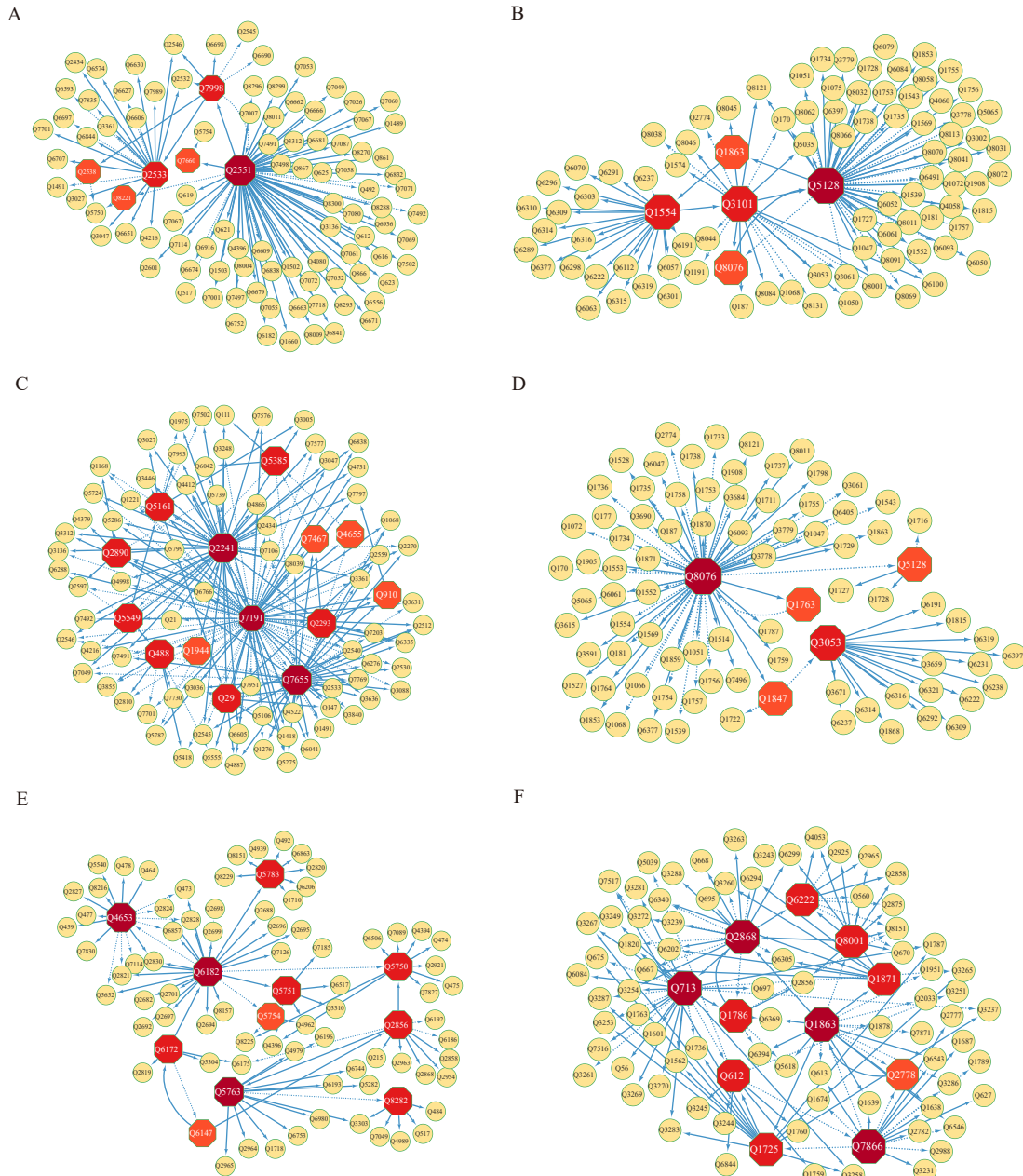
也存在连接, 反映了主导 QTLs 不仅产生直接遗传效应, 还间接影响其他 QTLs 的表达, 从而影响根系的生长。在主根表面积网络中(图 7C), 位点 *Q7191*、*Q2241* 和 *Q7655* 产生的连接数分别占总网络连接的 36.62%、20.66% 和 18.31%。在主根数量网络中(图 7E), 9 个核心 QTLs 起主要调控作用, 占所有节点的 9.09%。

在盐胁迫主根长网络中(图 7B), *Q1554*、*Q3101* 和 *Q5128* 产生的连接数分别占总网络连接的 55%、22% 和 21%。*Q1554* 为非编码区的 QTLs, 未能直接定位到候选基因, 不参与蛋白质编码, 但其可能通过调控根生长和分化过程中基因的表达来发挥作用, 从而影响根系在盐胁迫条件下的生长。*Q3101* 表现出较高的连接数, 并且其对应的位点 *nn_np_9370* 与 β -D-木糖苷酶基因(*LOC105114908*)的 mRNA 序列具有相似性; 主根表面积网络中的核心 QTLs 是 *Q8076* 和 *Q3053*, 产生的连接数分别占总连接数的 74.18% 和 18.82%(图 7D), 但其核心 QTLs 未能直接定位到候选基因。主根数量网络包含 QTLs 之间的相互调控关系: *Q1786* 促进 *Q2868* 的表达, 而 *Q2868* 抑制 *Q1786* 的表达; *Q2778* 促进 *Q1863* 的表达, 而 *Q1863* 抑制 *Q2778* 的表达(图 7F)。此外, 连接数较高的 *Q1871* 对应的位点 *hk_hk_2974* 与 *ZAT10* 锌指蛋白(*LOC105120566*)的 mRNA 具有相似性。

3 讨 论

植物根系能吸收水分和营养物质, 提供生命所需基本元素; 也可改良土壤结构, 促进水土保持, 对植物适应环境和维持生态系统稳定性至关重要。胡杨在沙漠生态系统中起着重要作用, 是干旱和盐碱地区的重要生态屏障。盐胁迫会抑制胡杨根系生长和生物量积累, 改变其分配策略, 进而改变表型, 从而维持胡杨在逆境环境下的生长。因此, 探究并分析盐胁迫条件下胡杨的根系表型性状的变化, 对于进一步解析胡杨抵御盐胁迫的内在遗传调控机制具有重要意义。

QTL 定位是解析遗传机制的一种有效方法, 功能作图模型是 QTL 定位最重要的方法之一。胡杨中已有利用 QTL 分析筛选耐盐候选基因的研究^[24-25]。例如, 王东洋等^[25]通过功能作图分析, 发现了一些在盐胁迫下调控胡杨愈伤组织生长的候选基因(如 *G6PDH2* 和 *CDC123*)。其中, *G6PDH2* 基因编码葡萄糖-6-磷酸脱氢酶, 在盐胁迫条件下表达上调, 参与氧化还原过程, 可能缓解盐胁迫引起的氧化损伤; 细胞周期蛋白 *CDC123* 则通过与细胞周期蛋白依赖激酶结合, 调控细胞周期的进程, 从而影响植物的生



A. 正常条件下主根长; B. 盐胁迫下主根长; C. 正常条件下主根表面积; D. 盐胁迫下主根表面积; E. 正常条件下主根数量; F. 盐胁迫下主根数量。虚线表示抑制作用, 实线表示促进作用, 颜色越深表示连接数越多。

图 7 不同条件下不同性状显著位点的遗传网络

Fig. 7 Genetic networks of significant loci for different traits under varied conditions

长发育^[26]。本研究以胡杨主根性状为材料, 基于正常与盐胁迫条件下的主根长、主根表面积和主根数量动态生长表型数据, 采用功能作图模型进行 SNP 与表型性状间的关联分析, 定位到调控耐盐生长的显著 QTLs。相对以往利用单一时间点的 QTL 定位, 本研究从动态角度定位盐胁迫下影响性状生长的显著 QTLs, 更符合生物学发育原理。

主成分分析明确了主根长、主根表面积和主根数量作为两种环境下研究的主要表型性状, 扩展了以往主要集中于单一表型性状的研究。与正常生长条件相比, 这 3 种主要表型性状在盐胁迫环境下的

表型数值有所降低。已有研究表明, 盐胁迫可能通过多种途径影响植物根系的生理功能, 包括限制水分吸收^[24], 影响养分吸收和转运^[27], 这些生理功能的改变可能会抑制根系的生长。然而, 根系形态变化也可能是植物对盐胁迫环境的一种适应性表现, 例如通过减少根系生长以降低暴露于盐胁迫的面积^[28]。因此, 胡杨根系在盐胁迫条件下的变短可能不仅仅是生理功能受限的结果, 还可能反映其适应环境的策略。在盐胁迫条件下, 5 号连锁群在主根数量中占据 39.08% 的显著 SNPs, 暗示了其可能包含调控根系数量动态变化的重要基因。这些基因可能涉及生

长素运输、信号传导及胁迫响应通路。此外, 其他连锁群中的高比例 SNPs, 如 3 号连锁群在主根表面积中的显著表现, 也表明根系形态结构的遗传调控可能受多个功能基因网络的协同调控。这些发现为进一步解析胡杨根系适应盐胁迫环境的分子机制提供了新线索。QTL 定位结果表明, 多个基因共同影响根系的生长, 关键 QTLs 共同调控胡杨根系表型性状, 但它们在遗传网络中发挥着不同的作用。胡杨根系的生长是由这些 QTLs 自身的遗传效应和它们之间的上位效应共同决定的, 这些作用模式反映了 QTLs 间的复杂性和多样性。例如, 盐胁迫条件下, 主根长的遗传网络中的枢纽位点 Q1554 产生的连接数占总网络连接的 55%, 但未能直接定位到编码蛋白质的基因, 推测其可能通过调节与根生长和分化相关的基因表达, 进而影响根系在盐胁迫下的适应性。这一发现强调了非编码区 QTLs 在调控植物根系发育过程中的潜在作用, 尤其在环境胁迫下。因此, Q1554 可能代表了一个新的潜在的调控因子, 需要进一步通过功能实验来验证其作用机制。

注释结果凸显了胡杨根系在不同环境条件下的遗传调控机制差异: 正常条件下注重基础代谢和生长功能, 而盐胁迫条件下更多地表现为对胁迫信号的响应和代谢调控的动态调节。这种对比性研究强调了特定环境下候选基因在胁迫耐受性中的重要性, 为胡杨分子育种提供了理论支持。例如, 在盐胁迫条件下, *nn_np_9370* 与 β -D-木糖苷酶基因 (*LOC105114908*) 的 mRNA 序列表现出相似性。 β -D-木糖苷酶在植物应对生物和非生物胁迫时, 通过参与木质素和纤维素的分解, 调节根系结构和功能, 从而影响植物的适应能力^[29-30]; *hk_hk_2974* 与 ZAT10 锌指蛋白 (*LOC105120566*) 相似, ZAT10 是植物中一种 C2H2 型锌指蛋白, 属于转录因子, 具有广泛的生物学功能, 尤其在植物的逆境胁迫应答中发挥关键作用^[31]。Q3103 和 Q1871 作为 2 个显著核心 QTL, 可能分别通过调控枢纽基因 *LOC105114908* 和 *LOC105120566* 的表达, 促进根系对盐胁迫的适应能力。

本研究分析了胡杨根系在盐胁迫条件下的遗传调控机制, 通过 QTL 定位和基因功能注释, 提供了对胡杨耐盐性遗传基础的理解, 研究通过动态性状的分析方法提高了 QTL 定位的准确性和生物学意义, 为胡杨耐盐性状的分子标记辅助育种提供了理论依据。但从胡杨根系相关性状基因功能注释结果发现, 总体注释到的与胡杨生长发育相关的候选基因比例较少, 这主要是由于胡杨研究的基础相对薄弱, 特别是功能基因组学研究。随着胡杨基因组资

源的完善和功能基因组学研究的深入, 未来研究将解析更为精细的基因-性状关系, 进一步揭示胡杨响应盐胁迫过程中的遗传调控机制。

4 结 论

本研究基于胡杨在正常和盐胁迫条件下的表型与基因型数据, 通过功能作图理论框架, 正常条件下分别定位到 100、89、85 个调控主根长、主根表面积、主根数量的显著 QTLs; 在盐胁迫条件下分别定位到 91、85、87 个显著 QTLs。正常条件下, 分别注释到影响主根长、主根表面积、主根数量表型性状的 21、14、14 个候选基因, 这些基因主要集中在基本的代谢过程、生长素转运、染色体分离等方面; 盐胁迫下分别注释到 19、17、15 个候选基因, 主要富集于胁迫响应、氧化还原平衡、铁离子运输和 tRNA 修饰等方面。构建遗传网络, 挖掘到参与盐胁迫响应的枢纽基因 *LOC105114908* 和 *LOC105120566*, 有助于探究盐胁迫下影响胡杨根系表型性状生长的遗传机制。研究结果为进一步解析胡杨响应盐胁迫的遗传结构提供了新的方法和思路。

参 考 文 献

- [1] 刘立盘, 涂圣勇, 杨爱红, 等. miRNA 及其靶基因调控植物根系生长发育的研究进展 [J]. 中国农业大学学报, 2022, 27(11): 47-59.
Liu L P, Tu S Y, Yang A H, et al. Progress of miRNAs and their target genes in the regulation of plant root growth and development[J]. Journal of China Agricultural University, 2022, 27(11): 47-59.
- [2] 郭童鑫, 姚晓华, 吴昆仑, 等. 青稞和豌豆根系形态和养分效率对种植模式和施肥水平的响应 [J]. 植物营养与肥料学报, 2023, 29(6): 1048-1059.
Guo T X, Yao X H, Wu K L, et al. Root morphology and nutrient efficiency of barley and pea in response to cropping patterns and fertilization levels[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2023, 29(6): 1048-1059.
- [3] Gao J, Zhao Y, Zhao Z K, et al. *RRS1* shapes robust root system to enhance drought resistance in rice[J]. New Phytologist, 2023, 238(3): 1146-1162.
- [4] Huang G, Sun Y F, Zhang X, et al. Adaptation to low nitrogen and salt stresses in the desert poplar by effective regulation of nitrogen assimilation and ion balance[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2022, 193: 14-24.
- [5] Wang S J, Huang J J, Wang X D, et al. *PAGERF16* of *Populus* promotes lateral root proliferation and sensitizes to salt stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 669143.
- [6] Fan L J, Wei D S, Yu X W, et al. Effects of *SPSNAC042* transgenic *Populus hopeiensis* on root development, leaf morphology and stress resistance[J]. Breeding Science, 2023, 73(2): 180-192.

- [7] Liu R, Wen S S, Sun T T, et al. *PAGWOX11/12A* positively regulates the *PAGSAUR36* gene that enhances adventitious root development in poplar[J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(22): 7298–7311.
- [8] Ma C X, Casella G, Wu R L. Functional mapping of quantitative trait loci underlying the character process: a theoretical framework[J]. Genetics, 2002, 161(4): 1751–1762.
- [9] Zhang M M, Bo W H, Xu F, et al. The genetic architecture of shoot-root covariation during seedling emergence of a desert tree, *Populus euphratica*[J]. The Plant Journal, 2017, 90(5): 918–928.
- [10] Clark R T, MacCurdy R B, Jung J K, et al. Three-dimensional root phenotyping with a novel imaging and software platform[J]. Plant Physiology, 2011, 156(2): 455–465.
- [11] 张苗苗, 胡杨根系生长动态对盐胁迫响应的 QTL 定位和上位性分析 [D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- Zhang M M. QTL mapping and epistasis effect analysis on dynamic root growth of *Populus euphratica* under salt stress [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019.
- [12] Verhulst P F. Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population[J]. Mémoires de l'académie Royale de Belgique, 1845, 18(1): 1–40.
- [13] Richards F J. A flexible growth function for empirical use[J]. Journal of Experimental Botany, 1959, 10(2): 290–301.
- [14] Dagogo J, Nduka E C, Ogoke U P. Comparative analysis of richards, gompertz and weibull models[J]. IOSR Journal of Mathematics, 2020, 16(1): 15–20.
- [15] Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies[J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1833, 2(115): 252–253.
- [16] Zhao W, Chen Y Q, Casella G, et al. A non-stationary model for functional mapping of complex traits[J]. Bioinformatics, 2005, 21(10): 2469–2477.
- [17] 潘东东, 李正帮, 张维, 等. 全基因组关联研究综述 [J]. 应用概率统计, 2014, 30(1): 84–103.
- Pan D D, Li Z B, Zhang W, et al. Overview of genome-wide association studies[J]. Applied Probability Statistics, 2014, 30(1): 84–103.
- [18] Tibshirani R. Regression shrinkage and selection via the lasso[J]. Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology, 1996, 58(1): 267–288.
- [19] Huang L M, Lai C P, Chen L F O, et al. *Arabidopsis SFAR4* is a novel GDSL-type esterase involved in fatty acid degradation and glucose tolerance[J]. Botanical Studies, 2015, 56(1): 1–12.
- [20] Yoshimura K, Ogawa T, Tsujimura M, et al. Ectopic expression of the human MutT-type Nudix hydrolase, *HMTH1*, confers enhanced tolerance to oxidative stress in *Arabidopsis*[J]. Plant and Cell Physiology, 2014, 55(9): 1534–1543.
- [21] Thatcher L F, Singh K B. The *Arabidopsis* altered in stress response2 is impaired in resistance to root and leaf necrotrophic fungal pathogens[J]. Plants, 2019, 8(3): 60.
- [22] Hocher V, Ngom M, Carré-Mlouka A, et al. Signalling in actinorhizal root nodule symbioses[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2019, 112(1): 23–29.
- [23] Levi O, Arava Y S. Pseudouridine-mediated translation control of mRNA by methionine aminoacyl tRNA synthetase[J]. Nucleic Acids Research, 2021, 49(1): 432–443.
- [24] Liang Z, Gong H Y, Lu K Y, et al. The genetic architecture of the root system during seedling emergence in *Populus euphratica* under salt stress and control environments[J]. Applied Sciences, 2024, 14(6): 2225.
- [25] 王东洋, 黄月娇, 李欢, 等. 利用胡杨 F1 代愈伤组织定位耐盐基因 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(19): 6314–6325.
- Wang D Y, Huang Y J, Li H, et al. The salt-tolerant gene was located in the callus of F1 generation of *Populus euphratica*[J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(19): 6314–6325.
- [26] Bieganowski P, Shilinski K, Tschlis P N, et al. CDC123 and checkpoint forkhead associated with RING proteins control the cell cycle by controlling eIF2 γ abundance[J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279(43): 44656–44666.
- [27] Liu J, Li J, Deng C, et al. Effect of NaCl on ammonium and nitrate uptake and transport in salt-tolerant and salt-sensitive poplars[J]. Tree Physiology, 2024, 44(3): tpae020.
- [28] Zhao C Y, Si J H, Feng Q, et al. Physiological response to salinity stress and tolerance mechanics of *Populus euphratica*[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2017, 189: 1–11.
- [29] Pan L, Yang Z F, Wang J P, et al. Comparative proteomic analyses reveal the proteome response to short-term drought in *Italian ryegrass (Lolium multiflorum)*[J]. PLoS One, 2017, 12(9): e0184289.
- [30] Matsumoto T, Shimada S, Hata Y, et al. Multi-functional glycoside hydrolase: Blon_0625 from *Bifidobacterium longum* subsp. *infantis* ATCC 15697[J]. Enzyme and Microbial Technology, 2015, 68: 10–14.
- [31] Liu Y, Khan A R, Gan Y. C2H2 zinc finger proteins response to abiotic stress in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(5): 2730.

(责任编辑 吴娟 赵田芸
责任编辑 张建国)