

纪艺红,李越,白雪,等. 马铃薯 DHN 家族基因鉴定及干旱胁迫诱导表达分析[J]. 江苏农业科学,2023,51(14):58-64.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.14.007

马铃薯 DHN 家族基因鉴定及干旱胁迫诱导表达分析

纪艺红,李越,白雪,温美沙,刘畅,许春江,李雅飞,王磊

(河北北方学院,河北张家口 075000)

摘要:马铃薯遭遇干旱胁迫时,会导致产量下降、品质降低。用生物信息学的方法,对马铃薯 DHN (StDHN) 基因家族进行全基因组鉴定,对其理化性质、染色体分布等进行分析,利用荧光定量的方法,对其在干旱胁迫下和不同组织中的表达模式进行分析。结果表明,StDHN 基因家族共鉴定出 5 个家族成员,分布于 1 号、2 号和 4 号染色体上,理化性质分析表明氨基酸长度为 80~243 个,分子量为 8 544.27~25 121.94 ku,等电点(pI)的范围为 5.24~7.38。StDHN 蛋白的二级结构基本以无规卷曲为主,延伸链与 β -转角的比例相当,仅有 PG0009968 以 α -螺旋为主。对马铃薯 DHN 基因上游 1 500 bp 启动子区域顺式作用元件分析发现,DHN 基因受到光的调控,平均每个基因中有 10.4 个光响应元件;还受到脱落酸 (PG0015495、PG0003531、PG0009968)、赤霉素 (PG0003531) 等激素的调控;与逆境胁迫相关的包括低温响应元件 (PG0030949、PG0003531、PG0009968)、干旱响应元件 (PG0030949) 等;生长发育调控元件包括胚乳表达 (PG0015495)、种子特异性调控 (PG0003531)、分生组织表达 (PG0003531、PG0009968)。荧光定量结果发现,DHN 基因参与干旱应答响应,也有可能参与马铃薯的生长调控。本研究为马铃薯中的耐旱候选基因研究提供参考。

关键词:全基因组;马铃薯;干旱胁迫;组织特异性;表达分析

中图分类号:S532.03 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)14-0058-07

植物遭受高盐、干旱或重金属等非生物胁迫逆境时,会导致生长发育缓慢、减产及品质降低^[1-2]。植物会通过一系列防御机制,来应对各种伤害,从而增强对各种非生物胁迫的抵抗能力,帮助植物适应环境,例如积累可溶性渗透物(可溶性糖、甘氨酸甜菜碱等)及合成亲水性蛋白,如脱水素(dehydrins,简称 DHNs)^[3-5],一种高亲水性蛋白质,在细胞核、液泡、细胞质、线粒体和叶绿体等植物细胞结构中广泛存在^[6],由 Dure 最早发现于 20 世纪 80 年代^[7]。研究表明,在非生物胁迫的抗逆过程中,脱水素基因扮演着重要的作用^[8],目前研究较多的是广泛参与渗透调节相关功能的一类 LEA 蛋白^[9],该类蛋白可与分子伴侣、渗透蛋白和

解毒酶协同作用,在逆境下调控植物细胞的正常代谢活动^[10-11]。

据报道,DHN 基因与生物的抗逆性密切相关,当植物遭受如干旱、高盐和温度胁迫等与细胞脱水相关的非生物胁迫时,DHNs 在营养组织中大量积累,从而保护蛋白质、核酸和细胞膜等^[12-13]。很多研究表明,脱水素与干旱及盐胁迫的调控相关^[14]。过量表达 DHN 类基因可以提高拟南芥、水稻、烟草、草莓、酵母和大肠杆菌等应对抗寒、抗旱或耐盐能力的非生物胁迫能力^[15-18]。水稻植株过表达 *OsDHN1*,抗旱和耐盐性与野生型相比显著增强^[19]。在番茄中,过量表达雪莲 *SiDHN* 基因,可以提高植株的抗旱能力^[20]。在小立碗藓中,*PpDHN A* 和 *PpDHN B* 在盐和甘露醇胁迫下被强烈的诱导上调表达^[21]。与野生型烟草相比,过表达枇杷脱水素基因 *EjDHN1* 能够显著提高转基因烟草植株的抗寒能力^[22]。*CaDHN5* 在辣椒中对盐胁迫起正调控作用,此外,也有研究发现 *DHNs* 与重金属的应答和解毒相关^[23]。*SiDHN2* 受低温胁迫上调表达^[24]。在芥菜中,烟草中过表达的 2 个脱水素基因 *BjDHN2* 和 *BjDHN3* 受重金属诱导,提高了过表达烟草植株对重金属 Cd 和 Zn 的抵抗能力^[25]。在烟草中,过量表达玉米脱水素基因 *ZmDHN13*,有利于提高转基

收稿日期:2022-10-12

基金项目:国家现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-09-P05);河北省张家口市基础研究和人才培养计划项目(编号:2221015A);河北省教育厅自然科学基金类青年项目(编号:QN2021011);河北省马铃薯产业协同创新中心项目(编号:[2016]5号)。

作者简介:纪艺红(1990—),女,河北张家口人,硕士,助理研究员,研究方向为分子抗逆育种。E-mail:281030822@qq.com。

通信作者:王磊,博士,讲师,研究方向为马铃薯种质资源创新。E-mail:wanglei@hebeinu.edu.cn。

因植株对 Cu 胁迫的抗性^[26]。大麦脱水素基因 *DHN3* 被干旱、ABA 和盐胁迫诱导^[27]。

本研究主要对马铃薯中的 DHN 基因进行鉴定,分析了它们在染色体上的分布,对马铃薯中 DHN 基因启动子区的顺式元件、组织器官表达模式以及非生物胁迫下的表达模式进行研究,有助于了解 DHN 基因在马铃薯抗逆分子机制中的作用,为进一步对马铃薯的遗传改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验时间及地点

本试验于 2022 年 8 月在河北北方学院旱作农业研究中心实验室完成。

1.2 马铃薯基因组中 StDHN 成员的鉴定及染色体定位

马铃薯基因组信息、蛋白质和 CDS 序列及染色体位置等信息均下载自在线数据资源 (PGSC, https://solanaceae.plantbiology.msu.edu/pgsc_download.shtml)。以含有 *DHN* 保守结构域 degydrin 的 HMM 模型 (PF00257) 作为模板在 Pfam (<http://pfam.xfam.org/>) 中搜索,利用 HMM 3.0 比对 (<http://hmmer.org/download.html>),使用 SMART (<http://smart.embl-heidelberg.de/>) 网站进行验证,最终得到 5 个含有 degydrin 保守结构域的 StDHN 成员。

根据基因组的注释信息和 StDHN 家族基因成员在染色体上所对应的位置,使用 MapChart 软件绘制 StDHN 基因的染色体位置图,用 Adobe Illustrator 2020 软件进行美化处理。

1.3 马铃薯 StDHN 家族成员的序列和结构特征分析

使用 ExPasy 网站 (<http://www.expasy.org/vg/index/Protein>) 计算 StDHN 成员的氨基酸数量、蛋白质分子量 (molecular weight, 简称 MW) 以及理

论等电点 (isoelectric point, 简称 pI); 将 StDHN 家族成员序列上传至 CELLO (<http://cello.life.nctu.edu.tw/>), 进行亚细胞定位分析; 使用 SOPMA (<http://pbil.ibcp.fr/>) 在线预测 5 个 StDHN 蛋白质二级结构。

使用 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>), 搜索识别所有 StDHN 家族基因的蛋白保守基序 (motif)。使用 Gene Structure Display Server 2.0 (GSDS 2.0 <http://gsds.gao-lab.org/index.php>) 确定基因内含子和外显子结构,用 Adobe Illustrator 2020 软件进行美化处理。

1.4 马铃薯 StDHN 家族成员顺式作用元件预测

通过 perl 脚本检索,将马铃薯基因数据库中每个 *StDHN* 基因的启动子序列 (5' 非翻译区上游 1.5 kb) 上传于 Plant CARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>), 进行搜索检测,将顺式作用元件按功能归类后,使用 Gene Structure Display Server 2.0 (GSDS 2.0 <http://gsds.gao-lab.org/index.php>) 将结果进行可视化。

1.5 马铃薯 StDHN 家族的表达模式分析

使用马铃薯品种冀张薯 8 号组培苗,采用浓度 15% 的 PEG 处理 0、6、12、24 h 后,5 株混合取样,试验重复 3 次,在液氮中速冻,存放于 -80 °C,提取植株 RNA,反转录为 cDNA,用于分析干旱胁迫下的表达模式。在开花期取不同组织 (花、根、茎、叶、块茎、匍匐茎) 分析各基因在不同组织中的表达模式。使用 Premier 6.0 对马铃薯 DHN 家族进行查找设计引物 (表 1),以 *elongation factor 1- α* 为内参基因, qPCR 反应体系 (20 μ L): cDNA 1 μ L, ddH₂O 7 μ L, 上下游引物各 1 μ L, SYBR[®] Premix MIX 10 μ L。反应条件: 94 °C 10 min; 94 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 30 s, 共计 40 个循环。

组织中将茎中表达量设为 1, 干旱胁迫以未处理的材料 (0 h) 作为对照, 表达量设为 1。使用

表 1 引物名称及序列

基因名称	正向引物 (5'→3')	反向引物 (5'→3')
<i>PG0003530</i>	ACAATACGGCAACCAAGACCA	ACAATACGGCAACCAAGACCA
<i>PG0003531</i>	TCACAGAGACGACCTAGCAC	TCACAGAGACGACCTAGCAC
<i>PG0009968</i>	AACAGAACAAGCCATCAGT	AACAGAACAAGCCATCAGT
<i>PG0015495</i>	CAAATGCAGCAGCTAAGTGGT	CAAATGCAGCAGCTAAGTGGT
<i>PG0030949</i>	CTACTATGGTGCTCCGACT	TTTACCAATTGTAGGAGCATC
<i>Ef1α</i>	GATGTTGTGCCAAAGGATGT	AACTTGTGGTCAATGCCAGA

注: *Ef1 α* 为延伸因子 (elongation factor) 1- α , *PG* 为 PGSC0003DMG40。

$2^{-\Delta\Delta C_T}$ 方法计算和分析,使用 GraphPad Prism 9 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 StDHN 的鉴定及染色体分布

通过生物信息学方法,利用 HMMER 进行搜索,结果共鉴定出 9 个候选 StDHN 基因,利用 Smart 检测,去除冗余后,在马铃薯中共鉴定出了 5 个 DHN 基因家族成员。

通过染色体定位分析(图 1)发现,StDHN 基因在 4 号染色体上分布最多,为 3 个(*PG0003530*、*PG0003531*、*PG0015495*),1 号染色体上为 1 个(*PG0030949*),7 号染色体上分布 1 个(*PG0009968*)。其中,*PG0030949* 和 *PG0009968* 分别位于染色体的下端,*PG0003530*、*PG0003531*、*PG0015495* 基因位于染色体中间位置,其余染色体上没有发现 StDHN 基因的分布。

2.2 StDHN 蛋白的理化性质和亚细胞定位

由表 2 可知,StDHN 家族成员的氨基酸长度和理化性质存在较大的差异,包括基因名称、转录本登录号、染色体位置、氨基酸数量(AA)、分子量(MW)、等电点(pI)和亚细胞定位。氨基酸长度为 80(*PG0015495*)~243 个氨基酸(*PG0030949*)。分子量为 8 544.27 ku(*PG0015495*)至 25 121.94 ku

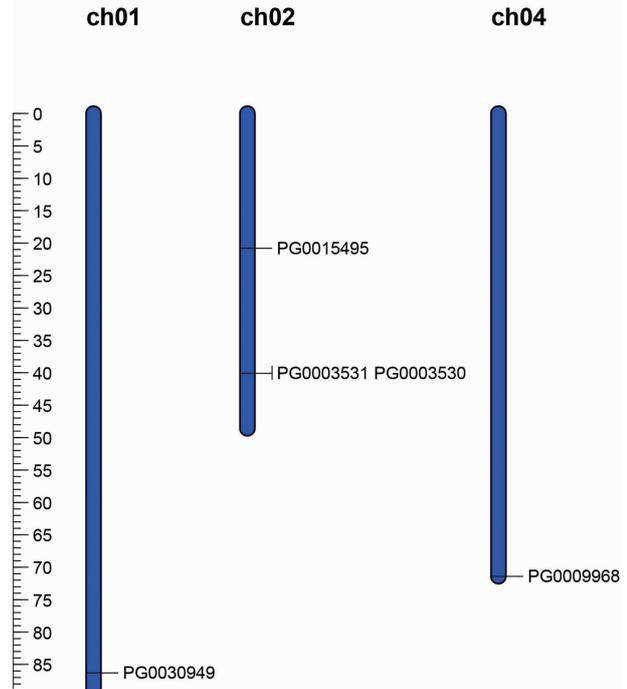


图1 StDHN基因在马铃薯染色体上的分布

(*PG0005573*), 等电点(pI)的范围为 5.24(*PG0009968*)~7.38(*PG0030949*)。3 个 StDHN 氨基酸序列(*PG0003530*、*PG0003531*、*PG0030949*)理论等电点在酸性范围(pI > 7)内,2 个(*PG0009968*、*PG0015495*)理论等电点在碱性范围(pI < 7)内。亚细胞定位预测结果表明,各成员均定位于细胞核中。

表 2 StDHN 基因家族成员信息

基因	转录本	染色体	位置	蛋白长度 (个)	分子量 (ku)	理论 等电点	亚细胞 定位
<i>PG0003530</i>	PGSC0003DMT400009069	2	40093256 ~ 40094404(-)	140	14 534.01	7.07	细胞核
<i>PG0003531</i>	PGSC0003DMT400009070	2	40090041 ~ 40090994(-)	157	16 659.06	7.23	细胞核
<i>PG0009968</i>	PGSC0003DMT400025812	4	71448354 ~ 71449958(-)	209	23 673.14	5.24	细胞核
<i>PG0015495</i>	PGSC0003DMT400040055	2	20777872 ~ 20778953(-)	80	8 544.27	5.90	细胞核
<i>PG0030949</i>	PGSC0003DMT400079483	1	86302942 ~ 86303860(+)	243	25 121.94	7.38	细胞核

2.3 StDHN 基因结构和 motif 分析

构建基因结构图谱,结果(图 2)显示,该家族成员结构基本相似,内含子数目相同,均只含有 1 个内含子。为了更全面了解 DHN 蛋白的保守基序组成元件,利用在线 MEME 程序,预测了 DHN 蛋白的 10 个保守基序。分析发现,StDHN 结构域存在多种组成形式,如 motif1 和 motif 5、motif 8 和 motif 10,含有 3~9 个数目不等的 motif。每个成员的 motif 组成相对保守,每个基因中均有 motif1 和 motif4,基因结构则较为相似(图 3)。

2.4 StDHN 蛋白二级结构

StDHN 蛋白的二级结构基本以无规卷曲为主,延伸链与 β -转角的比例相当,仅有 *PG0009968* 以 α -螺旋为主(图 4、表 2)。

2.5 马铃薯 StDHN 家族基因的顺式作用元件

选取马铃薯基因组 StDHN 家族基因起始密码子上游 1 500 bp 进行分析,结果(图 5)表明,在马铃薯 StDHN 家族基因中除启动子区域的核心元件外,共鉴定出 97 种不同的顺式作用元件,主要由光响应元件、逆境胁迫响应元件、生长发育响应元件等组

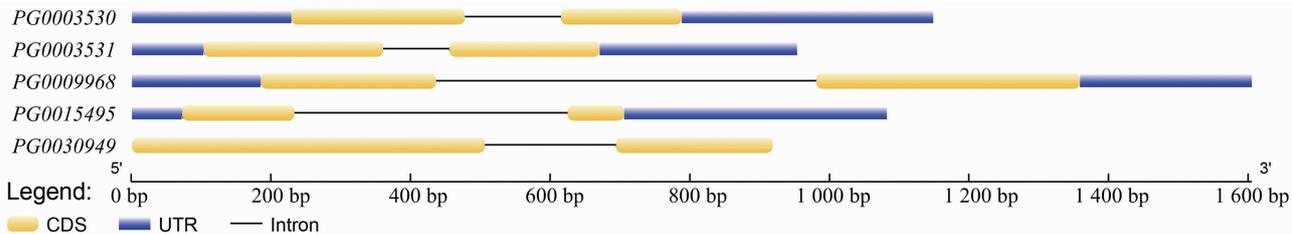


图2 *StDHN*的基因结构分析

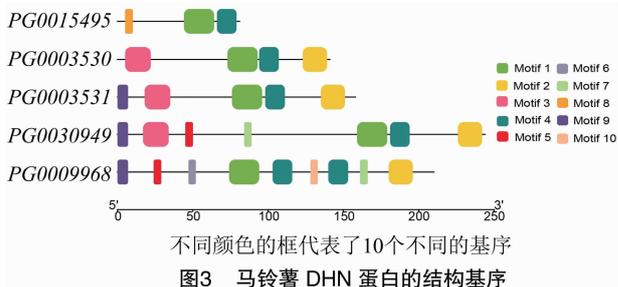
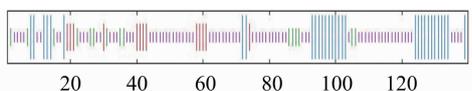
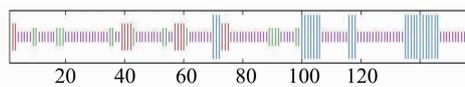


图3 马铃薯 DHN 蛋白的结构基序

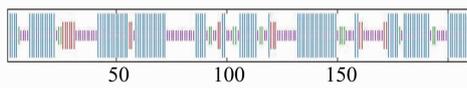
成。在马铃薯 DHN 基因家族含有的启动子元件中光响应元件数量最多,光响应元件分布在所有家族成员中,平均每个基因中有 10.4 个。植物激素调控相关元件包括茉莉酸响应元件为 14 个,分布于 3 个基因(*PG0015495*、*PG0030949*、*PG0009968*)中;脱落酸响应元件 10 个,分布于 3 个基因(*PG0015495*、*PG0003531*、*PG0009968*)中;赤霉素诱导元件 1 个(*PG0003531*)。逆境胁迫相关元件包括低温响应元



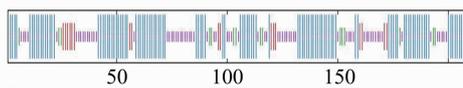
a. *PG0003530*



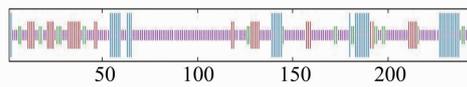
b. *PG0003531*



c. *PG0009968*



d. *PG0015495*



e. *PG0030949*

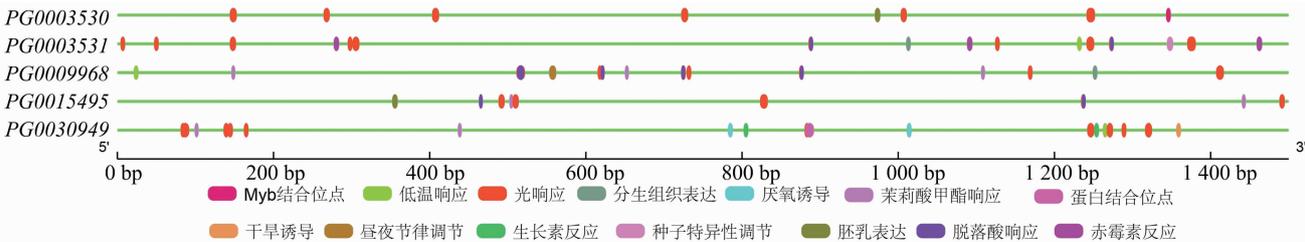
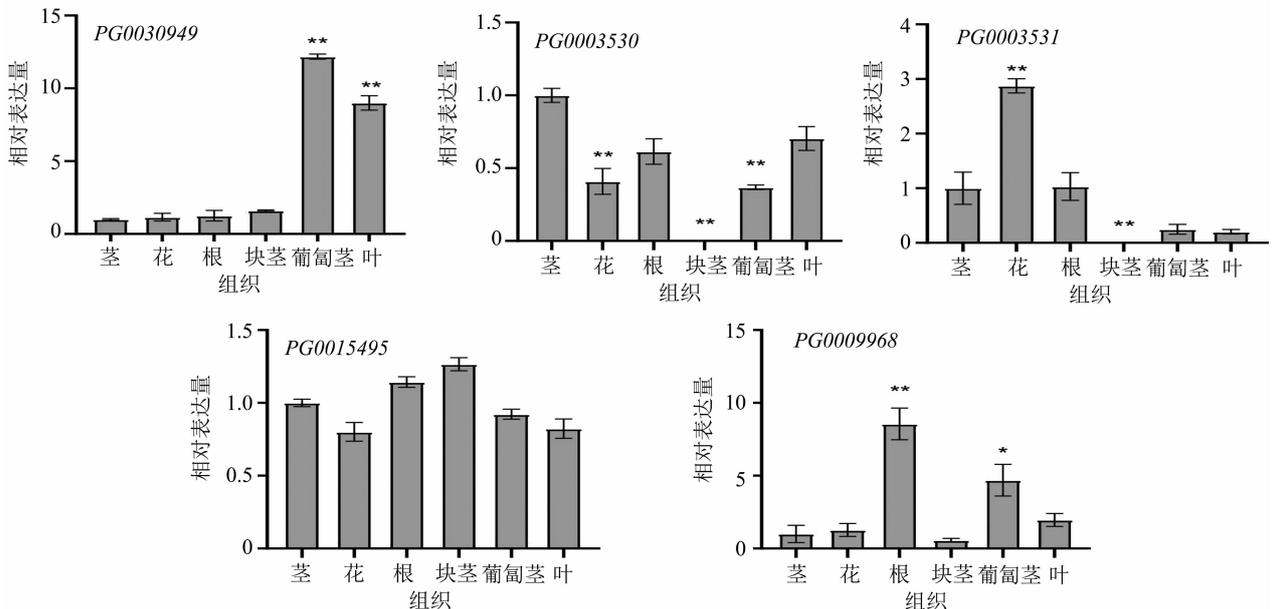
浅紫色代表无规则卷曲;蓝色代表 α -螺旋;红色代表延伸链;绿色代表 β -转角;竖线和峰图中相同颜色代表相同结构

图4 蛋白的二级结构预测

表3 StDHN 蛋白二级结构

基因	蛋白二级结构 (%)			
	α -螺旋	延伸链	β -转角	无规则卷曲
<i>PG0003531</i>	15.92	9.55	10.83	63.69
<i>PG0003530</i>	22.14	10.71	10.71	56.43
<i>PG0034095</i>	20.00	15.00	8.57	56.43
<i>PG0030949</i>	15.64	13.99	9.47	60.91
<i>PG0009968</i>	51.67	8.13	7.18	33.01

件(*PG0030949*、*PG0003531*、*PG0009968*)、干旱响应元件(*PG0030949*)等。生长发育调控元件包括胚乳表达(*PG0015495*)、种子特异性调控(*PG0003531*)、分生组织表达(*PG0003531*、*PG0009968*)等元件。

图5 *StDHN* 基因启动子区域的顺式作用元件分布

*, ** 分别表示差异显著($P < 0.05$)、极显著($P < 0.01$)。图7同

图6 *StDHN* 基因组织中的表达分析

2.7 *StDHN* 基因在干旱胁迫下的表达分析

为了研究 DHN 家族基因在干旱处理下的表达模式,在马铃薯中进行荧光定量分析。结果(图7)发现,*PG0015495* 基因积极响应干旱胁迫,受到干旱胁迫时表达量均高于 0 h,在 24 h 时达到最高,与

2.6 *StDHN* 基因组织特异性分析

组织表达结果(图6)显示,*StDHN* 各个基因在马铃薯不同部位的表达量存在差异,而且基因间也存在差异。将茎部表达量设为 1,*PG0003531* 在花中相对表达量最高,与茎相比具有极显著差异,在块茎中几乎不表达;*PG0003530* 在花、块茎和葡萄茎中的表达量低于茎中的表达量,具有极显著差异;*PG0009968* 在根中的表达量高于茎,具有极显著差异,葡萄茎中的表达量也较高,具有显著差异;*PG0030949* 在葡萄茎和叶片中表达量较高,具有极显著差异;*PG0015495* 基因在各组织中表达量无差异。因此,推测 *StDHN* 基因可能会参与调控马铃薯的生长发育,在不同部位中发挥了作用。

0 h 相比具有极显著差异;*PG0003530* 基因受到干旱胁迫时,表达受到抑制,与 0 h 相比,均低于 0 h 的表达量,其中 6 h 和 12 h 时与 0 h 相比具有极显著差异;在干旱胁迫时,*PG0030949* 表达趋势先升高后降低,在 6 h 时显著高于 0 h,在 12 h 和 24 h 时基因

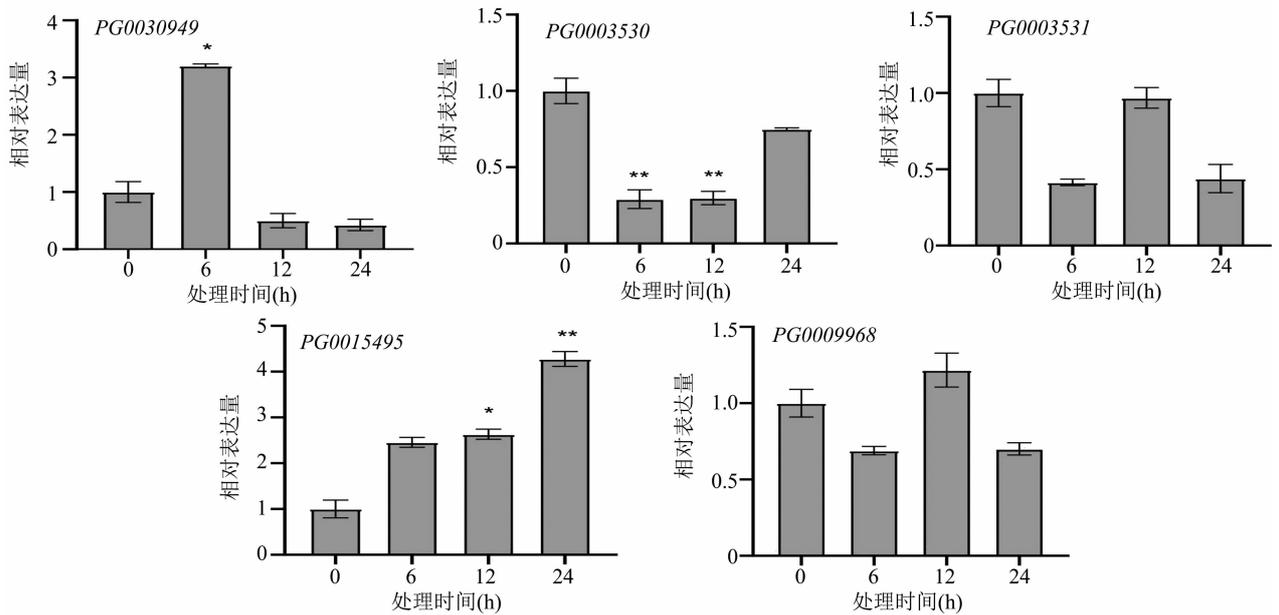


图7 StDHN 基因在干旱胁迫下表达模式

表达量降低,低于 0 h; *PG0003531* 和 *PG0009968* 基因表达趋势一致,与 0 h 相比没有显著差异。

3 讨论与结论

本研究表明, DHN 基因参与了非生物胁迫的响应,对植物的抗逆、生长发育起着重要的作用。根据报道,其中苹果中的 *DHN* 家族成员数量最多,共有 12 个成员^[28]; 最少的为葡萄^[29] 和黄瓜^[30], 仅有 4 个成员; 梨^[31] 和猕猴桃^[32] 中均鉴定到 7 个成员; 萝卜^[33] 中鉴定到 11 个成员, 目前, 马铃薯 *DHN* 家族基因还未被研究。本研究在马铃薯中共鉴定出 5 个 *StDHN* 基因, 与前人在苹果、葡萄、黄瓜、梨、猕猴桃、萝卜等物种中鉴定出的个数有所不同, 数目较少, 通过对该家族成员的基因复制事件分析, 发现该基因家族不存在片段重复和串联重复, 推测这可能是该基因家族较少的原因之一。

在本研究中, 马铃薯 *DHN* 家族基因的等电点为 5.24 ~ 7.38, 与已经报道的拟南芥、番茄、烟草、白菜的结果一致, 说明其编码的蛋白具有相似的功能。马铃薯 5 个 *StDHN* 基因家族均含有 1 个内含子, 基因结构高度一致, 说明 *DHN* 可能存在相似的生物学功能。本研究利用 SMART 网址分析马铃薯 *DHN* 的保守结构域, 结果显示, 所有的 *DHN* 蛋白均包含 Dehydrin 结构域。通过分析 motif 发现, 马铃薯 *DHN* 家族基因含有 3 ~ 9 个数目不等的 motif, 每个基因中均有 motif1 和 motif 4, 组成相对保守, 推测该基因家族在功能保守的同时, 不同的基因的功能发

生分化。通过启动子顺式作用元件发现, 马铃薯 *DHN* 家族基因在激素响应、逆境胁迫、光调控及生长发育等方面可能发挥着一定的作用。

本研究发现, *StDHN* 家族成员 *PG0003531*、*PG0003530*、*PG0009968* 在不同的器官中表达具有显著差异, 因此, 推测在生长发育过程中该基因可能参与马铃薯的生长调控, 在不同部位的生长发育中发挥了作用。分析马铃薯 *DHN* 家族基因在干旱胁迫下的表达模式, 发现干旱胁迫处理时, *PG0015495*、*PG0003530*、*PG0030949* 基因与对照相比具有不同的响应模式, 说明马铃薯 *DHN* 基因广泛响应干旱胁迫。

分子抗性育种是马铃薯育种中的重要课题之一, 马铃薯基因组测序的完成和不断完善, 为深入研究这些基因的功能以及上游和下游的调控蛋白提供了基础, 本研究通过对 *StDHN* 家族基因的分析, 为今后提高马铃薯的耐旱性和改良马铃薯耐旱新品种提供理论依据, *StDHN* 家族的功能及通过何种途径提高马铃薯的抗性仍需进一步研究阐明。

参考文献:

- [1] Alsheikh M K, Heyen B J, Randall S K. Ion binding properties of the dehydrin ERD14 are dependent upon phosphorylation[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278 (42): 40882 - 40889.
- [2] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53: 247 - 273.
- [3] Bartels D, Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2005, 24(1): 23 - 58.

- [4] Szabala B M, Fudali S, Rorat T. Accumulation of acidic SK₃ dehydrins in phloem cells of cold – and drought – stressed plants of the Solanaceae[J]. *Planta*,2014,239(4):847 – 863.
- [5] Godoy J A, Lunar R, Torres – Schumann S, et al. Expression, tissue distribution and subcellular localization of dehydrin TAS14 in salt – stressed tomato plants[J]. *Plant Molecular Biology*,1994,26(6):1921 – 1934.
- [6] Graether S P, Boddington K F. Disorder and function; a review of the dehydrin protein family [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:576.
- [7] Bray E A. Molecular responses to water deficit[J]. *Plant Physiology*, 1993,103(4):1035 – 1040.
- [8] 夏惠, 林玲, 高帆, 等. 植物脱水素对多种逆境的响应[J]. *干旱地区农业研究*,2014,32(4):47 – 52.
- [9] Kosová K, Vítámvás P, Prášil I T. The role of dehydrins in plant response to cold[J]. *Biologia Plantarum*,2007,51(4):601 – 617.
- [10] Cao Y X, Xiang X, Geng M T, et al. Effect of *HbDHN1* and *HbDHN2* genes on abiotic stress responses in *Arabidopsis* [J]. *Frontiers in Plant Science*,2017,8:470.
- [11] Chen Y K, Li C H, Zhang B, et al. The role of the late embryogenesis – abundant (LEA) protein family in development and the abiotic stress response; a comprehensive expression analysis of potato (*Solanum tuberosum*) [J]. *Genes*,2019,10(2):148.
- [12] Peng Y H, Reyes J L, Wei H, et al. RcDhn5, a cold acclimation – responsive dehydrin from *Rhododendron catawbiense* rescues enzyme activity from dehydration effects *in vitro* and enhances freezing tolerance in RcDhn5 – overexpressing *Arabidopsis* plants [J]. *Physiologia Plantarum*,2008,134(4):583 – 597.
- [13] Singh Shekhawat U K, Srinivas L, Ganapathi T R. MusaDHN – 1, a novel multiple stress – inducible SK₃ – type dehydrin gene, contributes affirmatively to drought – and salt – stress tolerance in banana[J]. *Planta*,2011,234(5):915 – 932.
- [14] Rorat T. Plant dehydrins—Tissue location, structure and function [J]. *Cellular & Molecular Biology Letters*,2006,11(4):536 – 556.
- [15] Puhakainen T, Hess M W, Mäkelä P, et al. Overexpression of multiple dehydrin genes enhances tolerance to freezing stress in *Arabidopsis*[J]. *Plant Molecular Biology*,2004,54(5):743 – 753.
- [16] Houde M, Dallaire S, N'Dong D, et al. Overexpression of the acidic dehydrin WCOR410 improves freezing tolerance in transgenic strawberry leaves [J]. *Plant Biotechnology Journal*,2004,2(5):381 – 387.
- [17] Kaye C, Neven L, Hofig A, et al. Characterization of a gene for spinach CAPI60 and expression of two spinach cold – acclimation proteins in tobacco [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(4):1367 – 1377.
- [18] Park S Y, Noh K J, Yoo J H, et al. Rapid upregulation of *Dehydrin3* and *Dehydrin4* in response to dehydration is a characteristic of drought – tolerant genotypes in barley[J]. *Journal of Plant Biology*, 2006,49(6):455 – 462.
- [19] Kumar M, Lee S C, Kim J Y, et al. Over – expression of dehydrin gene, *OsDhn1*, improves drought and salt stress tolerance through scavenging of reactive oxygen species in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Plant Biology*,2014,57(6):383 – 393.
- [20] Guo X Y, Zhang L, Wang X Z, et al. Overexpression of *Saussurea involucrata* dehydrin gene SiDHN promotes cold and drought tolerance in transgenic tomato plants [J]. *PLoS One*, 2019, 14(11):e0225090.
- [21] Ruibal C, Salamó I P, Carballo V, et al. Differential contribution of individual dehydrin genes from *Physcomitrella patens* to salt and osmotic stress tolerance [J]. *Plant Science*,2012,190:89 – 102.
- [22] Xu H X, Li X Y, Xu C J, et al. Overexpression of loquat dehydrin gene *EjDHN1* promotes cold tolerance in transgenic tobacco [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*,2018,65(1):69 – 77.
- [23] Luo D, Hou X M, Zhang Y M, et al. *CaDHN5*, a dehydrin gene from pepper, plays an important role in salt and osmotic stress responses [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(8):1989.
- [24] Qiu H L, Zhang L H, Liu C, et al. Cloning and characterization of a novel dehydrin gene, *SiDhn2*, from *Saussurea involucrata* Kar. et Kir [J]. *Plant Molecular Biology*,2014,84(6):707 – 718.
- [25] Xu J, Zhang Y X, Wei W, et al. BjDHNs confer heavy – metal tolerance in plants [J]. *Molecular Biotechnology*, 2008, 38(2):91 – 98.
- [26] Liu Y, Li D X, Song Q P, et al. The maize late embryogenesis abundant protein ZmDHN13 positively regulates copper tolerance in transgenic yeast and tobacco [J]. *The Crop Journal*,2019,7(3):403 – 410.
- [27] Choi D W, Close T J. A newly identified barley gene, *Dhn12*, encoding a YSK₂ DHN, is located on chromosome 6H and has embryo – specific expression [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2000,100(8):1274 – 1278.
- [28] Liang D, Xia H, Wu S, et al. Genome – wide identification and expression profiling of dehydrin gene family in *Malus domestica* [J]. *Molecular Biology Reports*,2012,39(12):10759 – 10768.
- [29] Yang Y Z, He M Y, Zhu Z G, et al. Identification of the dehydrin gene family from grapevine species and analysis of their responsiveness to various forms of abiotic and biotic stress [J]. *BMC Plant Biology*,2012,12:140.
- [30] Zhou Y, Hu L F, Xu S Y, et al. Identification and transcriptional analysis of dehydrin gene family in cucumber (*Cucumis sativus*) [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*,2018,40(8):144.
- [31] Hussain S, Niu Q F, Qian M J, et al. Genome – wide identification, characterization, and expression analysis of the dehydrin gene family in Asian pear (*Pyrus pyrifolia*) [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2015, 11(5):1 – 11.
- [32] Zhang J, Xia H, Liang D, et al. Genome – wide identification and expression profiling of the dehydrin gene family in *Actinidia chinensis* [J]. *Scientia Horticulturae*,2021,280:109930.
- [33] 孙小川, 段伟科, 黄志楠, 等. 萝卜 DHN 基因家族的鉴定及表达模式分析 [J/OL]. *分子植物育种*,2021:1 – 8. [2022 – 01 – 10]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210922.1446.005.html>.