

转录组学和代谢组学在植物应答 温度胁迫中的研究进展

马雪娜¹, 王东印², 于滔¹, 张建国¹,
曹士亮¹, 杨耿斌¹, 李文跃¹

(1. 黑龙江省农业科学院玉米研究所/农业农村部东北北部玉米生物学与遗传育种重点实验室/
黑龙江省玉米种质资源创制与利用重点实验室, 哈尔滨 150086; 2. 吉林省科学技术信息研究所, 长春 130033)

摘要: 极端温度是制约植物正常生长发育的重要因素。在温度胁迫下, 植物会通过重新配置转录调控与代谢网络来保证生存和持续生长。近年来, 随着测序技术和质谱技术等生物技术的发展, 转录组学和代谢组学是继基因组学和蛋白质组学之后发展起来的新兴学科, 有助于鉴定非生物胁迫下植物内的代谢产物和调控基因。本文主要分析转录组学和代谢组学的技术特点及优缺点, 就近年来国内外关于转录组学和代谢组学在植物应答温度胁迫(高温胁迫和低温胁迫)两方面的研究进展进行综述, 同时针对目前所面临的问题进行展望, 有助于加快解析植物响应温度胁迫的机理, 为未来培育抗逆新品种提供新思路。

关键词: 玉米; 植物; 温度胁迫; 转录组学; 代谢组学

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Research Progress of Transcriptomics and Metabolomics in Plant Response to Temperature Stress

MA Xue-na¹, WANG Dong-yin², YU Tao¹, ZHANG Jian-guo¹, CAO Shi-liang¹, YANG Geng-bin¹, LI Wen-yue¹
(1. Maize Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetics Improvement of Maize in Northern Northeast Region, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Key Laboratory of Maize Germplasm Resources Creation and Utilization in Heilongjiang Province, Harbin 150086;
2. Institute of Science and Technology Information of Jilin Province, Changchun 130033, China)

Abstract: Extreme temperature is an important factor to limit plant growth and development. Under temperature stress, plants mainly reconfigure transcriptional regulatory and metabolic networks to maintain life and keep growing. In recent years, with the development of biotechnology such as sequencing technology and mass spectrometry technology, transcriptomics and metabolomics are new subjects that have developed after genomics and proteomics, helping to identify metabolites and modulate genes in plants under abiotic stress. The characteristics, advantages, and disadvantages of transcriptomics and metabolomics technologies were analyzed. The research progress of plant transcriptomics and metabolomics under temperature stress (high-temperature stress and low-temperature stress) were reviewed in domestic and international. Moreover, in view of the current problems, the future was prospected, which will accelerate the analysis of the mechanism of plant response to temperature stresses and provide new ideas for the cultivation of stress resistant varieties in the future.

Key words: Maize; Plant; Temperature stress; Transcriptomics; Metabolomics

录用日期: 2024-06-06

基金项目: 黑龙江省科研业务费项目(CZKYF2025-1-B002)、黑龙江省农业科学院创新工程资助项目(CX23ZD05, CX23JQ04)、黑龙江省种业创新发展项目、国家玉米产业技术体系项目(CARS-02-07)、黑龙江省头雁创新团队计划项目、黑龙江省种业创新发展项目(2024HZY-CXNK07)

作者简介: 马雪娜(1992-), 女, 硕士, 主要从事玉米抗逆分子育种研究。E-mail: xuena19920207@163.com

王东印为并列第一作者。

张建国和于滔为本文通信作者。E-mail: zhangjianguo72@163.com E-mail: yutaoweimei@163.com

在组学的发展过程中,转录组学和代谢组学扮演了越来越关键的角色,是系统生物学的重要组成部分^[1]。转录组学能从整个转录组水平揭示全基因组水平的表达情况,定性定量分析多种 mRNA 基因表达差异,有助于了解与植物对逆境的适应性和耐受性相关的复杂调控网络,筛选出与植物抗性相关的功能基因^[2]。代谢组学是研究所有代谢物定量和定性分析的一门学科^[3],主要鉴定相对分子质量小于 1 000 的低分子量代谢产物^[4]。代谢组学不仅可以阐明基因的功能,还可以无偏鉴别和定量生物体系统中的所有代谢物。近年来,质谱技术的进步使得它的应用范围变得越来越宽,这为研究植物在非生物胁迫下的代谢组重塑提供了强有力的手段^[5]。目前,转录组学和代谢组学已在玉米、水稻、大豆和大麦等作物抗逆性研究中得到了广泛的应用^[6-9]。

非生物胁迫是指在特定环境中各种外界非生物因素对植物产生的不利影响,如高温、低温、盐碱、干旱、水涝、重金属等,这些胁迫因素往往相互关联或相互结合。其中,温度胁迫是重要的非生物胁迫因子之一。由于全球气候的剧烈波动,植物在生长发育过程中频繁遭受温度胁迫,给植物造成巨大的威胁,产量大幅度降低,品质急剧恶化,最终可能导致植株枯萎或死亡^[10]。在温度胁迫条件下,植物进化出了感知这些环境挑战的机制,重新配置转录调控和代谢网络,以维持植物体内代谢平衡,并采用新的机制来适应不良环境,以求生存和繁衍^[11]。近年来,随着多组学技术的快速发展,尤其是转录组学和代

谢组学已广泛用于揭示这些生物学过程。本文结合相关文献综述了植物响应温度胁迫时转录组学和代谢组学的基础研究进展,并展望了应用多组学技术研究植物抗逆性的应用前景,为今后培育优质、耐逆植物新品种奠定理论基础。

1 转录组学

1.1 转录组学概述

转录组学是一门在整体水平上研究细胞中基因转录的情况及转录调控规律的学科^[12]。最早在 1997 年由 Velculescu 提出,并第一次在科学论文中使用^[13]。转录组在广义上是指 1 个细胞、组织或者生物体中所有 RNA 的总和,涵盖了信使 RNA(mRNA)、核糖体 RNA(rRNA)、转运 RNA(tRNA)及非编码 RNA(no-coding RNA);狭义上是指细胞中所有参与蛋白质翻译的 mRNA 的总和,通常所说的转录组学研究主要是 mRNA。转录组学从整个转录水平研究基因的功能和基因结构,解析特定生物学过程中的分子机理。随着科学技术的快速进步与发展,转录组学成为一门被广泛应用于各个研究领域的学科^[14-15]。

1.2 转录组学的研究技术比较分析

依据转录组学技术原理的不同,转录组学的研究技术主要分为两类:一类是基于杂交技术,如基因芯片(Microarray)技术;另一类是基于测序技术,如基因表达序列标签技术(Expressed Sequence Tag, EST)、基因表达序列分析技术(Serial Analysis of Gene Expression, SAGE)、大规模平行测序技术(Massively

表 1 转录组学研究技术的比较分析
Table 1 Comparative analysis of transcriptomics technologies

技 术 Technology	原 理 Theory	优 势 Advantage	局限性 Limitation
基因芯片技术 (Microarray)	寡核苷酸杂交	速度快、成本低、样品制备简单、分析范围灵活	对低表达基因检测敏感度不够、杂交技术灵敏度有限、前期工作基础要求较高、很难检测出异常转录产物
基因表达序列标签技术 (EST)	sanger测序	检测范围广、精确度较高、提高分离基因的效率	测序读长较短、错误率高、测序通量小
基因表达序列分析技术 (SAGE)	sanger测序	通量高、可以定量评估基因表达水平、全面了解基因表达调控机制	成本高、数据处理复杂、依赖已知基因数据库,对于未知基因鉴定有一定的限制
大规模平行测序技术 (MPSS)	sanger测序	通量高、定量显示基因在细胞内的表达情况	成本高、操作复杂、生物信息学处理困难
RNA-Seq 技术	高通量测序	通量高、准确性高、检测范围广、成本低	样品准备繁琐、无法揭示单个细胞间表达的异质性、生物信息学分析工具受限
单细胞转录组测序技术 (scRNA-seq)	高通量测序	准确性高、特异性强、明确细胞功能和定位	对样品质量要求高、成本高、数据解析难度大

Parallel Signature Sequencing, MPSS)、RNA-Seq 技术(RNA sequence)和单细胞转录组测序技术(Single cell transcriptome sequencing technology, scRNA-seq)。微阵列(Microarray)技术和 EST 技术发展较早,目前发展较快的是转录组测序技术,其具有快速、准确、高通量、成本低等优点,在转录组学研究中迅速得到广泛应用^[16]。随着新技术的不断发展,单细胞转录组测序技术(scRNA-seq)可以在单细胞分辨率下进行定性和定量的转录组活性分析,能够揭示单个细胞之间的基因表达异质性,有助于深入了解不同细胞类型在发育过程中的代谢网络及调控机理^[17]。这些技术都具有各自的特点,相互之间存在重叠和竞争,新技术的出现也在不断推动转录组学进一步发展。在转录组学的实际应用中,可以综合考虑转录

组学各个技术平台的优缺点和研究工作的具体需要,合理选择适合的转录组学技术进行研究(表 1)。

1.3 转录组学在响应温度胁迫研究中的应用

逆境胁迫会使植物改变自身的分子细胞水平和生理形态来适应不利的生存环境,探究植物对温度逆境胁迫因子的应答机制,可对响应温度胁迫的差异表达基因进行筛选,获取关键功能基因和抗性之间的联系。转录组学是从整体水平研究基因功能和基因结构,能快速预测逆境胁迫的防御相关因子,对解析植物抗逆机制以及提高植物抗逆性具有重要意义。转录组学研究重点主要是转录组测序和分析、低丰度转录本检测、深度挖掘功能基因、转录图谱绘制、基因家族鉴定以及转录进化分析等。目前已被广泛应用于各种作物抗逆性研究中(表 2)。

表2 植物响应温度胁迫关键基因研究列表
Table 2 The list of key genes of plants in response to temperature stresses

基因名称 Gene name	作物 Crop	胁迫类别 Stress type	基因功能 Gene function	参考文献 Reference
<i>OsSEH1</i>	水稻	低温胁迫	<i>OsSEH1</i> 通过调控参与苯丙类和黄酮类生物合成相关基因表达和代谢物积累,以及介导 ABA 表达水平响应耐冷胁迫	[18]
<i>ZmRR1</i>	玉米	低温胁迫	<i>ZmRR1</i> 能被 <i>ZmMPK8</i> 磷酸化,并正向调节 <i>ZmDREB1</i> 和纤维素合成酶(<i>CesA</i>) 基因的表达,从而增强耐寒性	[19]
<i>OsNAC5</i>	水稻	低温胁迫	<i>OsNAC5</i> 通过诱导 <i>OsLEA3</i> 基因的表达来增强应激耐受性	[20]
<i>ZmNAC3</i>	玉米	低温胁迫	<i>ZmNAC3</i> 编码细胞核靶向蛋白,其 N 端具有极为保守的 NAC 结构域	[21]
<i>ZmICE1</i>	玉米	低温胁迫	<i>ZmICE1</i> 调控 <i>DREB1</i> 基因的表达,抑制 <i>ZmAS</i> 的表达,减少 Glu/Asn 的生物合成,从而缓解活性氧的产生	[22]
<i>LeCOR413PM2</i>	番茄	低温胁迫	<i>LeCOR413PM2</i> 降低 ROS 积累和 PSII 的光抑制现象,维持体内抗氧化酶的高活性和渗透调节物质含量,提高植株的耐寒性	[23]
<i>ZmHsf01</i>	玉米	高温胁迫	在热休克信号转导和下游基因表达中发挥重要作用	[24]
<i>HSFA1A</i>	拟南芥	高温胁迫	<i>HSFA1A</i> 通过提高蒸腾速率、光合作用和诱导抗氧化酶途径来响应快速发生的热休克	[25]
<i>OsHsfA2b</i>	水稻	高温、低温胁迫	<i>OsHsfA2b</i> 参与抑制植物体内活性氧的积累	[26]
<i>TaWRKY30</i>	小麦	高温胁迫	<i>AtWRKY30</i> 过表达可诱导气体交换特性、抗氧化机制、渗透溶质的生物合成以及胁迫相关基因的表达,促进小麦的耐热性	[27]
<i>ZmbZIP4</i>	玉米	高温、低温胁迫	<i>ZmbZIP4</i> 具有转录激活功能,可正向调控与胁迫相关的基因表达,通过调控 ABA 途径来响应各种逆境胁迫	[28]

2 代谢组学

2.1 代谢组学概述

代谢组学最早是由英国科学家 Nicholso 和德国科学家 Fiehn 提出的“metabonomics”而来,定义为对某一生物、组织或细胞中所有低分子量(分子量< 1 000)代谢产物进行定性和定量分析的一门科学,

是系统生物学的重要组成部分之一^[29]。与其他组学相比,代谢组学反映细胞在特定条件下真实发生的事件,是生物体内基因与环境因素共同作用的结果,它更接近于生物体表型,基因组和蛋白组的微小变化可以在代谢组层面得以体现和放大^[30]。此外,代谢组学的独特之处在于它可以应用于任何物种,而不需要事先知道某物种生化或遗传组成,目前已广

泛应用于植物代谢物研究中^[31-32]。

2.2 代谢组学的研究技术比较分析

目前,代谢组学常用的检测技术主要包括核磁共振(NMR)技术、气相色谱质谱联用(GC-MS)、液相色谱质谱联用(LC-MS)、毛细管电泳质谱联用(CE-MS)等。核磁共振(NMR)是代谢组学研究中应用最早的技术,它是一种基于外部磁场变化引起的原子核能量吸收和再发射原理的光谱技术,该技术主要用于代谢物结构的分析^[33]。气相色谱-质谱(GC-MS)技术具有较高的分辨率和灵敏度,可以准确识别热稳定、易挥发、能气化的小分子代谢物,主要用于检

测挥发性物质^[34]。相比之下,液相色谱-质谱(LC-MS)技术对检测物质的挥发性和热稳定性没有特定要求,但同样具有较高的分辨率和灵敏度,主要用于非挥发性物质的检测^[35]。毛细管电泳质谱联用(CE-MS)技术是基于带电分子在电场中的泳动速度差异来实现代谢物的分离,将毛细管电泳和质谱分析的优点相结合,在强极性代谢物,特别是带电代谢物的分离分析中被广泛应用^[36]。不同的检测技术平台,在检测对象、灵敏度、分离效能和分析速率及准确性等方面各有优势和不足,代谢组学研究技术的优缺点比较分析如表3所示。

表3 代谢组学研究技术的比较分析
Table 3 Comparative analysis of metabolomics technologies

技 术 Technology	检测对象 Target	优 势 Advantage	局限性 Limitation
核磁共振 (NMR)	大多数化合物	样品用量小、不需要进行样品前处理、准确提供代谢物结构信息	检测灵敏度和分辨率低、难以检测丰度较低的代谢物、样品制备要求高
气相色谱质谱联用 (GC-MS)	易挥发、能气化或小分子的化合物	分辨率和灵敏度较高、可鉴定代谢物的结构、易对代谢物进行定性分析	无法分离大分子物质、不能分析热不稳定性 and 不能气化的物质、操作复杂费时
液相色谱质谱联用 (LC-MS)	高沸点、不易挥发、不易衍生的大分子化合物	检测灵敏度高、分析速度快、可分离相似结构的代谢物	数据库的数据量有限、分析代谢物种类有限
毛细管电泳质谱联用 (CE-MS)	微量复杂的样品	检测灵敏度高、分析速度快、样品用量小	对设备装置要求较高、样品量小、分离重现性差、定量分析时线性范围较窄

2.3 代谢组学在响应温度胁迫研究中的应用

在自然界中,植物代谢产物分为初生代谢物和

次生代谢物,前者主要参与植物的生长发育,后者主要参与植物的信号转导、植物与环境的互作以及植

表4 植物响应温度胁迫代谢物研究列表
Table 4 The list of metabolites of plants in response to temperature stresses

非生物胁迫 Abiotic stress	物 种 Species	代谢物名称 Metabolite name	代谢物变化 Metabolite change	参考文献 Reference
高温胁迫	玉 米	色氨酸、苏氨酸、组氨酸、棉子糖、半乳糖醇、乳糖醇	上调	[37]
	小 麦	N基氨基酸、ABA、IAA-结合物	上调	[38]
	玉 米	甘露糖-6-磷酸、黄酮类、香豆素、玉米素、茉莉酸	上调	[39]
	黄 瓜	蔗糖、棉子糖、甘露糖、半乳糖醇、棉子糖、塔格糖、亚麻酸、甘油酸等糖类、脂肪酸	上调	[40]
	大 麦	γ-生育酚、谷胱甘肽、琥珀酸	上调	[41]
低温胁迫	玉 米	鸟苷 30、50-环单磷酸、槐糖苷-7-O-葡萄糖苷、L-赖氨酸、L-苯丙氨酸、L-谷氨酰胺、山奈醇、阿魏酰酒石酸	上调	[42]
	玉 米	反式乌头酸酯、香豆酰羟基柠檬酸酯、香叶醇葡萄糖基鼠李糖苷、咖啡酰奎宁酸酯、亚铁酰奎宁酸酯、(异)牡荆素、DIBOA-葡萄糖苷	上调	[43]
	玉 米	叶绿素、葡萄糖-6-磷酸脱氢酶、蔗糖与淀粉比率、蔗糖与淀粉比率	上调	[44]
	油菜籽	氨基酸、有机酸、糖类	上调	[45]
	水 稻	脱落酸、脂肪酸	上调	[46]

物的防御等,同时两者都广泛地参与到温度胁迫过程中。温度胁迫下代谢物的变化是基因与环境共同作用的结果,是生物体生化水平和生理表型的直接体现,研究分析不同物种间和同一物种不同组织间在不同温度胁迫下的代谢物积累模式,为鉴定植物特异积累的代谢物提供参考依据。从代谢组学的角度来解析植物对温度胁迫的调控机理,目前已被广泛应用于植物响应温度胁迫中(表4)。

3 植物响应温度胁迫的转录组学与代谢组学研究

温度是影响植物正常生长发育的重要因素,只有在适合的温度条件下,植物才能正常进行物质运输和能量交换^[47],对农业可持续发展和粮食安全至关重要。当植物遭受温度胁迫时会产生一系列负面的影响,造成细胞内稳态的不可逆损害、功能蛋白质的降解和代谢途径的破坏,威胁农作物的品质和产量,最终导致植物死亡^[48]。在温度胁迫下,植物会形成一套主动的抗逆防御体系来抵御不良环境的影响,其中涉及多基因、多信号途径和代谢过程等一系列复杂反应机制^[49]。

转录组学可以揭示不同条件下基因差异表达和复杂调控网络,但是难以准确确定关键基因和关键途径,代谢产物是基因转录和蛋白修饰的最终产物,代谢组学可解析生物体受遗传或环境因素影响后的变化规律,但是由于植物体内的代谢物非常庞大且复杂,所以代谢组学数据不能完整地代表植物代谢组的全部。因此,将转录组学和代谢组学联合可较为全面地实现从“因”至“果”,更加深入了解植物的代谢过程,有助于全面系统地解析植物信息传递过程和功能形成机制。近年来,运用转录组学和代谢组学联合分析,筛选植物响应温度胁迫中的关键基因和关键代谢物,在探索植物生长、发育和响应温度胁迫分子机理方面发挥重要作用。

3.1 高温胁迫

全球变暖增加了极端高温发生的频率,在高温胁迫下,植物主要通过调节抗氧化物质、渗透调节物质、热激蛋白、淀粉、氨基酸、蛋白质结构含量变化等几个方面来应答高温胁迫^[50-51]。Wang等采用转录组和代谢组分析技术研究甜玉米对热胁迫的响应机制。研究表明,苯丙酮类化合物和光合作用相关的通路均受热胁迫的影响,此外,各种生物碱和黄酮类化合物的表达水平上调,RNA依赖性聚合酶2、UDP-葡萄糖基转移酶73C5、LOC103633555和四氯化碳相互作用结构域7为热胁迫下的4个枢纽基因^[52]。

经过Hu等的深入探索,发现在高温胁迫下,高羊茅碳水化合物代谢过程中的12个酶相关基因的表达水平会明显提升,而且糖类和脂类含量会随着热处理时间的增加不断积累^[53]。Wang对两种热敏感差异的辣椒品种进行转录组和代谢组分析,在耐热品种和热敏感品种中发现了5754个和5756个差异表达基因,同时还检测到94个和108个差异积累代谢物,尤其是氨基酸、有机酸、黄酮类化合物和糖类的变化强调了辣椒耐热性所涉及的复杂反应机制。此外,谷胱甘肽代谢途径在辣椒响应热胁迫中也起到了关键作用^[54]。Guo等研究发现,随着温度的升高,IAA、ABA和SA信号通路的热稳定性有所改变,其中,由辅酶、脱落酸和水杨酸介导的信号通路对高温胁迫的响应更为敏感,这些激素在谷粒发育过程中发挥着重要作用^[55]。Xiang等利用转录组和代谢组联合分析表明,玉米素、水杨酸、茉莉酸以及生长素含量在高温胁迫下显著降低,ARR-B基因的表达水平的提升则有助于提升玉米素的信号传导能力,从而增强玉米耐热性^[56]。陈宏宇等在高温胁迫下研究鼓槌石斛的基因表达分析,发现有10430个基因响应高温胁迫。根据GO聚类分析结果表明,损伤应答、细胞外区和血红素结合等方面在鼓槌石斛低温胁迫应答中起到关键作用^[57]。Yu等对两个芸薹属栽培品种施加了热胁迫,并在转录和代谢水平上对叶片进行了分析。结果表明,热休克蛋白(HSP)家族、植物激素转导、叶绿素降解、光合途径和活性氧代谢在植物耐热的适应机制中发挥着重要作用^[58]。

3.2 低温胁迫

低温胁迫可导致冻害现象发生,不仅阻碍植物的生长发育,影响农作物的品质和产量,还会影响其种类分布^[59]。低温胁迫会引起植物激素信号转导、光合作用、渗透调节物质、物质合成和代谢途径以及相关基因的表达变化来响应逆境环境^[60-61]。Guo等研究玉米在寒冷胁迫下的响应机制,经转录组和代谢组分析发现,在低温胁迫下内源ABA的含量增加,说明ABA在植物适应寒冷的过程中发挥了关键作用^[62]。Yang等利用转录组和代谢组技术研究蚕豆对低温胁迫的响应机制。结果表明,在低温胁迫下,参与脂质、氨基酸和类脂代谢的许多基因的表达量以及代谢物积累量都有所增加。此外,脱落酸、赤霉素和茉莉酸在耐寒品种和冷敏感品种中表达量差异显著,类黄酮、蛋氨酸和丙二醛可用作植物冷害的生物标记,说明这些物质均与植物响应低温胁迫有关^[63]。Jian等对低温胁迫条件下的春季油菜生态型品系和冬季油菜生态型品系进行了转录组和代谢组

分析,分别鉴定出 25 460 个和 28 512 个差异表达基因,同时鉴定出 41 个和 47 个差异表达代谢物,结果说明 ABA、脂质、次生代谢物和转录因子在春季和冬季生态型对冷胁迫的反应中发挥着不同的作用^[64]。Feng 等比较蜡质玉米 N28 和 N67 在低温胁迫下的反应差异,结果发现,涉及植物激素和 MAPK 信号通路的相关基因的表达水平在 N28 中显著上调,黄酮类代谢物也在 N28 中明显富集,说明这些基因和代谢物在植物耐冷胁迫中起到了关键作用,可能成为培育抗寒蜡质玉米的潜在目标基因^[65]。经 Xu 等的深入探究,在低温胁迫条件下,鉴定出 6 905 个差异表达基因(DEGs),他们主要参与信号转导、碳水化合物代谢和苯丙类生物合成。此外,还检测出 35 种保护性代谢物参与了耐冷胁迫响应过程,如氨基酸、碳水化合物、三羧酸(TCA)循环中间产物和苯丙类相关物质等^[66]。Li 等比较不同温度条件下南瓜近交系的生理活性,经转录组和代谢组分析表明,冷胁迫导致丙二醛含量、相对电导率、可溶性蛋白质、糖含量和过氧化氢酶活性显著增加。此外,植物激素信号转导途径中不同表达基因的转录也被激活,同时 AP2/ERF、bHLH、WRKY、MYB 和 HSF 等转录因子家族也被激活^[67]。Xu 对冷敏感(ZQ)和耐寒(XL)青稞品种进行了全面的转录组学和代谢组学分析,KEGG 分析结果显示,在冷冻胁迫处理期间,XL 品种的三羧酸(TCA)循环和糖/碳代谢显著富集。此外,冷冻应激条件下可导致脂质和甘油磷脂途径显著富集,这意味着青稞的脂质代谢与冷冻耐受性之间存在密切联系。进一步分析结果表明,*HvCBF10A* 通过调节脂质代谢正向调节青稞的抗冻性^[68]。

4 总结与展望

综上所述,转录组学和代谢组学是系统生物学的重要组成部分,在快速预测胁迫的相关防御因子、揭示代谢途径、信号转导和防御反应之间的关系、鉴定代谢产物的种类及其变化规律等方面提供了可靠的研究手段,对提高植物耐热性和耐冷性,以及了解植物抗逆机理有一个清晰的认识。尤其是转录组学和代谢组学的联合分析在揭示植物响应温度胁迫的遗传基础、培育抗逆品种、助力农作物稳产等方面具有重大意义。伴随着全球气温的急剧升高,异常高温将会对粮食安全生产造成巨大威胁。尽管近年来植物抗逆性的基因克隆和分子机理的深入研究取得了一定的成果,但是仍然缺乏对其反应机制的充分了解,植物在面临逆境时会发挥出复杂的生物学功能,包括感知、传导和防御逆境信号等,而这些功能

之间又存在着多种协同作用,其代谢网络错综复杂,这些途径或其他关联的协同效应还有待进一步研究。当植物受到自然界各种胁迫时,可能存在交叉作用,了解植物特异和交叉共享的信号转导和代谢途径,如何高效挖掘功能基因和精准鉴定代谢物是植物抗逆基因研究的关键所在。

目前,高通量技术的快速发展使转录组学和代谢组学的数据获取更加经济快速,有助于研究人员对不同作物响应逆境胁迫分子调控机制及代谢调控网络有了更加充分的理解,但是如何从大量的数据中充分有效的筛选和利用核心数据有待进一步探索。目前,转录组学、代谢组学与全基因组关联分析(GWAS)的整合分析比较深入和系统,但是与其他组学技术的整合关联性还不是很强,应用受到局限。同时对于数据的挖掘分析也不够深入,因此有必要进一步实现转录组学、代谢组学与其他组学技术的联合分析,开发出更加高效的生物信息学分析技术,来满足数据的采集、存储与计算分析,从基因到性状上揭示植物响应非生物胁迫的总体机理,将为更好地阐述生物过程的分子机理研究提供有力保障。随着多组学技术的不断发展,更多与温度胁迫抗性相关的基因将会被发掘,更加全面地揭示植物抗逆性的本质。

参考文献:

- [1] MANICKAM S, RAJAGOPALAN V R, KAMBALE R, et al. Current initiatives and future prospects[J]. *Curr Issues Mol Biol*, 2023, 45 (11): 8894–8906.
- [2] ZHANG C, REN H, YAO X, et al. Metabolomics and transcriptomics analyses reveal regulatory networks associated with fatty acid accumulation in pecan kernels[J]. *J. Agric. Food Chem*, 2022, 70(50): 16010–16020.
- [3] 张凤,陈伟. 代谢组学在植物逆境生物学中的研究进展[J]. *生物技术通报*, 2021, 37(8): 1–11.
ZHANG F, CHEN W. Research progress of metabolomics in plant stress biology[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(8): 1–11. (in Chinese)
- [4] 鲍根生. 植物应答非生物逆性的代谢组学研究进展[J]. *青海畜牧兽医杂志*, 2020, 50(4): 57–62.
BAO G S. Research progress on metabolomics of plant response to abiotic stress[J]. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Sciences*, 2020, 50(4): 57–62. (in Chinese)
- [5] SALAM U, ULLAH S, TANG Z H, et al. An overview of the role of primary and secondary metabolites against different environmental stress factors[J]. *Life(Basel)*, 2023, 13(3): 706.
- [6] ZHANG E, ZHU X, WANG W, et al. Metabolomics reveals the response of hydroprimed maize to mitigate the impact of soil salinization[J]. *Front Plant Sci.*, 2023, 14: 1109460.
- [7] ZHANG L, CUI D, MA X, et al. Comparative analysis of rice reveals insights into the mechanism of colored rice via widely targeted me-

- tabolomics[J]. Food Chem, 2023, 399: 133926.
- [8] YAN D, HUANG L, MEI Z, et al. Untargeted metabolomics revealed the effect of soybean metabolites on poly(γ -glutamic acid) production in fermented natto and its metabolic pathway[J]. J. Sci. Food Agric, 2024, 104(3): 1298–1307.
 - [9] ZHONG C, HUANG J, JIANG D, et al. Metabolomic analysis reveals patterns of whole wheat and pearling fraction flour quality response to nitrogen in two wheat lines with contrasting protein content[J]. J. Agric. Food Chem, 2023, 71(5): 2290–2300.
 - [10] RORTAIS A, ARNOLD G, DORNE J L, et al. Risk assessment of pesticides and other stressors in bees: Principles, data gaps and perspectives from the European Food Safety Authority[J]. Sci. Total Environ, 2017(587–588): 524–537.
 - [11] ZHANG H, ZHU J, GONG Z, et al. Abiotic stress responses in plants[J]. Nat Rev Genet, 2022, 23(2): 104–119.
 - [12] 刘伟, 郭光艳, 秘彩莉. 转录组学主要研究技术及其应用概述[J]. 生物学教学, 2019, 44(10): 2–5.
LIU W, GUO G Y, MI C L. Overview of the main research techniques and applications of transcriptomics[J]. Biology Teaching, 2019, 44(10): 2–5. (in Chinese)
 - [13] VELCULESCU V E, ZHANG L, ZHOU W, et al. Characterization of the yeast transcriptome[J]. Cell, 1997, 88(2): 243–251.
 - [14] PARK H E, JO S H, LEE R H, et al. Technical aspects of recent developments and their applications in neuroscience and cancer research[J]. Adv Sci.(Weinh), 2023(16): e2206939.
 - [15] MATHUR S, SINGH D, RANJAN R. Recent advances in plant translational genomics for crop improvement[J]. Adv. Protein Chem Struct Biol, 2024, 139: 335–382.
 - [16] 蒋费涛, 王书平, 祁俊生, 等. 转录组学技术及其在植物系统学上的研究进展[J]. 现代盐化工, 2020, 47(4): 14–17.
JIANG F T, WANG S P, QI J S, et al. Transcriptome technology and its research progress in plant systematics[J]. Modern Salt and Chemical Engineering, 2020, 47(4): 14–17. (in Chinese)
 - [17] KHARCHENKO P V. The triumphs and limitations of computational methods for scRNA-seq[J]. Nature Methods, 2021, 18(7): 723–732.
 - [18] GU S, ZHUANG J, ZHANG Z, et al. Multi-omics approach reveals the contribution of OsSEH1 to rice cold tolerance[J]. Front Plant Sci., 2023, 13: 1110724.
 - [19] ZENG R, LI Z, SHI Y, et al. Natural variation in a type-A response regulator confers maize chilling tolerance[J]. Nat Commun, 2021, 12(1): 4713.
 - [20] TAKASAKI H, MARUYAMA K, KIDOKORO S, et al. The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor OsNAC5 regulates stress-inducible genes and stress tolerance in rice[J]. Mol Genet Genomics, 2010, 284(3): 173–83.
 - [21] LI X, JIANG Y. Expression of ZmNAC3 responsive to various abiotic stresses in maize(*Zea mays* L.)[J]. Bangladesh Journal of Botany, 2021, 50(1): 141–146.
 - [22] JIANG H, SHI Y, LIU J, et al. Natural polymorphism of *ZmICE1* contributes to amino acid metabolism that impacts cold tolerance in maize[J]. Nat Plants, 2022, 8(10): 1176–1190.
 - [23] ZHANG L, GUO X, ZHANG Z, et al. Cold-regulated gene *Le-COR413PM2* confers cold stress tolerance in tomato plants[J]. Gene, 2021, 5:764: 145097.
 - [24] ZHANG H, LI G, HU D, et al. Functional characterization of maize heat shock transcription factor gene *ZmHsf01* in thermotolerance[J]. PeerJ, 2020, 8: e8926.
 - [25] WANG L, MA K B, LU Z G, et al. Differential physiological, transcriptomic and metabolomic responses of Arabidopsis leaves under prolonged warming and heat shock[J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 86.
 - [26] 邹修为, 岳佳妮, 李志宇, 等. 水稻热激转录因子 *HsfA2b* 调控非生物胁迫抗性的功能分析[J]. 生物技术通报, 2024, 40(2): 90–98.
ZOU X W, YUE J N, LI Z Y, et al. Functional analysis of rice heat shock transcription factor *HsfA2b* regulating the resistance to abiotic stresses[J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(2): 90–98. (in Chinese)
 - [27] EL-ESAWI M A, AL-GHAMDI A A, ALI H M, et al. Overexpression of AtWRKY30 transcription factor enhances heat and drought stress tolerance in wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. Genes(Basel), 2019, 10(2): 163.
 - [28] MA H, LIU C, LI Z, et al. ZmbZIP4 Contributes to stress resistance in maize by regulating ABA synthesis and root development[J]. Plant Physiol, 2018, 178(2): 753–770.
 - [29] NICHOLSON J K, LINDON J C, HOLMES E. ‘Metabonomics’: understanding the metabolic responses of living systems to pathophysiological stimuli via multivariate statistical analysis of biological NMR spectroscopic data[J]. Xenobiotica, 1999, 29(11): 1181–1189.
 - [30] TAYLOR J, KING R D, ALTMANN T, et al. Application of metabolomics to plant genotype discrimination using statistics and machine learning[J]. Bioinformatics, 2002, 18(Suppl 2): 241–248.
 - [31] PETERS K, WORRICH A, WEINHOLD A, et al. Current challenges in plant eco-metabolomics[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(5): 1385.
 - [32] RIBBENSTEDT A, ZIARRUSTA H, BENSKIN J P. Development, characterization and comparisons of targeted and non-targeted metabolomics methods[J]. PLoS One, 2018, 13(11): e0207082.
 - [33] SONG E H, KIM H J, JEONG J, et al. A(1)HHR-MAS NMR-based metabolomic study for metabolic characterization of rice grain from various *Oryza sativa* L.[J]. J. Agric Food Chem, 2016, 64(15): 3009–3016.
 - [34] CHOUDHURY F K, PANDEY P, MEITEI R, et al. GC-MS/MS Profiling of plant metabolites[J]. Methods Mol Biol, 2022, 2396: 101–115.
 - [35] ZHANG X, CHEN T, LI Z, et al. Fine-Scale characterization of plant diterpene glycosides using Energy-Resolved Untargeted LC-MS/MS metabolomics analysis[J]. J. Am. Soc. Mass Spectrom, 2024, 35(3): 603–612.
 - [36] CHI Z, YANG L. Advances in chiral separation and analysis by capillary electrophoresis-mass spectrometry[J]. Chinese Journal of Chromatography, 2022, 40(6): 509–519.
 - [37] JOSHI J, HASNAIN G, LOGUE T, et al. A Core metabolome response of maize leaves subjected to long-duration abiotic stresses[J]. Metabolites, 2021, 11(11): 797.
 - [38] BHEEMANAHALLI R, IMPA SM, KRASSOVSKAYA I, et al. En-

- hanced N-metabolites, ABA and IAA-conjugate in anthers instigate heat sensitivity in spring wheat[J]. *Physiol Plant*, 2020, 169(4): 501–514.
- [39] 张林娜. 基于转录组学和代谢组学分析玉米新品种郑单309高温胁迫响应机制[D]. 郑州: 郑州大学, 2022.
- [40] 杜宪. 高温、CO₂耦合作用对结果期温室黄瓜生理生化及代谢组学影响的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023.
- [41] TEMPLER S E, AMMON A, PSCHIEDT D, et al. Metabolite profiling of barley flag leaves under drought and combined heat and drought stress reveals metabolic QTLs for metabolites associated with antioxidant defense[J]. *J. Exp Bot*, 2017, 68(7): 1697–1713.
- [42] YU T, ZHANG J, CAO J, et al. Metabolic insight into cold stress response in two contrasting maize lines[J]. *Life(Basel)*, 2022, 12(2): 282.
- [43] URRUTIA M, BLEIN-NICOLAS M, PRIGENT S, et al. Maize metabolome and proteome responses to controlled cold stress partly mimic early-sowing effects in the field and differ from those of *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Environ*, 2021, 44(5): 1504–1521.
- [44] DURAN GARZON C, LEQUART M, RAUTENGARTEN C, et al. Regulation of carbon metabolism in two maize sister lines contrasted for chilling tolerance[J]. *J. Exp Bot*, 2020, 71(1): 356–369.
- [45] JIAN H, XIE L, WANG Y, et al. Characterization of cold stress responses in different rapeseed ecotypes based on metabolomics and transcriptomics analyses[J]. *PeerJ*, 2020, 8: e8704.
- [46] WANG W S, ZHAO X Q, LI M, et al. Complex molecular mechanisms underlying seedling salt tolerance in rice revealed by comparative transcriptome and metabolomic profiling[J]. *J. Exp Bot*, 2016, 67(1): 405–19.
- [47] 杨慧菊, 兰玉倩, 王石华. 植物响应低温胁迫组学研究进展[J]. *山东农业科学*, 2020, 52(5): 142–148.
- YANG H J, LAN Y Q, WANG S H. Research progress on omics of plant response to low temperature stress[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2020, 52(5): 142–148. (in Chinese)
- [48] 谢媛圆. 温度胁迫对鲜食玉米生长生理及产量的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [49] ZHANG Y, XU J, LI R, et al. Plants' response to abiotic stress: mechanisms and strategies[J]. *Int J. Mol Sci.*, 2023, 24(13): 10915.
- [50] KAN Y, MU X R, GAO J, et al. The molecular basis of heat stress responses in plants[J]. *Mol Plant*, 2023, 16(10): 1612–1634.
- [51] 史勇, 郑兰杰, 王晨, 等. 植物耐高温机制的研究进展[J]. *河南农业大学学报*, 2023, 57(5): 713–725.
- SHI Y, ZHENG L J, WANG C, et al. Research progress on mechanisms of high temperature tolerance in plants[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2023, 57(5): 713–725. (in Chinese)
- [52] WANG Z, XIAO Y, CHANG H, et al. The regulatory network of sweet corn(*Zea mays* L.) seedlings under heat stress revealed by transcriptome and metabolome analysis[J]. *Int J. Mol Sci.*, 2023, 24(13): 10845.
- [53] HU T, SUN X Y, ZHAO Z J, et al. High temperature damage to fatty acids and carbohydrate metabolism in tall fescue by coupling deep transcriptome and metabolome analysis[J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 203: 110943.
- [54] WANG J, LÜ J, LIU Z, et al. Integration of transcriptomics and metabolomics for pepper(*Capsicum annuum* L.) in response to heat stress[J]. *Int J. Mol Sci.*, 2019, 20(20): 5042.
- [55] GUO J, GU X, LU W, et al. Multiomics analysis of kernel development in response to short-term heat stress at the grain formation stage in waxy maize[J]. *J. Exp Bot*, 2021, 72(18): 6291–6304.
- [56] XIANG N, HU J G, YAN S, et al. Plant hormones and volatiles response to temperature stress in sweet corn(*Zea mays* L.) Seedlings[J]. *J. Agric Food Chem*, 2021, 69(24): 6779–6790.
- [57] 陈宏宇, 于莹, 李菲. 基于转录组鉴定鼓槌石斛花温度胁迫响应基因[J]. *高师理科学刊*, 2023, 43(11): 44–49.
- CHEN H Y, YU Y, LI F. Identifying genes responsive to temperature stress in *Dendrobium chrysotoxum* flower based on transcriptome analysis[J]. *Journal of Science of Teachers' College and University*, 2023, 43(11): 44–49. (in Chinese)
- [58] YU J, LI P, TU S, et al. Integrated analysis of the transcriptome and metabolome of brassica rapa revealed regulatory mechanism under heat stress[J]. *Int J. Mol Sci.*, 2023, 24(18): 13993.
- [59] 赖铭, 陈佳, 张军, 等. 植物低温胁迫响应机制及提高抗冷性研究进展[J/OL]. *分子植物育种*, 2024: 1–11[2023-01-31]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230130.1626.005.html>.
- [60] 吴宇欣, 蔡昌杨, 唐诗蓓, 等. 植物响应低温的生长发育及分子机制研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(19): 1–9.
- WU Y X, CAI C Y, TANG S B, et al. Research progress on plant growth, development and molecular mechanisms in response to low temperature[J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2023, 51(19): 1–9. (in Chinese)
- [61] KIDOKORO S, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Transcriptional regulatory network of plant cold-stress responses[J]. *Trends Plant Sci.*, 2022, 27(9): 922–935.
- [62] GUO Q, LI X, NIU L, et al. Transcription-associated metabolomic adjustments in maize occur during combined drought and cold stress[J]. *Plant Physiol*, 2021, 186(1): 677–695.
- [63] YANG X, LIU C, LI M, et al. Integrated transcriptomics and metabolomics analysis reveals key regulatory network that response to cold stress in common Bean(*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. *BMC Plant Biol*, 2023, 23(1): 85.
- [64] JIAN H, XIE L, WANG Y, et al. Characterization of cold stress responses in different rapeseed ecotypes based on metabolomics and transcriptomics analyses[J]. *PeerJ*, 2020, 8: e8704.
- [65] JIANG F, LÜ S, ZHANG Z, et al. Integrated metabolomics and transcriptomics analysis during seed germination of waxy corn under low temperature stress[J]. *BMC Plant Biol*, 2023, 23(1): 190.
- [66] XU J, CHEN Z, WANG F, et al. Combined transcriptomic and metabolomic analyses uncover rearranged gene expression and metabolite metabolism in tobacco during cold acclimation[J]. *Sci. Rep*, 2020, 10(1): 5242.
- [67] LI F, LU X, DUAN P, et al. Integrating transcriptome and metabolome analyses of the response to cold stress in pumpkin(*Cucurbita maxima*)[J]. *PLoS One*, 2021, 16(5): e0249108.
- [68] XU C, GUI Z, HUANG Y, et al. Integrated transcriptomics and metabolomics analyses provide insights into Qingke in response to cold stress[J]. *J. Agric Food Chem*, 2023, 71(47): 18345–18358.

(责任编辑: 朴红梅)