

刘巧玲, 李王成, 贾振江, 等. 干旱胁迫下植物根系适应性机制研究进展与热点分析[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(9): 34–40.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.09.005

干旱胁迫下植物根系适应性机制研究进展与热点分析

刘巧玲¹, 李王成^{1,2,3}, 贾振江¹, 安文举¹, 赵广兴¹, 宿起坤¹, 李阳阳¹

(1. 宁夏大学土木与水利工程学院, 宁夏银川 750021; 2. 旱区现代农业水资源高效利用教育部工程研究中心, 宁夏银川 750021;
3. 省部共建西北土地退化与生态恢复国家重点实验室, 宁夏银川 750021)

摘要:随着极端天气和水资源短缺现象的加剧恶化, 干旱已成为限制植物生长的最严重的非生物胁迫之一。根系作为植物吸水的关键器官, 具有较强的可塑性, 通过基因差异表达调控自身生长发育形成不同的根系构型和渗透物质等对干旱产生适应性。为了解干旱胁迫下植物根系的适应性机制, 通过收集中国知网 (CNKI) 和 Web Of Science (WOS) 数据库中 2001—2021 年近 20 年已发表的核心期刊内容, 采用 VOSviewer 软件对干旱胁迫下植物根系适应性机制的相关研究内容和热点趋势进行聚类分析, 依照研究热点演进顺序综述了植物根系形态特征、生理特性和分子机理 3 个方面的适应机制, 并建议开展植物根系适应性阈值确定以及联合微观和宏观系统明确植物抗旱机理的相关研究, 以期为水资源的高效合理利用以及干旱地区的生态恢复提供帮助。

关键词:干旱胁迫; 根系形态结构; 生理特性; 分子机理; 适应性机制

中图分类号:S314; S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)09-0034-07

干旱作为主要的气象灾害, 已成为限制植物生长最严重的非生物胁迫之一, 加剧了农业生产的不稳定性和风险^[1-2]。全球变暖带来的生态环境恶化, 导致极端天气出现的频率持续增高, 使干旱在时间尺度上趋于常态化, 对我国粮食安全造成了极大威胁。面对不同程度的干旱胁迫, 植物能够通过自身调节对逆境产生适应性, 以维持其生命特征。根系作为植物与外界环境交换物质和能量的器官之一, 根系特征可以反映植物对土壤中养分的吸收利用程度和转化率, 其不仅受自身遗传因素的控制, 外界环境的影响同样不容忽视。另外, 根系特征在一定程度上体现了植物对生长环境的适应性水平^[3]。本文为探究干旱胁迫下植物根系适应性生长机制, 基于以往学者们的科学研究文本数据,

采用 VOSviewer 软件分析得到相关研究的知识图谱。数据样本获取方式如图 1 所示。

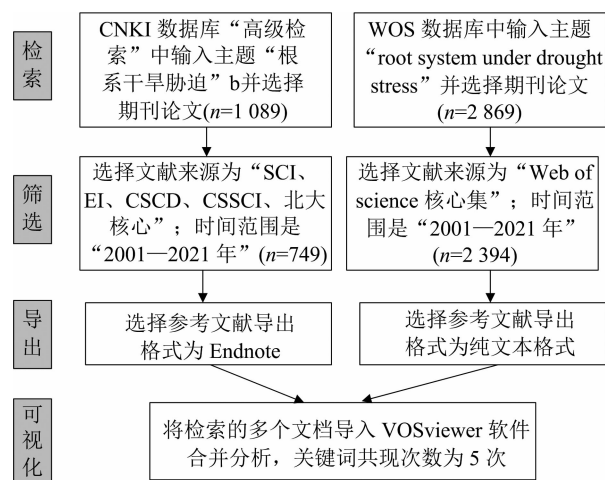


图1 科技文本数据获取流程

分析得到干旱胁迫知识聚类图谱 (图 2) 和研究热点时间演变知识图谱 (图 3), 分别反映了学者们在该领域的主要研究方向以及研究热点的演变趋势。其中, 图谱节点的大小代表该关键词共现频次的高低, 节点越大代表关键词在检索的文本中出现次数越多, 关键词间连线数目的多少对应其在共现图谱中的影响力大小。此外, 在图 3 中知识点的颜色从深到浅代表包含文献发表的时间顺序。

联合图 2 和图 3 分析图谱结果可知, 该领域主要有 3 个研究方向, 即形态特征、生理特性和分子机

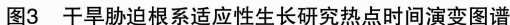
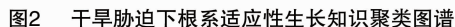
收稿日期: 2022-07-30

基金项目: 国家自然科学基金 (编号: 52169010, 51869023); 宁夏自然科学基金重点项目 (编号: 2021AAC02008); 国家重点研发计划 (编号: 2021YFD1900600); 宁夏回族自治区重点研发计划 (引才专项) (编号: 2019BEB04029); 宁夏回族自治区重点研发计划 (编号: 2019BEH03010); 宁夏高等学校一流学科建设资助项目 (编号: NXYLXK2021A03); 宁夏大学研究生创新项目 (编号: CXXM202240)。

作者简介: 刘巧玲 (1998—), 河南新乡人, 硕士研究生, 主要从事农业水资源高效利用研究。E-mail: lqlqdyx820@163.com。

通信作者: 李王成, 博士, 教授, 主要从事水土资源退化与修复研究。E-mail: liwangcheng@126.com。

由宏观到微观,由表象到本质,由外界条件到自身机理的趋势。从时间上看,学者们的研究从植物的根系形态到生理特性再到分子机理。从关键词连



接数看,生理特性作为连接植物表型和基因型的桥梁其连接线条数最多,也是干旱胁迫下植物根系研究的突破点,且分子机理中的转录组学和蛋白质组以及代谢组学等是后续研究的重要内容。笔者按研究热点的时间顺序推进,系统论述了干旱胁迫下植物根系的研究现状,并分析总结植物根系在响应干旱胁迫时的外观结构变化和生理调节方式,以及探究抗旱分子机理的主要研究内容,以期精准研究植物的抗旱机理,从而为水资源的高效利用及干旱地区的生态恢复提供帮助。

1 干旱胁迫下根系的结构特征

植物根系因其有高度的可塑性,可根据外界环境的变换调整自身形态结构以响应胁迫。因此,对根系的结构特征进行研究有利于摸清植物对干旱胁迫的响应机理,从而为选育抗旱植物品种提供科学理论支持。为探明植物根系分支情况对不同水分条件的响应方式,前人主要围绕根系的形态特征和解剖结构 2 个方面展开研究,并结合植物在干旱胁迫下变化显著的形态指标进行抗旱性评价。干旱胁迫下变化显著的形态指标通常包括总根长、根系分支结构、根尖数、平均直径、根表面积以及维管束直径和面积、韧皮部面积等内容(图 4)。

1.1 根系形态特征

植物根系直接与土壤接触,其膨压和生物膜受体能够及时感知外界环境条件的变化,并形成信号传导至地上部分,使植物体减少水分的损耗,同时

根系自身也通过形态、结构的变化对干旱胁迫产生适应性^[4]。植物的总根长和根表面积的大小可以反映植物根系利用土壤资源的密集程度,以及其应对大气和土壤地下水分变化的能力和种间差异。较大的根表面积和较多的根尖数有利于根系拓宽水分吸收面积,提高水分利用率。大量研究表明,植物响应干旱胁迫的策略为先适应后迫害。赵国靖等通过研究不同土壤水分对胡枝子的影响发现,适度的水分胁迫有利于提高根系的吸收能力,多个生长指标均在轻度水分胁迫条件下显著提高^[5]。另有研究指出,轻度干旱胁迫能够促进根系伸长,但是随着胁迫程度的加重和时间的加长,将会抑制根系伸长,主要体现在根系的根尖数、表面积、总长度和总体积等随干旱胁迫程度的加重先增加后降低^[6]。在持续干旱胁迫下,具体表现为在促进侧根生长的同时显著抑制了主根的伸长^[7]。即植物最大限度地光合产物分配给新根,促使根的直径变细,根毛总根尖数增多,总根长变长^[8]。Fitter 等将根系形态结构划分为鱼尾形分支模式和叉状分支模式 2 种极端的拓扑结构,且相对叉状分支模式,鱼尾形连接模式能够降低植物根系的内部营养竞争^[9-10]。单立山等发现,红砂根系为适应干旱通过减少根部间重叠、增加根系连接长度使其拓扑结构逐渐向鱼尾形发展,以保证植物更有效地吸收养分^[11]。马雄忠等采用分形几何和几何拓扑学相结合的方法在阿拉善高原荒漠植物的研究中也得到了相似结论^[12]。

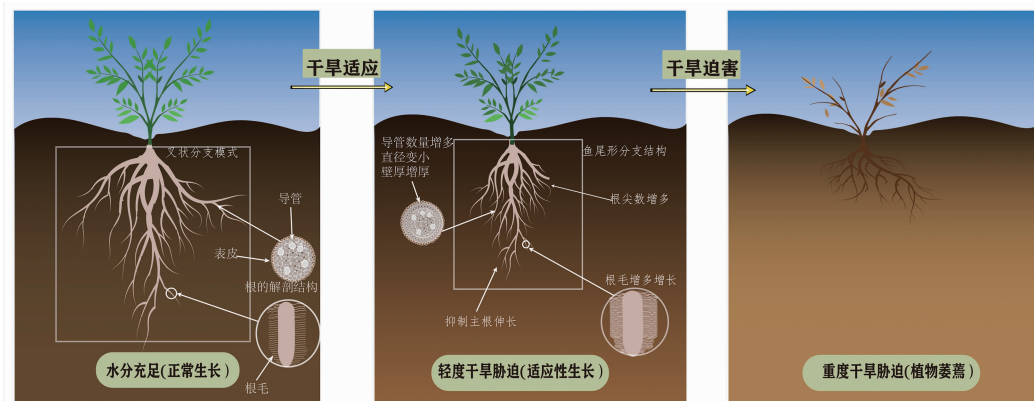


图4 干旱胁迫下根系的结构变化特征

1.2 根系解剖结构

植物根系内串联排列的多个组织和结构对植物需水必不可少,其中表皮、外皮层、皮层、内皮层、薄壁组织从土壤中吸收水分,木质部导管向地上部分转运水分^[13]。因此,根系解剖结构在研究植物耐

旱性等功能方面具有重要意义^[14]。随着干旱胁迫程度的加重,根系染色质呈现凝聚并边缘化分布、细胞程序性死亡、表皮细胞栓化、根冠脱落等现象^[15]。根系的木质部、维管柱直径和树木以及运输水分的导管管径在干旱环境中都会发生适应性变

化,通常表现为运输水分的导管数量增多,直径减小,导管壁变厚。张翠梅等发现,不同品种及遭受不同干旱胁迫时间的苜蓿解剖结构变化不同,且抗旱性强的苜蓿根部疏导组织较发达^[16]。王竞红等关于紫穗槐幼苗根系的研究发现,随着干旱胁迫的持续其维管柱直径增加,运输水分的导管的管径逐渐变小而数量增加,木质部变得更加发达^[17]。甄博等发现,水稻根部在经历干旱胁迫后会生成更多直径较大的木质部导管和较大面积的中柱组织,且随着干旱胁迫程度的加大,根系的输水能力增强越明显^[18]。学者们研究指出,在木棉科^[19]和海棠^[20]的根系解剖结构中发现了相同的耐旱策略。

2 干旱胁迫下植物的生理特性

植物根系作为从土壤中吸收营养和水分的主要器官,不仅参与植物的代谢活动,在营养合成、固定支持等重要功能以及耐旱能力等方面同样具有重要作用^[21]。水分胁迫明显表现为与许多特征、过程和反馈相关的生理损伤,这些特征、过程和反馈会在不同的时间尺度上影响植物生理生长^[22]。在干旱条件下,植物根系迅速感受到外界环境的变化从而产生化学信号控制植物调控体内水分,提高水分利用率。其中,植物中的丙二醛(MDA)、根系活力和渗透物质等含量都随着胁迫时长而改变(图5)。

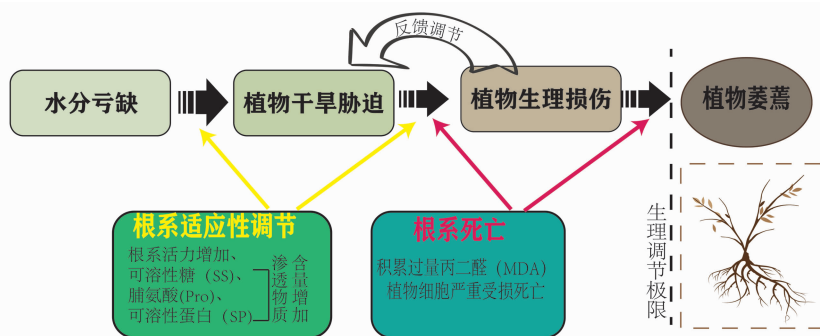


图5 干旱胁迫下植物的生理调节机制

2.1 根系活力

水分亏缺对植物根系的影响较为明显,且会导致植物根系的衰老加快和活性降低,从而迫使植物吸收水分和养分的能力下降。在以往的研究中,学者们通常参照张志良等的氯化三苯基四氮唑(TTC)还原法测定根系的活力^[23]。目前,学者们普遍认为轻度的干旱胁迫能够增加根系的活力,而干旱胁迫严重的情况下会严重抑制根系的生长,甚至导致根系死亡^[24]。丁红等发现,干旱胁迫降低了40 cm以下土层花生的根系活力^[25]。此外,Chai等发现,抗旱性强的马铃薯品种随着干旱胁迫程度的增加根系活力呈上升趋势,抗旱性弱的品种随着干旱胁迫程度的增加根系活力呈下降趋势^[26]。在干旱条件下,不同植物种类或品种的响应方式不同,总体上表现为抗旱性强的植物更容易保持较高的根系活力,抗旱性弱的植物随干旱胁迫程度加剧其根系活力持续降低^[27-28]。

2.2 渗透物质

植物为抵御干旱胁迫常通过分泌或消耗渗透物质如可溶性糖(SS)、脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白(SP)等,以达到维持调节细胞渗透压、维护细胞膜

稳定等生理平衡^[29]。陈丽等发现,油橄榄根系中的可溶性糖含量随干旱持续先增加后降低,而脯氨酸含量加速增加^[30]。在沙芥幼苗根系^[31]和马铃薯根系^[32]中发现Pro、SS、SP含量随胁迫程度的增大而不断增加。王凯等的研究表明,樟子松根系在春季干旱时主要通过消耗可溶性蛋白降低渗透势^[33]。因此,大部分植物通过分泌渗透物质来提高其抗旱性,但超出植物的耐旱限度则会消耗渗透物质以维系其正常的生理活动。目前,植物不同生育期渗透物质的含量及权重与其抗旱能力的关系仍不明确,所以开展相应研究对于植物抗旱机理的探索十分重要。

2.3 丙二醛

丙二醛是重要的膜质过氧化产物之一,具有强氧化性和毒性且常被用作植物氧化损伤分析^[34]。学者们在苜蓿根系的研究中认为,随着干旱时间的延长,植物根系中的丙二醛摩尔浓度总体呈上升趋势^[35]。植物体中的MDA含量受保护酶活性的影响,且当植物处于轻度干旱胁迫时,在其保护酶的作用下可保持较低水平的脂质过氧化程度,但当胁迫程度超过植物可承受的范围时,保护酶活性将被

抑制,进而导致植物体内积累大量的 MDA,植物细胞损害严重。

3 干旱胁迫的分子机理

植物在非生物胁迫下的分子调控机制涉及多个层次,信息量庞大,相关胁迫基因的激活或调控

涉及信号传导、转录控制、细胞膜和蛋白质的保护以及清除自由基和有毒化合物等多个过程^[36]。近年来生物信息学技术的发展为植物抗旱基因的挖掘及代谢通路的摸索等分子机理研究提供了技术支撑,多组学研究成为明确植物抗旱分子机理的重要方向(图6)。

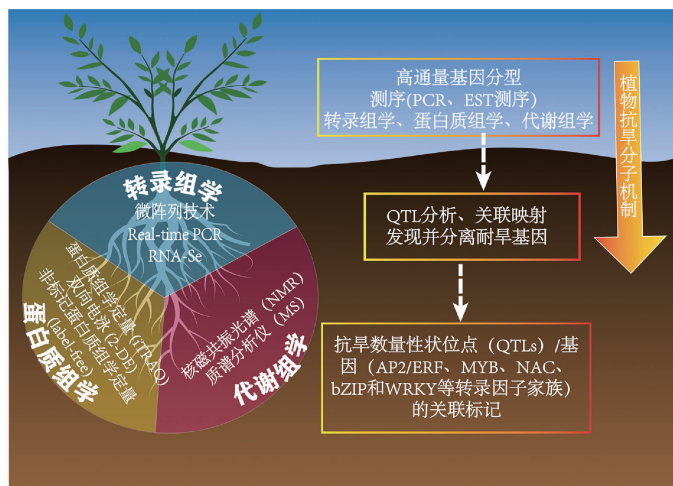


图6 干旱胁迫下植物根系分子机理研究

3.1 转录组学

转录组学(Transcriptomics)是从整体水平上以某时段特定细胞或组织中全部转录本为研究对象,改变了只对单个基因研究的传统模式,是一门系统研究其转录本种类、结构和功能以及调控规律的科学^[37]。转录组学的主要技术包括微阵列技术、实时荧光定量 PCR 技术(real-time PCR)和转录组测序技术(RNA-Seq),但微阵列技术灵敏度低,实时 PCR 技术价格昂贵,而 RNA-Seq 因其广泛的应用场景(高通量的基因表达谱分析、基因组注释或非编码区域功能研究等)成为主要的定量转录组分析系统^[38]。研究发现,AP2/ERF、MYB、NAC、bZIP 和 WRKY 等转录因子家族的差异表达直接参与了植物的抗旱过程^[39]。过量表达 AP2/ERF 转录因子可以提高部分植物的抗旱性,但也使部分转基因植物对胁迫更敏感^[40]。MYB 基因由信号传导途径实现其干旱条件下的正常表达,并调控水杨酸和赤霉素、吲哚-3-乙酸的含量提高植物抗旱能力^[41]。干旱胁迫下,植物基因启动子中的 NAC 识别序列结合并激活非生物胁迫耐受性来调节下游靶基因的转录,诱导胁迫基因的上调,从而具有抗旱性^[42]。GmbZIP2 在大豆毛状根中的过表达能够改善其干旱耐受性^[43]。WRKY 蛋白能够调控抗旱基因的表

达,通过作用糖代谢途径等方式参与植物的抗旱应答^[44]。

3.2 蛋白质组学

蛋白质组学这一概念最早是由 Marc Wilkins 在 1994 年的意大利科学会议上提出的,其内涵为一种细胞或一个组织所表达的全部蛋白质^[45]。蛋白质组学研究的基础性内容主要是大规模地进行蛋白质的结构和功能研究,包含了蛋白质的表达水平、翻译后的修饰与调控以及各细胞或组织蛋白质间的相互作用等^[46-47]。目前用于植物蛋白质组学研究的主要技术包括蛋白质样品的制备、分离、鉴定以及定量分析等环节^[48]。研究蛋白质组学技术的方法通常为基于凝胶或质谱的相对定量和绝对定量,主要有标记蛋白质组学定量技术(iTRAQ)、双向电泳技术(2-DE)和非标记蛋白质组学定量技术(label-free)^[49]。大量研究表明,植物相关差异蛋白面对干旱胁迫时,涉及蛋白质合成与加工、光合作用、能量代谢、自由基清除等多种途径。王月英等关于蒙古冰草蛋白质组的研究发现,在一定的干旱处理下干旱时长越长,复水处理后的差异表达蛋白量越多^[50]。邹成林等的研究指出,耐旱弱的玉米自交系灌浆期籽粒应答干旱胁迫的差异表达蛋白明显少于耐旱性强的^[51]。

3.3 代谢组学

代谢组学作为功能基因组学和系统生物学的新兴研究内容^[52],是一种全面鉴定和定量小分子量代谢物(代谢组)的方法,为研究植物面对非生物胁迫反应的分子表型提供新的科学方向^[53]。核磁共振(NMR)光谱和基于质谱(MS)的分析仪是植物代谢组学研究中的主要分析平台^[54]。结合色谱技术处理后得到的多维元数据常采用模式识别和多维统计分析等方法实现数据的可视化和分类。Michaletti 等采用 LC-MS 对小麦的代谢组学进行分析,发现氨基酸、有机酸和糖等作为小麦的主要代谢物在干旱条件下丰度明显变化^[55]。李小冬等采用液相色谱电离串联质谱法发现,高羊茅叶片应对干旱时,油脂代谢产物含量下调,芳香族化合物含量上调^[56]。大部分植物的差异代谢物含量在较高强度干旱胁迫下整体表现为下调,以维持其必要的生命活动。

4 存在问题与展望

随着生物科学技术的进步,人们对植物耐旱机理的研究重点逐渐从地上部分向地下部分、从表型向分子层次过渡。开展干旱胁迫下植物多层次的研究,有利于摸清植物抗逆策略,提高植物抵抗外界胁迫的能力,具有重要的生态学意义。目前相关领域的研究仍存在许多不足,从研究对象看,近年来国内外对于植物地下根系的研究偏重于经济作物,而对于干旱地区生态植被根系的研究鲜有报道;从形态特征看,植物根系可塑性变化阈值仍不确定;从生理特性看,前人的研究多集中于对不同程度干旱胁迫下植物的生理响应,但对于干旱胁迫下植物不同生育期的适应策略研究较少。从分子机理看,学者们关于植物抗旱的分子机理主要集中在筛选候选关键基因方面,但对于基因功能验证性试验以及多组学的综合运用仍需深入研究。针对以上问题,后续应加强干旱区生态植物根系的研究,采用微观宏观相结合的方法系统地研究植物根系抗旱机理。

参考文献:

- [1] Bhusal N, Lee M S, Lee H, et al. Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species[J]. Science of the Total Environment, 2021, 779: 146466.
- [2] 贾振江, 赵广兴, 李王成, 等. 宁夏中部干旱带砂土混合覆盖下土

- 壤蒸发估算[J]. 水土保持学报, 2022, 36(2): 219-227.
- [3] 苗青霞, 方 燕, 陈应龙. 小麦根系特征对干旱胁迫的响应[J]. 植物学报, 2019, 54(5): 652-661.
- [4] 刘巧玲, 李王成, 赵广兴, 等. 覆砂和灌水量对退耕压砂地生态枣林土壤水热及枣果产量的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2022, 39(5): 940-947.
- [5] 赵国靖, 徐伟洲, 郭亚力, 等. 达乌里胡枝子根系形态特征对土壤水分变化的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(3): 484-490.
- [6] 郑 森, 郭 毅, 王丽敏. 干旱胁迫对红宝石海棠根系形态及生理特性的影响[J]. 中国农业科技导报, 2020, 22(3): 24-30.
- [7] 李文晓, 张岐岐, 丁圣彦, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系[J]. 生态学报, 2010, 30(19): 5140-5150.
- [8] 李 琬. 干旱对大豆根系生育的影响及灌溉缓解效应研究进展[J]. 草业学报, 2019, 28(4): 192-202.
- [9] Fitter A H. The topology and geometry of plant root systems: influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*[J]. Annals of Botany, 1986, 58(1): 91-101.
- [10] Bouma T J, Nielsen K L, van Hal J, et al. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency[J]. Functional Ecology, 2001, 15(3): 360-369.
- [11] 单立山, 李 毅, 董秋莲, 等. 红砂根系构型对干旱的生态适应[J]. 中国沙漠, 2012, 32(5): 1283-1290.
- [12] 马雄忠, 王新平. 阿拉善高原 2 种荒漠植物根系构型及生态适应性特征[J]. 生态学报, 2020, 40(17): 6001-6008.
- [13] Steudle E. Water uptake by roots: effects of water deficit[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(350): 1531-1542.
- [14] Lynch J P. Rightsizing root phenotypes for drought resistance[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(13): 3279-3292.
- [15] 赵广兴, 徐天渊, 李王成, 等. 白茎盐生草幼苗对干旱胁迫的响应研究[J]. 干旱区资源与环境, 2021, 35(4): 195-202.
- [16] 张翠梅, 师尚礼, 刘 珍, 等. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系形态及解剖结构的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(5): 79-89.
- [17] 王竞红, 张秀梅, 陈 艾, 等. 紫穗槐幼苗根系生理特性和解剖结构对 PEG-6000 模拟干旱的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(2): 511-517.
- [18] 甄 博, 郭相平, 陆红飞. 旱涝交替胁迫对水稻分蘖期根解剖结构的影响[J]. 农业工程学报, 2015, 31(9): 107-113.
- [19] 赵高卷, 平 盼, 马煥成. 干热河谷木棉科三种植物根茎叶水分传输的解剖结构比较研究[J]. 干旱区资源与环境, 2016, 30(1): 162-168.
- [20] 陈小红, 徐 扬, 刘 韩, 等. 川西高原 4 种高山海棠的根茎解剖结构特征及其抗旱响应策略分析[J]. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1296-1302.
- [21] Williams A, de Vries F T. Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning[J]. The New Phytologist, 2020, 225(5): 1899-1905.
- [22] 陆思羽, 李 悦, 陶凌剑, 等. 干旱胁迫下不同圆齿野鸭椿家系苗木生理生化指标的变化[J]. 南方农业学报, 2020, 51(6):

- 1400 – 1408.
- [23] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [24] 李 帅, 赵国靖, 徐伟洲, 等. 白羊草根系形态特征对土壤水分阶段变化的响应[J]. 草业学报, 2016, 25(2): 169 – 177.
- [25] 丁 红, 张智猛, 戴良香, 等. 干旱胁迫对花生根系生长发育和生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1586 – 1592.
- [26] Chai Q, Gan Y T, Zhao C, et al. Regulated deficit irrigation for crop production under drought stress [J]. Agronomy for Sustainable Development, 2016, 36(1): 3.
- [27] 刘 芬, 屈 成, 王 悦, 等. 抽穗期干旱复水对机插水稻抗氧化酶活性及根系活力的影响[J]. 南方农业学报, 2020, 51(1): 65 – 71.
- [28] 董馥慧, 裴红宾, 张永清, 等. 不同生育时期干旱胁迫对‘迪庆苦荞’和‘黑丰一号’苦荞生长及生理特性的影响[J]. 广西植物, 2021, 41(6): 970 – 978.
- [29] 肖 凡, 蒋景龙, 段 敏. 干旱和复水条件下黄瓜幼苗生长和生理生化响应[J]. 南方农业学报, 2019, 50(10): 2241 – 2248.
- [30] 陈 丽, 焦 健, 朱绍丹, 等. 油橄榄对牧草间作与干旱胁迫交互作用的根系生理响应[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(6): 1434 – 1440.
- [31] 张希吏, 王 萍, 石 磊, 等. 干旱胁迫对沙芥幼苗根系形态及抗氧化酶活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2016, 34(3): 160 – 164.
- [32] Hill D, Nelson D, Hammond J, et al. Morphophysiology of potato (*Solanum tuberosum*) in response to drought stress; paving the way forward[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 11: 597554.
- [33] 王 凯, 郭晶晶, 王冬琦, 等. 樟子松和油松根叶对春季干旱胁迫的响应[J]. 生态学杂志, 2015, 34(11): 3132 – 3138.
- [34] Shemi R, Wang R, Gheith E S M S, et al. Effects of salicylic acid, zinc and glycine betaine on morpho – physiological growth and yield of maize under drought stress[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 3195.
- [35] 张翠梅, 师尚礼, 吴 芳. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系生长及生理特性影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51(5): 868 – 882.
- [36] Takahashi F, Kuromori T, Urano K, et al. Drought stress responses and resistance in plants: from cellular responses to long – distance intercellular communication[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 556972.
- [37] Imadi S R, Kazi A G, Ahanger M A, et al. Plant transcriptomics and responses to environmental stress: an overview [J]. Journal of Genetics, 2015, 94(3): 525 – 537.
- [38] Stark R, Grzelak M, Hadfield J. RNA sequencing: the teenage years [J]. Nature Reviews Genetics, 2019, 20(11): 631 – 656.
- [39] Gollack D, Li C, Mohan H, et al. Tolerance to drought and salt stress in plants: unraveling the signaling networks[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 151.
- [40] Xie Z L, Nolan T, Jiang H, et al. The AP2/ERF transcription factor TINY modulates brassinosteroid – regulated plant growth and drought responses in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2019, 31(8): 1788 – 1806.
- [41] Wu J D, Jiang Y L, Liang Y N, et al. Expression of the maize MYB transcription factor ZmMYB3R enhances drought and salt stress tolerance in transgenic plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 137: 179 – 188.
- [42] Erpen L, Devi H S, Grosser J W, et al. Potential use of the DREB/ERF, MYB, NAC and WRKY transcription factors to improve abiotic and biotic stress in transgenic plants [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2018, 132(1): 1 – 25.
- [43] Yang Y, Wei W L, Zhou Y B, et al. The soybean *bZIP* transcription factor gene *GmbZIP2* confers drought and salt resistances in transgenic plants [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(2): 670.
- [44] 刘 潮, 韩利红, 宋培兵, 等. 桑树 WRKY 转录因子的全基因组鉴定及生物信息学分析[J]. 南方农业学报, 2017, 48(9): 1691 – 1699.
- [45] Wasinger V C, Cordwell S J, Cerpa – Poljak A, et al. Progress with gene – product mapping of the Mollicutes: *Mycoplasma genitalium* [J]. Electrophoresis, 1995, 16(7): 1090 – 1094.
- [46] Tan B C, Lim Y S, Lau S E. Proteomics in commercial crops: an overview[J]. Journal of Proteomics, 2017, 169: 176 – 188.
- [47] 常丽丽, 彭存智, 王 丹, 等. 盐芥叶片应答盐胁迫的蛋白质组学分析[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(1): 49 – 64.
- [48] Liu Y H, Lu S, Liu K F, et al. Proteomics: a powerful tool to study plant responses to biotic stress [J]. Plant Methods, 2019, 15(1): 135.
- [49] Aslam B, Basit M, Nisar M A, et al. Proteomics: technologies and their applications[J]. Journal of Chromatographic Science, 2017, 55(2): 182 – 196.
- [50] 王月英, 黄广学, 孟利前, 等. 干旱胁迫下蒙古冰草的蛋白质组学分析[J]. 沈阳农业大学学报, 2020, 51(1): 105 – 110.
- [51] 邹成林, 谭 华, 郑德波, 等. 玉米灌浆期籽粒应答干旱胁迫的差异蛋白质组分析[J]. 分子植物育种, 2020, 18(13): 4153 – 4163.
- [52] Shanker A K, Maheswari M, Yadav S K, et al. Drought stress responses in crops [J]. Functional & Integrative Genomics, 2014, 14(1): 11 – 22.
- [53] Maroli A S, Gaines T A, Foley M E, et al. Omics in weed science: a perspective from genomics, transcriptomics, and metabolomics approaches[J]. Weed Science, 2018, 66(6): 681 – 695.
- [54] Aliferis K A, Bernard – Perron D. Cannabinomics: application of metabolomics in cannabis (*Cannabis sativa* L.) research and development[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 554.
- [55] Michaletti A, Naghavi M R, Toorchi M, et al. Metabolomics and proteomics reveal drought – stress responses of leaf tissues from spring – wheat [J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 5710.
- [56] 李小冬, 王小利, 王 茜, 等. 干旱胁迫下高羊茅叶片的代谢组学分析[J]. 中国草地学报, 2016, 38(5): 59 – 65.