

李洁, 姚晓华. 多组学关联分析作物耐逆境胁迫研究进展 [J]. 广东农业科学, 2019, 46(8): 22-28.

多组学关联分析作物耐逆境胁迫研究进展

李洁, 姚晓华

(青海大学农林科学院 / 青海省农林科学院作物育种栽培研究所 / 青海省青稞遗传育种重点实验室 / 国家麦类改良中心青海青稞分中心, 青海 西宁 810016)

摘要: 组学包括基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学及离子组学等。随着测序技术和手段的不断发展, 多组学的关联分析已成为研究作物抗逆应激反应常用的技术手段, 并在此基础上对控制重要农艺性状的基因进行研究。分别对转录组学与蛋白质组学, 转录组学与代谢组学, 蛋白质组学与代谢组学, 转录组学、蛋白质组学与代谢组学等不同组学结合的关联分析在作物响应逆境胁迫(非生物胁迫和生物胁迫)以及基因功能研究、辅助育种的研究进展进行综述, 并展望了多组学结合的关联分析充分利用综合分析的数据, 对筛选到的核心数据的验证以及在育种中的应用。多组学结合的研究方法可揭示作物响应逆境胁迫的分子机理, 为未来培育抗逆品种提供新思路。

关键词: 转录组学; 蛋白质组学; 代谢组学; 多组学关联分析; 抗逆性; 作物

中图分类号: S503

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X(2019)08-0022-07

Research Progress on Multi-omics Association Analysis of Crop Resistance to Adversity Stress

LI Jie, YAO Xiaohua

(Agriculture and Forestry Academy, Qinghai University/Crop Breeding and Cultivation, Qinghai Agriculture and Forestry Academy/Qinghai Key Laboratory of Hulless Barley Genetics and Breeding/Hulless Barley Branch of State Wheat Improvement Centre, Xining 810016, China)

Abstract: Omics includes genomics, transcriptomics, proteomics, metabolomics, ionomics etc. With the continuous development of sequencing technology and sequencing methods, multi-omics association analysis has become a common technical method to study the crop response to stress. On this basis, the research on genes controlling important agronomic traits were conducted. The research progresses of correlation analysis of different omics combinations such as transcriptomics and proteomics, transcriptomics and metabolomics, proteomics and metabolomics, transcriptomics, proteomics and metabolomics in crop response to adversity stress (abiotic or biotic stress), gene function and assistant breeding were summarized. It also looks forward to using the data of comprehensive analysis to verify the selected core data and its application in breeding. The research method of multi-omics combinations can reveal the molecular mechanism of crop response to stress and provide new ideas for the cultivation of stress resistant varieties in the future.

Key words: transcriptomics; proteomics; metabolomics; multi-omics association analysis; resistance; crops

收稿日期: 2019-05-18

基金项目: 青海省农林科学院创新基金重大专项(2018-NKY-12); 国家自然科学基金(31660388); 青海省科技厅应用基础研究项目(2019-ZJ-7075); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CAS-05)

作者简介: 李洁(1982—), 女, 硕士, 助理研究员, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: lij_28257@163.com

在农业生产中,作物在复杂的生长环境中受到各种不利于其生长发育的环境胁迫,如温度、水分、离子以及各种病、虫害等非生物和生物因素的胁迫,已成为制约其生长发育、影响产量和质量的关键性因素^[1-2]。为此,作物响应外界胁迫时会通过体内的生物物质调节信号转导,进一步调节其体内相关抗逆基因的表达,以适应外界不利的生长环境^[3],这是一个由多种信号通路所调节的复杂的调控网络,单从某一方面研究都不能较为完整地探究其中机理。随着具有更高完整性、更好连续性的水稻^[4]、大麦^[5]、小麦^[6]、青稞^[7]等全基因组序列的完成,目前,如何更加全面、整体地从不同层面研究作物所出现的基因转录、表达、翻译、修饰以及生理代谢等问题是分子育种中较为关注的研究方向,同时也是解决单一组学研究瓶颈的又一有效方法。得益于日趋发展的测序技术及手段,以高通量、大规模、高灵敏度为特点的数据分析统计方法开始大量应用于作物胁迫的综合性分析。组学(Omics)是基于高通量分析的系统生物学研究,按照分析目标的不同分为基因组学(Genomics)、转录组学(Transcriptomics)、蛋白质组学(Proteomics)、代谢组学(Metabolomics)^[8]及离子组学(Ionomics)^[9]等。不同组学分别从不同层面反映生物体内基因的转录、表达、翻译、修饰以及生理代谢等情况,其目的在于实现各种数据的互补,使研究者对生物体的表达信息有更加充分完整的理解。在对之前作物抗逆的研究发现,通过对作物抗逆过程的多组学关联分析,可提高鉴定参与相关活动的关键功能基因的准确性,同时更加精确阐释关键功能基因的表达模式及其参与通路,同时这种分析方法也可运用于对转基因农作物进行无偏倚的安全性评价中^[10]。目前在文献中可以查到,对各类作物抗逆研究运用较多的为2~3种组学或更多种组学的综合运用模式。通过进一步实践和探讨如何有效选择组学整合策略,为研究者综合运用多组学去从整体层面探究作物在响应逆境胁迫以及辅助育种提供一定的参考。

1 组学概述

基因组学是一门研究生物基因组以及如何利用基因的学科,用于概括涉及基因作图、基因

测序以及对整个基因组功能进行分析的遗传学分支^[11]。基因组学按其研究内容又可分为功能基因组学(Functional genomics)、结构基因组学(Sstructural genomics)和比较基因组学(Comparative genomics)等^[12]。目前较为通用的研究方法为高通量测序技术对某一作物进行测序及重测序。

转录组学是一门在整体水平上研究细胞中基因转录情况及转录调控规律的学科^[13],即研究特定组织或细胞在某一发育阶段或特定状态下转录出来的所有RNA的总和,主要为编码蛋白RNA(mRNA)和非编码RNA(non-coding RNA, ncRNA)^[14],目前广泛应用于基础研究、临床诊断和药物研发等领域。转录组学分析常用的技术分为3类,包括基于标签的技术〔如基因表达序列分析(SAGE)技术〕、基于杂交的技术〔如DNA微阵列(DNA microarray)〕以及基于直接测序技术〔如转录组测序(RNA-seq)〕等,近年来高通量测序以其高通量、高灵敏度、高准确性和低运营成本优势逐渐成为该领域的主流研究方法。

蛋白质组学是对细胞、组织或生物体某一时期蛋白质组成成分及含量变化规律的学科,最早在1994年由MARC WIKINS提出。蛋白质组学的研究是揭示生物生命现象的重要手段之一,随着技术的成熟,其较多地应用于现代农业研究中^[15]。蛋白质组学又可分为表达蛋白质组学、结构蛋白质组学、功能蛋白质组学、差异蛋白质组学、相互作用蛋白质组学、亚细胞蛋白质组学、定量蛋白质组学等^[16]。目前较为成熟的蛋白质定量研究技术可分为传统的双向凝胶电泳技术(2DE)、质谱检测技术(MS)、蛋白芯片技术(Protein chips)、酵母双杂交技术(Yeast two-hybrid system)等。

代谢组学是继基因组学和蛋白质组学之后发展起来的一门新兴学科,是研究在某一时刻生命体内细胞所有代谢物集合的一门学科,是系统生物学研究的重要组成部分^[17]。转录组学和蛋白质组学分别从RNA和蛋白质层面探寻生命的活动,代谢产物作为基因转录与蛋白修饰的最终产物,在细胞信号释放、能量传递、细胞间通信等均发挥着极大的调控作用,其研究结果可揭示生物体受遗传或环境因素影响后的变化规律,更接近生物的表现型,因此被广泛应用于疾病诊断、医

药研制开发、植物学等领域^[18]。目前,代谢产物的分离鉴定技术主要有气相色谱(GC)、液相色谱(LC)、毛细管电泳(CE)、质谱联用、核磁共振(NMR)等,分离技术与检测技术的不同组合形成了不同的代谢组学分析技术^[19]。

2 多组学关联分析研究

2.1 转录组学和蛋白质组学

转录组学与蛋白质组学是以2个不同的分子层面反映生物体内基因的表达情况,关联分析的目的在于实现两组数据之间的对比与互补,更加深入了解生物体内蛋白质和基因表达的内在关系,以揭示基因表达以及转录后的调控状态,得到生物体更加完整的表达信息。因此,蛋白质组和转录组间的关系是未来系统生物研究中非常重要的部分^[20]。

杜春芳^[21]对甘蓝型油菜4℃低温胁迫0~24h的转录组和蛋白质组进行分析,发现具有相同趋势的可关联差异基因有177个,这些基因在不同低温胁迫阶段中其差异性动态变化的,涉及催化活性、结合通路、代谢过程、细胞生理、刺激应答通路中的关键基因。这些具有相同趋势的关联差异基因在次生物质代谢、激素信号通路、植物-病原菌互作等通路明显富集。XIN等^[22]对小麦开花前热启动以及开花后高温胁迫耐受的机制研究发现,在花前热启动和花后高温胁迫的差异表达基因与蛋白分别为962和167个,对差异基因及蛋白的功能进行分析,发现编码感受信号的基因上调,热休克蛋白、氧化还原稳态、编码代谢的基因下调;花期前经过热启动的植株与非启动植株相比,在应对花期后高温胁迫时,上调和下调的基因及蛋白可对小麦的生长发育起到一定的保护作用,表明花前热启动可以启动转录组和蛋白质组水平的适应反应,从而提高小麦植株后期的耐热性。这些结果对于理解未来气候变化情景下热胁迫对小麦产量的影响具有重要意义。曾维英等^[23]以高抗材料赶泰-2-2和高感材料皖82-178为研究对象,对大豆受豆卷叶螟幼虫胁迫0h和48h的蛋白水平和转录水平进行分析,共关联到34条通路以及300个差异表达蛋白(DEPs)和28个差异表达基因(DEGs),并鉴定出10个可能是大豆抗豆卷叶螟潜在的靶标蛋白(基因)。

KOH等^[24]对油菜(*Brassica napus* L.)在干旱胁迫下20个基因的转录水平和蛋白质水平进行比较发现,在每一个时间点,虽然在转录水平和蛋白质水平中观察到不同表达模式,但转录及翻译水平存在正相关关系。在干旱胁迫下,大多数蛋白质丰富度变化的原因可能是由于基因转录水平发生变化,而蛋白质翻译后修饰(PTMS)对蛋白质的多样性和功能也同样存在明显贡献。

在许多研究中也发现,转录组和蛋白质组数据中存在相关系数较低甚至出现负相关的情况,原因可能是检测的时间点不同,其转录与翻译不一致,导致mRNA水平和蛋白质丰度之间有限对应关系。与DNA转录形成mRNA以及后期翻译成蛋白质的过程中,受到体内其他因子对该过程的一系列调控,有可能使mRNA数量以及蛋白质数量、所在细胞器位置和功能发生变化^[25]。因此,如何从转录组结合蛋白质组分析时获得的大量数据中挖掘出抗逆的关键基因就非常重要。

2.2 转录组学和代谢组学

转录组学和代谢组学的联合分析方法,是实现基因及代谢物的全谱分析的实验方法,两种组学的组合可较为全面地同时实现从“因”至“果”两个方向探究作物在耐逆境中的生物学问题,相互间的验证作用更明显。同时结合功能分析、代谢通路富集、分子互作等生物功能分析,系统全面地解析生物分子功能和调控机制之间的关联性,最终实现对作物耐逆境分子功能和调控机制的理解,并筛选出重点代谢通路或者基因、代谢产物进行后续深入实验分析与应用。

在非生物胁迫方面,ZHANG等^[26]以耐寒性差异显著的亚洲栽培水稻(*Oryza sativa*)的两个亚种日本晴和9311为材料,在6个时间点进行冷处理和冷处理后恢复的代谢组和转录组数据学分析,结果发现处理期间日本晴抗氧化相关化合物的积累比9311早,在恢复期日本晴中耐寒相关代谢物的诱导较冷敏感品种9311更为活跃,在9311中与衰老相关的化合物开始积累,但在日本晴中未发现;该试验构建了日本晴的低温响应以及恢复期的动态代谢模型,并揭示了ROS主导的水稻对低温环境的适应机制。WANG等^[27]为了解水稻幼苗耐盐生理和分子机制,以水稻盐敏感株系IR64和耐盐株系PL177为研究材料,对两种基因型的水稻在盐胁迫和盐+脱落酸(ABA)

胁迫下植株的表型、代谢和转录组反应进行了研究,结果表明,在外源 ABA 存在下耐盐株系 PL177 能选择性降低根部 Na^+ 的积累,并将 K^+ 转移至芽,可以更好地将盐从根系中排除,并将盐分隔在幼芽中,诱导许多初级代谢产物的增加,其中糖和脯氨酸在芽和根尿囊素中积累,并筛选出几个耐盐的水稻候选基因,为提高水稻的耐盐育种提供理论参考依据。WANG 等^[28]研究了在磷缺乏和磷充足条件下生长的燕麦根系转录和代谢反应,发现在磷缺失 10 d 后,鉴定出 9 371 个存在表达差异的转录本,其表达差异在 2 倍或 2 倍以上,磷酸化代谢物(葡萄糖-6-磷酸、肌醇磷酸盐)显著减少,柠檬酸盐和苹果酸盐、部分糖和氨基酸略有增加。在缺磷 28 d 后,燕麦根部柠檬酸盐和苹果酸盐渗出增强,与在燕麦中磷缺乏对初级代谢影响中增加有机阴离子外排的策略相一致。CHEN 等^[29]利用转录组学结合代谢组学和生理学分析发现,ROS 介导的氧化还原信号在不同 pH 条件下影响细胞铁的稳定性以及水稻生长。比较转录组学分析发现,1 318 个 DEGs 中有 83% 在 pH 4 时下调,1 168 个 DEGs 中有 73% 在 pH 8 时上调。对 pH 调节细胞氧化还原过程和控制水稻生长的代谢途径进行研究,阐明了极端 pH 对水稻生长和铁稳态的破坏性以及由此引起水稻的适应性反应,并确定其最佳生长 pH 值为 6。

在生物胁迫方面,AGARRWAL 等^[30]利用转录组和代谢组对水稻和昆虫相互作用进行分析,显示耐药宿主中分别有 7 000 多个差异表达基因和 80 多种差异代谢物。转录本和代谢谱的综合结果首次为水稻对瘦蚊的一种超敏阳性反应所具有的抗性提供了佐证。DHOKANE 等^[31]对小麦禾本科镰刀菌引起的镰刀菌头疫病(FHB) QTL-Fhb2 的耐药和易感等位基因重组自交系进行代谢组和转录组联合分析,发现 4- 香豆酸盐:CoA 连接酶等 6 个酶及转录因子为可能定位于 QTL-Fhb2 区域的候选抗性基因。在进一步功能鉴定和验证后,这些抗性基因可以用于替代易感品系的非功能性基因,以提高小麦镰刀菌头疫抗性。

转录组学和代谢组学的联合分析方法也可运用于转基因作物与环境互作的评估中,WANG 等^[32]对含有 *cry1Ab/2Aj* 和 *G10-epsps* 基因的抗虫抗除草剂转基因玉米 12-5 和含 *cryIIe* 基因的抗虫玉米 IE034 材料的杂交后代以及 2 个亲本转

基因玉米和 6 个常规玉米品种的转录谱和代谢谱的差异进行了研究,发现转基因玉米育种复合所带来的基因表达和代谢物的变化数量介于常规玉米品种间的变异范围之内,该研究对评估转基因作物的基因叠加效应提供了科学依据。

2.3 蛋白质组学和代谢组学

由于植物激素是作物生长和发育的核心,在作物受到外界胁迫时其蛋白质、代谢物发生变化较多,利用作物的蛋白质组学和代谢组学研究可以鉴定出许多与作物耐逆性物质代谢有关的蛋白质和代谢物,从分子水平研究导致其变化的原因。

CHMIELEWSKA 等^[33]利用蛋白质组学和代谢组学的手段对两种基因型(敏感型、耐旱型)大麦在干旱胁迫下叶片和根系的变化进行研究,结果显示,两种基因型的叶片中有 121 种干旱响应蛋白、根部有 182 种,许多已鉴定的干旱响应蛋白都与水分亏缺期间功能受到严重影响的功能过程有关,包括光合作用和碳代谢;在叶片和根部较多数量的差异蛋白是由大麦植株防御机制所产生的,该研究同时发现干旱敏感型及耐受型大麦品系响应水分亏缺的差异。黄宇^[34]利用蛋白质组学和代谢组学的手段以材料 *Taichuang 29* 为对照对抗条锈病小麦近等基因系 *Taichung 29* × *6/Yr10* 进行分析,发现在 *Tyr10* 中,SOD 与 Vitamin E 在蛋白表达水平和代谢物积累水平中都发生了上调,其自由基清除能力都得到提高,表明 TYr 10 的抗条锈病性能可能与其抗氧化能力的提高有较大关系。

蛋白质组学和代谢组学的联合还可运用于转基因材料的安全性效应检测,郝文媛^[35]对转基因玉米和非转基因玉米在蛋白质组水平和代谢组水平进行了不同转基因材料与对照间的差异检测,结果显示在蛋白质水平上未发生非预期效应,但在代谢组有显著差异,Z58(自交系)背景的转基因玉米与非转基因玉米之间的差异要小于 ZD958(杂交种)背景的玉米,表明相同遗传背景下代谢组的差异可能由于外源基因插入受体基因组所导致,而不同背景下的差异可能是外源基因插入和受体遗传背景差异(自交系和杂交种)的共同效应。

2.4 转录组学、蛋白质组学与代谢组学

目前,在作物抗逆机制研究中常用的 3 种组学的联合分析以转录组学、蛋白质组学和代谢组

学为主, 研究转录组学和蛋白质组学表达数据避免了单一组学结果的片面性和不准确性, 获得了更真实、更系统的分子变化信息, 并通过两个组学的联合分析揭示了新的、不同的调控机制, 通常代谢组学研究作为转录组和蛋白质组的互补, 可以使整个研究作物的动态变化更加全面, 并且实现了分子调控与表型变化有机统一。

BARROS 等^[36]利用转录组学、蛋白质组学与代谢组学 3 种技术比较两个转基因玉米系与对照品种在不同环境中的表现, 共监测到 10 个基因、4 种蛋白质 20 种代谢物在不同品种中存在差异表达, 在不同年份种植中发现有 10 个基因、5 种蛋白质、43 种代谢物存在差异表达, 表明不同环境因素导致不同基因型玉米转录产物、蛋白质、代谢产物的不同。曾建斌^[37]利用转录组学、蛋白质组学与代谢组学结合方法对野生大麦的耐低钾机制进行初步研究, 鉴定到 692 个响应低钾胁迫的基因、129 个与低钾耐性相关的蛋白质以及 61 种代谢物, 并分析了一些与逆境胁迫响应相关的顺式作用元件, 初步提出野生大麦耐低钾的机理。SHU 等^[38]利用转录组学、蛋白质组学与代谢组学对水稻幼苗对干旱胁迫的响应作用进行分析, 发现分别有 71 种蛋白质、4 756 个 mRNA 和 37 种代谢物的表达发生变化, 认为干旱期间储存物质的能量物质消耗增加, 参与合成代谢途径的酶的表达增加与 6 种氨基酸含量的增加相对应, 推测出干旱胁迫下碳水化合物和脂肪酸的能量转换得到了增加。丁伟^[39]对水稻干旱胁迫进行了 3 种组学研究, 检测到 71 个差异表达的蛋白、4 427 个差异表达的基因以及 38 种差异表达的代谢物, 表明干旱胁迫下重要基因、蛋白质代谢物的表达及功能类群分布特征, 同时为将来利用更多组学整合策略进一步研究水稻抗旱过程中的关键分子机制提供了新的切入点。

3 展望

近年来, 以基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学等为基础的组学技术越来越多地运用在作物学耐逆境的研究中, 推动着农业第二次“绿色革命”, 这皆得益于高效与廉价测序分析技术及手段的发展。通过多组学的综合分析, 研究人员对作物响应逆境胁迫机理及代谢通路中的研究有了更加充分完整的理解, 明晰响应逆境的基因转录为 mRNA, 再翻译成为蛋白质后形成代

谢物的网络, 更加精确阐释关键功能基因的表达模式及通路^[40-41], 目前已在作物抗逆、抗病机制、相关基因功能研究、种质资源鉴定以及辅助育种中发挥着极其重要的作用。然而, 多组学结合虽然能够得到较多数据, 但是如何更加充分地利用综合分析的数据, 对筛选到的核心数据的验证以及在育种中的应用都是研究人员后续研究的主要目标。

参考文献 (References) :

- [1] KUBALA S, GAMCZARSKA M, WOJTYLA L, CLIPPE A, KOSMALA A, ZMIENKO A, LUTTS S, QUINET M. Deciphering priming-induced improvement of rapeseed (*Brassica napus* L.) germination through an integrated transcriptomic and proteomic approach [J]. *Plant Science*, 2015, 231:94-113. doi:10.1016/j.plantsci.2014.11.008.
- [2] ALPUERTO J B, HUSSAIN R M, FUKAOT. The key regulator of submergence tolerance, *SUB1A*, promotes photosynthetic and metabolic recovery from submergence damage in rice leaves [J]. *Plant Cell & Environment*, 2015, 39 (3) :672-684. doi:10.1111/pce.12661.
- [3] WEN W W, LI K, AISEEKH S, OMRANIAN N, ZHAO L, ZHOU Y, XIAO Y, JIN M, YANG N, LIU H J, FLORIAN A, LI W, PAN Q, NIKOLOSKIZ, YAN J, FERNIE A R. Genetic determinants of the network of primary metabolism and their relationships to plant performance in a maize recombinant inbred line population [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27 (7) : 1839-1856. doi:10.1105/tpc.15.00208.
- [4] DU H L, YU Y, MA Y F, GAO Q, CAO Y H, CHEN Z, MA B, QI M, LI Y, ZHAO X F, WANG J, LIU K F, QIN P, YANG X, ZHU L H, LI S G, LIANG C Z. Sequencing and *de novo* assembly of a near complete *indica* rice genome [J]. *Nature Communications*, 2017, 8:15324.
- [5] MASCHER M, GUNDLACH H, HIMMELBACH A, BEIER S, TWARDZIOK S O, WICKER T, RADCHUK V, DOCKTER C, HEDLEY P E, RUSSELL J, BAYER M, RAMSAY L, LIU H, HABERER G, ZHANG X Q, ZHANG Q S, BARRERO R A, LI L, TSUDIEN S, GROTH M, FELDER M, HASTIE A, ŠIMKVA H, GROTH M, FELDER M, HASTIE A, HAN A, STANKOVA H, VRANA J, CHAN S, MUNOZ-AMATRIAIN M, WANAMAKER S, BOLSER D, COLMSEE C, SCHMUTZER T, ALIYEVA-SCHNORR L, GRASSO S, TANSKANEN J, CHAILYAN A, SAMPATH D, HEAVENS D, CLISSOLD L, CAO S, CHAPMAN B, DAI F, HAN Y, LI H, LI X, LIN C Y, MCCOOKE J K, TAN C, WANG P H, WANG S, YIN S, ZHOU G, POLAND J A, BELLGARD M I, BORISJUK L, HOUBEN A, DOLEZEL J, AYLINGY S, LONARDI S, KERSEY P, LANGRIDGE G J, LONARDI S, KERSEY P, LANGRIDGE P, MUEHLBAUER G J, CLARK M D, CACCAMO M, SCHULMAN A H, MAYER K F X, PLATZER M, CLOSE T J, SHCOLZ U, HANSSON M, ZHANG G, BRAUMANN I, SPANNAGL M, LI C, WAUGH R, STEIN N. A chromosome conformation capture ordered sequence of the barley genome [J]. *Nature*, 2017, 544:427-433.

- [6] BRENCHELY R, SPANNAGL M, PFEIFER M, BARKER G L A, D'AMORE R, M. ALLEN A, MCKENZIE N, KRAMER M, KERHORNOU A, BOLSER D, KAY S, WAITE D, TRICK M, BANCROFT L, GU Y, HUO N, LUO M C, SEHGAL S, GILL B, KIANIAN S, ANDERSON O, KERSEY P, DVORAK J, MCCOMBIE WR, HALL A, MAYER K F X, EDWARDS K J, BEVAN M W, HALL N. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing [J]. *Nature*, 2012, 491: 705–710.
- [7] DAI F, WANG X, ZHANG X Q, CHEN Z, NEVO E, JIN G, WU D, LI C, ZHANG G. Assembly and analysis of a qingke reference genome demonstrate its close genetic relation to modern cultivated barley [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16:760–770. doi:10.1111/pbi.12826.
- [8] LAHNER B, GONG J, MAHMOUDIAN M, SMITH E L, ABID K B, ROGERS E E, GUERINOT M L, HARPER J F, WARD J M, MCINTYRE L, SCHROEDER J I, SALT D E. Genomic scale profiling of nutrient and trace elements in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature Biotechnology*, 2003, 21 (10): 1215–1221.
- [9] MAIER T, SCHMIDT A, GUELL M, KUHNER S, GAVIN A C, AEBERSOLD R, SERRANO L. Quantification of mRNA and protein and integration with protein turnover in a bacterium [J]. *Molecular Systems Biology*, 2011, 7:511.
- [10] 赵艳, 李燕燕. 组学技术评价转基因农作物的非预期效应[J]. 遗传, 2013, 35 (12): 1360–1367. doi:10.3724/SP.J.10052013.01360.
- ZHAO Y, LI Y Y. Unintended effects assessment of genetically modified crops using omics techniques [J]. *Hereditas*, 2013, 35 (12): 1360–1367. doi:10.3724/SP.J.10052013.01360.
- [11] MARIN A J. Sequencing your genome: What does it mean? [J]. *Methodist Deakey Cardiovascular Journal*, 2014, 10 (1): 3–6.
- [12] 贾琪, 吴名耀, 梁康迳, 孙新立, 林文雄. 基因组学在作物抗逆性研究中的新进展[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22 (4): 375–385. doi:10.3724/SP.J.1011.2014.31095.
- JIA Q, WU M Y, LIANG K J, SUN X L, LIN W X. Advances in applications of genomics in stress resistance studies of crops [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2014, 22 (4): 375–385. doi:10.3724/SP.J.1011.2014.31095.
- [13] VELCULESCU V E, ZHANG L, ZHOU W, VOGELSTEIN J, BASRAI M A, BASSETT J D E, HIETER P, VOGELSTEIN B, KINZLER K W. Characterization of the yeast transcriptome [J]. *Cell*, 1997, 88 (2): 243–251.
- [14] COSTA V, ANGELINI C, DE FEIS I, CICCOCICOLA A. Uncovering the complexity of transcriptomes with RNA-Seq [J]. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*, 2010, 2010: 853916–853934. dx.doi:10.1155/2010/853916.
- [15] 李洁. 植物应答非生物逆境的蛋白质组学研究进展[J]. 青海农林科技, 2015 (3): 55–58.
- LI J. Recent plant proteomics applied on abiotic stress [J]. *Science and Technology of Qinghai Agriculture and Forestry*, 2015 (3): 55–58.
- [16] 李维平, 李云. 蛋白质组学及其在农业上的应用[J]. 生命科学研究, 2004, 8 (4): 13–15.
- LI W P, LI Y. Proteomics and its application in agriculture [J]. *Life Science Research*, 2004, 8 (4): 13–15.
- [17] 周连玉, 李园媛, 王文妮, 钟松. 植物响应温度胁迫的代谢组学研究进展[J]. 山西农业科学, 2017, 45 (2): 317–320.
- ZHOU L Y, LI Y Y, WANG W N, ZHONG S. Research progress in the metabolomics for plants response to temperature stress [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45 (2): 317–320.
- [18] FIEHN O. Metabolomics—the link between genotypes and phenotypes [J]. *Plant Molecular Biology*, 2002, 48 (1/2): 155–171.
- [19] 郭凤丹, 王兴军, 侯蕾, 赵术珍, 厉广辉, 夏晗. 植物代谢组学研究进展[J]. 山东农业科学, 2017, 49 (12): 154–162. doi: 10.14083/j.issn.1001-4942.2017.12.035.
- GUO F D, WANG X J, HOU L, ZHAO S Z, LI G H, XIA H. Research progress of metabolomics in plants [J]. *Shandong Agricultural Science*, 2017, 49 (12): 154–162. doi: 10.14083/j.issn.1001-4942.2017.12.035.
- [20] KITANO H. SYSTEMS biology: A brief overview [J]. *Science*, 2002, 295: 1662–1664.
- [21] 杜春芳. 甘蓝型油菜低温诱导的转录组和蛋白组分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- DU C F. Analysis of ysis of transcriptomics and proteomics induced by cold stress in *Brassica napus* L [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016.
- [22] XIN C, WANG X, CAI J, ZHOU Q, LIU F, DAI T, CAO W, JIANG D. Changes of transcriptome and proteome are associated with the enhanced post-anthesis high temperature tolerance induced by pre-anthesis heat priming in wheat [J]. *Plant Growth Regulation*, 2016, 79 (2): 135–145. doi:10.1007/s10725-015-0119-x.
- [23] 曾维英, 孙祖东, 赖振光, 蔡昭艳, 陈怀珠, 杨守臻, 唐向民. 大豆抗豆卷叶螟的转录组和蛋白质组关联分析[J]. 中国农业科学, 2018, 51 (7): 1244–1260. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2018.07.003.
- ZENG W Y, SUN Z D, LAI Z G, CAI Z Y, CHEN H Z, YANG S Z, TANG X M. Correlation analysis on transcriptomic and proteome of soybean resistance to bean pyralid (*Lamprosema indicata*) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51 (7): 1244–1260. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2018.07.003.
- [24] KOH J, CHEN G, YOO M J, ZHU Ning, DUFRESNE D, ERICKSON J, SHAO H, CHEN S X. Comparative proteomic analysis of *Brassica napus* in response to drought stress [J]. *Journal of Proteome Research*, 2015, 14 (8): 3068–3081. doi: 10.1021/pr501323d.
- [25] 马进, 郑钢, 裴翠明, 张振亚, 南方型紫花苜蓿叶片响应盐胁迫蛋白质组和转录组关联分析[J]. 核农学报, 2016, 30 (9): 1706–1715. doi:10.11869/j.issn.100-8551.2016.09.1706.
- MA J, ZHENG G, PEI C, ZHANG Z. Correlation analysis on proteomic and transcriptomic of salt-response in leaves of southern type *Alfalfa* [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2016, 30 (9): 1706–1715. doi:10.11869/j.issn.100-8551.2016.09.1706.
- [26] ZHANG J, LUO W, ZHAO Y, XU Y, SONG S, CHONG K. Comparative

- metabolomic analysis reveals a reactive oxygen species-dominated dynamic model underlying chilling environment adaptation and tolerance in rice [J]. *New Phytologist*, 2016, 211 (4): 1295–1310. doi:10.1111/nph.14011.
- [27] WANG W S, ZHAO X Q, LI M, LI Y H, XU J L, ZHANG F, CUI Y R, FU B Y, LI Z K. Complex molecular mechanisms underlying seedling salt tolerance in rice revealed by comparative transcriptome and metabolomic profiling [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 6 (1): 405–419. doi:10.1093/jxb/erv476.
- [28] WANG Y, ERIK L, TEGAN A M, ERBAN A, PARUCH L, ANDREE, BOCK R, CLARCK J L. Transcriptome and metabolome analyses provide insights into root and root-released organic anion responses to phosphorus deficiency in oat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69 (15): 3759–3771. doi: 10.1093/jxb/ery176.
- [29] CHEN H F, ZHANG Q, ZHANG Z H. Comparative transcriptome combined with metabolomics and physiological analyses revealed ROS-mediated redox signaling affecting rice growth and cellular iron homeostasis under varying pH conditions [J]. *Plant Soil*, 2019, 434:343–361. doi:10.1007/s11104-018-3859-3.
- [30] AGARRWAL R, PADMAKUMARI A P, BENTUR J S. Nair, metabolic and transcriptomic changes induced in host during hypersensitive response mediated resistance in rice against the Asian rice gall midge [J]. *Rice*, 2016, 9:1–15. doi: 10.1186/s12284-016-0077-6.
- [31] DHOKANE D, KARRE S, KUSHALAPPA A C, MCCARTNEY C. Integrated metabolo-transcriptomics reveals fusarium head blight candidate resistance genes in wheat QTL-Fhb2 [J]. *Plos One*, 2016, 11 (5): e0155851. doi:10.1371/journal.pone.0155851.
- [32] WANG X J, ZHANG X, YANG J T, WANG Z X. Effect on transcriptome and metabolome of stacked transgenic maize containing insecticidal cry and glyphosate tolerance epsps genes [J]. *The Plant Journal*, 2018, 93 (6): 1007–1016. doi: 10.1111/tpj.13825.
- [33] CHEMIELEWSKA K, RODZIEWICZ P, SWARCEWICZ B, SAWIKOWSKA A, KRAJEWSKI P, MARCZAK L, CIESIOLKA D, KUCAYNSKA A, MIKOLAJCZAK K, OGRODOWICZ P, KRYSKOWIAK K, SMRAM M, ADAMSKI T, BEDNAREK P, STOBIECKI M. Analysis of drought-induced proteomic and metabolomic changes in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves and roots unravels some aspects of biochemical mechanisms involved in drought tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7:1–14. doi:10.3389/fpls.2016.01108.
- [34] 黄宇. 抗条锈病小麦近等基因系 Taichung29*6/Yr10 的蛋白质组和代谢组分析 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014.
- HUANG Y. Wheat stripe rust resistance near isogenic line taichung 29*6/Yr10 [D]. Changsha: Hunan Agriculture University, 2014.
- [35] 郝文媛. 基于组学技术评价转基因抗虫玉米的非预期效应 [D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2017.
- HAO W J. Evaluation of the unintended effect of transgenic insect resistant maize based on the techxique of omics [D]. Harbin: Harbin Normal University, 2017.
- [36] BARROS E, LEZAR S, ANTTONEN M J, VAN DIJK J P, RÖHLIG R M, KOK E J, ENGEL K H. Comparison of two GM maize varieties with a near-isogenic non-GM variety using transcriptomics, proteomics and metabolomics [J]. *Plant Biotechnol*, 2010, 8 (4): 436–451. doi:10.1111/J.1467-7652.2009.00487.x.
- [37] 曾建斌. 西藏野生大麦低钾耐性机理研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- ZENG J B. Studies on mechanisms of low potassium tolerance in Tibetan wild barley [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2015.
- [38] SHU L, LOU Q, MA C, D W, ZHOU J, WU J, FENG F, LUX, LUO L, XU G, MEI H. Genetic, proteomic and metabolic analysis of the regulation of energy storage in rice seedlings in response to drought [J]. *Proteomics*, 2011, 11 (21): 4122–4138. doi:10.1002/pmic.201000485.
- [39] 丁伟. 水稻干旱胁迫蛋白质组相关数据和生物信息分析研究 [D]. 武汉: 华中科技大学, 2009.
- DING W. Analysis of bioinformation and data related to proteome of rice under drought stress [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2009.
- [40] KIM J, WOO H R, NAM H G. Toward systems understanding of leaf senescence: an integrated multi-omics perspective on leaf senescence research [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9 (6): 813–825. doi:10.1016/j.molp.2016.04.017.
- [41] CRISTINA C, SOLARI F A, HENTSCHEL A, SICKMANN A, ZAHEDI R P, AHREND S R. Simplex: a combinatorial multimolecular omics approach for systems biology [J]. *Molecular & Cellular Proteomics*, 2016, 15 (4): 1453–1466. doi: 10.1074/mcp.M115.053702.

(责任编辑 邹移光)