

植物应答高温和干旱胁迫组学研究进展

吴永波¹, 薛建辉¹, 李百炼²

1. 南京林业大学江苏省林业生态工程重点实验室, 南京 210037
2. 美国加州大学河滨分校自然与农业科学学院, 美国洛杉矶 92521

摘要 近20多年来,基于高通量分析的系统生物学研究飞速发展,组学研究不断拓展。组学研究涉及核酸、蛋白、代谢物、表型等各个层次,包括基因组学、转录组学、蛋白组学、代谢组学等一系列组学技术。非生物环境胁迫严重影响植物的生长发育,植物组学的技术方法有助于研究植物对非生物环境胁迫的应答机制。高温和干旱是全球气候变化的两个重要表征,亦是最可能同时出现的两个因子。本文综述基因组学、蛋白组学与代谢组学等组学技术用于分析植物应答高温和干旱胁迫的研究进展,以期能为植物应答高温和干旱胁迫研究的未来发展提供参考。

关键词 组学;高温;干旱;非生物环境胁迫

中图分类号 Q494

文献标志码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2014.13.012

Progress in Omic of Plant Responses to Elevated Temperature and Drought Stress

WU Yongbo¹, XUE Jianhui¹, LI Bailian²

1. Jiangsu Key Laboratory of Forestry Ecological Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China
2. College of Natural and Agricultural Sciences, University of California Riverside, Los Angeles 92521, USA

Abstract For the past two decades the system biology based on high throughput analysis has been developed rapidly, as well as the research fields of omics, which include genomics, transcriptomic and proteomic, metabolic techniques. Plants are subjected to different levels of abiotic stresses throughout the life process, which seriously affect their growth and development. The technology of omic is crucial to the study of mechanism of plants response to abiotic stress. Elevated temperature and drought, the two most simultaneously occurring abiotic factors, are the important characteristics of global climate change. This paper reviews the recent advances in omic analyses in plant response to elevated temperature and drought abiotic stresses, as well as the further research perspective in the field, to provide a reference for the future study of plant responses to elevated temperature and drought stresses.

Keywords omic; elevated temperature; drought; abiotic stress

由于温室气体排放量增加等原因,未来全球性平均温度将增加2~4℃,部分区域出现明显旱化,发生旱灾频率和严重性增加^[1]。作为全球气候变化的两个重要表征,亦最可能同时出现的两个因子,高温和干旱在影响植物分布方面起着决定性作用^[2]。了解植物对温度和水分两个非生物环境因子胁迫响应,才能正确预测未来气候条件下植物的生理生态过程。

近20多年来,基于高通量分析的系统生物学研究飞速发展,组学研究不断拓展。组学研究涉及核酸、蛋白、代谢物、表型等各个层次,包括基因组学、蛋白组学、代谢组学等,已成为系统生物学研究的重要方向。植物对高温和干旱等环境胁迫的响应与适应表现在分子、细胞、生理和生化等水平上,应用基因组学、蛋白组学和代谢组学等组学研究技术有利于揭示植物响应环境胁迫的复杂机制。

收稿日期:2013-12-17;修回日期:2014-03-24

基金项目:江苏省自然科学基金项目(BK2012819);江苏高校生物学优势学科建设工程项目(2010-PAPD)

作者简介:吴永波,副教授,研究方向为树木生理生态,电子信箱:yongbowu0920@163.com

引用格式:吴永波,薛建辉,李百炼.植物应答高温和干旱胁迫组学研究进展[J].科技导报,2014,32(13):70-73.

1 基因组学技术

在干旱或温度胁迫下,植物呈现不同类型基因的显著表达。对拟南芥的转录组进行分析,发现其对热胁迫的响应,有些基因表现为上行调节^[3]。在不同胁迫条件下,许多细胞代谢相关酶的基因呈现不同的表达,一些胁迫相关的转录因子调控诱导胁迫相关代谢物的变化。C-重复结合因子或脱水反应元件结合蛋白(CBF/DREB1)是AP2/乙烯反应元件结合蛋白(AP2/EREBP)转录子家族主要成员,CBF1/DREB1B,CBF2/DREB1C和CBF3/DREB1A在渗透胁迫转录应答中发挥重要作用^[4,5]。VAP2/EREBP转录子被认为是基因调控网络的重要组成部分,在适应干旱等非生物环境胁迫的激素、糖类和氧化还原信号表达方面发挥重要作用^[6]。Tang等^[7]在转基因弗吉尼亚松(*Pinus virginiana*)应对热胁迫研究中,转录因子CaPF1的过度表达,防止植物细胞受到氧化伤害,并促进植物生长。Chen等^[8]认为,WRKY转录子在植物应答非生物环境胁迫中起着重要调控作用。

近年来,芯片技术用于鉴定模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中胁迫影响基因^[9]。利用cDNA芯片技术确定不同基因对热胁迫的不同表现形态,基因表达增加或减少。有些干旱调控基因同时对多种胁迫进行响应,Huang等^[10]发现,许多调控干旱的基因亦对光和昼夜节律有所响应,表明干旱可能影响植物的光反应。Swindell^[9]确定了对干旱、渗透、高温、低温、盐分、UV-B、基因毒性、氧化和机械伤害9种胁迫都响应的67种基因。许多基因在转录水平上进行响应,AP2-type TF,SHN1-3或WXP1等胁迫诱导基因已经通过转基因手段用于改善植物的耐胁迫性^[11]。尽管有几百种基因被发现与应答胁迫有关,并且其中一些已被完全确定,如基因组学研究已经证实了HSP70在维持抗旱能力中的作用,但大多数基因的功能仍不为人知,甚至还有很多基因未被发现^[4,12]。

2 蛋白组学技术

蛋白组学为研究大量蛋白质及其网络的复杂生物功能提供了新平台,且成为揭示植物与胁迫之间相互作用分子机制的一种新手段^[13]。胁迫诱导基因的产物,包括合成胚胎发育晚期丰富蛋白(LEA)等渗透保护剂的酶、抗冻蛋白酶、分子伴侣和解毒酶,直接保护植物细胞免受胁迫伤害^[12]。

在蛋白质水平,耐脱水的重要特征之一是热休克蛋白和胚胎发育晚期丰富蛋白的积累^[14]。Gazanchian等^[15]研究高冰草(*Elymus elongatum*)受干旱胁迫和复水恢复过程发现,多种蛋白质仅在严重干旱胁迫时发生上行调节。其中7种被鉴定为伴侣蛋白或氧化性防御酶,使植物在水分亏缺时能存活。Hajheidari等^[16]也利用蛋白组学方法揭示甜菜(*Beta vulgaris*)受到干旱胁迫后蛋白组发生的改变。植物受到高温胁迫时,既合成大分子热休克蛋白,也合成小分子热休克蛋白^[17]。热休克蛋白不仅是对短期胁迫的响应产物,而且是植物对热适应的一个必须过程。Larkindale等^[18]研究表明,热胁迫时含有18种热休克蛋白的基因簇表达诱导尤为明显。

Kim等^[19]研究发现,干旱胁迫下,脱水响应基因RD29B和RD20编码区域组蛋白H3K23和H3K27乙酰化增加,但在脱水响应基因RD29A编码区域组蛋白乙酰化并未增加,认为需要进一步研究组蛋白在植物对非生物胁迫响应中的作用,它与组蛋白去乙酰酶是否相互作用调控植物的基因表达。在干旱等胁迫条件下,AtCHR12染色质重塑蛋白在控制拟南芥短时间生长停止方面起到关键作用,但调控的分子机制并不清楚^[20]。

蛋白组学研究技术发展迅速,包括双向凝胶电泳技术(2-DE)、凝胶内差示电泳技术(DIGE)、多维液相色谱技术、同位素标记亲和和标签技术(ICAT)、同位素标记相对和绝对定量技术(iTRAQ),以及蛋白质芯片技术等^[21]。随着新技术的日新月异,敏感性、准确性和分析效率得到提高,由定性分析到定量分析,由单项技术发展到多项技术联合分析,增加差异蛋白质的定量分析。不同技术存在各自优缺点,如相对于传统的2-DE技术,DIGE技术重复性大大提高、蛋白质的差异表达精确性和直观性增加,但其标记方法只适合含有赖氨酸的蛋白质;而iTRAQ技术弥补了DIGE及ICAT的不足,其限制主要在于适合于各类蛋白质分析的试剂^[22]。即使快速、高效和高通量的蛋白质芯片技术,昂贵的芯片、设备与分析软件费用,耗时的质谱分析工作也限制了该技术的推广应用,有待进一步解决。

3 代谢组学技术

代谢组学是对某一生物或细胞在一定生理时期内所有低分子量代谢产物同时进行定性和定量分析的一门新学科^[23]。代谢谱分析在植物响应胁迫研究方面发挥重要作用。对植物受到胁迫时的代谢谱进行动态分析可以鉴别出许多化合物,且可通过转录基因表达、蛋白质组学表达变化等进行深入测定,并通过突变分析得到验证。代谢谱分析已经成为鉴别胁迫应答早期化合物的最重要工具,因为这些化合物的变化甚至可能发生在转录组和蛋白组变化之前^[24]。

代谢谱分析技术的发展促使代谢物综合分析研究增加,更有利于揭示代谢对胁迫适应和调控的复杂性^[25,26]。植物建立一整套代谢策略以适应不利的生长环境,抗胁迫能力的增加并不局限于某一种化合物或机制。不同的植物积累不同的代谢物质(如海藻糖、脯氨酸、甜菜碱),不存在积累特定的代谢物去适应同一种胁迫因子^[27]。

植物对环境变化的适应需要不同路径之间的平衡,实现细胞进入一个新的稳定状态。激素、第二信使、磷酸酶和蛋白激酶是胁迫调控信号网络中的关键组成,这个网络调控各种生化和生理过程^[28]。对胁迫信号突变体的转录分析发现,在多种耐逆性突变体中,与胁迫相关代谢物合成的基因已改变,并且直接或间接影响对胁迫的代谢调节。然而,由于转录后修饰、翻译后修饰、区室化、代谢稳定性及底物的可得性,转录子数量的变化并不一定造成代谢物的变化。现在开始通过代谢物的目标分析,以及信号元件中突变体的代谢谱

- are part of gene regulatory networks and integrate metabolic, hormonal and environmental signals in stress acclimation and retrograde signalling [J]. *Protoplasma*, 2010, 245(1-4): 3-14.
- [7] Tang W, Charles T M, Newton R J. Overexpression of the pepper transcription factor CaPF1 in transgenic Virginia pine (*Pinus virginiana* Mill.) confers multiple stress tolerance and enhances organ growth[J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 59(4): 603-617.
- [8] Chen L, Song Y, Li S, et al. The role of WRKY transcription factors in plant abiotic stresses[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, 1819(2): 120-128.
- [9] Swindell W R. The association among gene expression responses to nine abiotic stress treatments in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Genetics*, 2006, 174(4): 1811-1824.
- [10] Huang D, Wu W, Abrams, S R, et al. The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(11): 2991-3007.
- [11] Umezawa T, Fujita M, Fujita Y, et al. Engineering drought tolerance in plants: Discovering and tailoring genes to unlock the future[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2006, 17(2): 113-122.
- [12] Debnath M, Pandey M, Bisen, P S. An omics approach to understand the plant abiotic stress[J]. *Omics*, 2011, 15(11): 739-762.
- [13] Ahsan N, Renaut J, Komatsu S. Recent developments in the application of proteomics to the analysis of plant responses to heavy metals [J]. *Proteomics*, 2009, 9(10): 2602-2621.
- [14] Timperio A M, Egidi M G, Zolla L. Proteomics applied on plant abiotic stresses: Role of heat shock proteins (HSP) [J]. *Journal of Proteomics*, 2008, 71(4): 391-411.
- [15] Gazanchian A, Hajheidari M, Khoshkholgh Sima N, et al. Proteome response of *Elymus elongatum* to severe water stress and recovery[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2): 291-300.
- [16] Hajheidari M, Abdollahian-Noghabi M, Askari H, et al. Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress[J]. *Proteomics*, 2005, 5(4): 950-960.
- [17] Renaut J, Hausman J F, Wisniewski M E. Proteomics and low-temperature studies: Bridging the gap between gene expression and metabolism[J]. *Plant Physiology*, 2006, 126(1): 97-109.
- [18] Larkindale J, Vierling E. Core genome responses involved in acclimation to high temperature[J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(2): 748-761.
- [19] Kim J M, To T K, Ishida J, et al. Alterations of lysine modifications on the histone H3 N-tail under drought stress conditions in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49(10): 1580-1588.
- [20] Mlynarova L, Nap J P, Bisselin T. The SWI/SNF chromatin-remodeling gene *AtCHR12* mediates temporary growth arrest in *Arabidopsis thaliana* upon perceiving environmental stress[J]. *Plant Journal*, 2007, 51(5): 874-885.
- [21] Liu J, Li Y, Gao J, et al. The progress of the proteomic technology[J]. *Space Medicine & Medical Engineering*, 2009, 22(2): 151-156.
- [22] Krenkova J, Foret F. On-line CE/ESI/MS interfacing: Recent developments and applications in proteomics[J]. *Proteomics*, 2012, 12(19/20): 2978-2990.
- [23] Fiehn O. Metabolomics—the link between genotypes and phenotypes[J]. *Plant Molecular Biology*, 2002, 48(1/2): 155-171.
- [24] Shulaev V, Cortes D, Miller G, et al. Metabolomics for plant stress response[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 132(2): 199-208.
- [25] Cramer G R, Ergul A, Grimplet J, et al. Water and salinity stress in grapevines: Early and late changes in transcript and metabolite profiles [J]. *Functional and Integrative Genomics*, 2007, 7(2): 111-134.
- [26] Urano K, Maruyama K, Ogata Y, et al. Characterization of the ABA-regulated global responses to dehydration in *Arabidopsis* by metabolomics[J]. *Plant Journal*, 2009, 57(6): 1065-1078.
- [27] Krasensky J, Jonak C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(4): 1593-1608.
- [28] Hirayama T, Shinozaki K. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: Past, present and future[J]. *Plant Journal*, 2010, 61(6): 1041-1052.
- [29] Shulaev V. Metabolomics technology and bioinformatics[J]. *Briefings in Bioinformatics*, 2006, 7(2): 128-139.
- [30] Sumner L W, Mendes P, Dixon R A. Plant metabolomics: large-scale phytochemistry in the functional genomics era[J]. *Phytochemistry*, 2003, 62(6): 817-836.
- [31] Roessner U, Wagner C, Kopka J, et al. Simultaneous analysis of metabolites in potato tuber by gas chromatography-mass spectrometry[J]. *Plant Journal*, 2000, 23(1): 131-142.
- [32] Bajad S, Shulaev V. Highly-parallel metabolomics approaches using LC-MS2 for pharmaceutical and environmental analysis[J]. *Trends in Analytical Chemistry*, 2007, 26(6): 625-636.
- [33] Rizhsky L, Liang H J, Shuman J, et al. When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1683-1696.
- [34] Mittler R. Abiotic stress, the field environment and stress combination [J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(1): 15-19.
- [35] Sims K J, Alvarez-Vasquez F, Voit E O, et al. A guide to biochemical systems modeling of sphingolipids for the biochemist[J]. *Methods in Enzymology*, 2007, 432: 319-350.
- [36] Morioka R, Kanaya S, Hirai M, et al. Predicting state transitions in the transcriptome and metabolome using a linear dynamical system model[J]. *BMC Bioinformatics*, 2007, 8: 343.
- [37] Hirai M Y, Klein M, Fujikawa Y, et al. Elucidation of gene-to-gene and metabolite-to-gene networks in *Arabidopsis* by integration of metabolomics and transcriptomics[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280(27): 25590-25595.
- [38] Le Lay P, Isaure M P, Sarry J E. Metabolomic, proteomic and biophysical analyses of *Arabidopsis thaliana* cells exposed to a caesium stress. Influence of potassium supply[J]. *Biochimie*, 2006, 88(11): 1533-1547.
- [39] Williams Thomas C R, Poolman Mark G, Howden Andrew J M. A genome-scale metabolic model accurately predicts fluxes in central carbon metabolism under stress conditions[J]. *Plant Physiology*, 2010, 154(1): 311-323.
- [40] Mehrotra B, Mendes P. Bioinformatics approaches to integrate metabolomics and other systems biology data[M]//Saito K, Dixon R A, Willmitzer L. 57 *Plant Metabolomics*. Heidelberg: Springer-Verlag, 2006: 105-115.
- [41] Martins A M, Sha W, Evans C, et al. Comparison of sampling techniques for parallel analysis of transcript and metabolite levels in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. *Yeast*, 2007, 24(3): 181-188.
- [42] Srivastava S, Pathak A D, Gupta P S. Hydrogen peroxide-scavenging enzymes impart tolerance to high temperature induced oxidative stress in sugarcane[J]. *Journal of Environmental Biology*, 2012, 33(3): 657-661.

(责任编辑 王媛媛)