

引用格式:

杜娟, 陈咸吉, 王哲, 聂现辉, 陈彦超, 艾文胜, 孟勇, 汪启明, 彭国平. 基于转录组与代谢组料慈竹的耐盐机制分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2024, 50(4): 35–41.

DU J, CHEN X J, WANG Z, NIE X H, CHEN Y C, AI W S, MENG Y, WANG Q M, PENG G P. Salt tolerance mechanism analysis of *Bambusa distegia* based on transcriptome and metabolome[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2024, 50(4): 35–41.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



基于转录组与代谢组料慈竹的耐盐机制分析

杜娟^{1,2}, 陈咸吉^{1,2}, 王哲^{1,2}, 聂现辉^{1,2}, 陈彦超^{1,2}, 艾文胜³, 孟勇³, 汪启明^{1,2}, 彭国平^{1,2*}

(1.湖南农业大学生物科学技术学院, 湖南 长沙 410128; 2.道地药用植物规范化栽培与综合利用湖南省工程实验室, 湖南 长沙 410128; 3.湖南省林业科学院竹木研究所, 湖南 长沙 410011)

摘要: 选取盐处理组(1.0% NaCl 溶液浇灌)和对照组(用井水浇灌)料慈竹的成熟叶片进行转录组与代谢组分析, 分析料慈竹在转录水平与次生代谢物水平的变化。结果表明: 与对照组相比, 处理组共检测到差异基因 487 个, 其中上调基因 257 个, 下调基因 230 个; GO 功能分析基因差异表达(DEGs)结果显示, 在盐胁迫下叶片中 DNA 出现损伤, 甲基转移酶复合物富集最多; DEGs 的 KEGG 富集分析发现, 料慈竹的糖类、氨基酸类代谢相关途径富集种类较多, 次生代谢产物途径富集数量最多; 盐处理后差异表达的次生代谢物共有 225 种, 上调的有 77 种, 下调的有 148 种, 其中差异表达显著上调的次生代谢产物 1 种($\log_2(\text{FC}) \geq 1$), 为葫芦巴碱, 下调的有 20 种($\log_2(\text{FC}) \leq -1$), 主要为酚酸类及黄酮类化合物; 料慈竹在长时间的盐胁迫下依靠自身的甲基化复合物相关基因调控稳定了基因的表达, 但盐胁迫仍然导致 DNA 受到损伤; 通过初生代谢能力的提高及下游苯丙素类生物合成途径的减少, 料慈竹的可溶性糖、可溶性蛋白、葫芦巴碱等渗透压调节物质含量提高, 维持了渗透压, 保证在盐胁迫下的生理活性, 提高了在含盐环境中的生长能力。

关键词: 料慈竹; 盐胁迫; 代谢组; 转录组; 苯丙素类生物合成; 基因差异表达

中图分类号: S795; Q786

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2024)04-0035-07

Salt tolerance mechanism analysis of *Bambusa distegia* based on transcriptome and metabolome

DU Juan^{1,2}, CHEN Xianji^{1,2}, WANG Zhe^{1,2}, NIE Xianhui^{1,2}, CHEN Yanco^{1,2},
AI Wensheng³, MENG Yong³, WANG Qiming^{1,2}, PENG Guoping^{1,2*}

(1.College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2.Hunan Engineering Laboratory for Good Agricultural Practice and Comprehensive Utilization of Famous-Region Medicinal Plants, Changsha, Hunan 410128, China; 3.Institute of Bamboo and Wood, Hunan Academy of Forestry, Changsha, Hunan 410011, China)

Abstract: The mature leaves of the salt treatment group with 1.0% NaCl solution and the control group with well water were selected for transcriptome and metabolome analysis to analyze the changes in the transcriptome and secondary metabolite levels of *Bambusa distegia* in the two studied material. The results showed that compared with the control group, a total of 487 expressed genes were detected with variation in the treatment group, including 257 up-regulated genes and 230 down-regulated genes. GO functional analysis of DEGs showed that DNA damage and methyltransferase complexes occurred in the leaves of *Bambusa distegia* under salt stress. The KEGG enrichment analysis of DEGs revealed that more enriched metabolic pathways related to carbohydrate and amino acid metabolism were found in *Bambusa distegia*, with the largest number of enriched

收稿日期: 2023-10-13

修回日期: 2024-08-27

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0600102)

作者简介: 杜娟(1987—), 女, 内蒙古巴彦淖尔人, 硕士研究生, 主要从事竹资源的开发利用研究, 906262035@qq.com; *通信作者, 彭国平, 博士, 副教授, 主要从事竹资源与中药开发利用研究, pgphh@163.com

secondary metabolite biosynthetic pathways. With salt treatment, a total of 225 differential secondary metabolites were identified, with 77 up-regulated and 148 down-regulated. Among them, one significantly differential secondary metabolite was up-regulated($\log_2(\text{FC}) \geq 1$), which was trigonelline, and 20 were down-regulated($\log_2(\text{FC}) \leq -1$) and were mainly phenolic acids and flavonoids. Under prolonged salt stress, methylation complex regulation in the expressed genes of *Bambusa distegia* might stabilize gene expression, but salt stress still caused DNA damages in *Bambusa distegia*. By improving the primary metabolic capacity and reducing the downstream phenylpropanoid biosynthesis pathway, the contents of osmotic pressure regulating substances such as soluble sugar, soluble protein, and trigonelline in *Bambusa distegia* increased, maintaining osmotic pressure and ensuring physiological activity under salt stress.

Keywords: *Bambusa distegia*; salt stress; metabolomics; transcriptomics; phenylpropanoid biosynthesis; differentially expressed genes

在海滨或内陆高盐土壤中,受到盐胁迫的植物往往无法正常地生长繁殖,表现出植株矮小、叶片或茎秆萎缩、叶片发黄枯萎等现象,适合盐碱地区生长的植物资源非常匮乏,高大的常绿植物更少。近年来,人们开展了对水稻、玉米等多种农作物和枸杞、珊瑚菜、肾蕨、香椿等药用植物的耐盐品种的培育^[1-3]。竹子是常见的四季常青的园林绿化植物,又是重要的经济植物,研究人员对耐盐竹种也进行了一些研究^[4]。料慈竹广泛分布在中国西南的云南、贵州、广西等地区,是当地重要的经济竹种之一,被广泛应用于纸浆造纸、复合竹材板件的加工^[5-6]。2019—2022年,本课题组对料慈竹(*Bambusa distegia*(Keng et Keng f.) Chia)进行30 d的盐水灌溉处理,发现其长势与对照组未出现明显差异,未出现明显的叶片枯黄、植株矮小化等盐害现象,表明料慈竹是一种耐盐性较强的耐盐竹种。本研究中,对料慈竹进行盐胁迫处理,通过转录组与代谢组变化联合分析,探讨料慈竹的耐盐机制,现将结果报告如下。

1 材料与方法

1.1 材料

料慈竹由湖南省林业科学院竹木研究所提供。

1.2 方法

1.2.1 盐处理与取样

选定6株同期出苗、移栽时间相同、长势相近、分枝数量相近(丛生数>3)的料慈竹盆栽苗,设置对照组(CK)和盐处理组(A组),每组3次重复。CK组用井水浇灌,A组用1.0% NaCl溶液浇灌。每盆料慈竹每5 d浇灌水4 L井水或NaCl溶液,共浇灌6次。30 d后分别取相同部位的成熟叶片,液氮罐内

速冻,-80℃保存,备用。

1.2.2 RNA检测及文库构建与差异基因分析

1) RNA提取及质量检测。采用RNA提取试剂盒提取叶片中的总RNA,用1%琼脂糖凝胶电泳检测RNA降解与污染情况,检测RNA浓度和RNA的完整性。

2) 文库构建、质检及测序。每个样品取3 μg RNA,用poly-T寡聚磁珠纯化mRNA,将mRNA打断成短片段,用反转录法合成每条短RNA片段的双链cDNA,通过末端修复、加A尾进行PCR富集,得到cDNA文库;对文库的插入片段大小进行检测,插入片段大小符合预期后采用Q-PCR方法对文库的有效浓度进行准确定量,完成库检。库检合格后,对不同文库按照目标下机数据量进行连接,在Illumina HiSeq平台进行测序。

3) 基因差异表达分析。采用DESeq2^[7]进行样品组间的基因差异表达(differentially expressed genes, DEGs)分析,获得2个生物学条件之间的差异表达基因集,然后用Benjamini-Hochberg方法对假设检验概率(P值)进行多重假设检验校正,得到错误发现率(FDR),差异基因的筛选条件为 $|\log_2(\text{FC})| \geq 1$ (FC为差异倍数),且FDR小于0.05,统计每组的差异基因总数、上调基因数、下调基因数。

4) 基因的功能富集分析。为分析差异表达基因的功能,运用生物信息学工具Database for Annotation, Visualization and Integrated Discovery(DAVID) v6.8(<https://david.ncifcrf.gov/>)进行GO功能富集分析、KEGG通路富集分析。选取错误发现率(FDR)小于0.05的术语(terms)用于基因的功能分析。

1.2.3 代谢组检测与分析

1) 样品制备与液质联用分析。将竹叶冷冻干燥

后研磨至粉末状,称取 100 mg 样品粉末加 70% 甲醇 1.0 mL,置冰箱内浸提 24 h,10 000g 离心 10 min,吸取上清,用微孔滤膜(0.22 μm)过滤样品,置进样瓶中保存,用超高效液相色谱(UPLC)和串联质谱(MS/MS)进行液质联用(UPLC-MS/MS)分析。色谱柱为 Waters ACQUITY UPLC HSS T3 C₁₈ 1.8 μm , 2.1 mm \times 100 mm。洗脱条件为:0 min, V_D:V_E(D 溶液与 E 溶液的体积比, D 为加入 0.04% 的乙酸超纯水溶液, E 为加入 0.04% 的乙酸乙腈溶液)为 95:5; 11.0 min, V_D:V_E 为 5:95; 12.0 min, V_D:V_E 为 5:95; 12.1 min, V_D:V_E 为 95:5; 15.0 min, V_D:V_E 为 95:5; 流速 0.4 mL/min; 柱温 40 $^{\circ}\text{C}$; 进样量 5 μL ^[8]。

2) 可溶性糖与可溶性蛋白含量分析。分别用植物可溶性糖试剂盒(上海优选生物科技有限公司出品, YX-C-B602)、BCA 法蛋白含量测定试剂盒(上海优选生物科技有限公司出品, YX-C-C202)检测料慈竹叶片的可溶性糖和可溶性蛋白含量。

3) 次生代谢组定性定量分析。利用代谢数据库进行质谱定性定量分析。通过三重四级杆质谱检测结果筛选出每个物质的特征离子,获得特征离子的信号强度(CPS),用 MultiaQuant 软件进行色谱峰的积分和校正。每个色谱峰的峰面积(Area)代表对应物质的相对含量,导出所有色谱峰面积积分数据,保存。

2 结果与分析

2.1 转录组测序结果

原始测序数据过滤后得到高质量的 reads,经过拼接得到料慈竹 2 个处理组的转录组。再将高质量 reads 与拼接的转录组比对,计算基因的表达量。经过原始数据过滤、测序错误率检查、G+C 占比分布检查,各样本过滤后平均 reads 为 53 693 950 个,reads 总碱基数为 6.73~9.15 Gbp,平均为 8.05 Gbp。过滤后数据的 Q20 指标均大于 97%,Q30 指标均大于 93%,G+C 占比为 52.08%~53.22%(表 1)。

表 1 转录组测序数据

Table 1 Transcriptome sequencing data

样本	原始数据中的 reads 数/个	过滤后的高质量 reads 数/个	高质量 reads 的碱基总数/Gbp	测序错误率/%	Q20 占比/%	Q30 占比/%	G+C 占比/%
CK1	57 862 210	56 004 376	8.40	0.03	97.94	94.02	52.76
CK2	57 938 968	56 623 956	8.49	0.03	97.92	93.93	52.90
CK3	46 126 282	44 876 088	6.73	0.03	97.95	93.98	53.17
A1	54 803 430	53 181 712	7.98	0.03	97.96	94.01	52.69
A2	62 713 542	60 990 758	9.15	0.03	97.69	93.38	52.08
A3	51 914 756	50 486 812	7.57	0.03	97.91	93.87	53.22

Q20 占比示测序碱基质量值不低于 20 的碱基数占总碱基数的百分比;Q30 占比示测序碱基质量值不低于 30 的碱基数占总碱基数的百分比。

2.2 差异表达基因分析

2.2.1 差异表达基因的热图分析

料慈竹处理 30 d 后,CK 组与 A 组共获得差异表达基因 487 个,其中上调基因 257 个,下调基因 230 个(图 1)。

2.2.2 DEGs 的 GO 富集分析

对 487 个 DEGs 进行 GO 富集分析,共有 391 个 DEGs 被 GO 富集,其中 204 个 DEGs 上调,187 个 DEGs 下调。图 2 显示经盐处理产生的 DEGs 可分为生物过程、细胞组分、分子功能 3 大类。在生物过程中,显著富集的有代谢过程、细胞过程、应激反应等;在细胞组分中,显著富集的有细胞膜、细胞、细胞器等;在分子功能中,显著富集的有转

录调节活性、催化活性、结合等。

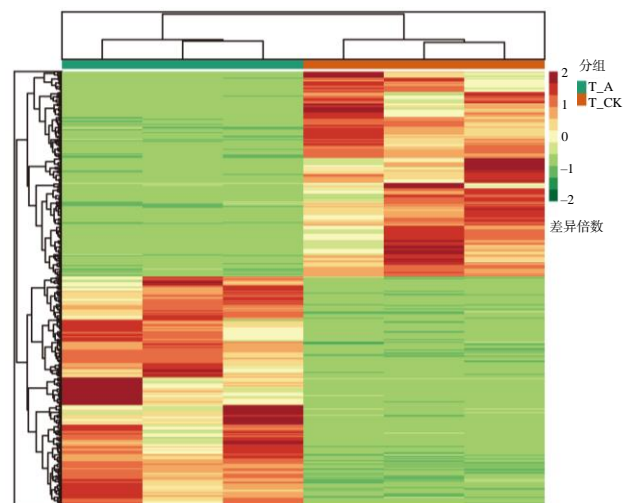


图 1 A 组与 CK 组差异表达基因热图

Fig.1 Heat map of DEGs of A vs CK

选取富集分析结果中 Q 值最小的 50 个 GO-Term(图 3), 在生物过程中, 富集最多的过程为 DNA 修复调控、对 DNA 损伤刺激的反应、毒素分解代谢过程; 在细胞组分中, 富集最多的为核染色体浓缩、甲基转移酶复合物; 在分子功能中, 富集最多的为 1-磷脂酰肌醇 4-激酶活性。根据分析结果, 在盐胁迫下料慈竹叶片细胞中 DNA 修复调

控及 DNA 损伤刺激的反应富集量最多, 推测叶片中出现了 DNA 损伤的情况; 在细胞组分中, 核染色体浓缩相关功能注释最多, 也侧面验证了细胞核 DNA 发生了错误的转录和复制, 导致核染色体浓缩的出现及相关基因响应, 甲基转移酶复合物相关基因的富集调控稳定了基因的表达。

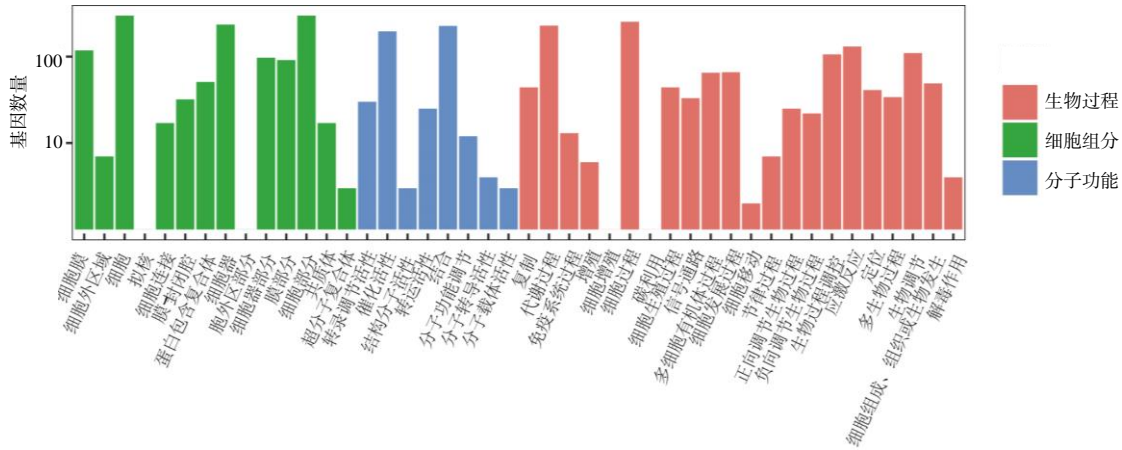


图 2 A 组与 CK 组差异基因 GO 富集分析结果

Fig.2 DEGs GO classification of A vs CK

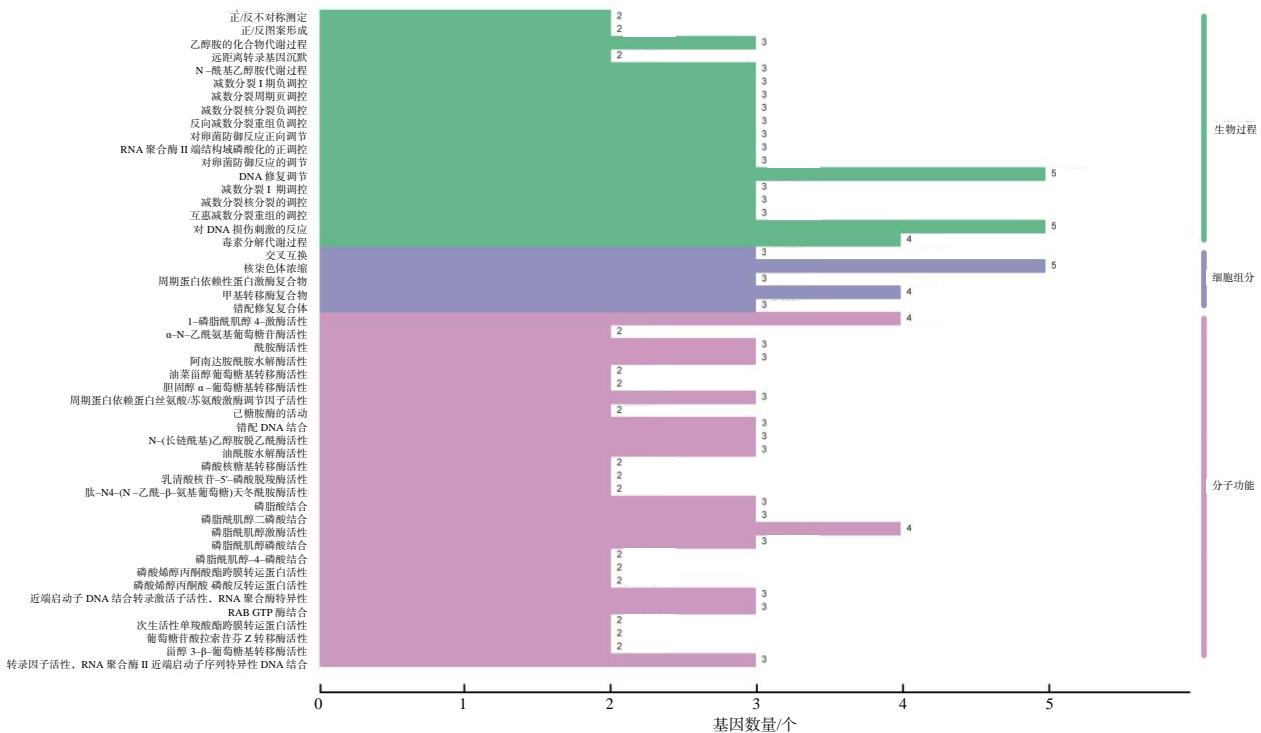


图 3 A 组与 CK 组差异表达基因富集量排名前 50 的 GO-Term

Fig.3 Top 50 GO-Term of DEGs of A vs CK

2.2.3 DEGs 的 KEGG 通路富集分析

图 4 结果显示, 料慈竹经过 30 d 盐处理后 DEGs 主要富集于 20 个 KEGG 通路中, 其中次生代谢物

合成代谢途径中 DEGs 富集最多, 甘油酯代谢、植物昼夜节律途径 DEGs 富集显著。料慈竹经盐处理后, 其初生代谢如糖代谢(磷酸戊糖途径、糖酵解/

糖异生、戊糖葡萄糖醛酸转化)、脂质代谢(甘油酯代谢、脂肪酸降解)、蛋白质代谢(赖氨酸降解、组氨酸代谢、半胱氨酸和蛋氨酸代谢)相关途径的基因富集较多,对料慈竹初生代谢的多个途径影响显著。

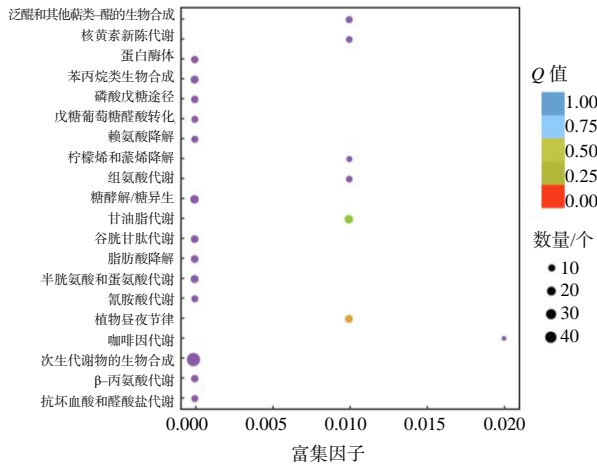


图 4 A 组与 CK 组差异基因 KEGG 富集分析结果

Fig.4 DEGs KEGG analysis result of A vs CK

2.3 差异代谢物分析

2.3.1 可溶性糖与可溶性蛋白

盐胁迫后料慈竹中有关糖类、脂类、氨基酸类代谢的途径富集数量较多,表明料慈竹中的初生代谢途径在盐胁迫下受到了显著影响,对叶片中的可溶性糖、可溶性蛋白进行检测,发现其含量均有所增加(表 2),推测这 2 类物质含量的提高为料慈竹在高盐环境中生存提供了有力保障。

表 2 CK 组与 A 组的可溶性糖、可溶性蛋白质质量分数

Table 2 The soluble sugar and soluble protein contents between A and CK

分组	可溶性糖质量分数/(mg g ⁻¹)	可溶性蛋白质量分数/(μg g ⁻¹)
CK	65.956	32.332
A	67.156	47.284

2.3.2 差异次生代谢物

A 组与 CK 组比较,共获得差异次生代谢物 225

种,其中表达量上调的有 77 种,下调的有 148 种(表 3)。包括生物碱类 18 种(上调 6 种、下调 12 种),鞣质类 4 种(上调 2 种、下调 2 种),木质素和香豆素类 10 种(上调 3 种、下调 7 种),黄酮类 110 种(上调 34 种、下调 76 种),酚酸类 83 种(上调 32 种、下调 51 种)。料慈竹总体代谢物水平下调明显,生理活动受到了抑制。

表 3 A 组与 CK 组比较的差异次生代谢物分类

Table 3 Differential secondary metabolite classification of A vs CK

分类	上调的差异代谢物	下调的差异代谢物
	数量/种	数量/种
生物碱	6	12
鞣质	2	2
木质素和香豆素	3	7
黄酮	34	76
酚酸	32	51

对表达差异显著的次生代谢物进行 KEGG 富集分析,结果(表 4)显示,总共获得差异显著的次生代谢物 21 种,其中上调 1 种,为葫芦巴碱;下调 20 种,其中有生物碱 2 种、酚酸类 9 种、黄酮类 9 种。其总体次生代谢物表达水平以下调为主,与表 3 结果基本一致。

从图 5 可以看出,次生代谢产物生物合成途径、代谢途径富集数量最多,苯丙烷类生物合成、苯丙素的生物合成途径的富集数量较多,其中以烟酸和烟酰胺代谢、吲哚生物碱生物合成、植物次生代谢产物生物合成途径富集程度较高。表 4 中葫芦巴碱大幅度上调,葫芦巴碱是烟酸和烟酰胺代谢途径的终产物,烟酸和烟酰胺代谢途径富集可能是葫芦巴碱显著上调的原因。葫芦巴碱作为重要的渗透压调节产物,在盐胁迫中上调可以有效提高植株的高渗透压适应能力。表 4 中色胺大幅度下调,其变化对盐胁迫产生的作用尚不清楚,有待进一步研究。

表 4 差异显著的次生代谢物

Table 4 Significant difference in secondary metabolites

次生代谢物	分类	差异倍数	表达情况	KEGG 标注
葫芦巴碱	生物碱	1.280 3	上调	ko00960
色胺	生物碱	-1.216 9	下调	ko00380, ko00901, ko01060, ko01063, ko01100, ko01110, ko04080
阿魏酸	酚酸类	-1.261 2	下调	ko00940, ko01061, ko01100, ko01110
3,4-二甲氧基肉桂酸	酚酸类	-1.515 1	下调	
阿魏酸甲酯	酚酸类	-1.480 0	下调	

表 4(续)

次生代谢物	分类	差异倍数	表达情况	KEGG 标注
芥子酸	酚酸类	-1.132 1	下调	ko00940, ko01061, ko01100, ko01110
芥子酸甲酯	酚酸类	-1.695 6	下调	
阿魏酰苹果酸	酚酸类	-1.262 9	下调	
N-阿魏酰色胺	生物碱	-1.238 2	下调	
肉桂萜醇 C1	酚酸类	-1.280 6	下调	
芥子酸吡喃葡萄糖酯	酚酸类	-1.151 7	下调	
5-羟基-6,7,8,3',4'-五甲氧基黄酮	黄酮	-1.930 6	下调	
5-羟基酸橙黄酮	黄酮	-1.546 2	下调	
肉桂酰阿魏酰酒石酸	酚酸类	-1.286 7	下调	
牡荆素-2-O-D-吡喃葡萄糖苷	黄酮	-1.077 0	下调	
木犀草素-6-C-2-葡萄糖醛酸葡萄糖苷	黄酮	-1.757 8	下调	
6-C-己糖基-金圣草黄素 O-己糖苷*	黄酮	-1.302 0	下调	
金圣草黄素-6,8-二-C-葡萄糖苷*	黄酮	-1.540 0	下调	
芹菜素 6-C-己糖基-8-C-己糖基-O-己糖苷	黄酮	-1.810 0	下调	
8-C-己糖基芹菜素 O-阿魏酰己糖苷*	黄酮	-1.187 1	下调	
8-C-己糖基-金圣草黄素 O-阿魏酰基己糖苷	黄酮	-1.723 0	下调	

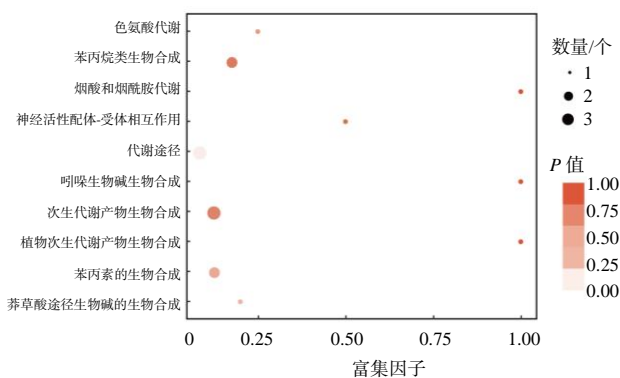


图 5 差异显著次生代谢物 KEGG 富集散点图

Fig.5 KEGG pathway enrichment scatter plot of differentially expressed secondary metabolites

3 结论与讨论

研究^[9]结果表明,料慈竹在长期的盐胁迫下没有明显的性状变化,基因也没有表现出明显的下调和上调趋势,但表现出了与其他竹种盐胁迫处理后的细胞 DNA 损伤及错误复制。高盐环境导致了料慈竹 DNA 出现了损伤,由于体内甲基转移酶复合物的显著调控变化,提高了其遗传信息的稳定表达能力,使内部 DNA 损伤没有直接影响料慈竹正常生理活动。甲基转移酶复合物在 DNA 甲基化过程中发挥了重要的调控作用,调控下游基因的表达以响应后续的生化活动,提高生物体内 RNA 的稳定性,降低植物在盐胁迫中因 DNA 表达错误而产生

的分子层面损伤,提高了植物在盐胁迫环境中的生长稳定性^[10]。

本研究中,对料慈竹进行了代谢组学分析,结果表明在盐胁迫下叶片中可溶性糖、可溶性蛋白、葫芦巴碱含量增加,提高了料慈竹细胞内渗透压和细胞的活力。料慈竹的耐盐能力主要来源于其在盐胁迫环境中对 DNA 损伤的应对。在代谢过程中,料慈竹初生代谢物和次生代谢物合成的复杂调节提高了初生代谢与次生代谢渗透压调节物质的积累,同时降低了消耗糖类的次生代谢水平,减少了糖类合成原料消耗,增加了可溶性糖的生成,增加了渗透压调节物质的含量,提高了外界高盐胁迫下的生存能力。豆科植物受到盐胁迫、渗透压胁迫时,其植株内的葫芦巴碱含量会成倍增加^[11],番茄也出现类似的情况^[12]。葫芦巴碱为烟酰胺类渗透调节物质,作为料慈竹差异次生代谢物中显著上调的代谢产物,在盐胁迫环境中与可溶性蛋白、可溶性糖共同起到调节体内渗透压的作用。

在表达下调的代谢产物中,以总黄酮与酚酸类化合物种类最多,这与多种植物在干旱或盐胁迫下黄酮类化合物含量下降的趋势一致^[13-15];但在盐胁迫下料慈竹的酚酸类化合物含量下降,其下游产物芥子酸含量也呈下降趋势,阿魏酸、阿魏酸甲酯、芥子酸甲酯等苯丙素类生物合成途径中的间接产物含量也下降,这与文献^[16]中的变化趋势相反。这可能是初生代谢产物的积累使苯丙素类生物合

成产物的原料减少,加之该途径相关基因负向调控,二者同时作用导致苯丙素类生物合成途径相关代谢物的减少。

通过转录组与代谢组分析发现,料慈竹在盐胁迫中依靠自身甲基化复合物相关基因调控修复了 DNA 受到的损伤,稳定了基因的表达;初生代谢能力的提高及下游苯丙素类生物合成途径的减少,促进了料慈竹体内的可溶性糖、可溶性蛋白、葫芦巴碱等渗透压调节物质含量的增加,维持了体内渗透压平衡,保证了其在盐胁迫下的正常生理活性,提高了其在盐胁迫环境中的生长能力。

参考文献:

- [1] 程生海,郭夏宇,陶维旭,等.不同耐盐能力水稻品种响应盐胁迫的差异[J].杂交水稻,2024,39(2):97-104.
- [2] 姜佩弦,张凯,王艺桥,等.玉米耐盐分子机制研究进展[J].植物遗传资源学报,2022,23(1):49-60.
- [3] 张琳婷,王文卿,朱雪平,等.30种药食两用的南方滨海耐盐植物的开发利用[J].防护林科技,2016(10):73-77.
- [4] 陈松河.竹类植物耐盐性研究与园林应用[M].北京:中国建筑工业出版社,2014.
- [5] 吴炳生,张强,夏玉芳,等.料慈竹种群结构光能利用率的初析[J].竹子研究汇刊,1995(2):47-57.
- [6] 张伟焕,董文渊,朱峰,等.料慈竹无性系种群生长规律研究[J].世界竹藤通讯,2011,9(5):17-20.
- [7] CHEN W, GONG L, GUO Z L, et al. A novel integrated method for large-scale detection, identification, and quantification of widely targeted metabolites: application in the study of rice metabolomics[J]. Molecular Plant, 2013, 6(6): 1769-1780.
- [8] LOVE M I, HUBER W, ANDERS S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2[J]. Genome Biology, 2014, 15(12): 550.
- [9] OLIVEIRA D M, MOTAT R, SALATTA F V, et al. Cell wall remodeling under salt stress: insights into changes in polysaccharides, feruloylation, lignification, and phenolic metabolism in maize[J]. Plant, Cell & Environment, 2020, 43(9): 2172-2191.
- [10] 宋子荷,甄艳.植物干旱和盐胁迫响应相关 miRNA 研究进展[J].南京林业大学学报(自然科学版),2024,48(4):1-11.
- [11] TRAMONTANO W A, JOUVE D. Trigonelline accumulation in salt-tressed legumes and the role of other osmoregulators as cell cycle control agents[J]. Phytochemistry, 1997, 44(6): 1037-1040.
- [12] RAJASEKARAN L R, ASPINALL D, JONES G P, et al. Stress metabolism IX. effect of salt stress on trigonelline accumulation in tomato[J]. Canadian Journal of Plant Science, 2001, 81(3): 487-498.
- [13] 崔大练,马玉心.大吴风草总黄酮含量季节动态变化及对逆境胁迫的响应[J].浙江大学学报(医学版),2013,42(3):319-325.
- [14] 欧阳建勇,万燕,向达兵,等.干旱胁迫对苦荞农艺性状及黄酮类物质含量的影响[J].安徽农业科学,2020,48(16):35-38.
- [15] 宁亚茹,晋梦珂,王秀萍,等.盐胁迫对黄蜀葵生长生理指标及总黄酮含量的影响[J].中药材,2020,43(2):259-263.
- [16] 陈咸吉.盐胁迫对绿竹、毛竹实生苗转录组及代谢组的影响[D].长沙:湖南农业大学,2021.

责任编辑:毛友纯
英文编辑:柳正