

# 植物应对非生物胁迫的生物化学防御策略探究

石义思<sup>1\*</sup>, 赖长巍<sup>1</sup>, 刘恋<sup>1</sup>, 周盈盈<sup>1</sup>, 谢静<sup>2#</sup>

<sup>1</sup>贵州大学农学院, 贵州 贵阳

<sup>2</sup>贵州省农业生态与资源保护站, 贵州 贵阳

收稿日期: 2023年10月14日; 录用日期: 2023年12月22日; 发布日期: 2023年12月30日

## 摘要

植物在生长发育过程中, 经常受到各种非生物胁迫的影响, 如干旱、高温、盐碱、重金属等。为了适应环境变化和抵御外界胁迫, 植物发展了多种防御机制。本文主要探讨了植物应对非生物胁迫的防御机制, 包括代谢积累、调控和防御机制三个方面。首先, 文章介绍了植物在面对非生物胁迫时的代谢积累策略。植物通过积累特定的代谢产物来应对外界胁迫, 如积累抗氧化物质、蛋白质和脂类物质等, 以增强对胁迫的抵抗能力。其次, 文章讨论了植物对非生物胁迫的调控机制。植物通过调节基因表达、信号传导通路和激素调控等方式, 来适应外界环境的变化, 从而增强自身的抵抗能力。最后, 文章总结了植物的防御机制。植物通过诱导抗性蛋白、产生次生代谢产物、调节细胞壁结构等多种方式来抵御外界非生物胁迫, 以保护自身免受损害。综合来看, 本文从代谢积累、调防御机制三个方面系统地介绍了植物应对非生物胁迫的防御策略, 为进一步研究植物胁迫响应机制提供了重要的理论基础。

## 关键词

植物, 非生物胁迫, 生物化学, 防御策略

# Research on Biochemical Defense Strategies of Plants in Response to Abiotic Stress

Yisi Shi<sup>1\*</sup>, Changwei Lai<sup>1</sup>, Lian Liu<sup>1</sup>, Yingying Zhou<sup>1</sup>, Jing Xie<sup>2#</sup>

<sup>1</sup>College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang Guizhou

<sup>2</sup>Guizhou Agricultural Ecology and Resource Protection Station, Guiyang Guizhou

Received: Oct. 14<sup>th</sup>, 2023; accepted: Dec. 22<sup>nd</sup>, 2023; published: Dec. 30<sup>th</sup>, 2023

## Abstract

Plants are often affected by various abiotic stresses during their growth and development, such as

\*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 石义思, 赖长巍, 刘恋, 周盈盈, 谢静. 植物应对非生物胁迫的生物化学防御策略探究[J]. 有机化学研究, 2023, 11(4): 346-355. DOI: 10.12677/jocr.2023.114032

drought, high temperature, salinity, heavy metals, etc. In order to adapt to environmental changes and resist external stress, plants have developed a variety of defense mechanisms. This article mainly discusses the defense mechanisms of plants in response to abiotic stress, including metabolic accumulation, regulation and defense mechanisms. First, the article introduces the metabolic accumulation strategies of plants in the face of abiotic stress. Plants respond to external stress by accumulating specific metabolites, such as antioxidants, proteins, and lipids, to enhance their resistance to stress. Secondly, the article discusses the regulatory mechanisms of plants in response to abiotic stress. Plants adapt to changes in the external environment by regulating gene expression, signal transduction pathways, and hormone regulation, thereby enhancing their own resistance. Finally, the article summarizes the defense mechanisms of plants. Plants resist external abiotic stress by inducing resistance proteins, producing secondary metabolites, regulating cell wall structure and other methods to protect themselves from damage. Taken together, this article systematically introduces the defense strategies of plants in response to abiotic stress from three aspects: metabolic accumulation and regulation of defense mechanisms, which provides an important theoretical basis for further research on plant stress response mechanisms.

## Keywords

Plants, Abiotic Stress, Biochemistry, Defense Strategies

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

### 1.1. 非生物胁迫对植物生长的影响

自然界中生存的植物会受到多种非生物胁迫，以渗透胁迫为例，其中干旱胁迫是影响植物生长和生产力的严重不利因素之一[1]。在干旱条件下，植物细胞收缩，水分缺失，导致植物体内新陈代谢紊乱，光合作用、呼吸作用、叶片蒸腾作用以及根部生长收到抑制甚至停止，导致植物死亡[2]。同时干旱胁迫是限制植物正常生长发育的最关键的因素，其所造成农业产量的降低远高于其它非生物逆境胁迫[3]。干旱胁迫降低农作物产量的三种主要机制：1) 冠层对光合有效辐射的吸收减少，2) 辐射利用效率降低，3) 收获指数降低。可重复性的干旱胁迫处理十分繁琐，严重阻碍了对植物抗旱性的研究，也阻止传统育种工作和现代遗传学方法在提高作物耐旱性方面的应用[4]。盐胁迫是植物在自然环境中所面临的主要胁迫因素之一，会引起植物体内离子含量的不平衡导致离子毒害，造成渗透胁迫、水分缺失、矿质营养亏缺[3]、阻碍植物对土壤养分和水分的吸收，导致植物失水，气孔关闭，影响植物进行光合作用，生长受阻、代谢紊乱、加速衰老，严重影响植物的生长，甚至导致植株死亡。同时由于植物蒸腾作用，导致  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  积累在植物体中，对植物体内的渗透压平衡造成破坏，细胞内氧化还原反应状态失衡，活性氧增多，质膜过氧化程度加深，细胞结构遭到破坏，从而使种子萌发和幼苗生长被抑制[5]。

### 1.2. 植物对非生物胁迫防御机制的重要性

植物对非生物胁迫的响应通常始于感知信号。细胞外膜受到非生物胁迫刺激后，会产生活性氧和肌醇磷脂等第二信号分子，刺激细胞内膜。这会通过调节胞内  $\text{Ca}^{2+}$  水平，启动蛋白磷酸化级联反应，产生一系列磷酸化蛋白分子，直接参与细胞的保护，或调节特定胁迫调节基因的转录。植物体内这套精密的

防御机制，是其抵抗非生物胁迫、保持正常生长发育的键基础。

## 2. 非生物胁迫下植物的代谢积累

### 2.1. 非生物胁迫下植物的相关代谢

#### 2.1.1. 非生物胁迫下植物体内活性氧合成代谢

活性氧(reactive oxygen species, ROS)是指一类含氧并且性质活泼的物质的总称,是氧的单电子还原产物。活性氧主要包括包括单线态氧分子(singlet oxygen,  $^1\text{O}_2$ )、超氧阴离子自由基(superoxide anion,  $\text{O}_2^{\cdot-}$ )、羟基自由基(hydroxyl radical,  $\text{OH}\cdot$ )、过氧化氢(hydrogen peroxide,  $\text{H}_2\text{O}_2$ )、一氧化氮(nitric oxide,  $\text{NO}$ )等[6]。这些物质的产生部位主要涉及叶绿体、过氧化物酶体、线粒体和质外体等细胞器。在植物体内, ROS 是正常生理代谢的产物,低浓度的 ROS 可以作为信号分子,通过诱导细胞内的防御和保护基因来保护植物,从而促进植物的生长发育[7]。

在非生物胁迫条件下,植物叶绿体类囊体中的光系统 I(PSI)和光系统 II(PSII)反应中心成为 ROS 产生的主要部位[7]。高光强刺激下当吸收的光能超过  $\text{CO}_2$  同化作用的能力时,光系统 II 中激发的三线态叶绿素分子与  $\text{O}_2$  相互作用产生  $^1\text{O}_2$  [6]。同时,过氧化物酶体也是植物细胞中  $\text{H}_2\text{O}_2$  的主要来源,这是因为在非生物胁迫下光呼吸增强导致乙醇酸氧化酶过度反应造成的,这一过程中会伴随着一氧化氮( $\text{NO}$ )或  $\text{O}_2^{\cdot-}$  的产生[7] [8]。

如图 1 在活性氧代谢过程中,  $\text{O}_2$  获得一个电子,变成不完全还原的超氧阴离子自由基。根据细胞内超氧阴离子自由基生成部位,可将活性氧代谢通路分为两类:一类是细胞器途径,主要含有线粒体、叶绿体、过氧化物酶体等;另一类是 NADPH 氧化酶途径,或称为呼吸爆发氧化酶同源物途径[9]。

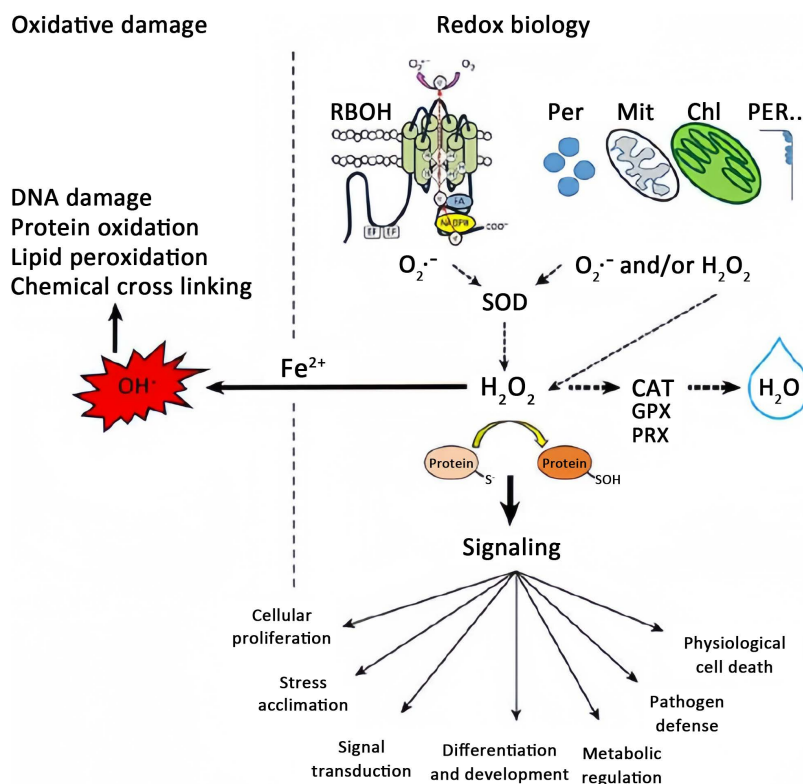


Figure 1. Reactive oxygen metabolism [9]

图 1. 活性氧代谢[9]

在国外的研究中发现,有机酸化可以通过激活拟南芥中的 NADPH 氧化酶同源物 D 和 F 来增加 ROS 水平,从而抑制生长。研究人员还发现了一种带有激活标记的突变体 *sbt4.13-1D*,该突变体对酸化更耐受,并且 NADPH 氧化酶未被激活。突变体还耐过氧化氢和有毒阳离子。但这项工作为有机酸通过激活 NADPH 氧化酶产生的 ROS 抑制生长提供了新途径[10]。同时 ROS 代谢已经在植物细胞成分中进行了彻底研究,包括细胞壁,质外体,质膜,胞质溶胶,线粒体,叶绿体,过氧化物酶体和乙醛酶体。但没有关于 H 长距离运输的确切证据[11]。控制活性氧的产生和清除也被广泛研究,其中利用外源物质来调节植物中 ROS 以减轻栽培植物中生物和非生物胁迫引起的氧化损伤是研究方向之一[8]。但植物中是否存在其他清除系统尚不明确。

### 2.1.2. 非生物胁迫下植物体内次级代谢物(SMs)的合成

代谢物的前体基本上是在克雷布斯循环和莽草酸途径中产生的。所提出的 SM 生物合成途径如图 2 所示。由于缺乏免疫系统和流动性,植物合成了多种次生化合物。在不利条件下,来自不同代谢途径的植物产生超过 100,000 个 SMs [12] [13]。初级代谢物是 SMs 的关键前体,初级和 SMs 可以根据其在植物中的化学结构,功能和分布来区分。代谢物的基本生物合成途径在大多数植物中是保守的,大多数初级代谢物存在于每种组织类型中。这种代谢核心的维持导致了有限数量的基本代谢框架的发生。频繁的糖基化、甲基化、羟基化、酰化、氧化、磷酸化和异戊二烯化,以及由于酶的定制而导致的化学变化较少,导致基本结构的广泛修饰。根据生物合成途径,SMs 可分为三大类:莽草酸途径合成的酚类化合物、甲羟戊酸途径合成的萜烯和三羧酸循环途径合成的含氮化合物[14]。

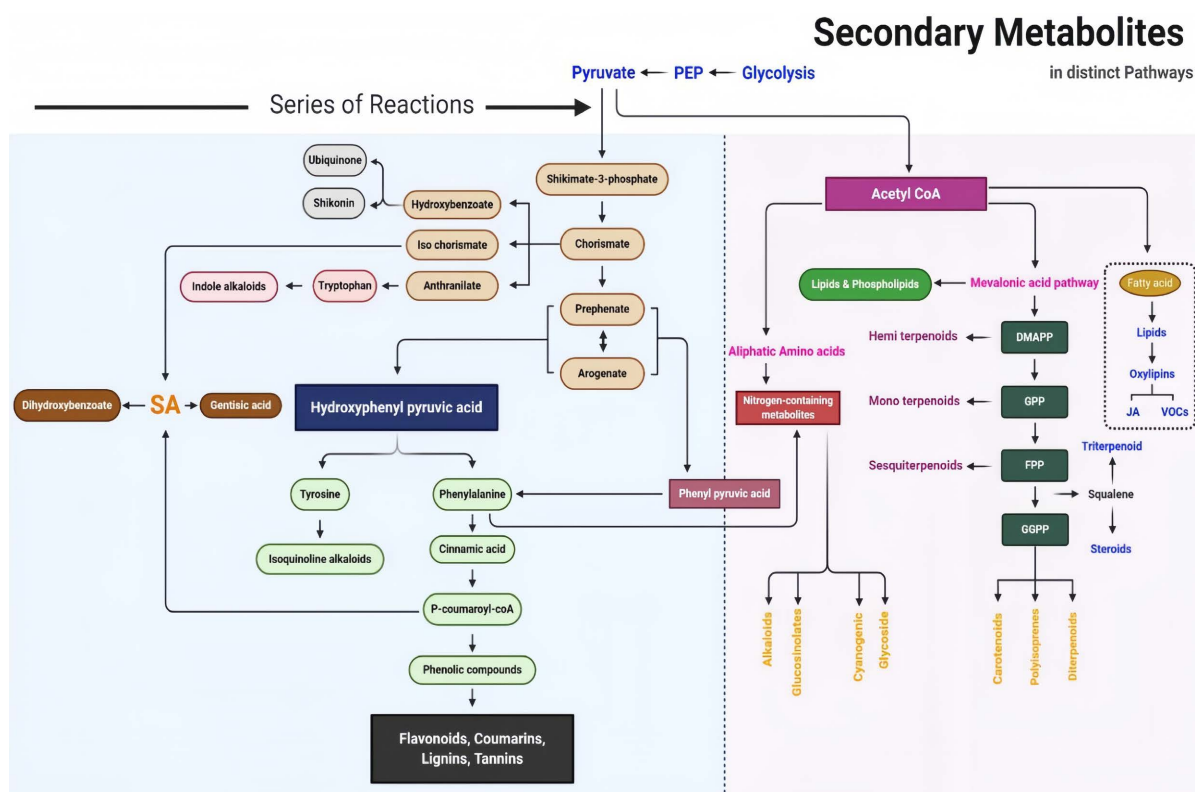


Figure 2. Schematic diagram of secondary metabolite biosynthetic pathway [14]

图 2. 次级代谢物生物合成途径示意图[14]

研究表明,次级代谢物受初级代谢物积累的影响,从而增强植物抗逆性[15]。土壤水分可用性和 CO<sub>2</sub>



也会影响植物产生次生代谢产物和生物量的能力[16]。诱发剂调节可参与植物中重要植物化学物质的自然生物合成的生物合成途径的调节。诱导子可导致转导途径的诱导,从而产生次级代谢物[17]。某些代谢物可能在缓解特定类型的应激方面表现更好:谷胱甘肽似乎对重金属应激具有更高的耐受性。在施用相同代谢物时观察到的一些差异可归因于实验设计、胁迫持续时间和处理时的植物发育阶段。然而,正如帕拉塞尔苏斯所指出的那样,“剂量制造毒药”,植物代谢物也不例外(帕拉塞尔苏斯,“第三道防线”)。必须仔细考虑使用的剂量,因为过量的某种代谢物可能会对植物生长和产量产生不利影响[18]。

## 2.2. 不同非生物胁迫下植物体内的激素积累

### 2.2.1. 干旱胁迫下植物体内的激素积累

植物在遭受干旱胁迫时,会产生一系列的适应性反应,其中之一就是植物激素的积累。植物激素是一类具有生长调节作用的化合物,它们能够调节植物的生长发育、适应环境变化以及抵御各种胁迫。其中,植物生长素和脱落酸是两种主要的激素。植物生长素有助于促进根系生长和开花,同时也能够抑制叶片的蒸腾作用,减少水分流失。而脱落酸则能够促进植物的休眠和抗旱性。在干旱胁迫下,植物会积累更多的植物生长素和脱落酸,以提高植物的抗旱能力和适应干旱环境。

在干旱胁迫下,植物叶片脱落酸(ABA)含量增加导致叶片和茎生长减弱[19],而促进生长的内源激素赤霉素(GA)、玉米素核苷(ZR)、生长素(IAA)含量降低,减缓植株生长速率,以缓解水分不足对植株正常生理活动的压力,品种抗旱性越强,自身调节能力越大。干旱胁迫下其含量合成越少植物体内多个 IAA 信号响应基因,如 SAUR、GH3、AUX 和 ARF,在胁迫下呈现出先下调后上调的表达趋势[20] [21]。图 3 为茶树在干旱胁迫下,体内各类激素变化状况。

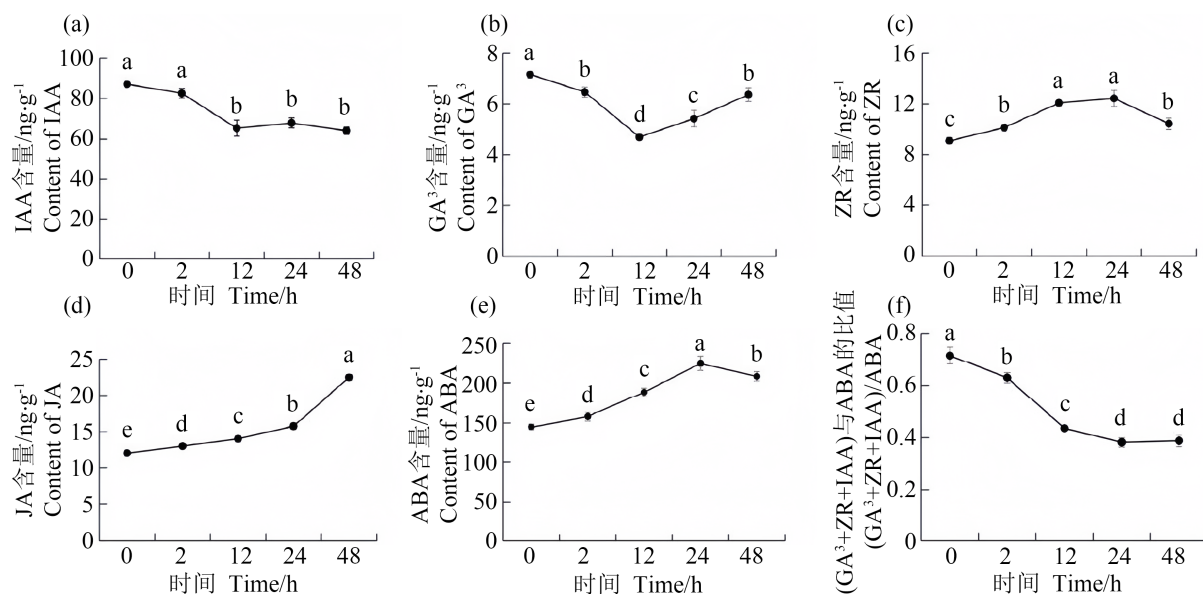


Figure 3. Changes in IAA, GA<sub>3</sub>, ZR, JA and ABA contents in tea leaves under drought stress [20]

图 3. 干旱胁迫下茶树叶片中 IAA、GA<sub>3</sub>、ZR、JA 和 ABA 含量变化[20]

### 2.2.2. 盐胁迫下植物体内的激素积累

植物在遭受盐胁迫时,会产生一系列的适应性反应,其中之一就是植物激素的积累。盐胁迫是指土壤中钠离子(Na<sup>+</sup>)或氯离子(Cl<sup>-</sup>)的过度积累,超过植物所能耐受的范围,对植物的生长发育造成不利影响。在盐胁迫下,植物会积累一些植物激素,如乙烯、赤霉素和脱落酸(ABA)。乙烯是一种重要的植物激素,

它在盐胁迫下的积累能够促进植物的生长发育, 增加植物的根系生长和分枝, 提高植物的耐盐性。赤霉素是另一种重要的植物激素, 在盐胁迫下的积累能够促进植物的生长发育, 增加植物的光合作用和光能利用效率, 从而提高植物的耐盐性。脱落酸(ABA)在盐胁迫下的积累也是常见的反应, 它能够调节植物的水分平衡和离子通道的活性, 从而增加植物的耐盐性。

在叶片遭受盐胁迫时, 叶片中的 ABA 的含量增加, 而 IAA、GA、CTK 的含量总体均呈下降趋势, 导致叶片生长受阻。研究表明, 盐胁迫通过降低种子中内源活性 GA 的含量, 进而抑制水稻种子萌发。当植物适应了盐胁迫后, ABA 含量降低, 叶片恢复正常的代谢水平和生长状态。对耐盐植物而言, 虽然低浓度盐胁迫诱导 ABA 含量增加, 但其增速小于促进生长类激素的积累速度, 总体上有利于叶片生长和生物量的积累[22] [23]。

### 3. 非生物胁迫下的基因调控

#### 3.1. 非生物胁迫下组蛋白修饰

在非生物胁迫下, 作为关键的表现遗传标志物, 常在基因表达的表现遗传调控中发挥重要作用[24]。组蛋白修饰是指通过改变组蛋白分子上的化学修饰, 来调节染色质结构和基因表达。组蛋白的修饰通过改变染色质与核小体 DNA 的关联或由于染色质重塑复合物的募集来影响染色质的局部结构, 导致转录激活或抑制。目前已经检测到许多类型的组蛋白修饰, 其中包括组蛋白甲基化、乙酰化和磷酸化[25] [26] [27]。组蛋白甲基化状态取决于组蛋白甲基转移酶(写入器)和解甲基化酶(HDM, 橡皮擦)的动态平衡。残基赖氨酸(K)和精氨酸(R)的组蛋白甲基化通常是开花时发生的两种类型的组蛋白甲基化。通常, 植物中的胁迫信号通路包括三个部分, 传感器, 信号转导和响应[28]。

研究表明, 组蛋白乙酰化与基因激活有关, 脱乙酰化与基因抑制有关。然而, 这些相关性并不总是正确的。这是因为不同氨基酸残基的组蛋白修饰(乙酰化、甲基化、泛素化、磷酸化、苏莫化等)的整体组合对染色质结构等转录过程有不同的结果。因此, HAT 和 HDAC 的影响并不总是线性的, 而是组合的, 应该在“组蛋白代码”的整体背景下来看待[29] [30]。同时, DNA 去甲基化可以通过 DNA 复制稀释甲基化脚本来被动发生。5-甲基胞嘧啶直接变为胞嘧啶, 但不会发生[31]。在对三种不同大麦品种(Morex, B1K-04-12, OUN333)中的组蛋白甲基化基因家族进行了染色体定位分析表明, 在不同种质中 HMT 和 HDM 亚家族的基因分布高度一致, 表明 HMT 和 HDM 亚家族在大麦中高度保守。在大麦基因组中, 具有不同组蛋白甲基化修饰的基因分布在不同的染色体上, 这可能反映了它们在不同生物学过程中的功能差异[30]。同时染色质的可及性受组蛋白修饰景观的调控, 即受空间分布的调控[32]。

#### 3.2. 非生物胁迫下植物体内的转录后调控

在非生物胁迫下, 转录因子通过与不同的顺式元件结合并调节相关基因家族的表达参与植物抗性过程。典型的转录因子通常由四部分组成, 即 DNA 结合结构域、转录调控结构域、核定位信号(NLS)和寡聚化位点。这些结构域的共同作用决定了转录因子调控功能的时间、空间和作用方式[33]。例如在盐胁迫下, 许多与防御相关的基因被植物的转录重编程激活, 转录因子在这一过程中起着至关重要的作用[34]。其中, 碱性亮氨酸拉链(bZIP)转录因子是真核转录因子中分布最广泛和保守的蛋白质, 在许多生物和非生物胁迫中具有重要的调节功能[33]; AP2/ERF 转录因子在对盐胁迫的反应中起着至关重要的作用[34]。AP2/ERF 转录因子调节基因转录的激活或抑制, 并与下游基因启动子中的 DNA 元件结合, 这通常需要蛋白质-蛋白质相互作用。AP2/ERF TFs 具有多种特异性蛋白质和基因相互作用伙伴; 它们与其他蛋白质协同发挥作用并调节应激反应。AP2/ERF 转录因子可以与其他信号通路的转录因子相互作用, 调控不同的通路。例如, 在干旱胁迫下, MdERF38 与 MdMYB1 (花青生物合成的正调节剂)相互作用, 促进与

其靶基因的结合并促进苹果花青素的生物合成[35]。

## 4. 植物应对非生物胁迫的防御机制

### 4.1. 植物体内激素的响应

植物激素是参与感知和传输各种环境信号以及随后的防御反应的重要调节因子。目前,已经描述了九大类天然植物激素,它们是对环境信号的众多反应的基础,包括生长素、细胞分裂素、赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、乙烯(ET)、油菜素类固醇(BR)、茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)和独脚金内酯。在这些激素中,茉莉酸(JA)在高等植物物种中普遍存在,因此在植物胁迫反应和防御机制领域引起了极大的关注。如表1所示以JA为代表阐述该植物激素对于非生物胁迫的响应[36] [37]。

**Table 1.** Response of jasmonic acid (JA) under abiotic stress

**表 1.** 茉莉酸(JA)在非生物胁迫下的响应

干旱胁迫	盐胁迫	冷胁迫
内源性 JAs 的浓度迅速增加,促进叶片衰老,防止水分过度流失。外源 JA 可以通过减少 Na 的吸收来改善根系中的 Na 排斥,从而促进植物的耐盐性。	内源性 JA 主要通过维持活性氧(ROS)的稳态和提高抗氧化化合物的浓度和抗氧化酶活性增强番茄的耐盐性。	JA 调节 C 重复结合因(CBF)途径以上调下游冷反应基因并最终增加耐寒性。衰老的叶子中发现的 JA 水平高于在非衰老叶子中发现的 JA 水平。

在植物细胞质中,最具生物活性的 JA 是 JA-Ile,其水平在正常条件下非常低。在胁迫刺激下,JA 发生差向异构化形成 JA-Ile,JA-Ile 积聚在胁迫叶片的细胞质中。JA-Ile 被转运到叶片的细胞核和邻近部位,参与生理反应,包括抗氧化系统(超氧阴离子自由基、过氧化物酶、NADPH-氧化酶)的激活进行防御反应[36] [38]。

### 4.2. 渗透调节物质的响应

高盐度和干旱等非生物胁迫会在植物中产生直接或间接的高渗胁迫。植物细胞通过增加溶质浓度来适应压力环境,主要是通过积累各种无机和有机物质,从而降低渗透势,增强植物保水能力,被称为渗透调节。参与渗透调节的物质大致分为两类,即无机离子,如 K、Na 和 Ca,还有机溶质,如脯氨酸、甜菜碱、SS 和多元醇。例如在干旱期间,裸木叶可以通过积累 Pro, SS 和可溶性蛋白质(SP)来降低其渗透潜力,从而提供一定程度的抗旱性。同时胁迫还诱导植物细胞中产生一些逆境蛋白,主要是渗透调节蛋白,其产生有利于降低细胞的渗透电位和防止细胞脱水,有助于提高植物对渗透胁迫的抵抗力。

### 4.3. 活性氧清除系统的响应

正常条件下,植物体内 ROS 的产生与清除处于动态平衡,而非生物胁迫因素会破坏细胞中 ROS 产生与清除之间的动态平衡,导致 ROS 在植物体内积累造成氧化胁迫,ROS 过量生产会导致氧化爆发和生物分子损伤。受损生物分子包括蛋白质氧化、酶失活、脂质过氧化、增加膜流动性、叶绿素降解、核酸损伤以及细胞凋亡途径和 PCD 在恶劣条件下开始的产物[39]。许多植物物种都记录了活性氧(ROS)介导的非生物胁迫诱导的程序性细胞死亡。同时,ROS 是调节生长、发育过程和应激适应的重要信号[40]。ROS 在调节植物驯化和防御反应的信号通路中起着重要作用,例如全身获得性驯化(SAA)和全身获得性抗性(SAR)。在应激信号感知的早期,ROS 激活质膜定位的  $Ca^{2+}$  内流和 K 流出通道,传播应力信号[41]。

## 5. 未来展望

在自然界中,植物不断面临着不同形式的环境胁迫。任何植物的理想生长条件只能在受控环境中实

现。越来越多的证据表明,这种权衡主要是由于应激信号通路主动抑制生长引起的。在几个层面上,控制应激反应和生长的调节网络相互作用。进一步的研究将阐明关键关系,并提供以很少或没有产量成本提高抗逆性的策略。

植物应对非生物胁迫的防御机制的研究对于理解植物如何在多变的环境中生存具有重要的意义。随着新技术和新方法的应用,以及基因功能和调控机制、生理和形态进化、植物-微生物互动等领域的深入研究,我们有望在未来取得更大的突破,深入了解植物应对非生物胁迫的防御机制,并可能开发出新的策略和方法以提高植物的抗逆性,对农业生产和生态保护产生积极的影。

## 基金项目

国家自然科学基金(批准号:42367039)。

## 参考文献

- [1] 吕昕培. 梭梭木质素合成对盐和渗透胁迫的响应及 HaLAC15 和 HaCOMT 的功能鉴定[D]: [博士学位论文]. 兰州: 兰州大学, 2022.
- [2] 陈柯娜. 渗透胁迫诱导的钙信号通路组分挖掘及 OSCA 基因家族功能研究[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 杭州师范大学, 2022.
- [3] 芦丽娜. 重金属及渗透胁迫下交替呼吸途径及相关信号分子对菜豆黄化幼苗转绿过程的影响[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 西北师范大学, 2020.
- [4] 卿晨. 干旱胁迫下生物菌肥对玉米苗期生长发育的影响[D]: [硕士学位论文]. 重庆: 重庆三峡学院, 2023.
- [5] 申昱. 设计一种针对玉米中胚轴的渗透胁迫实验装置并评价其有效性[D]: [硕士学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2022.
- [6] 班兆军, 关军锋, 李莉, 等. 非生物胁迫下植物体内活性氧产生和抗氧化机制的研究概述[J]. 中国果菜, 2012(5): 40-47.
- [7] 赵晶晶, 詹万龙, 周浓. 非生物胁迫下植物体内活性氧和丙酮醛代谢的研究进展[J]. 南方农业学报, 2022, 53(8): 2099-2113.
- [8] Liu, P., Wu, X.L., Gong, B.B., Lü, G.Y., Li, J.R. and Gao, H.B. (2022) Review of the Mechanisms by Which Transcription Factors and Exogenous Substances Regulate ROS Metabolism under Abiotic Stress. *Antioxidants (Basel)*, **11**, Article No. 2106. <https://doi.org/10.3390/antiox11112106>
- [9] 王维. 盐胁迫条件下陆地棉活性氧代谢相关基因的功能研究[D]: [博士学位论文]. 泰安: 山东农业大学, 2019.
- [10] Gechev, T. and Petrov, V. (2020) Reactive Oxygen Species and Abiotic Stress in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 7433. <https://doi.org/10.3390/ijms21207433>
- [11] Zhou, X.R., Joshi, S., Patil, S., Khare, T. and Kumar, V. (2021) Reactive Oxygen, Nitrogen, Carbonyl and Sulfur Species and Their Roles in Plant Abiotic Stress Responses and Tolerance. *Journal of Plant Growth Regulation*, **41**, 119-142. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10294-y>
- [12] Khare, S., Singh, N.B., Singh, A., Hussain, I., Niharika, K., Yadav, V., Bano, C., Yadav, R.K. and Amist, N. (2020) Plant Secondary Metabolites Synthesis and Their Regulations under Biotic and Abiotic Constraints. *Journal of Plant Biology*, **63**, 203-216. <https://doi.org/10.1007/s12374-020-09245-7>
- [13] Sohn, S.-I., Pandian, S., Rakkammal, K., Largia, M.J.V., Thamilarasan, S.K., Balaji, S., et al. (2022) Jasmonates in Plant Growth and Development and Elicitation of Secondary Metabolites: An Updated Overview. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article ID: 942789. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.942789>
- [14] Jan, R., Asaf, S., Numan, M., Lubna and Kim, K.-M. (2021) Plant Secondary Metabolite Biosynthesis and Transcriptional Regulation in Response to Biotic and Abiotic Stress Conditions. *Agronomy*, **11**, Article No. 968.
- [15] Ravi, S., Young, T., Macinnis-Ng, C., Nyugen, T.V., Duxbury, M., Alfaro, A.C. and Leuzinger, S. (2020) Untargeted Metabolomics in Halophytes: The Role of Different Metabolites in New Zealand Mangroves under Multi-Factorial Abiotic Stress Conditions. *Environmental and Experimental Botany*, **173**, Article ID: 103993. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.103993>
- [16] Manea, A., Tabassum, S. and Leishman, M.R. (2021) Eucalyptus Species Maintain Secondary Metabolite Production under Water Stress Conditions at the Expense of Growth. *Austral Ecology*, **46**, 1030-1038.



- <https://doi.org/10.1111/aec.13035>
- [17] Qari, S.H. and Tarbiyyah, I. (2021) The Genetic Regulation of Secondary Metabolic Pathways in Response to Salinity and Drought as Abiotic Stresses. *Applied Sciences*, **11**, Article No. 6668. <https://doi.org/10.3390/app11156668>
- [18] Godoy, F., Olivos-Hernández, K., Stange, C. and Handford, M. (2021) Abiotic Stress in Crop Species: Improving Tolerance by Applying Plant Metabolites. *Plants*, **10**, Article No. 186. <https://doi.org/10.3390/plants10020186>
- [19] 张一龙, 喻启坤, 李雯, 等. 不同抗旱性狗牙根地上地下表型特征及内源激素对干旱胁迫的响应[J]. 草业学报, 2023, 32(3): 163-178.
- [20] 唐子贻, 杜玥, 杨宏斌, 等. 高温和干旱胁迫下茶树叶片内源激素含量变化及其相关基因的表达分析[J]. 茶叶科学, 2023, 43(4): 489-500.
- [21] 汪莹, 南丽丽, 李景峰, 等. 干旱胁迫对不同根型苜蓿内源激素含量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(3): 30-36.
- [22] 赵昊阳, 朱俊杰. 植物激素对盐胁迫的响应、适应及调控机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2023: 1-22.
- [23] 刘莉. 盐胁迫下植物激素对水稻种子萌发及幼苗根系生长的调控机理研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [24] Han, B., Xu, W., Ahmed, N., Yu, A.M., Wang, Z.Q. and Liu, A.Z. (2020) Changes and Associations of Genomic Transcription and Histone Methylation with Salt Stress in Castor Bean. *Plant & Cell Physiology*, **61**, 1120-1133. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa037>
- [25] Nunez-Vazquez, R., Desvoyes, B. and Gutierrez, C. (2022) Histone Variants and Modifications during Abiotic Stress Response. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article ID: 984702. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.984702>
- [26] Xu, Q.J., Huang, S.M., Guo, G.G., Yang, C.B., Wang, M., Zeng, X.Q. and Wang, Y.L. (2022) Inferring Regulatory Element Landscapes and Gene Regulatory Networks from Integrated Analysis in Eight Hullless Barley Varieties under Abiotic Stress. *BMC Genomics*, **23**, Article No. 843.
- [27] Cadavid, S.C., Balbinott, N., Margis, R. and Margis, R. (2023) Beyond Transcription Factors: More Regulatory Layers Affecting Soybean Gene Expression under Abiotic Stress. *Genetics and Molecular Biology*, **46**, e20220166. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2022-0166>
- [28] Shi, M.M., Wang, C.L., Wang, P., Zhang, M.L. and Liao, W.B. (2022) Methylation in DNA, Histone, and RNA during Flowering under Stress Condition: A Review. *Plant Science*, **324**, Article ID: 111431.
- [29] Kumar, V., Thakur, J.K. and Prasad, M. (2021) Histone Acetylation Dynamics Regulating Plant Development and Stress Responses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, **78**, 4467-4486. <https://doi.org/10.1007/s00018-021-03794-x>
- [30] An, B.Z., Cai, H.Y., Li, B., *et al.* (2023) Molecular Evolution of Histone Methylation Modification Families in the Plant Kingdom and Their Genome-Wide Analysis in Barley. *International Journal of Molecular Sciences*, **24**, 8043.
- [31] Akhter, Z., Bi, Z.Z., Ali, K., Sun, C., Fiaz, S., Haider, F.U. and Bai, J.P. (2021) In Response to Abiotic Stress, DNA Methylation Confers EpiGenetic Changes in Plants. *Plants*, **10**, Article No. 1096.
- [32] Santos, A., Ferreira, L. and Oliveira, M. (2017) Concerted Flexibility of Chromatin Structure, Methylome, and Histone Modifications along with Plant Stress Responses. *Biology*, **6**, Article No. 3. <https://doi.org/10.3390/biology6010003>
- [33] Liu, H.T., Tang, X., Zhang, N., Li, S.G. and Si, H.J. (2023) Role of bZIP Transcription Factors in Plant Salt Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, **24**, 7893.
- [34] Shen, L., Zhao, E.P., Liu, R.E. and Yang, X. (2022) Transcriptome Analysis of Eggplant under Salt Stress: AP2/ERF Transcription Factor SmERF1 Acts as a Positive Regulator of Salt Stress. *Plants*, **11**, Article No. 2205. <https://doi.org/10.3390/plants11172205>
- [35] Nie, S.M. and Wang, D. (2023) AP2/ERF Transcription Factors for Tolerance to both Biotic and Abiotic Stress Factors in Plants. *Tropical Plant Biology*, **16**, 105-112.
- [36] Wang, J., Song, L., Gong, X., Xu, J.F. and Li, M.H. (2020) Functions of Jasmonic Acid in Plant Regulation and Response to Abiotic Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 1446. <https://doi.org/10.3390/ijms21041446>
- [37] Raza, A., Charagh, S., Zahid, Z., Mubarak, M.S., Javed, R., Siddiqui, M.H. and Hasanuzzaman, M. (2020) Jasmonic Acid: A Key Frontier in Conferring Abiotic Stress Tolerance in Plants. *Plant Cell Reports*, **40**, 1513-1541. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02614-z>
- [38] Ali, M.S. and Baek, K. (2020) Jasmonic Acid Signaling Pathway in Response to Abiotic Stresses in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 621. <https://doi.org/10.3390/ijms21020621>
- [39] Sachdev, S., Ansari, S.A., Ansari, M.I., Fujita, M. and Hasanuzzaman, M. (2021) Abiotic Stress and Reactive Oxygen Species: Generation, Signaling, and Defense Mechanisms. *Antioxidants*, **10**, Article No. 277.

---

<https://doi.org/10.3390/antiox10020277>

- [40] Gechev, T. and Petrov, V. (2020) Reactive Oxygen Species and Abiotic Stress in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 7433. <https://doi.org/10.3390/ijms21207433>
- [41] Czarnocka, W. and Karpiński, S. (2018) Friend or Foe? Reactive Oxygen Species Production, Scavenging and Signaling in Plant Response to Environmental Stresses. *Free Radical Biology and Medicine*, **122**, 4-20. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.011>