



陈高付,张海洋,刘小慧,等.基于生理响应与转录组分析 β -氨基丁酸增强水稻幼苗抗冷性[J].江西农业大学学报,2026,48(1):11-22.

CHEN G F,ZHANG H Y,LIU X H,et al.Analysis of β -aminobutyric acid enhancing cold resistance of rice seedlings based on physiological responses and transcriptome analysis[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2026,48(1):11-22.

基于生理响应与转录组分析 β -氨基丁酸增强水稻幼苗抗冷性

陈高付,张海洋,刘小慧,王梦醒,何永明*

(江西农业大学 农学院/作物生理生态与遗传育种教育部重点实验室,江西 南昌 330045)

摘要:【目的】早稻秧苗期易遭受低温胁迫,旨在探究广谱化学诱导剂 β -氨基丁酸(BABA)对低温胁迫下水稻幼苗生理特性及分子机制的调控作用。【方法】以0.04~1 mmol/L BABA灌根处理粳稻中花11幼苗2 d后,对照(CK)为清水处理,置于冷胁迫(8℃)下7 d,考查常温恢复生长7 d后的幼苗生长状况,测定冷胁迫0~6 d抗氧化相关酶活性和抗性相关物质含量的变化,并进行转录组测序。【结果】与CK相比,0.2 mmol/L BABA能显著促进冷害后水稻幼苗的恢复生长,冷胁迫1 d后SOD、CAT、APX、GR、DHAR活性升高, H_2O_2 、MDA和Pro含量降低,AsA和GSH含量升高。比较BABA处理与CK在冷胁迫6 h、3 d和6 d的转录组,共获得2 616个差异表达基因,其中1 053个基因上调,1 563个基因下调。GO生物过程功能分析显示,差异表达基因富集于胁迫响应、二萜生物合成、碳水化合物代谢、氧化胁迫响应等条目。KEGG通路分析发现,差异表达基因在次生代谢物合成、苯丙素生物合成、植物激素信号转导、MAPK通路上有显著富集。进一步分析激素信号相关的差异基因发现,冷胁迫下BABA能在转录水平上激活ABA信号,抑制JA、SA信号。【结论】BABA能增强冷胁迫下幼苗的氧化代谢能力,调控胁迫响应、激素信号、次生代谢物合成通路上相关基因的表达,从而提高水稻幼苗的抗冷性。

关键词:水稻; β -氨基丁酸;冷胁迫;氧化代谢;转录组

中图分类号:S511.3⁺¹ 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2026)01-0011-12

CSTR:32399.14.aauj.2026002



Analysis of β -aminobutyric acid enhancing cold resistance of rice seedlings based on physiological responses and transcriptome analysis

CHEN Gaofu,ZHANG Haiyang,LIU Xiaohui,WANG Mengxing,HE Yongming*

(School of Agronomy, Jiangxi Agricultural University/Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding of Ministry of Education, Nanchang 330045, China)

收稿日期:2025-08-16 修回日期:2025-10-12 接受日期:2025-10-16

基金项目:国家自然科学基金项目(31360295)和江西省自然科学基金项目(20212BAB205006)

Projects supported by the National Natural Science Foundation of China (31360295) and Jiangxi Provincial Natural Science Foundation (20212BAB205006)

作者简介:陈高付,硕士生,orcid.org/0009-0009-9251-7421,519540146@qq.com;*通信作者:何永明,副教授,博士,主要从事植物激素研究,orcid.org/0000-0002-6475-0922,hymcom@126.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

Abstract: [Objective] Early rice seedlings are prone to low-temperature stress. This study explores the regulation of the physiological characteristics and molecular mechanisms of rice seedlings under low-temperature stress by the broad-spectrum chemical inducer β -aminobutyric acid (BABA). [Method] Two-day-old rice seedlings at the panicle differentiation stage 11 were treated with 0.04–1 mmol/L BABA via root irrigation, with water treatment as the control (CK). The seedlings were subjected to cold stress (8 °C) for 7 days, and the seedling growth was assessed after 7 days of recovery at normal temperature. Changes in antioxidant-related enzyme activities and resistance-related substance contents from 0 to 6 days of cold stress were measured, and transcriptome sequencing was performed. [Result] Compared with CK, 0.2 mmol/L BABA can significantly promote the recovery growth of rice seedlings after cold damage, increase the activities of SOD, CAT, APX, GR, and DHAR one day after cold stress, reduce the contents of H_2O_2 , MDA, and Pro, and increase the contents of AsA and GSH. Comparing the transcriptomes of BABA treatment and CK under cold stress for 6 hours, 3 days, and 6 days, a total of 2 616 differentially expressed genes were identified, of which 1 053 genes were upregulated and 1 563 genes were downregulated. GO biological process analysis showed that the differentially expressed genes were enriched in stress response, diterpenoid biosynthesis, carbohydrate metabolism, oxidative stress response, and other categories. KEGG pathway analysis revealed that the differentially expressed genes were significantly enriched in secondary metabolite biosynthesis, phenylpropanoid biosynthesis, plant hormone signal transduction, and MAPK pathways. Further analysis of hormone-related differentially expressed genes showed that under cold stress, BABA can transcriptionally activate ABA signaling while inhibiting JA and SA signaling. [Conclusion] BABA can enhance the antioxidant capacity of seedlings under cold stress, and regulate the expression of genes related to stress response, hormone signaling, and secondary metabolite synthesis pathways, thereby improving the cold tolerance of rice seedlings.

Keywords: rice; β -Aminobutyric acid; cold stress; oxidative metabolism; transcriptome

【研究意义】水稻是主要粮食作物之一,全球一半人口以水稻为主食^[1]。近年来气温多变,部分地区低温频发,低温环境不仅会影响水稻正常生长,还会引发ROS的过度积累,致使水稻减产幅度超过20%^[2]。我国作为水稻种植大国,同样深受冷害困扰,东北水稻主产区是我国重要商品粮基地,以2002年为例,黑龙江三江平原发生了70年以来最严重障碍型冷害(连续3 d以上日均气温 $\leq 18^\circ\text{C}$),受灾面积超过100万 hm^2 ,水稻减产超30%,部分地区大面积绝产^[3]。随着全球气候变化,低温冷害的影响范围还在持续扩大。原本适宜种植水稻的边缘区域,如今受冷害频率增加,种植风险显著上升,一些原本一年两熟的地区,因冷害不得不调整为一年一熟,土地利用效率大幅降低。因此,解析水稻抗寒机制并开发绿色高效的抗逆调控技术对保障粮食安全、提升水稻产量、推动农业可持续发展具有重要意义^[4-6]。【前人研究进展】前人研究应对低温的方法(抗寒品种选育、播种时间优化)虽能在短时间内达到防治效果,但不具备长期可行性^[7]。因此,迫切需要一种化学诱导剂能高效提升水稻幼苗耐冷性。国内外大量研究证明, β -氨基丁酸(BABA)是一种在植物中具有广谱抗性的外源非蛋白质氨基酸,可诱导植物产生抗性,是极具潜力的诱抗剂^[8]。马晓寒等^[9]研究分析了BABA诱导烟草产生抗性的机理,解析了BABA通过上调SOD的活性,激活CAT、APX等抗氧化酶,将过量的 H_2O_2 分解成 H_2O 与 O_2 ,增强烟草在逆境中的自我调节能力。除了进行生理机制的调节,水稻在遭遇逆境时,会通过调整转录本上内源激素差异表达基因,加强细胞内激素信号的传导,促使体内生理生化发生改变,帮助水稻幼苗抵抗低温胁迫^[10-11]。前人研究表明,水稻幼苗遇到冷害后,会根据环境进行自我调节,出现叶片失绿发黄、植株矮小等情况,同时激活抗氧化系统,下调苯丙素基因,抑制苯丙素基因的过度表达,最后,加强水稻幼苗内源激素之间信号传递,这些抗逆机制共同提高水稻幼苗抗冷性^[12-14]。

【本研究切入点】目前,国内外研究多集中在冷害对水稻幼苗带来的损伤、幼苗抗寒生理机制及耐寒品种选育等方面,对利用化学诱导剂提升水稻幼苗抗冷的研究仍然匮乏。【拟解决的关键问题】通过对水

稻幼苗灌根不同浓度BABA进行研究,筛选出最佳浓度,探索利用BABA提高水稻幼苗耐冷性,以期为提高水稻耐冷性应用研究提供相关理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

试验材料:水稻品种为粳稻中花11(ZH11),由中国农业科学院作物育种栽培研究所应用花培技术于20世纪80年代育成^[15],种子由本实验室提供。BABA试剂购于Sigma公司,直接以蒸馏水配成母液待用。种子经0.15%氯化汞溶液消毒后,用清水冲洗干净,室温浸种1 d后,置于30℃培养箱中催芽2 d,露白后播种于盛满蛭石的塑料杯(170 mL)中,每杯点播种子15粒,置于光照培养箱中培养,培养条件为12 h光照/12 h黑暗、28℃/25℃,至三叶期用于试验。

试验处理:设置0,0.04,0.2,1 mmol/L 4个BABA处理浓度,0 mmol/L为CK,每杯幼苗浇灌溶液50 mL,光照培养箱中继续培养2 d,随后将温度降至8℃进行冷胁迫。

1.2 生长指标测定

幼苗在8℃低温胁迫7 d后,将光照培养箱温度调为25℃,恢复生长7 d,随后测定幼苗株高、根长、地上部分和地下部分的鲜重和干重,每处理4杯,每杯取样10株幼苗进行测定。

1.3 生理指标与RNA测序样品取样

剪取光照培养箱中8℃冷胁迫0,1,3,6 d的地上部分的叶片,用于生理指标测定。另外,再剪取冷胁迫6 h、3 d、6 d的叶片用于RNA测序。每处理3次重复,即从3杯幼苗中分别取样。所取样品立即用液氮速冻,保存于-80℃冰箱中备用。

1.4 抗氧化酶及防御性相关物质含量测定

粗酶液的提取:取水稻幼苗叶片1 g,加入相应的提取缓冲液(含7 mmol/L 巯基乙醇,1%的PVP,1 mmol/L EDTA-Na)10 mL,加入少量石英砂在冰浴状态下研磨至匀浆,将所得液体在4℃、离心半径6.0 cm、12 000 r/min条件下离心10 min,吸取上清液即实验所需粗酶液。其中,GLN、POD、APX、CAT、SOD、LOX、DHAR、GR、Protein的提取用pH7.8的磷酸缓冲液, PAL用pH7.8的硼酸缓冲液,MDA、Pro、AsA、GSH、H₂O₂的提取用预冷的1% TCA(含0.5 mmol/L EDTA-Na)。GLN、SOD、POD、CAT、APX、PAL、LOX、GR、DHAR活性的测定,分别使用3,5-二硝基水杨酸测定法、氯化硝基四氮唑蓝(NBT)光化还原法、愈创木酚显色法、紫外吸收法、AsA氧化法、苯丙氨酸脱氨法、亚油酸钠氧化法、GSSG还原法、脱氢抗坏血酸还原法。MDA、H₂O₂、Pro、GSH、AsA、Protein含量的测定,分别使用硫代巴比妥酸法、KI法、磺基水杨酸提取法、DTNB测定法、二联吡啶法、考马斯亮蓝G-250染色法^[16-17]。

1.5 转录组测序

样品由北京百迈客生物科技有限公司进行转录组测序。植物总RNA提取试剂盒(DP432)提取水稻样品RNA。所提RNA的浓度和纯度采用NanoDrop 2000检测,完整性采用LabChip GX Touch系统检测。合格样品的cDNA文库构建采用Hieff NGS双模式mRNA建库试剂盒构建,并经安捷伦Bioanalyzer 2100系统检测文库质量。检测合格的文库在Illumina NovaSeq 6000测序平台上进行PE150模式测序,得到原始测序数据。

1.6 基因表达定量和差异基因表达筛选

使用百迈客云平台(www.biocloud.net)对测序数据进行质量分析和序列比对,其中比对的参考基因组为RGAP 7(<https://rice.uga.edu>)。使用StringTie程序包,对转录本表达水平进行FPKM(每千碱基每米的片段映射读数)定量。应用DESeq2软件进行基因差异表达分析,筛选参数为差异倍数(fold change, FC)和错误发现率(false discovery rate, FDR),本研究设置的参数值为 $|\log_2FC|>0.5$ 、FDR<0.01。

1.7 差异基因功能注释

差异表达基因的GO(gene ontology)数据库条目注释应用agriGO v2.0程序包^[18],KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)数据库通路分析应用KOBAS 3.0程序包^[19]。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫下 BABA 处理对水稻幼苗生长特性影响

由表 1 可知,与 CK 相比,BABA 处理后水稻幼苗各项生长指标均高于 CK,以 0.2 mmol/L BABA 处理效果最佳,其株高、地上(鲜重、干重)、地下(鲜重、干重)分别较 CK 增长 2.8%,30.8%,66.7%,32.2%,86.4%,其中,地上鲜重增长有显著差异,地上和地下(鲜重、干重)增长均有极显著差异。

表 1 BABA 处理对水稻幼苗生长特性影响

Tab.1 Effects of BABA treatment on growth characteristics of rice seedlings

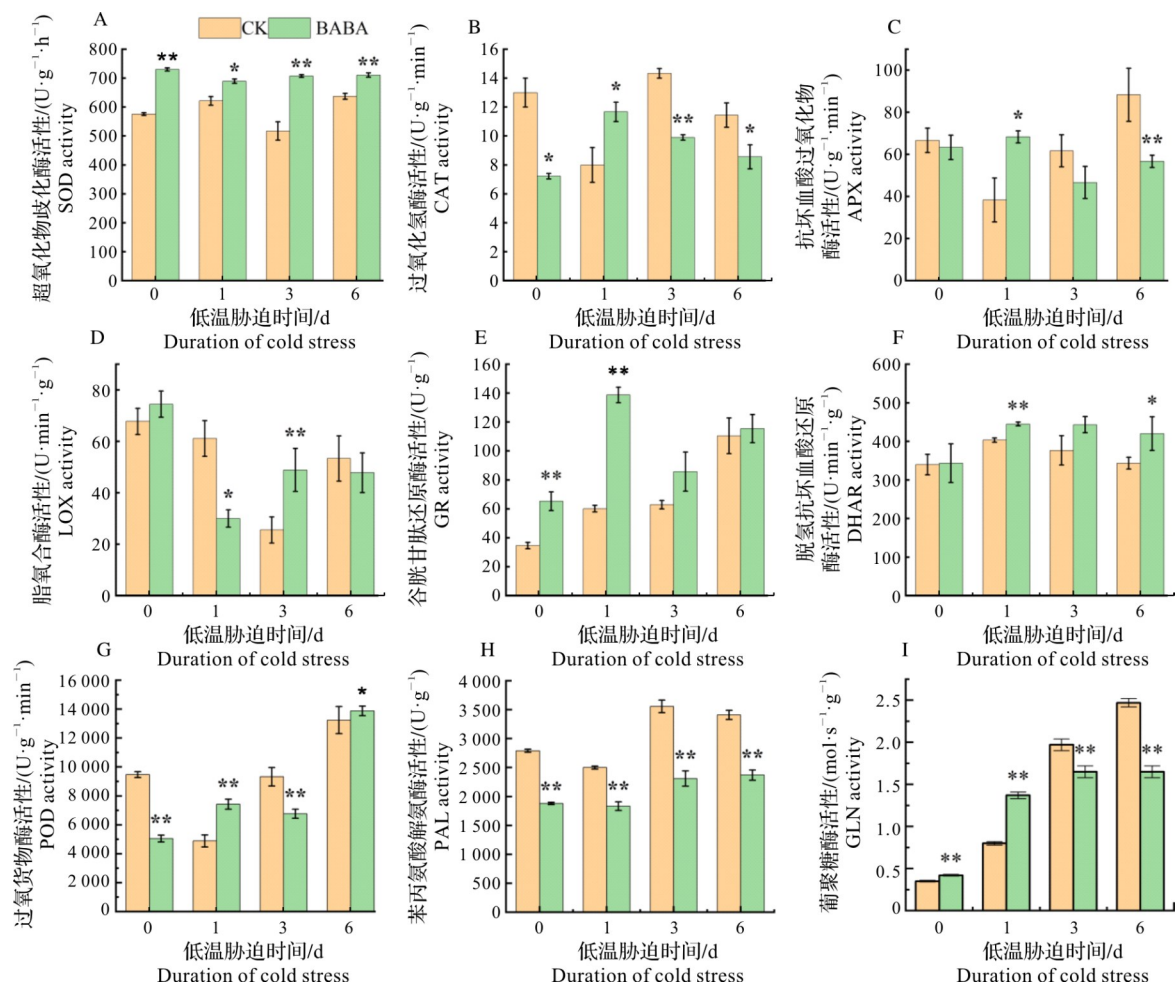
处理/(mmol·L ⁻¹)	株高/cm	地上鲜重/mg	地下鲜重/mg	地上干重/mg	地下干重/mg
Treatment	Plant height	Shoot fresh weight	Root fresh	Shoot dry weight	Root dry weight
0(CK)	20.38±1.580	59±8.4	22±5	26±2.9	15±1.7
0.04	20.51±2.060	60±14.7	27±6	29±5.7	17±2.7*
0.20	20.95±1.580	78±17.5*	41±8**	34±5.1**	25±6.1**
1.00	20.56±1.300	69±10.3	33±4**	30±3.1	21±2.5*

*表示同组数据与 CK 对比 $P<0.05$ 水平下显著差异,**表示同组数据与 CK 对比 $P<0.01$ 水平下极显著差异。

* indicates a significant difference at the $P<0.05$ level compared with CK in the same group, and ** indicates an extremely significant difference at the $P<0.01$ level compared with CK in the same group.

2.2 低温胁迫下 BABA 处理对抗氧化酶影响

由图 1A、图 1E、图 1F 可知,处理组 SOD、GR、DHAR 均高于同期 CK,SOD 在 0 d,3~6 d 时极显著差异,



*表示同组数据与 CK 对比 $P<0.05$ 水平下显著差异,**表示同组数据与 CK 对比 $P<0.01$ 水平下极显著差异。
* indicates a significant difference at the $P<0.05$ level compared with CK in the same group, and ** indicates an extremely significant difference at the $P<0.01$ level compared with CK in the same group.

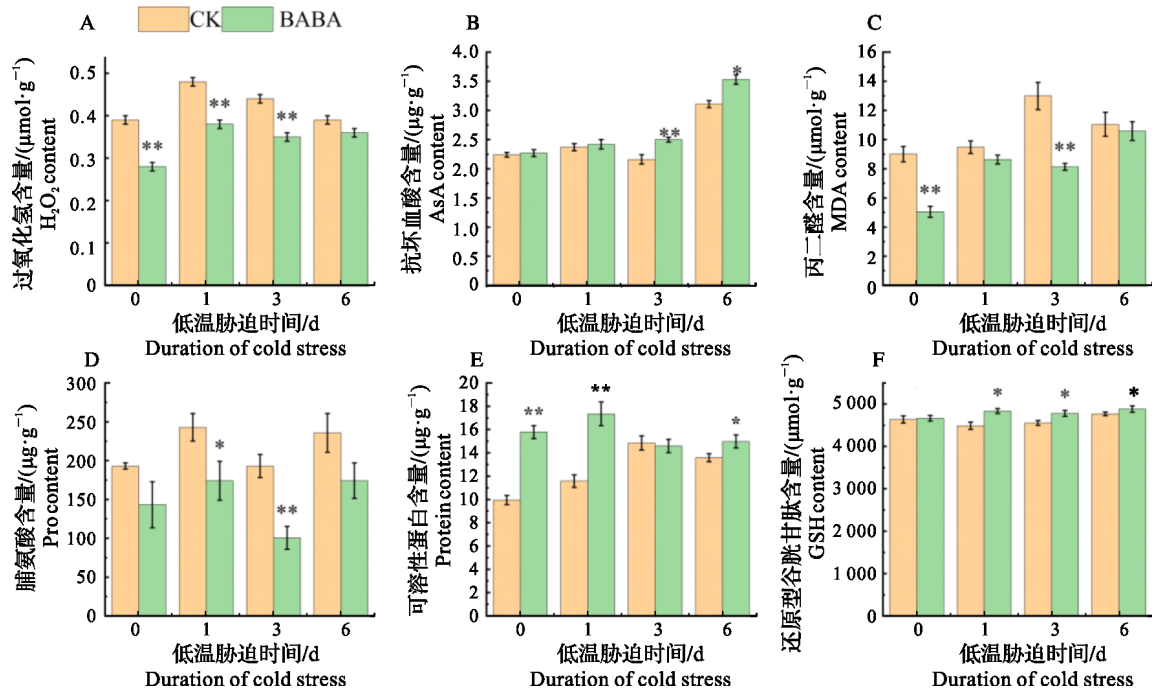
图 1 抗氧化酶活性变化

Fig.1 Changes in Antioxidant Enzyme Activity

1 d时显著差异,其中3 d时活性最高,升高36.7%。GR在0~1 d时存在极显著差异,分别较CK升高88.8%、130%。DHAR在6 d时也存在显著差异,活性较CK提高22.3%。由图1B、图1C可以看出CAT在0~1 d、6 d存在显著差异,3 d时极显著差异,0 d时活性降低44.5%,1 d时活性升高45.8%,3~6 d时分别降低31.1%、25.3%。APX在1 d时显著差异,活性升高78%,6 d时极显著差异,活性降低43.3%。由图1D可以看出LOX在3 d时存在显著差异,活性升高91.3%。由图1G可以看出,POD呈上升趋势,在1 d、6 d高于同期CK,活性分别提升52%、5%,且在0~3 d存在极显著差异,0 d与3 d活性分别下降47%、27%。由图1H可以看出,PAL处理组均低于同期CK,0~6 d存在极显著差异,3 d时活性为-35.1%,降幅最大。由图1I可以看出GLN 0~6 d均存在极显著差异,1 d时活性最大,提升71%。

2.3 低温胁迫下BABA处理对MDA及相关抗性物质影响

由图2A、图2C可知,H₂O₂与MDA处理组均低于同期CK,0 d、3 d均存在极显著差异,0 d时H₂O₂与MDA活性分别降低28%、44%,3 d时分别降低20%、37%。由图2B、图2F可以看出ASA与GSH具有相同变化趋势,处理组均高于同期CK,AsA在3 d时存在极显著差异,活性升高16%,6 d存在显著差异,活性升高14%。GSH在1~6 d存在显著差异,活性分别升高7%、5%、2.3%。由图2D可知,与CK相比,Pro处理组均低于同期CK,1 d时存在显著差异,活性下降28%,在3 d时存在极显著差异,活性下降48%。由图2E可知,Protein含量整体高于同期CK,与同期CK相比,0~1 d时存在极显著差异,活性分别升高59%、50%,6 d时显著性差异,活性升高10%。



*表示同组数据与CK对比P<0.05水平下显著差异,**表示同组数据与CK对比P<0.01水平下极显著差异。

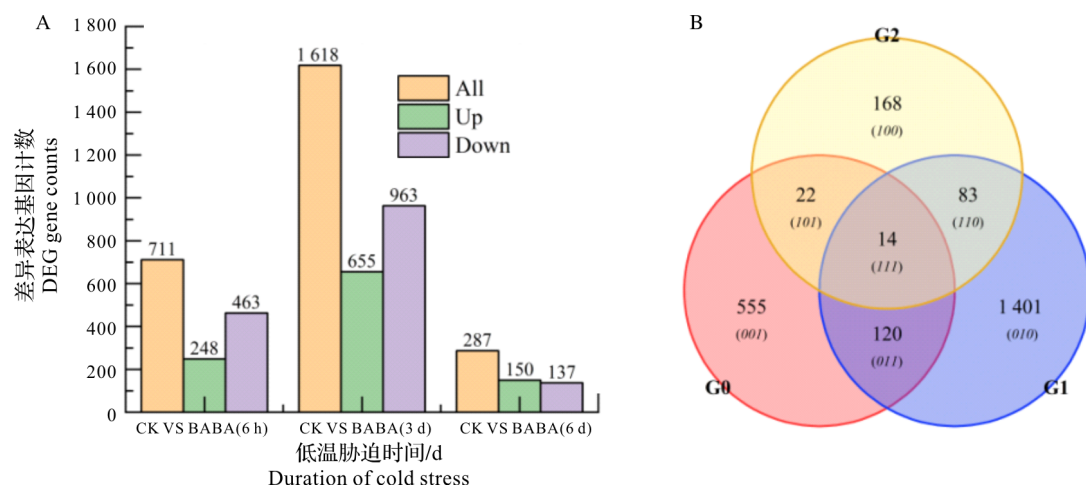
* indicates a significant difference at the $P<0.05$ level compared with CK in the same group, and ** indicates an extremely significant difference at the $P<0.01$ level compared with CK in the same group.

图2 防御相关物质含量变化

Fig.2 Changes in the content of defense-related substances in rice leaves after irrigation with BABA

2.4 差异表达基因鉴定

对冷害后水稻幼苗进行转录组测序,其结果如图3A所示,当冷胁迫为6 h时,差异表达基因的数量为711个,其中248个上调,463个下调;当冷胁迫为3 d时,差异表达基因的数量为1 618个,其中655个上调,963个下调;当冷胁迫为6 d时,差异表达基因的数量为287个,其中150个上调,137个下调。进一步分析冷胁迫下BABA调控水稻幼苗冷害的基因表达方式。由图3B可知,G0与G1有134个相同基因,G1与G2有97个相同基因,G0与G2有36个相同基因,G0、G1、G2共有14个基因交叉相同。



A 为冷害后上下调基因及各组基因和;B 为冷害后 Venn 图, G0 为 CK_6h vs BA_6h, G1 为 CK_3d vs BA_3d, G2 为 CK_6d vs BA_6d。

A shows the up-regulated and down-regulated genes after cold damage and sum of genes in each group; B shows the Venn diagram after cold damage, G0 is CK_6hvsBA_6h, G1 is CK_3dvsBA_3d, and G2 is CK_6dvsBA_6d.

图3 冷害后水稻幼苗差异表达基因分析

Fig.3 Analysis of differential expression genes in rice seedlings after cold damage

2.5 BABA 处理后差异表达基因生物功能基因本体(GO)分析

为进一步揭示 BABA 处理差异表达基因功能,对冷害后测序基因进行注释(图4),着重分析生物过程(biological process)。GO 富集分析表明,BABA 处理差异基因在生物过程分支中有 13 个 GO 术语被显

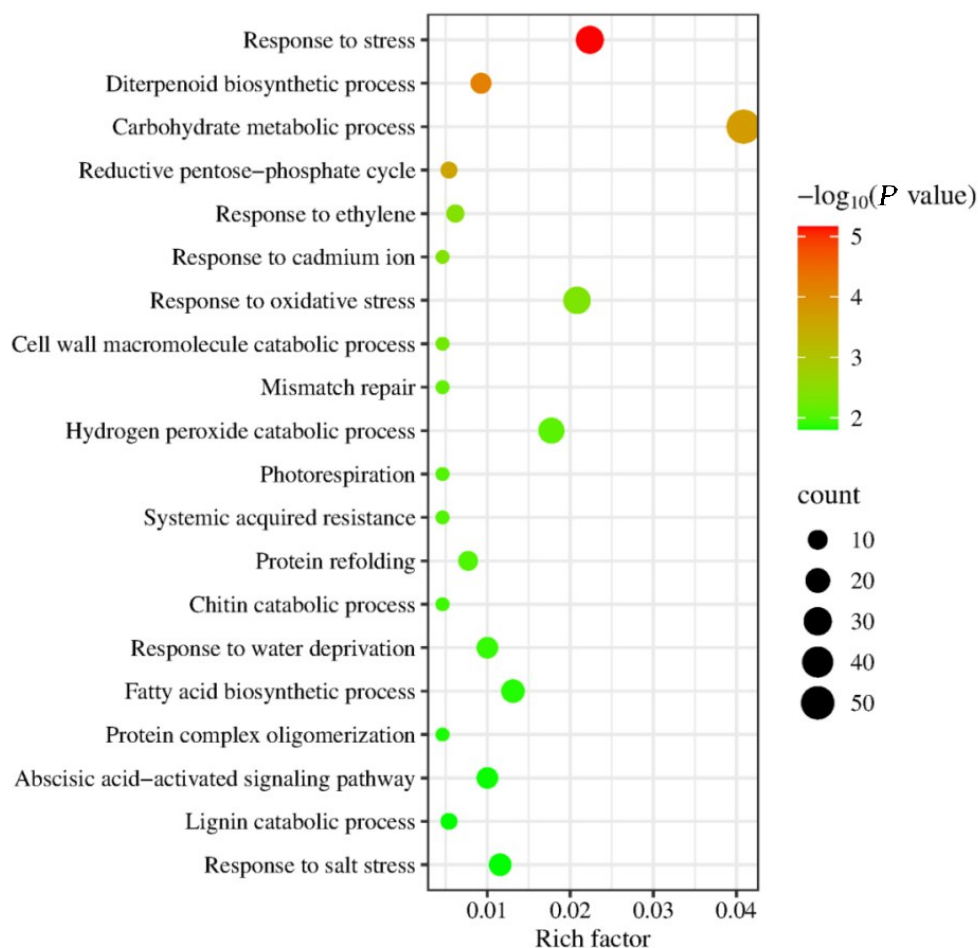


图4 GO 富集分析

Fig.4 GO Enrichment Analysis

著富集($P<0.01$);进一步分析生物过程富集术语的层级关系可知,低温胁迫下BABA促进水稻幼苗显著富集于胁迫响应、二萜生物合成、碳水化合物代谢过程、对乙烯的反应、氧化应激反应等生物过程。这表明在低温胁迫下,水稻幼苗进行十分复杂的代谢过程以保证其能安全度过低温环境,减少冷害带来的损伤。

2.6 BABA 处理后差异表达基因生物通路 KEGG 分析

通过 KEGG 数据库对差异表达基因通路进行注释(图 5),冷害后共有 122 条通路,主要富集于次级代谢产物合成(ko01110,150 个)、苯丙素生物合成(ko00940,41 个)、植物激素信号传导(ko04075,35 个)、MAPK 信号通路(ko04016,24 个)、α-亚麻酸代谢(ko00592,8 个)。综合 GO 与 KEGG 分析结果,为准确了解水稻幼苗抗冷机制基因表达情况,进一步对植物激素通路(ABA、JA、ETH、BR、SA)相关基因进行具体分析。

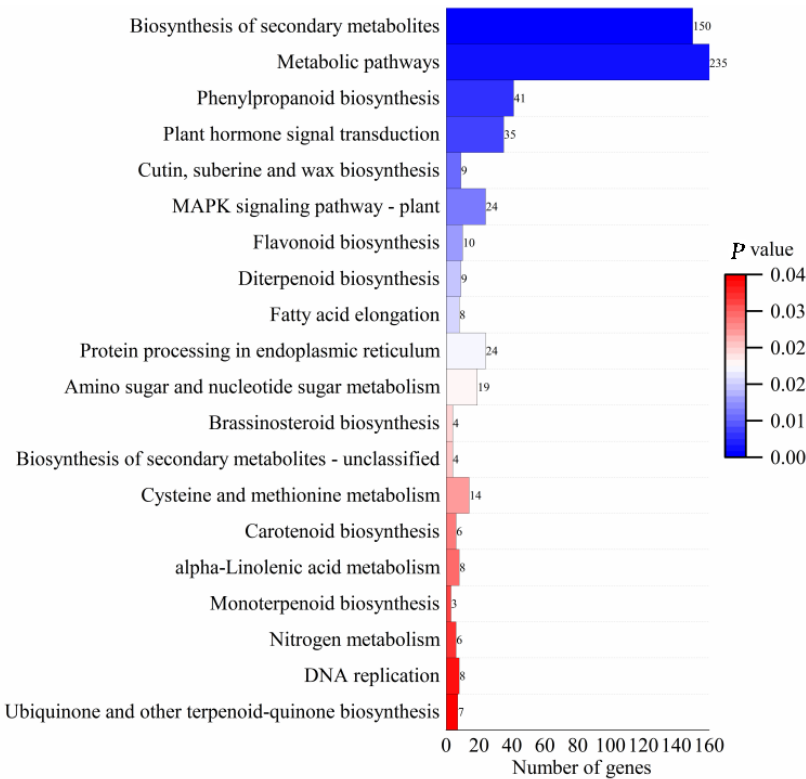


图5 KEGG 富集分析

Fig.5 KEGG enrichment analysis

2.7 激素信号传导分析

经BABA冷害处理后,内源激素(ABA、JA、ETH、BR、SA)间相互作用,共同提高水稻幼苗抗冷性(表2)。ABA通路中,OsPYL与PP2C家族基因(*OsPP108*、*OsPP2C09*)显著下调形成抗逆平衡,PP2C则是ABA信号负调控因子,通过基因下调解除对ABA响应抑制,从而激活ABA响应元件上的转录因子,促进COR基因表达。脂氧合酶(LOX)是JA生物合成的起始酶,其基因呈上调趋势,通过调控JA合成,合成特定JA衍生物,诱导水稻幼苗产生基础防御,同时*OsJAZ8*显著上调,结合*OsMYC2*的下调,发现其增强了对JA信号的负调控,是为了平衡JA介导的生长与防御失衡。ETH通路中,*OsACS2*、*OsAC01*等合成基因及下游*OsERF87*基因的下调,可能是BABA抑制了高浓度ETH,导致水稻生长抑制和叶片黄化。与之相反,BR通路整体呈上调趋势,*OsDWARF*、*OsCPD2*等合成基因在冷害后期显著上调,促进BR积累并加强了信号传导。SA通路中,*OsPAL*、*OsPR1a*基因呈差异化表达,体现了细胞间资源重新分配,减少其他方面相关能量消耗,将资源集中应对冷胁迫。综上,BABA通过调控合成通路上的基因,激活ABA、BR信号,抑制ETH、JA信号,微调SA信号,形成内源激素协同合作,从而增强水稻幼苗冷害适应能力^[20-23]。

表 2 激素通路分析
Tab.2 Hormone pathway analysis

激素 Hormones	身份标识 ID	基因符号 Gene symbol	log ₂ (B6 h/C6 h)	log ₂ (B3 d/C3 d)	log ₂ (B6 d/C6 d)
脱落酸(ABA)	Os07g0282300	OsAO4	0.543524247	1.354368518	0.364474401
	Os07g0281700	OsAO3	-0.158918438	1.264462648	0.674794779
	Os03g0297600	OsPYL	-0.456543315	-0.695332866	-0.049229458
	Os03g0268600	OsPP2C30	-0.053598987	-0.572142391	-0.610678493
	Os09g0325700	OsPP108	-0.095359899	-1.281944879	-0.7990597
茉莉酸(JA)	Os01g0846300	OsPP2C09	-0.313501693	-0.596511948	-0.66966709
	Os03g0700700	OsLOX1	0.042113808	-0.526606216	-0.067950533
	Os08g0509100	OsLOX8	-0.827087728	0.164768714	0.188566471
	Os12g0559200	OsLOX11	0.529933975	0.123282522	-0.070154029
	Os07g0615200	OsJAZ7	0.220135257	-0.645315736	-0.244946903
	Os09g0439200	OsJAZ8	1.353240858	-0.243248182	0.701135789
	Os03g0181100	OsJAZ10	-0.112369494	-1.058392591	-0.207281865
	Os10g0392400	OsJAZ12	0.169565017	-0.686543808	-0.059347126
	Os10g0575000	OsMYC2	-0.103511989	-0.659549142	-0.040415377
	Os04g0578000	OsACS2	-1.123830935	-1.290043196	-0.112791059
乙烯(ETH)	Os09g0451400	OsACO1	-0.135264812	-1.032055008	0.140318292
	Os03g0700800	OsEIN	0.294906978	0.919879184	0.350835045
	Os07g0685700	OsEIL2	-0.195064254	-0.657213843	-0.263646193
	Os09g0572000	OsERF87	-1.116391937	-1.747250432	-0.876333669
	Os01g0388000	CYP734A6	-0.465237214	-0.301693177	-0.9834755
油菜素甾醇(BR)	Os03g0602300	OsDWARF	-0.019193356	0.377966161	0.690592121
	Os12g0139300	OsCPD2	-0.375874915	0.248720125	0.633872246
	Os09g0293500	OsBRL1	1.110287659	0.837843325	-0.017873169
	Os02g0626100	OsPAL1	-1.234971233	-0.1491995	0.493822686
水杨酸(SA)	Os02g0626600	OsPAL3	-0.649708864	-0.181193473	0.374173186
	Os04g0518400	OsPAL6	0.375851521	-1.090839422	0.19237626
	Os12g0520200	OsPAL9	0.204314629	-1.373547075	-0.926114621
	Os01g0382400	OsPR1c	-1.062279267	-0.68133703	-0.413170833
	Os07g0129200	OsPR1a	-2.443074261	-0.608562764	-0.080382998

表格中标红为上调,标蓝为下调,色阶代表比值大小。B6 h/C6 h 表示冷胁迫 6 h 时 BABA 处理与 CK 的基因表达水平之比,B3 d/C3 d 表示冷胁迫 3 d 时 BABA 处理与 CK 的基因表达水平之比,B6 d/C6 d 表示冷胁迫 6 d 时 BABA 处理与 CK 的基因表达水平之比。

In the table,the red-marked items indicate an increase,while the blue-marked ones indicate a decrease.The color gradation represents the ratio size.B6 h/C6 h represents the ratio of gene expression levels between BABA treatment and CK at 6 hours of cold stress,B3 d/C3 d represents the ratio at 3 days of cold stress,and B6 d/C6 d represents the ratio at 6 days of cold stress.

3 讨 论

3.1 BABA 处理后水稻幼苗生理响应变化

低温胁迫后水稻表型变化可直接反映水稻幼苗损伤程度^[24],其次便是测定以 MDA、H₂O₂ 为代表的各项生理指标,MDA 是膜脂过氧化产物,反映细胞膜受氧化损伤程度,MDA 过量会破坏细胞膜结构和导致细胞膜功能丧失^[25]。在 0~6 d 时,BABA 处理后的 MDA 与 H₂O₂ 含量均低于同期 CK,说明 BABA 激活抗氧化酶系统,加速 H₂O₂ 清除,抑制 H₂O₂ 源头产生^[26],同时以 Pro 为代表的渗透调节始终低于同期 CK,也说明 BABA 可以优化资源调配,提高水稻幼苗抗冷能力^[27]。GSH 与 ASA 在非酶促抗氧化系统起核心载体作用,是植物体内有效的内源抗氧化剂,清除过量 ROS,保护膜系统、光合系统免受氧化损伤^[28-29]。

SOD是抗氧化酶系统第一道防线,负责清除逆境产生的超氧自由基,其活性变化反映植物受胁迫程度,通过数据发现,处理组均高于同期CK,且存在显著差异,说明灌根BABA可以激发水稻幼苗在冷害时的自我保护能力。CAT、APX酶活性在1 d时高于CK,说明处理组利用BABA提高了抗氧化能力,在清除过量H₂O₂时起到一定作用^[30]。与未灌根BABA的CK相比,这几种酶活性的变化整体呈增长趋势,说明BABA在增强植物抵抗低温胁迫方面具有一定效果。GR与DHAR协同作用,是支持抗氧化的重要酶活,GR与DHAR整体高于同期CK,共同保护水稻幼苗叶绿体免受细胞氧化损伤^[31]。蛋白质含量整体高于同期CK,说明BABA增强了可溶性蛋白质的积累,增强逆境下酶活性维持能力。本研究发现POD呈增长趋势,将低温胁迫下产生的H₂O₂,分解成H₂O和O₂,减少氧化损伤,保护细胞膜,同时参与次生代谢催化木质素单体聚合,增强细胞壁机械强度,提高水稻幼苗抗逆性^[32]。PAL作为苯丙烷代谢的关键酶,其活性变化与作物抗逆性密切相关,本试验PAL均低于同期CK,这与激素分析相似,表明BABA可能通过调整细胞资源分配,避免资源过度损耗,集中资源应对低温胁迫,从而增强细胞壁强化^[33]。

3.2 BABA处理后水稻幼苗转录组变化

通过转录组数据分析,冷害后,获得2 616个差异表达基因,进一步富集分析显示,水稻幼苗差异表达基因多富集在二萜类生物合成(diterpenoid biosynthetic process)、MAPK信号通路(MAPK signaling pathway)、α-亚麻酸代谢(alpha-linolenic acid metabolism)、植物激素信号传导(plant hormone signal transduction)等重要通路上。

二萜类生物合成是水稻幼苗抵御低温胁迫的关键防线,冷害后,二萜类生物合成通路*OsKOL4*等基因呈现显著差异,通过基因对比分析,BABA诱导的二萜类生物合成基因相互作用,共同提高水稻幼苗抗冷性。*OsKOL4*编码细胞色素P450单加氧酶*CYP76M7*,催化ent-贝壳杉烯C-19位羟基化,生成二萜类化合物,其催化产物进一步经*OsCyc1*编码的同向柯巴基焦磷酸合酶,参与了植保素稻壳酮(momilactones)A、B和稻叶素的生物合成,最终形成momilactonesA/B等重要植保素,通过保护细胞膜、调节渗透平衡、激活抗冷基因等多种途径,协同提高水稻幼苗抗冷性,是水稻应对低温胁迫的重要“内源性防御物质”^[34]。在MAPK通路中,*OsEIL2*作为丝裂原活化蛋白激酶级联(MKKK-MKK-MAPK)的关键节点,将冷害产生的物理信号转化为生物化学信号,激活WRKY、bZIP等转录因子,促进COR基因与抗氧化酶基因的表达。α-亚麻酸代谢通路作为调控膜脂重塑与信号分子生成的关键途径,经测序发现,α-亚麻酸代谢通路相关基因*OsLOX7*、*OsOPR1*等呈现出显著差异。如*OsLOX7*编码脂氧合酶(LOX),该酶可催化过氧化氢进一步分解,转化为丙二醛等,*OsOPR1*则是编码12-氧-植物二烯酸还原酶,起到增强JA信号传导的作用,而JA作为重要的植物激素,能够激活下游抗冷基因表达,调控水稻幼苗的防御反应,最终实现“信号增强-损伤减少”的协同效应^[35-36]。

在植物激素信号传导通路上,内源激素之间协同调控,共同构成抗逆网络。ABA通路中,*OsAO3*基因在3~6 d时上调基因表达,用以调节水稻幼苗氧化还原平衡,减少水稻幼苗因冷害带来损伤,而*OsPYL*与*OsPP2C*均下调基因表达,既保证逆境响应启动,又避免过度激活ABA,影响水稻幼苗正常生长。JA通路中,*OsLOX11*的早期激活推动JA合成以构成防御体系,而*OsJAZ*家族成员基因以下调为主,则是为了平衡水稻幼苗正常生长与防御低温胁迫,避免资源过度损耗,确保水稻幼苗在冷害下正常生长。ETH通路通过下调*OsACS2*和响应因子*OsERF87*基因的表达,减少因ETH过度积累导致的生长停滞,同时*OsACO1*后期上调,是为了维持基础信号,加强内源激素之间信号传导,应对低温胁迫。BR通路则依靠*OsDWARF*和*OsCPD2*后期上调基因表达来增强油菜素内酯合成,缓解冷害对生长的抑制。SA通路中,*OsPAL*家族基因呈分化表达,这与前文测定生理机制相符,通过下调基因,调控细胞资源,用以提高应对冷胁迫能力。这些内源激素通过关键基因相互配合,在冷害不同阶段共同构成了冷害防御机制^[37-39]。

本研究通过对比对生长特性、生理指标、转录组通路3项抗寒指标,用试验结果加以分析,与CK相比,BABA通过提高株高、鲜重、干重等方式,从表观直接体现BABA提升水稻幼苗抗冷性;同时激活抗氧化系统,减少氧化损伤。结合植物激素通路分析,BABA会通过上调BR(*OsDWARF*、*CYP90A4*)、激活ABA(*OsAO3*),抑制JA(*OsJAZ10*、*OsMYC2*)等方式,集中资源应对氧化损伤。但仍有一些不足之处:一是没有持续跟进,进行产量测定;二是没有进行田间试验;三是没有进一步测定BABA灌根后的激素表达量。

4 结论

低温胁迫显著抑制水稻正常生长,但通过灌根BABA能有效提高水稻幼苗抗氧化酶活性,降低渗透调节物质Pro的合成以及调控转录水平上的合成通路,其中以0.2 mmol/L BABA处理效果最佳,有效增强水稻幼苗在低温环境下的耐冷性,并通过激素信号(ABA、JA)诱导胁迫蛋白以及酶蛋白合成,这些生理和分子机制上的调控变化,可以减轻冷害对水稻幼苗的生长抑制,促进水稻幼苗在冷害下正常生长。本研究利用化学诱导剂BABA增强水稻幼苗抗冷性,研究结果可为水稻抗冷性的化学诱导提供理论依据。

参考文献 References:

- [1] 刘次桃,王威,毛毕刚,等.水稻耐低温逆境研究:分子生理机制及育种展望[J].遗传,2018,40(3):171-185.
LIU C T, WANG W, MAO B G, et al. Cold stress tolerance in rice: physiological changes, molecular mechanism, and future prospects[J]. Hereditas, 2018, 40(3): 171-185.
- [2] 刘子琪,纪玲玲,云天,等.格点预报数据与ORYZA模型耦合的吉林水稻花期障碍型冷害评估[J].中国农业气象,2025,46(4):569-579.
LIU Z Q, JI L L, YUN T, et al. Chilling injury assessment during the flowering stage of rice in Jinlin Province by coupling the grid weather forecast data and ORYZA model[J]. RYZA Chinese journal of agrometeorology, 2025, 46(4): 569-579.
- [3] 随晶晶,赵桂龙,金欣,等.水稻孕穗期耐冷调控的分子及生理机制研究进展[J].中国水稻科学,2025,39(1):1-10.
SUI J J, ZHAO G L, JIN X, et al. Advances in molecular and physiological mechanisms of cold tolerance regulation of rice at the booting stage[J]. Chinese journal of rice science, 2025, 39(1): 1-10.
- [4] 王士强,赵海红,赵黎明,等.水稻冷害生理功能变化与调控研究进展[J].中国农学通报,2017,33(36):1-6.
WANG S Q, ZHAO H H, ZHAO L M, et al. Research progress of physiological function changes and regulations in rice under chilling damage[J]. Chinese agricultural science bulletin, 2017, 33(36): 1-6.
- [5] 吴宇欣,蔡昌杨,唐诗蓓,等.植物响应低温的生长发育及分子机制研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(19):1-9.
WU Y X, CAI C Y, TANG S B, et al. Research progress on growth and development and molecular mechanism of plant response to low temperature[J]. Jiangsu agricultural sciences, 2023, 51(19): 1-9.
- [6] 秦东玲,李钊,尉鞠萍,等.作物抗冷性及其化学控制机理研究进展[J].作物杂志,2016(4):26-35.
QIN D L, LI Z, WEI J P, et al. Progress on cold resistance and chemical control mechanism of crops[J]. Crops, 2016(4): 26-35.
- [7] 蒋大勇.低温阴雨对杂交水稻制种的影响及应对策略[J].种子科技,2025,43(10):48-50.
JIANG D Y. The impact of low temperature and rainy weather on hybrid rice seed production and countermeasures[J]. Seed science and technology, 2025, 43(10): 48-50.
- [8] VIJAYAKUMARI K, JISHA K C, PUTHUR J T. GABA/BABA priming: a means for enhancing abiotic stress tolerance potential of plants with less energy investments on defence cache[J]. Acta physiologiae plantarum, 2016, 38(9): 230.
- [9] 马晓寒,龚治翔,王林,等. β -氨基丁酸诱导烟草抵御胁迫的研究进展[J].中国农业科技导报,2018,20(5):47-53.
MA X H, GONG Z X, WANG L, et al. Research advance on β -aminobutyric acid induced to stress resistance in tobacco[J]. Journal of agricultural science and technology, 2018, 20(5): 47-53.
- [10] 白李唯丹,戴亮芳,陈雅玲,等.东乡野生稻苗期响应低温胁迫的转录组分析[J].热带亚热带植物学报,2021,29(6):616-625.
BAI L W D, DAI L F, CHEN Y L, et al. Transcriptome analysis of response to low temperature stress in Dongxiang wild rice at seedling stage[J]. Journal of tropical and subtropical botany, 2021, 29(6): 616-625.
- [11] 高红秀,朱琳,刘天奇,等.水稻植物激素响应低温胁迫反应的转录组分析[J].分子植物育种,2021,19(13):4188-4197.
GAO H X, ZHU L, LIU T Q, et al. Transcriptomic analysis of plant hormone response to low temperature stress in rice[J]. Molecular plant breeding, 2021, 19(13): 4188-4197.
- [12] 李可,蒋伟勤,车阳,等.水稻冷害成灾机制与调控机理研究进展及展望[J].江苏农业科学,2024,52(2):31-40.
LI K, JIANG W Q, CHE Y, et al. Research progress and prospects on the mechanism of rice cold damage and its regulation[J]. Jiangsu agricultural sciences, 2024, 52(2): 31-40.

- [13] 郭慧,李树杏,甘雨,等.水稻幼苗期低温胁迫的生理响应及转录组分析[J].西南农业学报,2023,36(10):2116-2125.
GUO H, LI S X, GAN Y, et al. Transcriptome analysis and physiological response to low temperature stress at rice seedlings stage [J]. Southwest China journal of agricultural sciences, 2023, 36(10): 2116-2125.
- [14] 周碧燕,郭振飞,等.ABA及其合成抑制剂对柱花草抗冷性及抗氧化酶活性的影响[J].草业学报,2005(6):94-99.
ZHOU B Y, GUO Z F. Effect of ABA and its biosynthesis inhibitor on chilling resistance and antioxidant enzyme activity [J]. Acta prataculturae Sinica, 2005(6): 94-99.
- [15] 朱旭东,陈红旗,罗达,等.水稻中花11辐射突变体的分离与鉴定[J].中国水稻科学,2003(3):16-21.
ZHU X D, CHEN H Q, Luo D, et al. Screening and characterization of mutants induced from Zhonghua11 (*Oryza sativa* L. subsp. *japonica*) by irradiation [J]. Chinese journal of rice science, 2003(3): 16-21.
- [16] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2021.
ZOU Q. Experimental guidance for plant physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2021.
- [17] 高俊山,蔡永萍.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业大学出版社,2018.
GAO J S, CAI Y P, et al. Experimental guidance for plant physiology [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2018.
- [18] DU Z, ZHOU X, LING Y, et al. agriGO: a GO analysis toolkit for the agricultural community [J]. Nucleic acids research, 2010, 38(S2): 64-70.
- [19] BU D C, LUO H T, HUO P P, et al. KOBAS-i: intelligent prioritization and exploratory visualization of biological functions for gene enrichment analysis [J]. Nucleic acids research, 2021, 49(1): 317-325.
- [20] EREMINA M, ROZHON W, POPPENBERGER B. Hormonal control of cold stress responses in plants [J]. Cellular and molecular life sciences, 2016, 73(4): 797-810.
- [21] LI K, XU Y J, GU D L, et al. Response of different exogenous phytohormones to rice yield under low-temperature stress at the filling stage [J]. Agronomy, 2024, 14(10): 2450.
- [22] QIAN Z F, HE L L, LI F S. Understanding cold stress response mechanisms in plants: an overview [J]. Frontiers in plant science, 2024, 15: 1443317.
- [23] BACCELLI I, MAUCH-MANI B. Beta-aminobutyric acid priming of plant defense: the role of ABA and other hormones [J]. Plant molecular biology, 2016, 91(6): 703-711.
- [24] 张丽娜,董建江,刘炎红,等.通过 β -氨基丁酸激发效应增强烟草对干旱和低温胁迫的耐受能力[J].安徽农业大学学报,2018,45(1):171-174.
ZHANG L N, DONG J J, LIU Y H, et al. Priming effect of β -aminobutyric acid in alleviating drought and low-temperature stress in tobacco [J]. Journal of Anhui agricultural university, 2018, 45(1): 171-174.
- [25] WANG H, LU T T, YAN W H, et al. Transcriptome and metabolome analyses reveal ascorbic acid ameliorates cold tolerance in rice seedling plants [J]. Agronomy, 2024, 14(4): 659.
- [26] 冯丽丹,李捷,何静,等.喷施BABA调控枸杞活性氧代谢提高果实采后抗病能力[J].北方园艺,2023,(13):112-120.
FENG L D, LI J, HE J, et al. Spraying BABA regulate reactive oxygens metabolism of wolfberry fruitsto improve disease resistance of postharvest [J]. Northern horticulture, 2023, (13): 112-120.
- [27] ZHANG Q, CHEN Q H, WANG S L, et al. Rice and cold stress: methods for its evaluation and summary of cold tolerance-related quantitative trait loci [J]. Rice, 2014, 7(1): 24.
- [28] 徐倩,李华雄,鲜小林,等. β -氨基丁酸对 NaHCO_3 胁迫下杜鹃光合特性和抗氧化系统的影响[J].林业科学研究,2018,31(2):133-140.
XU Q, LI H X, XIAN X L, et al. Effects of BABA on photosynthetic characteristics and antioxidative system in *Rhododendron* under NaHCO_3 stress [J]. Forest research, 2018, 31(2): 133-140.
- [29] 汪开拓,雷长毅,黎春红,等.BABA处理对草莓采后灰霉病的控制及其转录组学分析[J].果树学报,2020,37(11):1744-1757.
WANG K T, LEI C Y, LI C H, et al. Effect of BABA treatment on controlling grey mould disease of postharvest strawberries and transcriptomic analys [J]. Journal of fruit science, 2020, 37(11): 1744-1757.
- [30] 宋发军,罗忠,黄珍,等.赤霉素处理对重楼种子萌发相关生理指标的影响[J].中南民族大学学报(自然科学版),2016,35(3):30-34.
SONG F J, LUO Z, HUANG Z, et al. Effect of exogenous gibberellic acid on the physiological and biochemical factors in the germination process of *Paris polyphylla* var. *chinensis* seeds [J]. Journal of south-central university for nationalities (Nat.

- Sci. Edition), 2016, 35(3): 30-34.
- [31] 孙铭, 王思琪, 艾尔肯·达吾提, 等. 抗氧化剂引发对无芒雀麦老化种子发芽及幼苗生长的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(11): 105-113.
- SUN M, WANG S Q, AIERKEN D, et al. Effects of antioxidant priming on germination and seedling growth of aged seeds of smooth brome grass[J]. Acta prataculturae Sinica, 2019, 28(11): 105-113.
- [32] 王宏燕, 陈琳, 马晓伟, 等. 低温胁迫下木醋液对水稻幼苗抗寒性的影响[J]. 东北农业大学学报, 2019, 50(2): 1-8.
- WANG H Y, CHEN L, MA X W, et al. Effect of wood vinegar on cold resistance of rice seedlings under low temperature stress[J]. Journal of northeast agricultural university, 2019, 50(2): 1-8.
- [33] 谭一罗, 张广旭, 王康君, 等. 苯丙氨酸解氨酶基因响应小麦逆境胁迫的研究进展[J]. 江西农业学报, 2022, 34(5): 76-80.
- TAN Y L, ZHANG G X, WANG K J, et al. Advances in phenylalanine ammonia-lyase gene in wheat response to stresses[J]. Acta agriculturae Jiangxi, 2022, 34(5): 76-80.
- [34] SUN M Y, LI J Y, XU S Q, ET al. Genome-wide identification and characterization of diterpenoid pathway CYPs in *Andropogon paniculata* and analysis of their expression patterns under low temperature stress[J]. International journal of molecular sciences, 2024, 25(19): 10741.
- [35] LIU W Q, ZHANG R Y, XIANG C G, et al. Transcriptomic and physiological analysis reveal that α -linolenic acid biosynthesis responds to early chilling tolerance in pumpkin rootstock varieties[J]. Frontiers in plant science, 2021, 12: 669565.
- [36] MATA-PÉREZ C, SÁNCHEZ-CALVO B, BEGARA-MORALES J C, et al. Transcriptomic profiling of linolenic acid-responsive genes in ROS signaling from RNA-seq data in *Arabidopsis*[J]. Frontiers in plant science, 2015, 6: 122.
- [37] BAI B, WU J, SHENG W T, et al. Comparative analysis of anther transcriptome profiles of two different rice male sterile lines genotypes under cold stress[J]. International journal of molecular sciences, 2015, 16(5): 11398-11416.
- [38] DA MAIA L C, CADORE P R B, BENITEZ L C, et al. Transcriptome profiling of rice seedlings under cold stress[J]. Functional plant biology, 2016, 44(4): 419-429.
- [39] 丛庆, 张琪, 宋丽莉, 等. 激素在植物冷胁迫应答中的角色[J]. 核农学报, 2016, 30(3): 614-619.
- CONG Q, ZHANG Q, SONG L L, et al. Roles of phytohormones on cold response in plants[J]. Journal of nuclear agricultural sciences, 2016, 30(3): 614-619.

(责任编辑: 张前锋)



第一作者简介:陈高付, 2024年本科毕业于无锡太湖学院, 现为江西农业大学农学院农艺与种业专业 2024 级硕士研究生, 曾获江西农业大学 2025 年学业奖学金, 研究方向为作物生理学。



通信作者简介:何永明, 江西农业大学农学院副教授, 博士, 主要从事作物生理学的教学和研究工作。已主持省级和国家基金项目共 5 项, 在 *Phytochemistry*、*Molecular Plant Pathology*、*中国农业科学*、*作物学报*、*江西农业大学学报* 等期刊上发表水稻颖花开放激素调控和植物诱导抗性研究相关的学术论文近 30 篇。