

外源尿黑酸对盐胁迫下水稻幼苗花青素合成及抗氧化系统的影响

许可欣^{1,2}, 杨绪磊^{1,2}, 黎曼缙^{1,2}, 吴乐康^{1,2}, 黄钰博^{1,2}, 何文丽^{2,3}, 刘桃李^{4*}, 谭炎宁^{1,2,3,4*}

1. 海南大学热带农林学院, 海南海口 570100; 2. 三亚市国家耐盐碱水稻技术创新中心, 海南三亚 572000; 3. 湖南杂交水稻研究中心/农业农村部耐盐碱水稻生物学与遗传育种重点实验室, 湖南长沙 410125; 4. 湖南人文科技学院, 湖南娄底 417000

摘要: 为探究尿黑酸 (HGA) 在水稻盐胁迫响应中的作用, 以五山丝苗 (R534) 一叶一心幼苗为对象, 从表型、生理及基因表达层面分析了外源 HGA 对幼苗生长、花青素合成及抗氧化系统的调控作用。结果表明: 在 140 mmol/L NaCl 胁迫下, 0.25 mmol/L HGA 处理显著提高了水稻幼苗的耐盐性, 处理后第 3 天的株高、根长、鲜质量和干质量分别较未添加 HGA 对照组提高 43.95%、60.00%、41.86% 和 76.38%, 处理 7 d 后复水第 7 天的幼苗存活率提高 56.69%; 实时荧光定量 PCR 分析显示, HGA 显著上调了叶片花青素合成关键基因 *OsPAL3*、*OsCHS8*、*OsCHI*、*OsF3H*、*OsDFR6*、*OsANSI* 和 *OsUF3GT* 的表达, 处理后第 3、5、7 天花青素含量分别提高 15.18%、24.58% 和 39.56%; 第 3 天叶片中活性氧 (H_2O_2 和 O_2^-) 及丙二醛 (MDA) 含量下降, 而抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性显著提高。本研究初步明确了盐胁迫下 HGA 可激活花青素生物合成来增强抗氧化能力, 为深入认识 HGA 的生理作用奠定基础。

关键词: 水稻; 盐胁迫; 尿黑酸; 花青素; 抗氧化

中图分类号: S435.111.1 文献标志码: A

Effects of Exogenous Homogentisic Acid on Anthocyanin Synthesis and Antioxidant System in Rice Seedlings under Salt Stress

XU Kexin^{1,2}, YANG Xulei^{1,2}, LI Manti^{1,2}, WU Lekang^{1,2}, HUANG Yubo^{1,2}, HE Wenli^{2,3}, LIU Taoli^{4*}, TAN Yanning^{1,2,3,4*}

1. College of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou, Hainan 570100, China; 2. National Saline-alkali Tolerant Rice Technology Innovation Center, Sanya, Hainan 572000, China; 3. Hunan Hybrid Rice Research Center / Key Laboratory of Saline-alkali Rice Biology and Genetics Breeding, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Changsha, Hunan 410125, China; 4. Hunan University of Humanities and Technology, Loudi, Hunan 417000, China

Abstract: The regulatory effects of exogenous homogentisic acid (HGA) on plant growth, anthocyanin synthesis, and the antioxidant system at phenotypic, physiological and gene expression levels using one-leaf seedlings of Wushansimiao (R534) were studied to explore the role of HGA in rice salt stress response. The results showed that under 140 mmol/L NaCl stress and treatment with 0.25 mmol/L HGA significantly improved the salt tolerance of rice seedlings. On the 3rd day after treatment, plant height, root length, fresh weight and dry weight increased by 43.95%, 60.00%, 41.86% and 76.38%, respectively, compared to the control without HGA. After 7 days of treatment and 7 days of rewatering, the survival rate of seedlings increased by 56.69%. RT-qPCR analysis revealed that HGA significantly

收稿日期 2025-10-20; 接受日期 2025-11-17

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32272139); 湖南省十大技术攻关项目 (No. 2024NK1010); 中央引导地方科技发展资金项目 (No. 2025ZYT024)。

作者简介 许可欣 (2001—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 农艺与种业。*通信作者 (Corresponding author): 谭炎宁 (TAN Yanning), E-mail: tyncreator@126.com; 刘桃李 (LIU Taoli), E-mail: 156632861@qq.com。

upregulated the key genes involved in anthocyanin biosynthesis in leaves, including *OsPAL3*, *OsCHS8*, *OsCHI*, *OsF3H*, *OsDFR6*, *OsANSI* and *OsUF3GT*. Anthocyanin content increased by 15.18%, 24.58% and 39.56% on the 3rd, 5th and 7th day, respectively. On the 3rd day, the accumulation of reactive oxygen species (H_2O_2 and O_2^-) and malondialdehyde (MDA) content decreased, while the activities of antioxidant enzymes SOD, POD and CAT significantly increased. This study preliminarily clarified that HGA could activate the anthocyanin biosynthesis pathway under salt stress to enhance antioxidant capacity, laying a foundation for further understanding the physiological role of HGA.

Keywords: *Oryza sativa* L.; salt stress; homogentisic acid; anthocyanin; antioxidant

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2026.02.016

盐胁迫 (salt stress) 是全球范围内影响作物生长和产量的非生物胁迫因子之一^[1]。它通过降低土壤水势、导致钠离子毒性积累、破坏营养平衡等途径, 引发植物细胞内活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 的过量产生, 进而造成细胞膜损伤、代谢紊乱等一系列氧化伤害^[2]。水稻 (*Oryza sativa* L.) 属于中度盐敏感作物, 苗期受盐害直接影响后续的生长发育和产量形成^[3]。因此, 深入研究苗期耐盐性的生理与分子机制对提高水稻产量具有重要意义。

为应对盐胁迫等逆境, 植物体形成了复杂的代谢适应性策略, 而芳香族氨基酸代谢在此过程中扮演着关键的枢纽角色, 其负责将碳流引导至包括苯丙烷类和酪氨酸衍生物在内的次生代谢物的生物合成。一方面, 苯丙烷代谢途径利用苯丙氨酸合成类黄酮、木质素与水杨酸等, 从物理结构加固与信号转导等多方面增强植物的适应性^[4-6]; 另一方面, 酪氨酸代谢途径通过产生维生素 E 与质体醌等抗氧化物质, 有效减轻氧化胁迫对细胞的伤害^[7]; 二者共同形成代谢层面的防御机制。

近年来研究揭示, 苯丙烷代谢途径和酪氨酸代谢途径并非孤立存在, 而是相互协同, 共同发挥作用。作为苯丙烷代谢中响应氧化胁迫的关键环节, 花青素的生物合成受上游基因 (如 *PAL*、*CHS*、*CHI*、*F3H*) 与下游基因 (如 *DFR*、*ANS*、*UF3GT*) 的协同调控, 共同催化前体转化并完成终产物的合成与稳定^[8-9]。值得注意的是, 酪氨酸可通过上调 *PAL*、*CHS*、*DFR* 及 *ANS* 等关键基因的表达, 促进拟南芥幼苗中花青素的积累^[10]。尿黑酸 (homogentisic acid, HGA) 作为酪氨酸降解途径的核心中间产物, 不仅是质体醌与生育酚合成的前体^[11], 在拟南芥尿黑酸双加氧酶基因 *HGO* 突变体中, 尿黑酸的积累能够显著扰动苯丙烷代谢的整体流向^[12]。然而, HGA 在该过程中的具体功能与作用通路仍不清楚。为此, 本研究通过外

源施加 HGA 处理, 分析其在盐胁迫下对水稻幼苗生长、氧化应激指标及花青素生物合成关键基因表达的影响, 为深入认识 HGA 的耐逆生理机制提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

水稻品种五山丝苗 (R534) 由三亚市国家耐盐碱水稻技术创新中心提供; 水稻营养液 1000× 木村 B (pH 5.5~5.8) 购自北京酷来搏科技有限公司; 尿黑酸 (HGA) CAS 号为 451-13-8, 纯度为 97%, 购自上海麦克林生化科技有限公司; 全能型植物 RNA 提取试剂盒 DNase I (CW2598S) 购自康为世纪生物科技股份有限公司; 逆转录反应试剂盒 (CW3371) 购自南京诺唯赞生物科技股份有限公司; 植物花色苷 (anthocyanin, 总花青素) 含量检测试剂盒 (APKL021M) 购自北京盒子生工科技有限公司; NBT 染色液 (SL1806) 和 DAB 染色液 (SL1805) 购自北京酷来搏科技有限公司; 丙二醛 (MDA) 含量试剂盒 (BC0025)、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性试剂盒 (BC5165)、过氧化物酶 (POD) 活性试剂盒 (BC0090) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性试剂盒 (BC0200) 均购自北京索莱宝有限公司。使用 Primer Premier 5.0 软件设计引物, 委托北京擎科生物科技股份有限公司合成。

1.2 方法

1.2.1 盐胁迫下不同浓度尿黑酸处理对幼苗生长的影响 利用水培灌根法分析盐胁迫下水稻幼苗对不同浓度 HGA 的生长响应规律。选取大小一致、颗粒饱满的成熟种子浸种 48 h, 35 °C 催芽 24 h, 将发芽势一致的破胸种子播种于 96 孔播种板中进行水培, 培养 6 d (一叶一心期), 在盐胁迫 (140 mmol/L NaCl) 下, 用不同浓度 HGA 进行灌根处理。设置 6 个处理, 包括未添加 NaCl

的营养液（CK）、140 mmol/L NaCl（S）、140 mmol/L NaCl+0.01 mmol/L HGA（0.01H）、140 mmol/L NaCl+0.05 mmol/L HGA（0.05H）、140 mmol/L NaCl+0.25 mmol/L HGA（0.25H）、140 mmol/L NaCl+1.00 mmol/L HGA（1.00H），每组设 3 次重复（每块播种板为 1 次重复，1 个重复含 60 株苗）。培养条件：光照强度为 594 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ，28 $^{\circ}\text{C}$ 下光照培养 12 h，黑暗培养 12 h，相对湿度为 80%。处理 3 d 后观察长势，每组重复随机取 10 株测定平均株高、鲜质量和干质量，单株鲜质量为茎叶与根系总质量。盐处理 7 d 后，清水恢复生长 7 d，将长出新叶的幼苗视为存活，统计存活数，计算存活率，存活率=存活幼苗数/供试幼苗总数 $\times 100\%$ 。

1.2.2 盐胁迫下 HGA 处理对叶片花青素生物合成基因表达的影响 取 S、0.25H 2 个处理，提取处理 0、3、6、9、12、24、48、72 h 的水稻叶片（100 mg）的 RNA。使用全能型植物 RNA 提取试剂盒（南京诺唯赞生物科技股份有限公司，CW2598S）提取总 RNA，并经 DNase I 消化去除基因组 DNA 污染。随后，利用逆转录试剂盒（南京诺唯赞生物科技股份有限公司，CW3371）将 1 μg RNA 反转录为 cDNA，并稀释至适当浓度作为 qPCR 模板。利用实时荧光定量 PCR（real-time quantitative PCR, RT-qPCR）法分析花青素生物合成上游基因 *PAL3*、*CHS8*、*CHI*、*F3H* 和下游基因 *DFR6*、*ANSI*、*UF3GT* 的表达量，重复 3 次，采用 $2^{-\Delta\Delta\text{CT}}$ 法分析基因的表达量。qRT-PCR 扩增的反应体系：cDNA 模板 200 ng，SYBR Green Master 5 μL ，上下游引物各 0.4 μL ，用 ddH₂O 补足至 10 μL 。PCR 引物序列见表 1。反应程序：95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 10 min；95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 15 s，62 $^{\circ}\text{C}$ 退火 20 s，72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 20 s，40 个循环；95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 15 s，60 $^{\circ}\text{C}$ 退火 1 min，95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 15 s；40 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s。

1.2.3 盐胁迫下 HGA 对叶片花青素含量的影响 分别取 CK、S、0.25H 处理水稻幼苗，取生长第 0、1、3、5、7 天的水稻幼苗叶片，测定总花青素含量。参照植物花色苷含量检测试剂盒方法，精确称取 0.1 g 叶片，置于研钵中，加入 1 mL 提取液，充分研磨至样品形成均匀的浆液。将研磨后的混合物转移至离心管中，置于 60 $^{\circ}\text{C}$ 下提取 30 min，室温下，12 000 r/min 离心 10 min，收集上清液即为待测液。使用酶标仪（安捷伦科技贸易有限公司）分别测定 530 nm 和 700 nm 波

表 1 qPCR 的引物信息		
Tab. 1 Primer sequences for real-time PCR		
基因 Gene	正向引物 (5'-3') Forward primer (5'-3')	反向引物 (5'-3') Reverse primer (5'-3')
<i>OsActin</i>	TCTCTCTGTATGCCA GTGGTCG	TTCATAGTCCAGGGCG ATGTAGG
<i>OsPAL3</i>	CCGCTCCTACCCACT GTACC	GAGACACTCAAGCAG CGGAT
<i>OsCHS8</i>	AGGAGGTTAGGAGG ATGCAAAG	AGCTTTCACACATCCT CTGGAAC
<i>OsCHI</i>	CGCAGGTTTGTGTTGT GTTTGC	CGGATCGATCAAACCA GCAAG
<i>OsF3H</i>	CGTGCTGTCGTC AAC TCTGA	AGCAGTGTTCTTG GTC GAGG
<i>OsDFR6</i>	GACTGCGGCTGTTCA AGG	CCTCAGGATTGGTGGG TC
<i>OsANSI</i>	CACCTCAAGATCAAC TACTAC	GTCGACGATGAAGGAG AG
<i>OsUF3GT</i>	CACGAGTTGCAGCC GAAG	CGACGAACTTGGCCAA GT

长处的吸光度值。总花青素含量根据试剂盒说明书中提供的 96 孔板测定公式进行计算，重复检测 3 次。

1.2.4 盐胁迫下 HGA 处理对叶片氧化应激指标的影响 取 CK、S、0.25H 处理水稻幼苗，处理组生长到第 3 天，取水稻幼苗叶片组织进行氧化应激指标的测定，重复检测 3 次。

（1）活性氧定性检测。使用硝基蓝氯化四氮唑（NBT）和二氨基苯胺（DAB）染色方法检测水稻叶片中超氧阴离子自由基（O₂⁻）和过氧化氢（H₂O₂）的细胞积累情况^[13]。NBT 染色时，先将叶片置于装有 NBT 染色液的 2 mL 试管中，真空处理 30 min，待 NBT 染色液完全浸入叶片后，黑暗染色 12 h。DAB 染色时，将叶片置于装有 DAB 染色液的 2 mL 试管中，真空处理 1 h，然后在 37 $^{\circ}\text{C}$ 培养箱中染色 24 h。随后，将染色的样品在 95%乙醇中煮沸以去除叶绿素，并用去离子水洗涤 2 次，观察并拍照。

（2）丙二醛（MDA）含量和抗氧化酶活性的测定。将 0.1 g 叶片加入到 2 mL 的研磨管中，加入 1 mL 10%三氯乙酸（trichloroacetic acid, TCA）溶液和研磨球，在高通量组织研磨仪上面进行研磨（35 Hz，60 s）；8 000 $\times$ g 4 $^{\circ}\text{C}$ 离心 10 min。MDA 含量、SOD、POD 和 CAT 活性均按照试剂盒说明书进行测定。

1.3 数据处理

使用 SPSS 27.0 软件进行单因素方差分析（One-way ANOVA），LSD 法进行多重比较，显

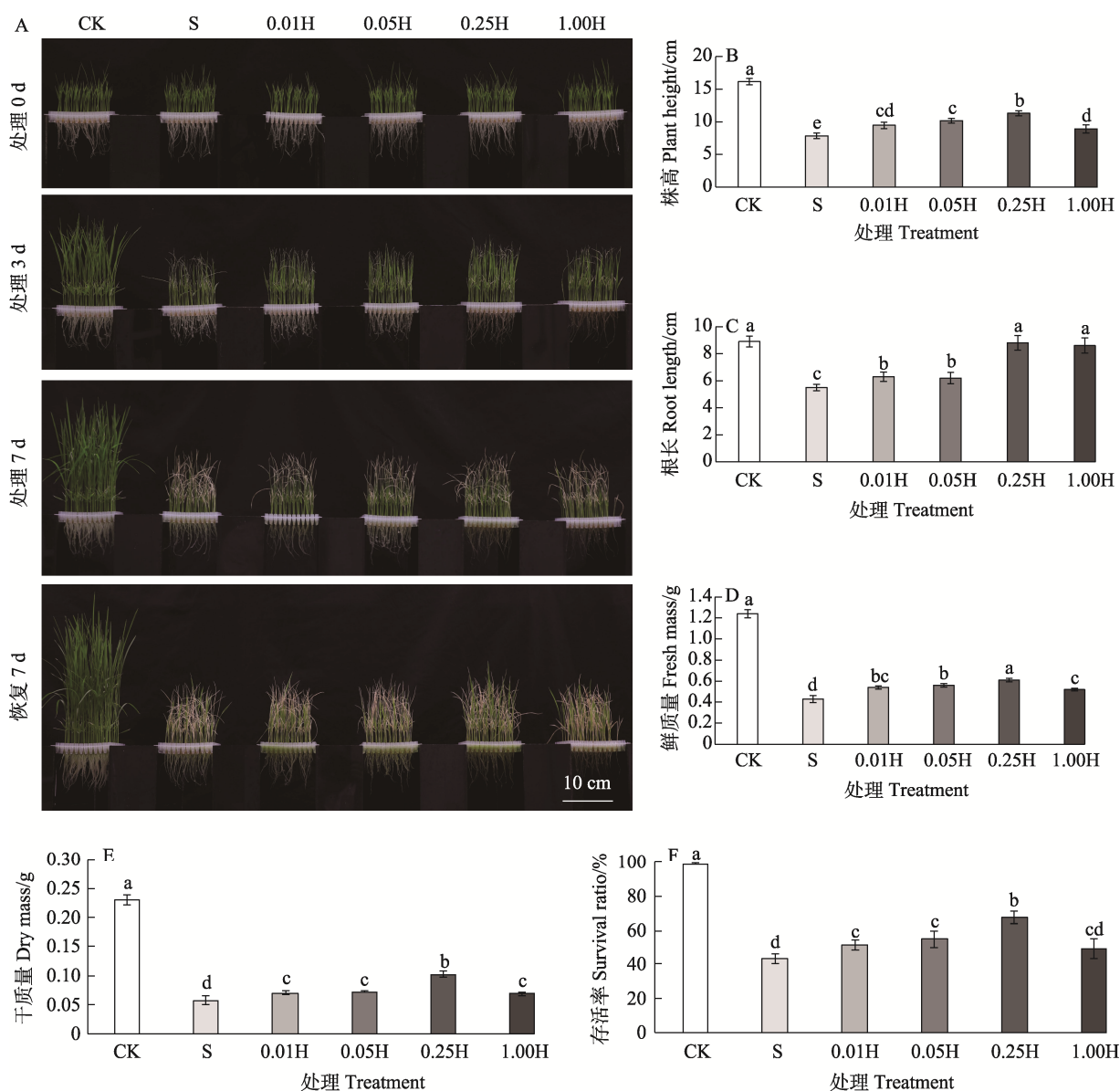
著性水平设为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下不同浓度尿黑酸处理对幼苗生长的影响

140 mmol/L 的 NaCl 胁迫显著抑制水稻幼苗生长。与 CK 相比, 盐处理 3 d 后幼苗叶片出现明显萎蔫、黄化 (图 1A), 株高、根长、单株鲜质量和干质量分别下降 51.42%、38.20%、65.32% 和 74.78% (图 1B~图 1E); 于处理 7 d 后恢复培养 7 d, 盐处理组幼苗存活率仅为 43.33% (图 1F)。

外源添加不同浓度 HGA 处理后, 水稻幼苗盐害症状得到不同程度缓解。与盐处理相比, 施加 0.01、0.05、0.25、1.00 mmol/L HGA 处理组的幼苗株高分别增加 20.51%、29.43%、43.95% 和 13.38% (图 1B), 根长分别增加 14.36%、12.55%、60.00% 和 56.36% (图 1C), 鲜质量分别增加 25.58%、30.23%、41.86% 和 20.93% (图 1D), 干质量分别增加 21.03%、25.86%、76.38% 和 18.97% (图 1E), 存活率分别增加 18.06%、26.09%、56.69% 和 12.85% (图 1F)。综合看来, 添加 0.25 mmol/L 的 HGA 效果最好, 能显著提高幼苗耐盐性。



不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 1 外源 HGA 对盐胁迫下水稻幼苗生长及存活率的影响

Fig. 1 Effects of exogenous HGA on growth and survival of rice seedlings under salt stress

2.2 盐胁迫下外源尿黑酸对水稻花青素合成关键基因表达模式的影响

比较一叶一心期水稻幼苗进行 S 和 0.25H 处理后 0~72 h 内花青素生物合成基因表达量,发现上游基因 *OsPAL3*、*OsCHS8*、*OsCHI*、*OsF3H* 和下游基因 *OsDFR6*、*OsANSI*、*OsUF3GT* 均呈先升高后降低的趋势,大多数在 12 h 达到峰值,且 0.25H 处理峰值普遍显著高于 S 处理(图 2)。

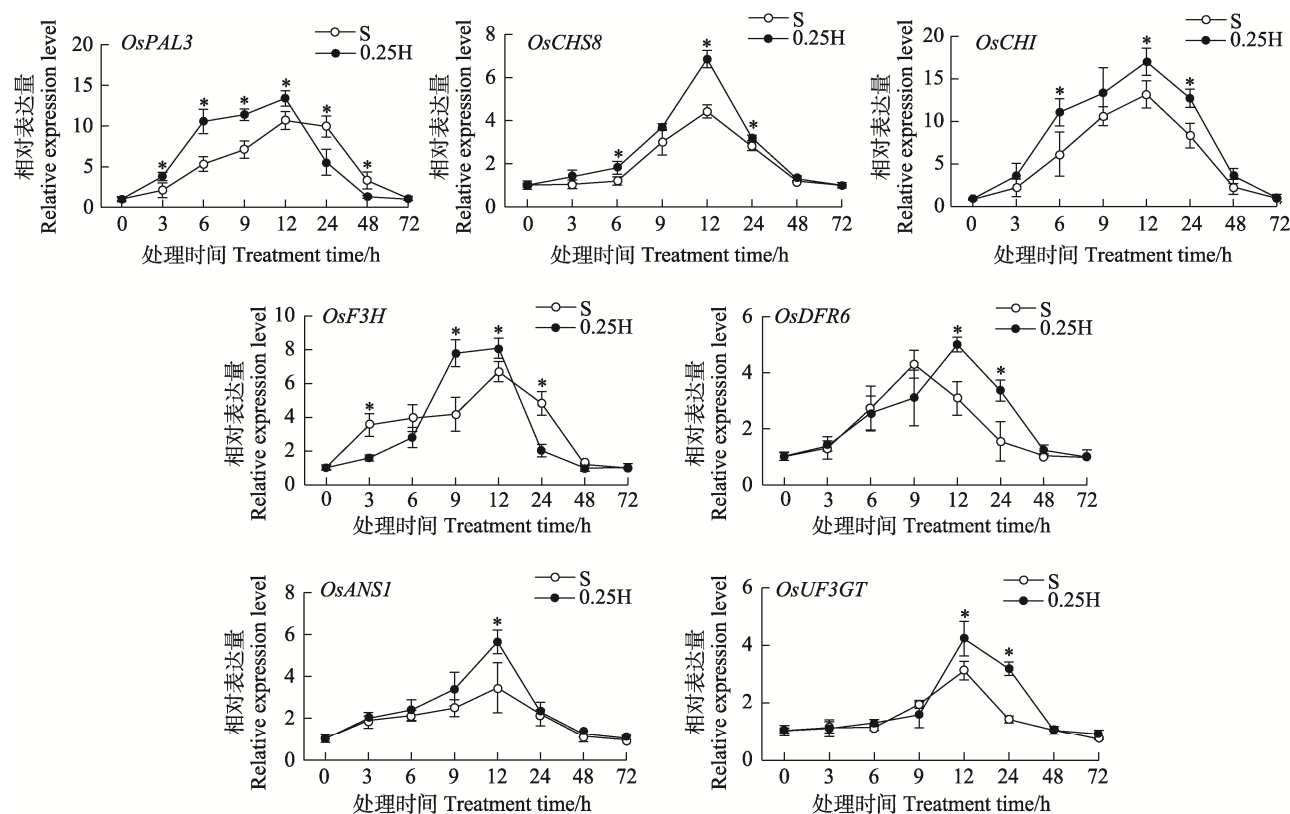
对于花青素合成的上游基因,尿黑酸的调节作用呈现出时间依赖性。*OsPAL3* 在 12 h 前 0.25H 组的表达量显著高于 S 组,在 3、6、9、12 h 时分别提高 80.95%、97.98%、60.56%和 25.60%;而在 12 h 后 0.25H 组的表达量显著低于 S 组,于 24、48 h 分别下降 44.13%和 60.61%。*OsCHS8* 在 6、12、24 h 时 0.25H 组的表达量显著高于 S 组,分别提高 51.04%、55.01%和 14.29%。*OsCHI* 在 6、12、24 h 时 0.25H 组的表达量显著高于 S 组,分别提高了 79.69%、29.18%和 52.86%。*OsF3H* 在 9、12 h 时 0.25H 组的表达量显著高于 S 组,分别

提高 86.35%和 20.69%;而在 12 h 后 0.25H 处理的表达量显著低于 S 组,在 3、24 h 时分别降低 54.95%和 57.88%(图 2)。

在花青素生物合成的下游基因中 *OsDFR6* 在 12、24 h 时 0.25H 组的表达量显著高于 S 组,分别提高 62.34%和 116.51%。*OsANSI* 在 12 h 时 0.25H 组的表达量显著高于 S 组,提高了 63.29%。*OsUF3GT* 在 12、24 h 时 0.25H 组的表达量显著高于 S 组,分别提高 35.61%和 124.90%(图 2)。由此可见,在盐胁迫下尿黑酸可显著促进花青素合成相关基因的表达。

2.3 盐胁迫下外源尿黑酸对水稻幼苗叶片花青素含量动态变化的影响

一叶一心期水稻幼苗进行 S 和 0.25H 处理后,花青素显著积累(图 3),且均于第 5 天达到峰值,分别为 0.44 $\mu\text{mol/g}$ 和 0.55 $\mu\text{mol/g}$,较 CK 分别提高 45.52%和 81.30%。0.25H 组第 3、5、7 天的花青素含量较 S 组分别提升 15.18%、24.58%和 39.56%。表明在盐胁迫下尿黑酸可诱导花青素合成。

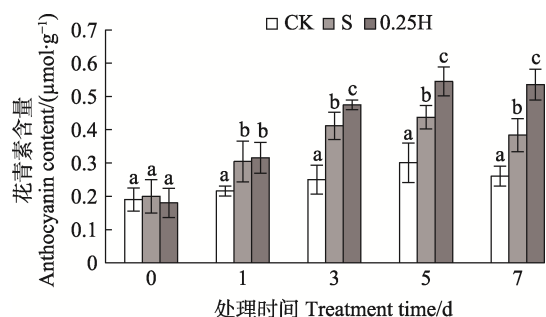


*表示差异显著 ($P < 0.05$)。

* indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 2 盐胁迫下 HGA 对水稻苗期花青素生物合成基因相对表达量的影响

Fig. 2 Effect of HGA on relative expression levels of anthocyanin biosynthetic genes in rice seedlings under salt stress



不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 3 外源 HGA 调控盐胁迫下水稻幼苗叶片

花青素积累的动态变化

Fig. 3 Exogenous HGA regulating dynamics of anthocyanin accumulation in rice seedlings under salt stress

2.4 盐胁迫下外源尿黑酸对水稻幼苗氧化损伤的影响

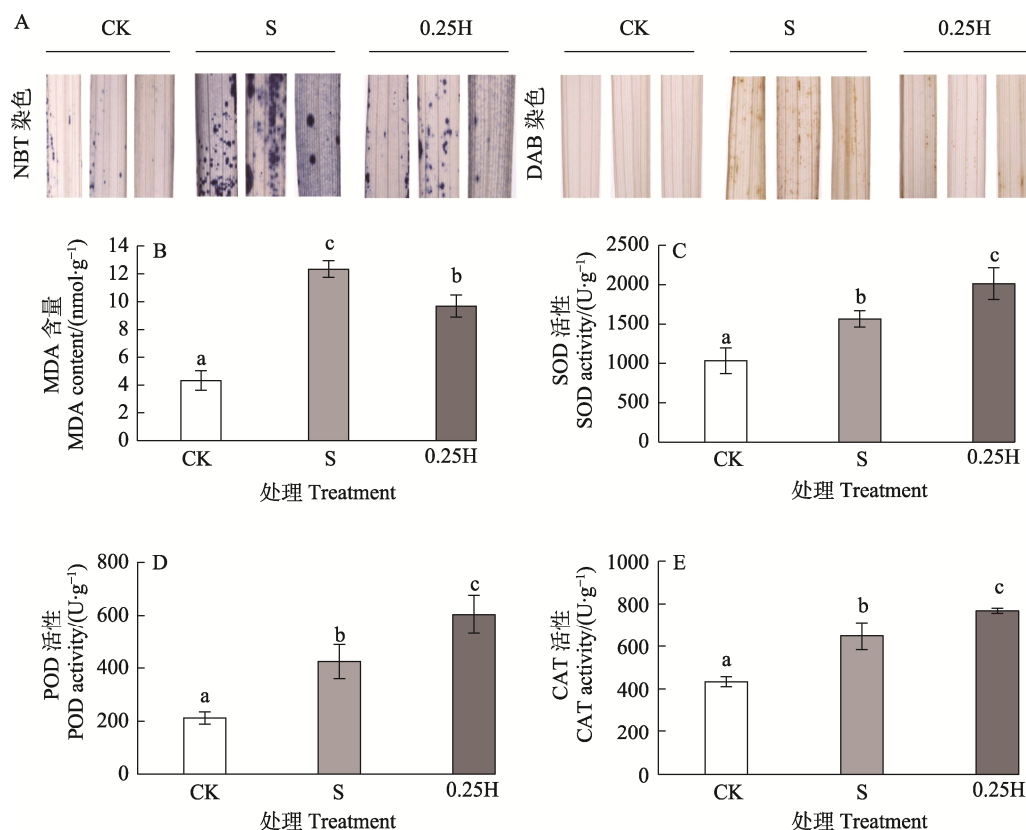
NBT 和 DAB 化学染色定性分析发现, 一叶一心期叶片经 CK、S 和 0.25H 分别处理 3 d 后体内超氧阴离子 (O_2^-) 和过氧化氢 (H_2O_2) 积累情况发生明显差异 (图 4A)。CK 组叶片染色较浅, 表明受胁迫程度较轻; S 组叶片呈现明显的深色

沉淀, 说明盐胁迫导致 O_2^- 和 H_2O_2 大量积累; 而 0.25H 处理组染色深度显著低于 S 组, 表明外源 HGA 有效缓解了盐胁迫诱导的 ROS 积累。进一步检测叶片中 MDA 含量发现, S 组叶片中 MDA 含量较 CK 组显著升高了 185.65%, 而 0.25H 组 MDA 含量较 S 组显著降低了 21.56%, 表明施加 HGA 可降低细胞过氧化损伤程度 (图 4B)。

抗氧化酶活性分析发现, 与 CK 相比, S 组叶片中 SOD、POD 和 CAT 活性分别显著升高了 51.11%、99.53%、49.31%; 但与 S 组相比, 0.25H 组 SOD、POD 和 CAT 活性分别显著升高了 28.71%、42.12%、18.52%。表明尿黑酸通过提高抗氧化酶活性, 减轻了盐对水稻的胁迫作用 (图 4C~图 4E)。

3 讨论

尿黑酸是植物体内连接苯丙烷与酪氨酸代谢的关键节点代谢物, 其作为代谢枢纽的角色促使研究者关注其下游产物生育酚等的生理功能。研究表明, 生育酚的积累是植物应答高光、干旱、



不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 4 盐胁迫下尿黑酸对水稻幼苗氧化损伤的影响

Fig. 4 Effect of HGA on oxidative damage in rice seedlings under salt stress

盐及寒冷等非生物胁迫的普遍反应，为机体提供关键性抗氧化保护^[14-16]；氧化胁迫诱导拟南芥叶片中尿黑酸植基转移酶基因 *HPT* 的 mRNA 水平与酶活显著升高，驱动总生育酚含量增长高达 18 倍^[17]。在油菜籽粒中，特异性过表达大麦尿黑酸香叶基转移酶基因 *HvHGGT* 可致使总生育酚含量提升约 4 倍，并显著增强油脂在高温下的氧化稳定性^[18]。这些结果确立了尿黑酸代谢在植物抗氧化防御中的重要地位。

除直接生成抗氧化物质外，尿黑酸代谢流的增强可能通过加速将芳香族碳骨架回补至中心代谢来维持碳平衡。研究发现，拟南芥 *HGO* 突变体中由于尿黑酸积累，导致苯丙烷生物合成通路中的 42 个基因显著上调，提示 HGA 的积累可能具有重新编程苯丙烷代谢网络驱动次生代谢物合成的潜力^[12]。本研究证实，在水稻一叶一心期外源施加 0.25 mmol/L HGA，不仅能最有效地缓解盐胁迫对幼苗生长的抑制（显著提升株高、根长、鲜质量、干质量及存活率），还明显促进了花青素的积累。尤为关键的是，HGA 对耐盐性及花青素合成的诱导均呈现显著的剂量依赖性，以 0.25 mmol/L 效果最优，而更高浓度（1.00 mmol/L）则效果不佳。本研究推测适宜浓度的 HGA 可有效激活花青素合成通路以增强抗逆；而过量 HGA 则可能超出细胞的代谢容纳能力，导致碳流向质体醌等其他分支途径的异常分配，甚至可能因中间产物的积累引发反馈抑制或轻微的细胞毒性。

花青素作为重要的抗氧化剂，其在营养器官中的积累是植物增强环境适应性的关键策略。研究发现，在模拟干旱条件下，高花青素水稻（PC）相较于野生型具有更高的相对含水量、净光合速率，通过诱导信号分子并上调花青素合成相关基因，增强了对干旱逆境的响应^[19]。在过表达甘薯 *IbMYB1* 的马铃薯中，花青素苷合成相关的基因如 *CHS*、*DFR*、*ANS* 表达上调，花青素苷含量升高，其对盐胁迫的抵抗能力增强^[20]。在拟南芥中过表达葡萄转录因子基因 *VvMYBA6* 提高了盐胁迫下水花青素苷生物合成基因的表达水平，耐盐性得到提高^[21]。本研究从代谢调控角度为此提供了新的证据。在盐胁迫下，外源 HGA 处理不仅使水稻叶片中花青素含量随时间推移显著提升（第 3、5、7 天分别增加 15.18%、24.58% 和 39.56%），更重要的是，它系统性地激活了花青素合成通路中的上游基因（如 *OsCHS8*、*OsCHI*）与下游基因（如

OsANS1、*OsUF3GT*）。这一多层级调控模式，与先前在拟南芥中观察到的由尿黑酸诱导的花青素积累及其合成基因（*PAL*、*CHS*、*DFR*、*UF3GT* 等）上调的结果高度吻合^[22]。

本研究进一步揭示了 HGA 介导的抗氧化机制。HGA 在激活花青素合成的同时，还显著增强了超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）的活性，从而形成了非酶促（花青素）与酶促（SOD、POD、CAT）双重抗氧化屏障。这一协同机制与多种逆境信号通路的常见模式相呼应。前人研究发现，茉莉酸甲酯等信号分子在激活花青素合成的同时^[23]，也常伴随 SOD、POD 等关键抗氧化酶活性的上调^[24-25]，这种“多靶点”激活被认为是植物更有效地维持氧化还原稳态的普遍策略。初步看来，外源尿黑酸作为一种有效的代谢调控信号，能通过剂量依赖性地激活水稻花青素合成通路并协同增强酶促抗氧化系统，从而显著提高苗期耐盐性。这不仅深化了对尿黑酸作为代谢枢纽在整合次生代谢与抗逆响应中核心作用的理解，也为通过代谢工程或利用物化产品改良作物抗逆性提供新的思路。

参考文献

- [1] FLOWERS T J. Improving crop salt tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396): 307-319.
- [2] GUPTA B, HUANG B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization[J]. *International Journal of Genomics*, 2014, 2014(1): 701596.
- [3] ROYCHOUDHURY A, BASU S, SARKAR S N, SENGUPTA D N. Comparative physiological and molecular responses of a common aromatic indica rice cultivar to high salinity with non-aromatic indica rice cultivars[J]. *Plant Cell Reports*, 2008, 27(8): 1395-1410.
- [4] 谢凤, 郝乐, 王振杰, 贾晋邵, 玉涛. 苯丙烷代谢途径分支对生物胁迫响应的研究进展[J]. *中国植保导刊*, 2023, 43(2): 23-30.
XIE F, HAO L, WANG Z J, JIA J S, YU T. Advances in understanding how branches of the phenylpropanoid pathway respond to biotic stress[J]. *China Plant Protection*, 2023, 43(2): 23-30. (in Chinese)
- [5] ZHANG Y M, YU H X, YE W W, SHAN J X, DONG N Q, GUO T, KAN Y, XIANG Y H, ZHANG H, YANG Y B, LI Y C, ZHAO H Y, LU Z Q, GUO S Q, LEI J J, LIAO B, MU X R, CAO Y J, YU J J, LIN H X. A rice QTL *GS3.1* regulates grain size through metabolic-flux distribution between flavonoid and lignin metabolons without affecting stress tol-

- erance[J]. *Communications Biology*, 2021, 4(1): 1171.
- [6] DENG Y X, LU S F. Biosynthesis and regulation of phenylpropanoids in plants[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2017, 36(4): 257-290.
- [7] JIANG Q. Metabolism of natural forms of vitamin E and biological actions of vitamin E metabolites[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2022, 179: 375-387.
- [8] HOLTON T A, CORNISH E C. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis[J]. *The Plant Cell*, 1995, 7(7): 1071-1083.
- [9] WINKEL-SHIRLEY B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(3): 218-223.
- [10] ZHOU Z, ZHI T T, LIU Y, CHEN Y, REN C. Tyrosine induces anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(3): 328-331.
- [11] XU J J, FANG X, LI C Y, YANG L, CHEN X Y. General and specialized tyrosine metabolism pathways in plants[J]. *aBIOTECH*, 2019, 1(2): 97-105.
- [12] 陈哲卿, 廖家妮, 胡超, 任春梅, 黄丽华. 拟南芥尿黑酸双加氧酶基因突变体转录组分析[J]. *植物学研究*, 2023, 12(4): 200-205.
- CHEN Z Q, LIAO J N, HU C, REN C M, HUANG L H. Transcriptome analysis of the homogentisate dioxygenase mutant of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Botanical Research*, 2023, 12(4): 200-205. (in Chinese)
- [13] KUMAR D, YUSUF M A, SINGH P, SARDAR M, SARIN N B. Histochemical detection of superoxide and H₂O₂ accumulation in *Brassica juncea* seedlings[J]. *Bio-protocol*, 2014, 4(8): e1108.
- [14] SEMMOUDI O, CHEGGOUR M, FAROUK S, LAMTAAI H, CHERKAoui EL MODAFAR C, CHAKHCHAR A. Exogenous α -tocopherol improves growth and some physio-biochemical responses of salt-affected common bean[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2025, 69: 103819.
- [15] HAVAUX M, BONFILS J, LUTZ C, NIYOGI K. Photo damage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf development stage in the *npq1 Arabidopsis* mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase[J]. *Plant Physiology*, 2000, 124: 273-284.
- [16] MUNNE-BOSCH S, ALEGRE L. The function of tocopherols and tocotrienols in plants[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2002, 21: 31-57.
- [17] COLAKOVA E, DELLAPENNA D. The role of homogentisate phytyltransferase and other tocopherol pathway enzymes in the regulation of tocopherol synthesis during abiotic stress[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(2): 930-940.
- [18] DENG M, CHEN H, ZHANG W, CAHOON E B, ZHOU Y, ZHANG C. Genetic improvement of tocotrienol content enhances the oxidative stability of canola oil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1247781.
- [19] 何亚飞, 许梦洁, 李霞. 干旱条件下 DCMU 对高表达转 *C₄-pepc* 水稻的花青素合成基因及其相关信号的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2018, 26(3): 409-421.
- HE Y F, XU M J, LI X. Effects of DCMU on anthocyanin synthesis genes and its related signals in *C₄-pepc* gene over-expressed rice under drought conditions[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, 26(3): 409-421. (in Chinese)
- [20] CHENG Y J, KIM M D, DENG X P, KWAK S S, CHEN W. Enhanced salt stress tolerance in transgenic potato plants expressing IbMYB1, a sweet potato transcription factor[J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2013, 23(12): 1737-1746.
- [21] SUN M, FENG X X, GAO J J, PENG R H, YAO Q H, WANG L H. *VvMYBA6* in the promotion of anthocyanin biosynthesis and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2017, 11(5): 299-314.
- [22] 汤睿, 雷雨婷, 任春梅. 外源尿黑酸对拟南芥幼苗花青素生物合成的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2019, 45(1): 37-41.
- TANG R, LEI Y T, REN C M. Effect of exogenous homogentisate on anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* seedlings[J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences Edition)*, 2019, 45(1): 37-41. (in Chinese)
- [23] LAFOUNTAIN A M, YUAN Y W. Repressors of anthocyanin biosynthesis[J]. *New Phytologist*, 2021, 231(3): 933-949.
- [24] LAAVANYA N, SUJATHA R, AYUSHI G, PRAVEEN G, VINEET K, JAMILAH S Y. Methyl jasmonate elicitation improves the growth performance and biosynthesis of antioxidant metabolites in *Portulaca oleracea* through ROS modulation[J]. *Industrial Crops and Products*, 2024, 216: 118709.
- [25] 陈晨, 胡秋倩, 杨凯波, 王奎萍, 喻方圆, 戴鹏飞. 茉莉酸甲酯调控植物生长发育的研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(12): 1-11.
- CHEN C, HU Q Q, YANG K B, WANG K P, YU F Y, DAI P F. Research progress on regulation of plant growth by methyl jasmonate[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(12): 1-11. (in Chinese)