

杨爱清, 杨小艺, 徐辰武, 等. 低温胁迫下玉米根系转录组和代谢组分析[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(6): 1063-1071.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.06.003

低温胁迫下玉米根系转录组和代谢组分析

杨爱清, 杨小艺, 徐辰武, 李鹏程, 王芸芸, 王后苗

(江苏省作物遗传生理重点实验室/植物功能基因组学教育部重点实验室/江苏省作物基因组学和分子育种重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心/扬州大学农学院, 江苏 扬州 225009)

摘要: 低温是限制玉米苗期生长的主要非生物胁迫之一。为了明确低温胁迫对玉米根系生长影响的分子机制, 本研究以玉米自交系 B73 为试验材料, 对常温对照(白天温度 28 °C, 夜间温度 22 °C, CK)和低温处理(白天温度 15 °C, 夜间温度 10 °C)后不同时间点的主胚根生长进行动态监测, 并对 CK 和低温处理 1 d 根系组织进行转录组和代谢组分析。结果表明, 在低温胁迫下, 玉米主胚根生长受到明显抑制。CK 和低温处理根系代谢组中共鉴定到 57 种差异代谢物, 这些代谢物主要参与淀粉和蔗糖代谢。CK 和低温处理根系转录组分析共鉴定到 2 769 个差异表达基因, 主要参与淀粉和蔗糖代谢、苯丙氨酸代谢。淀粉和蔗糖代谢是介导根系适应低温胁迫的关键通路。低温胁迫下, 玉米根系中果糖和葡萄糖等可溶性糖含量显著增加。在淀粉和蔗糖代谢通路中共鉴定到 26 个差异表达基因, 低温胁迫下 12 个基因表达水平显著上调, 14 个基因表达水平显著下调。本研究结果为进一步探索玉米根系适应低温胁迫的分子机制和品种遗传改良提供了基础和候选基因。

关键词: 玉米; 低温胁迫; 转录组学; 代谢组学

中图分类号: S513.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)06-1063-09

Transcriptome and metabolome analysis of maize roots under low temperature stress

YANG Aiqing, YANG Xiaoyi, XU Chenwu, LI Pengcheng, WANG Yunyun, WANG Houmiao

(*Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Key Laboratory of Plant Functional Genomics of the Ministry of Education/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genomics and Molecular Breeding/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops/Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou 225009, China*)

Abstract: Cold stress is one of the primary abiotic stresses limiting the growth of maize seedlings. In order to study the effect of low temperature stress on maize roots, this study used maize inbred line B73 as the experimental material, and dynamically monitored the growth of the primary root at different time points under control (28 °C day/22 °C night) and low-temperature treatment (15 °C day/10 °C night). Additionally, we determined the transcriptome and metabolome of the root tissues from both the control group and the 1-day low-temperature treatment group. Phenotypic characterization results indicated that the growth of the primary root was significantly inhibited under low-temperature stress. Metabolomic analysis identified 57 differentially accumulated metabolites, predominantly enriched in starch and sucrose metabolism pathways. A

收稿日期: 2024-11-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(32302654); 江苏省重点研发项目(BE2022343)

作者简介: 杨爱清(1999-), 女, 山东德州人, 硕士研究生, 主要从事玉米遗传和分子育种研究。(E-mail) mzl20221390@stu.yzu.edu.cn

通讯作者: 王后苗, (E-mail) houmiaowang@yzu.edu.cn

total of 2 769 differentially expressed genes were identified by transcriptome analysis, which were mainly involved in starch and sucrose metabolism and phenylalanine metabolism. Further integration of transcriptomic and metabolomic analyses revealed that starch and sucrose metabolism were key pathways mediating root adaptation to low-temperature stress. Under low-temperature stress, the content of soluble

sugars such as fructose and glucose significantly increased. A total of 26 differentially expressed genes were identified in the starch and sucrose metabolic pathways, with 12 genes showing significant upregulation and 14 genes showing significant downregulation. This study provides a theoretical foundation and candidate genes for further investigation into the molecular mechanisms of maize root adaptation to low-temperature stress and for genetic improvement.

Key words: maize; low temperature stress; transcriptomics; metabolomics

植物的生长和发育依赖于农田环境,在植物生长过程中常受到干旱、高温、低温、洪涝等非生物胁迫的影响^[1]。为适应非生物胁迫,植物在长期的进化过程中形成了多样的适应机制^[2-3]。随着全球气候的变暖,非生物胁迫已成为作物高产稳产的重要限制因素。因此,加强植物对非生物胁迫的响应机制及适应对策研究对现代农业可持续发展具有重要意义。

玉米(*Zea mays* L.)是全球广泛种植的作物之一。2021年中国玉米总产量为 2.7×10^8 t,占全国粮食总产量的39.91%。然而,当前的粮食增产速度已难以匹配人口增长所带来的粮食需求增长^[4]。尽管农业生产技术不断进步,玉米的种植技术持续优化,但气候条件(特别是光照、温度、水分和大气状况)仍是影响玉米产量的关键因素。玉米是典型的短日照喜温作物,最佳生长温度为 $25 \sim 28$ °C^[5-6],全生育期都对低温极为敏感^[7-8]。其中,生长初期的低温对玉米生长发育的影响尤为显著^[9-10]。在寒冷区域种植时,玉米植株的生长速度会减缓,幼苗的生长活力也会减弱,从而导致产量的降低^[11-12]。中国每3~5年就会遭遇一次大范围的重度低温危害,导致玉米大幅度减产^[13-14]。

低温胁迫与可溶性糖的关系是植物抗寒生理研究中的重要内容。可溶性糖在植物体内扮演着碳水化合物转运和利用的重要角色^[15]。这些糖类一方面作为呼吸底物,为植物的生长发育提供能量,另一方面作为代谢过程的中间产物,可转化为细胞结构的构成成分、储存物质等^[16-18]。高浓度的蔗糖、葡萄糖和低浓度的甘露糖均能抑制子叶的伸长,冬小麦、拟南芥等植物在受到低温胁迫后,叶片和根系中可溶性糖含量显著升高^[19-22]。

近年来,植物中许多调控响应非生物胁迫的基因得到了鉴定。水稻*bZIP71*基因^[23]和*bZIP73Jap*基因^[24]能调控水稻植株的耐寒性。水稻受到低温胁迫时,*bZIP71*与*bZIP73Jap*蛋白形成异源二聚体,进而激活相关基因的转录活性,提高可溶性糖转运

效率和水稻结实率^[25]。拟南芥*CBL*与*CIPK7*基因互作能调控植株对低温的响应能力^[26];拟南芥中*ABI3*基因的异常表达可提高植株的抗冷能力和低温适应性^[27]。

目前,玉米对低温响应的分子机制已有初步研究。Dolferus^[1]研究发现,玉米*ZmCOOL1*基因能直接抑制低温关键转录因子基因*DREB1/CBF*和海藻糖合成关键基因*TPS*的表达,负向调控玉米的耐冷性。玉米中*ZmbZIP68*基因的表达量升高能导致玉米植株的耐冷性下降^[2]。但将代谢组学和转录组学相结合进行玉米对低温响应的分子机制研究还鲜见报道。本研究采用代谢组学和转录组学相结合的方法,分析玉米苗期对低温胁迫的响应机制,为玉米苗期的低温冷害预防提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及试验设计

种子培养液的配制:分别称取 K_2SO_4 、 $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 、 KH_2PO_4 、 KCl 、 $EDTA-FeNa$ 、 $MnSO_4 \cdot H_2O$ 、 $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ 、 $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 、 $(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$ 、 H_3BO_3 、 $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 各 0.131 mg、0.160 mg、0.034 mg、0.007 mg、0.037 mg、0.223 μg、0.228 μg、0.025 μg、0.062 μg、0.062 μg、0.472 mg,用蒸馏水定容成 1 L 的混合溶液,再用 NaOH 调节 pH 值调至 6.00 ± 0.05 ,即得玉米种子培养液。

选择饱满且大小一致的玉米自交系 B73 种子 200 粒,用 10% H_2O_2 消毒 30 min 后,用蒸馏水多次冲洗,去除种子表面的 H_2O_2 。将消毒后的种子在饱和硫酸钙溶液中浸泡 6 h,然后放在湿润滤纸上,置于温度 28 °C、相对湿度 60% 的人工培养箱中培养 2 d。种子萌发后,选取长势一致的发芽种子 8 粒用发芽纸(美国 Paper Anchor Company 产品)卷起来,采用水培体系进行发芽种子培养,每 6 卷苗放入 1 个装有 1 L 营养液的桶中。

将装有卷苗的桶置于人工气候箱中进行培养,设置常温对照和低温两个处理。常温对照的白天温

度为 28 ℃ (14 h)、夜间温度 22 ℃ (10 h),低温处理的白天温度为 15 ℃ (14 h)、夜间温度为 10 ℃,相对湿度均设为 60%。每 2 d 更换一次营养液,每处理设 4 个重复。低温处理第 2 d 开始每天选取长势一致的植株 20 株用直尺测量主胚根长度,连续测定 8 d。低温处理 24 h,每个处理采集 30 条主胚根在液氮中冷冻,并保存于 -80 ℃ 冰箱中,用于转录组和代谢组分析。使用 IBM SPSS 软件及 *t* 检验法进行不同时间常温与低温玉米种子主胚根长的差异显著性分析。

1.2 代谢物提取及测定

将低温处理 1 d 的 100 mg 新鲜根样和 5 个钢球置于 5 mL 离心管中,液氮冷冻 5 min,然后转移到 SCIENTZ-48 高通量组织研磨器(宁波新芝生物科技股份有限公司产品)以 70 Hz 的频率研磨 1 min。然后,依次加入 1 400 μ L -20 ℃ 预冷的甲醇和 60 μ L 质量浓度为 0.2 mg/mL 的核糖醇,涡旋振荡 30 s。然后,将试管置于 KQ-100TDV 超声清洗器(昆山市超声仪器有限公司产品)中,室温下放置 30 min,加入 750 μ L 预冷后的氯仿和 1 400 μ L ddH₂O,涡旋 1 min,4 ℃ 14 000 r/min 离心 10 min 后,将 1 mL 上清液转移到 1.5 mL 离心管中,利用 53050 型真空浓缩器(德国 Eppendorf 公司产品)吹干。然后加入 60 μ L 甲氧基溶液,涡旋 30 s,在 37 ℃ 下反应 2 h,最后加入 60 μ L BSTFA 试剂,37 ℃ 反应 90 min,4 ℃ 12 000 r/min 离心 10 min,转移到检测瓶中利用 7890A 气相色谱仪和 5975C 质谱仪(美国 Agilent 公司产品)进行气相色谱-质谱联用检测分析(GC-MS)。采用 HP-5MS 毛细管柱(美国 Agilent 公司产品),以 1 mL/min 氦气恒流分离衍生物。将 1 μ L 样品以分流比 20:1 的方式通过自动进样器注入,注射温度为 280 ℃,接口温度设为 150 ℃,离子源调节温度为 230 ℃。初始温度设为 60 ℃,2 min 后以 10 ℃/min 的速率增加到 300 ℃,并在 300 ℃ 保持 5 min。质谱测定采用全扫描方法,扫描范围的质荷比为 35~750。

1.3 RNA 提取及转录组测序

利用 RNeasy plant mini kit 试剂盒(德国 Qiagen 公司产品)提取玉米根系总 RNA。利用 Oligo(dT) 磁珠富集总 RNA 中带有 polyA 结构的 mRNA,采用离子打断的方式,将 RNA 打断到长度为 300 bp 左右的片段。以 RNA 为模板,用 6 碱基随机引物和逆

转录酶合成 cDNA 第一链,并以第一链 cDNA 为模板进行第二链 cDNA 的合成。然后对双链 cDNA 进行纯化得到 cDNA 文库。进一步采用 PCR 扩增进行文库片段富集,之后根据片段大小进行文库选择。利用 Agilent 2100 生物分析仪(美国 Agilent 公司产品)对文库总浓度及文库有效浓度进行检测,最后采用 Illumina 测序平台,对文库进行双末端测序。

1.4 代谢组数据分析

经过 GC-MS 分析得到的原始数据通过 Agilent MSD ChemStation 软件转换为 netCDF 格式。使用 XCMS v3.1.3 软件进行峰识别、峰过滤和峰对齐。将检测到的代谢物信号与 NIST 数据库和 Wiley 代谢物数据库进行比对,获得玉米根系代谢物的注释信息。所有代谢物特征值取 2 为底的对数后进行分析。通过 Excel 软件和 *t* 测验法以错误发现率(*FDR*) < 0.05 为标准筛选出差异代谢物。

1.5 转录组数据分析

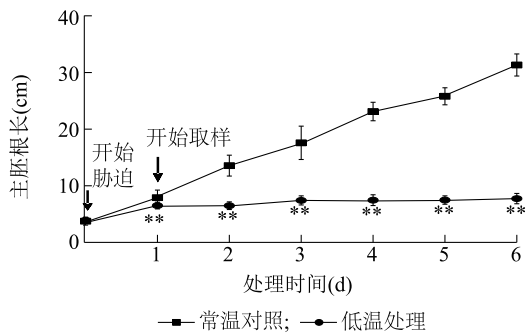
利用 TrimGalore 软件对测序得到的原始数据进行过滤,去除含有 InDex、poly-N 比例大于 10% 和低质量的 reads,以获得高质量数据(Clean reads)。使用 HISAT2 软件^[28]将获得的高质量数据与玉米参考基因组(RefGen_V3)进行比对。使用 FeatureCounts 软件统计每个基因的读数,然后计算基因的表达水平,得到 *FPKM*(每千个碱基的转录每百万映射读取的片段数)^[29]。

利用 DESeq 1.18.0 软件进行转录组数据差异表达分析。采用 Benjamini 和 Hochberg 方法矫正得到的 *q* 值(假阳性概率)来控制错误率。定义 *q* < 0.05 的基因为差异表达基因^[30]。使用 KOBAS 3.0 数据库对差异表达基因进行 KEGG 功能富集分析^[31],以错误发现率(*FDR*) < 0.05 的 KEGG 路径为显著富集的代谢通路。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫下玉米自交系 B73 的主胚根长

不同处理下玉米自交系 B73 的主胚根生长动态如图 1 所示。从图中可以看出,常温对照下,玉米自交系 B73 的主胚根长呈不断增加的趋势,而低温处理下,处理 1 d 时,主胚根长有显著增加,此后,主胚根生长缓慢。低温处理 2 d 后,玉米自交系 B73 的主胚根长显著低于常温对照。低温处理 6 d 时,玉米自交系 B73 的主胚根长比常温对照下降 75.3%。



** 表示低温处理各时间与常温对照相比差异极显著 ($P < 0.01$)。

图1 常温和低温处理下,玉米种子主胚根长的变化动态

Fig.1 Dynamic changes in the length of the main embryonic root of maize seeds under normal temperature and low temperature treatments

2.2 低温胁迫下根系代谢物的变化

对 8 个根系样品代谢物进行主成分分析 (PCA), 得到第 1 主成分 (PC1) 和第 2 主成分 (PC2) 的贡献率分别为 97.4% 和 2.1%, 同一处理的 4 个样本紧密聚集 (图 2A)。通过代谢物注释共鉴定到 86 种代谢物, 包括 27 种氨基酸类代谢物、11 种碳水化合物、4 种脂类代谢物、4 种核苷酸类代谢物、20 种有机酸类代谢物和 20 种其他类代谢物, 分别占总代谢物的 31.40%、12.79%、4.65%、4.65%、23.26% 和 23.26% (图 2B)。进一步比较常温对照和低温处理下代谢物的变化, 鉴定到 57 种差异代谢物, 其中氨基酸类物质 17 种, 有机酸类物质 13 种。低温胁迫下, 47 种代谢物含量增加, 包括 16 种氨基酸类代谢物、8 种碳水化合物、4 种核苷酸类代谢物、8 种有机酸类代谢物以及 11 种其他代谢物; 10 种代谢物含量减少, 包括 1 种氨基酸类代谢物 (脯氨酸)、4 种脂类代谢物 (十八烷酸、十六烯酸、十七烷酸和二十烷酸) 和 5 种有机酸类代谢物 (衣康酸、2-甲基-富马酸、水杨酸、莽草酸、奎宁酸) (图 2C、图 2D)。

2.3 差异代谢物的 KEGG 功能富集分析

错误发现率 (FDR) < 0.05 的显著差异代谢物 KEGG 通路如图 3 所示。从图中可以看出, 差异代谢物的代谢途径主要富集在淀粉和蔗糖代谢, 丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢以及半乳糖代谢等途径。

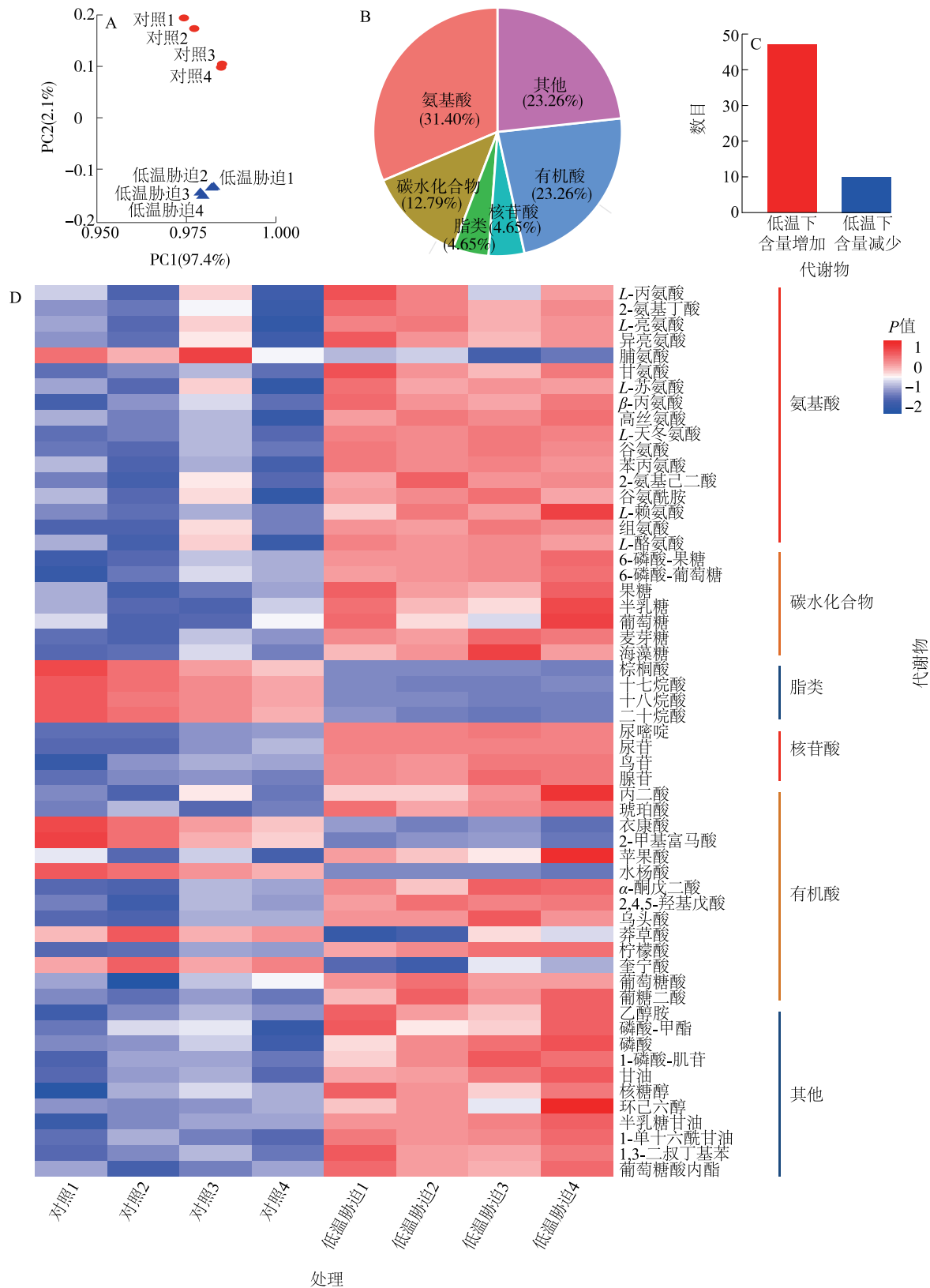
2.4 低温处理下根系转录组分析

对常温对照和低温处理的根系样品进行转录组分析, 共鉴定出 41 934 个基因。只要基因的 $FPKM$

值在 1 个样本中大于 1, 即可认为该基因是活跃表达的^[32], 本研究发现共有 22 261 个基因处于活跃状态。通过对常温对照和低温处理转录组的比较分析, 本研究共鉴定到 2 769 个差异表达基因 (DEG)。低温胁迫下, 1 304 个差异表达基因表达水平上调, 1 465 个差异表达基因表达水平下调。在这些差异表达基因中, 进一步鉴定出 251 个转录因子基因, 分属于 36 个不同的转录因子基因家族 (图 4A)。这些转录因子涵盖了多种功能, 如 ARF、ARR-B、ERF 等转录因子参与激素信号转导, bHLH、bZIP、MYB、NAC、WRKY 等转录因子在植物发育中扮演重要角色。差异表达基因的 KEGG 功能富集分析结果显示, 共有 22 条通路呈现出显著富集 (图 4B)。

2.5 在低温条件下, 可溶性糖影响根系发育

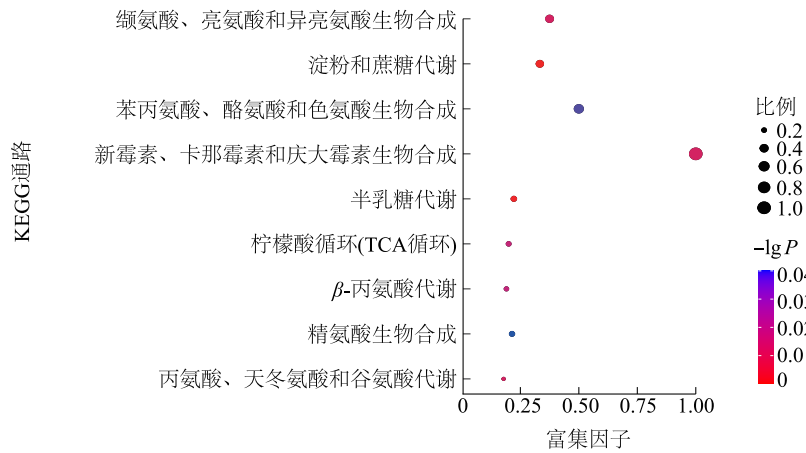
结合差异表达基因和差异代谢物分析发现, 在低温胁迫下, 根系生长主要由淀粉和蔗糖代谢通路介导。可溶性糖是植物体内的一类重要碳水化合物, 对植物的生长发育、代谢调控以及抗逆性等有重要的影响。低温胁迫下, 海藻糖、葡萄糖、6-磷酸-葡萄糖、果糖、6-磷酸-果糖等代谢物的丰度增加 (图 5)。尿苷二磷酸葡萄糖 (UDP-葡萄糖) 在蔗糖磷酸合成酶作用下产生 6-磷酸-蔗糖, 6-磷酸-蔗糖通过 β -呋喃果糖苷酶合成果糖, 果糖随后在己糖激酶的催化下合成 6-磷酸-果糖, 后者在葡萄糖-6-磷酸异构酶的作用下转变为 6-磷酸-葡萄糖; 同时 UDP-葡萄糖还在蔗糖合酶作用下合成蔗糖, UDP-葡萄糖合成的 6-磷酸-海藻糖在海藻糖-6-磷酸合成酶作用下合成海藻糖。纤维素通过内切葡聚糖酶合成纤维糊精, 而纤维糊精则在 β -葡萄糖苷酶作用下合成葡萄糖, 葡萄糖可以在己糖激酶的作用下生成 6-磷酸-葡萄糖。低温胁迫下, 本试验中共鉴定出 26 个参与淀粉和蔗糖代谢的差异表达基因, 包括 1 个表达显著上调的蔗糖磷酸合成酶基因, 4 个表达显著上调的蔗糖合酶基因, 3 个表达显著下调的 β -呋喃果糖苷酶基因, 1 个表达显著上调的葡萄糖-6-磷酸异构酶基因, 8 个表达显著下调的 CEL 家族内切葡聚糖酶基因, 1 个表达显著上调的 β -葡萄糖苷酶基因, 2 个表达显著上调和 2 个表达显著下调的海藻糖-6-磷酸磷酸酶基因以及与通路中主要代谢物联系度较低的表达显著上调的 $ZmSS3$ 、 $ZmSS1$ 、 $ZmIDP6873$ 3 个基因 (图 6)。在低温胁迫下, 这些差异基因的表达趋势与对应代谢物含量的变化趋势不总是一致。



A: 常温对照(CK)和低温处理样本根系代谢物的主成分分析; B: 代谢物分类; C: 差异代谢物数量; D: 对照和低温处理主根差异代谢物热图。

图2 不同处理根系代谢物差异分析

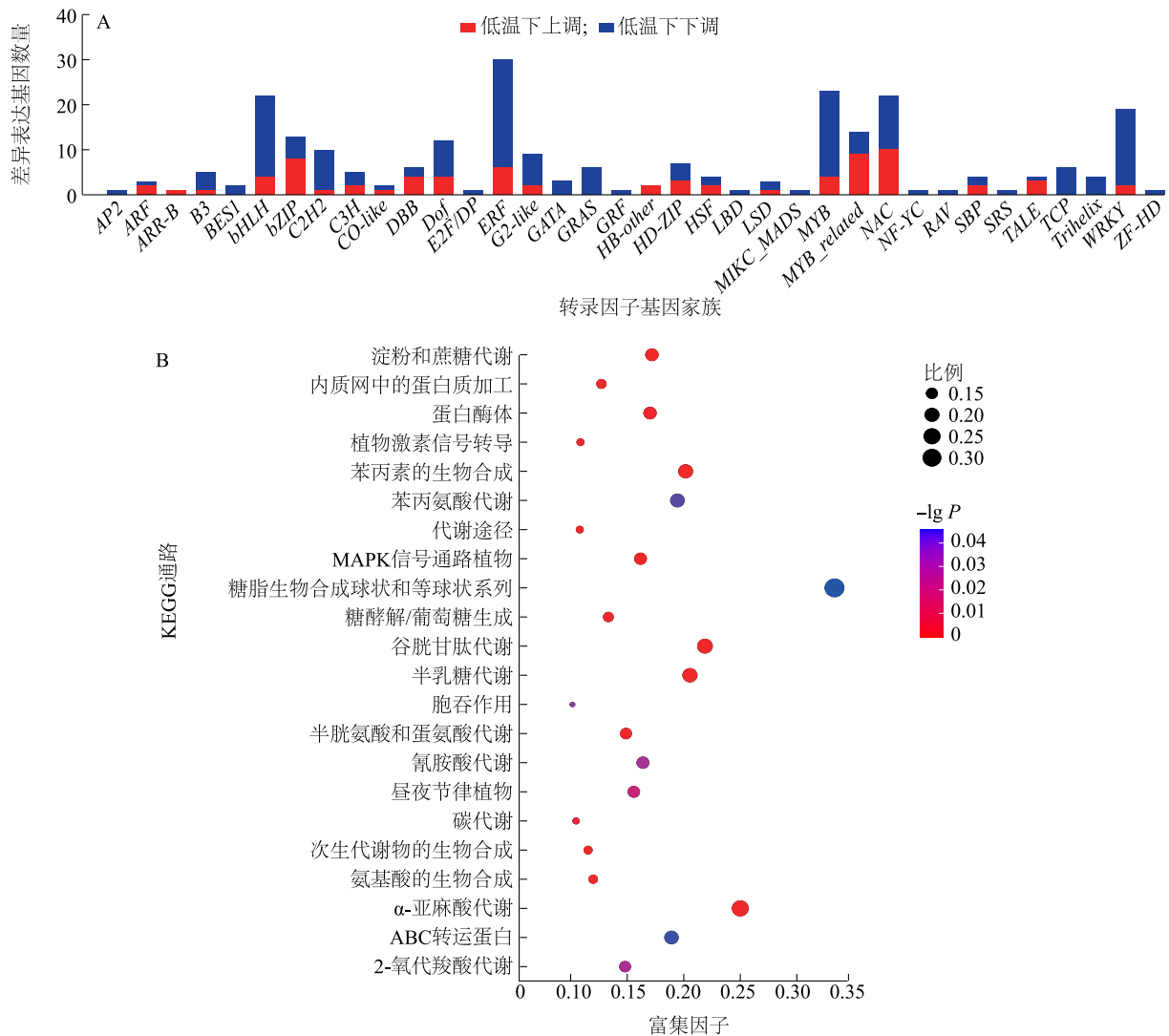
Fig.2 Statistical analysis of root metabolites under different treatments



P: 差异显著概率值。

图 3 差异代谢物 KEGG 通路富集结果

Fig.3 Enrichment of KEGG pathways in different groups of metabolites



A: 不同转录因子基因家族中差异表达基因数量; B: 差异表达基因 KEGG 代谢通路富集分析。P: 差异显著概率值。

图 4 差异表达基因所属转录因子家族及其 KEGG 通路富集结果

Fig.4 Transcription factor family annotation and KEGG pathway enrichment of differentially expressed genes

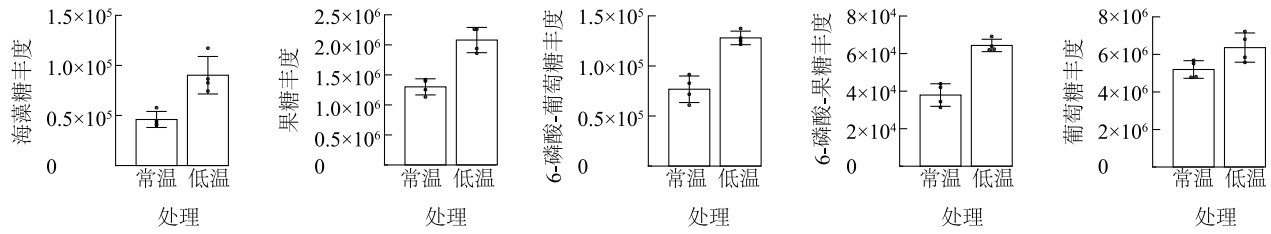
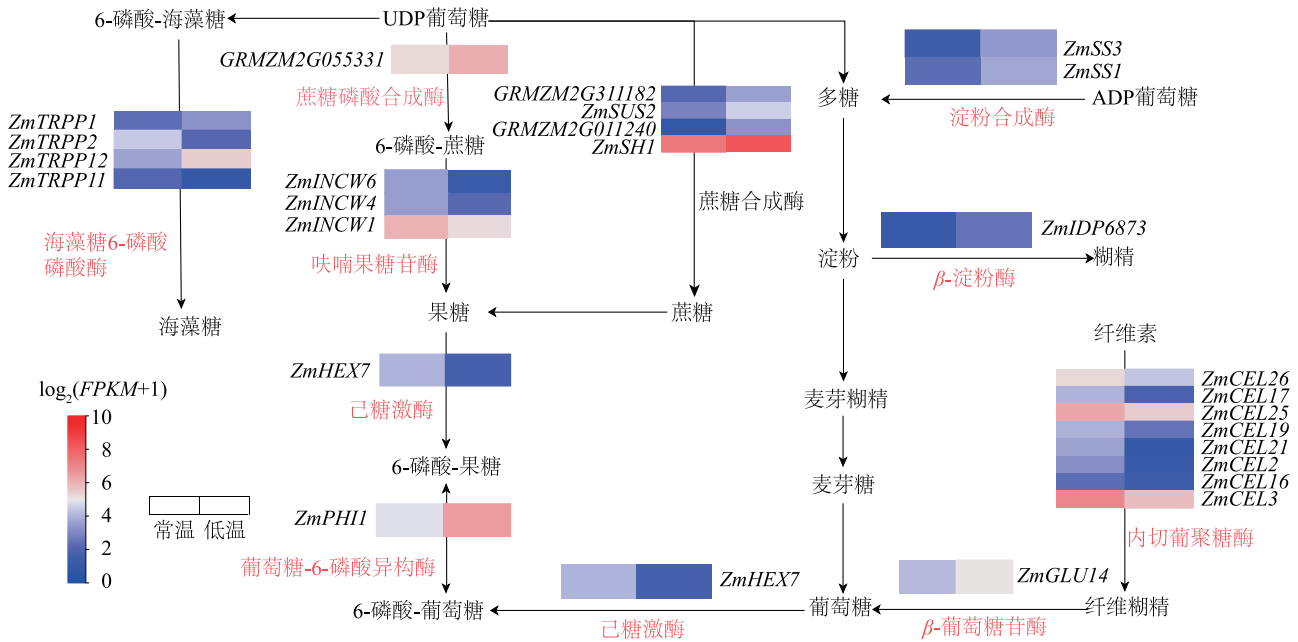


图5 不同处理糖类代谢物丰度

Fig.5 Abundance of carbohydrate metabolites in different treatments



FPKM: 每千个碱基的转录每百万映射读取的片段数。

图6 淀粉和蔗糖代谢途径中差异表达基因

Fig.6 Differentially expressed genes in starch and sucrose metabolic pathways

3 讨论与结论

低温胁迫是作物生长发育面临的主要非生物胁迫之一,目前低温事件发生的频率和程度均呈增加趋势,这严重威胁世界各国的粮食安全^[33-34]。玉米作为一种典型的热带作物,对低温极为敏感,特别是苗期低温会显著抑制植株根系和地上部的生长,进而影响玉米全生育的生长发育和产量形成^[34]。本研究通过转录组学和代谢组学相结合的方法,系统探讨了玉米根系在低温胁迫下的生理和分子响应机制,对于玉米耐寒性品种改良和栽培措施选择具有重要的理论和实践意义。

低温对植物根系的影响体现在多个层面,包括对细胞分裂和扩展的抑制、根尖活力的降低以及根系吸收能力的减弱^[33]。本研究中,低温处理 2 d,玉米主

胚根的长度显著下降,并且随着胁迫时间的延长,根系生长抑制更加明显,处理 6 d 时玉米主胚根长降低 75.3%。这一结果与前人的研究结果一致^[35]。

刘芬^[36]的研究结果显示,低温胁迫能引起大量的基因表达变化,许多与细胞壁形成、激素信号传导、碳水化合物代谢等相关的基因显著上调或下调。这些基因的差异表达可能是根系生长受抑制的分子基础。特别是参与细胞壁合成的内切葡聚糖酶基因表达下调,可能导致根系细胞壁松弛性降低,进而影响根系细胞的扩展和生长^[37]。

可溶性糖在植物应对低温胁迫中的作用已经得到广泛关注。可溶性糖不仅是作物生长发育的能量来源,还能在低温胁迫下作为渗透保护剂,帮助细胞维持渗透平衡,防止细胞脱水和膜结构损伤^[38]。本研究中,低温胁迫下玉米根系中的多种可溶性糖(如葡萄糖、果

糖、海藻糖等)显著积累,表明这些物质在玉米根系适应低温胁迫过程中发挥着重要作用^[39]。此外,本研究还揭示了淀粉和蔗糖代谢途径在玉米根系应对低温胁迫中的关键作用。淀粉和蔗糖代谢通路中的多个关键基因在低温胁迫下显著上调表达,如蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶基因的上调表达、 β -呋喃果糖苷酶基因的下调表达、多个海藻糖-6-磷酸合成酶基因的上调表达,这些基因的上调表达或下调表达不但可以促进蔗糖和海藻糖的合成和积累,还能维持细胞的渗透压稳定、稳固细胞膜和蛋白质结构,从而增强植物抵御低温胁迫的能力。这些结果与前人研究结果^[40-43]一致。同样,低温下糖类代谢途径的调控对于提高植物的耐寒性在拟南芥和水稻等植物中亦具有关键作用^[44-45]。糖类不仅作为能量物质,还能与其他物质互作调控植物的生长发育和响应逆境胁迫^[46-53]。

通过转录组和代谢组的联合分析,本研究结果表明,低温对玉米根系的生长具有显著的抑制作用,并能诱导基因表达和代谢物积累的变化。其中,淀粉和蔗糖代谢是玉米根系适应低温胁迫的关键途径,多个与糖类代谢相关的基因和代谢物在低温下显著变化。

参考文献:

- [1] DOLFERUS R. To grow or not to grow: a stressful decision for plants[J]. *Plant Science*, 2014, 229: 247-261.
- [2] IMRAN Q M, FALAK N, HUSSAIN A, et al. Abiotic stress in plants; stress perception to molecular response and role of biotechnological tools in stress resistance[J]. *Agronomy*, 2021, 11(8): 1579.
- [3] URANO K, KURIHARA Y, SEKI M, et al. 'Omics' analyses of regulatory networks in plant abiotic stress responses[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(2): 132-138.
- [4] CALICIOGLU O, FLAMMINI A, BRACCO S, et al. The future challenges of food and agriculture: an integrated analysis of trends and solutions[J]. *Sustainability*, 2019, 11(1): 222.
- [5] WANG R L, STEC A, HEY J, et al. The limits of selection during maize domestication[J]. *Nature*, 1999, 398(6724): 236-239.
- [6] HARDACRE A K, TURNBULL H L. The growth and development of maize (*Zea mays* L.) at five temperatures[J]. *Annals of Botany*, 1986, 58(6): 779-787.
- [7] GRZYBOWSKI M, ADAMCZYK J, JONCZYK M, et al. Increased photosensitivity at early growth as a possible mechanism of maize adaptation to cold springs[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(10): 2887-2904.
- [8] TURK H, ERDAL S, DUMLUPINAR R. Carnitine-induced physio-biochemical and molecular alterations in maize seedlings in response to cold stress[J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2020, 66(7): 925-941.
- [9] LI M, SUI N, LIN L, et al. Transcriptomic profiling revealed genes involved in response to cold stress in maize[J]. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(9): 830-844.
- [10] MIEDEMA P. The effects of low temperature on *Zea mays*[J]. *Advances in Agronomy*, 1982, 35: 93-128.
- [11] HOPE H J, MAAMARI R, SÉGUIN S, et al. Low temperature emergence potential of short season corn hybrids grown under controlled environment and plot conditions[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1992, 72(1): 83-91.
- [12] VERHEUL M J, PICATTO C, STAMP P. Growth and development of maize (*Zea mays* L.) seedlings under chilling conditions in the field[J]. *European Journal of Agronomy*, 1996, 5(1/2): 31-43.
- [13] 史占忠, 贾显明, 张敬涛, 等. 三江平原春玉米低温冷害发生规律及防御措施[J]. *黑龙江农业科学*, 2003(2): 7-11.
- [14] 田宝星, 于敏, 李浩然, 等. 黑龙江省春季低温指数及其对作物产量的影响[J]. *中国农学通报*, 2018, 34(25): 97-103.
- [15] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. *植物学通报*, 2002, 19(1): 30-38.
- [16] KOCH K E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 509-540.
- [17] BORIBOONKASET T, THEERAWITAYA C, YAMADA N, et al. Regulation of some carbohydrate metabolism-related genes, starch and soluble sugar contents, photosynthetic activities and yield attributes of two contrasting rice genotypes subjected to salt stress[J]. *Protoplasma*, 2013, 250(5): 1157-1167.
- [18] YAO Y X, DONG Q L, YOU C X, et al. Expression analysis and functional characterization of apple *MdVHPI* gene reveals its involvement in Na⁺, malate and soluble sugar accumulation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49(10): 1201-1208.
- [19] PRICE J, LI T C, KANG S G, et al. Mechanisms of glucose signaling during germination of *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(3): 1424-1438.
- [20] ROLDÁN M, GÓMEZ-MENA C, RUIZ-GARCÍA L, et al. Sucrose availability on the aerial part of the plant promotes morphogenesis and flowering of *Arabidopsis* in the dark[J]. *The Plant Journal*, 1999, 20(5): 581-590.
- [21] ZHOU L, JANG J C, JONES T L, et al. Glucose and ethylene signal transduction crosstalk revealed by an *Arabidopsis* glucose-insensitive mutant[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(17): 10294-10299.
- [22] HANSON J, JOHANNESSON H, ENGSTRÖM P. Sugar-dependent alterations in *Cotyledon* and leaf development in transgenic plants expressing the HDZhdip gene *ATHB13*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, 45(3): 247-262.
- [23] LIU C T, MAO B G, OU S J, et al. OsZIP71, a bZIP transcrip-

- tion factor, confers salinity and drought tolerance in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 2014, 84(1/2): 19-36.
- [24] LIU C T, OU S J, MAO B G, et al. Early selection of bZIP73 facilitated adaptation of *japonica* rice to cold climates[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3302.
- [25] LIU C T, SCHLÄPPI M R, MAO B G, et al. The bZIP73 transcription factor controls rice cold tolerance at the reproductive stage[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(9): 1834-1849.
- [26] XIANG Y, HUANG Y M, XIONG L Z. Characterization of stress-responsive *CIPK* genes in rice for stress tolerance improvement[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(3): 1416-1428.
- [27] TAMMINEN I, MAKELA P, HEINO P, et al. Ectopic expression of *ABI3* gene enhances freezing tolerance in response to abscisic acid and low temperature in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Journal*, 2001, 25(1): 1-8.
- [28] KIM D, LANGMEAD B, SALZBERG S L. HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements[J]. *Nature Methods*, 2015, 12(4): 357-360.
- [29] LIAO Y, SMYTH G K, SHI W. FeatureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features[J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(7): 923-930.
- [30] WANG L K, FENG Z X, WANG X, et al. DEGseq: an R package for identifying differentially expressed genes from RNA-seq data[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(1): 136-138.
- [31] KANEHISA M, ARAKI M, GOTO S, et al. KEGG for linking genomes to life and the environment[J]. *Nucleic Acids Research*, 2008, 36(D): 480-484.
- [32] YI F, GU W, CHEN J, et al. High temporal-resolution transcriptome landscape of early maize seed development[J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(5): 974-992.
- [33] XIONG L M, SCHUMAKER K S, ZHU J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(S): 165-183.
- [34] 罗宁, 魏湜, 李晶, 等. 低温胁迫对玉米苗期根系特征及电导率的影响[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(10): 2694-2699.
- [35] 于文颖, 冯锐, 纪瑞鹏, 等. 苗期低温胁迫对玉米生长发育及产量的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2013, 31(5): 220-226.
- [36] 刘芬. 低温胁迫对细枝木麻黄无性系生理指标和转录组的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [37] PACHECO J M, RANOCHA P, KASULIN L, et al. Apoplastic class III peroxidases PRX62 and PRX69 promote *Arabidopsis* root hair growth at low temperature[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 1310.
- [38] RUAN Y L. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 33-67.
- [39] KLOTKE J, KOPKA J, GATZKE N, et al. Impact of soluble sugar concentrations on the acquisition of freezing tolerance in accessions of *Arabidopsis thaliana* with contrasting cold adaptation - evidence for a role of raffinose in cold acclimation[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(11): 1395-1404.
- [40] LI X, DU J, GUO J J, et al. The functions of cucumber sucrose phosphate synthases 4 (CsSPS4) in carbon metabolism and transport in sucrose- and stachyose-transporting plants[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 228: 150-157.
- [41] ZOU Y P, MA L J, DONG H T, et al. *PstTPSI*, the trehalose-6-phosphate synthase gene of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, involves in cold stress response and hyphae development[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2017, 100: 201-208.
- [42] GARG A K, KIM J K, OWENS T G, et al. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, 99(25): 15898-15903.
- [43] LI Y M, LIANG G P, NAI G J, et al. VaSUS₂ confers cold tolerance in transgenic tomato and *Arabidopsis* by regulation of sucrose metabolism and ROS homeostasis[J]. *Plant Cell Reports*, 2023, 42(3): 505-520.
- [44] ZHUANG L L, YUAN X Y, CHEN Y, et al. PpCBF₃ from cold-tolerant Kentucky bluegrass involved in freezing tolerance associated with up-regulation of cold-related genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*[J]. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0132928.
- [45] YANG A, DAI X Y, ZHANG W H. A R2R3-type MYB gene, *Os-MYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(7): 2541-2556.
- [46] 时晓芳, 林玲, 黄秋秘, 等. 阳光玫瑰葡萄冬果品质及糖代谢响应光质机理[J]. *南方农业学报*, 2024, 55(8): 2286-2294.
- [47] 孙劲伟, 王圣燕, 范弟武, 等. C源与NP添加对Cd胁迫下林地土壤呼吸作用的影响[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2024, 48(1): 140-146.
- [48] 张学彪, 倪忠, 庄义庆. 外源海藻糖对NaCl胁迫下大豆幼苗的影响[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(21): 116-122.
- [49] 樊瑶羽薇, 仁增朗加, 董建梅, 等. 西藏野生石榴果实重要性状与综合评价[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2023, 47(4): 73-80.
- [50] 侯会, 苏涵, 王维, 等. 外源施用6-磷酸海藻糖生物制剂对甘薯营养品质和产量的影响[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(18): 105-113.
- [51] 陈瑶瑶, 严良文, 刘建汀, 等. 黄秋葵果实发育过程中细胞壁组成成分、糖代谢及相关酶活性的变化[J]. *江苏农业学报*, 2023, 39(5): 1217-1224.
- [52] ROLLAND F, SHEEN J. Sugar sensing and signalling networks in plants[J]. *Biochemical Society Transactions*, 2005, 33(Pt 1): 269-271.
- [53] ROLLAND F, BAENA-GONZALEZ E, SHEEN J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 675-709.

(责任编辑:石春林)