

基于 WGCNA 的甘蔗细胞壁建成和糖分积累调控网络分析

颜 宁¹, 王茂瑶¹, 李欣茹¹, 沈银娟¹, 李 鸣², 张木清¹, 黄江锋^{1*}

1. 广西大学农学院/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室/广西甘蔗生物学重点实验室, 广西南宁 530004; 2. 广西农业科学院甘蔗研究所, 广西南宁 530007

摘 要: 甘蔗是重要的糖料作物和能源作物, 糖分积累和细胞壁建成是其生长发育中的重要生物学过程。本研究以甘蔗品种新台糖 22 号为试验材料, 采集其第 1、3、5 节叶片, 第 1、3、5、7、11、17 节间茎髓和第 3、5、7、11、17 节间茎皮进行转录组测序。对获得的 42 份转录组数据利用 WGCNA 构建基因共表达矩阵, 获得 34 个共表达模块。其中鉴定到与第 1 节叶片、第 7 节间茎髓和第 5 节间茎皮特异显著正相关的 midnightblue、purple 和 magenta 模块, KEGG 代谢通路和 GO 功能富集分析表明这些模块参与了其组织中特定的生物学过程。Blue、yellow、turquoise 和 black 模块分别主要在叶、幼髓、幼嫩节间和茎皮中表达, 最终在 blue 模块中挖掘到参与光合作用的关键酶, 包括 LFN1、PSAK、PETE、PSAN 和 NADP-ME4 等, 这些酶对甘蔗糖分的产生及积累十分关键。在 yellow 模块中, 构建以 SUS4 为核心的蔗糖代谢网络, 包括 SWEET2 等一系列与糖转运相关的酶和蛋白, 证实了茎髓是甘蔗运输和储藏蔗糖的主要场所。在 turquoise 模块中, 鉴定到可能参与初生细胞壁合成与修饰的糖蛋白和酶; 调控次生细胞壁生物合成的转录因子 NST1 与其他修饰细胞壁的酶富集在 black 模块中, 表明该模块可能参与茎皮的细胞壁沉积, 为甘蔗提供机械强度与防御外界胁迫的屏障。以上结果为研究甘蔗糖分积累和细胞壁建成的调控网络提供重要参考。

关键词: 甘蔗; WGCNA; 糖分积累; 细胞壁; 转录组; 调控网络

中图分类号: S566.1 文献标志码: A

Unraveling the Complex Regulatory Networks Controlling Sugarcane Cell Wall Synthesis and Sugar Content via WGCNA

YAN Ning¹, WANG Maoyao¹, LI Xinru¹, SHEN Yinjuan¹, LI Ming², ZHANG Muqing¹, HUANG Jiangfeng^{1*}

1. College of Agriculture, Guangxi University / State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources / Guangxi Key Laboratory of Sugarcane Biology, Nanning, Guangxi 530004, China; 2. Sugarcane Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China

Abstract: Sugarcane is a crucial crop for both sugar and bioenergy production, with sugar accumulation and cell wall formation being critical biological processes during its growth and development. This study employed transcriptome sequencing on the ROC22 sugarcane variety, collecting samples from leaves at the 1st, 3rd, and 5th nodes, bark tissues at the 3rd, 5th, 7th, 11th, and 17th internodes, and pith tissues at the 1st, 3rd, 5th, 7th, 11th, and 17th internodes. A comprehensive analysis of 42 transcriptome datasets using Weighted Gene Co-expression Network Analysis (WGCNA) revealed 34 distinct co-expression modules. Notably, the midnight blue, purple, and magenta modules demonstrated significant and specific correlations with the 1st node leaf, 7th internode pith, and 5th internode bark, respectively. KEGG and GO enrichment analyses indicated that the modules participated in tissue-specific biological processes. The blue, yellow, turquoise, and black modules were primarily expressed in leaves, young pith, immature internodes, and bark, respectively. Within the blue module, key enzymes implicated in photosynthesis were identified, such as LFN1, PSAK, PETE, PSAN, and NADP-ME4, which are essential for the initial production and accumulation of sugar in sugarcane. The yellow module featured a sucrose metabolism network centered on SUS4, including SWEET2 and an array of sugar

收稿日期 2025-02-22; 接受日期 2025-03-24

基金项目 广西自然科学基金项目 (No. 2022GXNSFAA035547); 广西科技重大专项 (桂科 AA22117001)。

作者简介 颜 宁 (2000—), 男, 硕士研究生, 研究方向: 甘蔗遗传育种。*通信作者 (Corresponding author): 黄江锋 (HUANG Jiangfeng), E-mail: supercane.hjf@gxu.edu.cn。

transport-related enzymes and proteins, suggesting that the pith serves as the primary site for sugar transport and storage in sugarcane. The turquoise module contained glycoproteins and enzymes potentially involved in the synthesis and modification of the primary cell wall. Meanwhile, transcription factor NST1, which regulates secondary cell wall biosynthesis, along with other cell wall-modifying enzymes in the black module, may contribute to cell wall deposition in the cortex, providing mechanical strength and a barrier against external stresses for sugarcane. The findings would provide important references for studying the regulatory networks of sugar accumulation and cell wall formation in sugarcane.

Keywords: sugarcane; WGCNA; sugar accumulation; cell wall; transcriptome; regulatory network

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.07.014

甘蔗 (*Saccharum* spp. Hybrid) 属多年生草本植物, 是全球重要的糖料作物和能源作物, 对世界食糖生产和可再生能源发展做出重要贡献; 其以极高的太阳能转化效率成为已知作物中生物量最高的 C_4 作物^[1]。甘蔗茎由多个节段组成, 节间主要由髓和皮构成, 糖分主要储存在茎髓的薄壁细胞中, 而茎皮主要由木质化的纤维组成, 为甘蔗提供机械强度支撑以保证其直立生长。作为主要的收获器官, 蔗茎占了生物质总量的 80%~85%^[2]; 在生长发育过程中, 蔗茎的髓中积累了大量的糖分, 包括蔗糖、葡萄糖、果糖等和其他还原糖^[3]。此外, 甘蔗茎秆含有丰富的纤维, 这些纤维是由细胞壁木质化程度不同的细胞组成。

甘蔗的糖分性状极其复杂, 不仅受遗传因素影响, 更容易受环境影响。因此, 深入挖掘甘蔗糖分代谢及转运积累的调控网络具有重要意义。在甘蔗属割手密种中, 有关 C_4 光合代谢的分子机制得到了较深入的研究。其中 NADP-ME 对 C_4 植物的光合作用至关重要, *SsC4NADP-ME2* 受到 *ABI5* 的调节, 参与了高效的碳固定并降低光呼吸率^[4]。苹果酸脱氢酶 (malate dehydrogenase, MDH) 也是 C_4 光合途径中重要的酶, 它催化苹果酸 (malate) 与草酰乙酸 (oxaloacetate, OAA) 之间的可逆转化, 并在这一过程中生成或消耗 NADH, 释放的 CO_2 用于卡尔文循环, 从而提高 CO_2 的浓度, 减少光呼吸^[5]。光合作用是植物糖分积累的关键环节, 植物通过光合作用同化空气中的 CO_2 , 生成的碳水化合物主要以蔗糖的形式被糖转运蛋白转运到非光合器官进行储存。在甘蔗属割手密种中, 一系列 SWEETs 被证实在光合组织以及茎秆中参与了糖的转运^[6-7]。此外, 镁离子转运蛋白和 WRKY 转录因子也被证实在甘蔗光合作用中具有关键作用^[8]。NADP 苹果酸酶 (NADP-ME) 在 C_4 光合途径中具有关键作用, 它催化了苹果酸

的脱羧反应, 促进 CO_2 高效传输到 Rubisco, 从而提高光合效率^[9]。

植物细胞壁主要分为初生细胞壁和次生细胞壁。初生壁主要由纤维素、半纤维素、果胶和糖蛋白组成, 具有灵活性和可塑性, 以供细胞伸长生长形成特定的细胞形态。次生细胞壁建成与植物的结构支撑、病原防御、信号传导以及形态结构息息相关, 其主要由纤维素、木质素和半纤维素组成^[10]。甘蔗茎秆的穿刺力试验表明, 甘蔗茎皮中纤维素的含量与茎秆的机械强度呈显著正相关^[11]; 此外, 作为良好的生物能源的原料, 如何改良甘蔗渣中各组分的含量及结构成为学者们广泛研究的主题。JUNG 等^[12]利用 TALEN 技术对咖啡酸氧-甲基转移酶 (caffeic acid O-methyltransferase, COMT) 的保守区域进行编辑, 突变系的木质素含量显著降低, 而半纤维素含量增加, 改善了用于生产木质纤维素乙醇的细胞壁特征。在水稻中异源表达甘蔗 SHINE1 会增加转基因株系中的果胶、纤维素含量, 降低木质素水平, 并同步提升茎秆糖化效率及生物量, 揭示其通过细胞壁组分重构优化木质纤维素利用的潜力^[13]。目前的研究已经证实 NAC 和 MYB 转录因子作为转录调控的主开关, 控制着拟南芥和其他维管植物次生细胞壁生物合成的部分程序^[14-16]。RGP 属于糖基转移酶家族, 参与了细胞壁多糖的合成与修饰^[17]; 过氧化物酶 *PER52* 在拟南芥中参与了木质素的合成, 突变体 *per52* 中 S 型木质素单体/G 型木质素单体比率的降低说明了 *PER52* 在 S 型木质素单体生物合成中的潜在功能^[18]。尽管在其他模式作物中, 次生细胞壁生物合成的调控网络得到了较深入的研究, 但在甘蔗中仍待深入研究。

加权基因共表达网络分析 (weighted correlation network analysis, WGCNA) 广泛应用于生物基因表达数据的研究, 该分析通过识别基因之间

的共表达关系，并通过构建基因网络来分析复杂的生物现象^[19]。在甘蔗逆境胁迫、养分运输、生长发育及病害抗性研究中，WGCNA 也发挥了重要的作用。李佩婷等^[20]对斑茅和 YCE96-40 进行干旱处理，分析 2 个品种在干旱处理下差异表达的基因，筛选出 26 个与干旱响应相关的转录因子。TANG 等^[21]研究甘蔗分蘖苗对干旱的响应，获得与干旱胁迫下生理变化显著相关的共表达模块和枢纽基因。张恒燕等^[22]则挖掘到可能参与甘蔗节间伸长的关键基因。孔垂豹等^[23]探究不同施肥水平下丛枝菌根真菌对甘蔗生长和养分相关基因表达的影响，筛选到与氮、磷吸收转运相关的候选基因。HUI 等^[24]比较割手密和热带种对缺氮响应的转录组，成功鉴定并克隆了参与氮代谢的关键基因 ScNRT2.3。WU 等^[25]分析易感黑穗病品种 ROC22 和抗黑穗病品种 YT93-159 接种 *Sporisorium scitamineum* 后的转录组数据，筛选到正调控和负调控甘蔗黑穗病抗性的关键基因。随着甘蔗栽培种基因组的发表^[26-28]，使得进一步阐明

甘蔗生化过程的分子机理成为可能。本研究获得甘蔗栽培种新台糖 22 号不同节间叶片、茎皮和茎髓的转录组数据，利用 WGCNA 构建不同组织中基因的共表达网络，旨在为进一步研究甘蔗糖分积累和细胞壁建成的调控网络提供基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料为甘蔗品种新台糖 22 号，种植于广西崇左市扶绥县广西大学农科新城基地（22°31'5.85"N，107°47'17.66"E）。在甘蔗成熟期，选取长势一致的甘蔗，分别快速采集甘蔗第 1、3、5 节叶（R1Y、R2Y、R3Y），第 1、3、5、7、11、17 节间茎髓（R1S、R3S、R5S、R7S、R11S、R17S），第 3、5、7、11、17 节间茎皮（R3P、R5P、R7P、R11P、R17P）（图 1），快速剥离并用锡纸包裹投入液氮中。每个样品设置 3 个生物学重复，样品送至北京诺禾致源科技股份有限公司进行转录组测序。

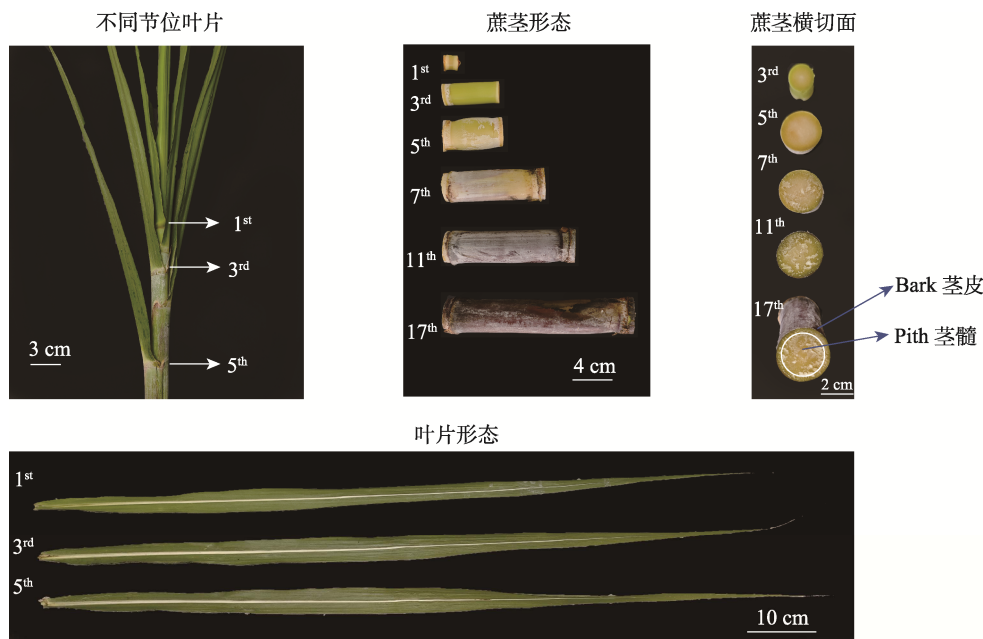


图 1 甘蔗不同叶片及节间形态
Fig. 1 Morphology of different leaves and internodes in sugarcane

1.2 方法

1.2.1 转录组数据处理 对获得的测序原始数据进行质控和过滤，使用 FastQC 软件对测序所得 FASTQ 格式的原始数据进行质量评估，检测数据的总体质量、碱基质量分布、接头污染及低质量读取情况。根据质控结果，采用 Trimmomatic 工

具对数据进行剪切，去除接头序列和低质量碱基（Q<20），确保下游分析的数据质量。使用 HISAT2 工具将质控后的序列批量比对至甘蔗栽培种的参考基因组 ZZ1（中蔗 1 号）^[27]，确定每个 reads 在基因组中的位置。使用 Samtools 将 sam 文件转换成 bam 文件，比对完成后用计数工具

feature counts 统计每个转录本的读取数, 随后算出基因的 TPM (transcripts per million) 值。

1.2.2 基因加权共表达网络分析 使用 R 语言 WGCNA 包, 对各节间组织基因进行加权共表达网络构建。为确保网络构建的稳定性和准确性, 过滤掉方差为 0 和缺失样本超过 10% 的基因, 并选择在 3 个生物学重复中平均 TPM 大于 5 的基因进行共表达矩阵的构建。利用 WGCNA 包中的 pickSoftThreshold 计算加权系数 $\beta=1\sim 20$ 范围内基因的平均连接度。 β 应选取相关系数 R^2 接近 0.8, 同时对应的 β 值下还要保证一定的基因连接度。使用 blockwiseModules 自动将邻接矩阵转化为拓扑重叠矩阵 (topological overlap matrix, TOM), 其中模块最少基因数为 30 (minModuleSize=30), 模块合并参数为 0.25 (mergeCutHeight=0.25), 其他参数按照默认。

1.2.3 模块基因富集分析及基因互作网络构建 将目标模块中的基因蛋白序列提交至 eggNOG-mapper v2 在线网站进行注释^[29], 使用 Tltools 软件^[30]分别进行 KEGG 代谢通路和 GO 功能富集分析, 通过在线网站 chipLOT (<https://www.chipLOT.online>) 对富集结果进行可视化分析。kME (Module Eigengene Connectivity, 模块特征值连接性) 用于衡量基因与模块特征值的关联度, kME 高的基因通常在网络中具有更高的连接性, 对模块的功能起到关键作用。为了获得模块内代表性基因, 设置边权重阈值为 0.1, 对目标模块内 kME>0.8 的基因的互作信息导出至软件 cytoscape^[31]。将导出的基因蛋白序列提交至拟南芥数据库 TAIR (<https://www.arabidopsis.org>) 进行同源比对, 根据注释信息选择出关键基因。再根据网络的 Degree 值选出前 10% 的网络核心基因, 与候选关键基因构建基因互作调控网络。

2 结果与分析

2.1 基因共表达网络分析

过滤掉低表达基因后, 对各节间组织过滤得到的转录本表达量进行相关性计算并进行层次聚类分析, 结果显示在 48 个样品中无明显离群样本 (图 2), 并且同一组织的不同生物学重复间表达模式相似, 说明数据整体质量较高, 试验的重复性良好, 利于后续构建的基因共表达网络更加稳定。通过 pickSoftThreshold 计算合适的加权系数 β , 如图 3 显示, 当 $\beta=9$ 时, 无尺度网络拟合指数 R^2 大于 0.8, 且平均连通性趋近于 0, 以此软阈值构建无尺度网络。采用动态剪切算法对基因进行聚类, 并计算每个模块的特征向量值合并相似模块, 最终得到 34 个模块。每个模块用不同颜色表示, 其中 grey 模块表示未明确分配到任何模块的基因 (图 4), 该模块可能包含许多植物基本生命活动所需的管家基因, 这些基因不随组织的变化而波动, 因此未被分配到其他共表达模块中。

2.2 基因共表达网络与不同组织样品的关联分析

为了进一步探究不同节间组织的生化差异, 对模块特征基因 (module eigengenes, MEs) 与样品类型进行相关性分析 (图 5)。结果表明, 部分模块在不同组织类型中呈现不同的相关性, 且与特定类型的组织显著相关 ($P<0.05$)。其中, 在 6 个茎髓组织样品中, purple 模块与第 7 节间茎髓 (R7S) 显著相关, 达到 $0.83 (P=7\times 10^{-12})$; 在 6 个茎皮组织中, paleturquoise 模块与第 17 节间茎皮 (R17P) 显著相关, 达到 $0.76 (P=7\times 10^{-9})$; 在 3 个叶组织中, midnightblue 模块与第 1 节叶 (R1Y) 显著相关, 达到 $0.91 (P=5\times 10^{-17})$; 且这 3 个模块在其他组织均无显著相关性, 说明其

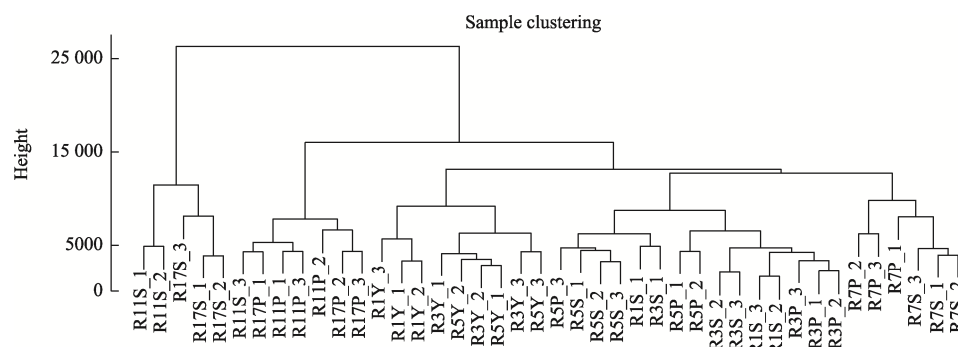


图 2 样本层次聚类分析

Fig. 2 Hierarchical clustering analysis of samples

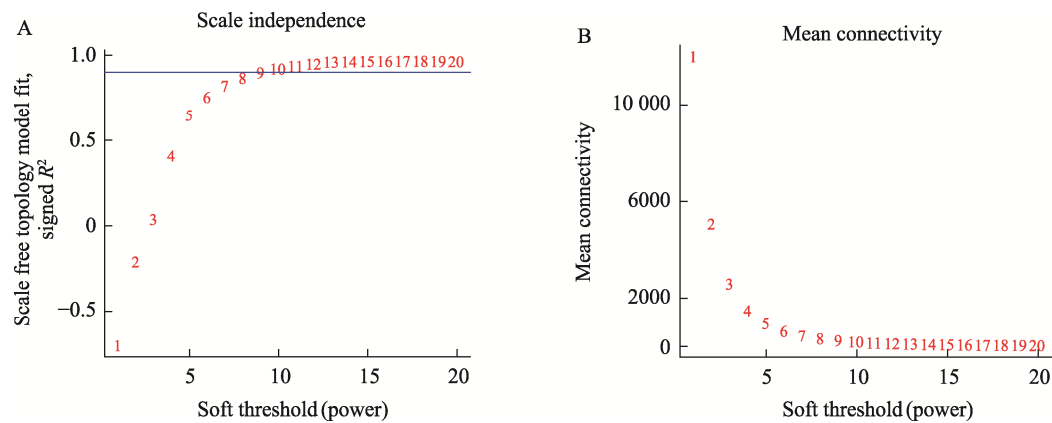


图 3 最佳软阈值的选择

Fig. 3 Selection of optimal soft threshold (power)

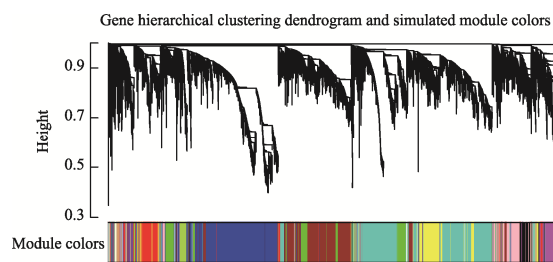


图 4 基因聚类树与模块构建

Fig. 4 Gene cluster tree and module construction

可能分别在这 3 个部位参与着特定的生物学过程。此外，部分模块在同一类型的组织中呈现出广泛正相关。如 yellow、lightcyan 等模块在发育的茎髓中呈广泛正相关；black 等模块在茎皮组织呈广泛正相关，而 blue 模块则在叶组织中呈特异正相关；说明这些模块中的特征基因在其组织中特异表达，并调控着相关的代谢活动。

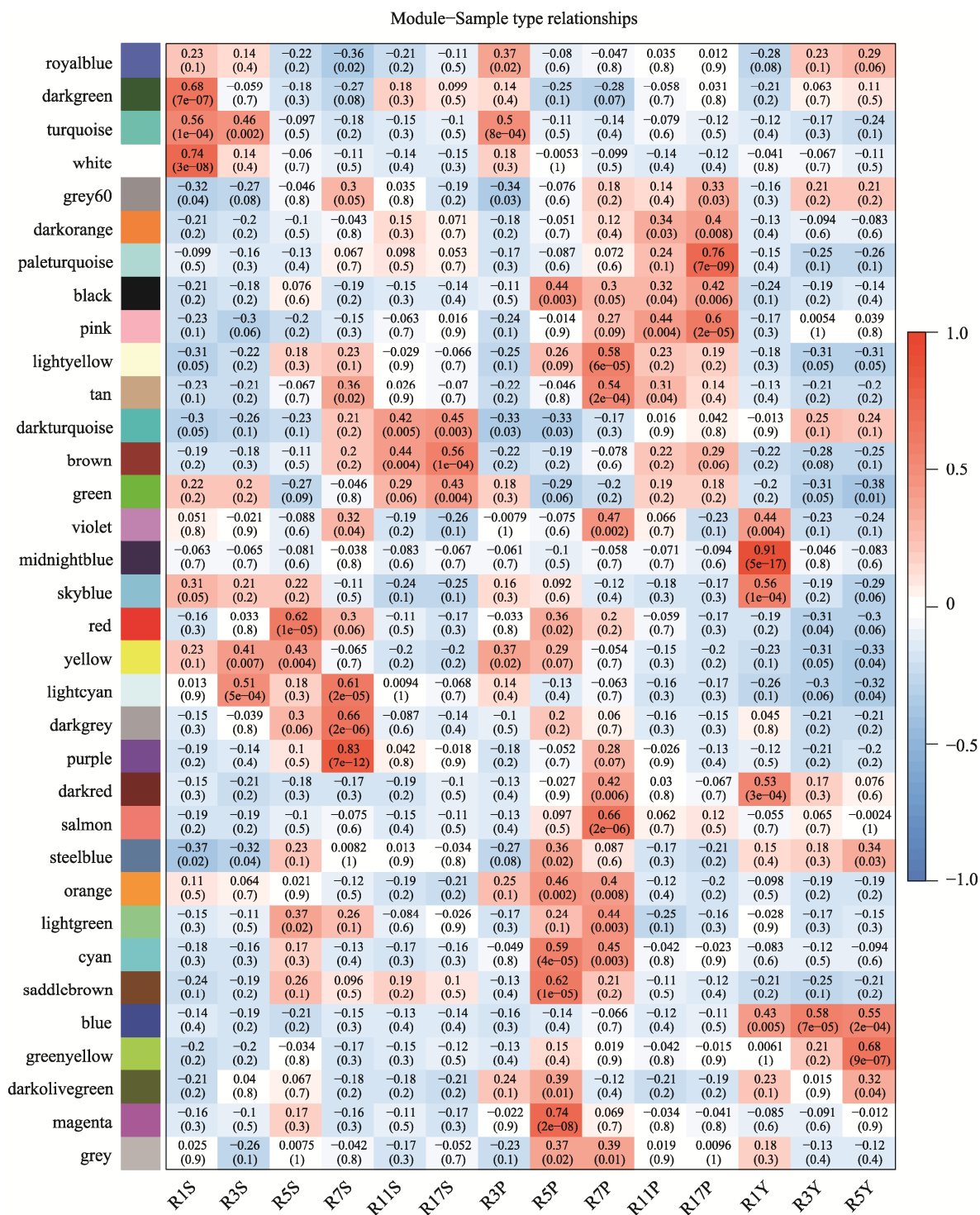
2.3 特异表达模块基因功能富集分析

在样品类型与模块的关联分析中，purple、paleturquoise、magenta、midnightblue 模块分别与 R7S、R17P、R5P、R1Y 呈显著正相关 ($r>0.7$, $P<0.05$)，表明这些模块分别在其特定部位发挥特定作用。这 4 个模块分别含 602、43、1024、217 个基因，由于 paleturquoise 模块中的基因数量较少，因此仅对其余 3 个模块中的基因进行 KEGG 代谢通路和 GO 功能富集分析。为了挖掘 3 个模块中的核心通路，根据富集的结果分别选择 enrich factor 和 Enrichment score 前 5 的 KEGG 代谢通路和 GO 功能通路进行可视化分析(图 6)。KEGG 代谢通路富集分析结果表明，midnightblue 模块中的基因富集在与光合作用相关及其他生命大分子的生物合成通路上，说明该模块中的基因

在第 1 节叶片中不仅参与光合作用，还参与其他生化活动。Purple 模块富集在以苯丙氨酸代谢 (phenylalanine metabolism) 为中心组成的次级代谢网络中，参与次级代谢物的合成与代谢，反映了第 7 节间茎髓中丰富的代谢活动。Magenta 模块中的基因则主要集中在信号传导途径上，包括对环境信号的感知、传递、响应和对植物激素信号的传导、响应；其中部分基因富集在 GTP-结合蛋白上，作为信号传导途径中的重要角色，进一步说明第 5 节间茎皮中存在活跃的信号传导。GO 功能富集分析的结果基本与 KEGG 代谢通路富集的结果相对应，purple 模块部分基因富集到了细胞编程性死亡 (programmed cell death) 这一生物过程，可能与苯丙氨酸代谢途径有一定的关系；magenta 模块在生物过程脱落通路 (abscission) 上富集，可能是该模块基因在激素等信号传导途径上活跃的结果。以上结果表明，甘蔗在某些特定的组织中可能发生着特别的生物学过程。

2.4 目标模块的关键基因挖掘与互作网络分析

为了探究甘蔗糖分积累和细胞壁建成调控通路中的关键基因，对 blue、yellow、turquoise 和 black 模块中的关键基因进行挖掘。这 4 个模块分别在同一组织中的特异表达表明，其对应叶片中的光合作用及碳水化合物合成、茎髓中的糖分运输和积累、幼嫩节间中初生细胞壁的建成、茎皮中的次生细胞壁沉积等生化过程中起到关键作用。因此，根据 kME 值初步筛选出模块中的关键基因，随后对这些基因进行拟南芥同源比对的功能注释(表 1)，并将比对到的关键基因与连接度前 15 的基因利用 cytoscape 进行互作网络的可视化分析(图 7)。在 blue 模块中，比对到多个



纵轴每行代表不同的模块，横轴每列代表不同的样本类型；红色表示模块与样本类型呈正相关，蓝色表示模块与样品类型呈负相关；格子上的数字代表相关性系数，下方括号中的数字代表显著性。

Each row of the vertical axis represents a different module, and each column of the horizontal axis represents a different sample type; red color indicates a positive correlation between the module and the sample type, and blue color indicates a negative correlation between the module and the sample type; the numbers above each grid represent the correlation coefficients, and the numbers in parentheses at the bottom represent significance

图 5 基因共表达模块与样品类型的相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis between gene co-expression modules and sample types

光合作用中的关键酶基因，如 *LFNR1*、*PSAK*、*PETE*、*PSAN* 参与了电子传递或接受的酶，是光合作用中能量转换的重要一环；*TIM*、*MDH*、

GAPB、*PGK2*、*S 1,7 BPase*、*NADP-ME4* 则参与光合作用中的碳代谢，为碳水化合物的合成提供了碳骨架或中间产物。在 yellow 模块中，比对到

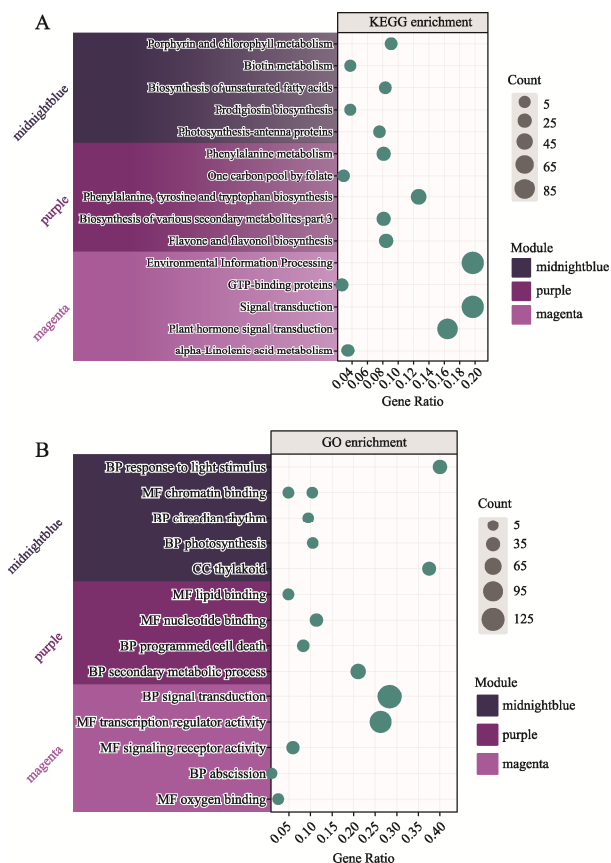


图 6 特异表达模块基因 KEGG 代谢通路和 GO 功能富集分析

Fig. 6 KEGG and GO enrichment analysis in specifically expressed modules

糖转运和糖合成相关的蛋白基因，其中 *SUS4* 是参与蔗糖代谢的关键酶基因之一^[32]，它调节植物体内蔗糖的合成与分解，帮助植物有效利用碳资源；*SWEET2* 参与了糖的跨膜运输，在糖从光合组织运送到非光合组织过程中起到关键作用^[33]；*CHC1* 在细胞内的膜转运、胞内运输及内吞作用中发挥着关键作用，包括糖、蛋白质和其他生物大分子的内吞和转运过程^[34]。在 *turquoise* 模块中，比对到木聚糖糖基转移酶基因 *MUC121*，*MUC121* 参与半纤维素木聚糖的合成^[35]；*PMEI9* 是果胶甲酯酶抑制子（pectin methylesterase inhibitor, PME1），通过调控 PME 活性维持细胞壁的动态平衡^[36]；还比对到作用于细胞壁调控细胞伸长与扩张的 *MSBP1* 和 *AGAL1* 基因^[37-38]。在 *black* 模块中，则比对到调控次生细胞壁生物合成的关键转录因子基因 *NST1*^[14, 39]以及参与细胞壁形态建成的基因 *CESA3*、*PER52* 和 *RGP2*；*RABA4A* 编码的酶可能参与了细胞壁聚合物或修饰这些聚合物的酶到达细胞壁的过程^[18, 40-42]。这些关键基

表 1 目标模块中关键基因与拟南芥基因的同源比对

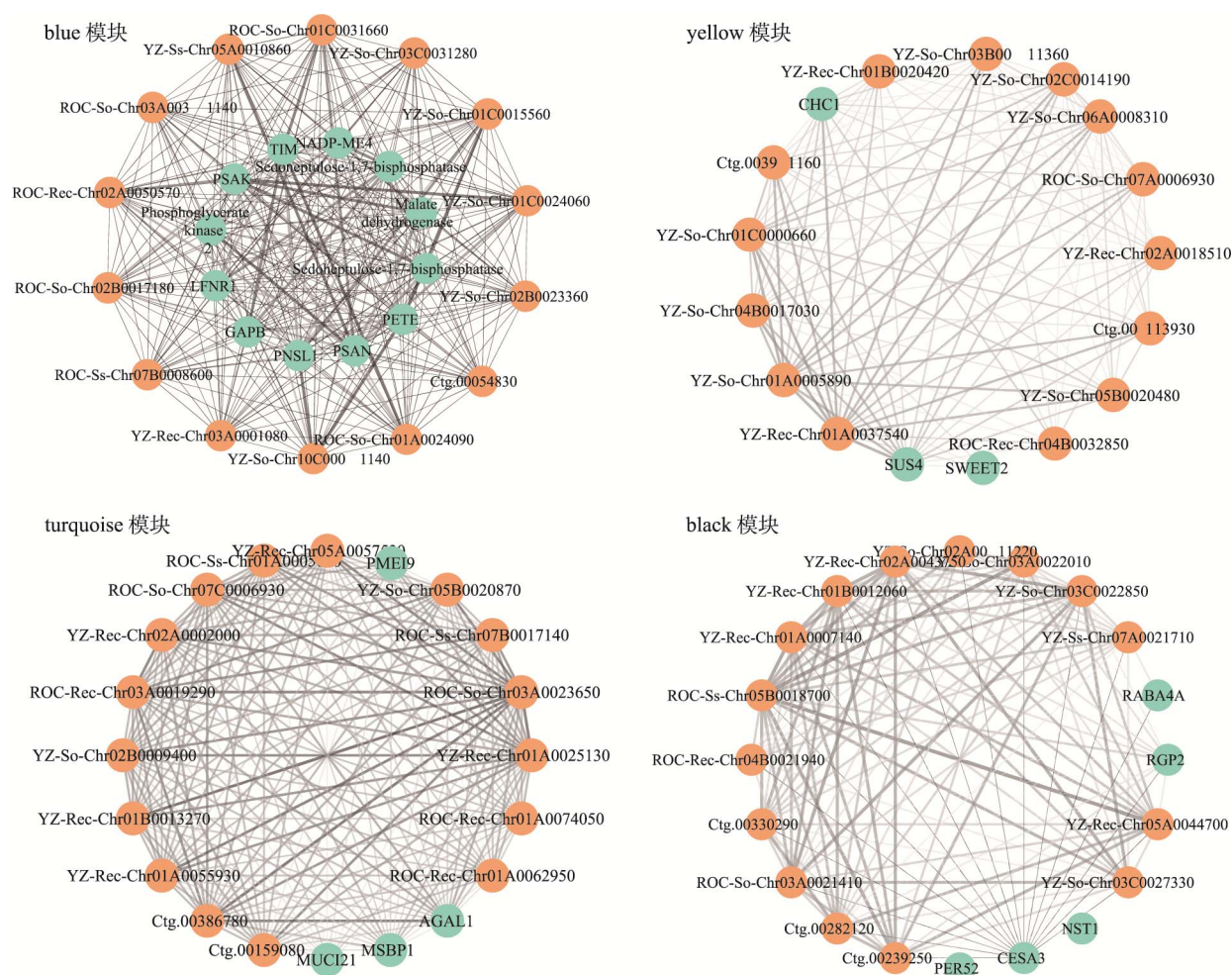
Tab. 1 Homology blast of key genes in target modules in *Arabidopsis thaliana*

模块 Module	关键基因 Key gene	拟南芥同源基因 Homologous gene in <i>Arabidopsis thaliana</i>
Blue	<i>ROC-Rec-Chr02A0045690</i>	<i>AT5G66190/LFN1</i>
	<i>ROC-Rec-Chr04A0000310</i>	<i>AT1G76100/PETE</i>
	<i>ROC-So-Chr05A0005080</i>	<i>AT1G30380/PSAK</i>
	<i>ROC-So-Chr05A0036610</i>	<i>AT2G21170/TIM</i>
	<i>ROC-So-Chr08B0011320</i>	<i>AT5G58330/Malate dehydrogenase</i>
	<i>ROC-Ss-Chr06B0005590</i>	<i>AT5G64040/PSAN</i>
	<i>YZ-Rec-Chr01B0030630</i>	<i>AT1G42970/GAPB</i>
	<i>YZ-Rec-Chr01B0048040</i>	<i>AT2G39470/PNSL1</i>
	<i>YZ-Rec-Chr02A0028560</i>	<i>AT3G55800/Sedoheptulose-1,7-bisphosphatase</i>
	<i>YZ-So-Chr02B0014110</i>	<i>AT1G79750/NADP-ME4</i>
	<i>YZ-So-Chr06A0012400</i>	<i>AT1G56190/Phosphoglycerate kinase 2</i>
	<i>YZ-Ss-Chr02A0027470</i>	<i>AT3G55800/Sedoheptulose-1,7-bisphosphatase</i>
	<i>Ctg.00017430</i>	<i>AT5G64060/NST1</i>
	<i>Ctg.00360070</i>	<i>AT5G15650/RGP2</i>
	<i>ROC-So-Chr05A0006390</i>	<i>AT5G65270/RABA4A</i>
	<i>ROC-Ss-Chr05A0016390</i>	<i>AT5G05340/PER52</i>
Black	<i>YZ-Rec-Chr01B0014350</i>	<i>AT5G05170/CESA3</i>
	<i>YZ-Rec-Chr05A0013200</i>	<i>AT3G10320/MUC121</i>
	<i>YZ-So-Chr01A0027010</i>	<i>AT5G52240/MSBP1</i>
	<i>YZ-So-Chr04C0020150</i>	<i>AT1G62770/PMEI9</i>
Turquoise	<i>YZ-So-Chr05A0017330</i>	<i>AT5G08380/AGAL1</i>
	<i>ROC-So-Chr01D0016820</i>	<i>AT3G43190/SUS4</i>
	<i>ROC-So-Chr02A0009960</i>	<i>AT3G14770/SWEET2</i>
Yellow	<i>YZ-Rec-Chr07A0002930</i>	<i>AT3G11130/CHC1</i>

因的发现揭示了不同组织中的一些特定生理过程，为深入解析甘蔗糖分积累和细胞壁建成的分子机制提供新的研究方向，同时也为改良甘蔗品质和抗逆性提供潜在的靶点。

2.5 核心基因的鉴定与互作网络分析

为了进一步探究这 4 个关键模块内关键基因与核心基因的关系，利用 *cytoscape* 计算出网络内连接度前 5 的基因，并通过 *eggNOG* 在线网站对这些基因进行功能注释（图 8，表 2）。在 *blue* 模块中，*Ctg.00355890* 编码核糖体 L27 蛋白（ribosomal L27 protein），核糖体 L27 蛋白在核糖体上参与蛋白质的合成^[43]，可能在光合作用中的酶合成中起到辅助作用。*ROC-Ss-Chr07B0008600* 和 *ROC-Rec-Chr06A0047720* 分别编码了氨基水解酶



模块圆圈代表网络的节点，连线代表网络中的互作关系，连线越粗、颜色越深说明 2 个节点互作的权重值越大；

黄色节点为网络中连接度前 15 的基因，绿色节点为关键基因。

Circles denote network nodes, and lines represent interaction relationships within the network. Thicker and darker lines indicate stronger interaction weights between two nodes. Yellow nodes represent the top 15 genes with the highest degree in the network, while green nodes denote key genes.

图 7 目标模块中的关键基因互作网络

Fig. 7 Key gene interaction networks in target modules

(amidohydrolase) 和Ⅲ类吡哆醛磷酸依赖的氨基转移酶 (class-III pyridoxal-phosphate-dependent aminotransferase)，这 2 个酶都在氮代谢途径中起到重要作用。而 *ROC-So-Chr02B0017180*、*YZ-Rec-Chr03A0001080* 未注释到明确的功能。在 yellow 模块中，*YZ-Rec-Chr01A0037540* 是一类 GTPase 家族成员，具有动力蛋白样的结构和功能特性。该超家族成员在细胞内参与多种重要的动力学过程，特别是在膜融合、分裂和囊泡运输中发挥关键作用^[44]。比对到的关键基因 *ROC-So-Chr01D0016820/SUS2* 也处于网络中较核心的位置，进一步说明甘蔗茎髓中发生着活跃的蔗糖代谢活动。*YZ-Rec-Chr01B0020420* 未得到明确的功能注释；*ROC-So-Chr06A0014940* 则属

于 Ras 家族。*YZ-Rec-Chr02A0018510* 编码了微管蛋白 (tubulin)，微管是细胞内的“高速公路”，许多分子马达蛋白 (如动力蛋白和驱动蛋白) 通过微管运送细胞器、囊泡和分子^[45]。结果进一步验证了 yellow 模块主要参与了茎髓中物质运输、糖分代谢等生理过程。在 turquoise 模块中，*ROC-So-Chr03A0023650* 属于阿拉伯半乳糖肽 (arabinogalactan peptide)，是一类植物中重要的糖蛋白，是细胞壁中重要的结构成分，与果胶和多糖相互作用，在细胞分裂和细胞壁松弛过程中扮演重要角色^[46]。*YZ-So-Chr02B0009400* 则属于细菌转移酶六肽 (bacterial transferase hexapeptide)，该结构域存在于许多糖基转移酶中，可能在细胞壁多糖的修饰中发挥着重要作用。*ROC-*

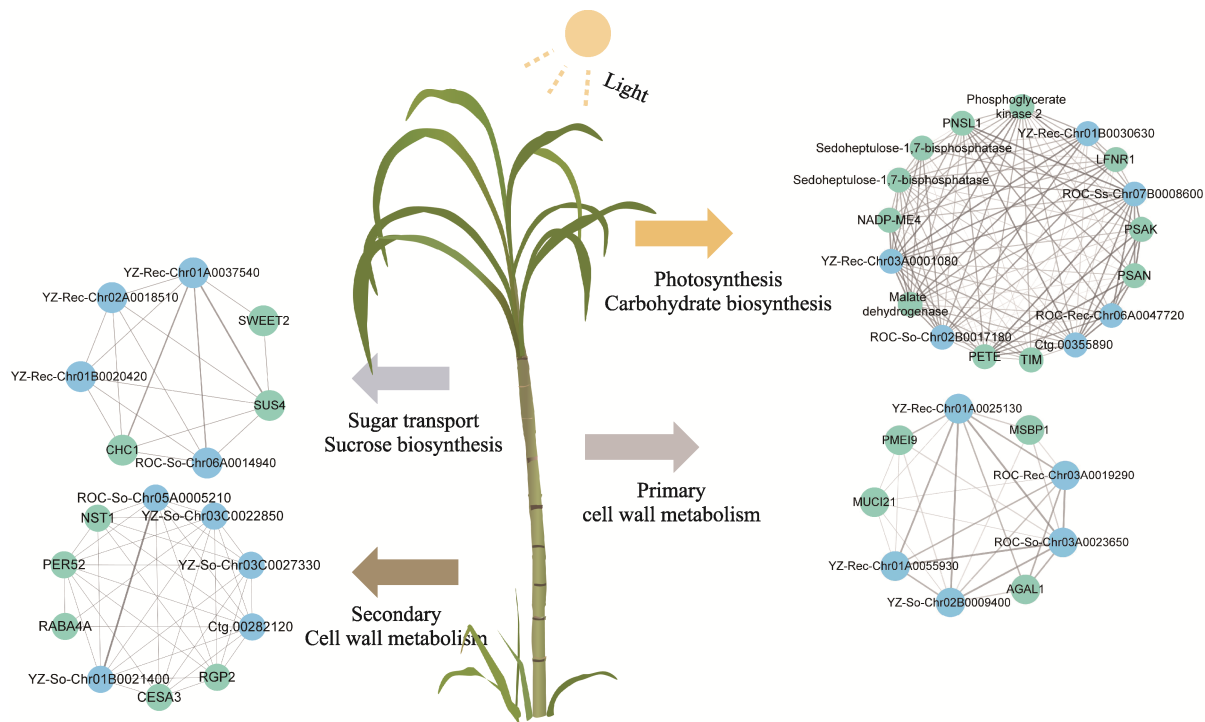


图 8 关键基因与网络核心基因的互作网络模式

Fig. 8 Interaction network pattern diagram of key genes and network core genes

RecChr03A0019290 未注释到明确功能, *YZ-Rec-Chr01A0055930* 含有蛋白激酶结构域。在 black 模块中, *ROC-So-Chr05A0005210*、*YZ-So-Chr01B0021400* 分别属于泛素结合酶家族 (ubiquitin-conjugating enzyme family) 和 GRAS 家族; *YZ-So-Chr03C0027330* 则含有 EF-hand 结构域, EF-hand 是一种典型的钙离子(Ca^{2+})结合结构域,能够响应钙离子信号^[47]。*Ctg.00282120* 编码了含有锌指结构的组蛋白去甲基化酶 (LSD1 zinc finger), 参与基因的表达调控^[48]。以上结果解释了模块中核心基因与目标关键基因的潜在联系,为深入解析目标调控网络提供更多参考。

3 讨论

甘蔗的生物质主要来源于地上部分的蔗叶和蔗茎,其中叶片通过光合作用将产物运输至蔗茎,驱动糖分积累,是糖分代谢与转运的关键部位。成熟蔗茎由多个节间组成,糖分积累呈动态变化:下部节间积累时间较长趋于饱和,而上部幼嫩节间糖分转运更活跃,因此可认为甘蔗生长与糖分积累同步进行^[49]。本研究发现,幼嫩节间茎髓中的 yellow 模块与蔗糖代谢密切相关,鉴定出关键酶基因 *SUS4* 和转运蛋白基因 *SWEET2*,揭示了茎髓中糖分动态调控机制。甘蔗糖分性状受遗传和

环境双重影响,其 C_4 光合代谢网络尤为关键。与前人报道的 *SsC₄NADP-ME2* 参与高效的碳固定一致^[4], 本研究结果表明, *NADP-ME4* 在光合作用的核心调控网络可能与其他酶协同作用提高光合效率,为进一步研究 C_4 光合途径提供参考依据。

本研究发现, Purple、paleturquoise、magenta、midnightblue 模块在 R7S、R17P、R5P、R1Y 组织中特异表达, KEGG 代谢通路和 GO 功能富集分析表明这几个模块在组织中发挥着特定功能。不饱和脂肪酸是叶绿体等生物膜的重要组成部分,而生物素代谢通路也与脂肪酸的合成及膜结构的稳定性有关^[50], KEGG 代谢通路表明,不饱和脂肪酸生物合成的第 1 节叶的光系统可能还在积极的建成当中,在进行光合作用的同时可能伴随着生物膜的动态变化,对提高光合效率和促进糖分合成及积累具有重要作用。在导管和纤维细胞分化的过程中,细胞木质化的同时也进行着细胞程序性死亡 (programmed cell death, PCD) 生物过程^[51];木质化强化了细胞壁,而 PCD 则清除了细胞内的细胞器,使细胞形成外强中空的结构,为植物提供机械强度和物质运输的通道。木质素是苯丙氨酸代谢过程中的次级产物,这与 purple 模块中富集到的苯丙氨酸相关的 KEGG 代谢通路和 PCD 生物过程的 GO 功能相互关联,

表 2 目标模块中核心基因的功能注释
Tab. 2 Functional annotation of hub genes
in target modules

模块 Module	核心基因 Hub gene	功能描述 Function description
Blue	<i>Ctg.00355890</i>	核糖体 L27 蛋白 Ribosomal L27 protein
	<i>ROC-Ss-Chr07-B0008600</i>	氨基水解酶 Amidohydrolase
	<i>ROC-So-Chr02-B0017180</i>	未知功能蛋白 Protein of unknown function (DUF3007)
	<i>YZ-Rec-Chr03-A0001080</i>	未知功能蛋白 Domain of unknown function (DUF1995)
	<i>ROC-Rec-Chr06-A0047720</i>	属于 III 类吡哆醇磷酸依赖性氨基转移酶家族 Belongs to the class-III pyridoxal-phosphate-dependent aminotransferase family
Yellow	<i>YZ-Rec-Chr01-A0037540</i>	属于 TRAFAC 类动力蛋白样 GTP 酶超家族的 Dynamin Fzo YdjA 家族 Belongs to the TRAFAC class dynamin-like GTPase superfamily. Dynamin Fzo YdjA family
	<i>ROC-So-Chr01-D0016820/SUS2</i>	蔗糖裂解酶 Sucrose-cleaving enzyme
	<i>YZ-Rec-Chr01-B0020420</i>	未知功能蛋白 Protein of unknown function (DUF1068)
	<i>ROC-So-Chr06-A0014940</i>	Ras 家族 Ras family
	<i>YZ-Rec-Chr02-A0018510</i>	微管蛋白 Tubulin
Turquoise	<i>ROC-So-Chr03-A0023650</i>	阿拉伯半乳糖肽 Arabinogalactan peptide
	<i>YZ-So-Chr02-B0009400</i>	细菌转移酶六肽重复结构域 Bacterial transferase hexapeptide (six repeats)
	<i>YZ-Rec-Chr01-A0025130</i>	类超敏反应病斑诱导 HR-like lesion-inducing
	<i>ROC-Rec-Chr03-A0019290</i>	未知功能蛋白 Domain of unknown function (DUF1771)
	<i>YZ-Rec-Chr01-A0055930</i>	蛋白激酶结构域 Protein kinase domain
Black	<i>ROC-So-Chr05-A0005210</i>	属于泛素结合酶家族 Belongs to the ubiquitin-conjugating enzyme family
	<i>YZ-So-Chr01-B0021400</i>	属于 GRAS 家族 Belongs to the GRAS family
	<i>YZ-So-Chr03-C0027330</i>	EF-hand 结构域 EF-hand domain
	<i>YZ-So-Chr03-C0022850</i>	At2g24330-like
	<i>Ctg.00282120</i>	LSD1 锌指结构域 LSD1 zinc finger

因此第 7 节间茎髓可能是细胞木质化并发生 PCD 的活跃部位。在第 5 节间茎皮中，magenta 模块的特异表达说明该组织与信号的感应和传导密切

相关。

茎杆的机械强度对甘蔗的直立生长至关重要。对甘蔗茎杆的力学试验表明，茎髓不是主要承担茎杆机械强度的组织，而茎皮则决定了茎杆的机械强度。多个甘蔗品种的研究表明，甘蔗在第 1~5 节间蔗茎机械强度快速增强，第 6~10 节间处于过渡阶段，第 11 节间之后有 2 次增强的趋势；且茎皮中细胞壁成分纤维素对茎杆机械强度的形成起决定作用^[11]。这些发现与 black 模块中鉴定到的次生细胞壁合成开关 *NST1* 以及纤维素合酶 *CESA3* 等基因相对应，表明 black 模块确实是挖掘细胞壁形成相关基因的关键模块，也表明该模块可能在茎皮机械强度的形成中发挥作用。

甘蔗遗传背景复杂，其细胞壁生物合成的分子机制研究面临极大挑战。大量研究表明，NAC-MYB 的级联调控作为次生细胞壁生物合成的主开关，调控下游纤维素、木质素和半纤维素生物合成基因^[52-53]。本研究通过构建共表达网络，在 turquoise 模块鉴定到参与半纤维素木聚糖合成与修饰的 *MUCI21*，在拟南芥中，*MUCI21* 通过对木聚糖修饰使得果胶附着在种子表面^[35]，表明 *MUCI21* 可能在初生细胞壁中参与果胶与木聚糖的交联与沉积。而 *AGAL1* 编码 α -半乳糖苷酶参与半乳糖类多糖的代谢^[38]。在初生细胞壁中，*AGAL1* 可能通过调控半纤维素的降解和重塑，为细胞壁生长和扩展提供糖基化前体或调节细胞壁的柔韧性。此外，*PEMI9* 和 *MSBP1* 则可能分别通过抑制果胶甲酯化酶活性和调控木质素合成来平维持初生细胞壁的动态平衡，以适应细胞的生长和形态变化^[36-37]。这些基因的共同作用使甘蔗茎髓细胞壁在快速生长的同时具备足够的强度和弹性，从而满足其机械支持和生理功能需求。LIU 等^[39]的研究还鉴定到调控次生细胞壁生物合成的关键转录因子基因 *NST1*，表明甘蔗中次生细胞壁的生物合成可能也是由 NAC 类转录因子主导。此外，次生细胞壁形态和结构的差异，会对细胞壁酶解糖化产生很大影响。因此，挖掘甘蔗中次生细胞壁修饰的关键基因，对改良细胞壁骨架并提高细胞壁的消化效率具有重要意义。在 black 模块中，鉴定到的 *RGP2*、*RABA4A* 和 *PER52* 都在拟南芥中参与细胞壁的修饰；*RGP2* 将 UDP-阿拉伯吡喃糖（UDP-Arap）转化为 UDP-阿拉伯呋喃糖（UDP-Araf），这一转化过程对含阿拉伯多糖的合成至关重要^[42]。*RABA4A* 则参与将构成细胞壁

的多糖（如纤维素、半纤维素）及其合成酶运输到细胞外基质区域，从而支持细胞壁的组装和加强^[41]；*PER52* 作为一种过氧化物酶，通过催化过氧化氢（ H_2O_2 ）分解产生自由基。这些自由基能够促进木质素单体（例如松柏醇、芥子醇）的聚合，将它们嵌入到细胞壁中，从而增强细胞壁的强度和稳定性^[18]。可见，在甘蔗茎皮中，细胞壁可能进行着复杂的修饰，最终形成了高机械强度的茎皮。

4 结论

本研究通过 WGCNA 分析甘蔗品种新台糖 22 号不同节间组织的转录组数据，构建 34 个共表达模块。在模块与组织类型的相关性分析中，鉴定分别在叶、茎髓、茎皮组织中共表达的模块，深入挖掘模块中的关键基因，并且将这些已在拟南芥中报道的关键基因与模块中的核心基因构建互作调控网络，为研究甘蔗糖分积累和细胞壁建成提供重要参考和候选基因。

参考文献

- [1] 陈燕丽, 冯利平, 丁美花, 莫伟华, 匡昭敏. 气象因子对广西新植蔗和宿根蔗茎伸长的影响[J]. 作物学报, 2016, 42(4): 583.
CHEN Y L, FENG L P, DING M H, MO W H, KUANG Z M. Effects of meteorological factors on stalk elongation in new-planting and ratooning sugarcane[J]. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(4): 583. (in Chinese)
- [2] KANDEL R, YANG X P, SONG J, WANG J P. Potentials, challenges, and genetic and genomic resources for sugarcane biomass improvement[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 151.
- [3] 王茂瑶. 甘蔗品质性状高通量表型评价体系的建立及初步应用[D]. 南宁: 广西大学, 2021.
WANG M Y. Establishment and preliminary application of high throughput phenotype evaluation system for sugarcane quality trait[D]. Nanning: Guangxi University, 2021. (in Chinese)
- [4] HUA X T, SHI H H, ZHUANG G, LAN Y H, ZHOU S L, ZHAO D X, LYU M J A, AKBAR S, LIU J, YUAN Y, LI Z, JIANG Q, HUANG K X, ZHANG Y T, ZHANG Q, WANG G, WANG Y, YU X M, LI P H, ZHANG X T, WANG J P, XIAO S H, YAO W, MING R, ZHU X G, ZHANG M Q, TANG H B, ZHANG J S. Regulatory network of the late-recruited primary decarboxylase C4NADP-ME in sugarcane[J]. Plant Physiology, 2024: kiae455.
- [5] HEYNO E, INNOCENTI G, LEMAIRE S D, ISSAKIDIS-BOURGUET E, KRIEGER-LISZKAY A. Putative role of the malate valve enzyme NADP-malate dehydrogenase in H_2O_2 signalling in *Arabidopsis*[J]. Philosophical Transactions of The Royal Society B-biological Sciences, 2014, 369(1640): 20130228.
- [6] ZHANG Q, HUA X T, LIU H, YUAN Y, SHI Y, WANG Z C, ZHANG M Q, MING R, ZHANG J S. Evolutionary expansion and functional divergence of sugar transporters in *Saccharum* (*S. spontaneum* and *S. officinarum*)[J]. The Plant Journal, 2021, 105(4): 884-906.
- [7] HU W C, HUA X T, ZHANG Q, WANG J P, SHEN Q C, ZHANG X T, WANG K, YU Q Y, LIN Y R, MING R, ZHANG J S. New insights into the evolution and functional divergence of the SWEET family in *Saccharum* based on comparative genomics[J]. BMC Plant Biology, 2018, 18(1): 270.
- [8] WANG Y J, HUA X T, XU J S, CHEN Z C, FAN T Q, ZENG Z H, WANG H B, HOUR A L, YU Q Y, MING R, ZHANG J S. Comparative genomics revealed the gene evolution and functional divergence of magnesium transporter families in *Saccharum*[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 83.
- [9] BRÄUTIGAM A, SCHLIESKY S, KÜLAHOGLU C, OSBORNE C P, WEBER A P M. Towards an integrative model of C4 photosynthetic subtypes: insights from comparative transcriptome analysis of NAD-ME, NADP-ME, and PEP-CK C4 species[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(13): 3579-3593.
- [10] CHEN Y, QI H Y, YANG L J, XU L, WANG J X, GUO J Z, ZHANG L, TAN Y Y, PAN R H, SHU Q Y, QIAN Q, SONG S Y. The OsbHLH002/OsICE1-OSH1 module orchestrates secondary cell wall formation in rice[J]. Cell Reports, 2023, 42(7): 112702.
- [11] 沈银娟, 马富民, 王茂瑶, 李欣茹, 张木清, 黄江锋. 蔗茎机械强度精准评价及机制解析[J]. 热带作物学报, 2022, 43(1): 207-215.
SHEN Y J, MA F M, WANG M Y, LI X R, ZHANG M Q, HUANG J F. Accurate evaluation and mechanism analysis of mechanical strength of sugarcane stalk[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2022, 43(1): 207-215. (in Chinese)
- [12] JUNG J H, ALTPETER F. TALEN mediated targeted mutagenesis of the caffeic acid O-methyltransferase in highly polyploid sugarcane improves cell wall composition for production of bioethanol[J]. Plant Molecular Biology, 2016, 92(1/2): 131-142.
- [13] MARTINS A P B, BRITO M D S, MAYER J L S, LLERENA J P P, OLIVEIRA J F, TAKAHASHI N G, CARLIN S D, BORGES D N A F, ANDRADE L M,

- PEIXOTO-JÚNIOR R F, GOLDMAN M H D S, MAZZAFERA P, CRESTE S, NOBILE P M. Ectopic expression of sugarcane SHINE changes cell wall and improves biomass in rice[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2018, 119: 322-334.
- [14] MITSUDA N, IWASE A, YAMAMOTO H, YOSHIDA M, SEKI M, SHINOZAKI K, OHME-TAKAGI M. NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(1): 270-280.
- [15] GENG P, ZHANG S, LIU J Y, ZHAO C H, WU J, CAO Y P, FU C X, HAN X, HE H, ZHAO Q. MYB20, MYB42, MYB43, and MYB85 regulate phenylalanine and lignin biosynthesis during secondary cell wall formation[J]. *Plant Physiology*, 2020, 182(3): 1272-1283.
- [16] ZHOU J L, LEE C H, ZHONG R Q, YE Z H. MYB58 and MYB63 are transcriptional activators of the lignin biosynthetic pathway during secondary cell wall formation in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2009, 21(1): 248-266.
- [17] ZHAO G R, LIU J Y. Isolation of a cotton RGP gene: a homolog of reversibly glycosylated polypeptide highly expressed during fiber development[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Structure and Expression*, 2002, 1574(3): 370-374.
- [18] FERNÁNDEZ - PÉREZ F, POMAR F, PEDREÑO M A, NOVO - UZAL E. The suppression of ATPRX52 affects fibers but not xylem lignification in *Arabidopsis* by altering the proportion of syringyl units[J]. *Physiologia Plantarum*, 2015, 154(3): 395-406.
- [19] LANGFELDER P, HORVATH S. WGCNA: an R package for weighted correlation network analysis[J]. *BMC Bioinformatics*, 2008, 9(1): 559.
- [20] 李佩婷, 赵振丽, 黄潮华, 黄国强, 徐良年, 邓祖湖, 张玉, 赵新旺. 基于转录组及 WGCNA 的甘蔗干旱响应调控网络分析[J]. *作物学报*, 2022, 48(7): 1583-1611.
- LI P T, ZHAO Z L, HUANG C H, HUANG G Q, XU L N, DENG Z H, ZHANG Y, ZHAO X W. Analysis of drought responsive regulatory network in sugarcane based on transcriptome and WGCNA[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(7): 1583-1611. (in Chinese)
- [21] TANG Y, LI J, SONG Q, CHENG Q, TAN Q, ZHOU Q, NONG Z, LV P. Transcriptome and WGCNA reveal hub genes in sugarcane tiller seedlings in response to drought stress[J]. *Scientific Reports*, 2023, 13(1): 12823.
- [22] 张恒燕, 张木清. 基于 WGCNA 挖掘外源 GA₃ 调节甘蔗节间伸长相关基因[J]. *分子植物育种*, 2024: 1-21.
- ZHANG H Y, ZHANG M Q. Mining of genes related to exogenous GA₃ regulation of sugarcane internode elongation based on WGCNA[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024: 1-21. (in Chinese)
- [23] 孔垂豹, 庞孜钦, 张才芳, 刘强, 胡朝华, 肖以杰, 袁照年. 不同施肥水平下丛枝菌根真菌对甘蔗生长及养分相关基因共表达网络的影响[J]. *作物学报*, 2002, 48: 860-872.
- KONG C B, PANG Z Q, ZHANG C F, LIU Q, HU Z H, XIAO Y J, YUAN Z N. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sugarcane growth and nutrient-related gene co-expression network under different fertilization levels[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48: 860-872. (in Chinese)
- [24] HUI Q, SONG T, YANG D, WU Q, GUO J, QUE Y, XU L. Identification and characterization of key genes for nitrogen utilization from *saccharum spontaneum* sub-genome in modern sugarcane cultivar[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 26(1): 226.
- [25] WU Q, PAN Y B, SU Y, ZOU W, XU F, SUN T, GRISHAM M P, YANG S, XU L, QUE Y. WGCNA identifies a comprehensive and dynamic gene Co-expression network that associates with smut resistance in sugarcane[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(18): 10770.
- [26] HEALEY A L, GARSMEUR O, LOVELL J T, SHENG-QUIANG S, SREEDASYAM A, JENKINS J, PLOTT C B, PIPERIDIS N, POMPIDOR N, LLACA V, METCALFE C J, DOLEŽEL J, CÁPÁL P, CARLSON J W, HOARAU J Y, HERVOUET C, ZINI C, DIEVART A, LIPZEN A, WILLIAMS M, BOSTON L B, WEBBER J, KEYMANESH K, TEJOMURTHULA S, RAJASEKAR S, SUCHECKI R, FURTADO A, MAY G, PARAKKAL P, SIMMONS B A, BARRY K, HENRY R J, GRIMWOOD J, AITKEN K S, SCHMUTZ J, D'HONT A. The complex polyploid genome architecture of sugarcane[J]. *Nature*, 2024, 628(8009): 804-810.
- [27] BAO Y X, ZHANG Q, HUANG J F, ZHANG S C, YAO W, YU Z H, DENG Z H, YU J X, KONG W L, YU X K, LU S, WANG Y B, LI R, SONG Y H, ZOU C W, XU Y Z, LIU Z L, YU F, SONG J M, HUANG Y Z, ZHANG J S, WANG H F, CHEN B S, ZHANG X T, ZHANG M Q. Provides insights into origination and evolution[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 3041.
- [28] ZHANG J, QI Y, HUA X, WANG Y, WANG B, QI Y, HUANG Y, YU Z, GAO R, ZHANG Y, WANG T, WANG Y, MEI J, ZHANG Q, WANG G, PAN H, LI Z, LI S, LIU J, QI N, FENG X, WU M, CHEN S, DU C, LI Y, XU Y, FANG Y, MA P, LI Q, SUN Y, FENG X, YAO W, ZHANG M, CHEN B, LIU X, MING R, WANG J, DENG Z, TANG H. The highly allo-autopolyploid modern sugarcane genome and very recent allopolyploidization in *saccharum*[J]. *Nature*

- Genetics, 2025, 57(1): 242-253.
- [29] CANTALAPIEDRA C P, HERNÁNDEZ-PLAZA A, LETUNIC I, BORK P, HUERTA-CEPAS J. eggNOG-mapper v2: functional annotation, orthology assignments, and domain prediction at the metagenomic scale[J]. Molecular Biology and Evolution, 2021, 38(12): 5825-5829.
- [30] CHEN C J, WU Y, LI J W, WANG X, ZENG Z H, XU J, LIU Y L, FENG J T, CHEN H, HE Y H, XIA R. TBtools-II: A “one for all, all for one” bioinformatics platform for biological big-data mining[J]. Molecular Plant, 2023, 16(11): 1733-1742.
- [31] SMOOT M E, ONO K, RUSCHEINSKI J, WANG P L, IDEKER T. Cytoscape 2.8: new features for data integration and network visualization[J]. Bioinformatics, 2011, 27(3): 431-432.
- [32] BIENIAWSKA Z, PAUL BARRATT D H, GARLICK A P, THOLE V, KRUGER N J, MARTIN C, ZRENNER R, SMITH A M. Analysis of the sucrose synthase gene family in *Arabidopsis*[J]. Plant Journal, 2007, 49(5): 810-828.
- [33] CHEN H, HUH J, YU Y, HO L, CHEN L, THOLL D, FROMMER W B, GUO W. The *Arabidopsis* vacuolar sugar transporter SWEET 2 limits carbon sequestration from roots and restricts *Pythium* infection[J]. Plant Journal, 2015, 83(6): 1046-1058.
- [34] LARSON E R, VAN ZELM E, ROUX C, MARION-POLL A, BLATT M R. Clathrin heavy chain subunits coordinate endo- and exocytic traffic and affect stomatal movement[J]. Plant Physiology, 2017, 175(2): 708-720.
- [35] VOINICIUC C, GUENL M, SCHMIDT M H W, USADEL B. Highly branched xylan made by IRX14 and MUC121 links mucilage to *Arabidopsis* seeds[J]. Plant Physiology, 2015, 169(4): 2481-2495.
- [36] HOCQ L, SÉNÉCHAL F, LEFEBVRE V, LEHNER A, DOMON J M, MOLLET J C, DEHORS J, PAGEAU K, MARCELO P, GUÉRINEAU F, KOLŠEK K, MERCADANTE D, PELLOUX J. Combined experimental and computational approaches reveal distinct pH dependence of pectin methylesterase inhibitors[J]. Plant Physiology, 2017, 173(2): 1075-1093.
- [37] SONG L, SHI Q M, YANG X H, XU Z H, XUE H W. Membrane steroid-binding protein 1 (MSBP1) negatively regulates brassinosteroid signaling by enhancing the endocytosis of BAK1[J]. Cell Research, 2009, 19(7): 864-876.
- [38] CHROST B, KOLUKISAOGLU U, SCHULZ B, KRUPINSKA K. An α -galactosidase with an essential function during leaf development[J]. Planta, 2006, 225(2): 311-320.
- [39] LIU C, YU H S, RAO X L, LI L G, DIXON R A. Absciscic acid regulates secondary cell-wall formation and lignin deposition in *Arabidopsis thaliana* through phosphorylation of NST1[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2021, 118(5): e2010911118.
- [40] ZHANG L, THAPA MAGAR M S, WANG Y N, CHENG Y F. Tip growth defective1 interacts with cellulose synthase A3 to regulate cellulose biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. Plant Molecular Biology, 2022, 110(1/2): 1-12.
- [41] LUNN D, GADDIPATI S R, TUCKER G A, LYCETT G W. Null mutants of individual RABA genes impact the proportion of different cell wall components in stem tissue of *Arabidopsis thaliana*[J]. PLoS One, 2013, 8(10): e75724.
- [42] RAUTENGARTEN C, EBERT B, HERTER T, PETZOLD C J, ISHII T, MUKHOPADHYAY A, USADEL B, SCHELLER H V. The interconversion of UDP-arabinopyranose and UDP-arabinofuranose is indispensable for plant development in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2011, 23(4): 1373-1390.
- [43] WOWER I K, WOWER J, ZIMMERMANN R A. Ribosomal protein L27 participates in both 50S subunit assembly and the peptidyl transferase reaction[J]. Journal of Biological Chemistry, 1998, 273(31): 19847-19852.
- [44] KARIM S, ARONSSON H. The puzzle of chloroplast vesicle transport involvement of GTPases[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 427.
- [45] MCINTOSH J R, VOLKOV V, ATAULLAKHANOV F I, GRISHCHUK E L. Tubulin depolymerization may be an ancient biological motor[J]. Journal of Cell Science, 2010, 123(20): 3425-3434.
- [46] LESZCZUK A, KALAITZIS P, KULIK J, ZDUNEK A. Review: structure and modifications of arabinogalactan proteins (AGPs)[J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 45.
- [47] LEWIT-BENTLEY A, RÉTY S. EF-hand calcium-binding proteins[J]. Current Opinion in Structural Biology, 2000, 10(6): 637-643.
- [48] GU F Y, LIN Y X, WANG Z, WU X X, YE Z Y, WANG Y Z, LAN H Y. Biological roles of LSD1 beyond its demethylase activity[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2020, 77(17): 3341-3350.
- [49] 周慧文, 吴建明, 梁容真, 范业赓, 丘立杭, 闫海锋, 邓宇驰, 周忠凤, 李燕娇, 陈荣发. 增产增糖剂对甘蔗不同节位糖分积累的调控[J]. 河北农业学报, 2024, 63(7): 72-77.
- [50] ZHOU H W, WU J M, LIANG R Z, FAN Y Y, QIU L H, YAN H F, DENG Y C, ZHOU Z F, LI Y J, CHEN R F. Regulation of sugar accumulation at different segments of sugarcane by the yield and sugar-enhancing agent[J]. Hubei Agricultural Science, 2024, 63(7): 72-77. (in Chinese)
- [50] ALBAN C, JOB D, DOUCE R. Biotin metabolism in

- plants[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2000, 51(1): 17-47.
- [51] SMITH R A, SCHUETZ M, ROACH M, MANSFIELD S D, ELLIS B, SAMUELS L. Neighboring parenchyma cells contribute to *Arabidopsis* xylem lignification, while lignification of interfascicular fibers is cell autonomous[J]. Plant Cell, 2013, 25(10): 3988-3999.
- [52] ZHANG J, XIE M, TUSKAN G A, MUCHERO W, CHEN J G. Recent advances in the transcriptional regulation of secondary cell wall biosynthesis in the woody plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1535.
- [53] TAYLOR-TEEPLS M, LIN L, DE LUCAS M, TURCO G, TOAL T W, GAUDINIER A, YOUNG N F, TRABUCCO G M, VELING M T, LAMOTHE R, HANDAKUMBURA P P, XIONG G, WANG C, CORWIN J, TSOUKALAS A, ZHANG L, WARE D, PAULY M, KLIEBENSTEIN D J, DEHESH K, TAGKOPOULOS I, BRETON G, PRUNEDAPAZ J L, AHNERT S E, KAY S A, HAZEN S P, BRADY S M. An *Arabidopsis* gene regulatory network for secondary cell wall synthesis[J]. Nature, 2015, 517(7536): 571-575.