网络出版时间:2025-08-07 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.02.002

# 玉米自交系胚性愈伤组织再生的转录组分析

代力强[1a],李天娇[1b],齐运鸿[1a],王心玲[1a],张嘉琦[1a],姚颜莹[2],吕雯迪[2]
(1 吉林农业科技学院 a 农学院,b 生物与制药工程学院,吉林 吉林 132101;
2 吉林省农业环境保护与农村能源管理总站,吉林 长春 130033)

[摘 要] 【目的】挖掘控制玉米体细胞再生的关键基因,为解析植物细胞命运决定的遗传机制,打破体细胞再生的基因型依赖性奠定基础。【方法】以再生能力强的玉米自交系 JK11 为植物材料,通过对其幼胚进行组织培养,鉴定胚性愈伤诱导率、绿化愈伤率和绿苗再分化率 3 个体细胞再生相关性状。同时,利用 RNA-seq 技术对处于 4 个不同分化时期(0,5,10 和 15 d)的培养物进行测序,并分别开展比较转录组分析(JK0 vs JK5、JK0 vs JK10 和 JK0 vs JK15),筛选共同差异表达基因进行功能注释。【结果】自交系 JK11 的胚性愈伤诱导率、绿化愈伤率和绿苗再分化率的均值分别达到了 97.70%,93.91%和 86.79%,说明该材料可潜在用于遗传转化。转录组测序共获得 12 个文库的 98.27 Gb 高质量数据,平均每个文库的数据量达到了 8.19 Gb。比较转录组分析筛选共同差异表达基因 3 789 个,并划分为 6 个共表达模块。富集分析结果显示,这些基因主要参与到光合作用、类苯丙烷生物合成、淀粉和蔗糖代谢及植物激素信号转导等通路。此外,蛋白互作网络分析从中鉴定了 1 个核心节点 *Zm*00001*d*021784 及其得分最高的 6 个辐射节点,作为控制该性状的关键候选基因,qPCR 验证结果显示预测的关键候选基因是可靠的。【结论】筛选体细胞再生中的共同差异表达基因 3 789 个,其中包括 *Zm*00001*d*021784 在内的 7 个基因被鉴定为关键候选基因。

[关键词] 玉米;细胞全能性;胚性愈伤组织;组织再生;转录组测序;关键候选基因
[中图分类号] S513.01 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)02-0011-13

# Transcriptome analysis of embryogenic callus regeneration in maize inbred line

DAI Liqiang[1a],LI Tianjiao[1b],QI Yunhong[1a],WANG Xinling[1a],
ZHANG Jiaqi[1a],YAO Yanying[2],LÜ Wendi[2]
(1 a *College of Agronomy*,b *College of Biological and Pharmaceutical Engineering*,*Jilin Agricultural Science and Technology College*,*Jilin*,*Jilin* 132101,*China*;2 *Jilin Provincial Agricultural Environmental Protection and Rural Energy Management Station*,*Changchun*,*Jilin* 130033,*China*)

**Abstract**:【Objective】This study identified key genes controlling somatic regeneration in maize to provide basis for analyzing the genetic mechanism of plant cell fate decision and for breaking the genotype dependence of somatic regeneration.【Method】Maize inbred line JK11 with strong regeneration capacity was selected as the plant material. Three traits related with somatic regeneration,embryogenic callus induction rate (EIR),green callus rate (GCR) and plant regeneration rate (PRR),were identified by tissue culture of its immature embryos. Meanwhile,RNA-seq technology was used to sequence the cultures at four different differentiation time points (0,5,10 and 15 d),and comparative transcriptome analyses were performed separately (JK0 vs JK5,JK0 vs JK10 and JK0 vs JK15). Common differentially expressed genes (DEGs) were screened for functional annotation.【Result】The mean values of EIR,GCR and PRR,reached 97.70%,

[收稿日期] 2024-12-03 [修回日期] 2025-03-14
[基金项目] 吉林农业科技学院博士启动基金项目((2022)723);吉林省科技发展计划项目(20230101190JC)
[作者简介] 代力强(1986—),男,吉林长春人,副研究员,主要从事玉米种质资源创新研究。E-mail:lqdai@jlnku.edu.cn

93.91% and 86.79%, respectively, for the inbred line JK11, indicating that this material had the potential to be used for genetic transformation. After transcriptome sequencing, a total of 98.27 Gb of clean data was obtained to form 12 libraries, with an average of 8.19 Gb per library. After comparative transcriptome analysis, 3 789 common DEGs were identified, which were divided into 6 coexpression modules. The enrichment analysis results showed that these genes were mainly involved in the pathways of photosynthesis, phenylpropanoid biosynthesis, starch and sucrose metabolism, and plant hormone signal transduction. Additionally, a hub node *Zm*00001*d*021784 and its six radiation nodes with the highest scores were identified by protein-protein interaction network analysis as the key candidate genes controlling this trait. qPCR was used for validation and the results showed that the predicted key candidate genes were reliable.【Conclusion】3 789 genes were screened as common DEGs for somatic regeneration, among which seven genes, including *Zm*00001*d*021784, were identified as key candidate genes.

**Key words**: maize; cell totipotency; embryogenic callus; tissue regeneration; RNA-seq; key candidate genes

植物细胞的全能性和多能性是其再生完整植株的理论基础[1]。然而,由于人们对细胞全能性诱导的分子机制了解有限,缺乏一种通用的体细胞再生体系,已经成为基因编辑等生物技术在植物品种改良中应用的瓶颈[2-3]。已有研究表明,植物体细胞的再生是一个以加性效应为主的数量性状,遗传力较高[4-5]。早在 1984 年,LAZAR 等[6]对由 5 个小麦自交系构建的双列杂交群体花药进行组织培养,鉴定了愈伤诱导率和植株再生率 2 个性状,结果显示这些性状间无明显相关性,遗传力在 0.6~0.7。2022 年,AHMAD[7]对小番茄的幼嫩叶片进行离体培养,结果得出再生植株生产率的狭义遗传力为 0.62,遗传效应以加性为主,可通过人工选择快速筛选。2022 年 MA 等[8]以来自太平洋西北部和加拿大的 20 个毛果杨品种为植物材料,利用其不同器官为外植体进行再生研究,得出外植体诱导的再生芽数最高达到了 6.6 个,芽诱导率性状的遗传力在 0.26~0.70。2022 年 DAI 等[9]对高频再生玉米自交系 H99 与难再生自交系 Fr993 杂交构建的分离后代进行分析,得出各分离家系的胚性愈伤诱导率、绿化愈伤率和绿苗再分化率的广义遗传力分别为 0.50,0.52 和 0.53,证实了体细胞再生主要受遗传因素控制,进一步利用分子手段挖掘该性状的主效基因是可行的。

迄今为止,科学家利用全基因组关联分析等方法定位到部分控制体细胞再生的候选基因[10-11]。2018 年 SALVO 等[12]以玉米自交系 WCIC2 为研究材料,利用精细定位方法在第 3 号染色体上挖掘了一段 23.9 Mb 区域,其与体胚发生的组织培养响应密切相关。进一步将自交系 A188 等 3 个参考基因组的该区段进行比对,发现 2 个差异表达和 8 个含有结构变异的基因可能控制玉米的胚性愈伤诱导[13]。2022 年 WU 等[14]利用水稻品系 93-1 和 Nip 杂交构建的重组自交系群体,定位到控制植株再生率性状的 3 个 QTL,其中 *qPRR*3 解释的表型变异最高达到了 17.07%。2022 年 DAI 等[15]以 177 份玉米自交系为关联群体,利用全基因组关联分析等方法定位并验证了干细胞特征基因 *ZmCLE*4*B* 和乙烯响应因子 *Ereb*83 与胚性愈伤诱导有关。2023 年 ISLAM 等[16]对公开的拟南芥转录组数据进行分析,共归纳 3 个与绿苗分化相关的子网络,鉴定出包括 *WOX*9*A* 和 *LEC*2 等在内的 6 个候选基因并进行了功能分析。然而,由于已有报道所用的植物材料绝大多数都不能直接应用到生产实践中,定位的候选基因可能不是控制目标性状的最优因子,难以为体细胞高频再生的转化受体培育及遗传机制解析提供支持。因此,本研究以体细胞再生能力强且在玉米育种中有应用潜力的自交系 JK11 为供试材料,采用 RNA 测序技术分别对其处于 4 个分化阶段的胚性愈伤进行测序并开展转录组分析,研究结果旨在为挖掘植物体细胞再生关键基因及进一步探究细胞命运决定的分子机制奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料及性状鉴定

植物材料体细胞高频再生玉米自交系 JK11,属中晚熟品种,株型为紧凑型,一般配合力较高。2023 年 5 月将其种植在吉林农业科技学院试验地,3 行区,行长 4.5 m,行距 0.65 m,株距 25 cm,3 次重复。在玉米开花期进行自交授粉,授粉后 12~13 d 从每个小区随机摘取 10 个果穗,分别从每个果穗剥取 100 个长度约 1.5 mm 的幼胚用于组织培养,以

果穗为单位统计胚性愈伤诱导率、绿化愈伤率及绿苗再分化率 3 个体细胞再生性状。最后，使用软件 SPSS 24.0[17]对表型数据进行描述性统计分析。玉米组织培养条件及性状鉴定方法参考文献[9]。

### 1.2　转录组测序

将自交系 JK11 分别在胚性愈伤分化 0，5，10 和 15 d 的 30 个培养物进行混池，设 3 个生物学重复，样本依次标记为 JK0-1、JK0-2、JK0-3、JK5-1、JK5-2、JK5-3、JK10-1、JK10-2、JK10-3、JK15-1、JK15-2 和 JK15-3。使用康为世纪超纯 RNA 提取试剂盒提取样本总 RNA。使用奥盛 Nano-100 微量分光光度计和琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 的纯度、浓度及完整性。合格的样本采用 Illumina HiSeq™ 平台（美国圣地亚哥 Illumina 公司）进行测序，测序深度为 6 G。将下机得到的初始数据（raw reads）进行过滤，去除含有接头和低质量的 reads。使用 HISAT2 软件[18]将质控后的数据（clean reads）比对到玉米自交系 B73 的参考基因组 RefGen_v4，随后利用 StringTie 软件[19]将比对上的 reads 进行组装，用于后续分析。

### 1.3　差异表达基因鉴定

利用 StringTie 软件[19]计算全部样本的基因表达水平 FPKM（fragments per kilobase per million）。根据得到的基因表达量矩阵，采用 R4.3.3 软件（http://www.r-project.org）中的 cor 函数进行样本相关性分析。使用 DESeq2 软件[20]检测 3 个样本对 JK0 vs JK5、JK0 vs JK10 和 JK0 vs JK15 之间的差异表达基因。设置的筛选参数为变化倍数≥2（fold change，FC≥2）及错误校验率＜0.01（false discovery rate，FDR＜0.01）。

### 1.4　加权基因共表达网络及富集分析

利用 3 个样本对间共有的差异表达基因，采用 R 包 WGCNA 1.42[21]构建基因共表达网络并识别模块。软件参数设置为模块相似度阈值≥0.25 及模块内基因数≥30。各模块基因的共表达趋势图利用 R 包 cluster[22]进行绘制。模块基因簇的基因功能（gene ontology，GO）富集分析利用 R 包 clusterProfiler[23]，以 $q$＜0.05 为阈值筛选富集程度最显著的前 5 个 GO 条目。KEGG 富集分析使用 KOBAS 软件[24]完成，找出各模块显著（$q$＜0.05）富集的通路进行统计分析。采用 R 包 heatmap[25]绘制代谢通路中差异基因的表达模式热图。

### 1.5　蛋白互作网络分析

结合重点通路富集基因的氨基酸序列，采用百迈克云平台（http://www.biocloud.net）构建蛋白互作网络。互作网络中每一个基因的得分是根据与其直接连接节点数量计算得出。在本研究中选择得分最高的 7 个差异表达基因作为关键候选基因。

### 1.6　关键候选基因的 qPCR 验证

使用罗氏 LightCycler 96 荧光定量 PCR 仪对候选基因进行表达量验证。首先，利用康为世纪反转录试剂盒分别将上述用于转录组测序的 1 μg 总 RNA 反转录成 cDNA。随后，以甘油醛-3-磷酸脱氢酶基因 *Zm*00001*d*049641（*GAPDH*）为内参基因进行两步法扩增反应。反应程序为 95 ℃预变性 30 s；95 ℃变性 5 s，60 ℃退火和延伸 30 s，40 个循环。所有反应均进行 3 次。反应结束后进行熔解曲线分析，并采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法[26]计算基因的相对表达量。候选基因引物使用 DNAMAN 9.0 软件进行设计，详细序列信息见表 1。

**表 1　用于 RT-qPCR 分析的关键候选基因及其引物**

Table 1　Key candidate genes and primers for RT-qPCR analysis

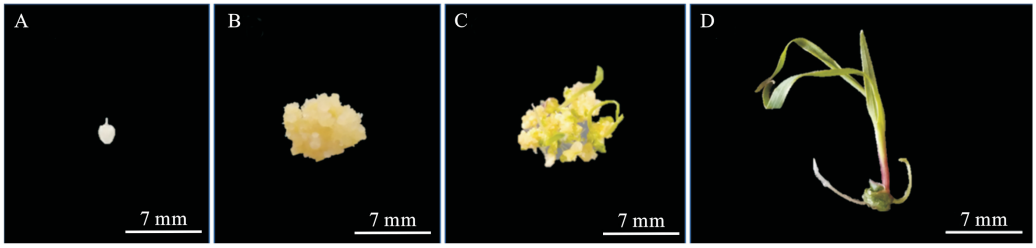
| 基因名称 Gene name | 正向引物（5′→3′） Forward primer（5′→3′） | 反向引物（5′→3′） Reverse primer（5′→3′） |
|---|---|---|
| *Zm*00001*d*021784 | CGCACCAGGGTCTTAAGCTA | CCAGTTCGTTCCTTCTGGGA |
| *Zm*00001*d*005996 | CCACATCGTCGCCTACTACA | GGATACATGACAAGCACACACG |
| *Zm*00001*d*007267 | GCTGTGTGTGAGGGTCTGAA | CCAACTCAAACGCACCCTTA |
| *Zm*00001*d*018797 | ACTTTGTAACGTGTGTGCGTG | AGGACTAGAGGAGCAACAGGA |
| *Zm*00001*d*020877 | GCCACCTCAAGCAACGGATA | TATGGCTCAACACACACGGAG |
| *Zm*00001*d*021763 | GAGCCTGGGGATGGATCAAC | CACACGCACGCACGATCTAA |
| *Zm*00001*d*042697 | CCAAGCCGAAGGTTGAGGAT | AATGGCCTCTCCAAGTAGCG |
| *Zm*00001*d*049641（*GAPDH*） | CCCTTCATCACCACGGACTAC | AACCTTCTTGGCACCACCCT |

## 2　结果与分析

### 2.1　玉米体细胞再生表型分析

为了鉴定玉米自交系 JK11 的体细胞再生能力，以其幼胚为外植体，通过器官发生途径统计胚性愈伤诱导率、绿化愈伤率和绿苗再分化率 3 个性状，结果见图 1 和表 2。从图 1 和表 2 可以看出，玉米外植体在诱导培养 4 周后，JK11 的胚性愈伤诱导率均

值达到了 97.70%,最高值为 100.00%,初步说明这些材料重新获得了细胞全能性。将获得的胚性愈伤组织置于光下培养 4 周,JK11 的绿苗再分化率在 81.20%～93.81%,均值为 86.79%,说明该自交系的体细胞再生能力较强,可潜在用于遗传转化。此外,JK11 在光下培养 2 周时,其胚性愈伤上已长出叶片(图 1-C),绿化愈伤率均值达到 93.91%,说明该自交系所需启动分化时间较短,生长分化能力旺盛。因此本研究针对 JK11 愈伤再生早期的转录组进行分析,以探究玉米体细胞命运决定的遗传机制。




A. 幼胚;B. 胚性愈伤组织;C. 绿化愈伤;D. 再生植株。

A. Immature embryo;B. Embryogenic callus;C. Green callus;D. Regenerated plantlet.

图 1 玉米幼胚在愈伤诱导和分化阶段的表型特征

Fig. 1 Features of the maize immature embryos during callus induction and differentiation stages

**表 2 玉米自交系 JK11 体细胞再生性状的统计结果**

Table 2 Statistical results of somatic regeneration traits in the maize inbred line JK11 %

| 性状 Trait | 变异范围 Range of variation | 均值 Mean | 标准差 Standard deviation |
|---|---|---|---|
| 胚性愈伤诱导率 Embryogenic callus induction rate | 94.95～100.00 | 97.70 | 1.47 |
| 绿化愈伤率 Green callus rate | 87.38～97.94 | 93.91 | 2.35 |
| 绿苗再分化率 Plantlet regeneration rate | 81.20～93.81 | 86.79 | 3.71 |

## 2.2 玉米胚性愈伤转录组测序

分别取玉米自交系 JK11 在光下培养 0,5,10 和 15 d 的胚性愈伤进行转录组测序,结果共获得 12 个文库的 98.27 Gb 高质量数据,平均每个文库的数据量达到了 8.19 Gb。将质控后的 reads 与玉米自交系 B73 的参考基因组 RefGen_v4 进行比对,结果显示各样本的比对效率在 77.53%～84.02%,满足转录组分析要求。基因表达量分析结果表明,大部分基因的 FPKM 值在 0.1～10,其中共有 28 326 个基因的 FPKM 值大于 1。进一步对各样本的基因表达量矩阵进行聚类热图分析,结果(图 2)显示,不同分化阶段的 3 个生物学重复间均具有高相关性。整体来看,分化 0 d 的胚性愈伤与分化起始后各阶段样本的转录组差异较大,相关系数均在 0.7 以下;分化 10 d 与分化 15 d 的样本聚类在一起,相关系数在 0.966～0.973,基因表达模式趋近;分化 5 d 与分化 0 d 样本的相关系数仅为 0.63～0.67。同时随着培养时间延长,后续 2 个阶段样本的转录组与对照也呈现出明显分化,说明再生培养使部分基因的表达模式发生了改变。

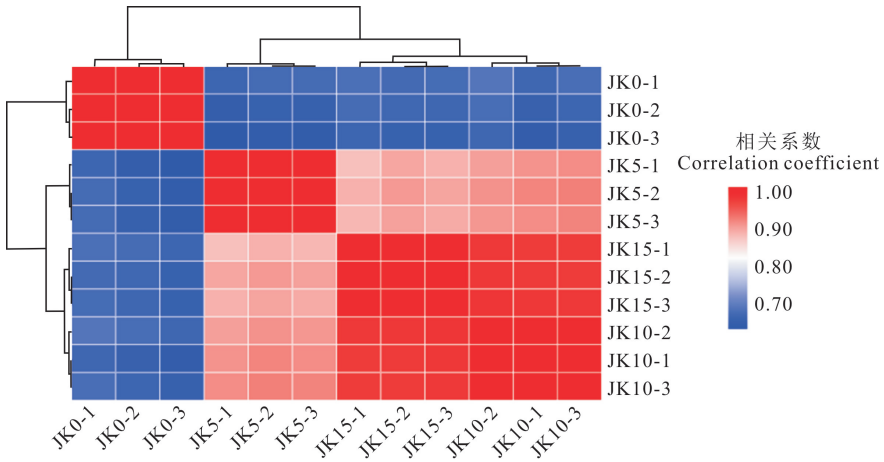
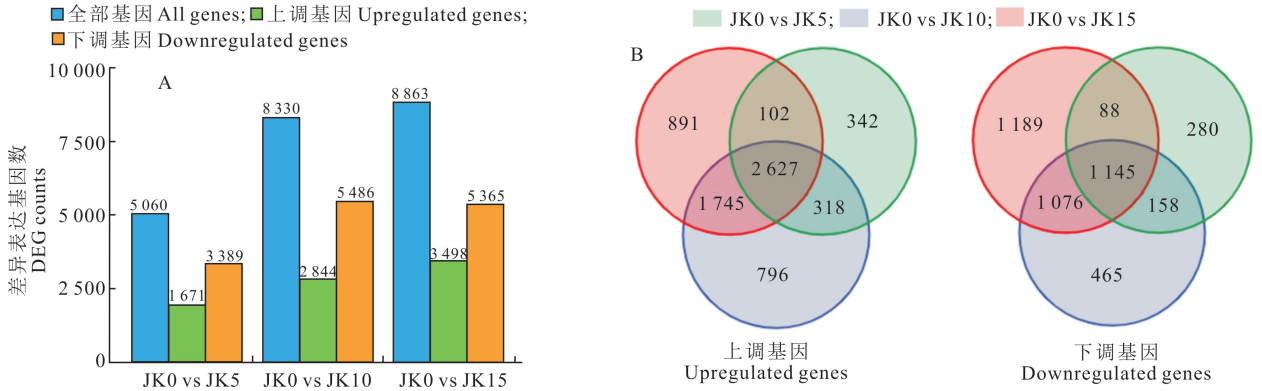



图 2 分化不同时间玉米胚性愈伤转录组的相关性聚类热图

Fig. 2 Correlation cluster heatmap of embryonic callus transcriptome of maize at different stages of differentiation

### 2.3　玉米胚性愈伤再生的差异表达基因鉴定

为了探究玉米体细胞再生的调控机制，以 JK11 在分化培养 0 d 时的样本为对照组，分别筛选分化 5，10 和 15 d 样本与其之间的差异表达基因。结果（图 3）显示，3 个样本对的差异表达基因数在 5 060～8 863（图 3-A），其中分化培养初期的差异基因数最少，而在分化 15 d 时的差异基因数最多。在这些基因集中，上调基因数均明显高于下调基因数（图 3-A），说明分化阶段的样本转录组整体上被激活。3 个样本对间共同上调基因有 2 627 个，共同下调基因有 1 145 个（图 3-B），这些基因在愈伤分化过程中起到了持续并稳定的作用。此外，还有 17 个共同差异基因在各分化时间点既有上调表达，又存在下调表达。特别是参与碳水化合物代谢的 *Zm*00001*d*024037 等基因，在光下培养初期与其他时间点的表达模式截然相反，说明其极有可能是控制体细胞再生的关键因子。综上可知，本研究利用全部 3 789 个共同差异基因用于后续进一步分析。




A. 差异表达基因统计直方图；B. 差异表达基因集韦恩图。

A. Statistical histogram of the DEGs; B. Venn diagrams of the DEG sets.

图 3　分化不同时间玉米胚性愈伤的 3 个样本对间差异表达基因统计结果

Fig. 3　Statistics of DEGs between three paired samples of maize embryogenic callus at different stages of differentiation

### 2.4　玉米在不同再生阶段的加权基因共表达网络分析

利用 WGCNA 分析，鉴定了 6 个与玉米体细胞再生相关的差异基因模块，结果见图 4。

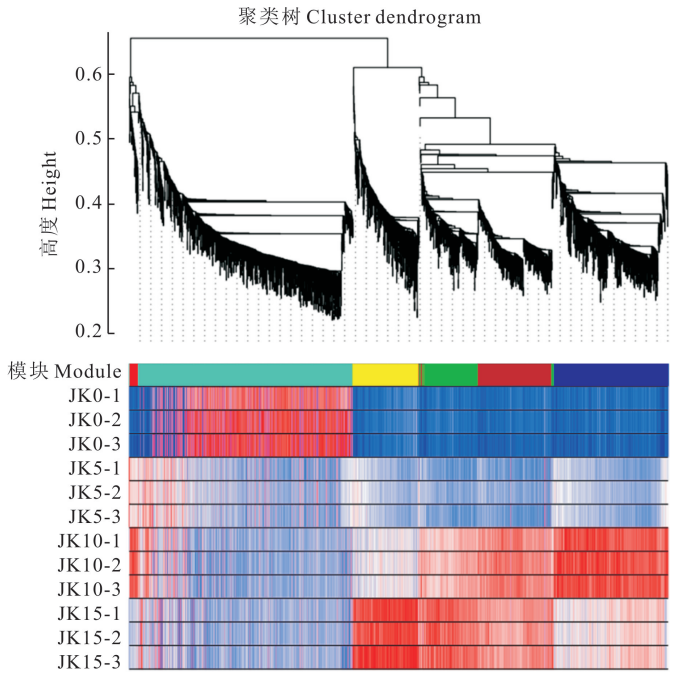


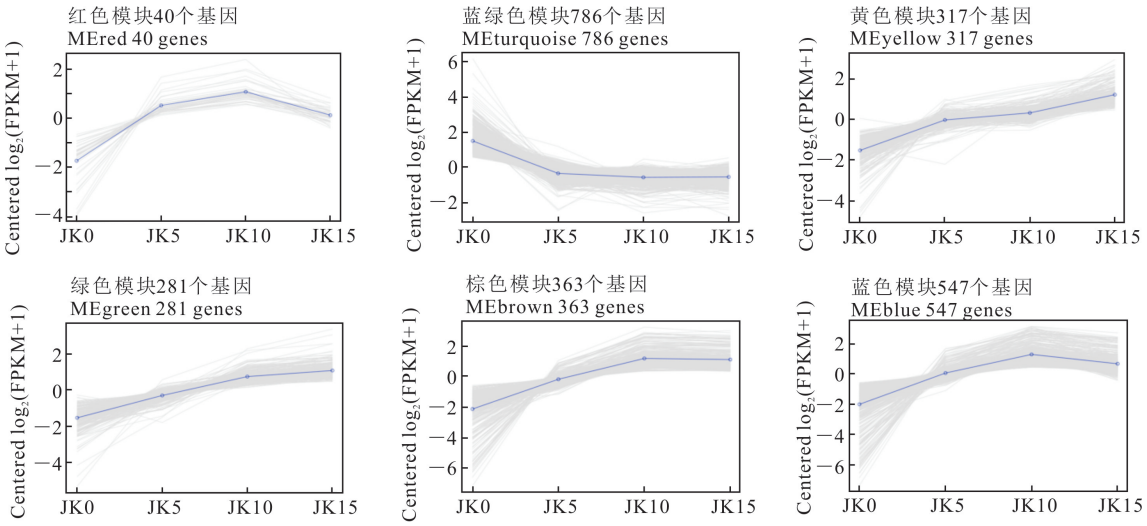

图 4　玉米自交系 JK11 在 4 个再生阶段的加权基因共表达网络分析

Fig. 4　Weighted gene coexpression network analysis (WGCNA) of JK11 at four regeneration stages

由图 4 可以看出，基因在蓝绿色模块中最为富集，它们主要在未分化的胚性愈伤中表达，而在其他样本中的 mRNA 量较低。与之对应的是，黄色模块、绿色模块、棕色模块和蓝色模块内的基因在样本

JK10 和 JK15 中密集表达,而在未分化及分化 5 d 愈伤中的转录活性受到抑制。在红色模块中,仅有 40 个差异基因被富集,这些基因在样本 JK5 和 JK10 中高表达,但在其他样本中仅含有微量的 mRNA。

进一步对各模块基因的表达模式进行分析,发现除蓝绿色模块基因表达量随分化培养下降之外,其余模块均呈现上升趋势(图 5)。以上基因表达模式上的明显差异,证实了其可能在体细胞再生中扮演着不同角色。




图中每条灰线代表一个基因的表达模式,蓝线表示该基因簇全部基因的平均表达趋势。

Each gray line represents the expression pattern of one gene, and the blue line shows the average expression trend of all genes in each cluster.

图 5 各模块中共同差异表达基因的表达模式

Fig. 5 Expression patterns of the common DEGs in each module

## 2.5 模块基因的 GO 富集分析

为了鉴定上述 6 个模块的具体功能,分别对其进行了 GO 富集分析。结果(表 3)显示,各基因集均在生物过程和分子功能 2 个一级分类中显著富集($q<0.05$),除红色模块外,其余模块均在细胞组分中富集。在生物过程分类中,棕色模块、蓝色模块和绿色模块主要富集在与光合作用相关的条目(GO:0015979;GO:0009768;GO:0018298;GO:0009416;GO:0010207;GO:0010027;GO:0045038;GO:0009767;GO:0009644),表明这些模块基因可能直接参与了光合反应的光吸收和电子传递等关键步骤。在红色模块富集的 GO 条目中,有 3 个(GO:0090322;GO:1900407;GO:2000121)与氧化胁迫调节有关,这些基因可能参与清除光合作用产生的活性氧化物,进而维护光反应复合体的结构稳定。黄色模块分别各有 7 个基因显著富集在茉莉酸信号通路调控(GO:2000022)、防御反应调节(GO:0031347)和损伤响应(GO:0009611)3 个条目,说明该模块与胁迫应答关系密切。此外,蓝绿色模块主要富集在脂质储存(GO:0019915;GO:0010344)和低温适应(GO:0050826;GO:0009631)等 GO 条目。最后,在分子功能和细胞组分分类中,与光合作用有关的多个条目(GO:0020037;GO:0016168;GO:0004601;GO:0010242;GO:0009055;GO:0009535;GO:0009507 等)同样被棕色模块、蓝色模块和绿色模块显著富集。这一结果与生物过程的富集条目相对应,进一步说明了这 3 个基因集在植物的光合作用中发挥功能。

**表 3 各基因模块显著富集的前 5 个 GO 条目汇总**

Table 3 Summary of the top five GO terms with significant enrichment in each gene module

| 类别 Category | GO 标签 GO ID | GO 条目 GO term | 显著富集的基因模块($q<0.05$) Significant gene modules | 基因数 Gene number |
|---|---|---|---|---|
| 生物过程 Biological process | GO:0015979 | 光合作用 Photosynthesis | 全部共有差异基因,棕色模块,蓝色模块 All common DEGs, MEbrown, MEblue | 48,19,24 |
| | GO:0009768 | 光合作用,光系统Ⅰ中的光收集 Photosynthesis, light harvesting in photosystem Ⅰ | 全部共有差异基因,棕色模块,蓝色模块 All common DEGs, MEbrown, MEblue | 19,9,9 |
| | GO:0018298 | 蛋白-发色团连锁 Protein-chromophore linkage | 全部共有差异基因,棕色模块,蓝色模块 All common DEGs, MEbrown, MEblue | 25,12,11 |
| | GO:0042744 | 过氧化氢分解代谢 Hydrogen peroxide catabolic process | 全部共有差异基因,绿色模块 All common DEGs, MEgreen | 40,9 |
| | GO:0009416 | 对光刺激的响应 Response to light stimulus | 棕色模块,蓝色模块 MEbrown, MEblue | 11,14 |

**表 3(续)**　Table 3(continued)

| 类别 Category | GO 标签 GO ID | GO 条目 GO term | 显著富集的基因模块($q<0.05$) Significant gene modules | 基因数 Gene number |
|---|---|---|---|---|
| 生物过程 Biological process | GO:0010207 | 光系统Ⅱ装配 Photosystem Ⅱ assembly | 全部共有差异基因 All common DEGs | 10 |
| | GO:0009638 | 向光性 Phototropism | 红色模块 MEred | 2 |
| | GO:0090322 | 超氧化物代谢调节 Regulation of superoxide metabolic process | 红色模块 MEred | 1 |
| | GO:1900407 | 氧化应激反应的调节 Regulation of cellular response to oxidative stress | 红色模块 MEred | 1 |
| | GO:2000121 | 调节超氧自由基的清除 Regulation of removal of superoxide radicals | 红色模块 MEred | 1 |
| | GO:0010363 | 植物过敏反应的调节 Regulation of plant-type hypersensitive response | 红色模块 MEred | 1 |
| | GO:0019915 | 脂质储存 Lipid storage | 蓝绿色模块 MEturquoise | 8 |
| | GO:0050826 | 冻害响应 Response to freezing | 蓝绿色模块 MEturquoise | 5 |
| | GO:0009737 | 对脱落酸的响应 Response to abscisic acid | 蓝绿色模块 MEturquoise | 15 |
| | GO:0010344 | 种子油脂体生物发生 Seed oilbody biogenesis | 蓝绿色模块 MEturquoise | 4 |
| | GO:0009631 | 低温驯化 Cold acclimation | 蓝绿色模块 MEturquoise | 6 |
| | GO:2000022 | 茉莉酸信号通路调控 Regulation of jasmonic acid mediated signaling pathway | 黄色模块 MEyellow | 7 |
| | GO:0031347 | 防御反应调节 Regulation of defense response | 黄色模块 MEyellow | 7 |
| | GO:0009611 | 损伤响应 Response to wounding | 黄色模块 MEyellow | 7 |
| | GO:0009800 | 肉桂酸的生物合成 Cinnamic acid biosynthetic process | 黄色模块 MEyellow | 3 |
| | GO:0003333 | 氨基酸跨膜运输 Amino acid transmembrane transport | 黄色模块 MEyellow | 5 |
| | GO:0010027 | 类囊体膜组织 Thylakoid membrane organization | 绿色模块 MEgreen | 4 |
| | GO:0045038 | 蛋白进入类囊体膜 Protein import into chloroplast thylakoid membrane | 绿色模块 MEgreen | 2 |
| | GO:0009767 | 光合电子传递链 Photosynthetic electron transport chain | 棕色模块 MEbrown | 4 |
| | GO:0009644 | 对强光的响应 Response to high light intensity | 蓝色模块 MEblue | 7 |
| 分子功能 Molecular function | GO:0020037 | 结合血红素 Heme binding | 全部共有差异基因，红色模块，绿色模块 All common DEGs，MEred，MEgreen | 126，6，9 |
| | GO:0016168 | 结合叶绿素 Chlorophyll binding | 全部共有差异基因，棕色模块，蓝色模块 All common DEGs，MEbrown，MEblue | 26，12，12 |
| | GO:0005506 | 结合铁离子 Iron ion binding | 全部共有差异基因，红色模块，蓝色模块 All common DEGs，MEred，MEblue | 90，6，17 |
| | GO:0004497 | 单氧酶活性 Monooxygenase activity | 全部共有差异基因 All common DEGs | 46 |
| | GO:0016747 | 转移酶活性 Transferase activity | 全部共有差异基因 All common DEGs | 45 |
| | GO:0016709 | 氧化还原酶活性 Oxidoreductase activity | 红色模块 MEred | 4 |
| | GO:0008515 | 蔗糖跨膜转运蛋白活性 Sucrose transmembrane transporter activity | 红色模块 MEred | 1 |
| | GO:0015333 | 质子同向转运体活性 Peptide:proton symporter activity | 红色模块 MEred | 2 |
| | GO:1990404 | 蛋白质 ADP-核糖酶活性 Protein ADP-ribosylase activity | 蓝绿色模块 MEturquoise | 3 |
| | GO:0005385 | 锌离子跨膜转运蛋白活性 Zinc ion transmembrane transporter activity | 蓝绿色模块 MEturquoise | 5 |
| | GO:0030410 | 烟胺合成酶活性 Nicotianmine synthase activity | 蓝绿色模块 MEturquoise | 4 |
| | GO:0003777 | 微管马达活性 Microtubule motor activity | 蓝绿色模块 MEturquoise | 10 |
| | GO:0004777 | 脱氢酶活性 Succinate-semialdehyde dehydrogenase ($NAD^+$) activity | 蓝绿色模块 MEturquoise | 3 |
| | GO:0051213 | 加双氧酶活性 Dioxygenase activity | 黄色模块 MEyellow | 10 |
| | GO:0004620 | 磷脂酶活性 Phospholipase activity | 黄色模块 MEyellow | 6 |
| | GO:0016841 | 脱氨酶活性 Ammonia-lyase activity | 黄色模块 MEyellow | 4 |
| | GO:0047372 | 酰基甘油脂肪酶活性 Acylglycerol lipase activity | 黄色模块 MEyellow | 4 |
| | GO:0045548 | 苯丙氨酸氨裂解酶活性 Phentlalanine ammonia-lyase activity | 黄色模块 MEyellow | 3 |
| | GO:0004601 | 过氧化物酶活性 Peroxidase activity | 绿色模块 MEgreen | 9 |
| | GO:0004324 | 铁氧化还原蛋白还原酶活性 Ferredoxin-$NADP^+$ reductase activity | 棕色模块 MEbrown | 3 |
| | GO:0010242 | 放氧活性 Oxygen evolving activity | 棕色模块 MEbrown | 2 |
| | GO:0003735 | 核糖体的结构成分 Structural constituent of ribosome | 棕色模块 MEbrown | 15 |

表 3(续) Table 3(continued)

| 类别 Category | GO 标签 GO ID | GO 条目 GO term | 显著富集的基因模块($q<0.05$) Significant gene modules | 基因数 Gene number |
|---|---|---|---|---|
| 分子功能 Molecular function | GO:0048529 | 环化酶活性 Magnesium-protoporphyrin Ⅸ monomethyl ester (oxidative) cyclase activity | 棕色模块 MEbrown | 2 |
| | GO:0009055 | 电子转移活性 Electron transfer activity | 蓝色模块 MEblue | 13 |
| | GO:0008453 | 转氨酶活性 Alanine-glyoxylate transaminase activity | 蓝色模块 MEblue | 3 |
| | GO:0051537 | 铁硫复合物结合活性 2 Iron,2 sulfur cluster binding | 蓝色模块 MEblue | 6 |
| 细胞组分 Cellular component | GO:0009535 | 叶绿体类囊体膜 Chloroplast thylakoid membrane | 全部共有差异基因,绿色模块,棕色模块,蓝色模块 All common DEGs,MEgreen,MEbrown,MEblue | 96,9,39,41 |
| | GO:0009523 | 光系统Ⅱ Photosystem Ⅱ | 全部共有差异基因,棕色模块,蓝色模块 All common DEGs,MEbrown,MEblue | 33,13,18 |
| | GO:0009522 | 光系统Ⅰ Photosystem Ⅰ | 全部共有差异基因,棕色模块,蓝色模块 All common DEGs,MEbrown,MEblue | 30,15,13 |
| | GO:0009534 | 叶绿体类囊体 Chloroplast thylakoid | 全部共有差异基因,绿色模块,蓝色模块 All common DEGs,MEgreen,MEblue | 28,5,10 |
| | GO:0009507 | 叶绿体 Chloroplast | 全部共有差异基因,绿色模块,棕色模块,蓝色模块 All common DEGs,MEgreen,MEbrown,MEblue | 142,19,38,46 |
| | GO:0012511 | 脂质储存体 Monolayer-surrounded lipid storage body | 蓝绿色模块 MEturquoise | 7 |
| | GO:0031380 | RNA 聚合酶复合 RNA polymerase complex | 蓝绿色模块 MEturquoise | 4 |
| | GO:0005871 | 驱动蛋白复合体 Kinesin complex | 蓝绿色模块 MEturquoise | 7 |
| | GO:0048046 | 质外体 Apoplast | 黄色模块 MEyellow | 7 |
| | GO:0009579 | 类囊体 Thylakoid | 绿色模块 MEgreen | 6 |
| | GO:0044434 | 退化的叶绿体部分 Obsolete chloroplast part | 绿色模块 MEgreen | 6 |
| | GO:0009941 | 叶绿体被膜 Chloroplast envelope | 棕色模块 MEbrown | 22 |

## 2.6 模块基因的 KEGG 通路分析

进一步利用 KEGG 方法分析各模块及全部 3 789 个共同差异基因参与的代谢途径,结果显示,共有 24 个 KEGG 条目被显著富集($q<0.05$)。其中全部共有差异基因显著富集的条目最多,包括光合作用(ko00195;ko00196)、苯丙烷类生物合成(ko00940)、淀粉和蔗糖代谢(ko00500)及植物激素信号转导(ko04075)等 20 个通路(图 6),功能分类结果与 GO 分析结果基本一致。此外,光合作用 2 个通路 ko00195 和 ko00196 的富集程度最显著,富集基因数分别达到了 53 和 22 个(图 6)。对这 75 个基因进行表达模式分析发现,随着分化培养时间的延长,各基因的表达量均呈现上升趋势(图 7)。模块基因簇富集结果显示,棕色模块、蓝色模块和绿色模块分别显著富集 6,7 和 0 个代谢通路。其中除光合作用(ko00195;ko00196)、卟啉和叶绿素代谢(ko00860)及碳固定(ko00710)等条目与全部共同差异基因分析结果一致外,仅有 2 个通路与后者不同。黄色模块等 3 个基因集共显著富集 12 个 KEGG 条目,除异黄酮生物合成(ko00943)等 10 个通路与上述重复外,共新检测到酪氨酸代谢(ko00350)和非同源末端连接(ko03450)2 个条目。

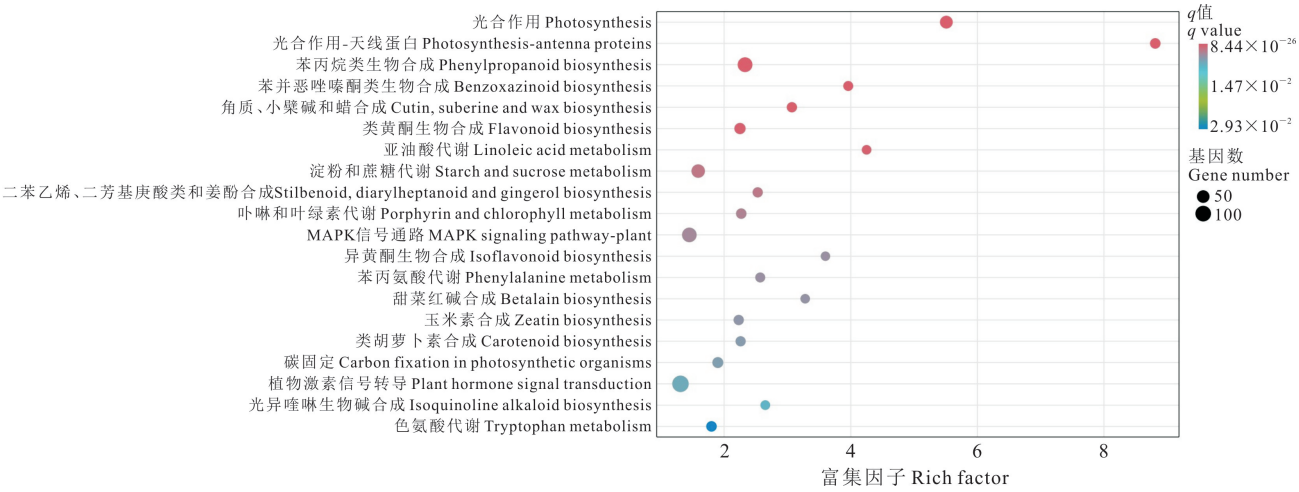
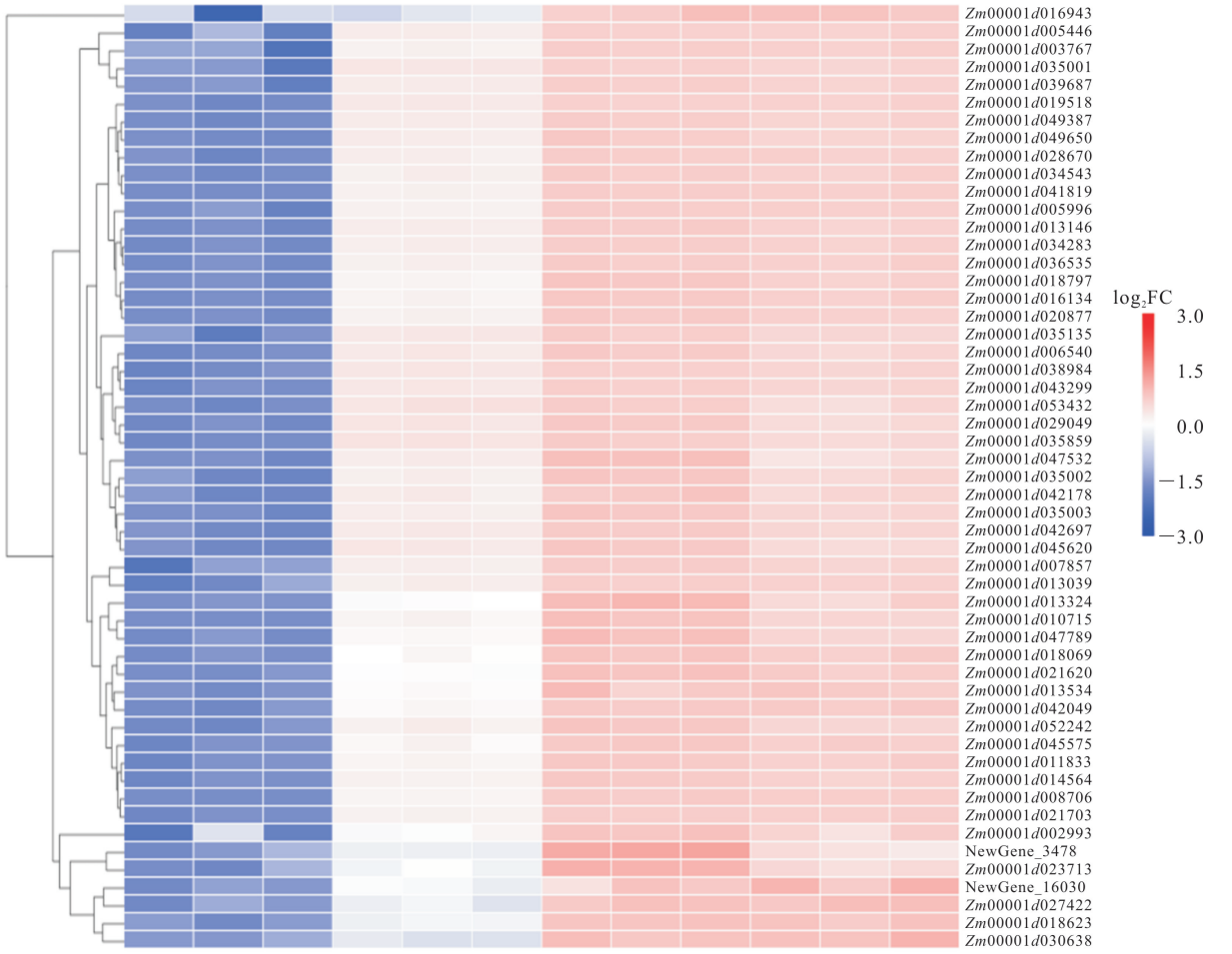



图 6 全部共有差异基因的 KEGG 气泡图

Fig. 6 KEGG air bubble graph of all common DEGs




图中数据采用 $\log_2$FC，并进行归一化处理。

The data is mapped by $\log_2$FC, and has undergone row standardization.

图 7　光合作用通路富集基因的相对表达模式

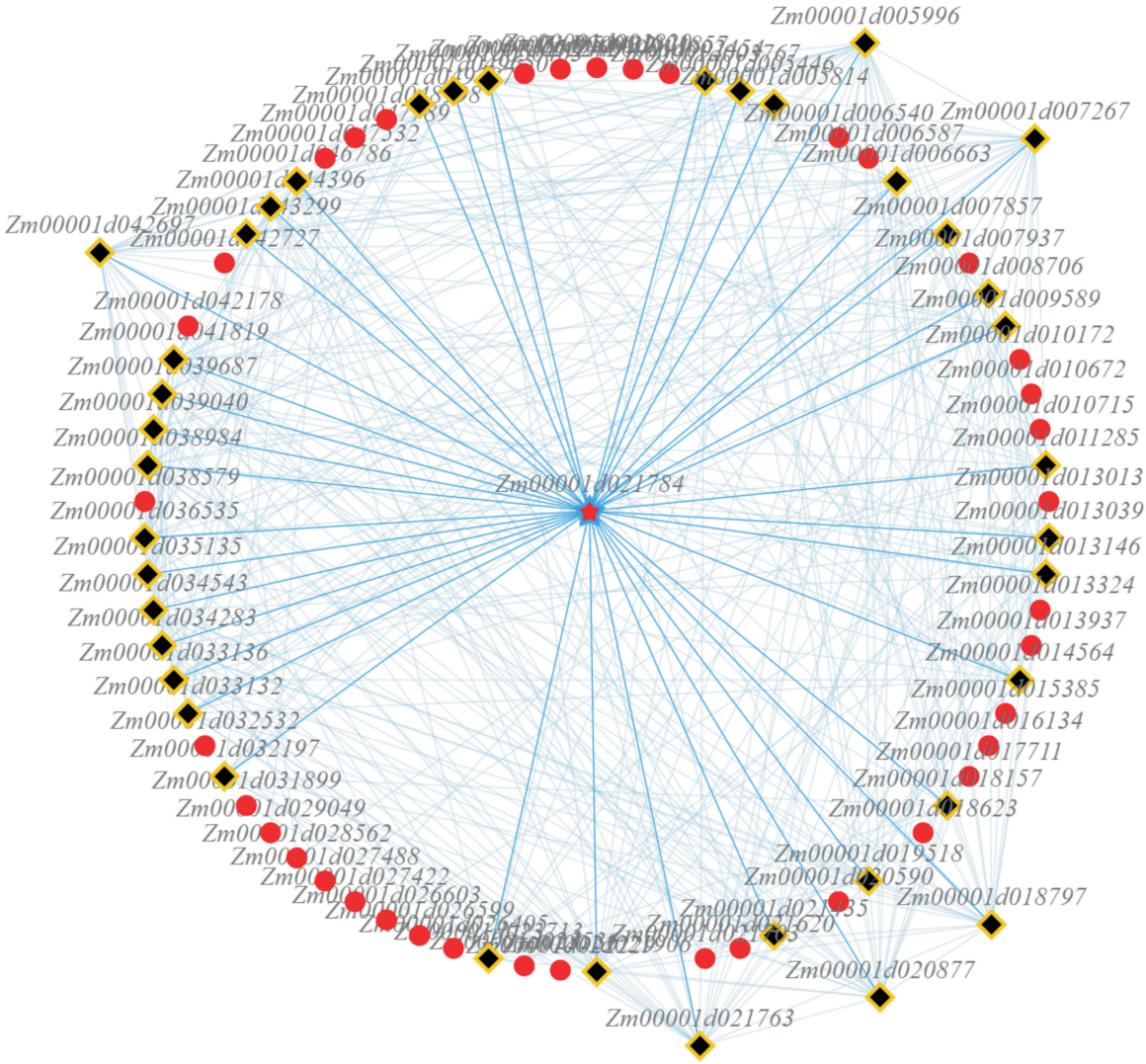
Fig. 7　Relative expression patterns of genes enriched in the photosynthesis pathway

### 2.7　光合作用相关通路富集基因的蛋白互作网络分析

为了预测控制玉米胚性愈伤再生的核心基因，利用富集到光合作用 4 个相关通路（ko00195；ko00196；ko00860；ko00710）的 123 个差异基因构建蛋白互作网络。分析结果（图 8）显示，共有 77 个节点和 764 对蛋白互作关系被检测到。其中有 1 个节点（*Zm*00001*d*021784）的得分为 100，说明与其互作的蛋白数最多，被确定为核心基因。该基因编码产生一个位于类囊体膜上的叶绿素 a/b 结合蛋白，参与对光刺激响应及收集光能等生物过程。此外，在蛋白互作网络中，还鉴定到 39 个与核心节点相关的辐射节点（图 8）。这些基因中有 17 个同样被注释为叶绿素 a/b 结合蛋白，14 个基因编码光系统Ⅰ（PSⅠ）反应中心亚基，7 个基因编码 PSⅡ反应中心蛋白。它们共同在原初反应等过程中发挥作用，与核心节点构成了一个植物体细胞再生相关网络（图 8）。在本研究中，以核心节点 *Zm*00001*d*021784 及其全部 6 个得分最高（70 分）的辐射节点 *Zm*00001*d*005996、*Zm*00001*d*007267、*Zm*00001*d*018797、*Zm*00001*d*020877、*Zm*00001*d*021763 和 *Zm*00001*d*042697 作为关键候选基因（图 8）。

### 2.8　利用 qPCR 验证体细胞再生关键基因

为了初步验证体细胞再生关键基因功能，将 12 个用于转录组测序的样本 RNA 反转录成 cDNA，随后分别对 *Zm*00001*d*021784 等 7 个差异基因进行 qPCR 分析。结果显示在 JK0 vs JK5、JK0 vs JK10 和 JK0 vs JK15 3 个样本中，各差异基因的 qPCR 结果与 RNA 测序数据相近。皮尔逊相关系数（$R^2$）在 0.911 6～0.931 9，均大于 0.9（图 9），表明 2 种技术所得的基因差异表达倍数基本一致，说明预测的关键候选基因是可靠的。

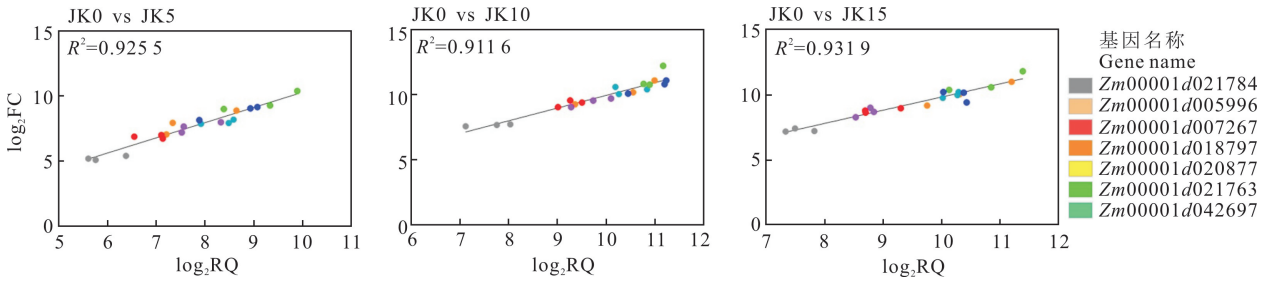



图中得分最高的节点用五角星表示,与最高分节点相关的辐射节点用黑色正方形表示。

The node with the highest score is represented by pentacle. The radiation nodes associated with the top node are represented by black squares.

图 8 光合作用相关通路富集基因的蛋白互作网络

Fig. 8 Protein-protein interaction (PPI) network of genes enriched in the photosynthesis-related pathway




图中纵坐标代表基因差异倍数的对数,横坐标代表基因相对表达量的对数;每个基因相同颜色的点代表 3 个生物学重复。

The vertical coordinates represent the logarithm of fold change of the genes, and the horizontal coordinates represent the logarithm of relative quantity of the genes; Spots with the same color of each gene represent three biological replicates.

图 9 关键候选基因在 RNA-seq 与 RT-qPCR 中差异表达率的相关性

Fig. 9 Correlation of the differential expression ratio between RNA-seq and RT-qPCR of the key candidate genes

## 3　讨　论

在植物组织培养过程中，离体细胞要分化出完整植株必须辅以适宜光照，这期间细胞内的前质体在光诱导下形成叶绿体，叶绿体进行光合作用为植株再生提供有机物[27]。本研究中 4 个与光合作用相关的代谢通路（ko00195；ko00196；ko00860；ko00710）被检测与胚性愈伤再分化密切相关，涉及共有差异表达基因 123 个；进一步通过蛋白互作网络分析，从上述基因中筛选出 7 个关键候选基因，其中核心节点 *Zm*00001*d*021784 及其 3 个辐射节点 *Zm*00001*d*007267、*Zm*00001*d*021763 和 *Zm*00001*d*042697 均编码产生类囊体膜上叶绿素 a/b 结合蛋白，其通过与各类色素分子结合形成捕光复合体（LHC），在光能捕获和有效传递中发挥功能[28-29]。2022 年 PENG 等[30]对 EMS 诱导的窄白条纹和白化等叶绿素缺乏玉米突变体进行转录组测序，发现 *Zm*00001*d*021784 等叶绿素 a/b 结合蛋白基因表达量相比野生型显著下调，说明该家族基因与叶绿体发育和光合作用有关。2016 年 WEI 等[31]对不同施氮条件下玉米的蛋白质组进行比较，得出缺氮显著影响叶绿素 a/b 结合蛋白参与的光依赖性反应，导致叶片净光合速率显著降低，甚至与叶片衰老有关。在本研究中，4 个编码上述蛋白的候选基因均在胚性愈伤分化培养初期被激活，表达量最高上调 2 383 倍，其对光诱导的特异性反应可能是体细胞再生的关键。在其余 3 个候选基因中，*Zm*00001*d*005996、*Zm*00001*d*018797 和 *Zm*00001*d*-020877 均编码 PSⅠ反应中心 PsaG/PsaK 膜内蛋白，这些基因在胚性愈伤分化中上调表达 121～1 347 倍，在影响 PSⅠ复合物和天线系统的稳定性等方面起重要作用[32-33]。2015 年 QIN 等[34]报道了豌豆 PSⅠ及其 LHC 的空间结构，证实了光系统核心与 LHC 的连接是由 PsaG 介导，其在光能传递及维持光系统结构中发挥功能。2023 年 WU 等[35]利用单颗粒冷冻电镜等揭示了拟南芥中 PsaK 是 LHCⅡ新的停驻位点，不仅促进了 PSⅠ核心复合物与 LHCⅡ三聚体的结合，而且进一步稳定了 LHCⅡ三聚体。以上报道均直接或间接证实了 *Zm*00001*d*021784、*Zm*00001*d*007267、*Zm*00001*d*021763、*Zm*00001*d*042697、*Zm*00001*d*005996、*Zm*00001*d*018797 和 *Zm*00001*d*020877 这 7 个基因在绿色植物光合作用中的重要地位，侧面说明其也极有可能在光照诱导下的体细胞命运转换中起主导作用。

在其他显著富集的代谢通路中，类苯丙烷生物合成（ko00940）途径共涉及 85 个共有差异表达基因，其中 74 个基因在体细胞分化阶段较对照上调表达，仅少数基因出现活性下调，说明体细胞分化初期木质素等类苯丙烷合成途径的激活为再生植株建成提供了物质基础，这与前人报道[36]相吻合。基因 *Zm*00001*d*024037 与该途径富集的其他 4 个仅上调或下调糖基水解酶基因的表达模式不同。该基因编码产生 β-葡萄糖苷酶，通过催化葡萄糖苷生成葡萄糖，参与淀粉和蔗糖代谢、类黄酮降解及氰胺酸代谢等多种途径。2011 年 JIN 等[37]研究发现，烟草 β-葡萄糖苷酶基因的表达会导致植株赤霉素等激素水平升高，进而促使机体生物量增加。本研究中，*Zm*00001*d*024037 在愈伤分化初期最高上调表达 26.2 倍，暗示其与前人研究所得的基因功能相符。但该基因在分化 5 d 时的表达量仅为对照的 20%，这种特异性表达模式可能与其同时调控避免细胞过度木质化有关[38]，可作为重点关注的候选基因。

本研究中，淀粉和蔗糖代谢（ko00500）途径在富集分析中同样被检测到，涉及共有差异表达基因 63 个，其中包括上述 β-葡萄糖苷酶基因 *Zm*00001*d*024037；与类苯丙烷生物合成（ko00940）途径相似的是，该条目富集的大部分基因被激活并参与碳水化合物运输、代谢，以及细胞壁和细胞膜生物发生。2019 年 GUO 等[39]研究发现，脂质转运蛋白和淀粉酶共同介导了植物体细胞早期的不对称分裂，驱动细胞启动全能性。在本研究富集的淀粉和蔗糖代谢通路中，共有 8 个基因编码淀粉酶，它们在愈伤分化阶段最高上调表达 21.6 倍，可能在促进体细胞胚性发生和植株建成中发挥作用。此外，植物激素信号转导途径（ko04075）共显著富集 116 个基因，它们广泛参与到生长素、细胞分裂素、赤霉素和茉莉酸等信号传递，与体细胞再生关系密切[40-42]。2018 年 XIE 等[43]研究发现，顶端分生组织维持所需的关键基因 *WUSCHEL*，是细胞分裂素依赖的拟南芥应答调节因子（ARR）的靶基因，证实了 *ARR* 家族基因在植物组织发育中的重要性。本研究中，共有 16 个 A 型或 B 型 *ARR* 基因被显著富集到细胞分裂素信号途径。这些基因全部上调表达，有效促进了细胞分裂和芽的分化。以上结果为最终确定控制植物体细胞再生的关键基因奠定了基础。

## 4　结　论

本研究共鉴定 3 789 个共同差异表达基因可能

与玉米的细胞命运决定有关。这些基因被划分为 6 个模块,广泛参与光合作用、苯丙烷类生物合成、淀粉和蔗糖代谢及植物激素信号转导等通路。此外,蛋白互作网络分析鉴定到 1 个编码叶绿素 a/b 结合蛋白的核心节点 *Zm*00001*d*021784 及其 6 个得分最高的辐射节点,其的编码产物均在光合作用的光能吸收、传递等过程中发挥功能,被鉴定为玉米体细胞再生的关键候选基因。

## [参考文献]


[1] 许智宏,张宪省,苏英华,等. 植物细胞全能性和再生[J]. 中国科学(生命科学),2019,49(10):1282-1300.
XU Z H,ZHANG X S,SU Y H,et al. Plant cell totipotency and regeneration[J]. Science in China(Life Sciences),2019,49(10):1282-1300.

[2] ISHIDA Y,HIEI Y,KOMARI T. *Agrobacterium*-mediated transformation of maize[J]. Nature Protocols,2007,2(7):1614-1621.

[3] WÓJCIK A M,WÓJCIKOWSKA B,GAJ M D. Current perspectives on the auxin-mediated genetic network that controls the induction of somatic embryogenesis in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences,2020,21(4):1333.

[4] 张晓玲,龙芸,葛飞,等. 玉米幼胚胚性愈伤组织再生能力相关性状遗传研究[J]. 遗传,2017,39(2):143-155.
ZHANG X L,LONG Y,GE F,et al. A genetic study of the regeneration capacity of embryonic callus from the maize immature embryo culture[J]. Hereditas,2017,39(2):143-155.

[5] IKEUCHI M,FAVERO D S,SAKAMOTO Y,et al. Molecular mechanisms of plant regeneration[J]. Annual Review of Plant Biology,2019,70:377-406.

[6] LAZAR M D,BAENZIGER P S,SCHAEFFER G W. Combining abilities and heritability of callus formation and plantlet regeneration in wheat (*Triticum aestivum* L.) anther cultures[J]. Theoretical and Applied Genetics,1984,68(1):131-134.

[7] AHMAD M M. Genetic analysis of responses and regeneration capacities of tissue culture of in-vitro plants (*Solanum lycopersicon*)[J]. Neuroquantology,2022,20:5567-5578.

[8] MA C,DUAN C,JIANG Y,et al. Factors affecting *in vitro* regeneration in the model tree *Populus trichocarpa*: Ⅱ. Heritability estimates,correlations among explant types,and genetic interactions with treatments among wild genotypes[J]. *In Vitro* Cellular and Developmental Biology-Plant,2022,58(6):853-864.

[9] DAI L,ZHANG Y,HAN S,et al. QTL mapping of somatic regeneration-related traits in maize[J]. Agriculture,2022,12(3):393.

[10] 黎裕,王天宇. 玉米转基因技术研发与应用现状及展望[J]. 玉米科学,2018,26(2):1-15.
LI Y,WANG T Y. Germplasm enhancement in maize:advances and prospects[J]. Journal of Maize Sciences,2018,26(2):1-15.

[11] LIU X M,BIE X M,LIN X,et al. Uncovering the transcriptional regulatory network involved in boosting wheat regeneration and transformation[J]. Nature Plants,2023,9(6):908-925.

[12] SALVO S,COOK J,CARLSON A R,et al. Genetic fine-mapping of a quantitative trait locus (QTL) associated with embryogenic tissue culture response and plant regeneration ability in maize (*Zea mays* L.)[J]. Plant Genome,2018,11(2):170111.

[13] GE F,QU J,LIU P,et al. Genome assembly of the maize inbred line A188 provides a new reference genome for functional genomics[J]. The Crop Journal,2022,10(1):47-55.

[14] WU J M,CHANG X L,LI C H,et al. QTLs related to rice callus regeneration ability:localization and effect verification of *qPRR*3[J]. Cells,2022,11(24):4125.

[15] DAI L Q,HAN S P,ZHANG Y,et al. Genetic architecture of embryogenic callus induction in maize from the perspective of population genomics[J]. Plant Cell,Tissue and Organ Culture,2022,150(2):345-359.

[16] ISLAM M K,MUMMADI S T,LIU S Z,et al. Regulation of regeneration in *Arabidopsis thaliana*[J]. aBIOTECH,2023,4(4):332-351.

[17] MORGAN G A,BARRETT K C,LEECH N L,et al. IBM SPSS for introductory statistics[M]. New York:Routledge,2019.

[18] KIM D,LANGMEAD B,SALZBERG S L. HISAT:a fast spliced aligner with low memory requirements[J]. Nature Methods,2015,12(4):357-360.

[19] PERTEA M,PERTEA G M,ANTONESCU C M,et al. StringTie enables improved reconstruction of a transcriptome from RNA-seq reads[J]. Nature Biotechnology,2015,33(3):290-295.

[20] LOVE M I,HUBER W,ANDERS S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2[J]. Genome Biology,2014,15(12):550.

[21] LANGFELDER P,HORVATH S. WGCNA:an R package for weighted correlation network analysis[J]. BMC Bioinformatics,2008,9:559.

[22] KAUFMAN L,ROUSSEEUW P J. Finding groups in data:an introduction to cluster analysis[M]. Hoboken:John Wiley & Sons,2009:344.

[23] YU G C,WANG L G,HAN Y Y,et al. clusterProfiler:an R package for comparing biological themes among gene clusters[J]. Omics,2012,16(5):284-287.

[24] MAO X Z,CAI T,OLYARCHUK J G,et al. Automated genome annotation and pathway identification using the KEGG Orthology (KO) as a controlled vocabulary[J]. Bioinformatics,2005,21(19):3787-3793.

[25] BECKER R A,CHAMBERS J M,WILKS A R. The new S language[M]. London:Wadsworth & Brooks,1998.

[26] SCHEFE J H,LEHMANN K E,BUSCHMANN I R,et al. Quantitative real-time RT-PCR data analysis:current con-

cepts and the novel "gene expression's CT difference" formula[J]. Journal of Molecular Medicine, 2006, 84(11): 901-910.

[27] SIDDIQUE A B, ISLAM S S. Effect of light and dark on callus induction and regeneration in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)[J]. Bangladesh Journal of Botany, 2015, 44: 643-651.

[28] 钟思彤，张亚真，孔祥瑞，等. 高等植物捕光叶绿素 a/b 结合蛋白的研究进展[J]. 农业生物技术学报，2024，32(2)：444-457.
ZHONG S T, ZHANG Y Z, KONG X R, et al. Advances of light-harvesting chlorophyll a/b binding protein (CAB) in higher plants [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2024, 32(2): 444-457.

[29] JAHAN M S, HASAN M M. Light-harvesting complexes communicate growth and physiology of plants[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 2018, 23(1): 1-6.

[30] PENG H, GAO J, SONG X. Transcriptome analyses reveal photosynthesis-related genes involved in chloroplast development of the EMS-induced maize mutant[J]. Plant Biotechnology Reports, 2022, 16(5): 565-578.

[31] WEI S S, WANG X Y, SHI D Y, et al. The mechanisms of low nitrogen induced weakened photosynthesis in summer maize (*Zea mays* L.) under field conditions[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 105: 118-128.

[32] JENSEN P E, BASSI R, BOEKEMA E J, et al. Structure, function and regulation of plant photosystem I[J]. Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics, 2007, 1767(5): 335-352.

[33] ANTOSHVILI M, CASPY I, HIPPLER M, et al. Structure and function of photosystem I in *Cyanidioschyzon merolae*[J]. Photosynthesis Research, 2019, 139: 499-508.

[34] QIN X C, SUGA M, KUANG T Y, et al. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex[J]. Science, 2015, 348(6238): 989-995.

[35] WU J H, CHEN S, WANG C, et al. Regulatory dynamics of the higher-plant PSI-LHCI super complex during state transitions[J]. Molecular Plant, 2023, 16(12): 1937-1950.

[36] DENG Y X, LU S F. Biosynthesis and regulation of phenylpropanoids in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2017, 36(4): 257-290.

[37] JIN S X, KANAGARAJ A, VERMA D, et al. Release of hormones from conjugates: chloroplast expression of β-glucosidase results in elevated phytohormone levels associated with significant increase in biomass and protection from aphids or whiteflies conferred by sucrose esters[J]. Plant Physiology, 2011, 155(1): 222-235.

[38] LAUKKANEN H, RAUTIAINEN L, TAULAVUORI E, et al. Changes in cellular structures and enzymatic activities during browning of Scots pine callus derived from mature buds [J]. Tree Physiology, 2000, 20(7): 467-475.

[39] GUO H H, GUO H X, ZHANG L, et al. SELTP-assembled battery drives totipotency of somatic plant cell[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(7): 1188-1190.

[40] WANG Y L, HE S J, LONG Y, et al. Genetic variations in *ZmSAUR*15 contribute to the formation of immature embryo-derived embryonic calluses in maize[J]. Plant Journal, 2022, 109(4): 980-991.

[41] ZHOU W K, LOZANO-TORRES J L, BLILOU I, et al. A jasmonate signaling network activates root stem cells and promotes regeneration[J]. Cell, 2019, 177(4): 942-956.

[42] MA L L, LIU M, YAN Y Y, et al. Genetic dissection of maize embryonic callus regenerative capacity using multi-locus genome-wide association studies[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 561.

[43] XIE M, CHEN H Y, HUANG L, et al. A B-ARR-mediated cytokinin transcriptional network directs hormone cross-regulation and shoot development[J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 1604.

（责任编辑：屈李纯）

（上接第 10 页）

[35] 丁宇晖，杨再强，徐超，等. 低温胁迫对设施三七叶片光响应曲线拟合的影响[J]. 东北林业大学学报，2020，48(3)：41-49.
DING Y H, YANG Z Q, XU C, et al. Effect of low temperature stress on light response curve fitting of *Panax notoginseng* leaves[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020, 48(3): 41-49.

[36] 王复标，杨小龙，康华靖，等. 不同环境条件下光合作用对光响应模型的研究进展[J]. 应用生态学报，2023，34(7)：1995-2005.
WANG F B, YANG X L, KANG H J, et al. A review on light response model of photosynthesis under different environmental conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(7): 1995-2005.

[37] 徐田军，吕天放，赵久然，等. 玉米生产上 3 个主推品种光合特性、干物质积累转运及灌浆特性[J]. 作物学报，2018，44(3)：414-422.
XU T J, LÜ T F, ZHAO J R, et al. Photosynthetic characteristics, dry matter accumulation and translocation, grain filling parameter of three main maize varieties in production[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(3): 414-422.

[38] 方宝华，滕振宁，刘洋，等. 超高产杂交稻的光响应曲线及其模型拟合[J]. 中国稻米，2017，23(4)：1-5.
FANG B H, TENG Z N, LIU Y, et al. Photosynthesis light response curves of super high-yielding hybrid rice and model fitting[J]. China Rice, 2017, 23(4): 1-5.

（责任编辑：屈李纯）