

激素诱导南瓜未授粉子房胚状体转录组学分析

张紫霞, 刘泽发, 唐宇龙, 梁智睿, 朱海龙, 陈紫瑶

(湖南人文科技学院 湖南娄底 417000)

摘要: 未授粉子房离体培养诱导单倍体是遗传育种的重要方式之一。为探索激素诱导下南瓜未授粉子房胚状体的分子机制, 以 ZJ-13-2(中国南瓜×印度南瓜)为材料, 在分化阶段搭配使用生长素和细胞分裂素进行胚状体诱导试验。结果表明, 在培养基中添加细胞分裂素和生长素($1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 6-BA + $4.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 2,4-D + $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ NAA)比单独添加细胞分裂素($1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 6-BA)胚状体诱导率显著提高, 分别为 32.1% 和 13.8%。2 组胚状体进行转录组测序, 分析激素协同作用下影响胚状体形成的差异基因, 共筛选出 1197 个差异表达基因, 675 个上调基因, 522 个下调基因。GO 和 KEGG 富集分析结果表明, 差异表达基因主要富集在植物激素信号转导、内质网中的蛋白质加工、淀粉和蔗糖代谢与次级代谢物合成途径。经深入分析, 其中 441 个转录因子(TFs)分属于 47 个不同的 TF 家族。CRY-AA、CRYAB、HSP20、SKP1、BKI1、BZR2 等转录因子可能是调控胚状体发生的关键因子, 这些转录因子均表现出显著的表达变化, 说明它们可能参与了该南瓜品种胚细胞发生过程的调节。HSF 家族成员还与其他转录因子(如 WRKY、bZIP 和 MYB)相互作用, 共同调控热胁迫响应基因的表达。这种复杂的调控网络不仅在热胁迫响应中发挥关键作用, 也为建立南瓜单倍体高效诱导体系提供了可操作的分子标记与基因资源, 加速重要性状的固定与育种进程。

关键词: 南瓜; 转录组; 胚状体; 激素协同

中图分类号: S642.1

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)02-032-09

Transcriptome analysis of hormone-induced embryoid formation in unpollinated pumpkin ovary

ZHANG Zixia, LIU Zefa, TANG Yulong, LIANG Zhirui, ZHU Hailong, CHEN Ziyao

(Hunan University of Humanities, Science and Technology, Loudi 417000, Hunan, China)

Abstract: Induction of haploid by *in vitro* culture of unpollinated ovary is one of the important ways of genetics and breeding. In order to elucidate the molecular mechanism underlying hormone induced embryoid formation from unpollinated pumpkin ovary, ZJ-13-2(Chinese pumpkin×Indian pumpkin) was used as the material in this study. Auxin and cytokinin were used to induce embryoids at the differentiation stage. The results showed that the induction rate of embryoids in the medium supplemented with cytokinin and auxin ($1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 6-BA + $4.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 2,4-D + $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ NAA) was significantly higher than that in the medium supplemented with cytokinin only ($1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 6-BA), which were 32.1% and 13.8%, respectively. Transcriptome sequencing of embryoids from both treatment groups was performed to analyze differentially expressed genes(DEGs) influencing embryoid formation under hormone synergy. A total of 1197 DEGs were identified, comprising 675 up-regulated and 522 down-regulated genes. Go and KEGG enrichment analyses revealed that these DEGs were mainly enriched in plant hormone signal transduction, protein processing in endoplasmic reticulum, starch and sucrose metabolism, and secondary metabolite synthesis pathways. Further analysis identified 441 transcription factors(TFs) belonging to 47 different TF families. Key TFs, including CRYAA, CRYAB, HSP20, SKP1, BKI1, and BZR2 exhibited significant expression changes, suggesting their potential regulatory roles in the embryogenic process of this pumpkin variety. Additionally, HSF family members were found to interact with other transcription factors such as WRKY, bZIP and MYB, collectively regulating the expression of heat stress responsive genes. This complex regulatory network not only plays a key role in heat stress response, but also provides actionable molecular markers and genetic resources for constructing an efficient haploid induction system in pumpkin, thereby accelerating the fixation of important traits and the overall breeding process.

Key words: Pumpkin; Transcriptome; Embryoid; Hormone synergy

收稿日期: 2025-08-06; 修回日期: 2025-11-11

基金项目: 湖南省科技厅重点项目(2020NK2038); 湖南省教育厅科研项目(22C0594); 湖南省自然科学基金(2024JJ7240)

作者简介: 张紫霞, 女, 在读硕士研究生, 主要研究方向为瓜类蔬菜种质资源开发与应用。E-mail: 2907703205@qq.com

通信作者: 刘泽发, 男, 教授, 主要从事南瓜生物技术育种研究。E-mail: zefaliu@126.com

南瓜属作物作为葫芦科重要的栽培蔬菜,凭借优异的抗逆性、丰富的营养价值及强大的杂种优势,在全球范围内广泛种植。在中国,南瓜栽培历史源远流长,然而,长期的定向选育导致特异性优良品种储备不足,难以契合当前消费市场高品质、多样化南瓜品种的迫切需求。印度南瓜(*Cucurbita maxima*)因果肉软糯、风味独特的品质特性深受消费者喜爱^[1],但其抗逆性较差,适应性有限,在生产中推广难度较大。因此,培育兼具本土适应性与优质口感的南瓜杂交新品种,是提升我国南瓜产业竞争力的关键环节。通过未授粉子房离体培养诱导单倍体已成为快速创制纯合系的高效途径。闵子扬等^[2]以杂交一代南瓜为材料获得12株再生植株,初步建立了雌核离体培养体系。然而,Zou等^[3]报道,印度南瓜×中国南瓜杂交南瓜未授粉子房的胚状体诱导率仅为0.51%,且未获得再生植株。党建成等^[4]对10份南瓜材料进行雌核离体培养,发现杂交种出胚能力最弱。Song等^[5]进一步证明,通过调整培养体系,可明显提升部分基因型的胚状体诱导率及植株再生率。尽管杂交南瓜在胚状体诱导方面面临技术挑战,但通过优化胚状体诱导体系,能够为南瓜杂交种的遗传改良和新品种选育提供新的技术路径。

植物离体再生作为植物生物技术领域的重要研究方向,主要存在两种再生途径^[6],其一为通过愈伤组织诱导与器官分化实现植株再生;其二则是借助胚状体发生途径完成植株再生。相较于前者,植物体细胞胚发育因具备双极性、高繁殖效率及良好的遗传稳定性等显著优势,成为植物遗传转化体系构建的理想受体系统。近年来,体细胞胚再生培养技术在多个物种的研究与应用中取得了进展,木本植物中的油橄榄^[7]、油茶^[8],粮食作物中的玉米^[9]、裸燕麦^[10],以及药用植物冬凌草^[11]和模式植物烟草^[12]等均有体细胞胚再生体系建立与优化的相关报道。南瓜在胚状体诱导及植株再生方面的研究仍相对滞后,目前尚未形成一套成熟、高效且稳定的离体再生体系,这在一定程度上制约了南瓜分子育种及遗传改良技术的发展与应用。

基因测序的发展为植物离体再生体系的构建开辟了全新的路径。转录组测序作为功能基因组学研究的重要手段,能够系统、动态地解析植物在离体培养过程中,从外植体脱分化形成愈伤组织,至再分化发育为完整植株全过程的基因表达调控网络。转录组测序技术已广泛应用于多种植物的

离体再生研究并取得显著进展。在体细胞胚发育研究领域,该技术已成功揭示棉花(*Gossypium hirsutum* L.)^[13-14]、松树(*Pinus* L.)^[15]、萝卜(*Raphanus sativus* L.)^[16]、红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)^[17]、荔枝(*Litchi chinensis*)^[18]、橡胶树(*Hevea brasiliensis* M.)^[19]、龙眼(*Dimocarpus longan* L.)^[20]等植物体细胞胚发生过程中的关键调控基因与信号通路;在特殊生殖机制研究方面,助力核桃(*Juglans regia* L.)无融合生殖^[21]的分子机制解析,为优化植物离体再生体系、突破传统再生技术瓶颈奠定了坚实的理论基础。

笔者以南瓜种间杂交组合为试验材料,借助转录组学技术,对两组不同激素处理下南瓜胚状体诱导率存在显著差异的样本进行了深度测序分析,旨在筛选出在胚状体诱导过程中差异表达的关键基因,以期揭示南瓜胚状体发生的分子机制提供理论依据,并为优化南瓜离体再生体系、建立高效稳定的胚状体诱导技术奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验南瓜品种 ZJ-13-2(中国南瓜×印度南瓜),由湖南人文科技学院瓜类育种课题组繁育。南瓜于2024年4—7月种植于本校实训基地6号大棚。试验于2024年5—8月在湖南人文科技学院组织培养室开展。待第2朵雌花开放后,于早上8:00采摘开花当天的未授粉子房作为试验材料,然后立即带回本校组织培养室处理。

1.2 方法

将南瓜子房用流水冲洗30 min后移入超净工作台,用75%乙醇溶液消毒30 s,无菌水冲洗3次,无菌滤纸吸干表面水分后切片处理。切除子房外部的绿色组织直至露出胚珠,然后以横向切割的方式将子房切成1~2 mm的薄片。将切好的子房薄片放入3%次氯酸钠溶液中消毒5 min,再用无菌水冲洗6次,用无菌滤纸吸干水分后分别接种到I1、I2、I3、I4、I5五种初始培养基中进行胚状体诱导(表1)。将培养瓶置于35℃黑暗条件下热激处理5 d后,转入光照16 h/d、光照强度2500 lx、温度(26±1)℃条件下处理15 d,后转入S1继代培养基。在本研究中,共设有5个处理,3次重复,每个重复接种60个子房切片(分装于15个培养瓶内,每瓶放置4个切片)。培养基pH为5.7±0.1,每瓶分装20~30 mL,121℃高压灭菌20 min。此后采集

表 1 南瓜未授粉子房切片胚状体诱导培养基
Table 1 The composition of media used for unfertilized ovaries culture in pumpkin

培养基 Medium	ρ (蔗糖) Sucrose concentration/(g·L ⁻¹)	ρ (琼脂) Agar concentration/(g·L ⁻¹)	ρ (6-BA)/ (mg·L ⁻¹)	ρ (TDZ)/ (mg·L ⁻¹)	ρ (2,4-D)/ (mg·L ⁻¹)	ρ (NAA)/ (mg·L ⁻¹)
I1	30	7	0.5			
I2	30	7	1.0			
I3	30	7	1.5			
I4	30	7	1.0		4.0	0.5
I5	30	7		0.04		
S1	30	7	1.0			0.5

低诱导组(I2+S1)与高诱导组(I4+S1)的新鲜胚状体组织(200 mg),经过液氮速冻后-80 ℃保存。用 TRIzol 法提取总 RNA,经 1.2% 琼脂糖凝胶和 NanoDrop 检测浓度与完整性(RIN ≥ 8.0),合格样品送公司进行 mRNA 富集、文库构建及 Illumina 双端 300 bp 测序。

1.3 数据分析

于暗培养条件下持续 5 d 后,对胚珠的膨大数量进行记录;随后将样本置于光照环境中继续培养 7 d,其间统计胚珠的转绿情况;最终在培养周期达到 45 d 时,记录其出胚率。对于上述各阶段所获取的数据,利用 SPSS 软件开展方差分析。

转绿率/%=(转绿的胚珠数/膨大响应的胚珠总数)×100;

诱导率/%=(形成的胚状体总数/转绿的胚珠总数)×100。

使用 fastp v0.23(-q20-l50)去除 3'端带接头的序列及低质量碱基后,获得高质量 reads。以 HISAT2 v2.2.1 默认参数将 clean reads 比对至 *Cucurbita maxima* 参考基因组(v2.0),保留比对率>85%的样本。利用 feature Counts v2.0.3(-s2-p-B)进行基因水平计数。采用 DESeq2 v1.38 进行差异表达分析,阈值设为|log₁₀FC| ≥ 1 且 FDR < 0.05。使用 clusterProfiler v4.6 开展 GO 和 KEGG 富集分析。全部分

析在 Rv4.3.2 中完成。

2 结果与分析

2.1 不同激素处理对胚状体诱导的影响

不同激素处理下胚状体的诱导结果表明,处理 D 和处理 E 的胚状体诱导率较高,而处理 B 为 13.8%(低出胚率),处理 D 为处理 B 加入 NAA 和 2,4-D 后得到的,其诱导率显著上升,为 32.1%(表 2,图 1)。

2.2 不同激素处理下南瓜胚状体的转录组分析

2.2.1 转录组测序 取 B 与 D 组胚状体组织进行转录组测序,获得 6 组原始数据及质控数据(表 3)。经过严格的质量控制与过滤处理后,每个样本均获得了不少于 4100 万条高质量序列(clean reads),高质量序列碱基数不少于 6.29 Gb,Q30 碱基质量百分比在 96.59%~96.87%。此外,clean reads 比例均高于 98.52%,clean data 比例均高于 98.19%。测序数据质量优异,满足基因功能注释和分析要求。

2.2.2 差异表达基因分析 由图 2 可知,以 B 组为对照,2 组处理共鉴定出 1197 个差异表达基因,其中上调 675 个、下调 522 个。在上调基因中,LOC111472577、LOC111488061 和 LOC111490317 的 log₁₀FC 均>4 且 FDR<0.01;在下调基因中,

表 2 不同激素处理下胚状体的诱导效果
Table 2 The inductive effects of different hormones on embryoids

处理 Treatment	初始培养基 Initial medium	胚珠膨大数 Number of responding ovules	胚珠转绿率 Ovule greening frequency/%	诱导率 Inductivity rate/%
A	I1	85.6±10.016 a	63.4±4.250 b	3.5±1.210 d
B	I2	89.6±14.294 a	72.0±2.798 a	13.8±0.415 c
C	I3	93.0±13.453 a	70.2±4.007 ab	5.7±1.247 d
D	I4	92.0±13.527 a	75.2±2.8814 a	32.1±3.067 a
E	I5	89.3±8.736 a	74.6±5.619 a	23.9±0.964 b

注:同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。
Note: Different small letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

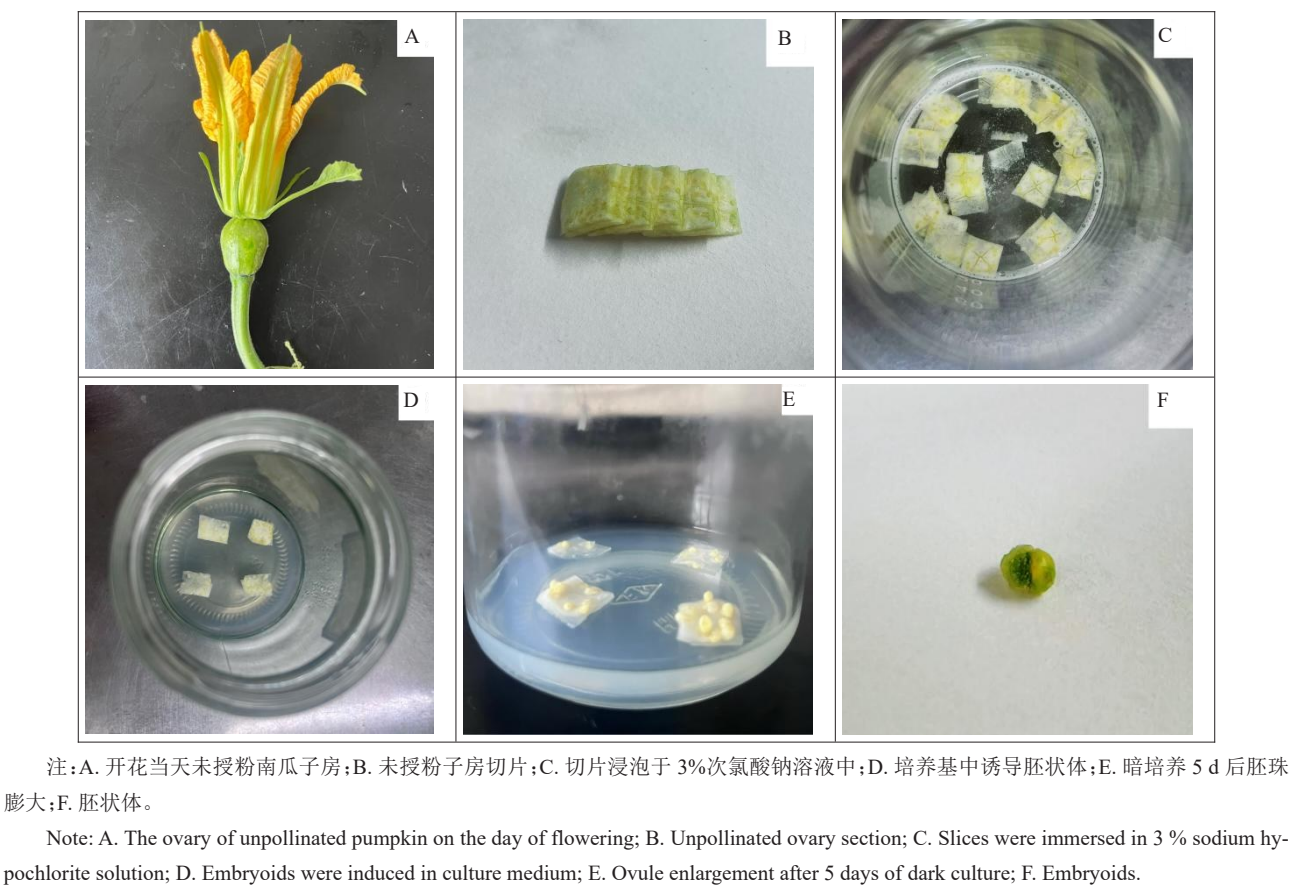


图 1 未授粉子房切片离体培养

Fig. 1 *In vitro* culture procedure of unpollinated ovules

表 3 样品测序质量评估						
Table 3 Assessment of sample sequencing quality						
样品 Sample	原始数据 Raw reads	过滤后数据 Clean reads	过滤后碱基数 Clean bases/Gb	过滤后 reads 占比 Clean reads/%	过滤后碱基占比 Clean data/%	碱基质量值 Clean reads Q30/%
B_1	70 775 642	69 909 626	10.52	98.78	98.44	96.87
B_2	85 379 984	84 312 796	12.67	98.75	98.31	96.80
B_3	50 545 898	49 798 122	7.49	98.52	98.19	96.59
D_1	42 467 086	41 907 346	6.29	98.68	98.23	96.77
D_2	43 335 730	42 746 276	6.43	98.64	98.30	96.73
D_3	50 696 050	50 024 786	7.52	98.68	98.33	96.82

LOC111478470、LOC111492736 和 LOC111491168 的 $\log_{10}FC$ 均 <-4 且 $FDR<0.01$, 位于火山图最外端。

2.2.3 差异表达基因 GO 富集分析 差异表达基因 GO 富集分析结果表明(图 3), 在细胞组分(CC)层面, 细胞-细胞连接(cell-cell junction)、胞间连丝(plasmodesma)、共质体(symplast)等相关基因上调, 表明细胞间的联系与协同作用被强化, 细胞群体的整体性和协同性得到增强。与此同时, 膜(membrane)、细胞周边(cell periphery)等相关基因下调, 表明细胞的边界特性和对外界刺激的响应方式可能发生改变。

在分子功能(MF)层面, 蛋白质自我聚集(pro-

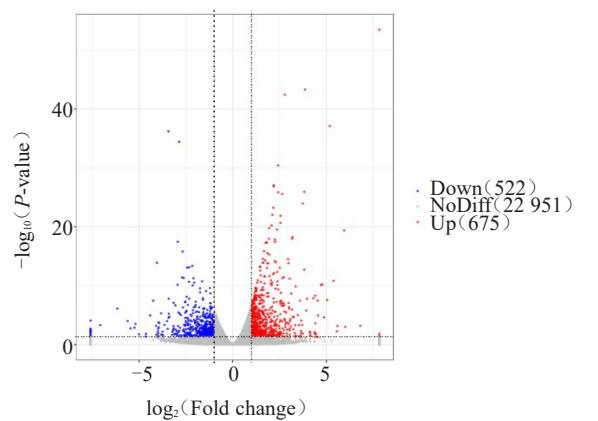
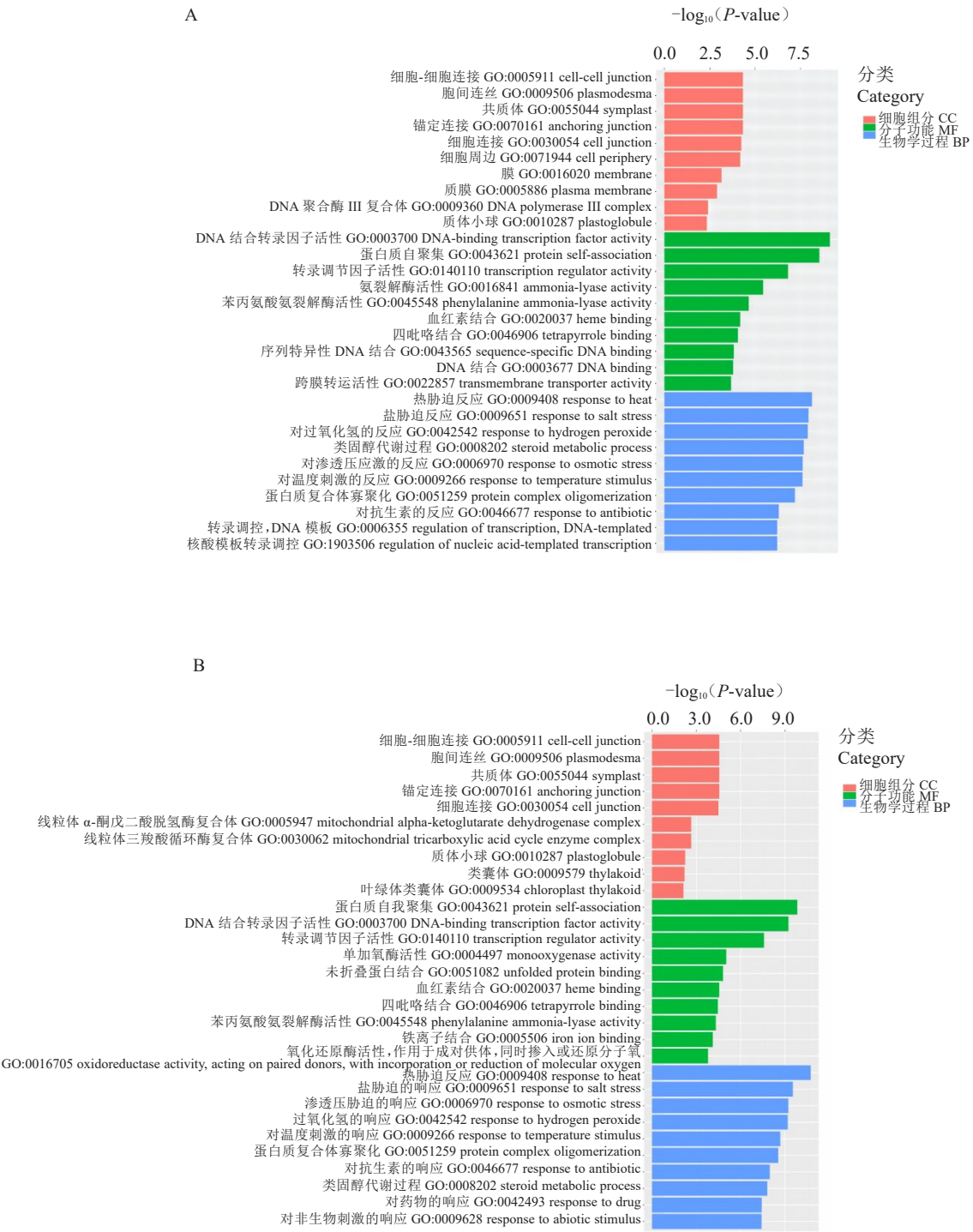


图 2 差异表达基因火山图

Fig. 2 Volcano map of DEGs



注:A. 差异基因 GO 富集柱状图;B. 上调差异基因 GO 富集柱状图;C. 下调差异基因 GO 富集柱状图。

Note: A. DEGs GO enrichment histogram; B. Up-regulated DEGs GO enrichment histogram; C. Down-regulated DEGs GO enrichment histogram.

图 3 差异表达基因 GO 分类柱状图
Fig. 3 Histogram of GO classification of DEGs

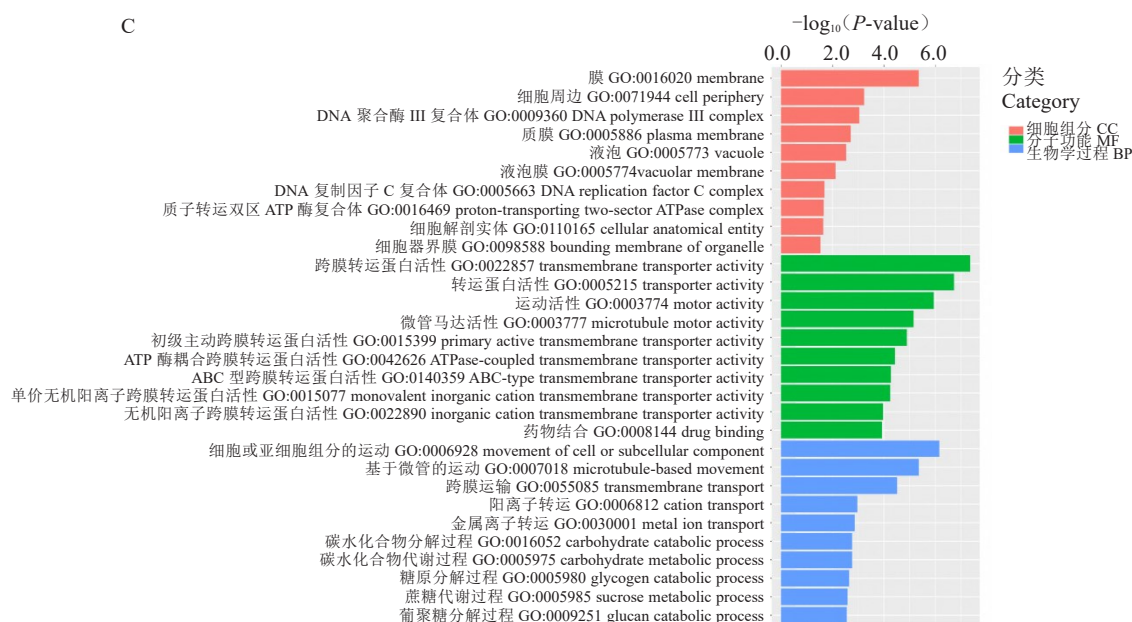


图3 (续)

Fig. 3 (Continued)

tein self-association)、DNA 结合转录因子活性 (DNA-binding transcription factor activity)、转录调节因子活性 (transcription regulator activity) 等相关基因上调,表明细胞内蛋白质的组装、基因表达的调控等过程被激活或加强,细胞对基因表达的精细调控能力得到提升。然而,跨膜转运蛋白活性 (transmembrane transporter activity)、转运蛋白活性 (transporter activity) 等相关基因下调,表明细胞内外物质的运输效率、细胞对营养物质的摄取等过程可能受到阻碍。

在生物学过程 (BP) 层面,热响应 (response to heat)、盐胁迫响应 (response to salt stress) 等相关基因上调,表明细胞在应对环境压力方面处于一种敏感、积极的状态,启动应激反应机制来抵御不良环境条件。而细胞或亚细胞组分的运动 (movement of cell or subcellular component)、跨膜运输 (transmembrane transport) 等相关基因下调,表明细胞的运动能力、细胞内物质的运输和分配等过程可能受到一定限制。

2.2.4 差异表达基因 KEGG 通路富集分析 KEGG 通路富集分析结果表明 (图 4), 1197 个差异表达基因显著富集于内质网中的 α -亚麻酸代谢 (α -linolenic acid metabolism, ko00592)、油菜素甾体生物合成 (brassinosteroid biosynthesis, ko00905)、苯丙烷类生物合成 (phenylpropanoid biosynthesis, ko00940)、亚油酸代谢 (linoleic acid metabolism, ko00591)、苯

丙氨酸代谢 (phenylalanine metabolism, ko00360) 等多个关键生物通路。

2.2.5 差异表达基因 KO 分析 在植物激素信号转导通路中,富集 31 个差异表达基因,整体呈上调表达。其中,LOC111488703 等 6 个位点编码生长素响应蛋白 AUX/IAA,其降解可释放 ARF 转录因子,有利于促进胚性细胞发生;LOC111487540 等 3 个位点响应调节因子 A-ARR,介导细胞分裂素信号;LOC111481953 编码 AUX1, LOC111492254 编码 BKI1,协同 BSK/BSU1 激活油菜素内酯通路;LOC111475727 与 LOC111473333 编码茉莉酸酰胺合成酶 JAR1 (图 5)。

在内质网中的蛋白质加工通路中显著富集到 17 个差异表达基因,其中 15 个为上调表达,LOC111474026 基因编码 Hsp 70 蛋白,且该基因在 MAPK 信号转导通路中也显著富集,提示其不仅在跨膜转运和蛋白质折叠中发挥作用,还在信号转导中具备多重功能。LOC111493168、LOC111472985、LOC111479146、LOC111499595、LOC111492908、LOC111478181、LOC111470955、LOC111478336、LOC111480018、LOC111478241、LOC111498501、LOC111481249、LOC111492909 等 13 个基因位点均编码热休克转录因子 (HSF)。

2.2.6 差异表达基因转录因子分析 对转录因子的差异表达基因进行统计,根据转录因子所属家族信息,对比较组中各转录因子家族包含的差异

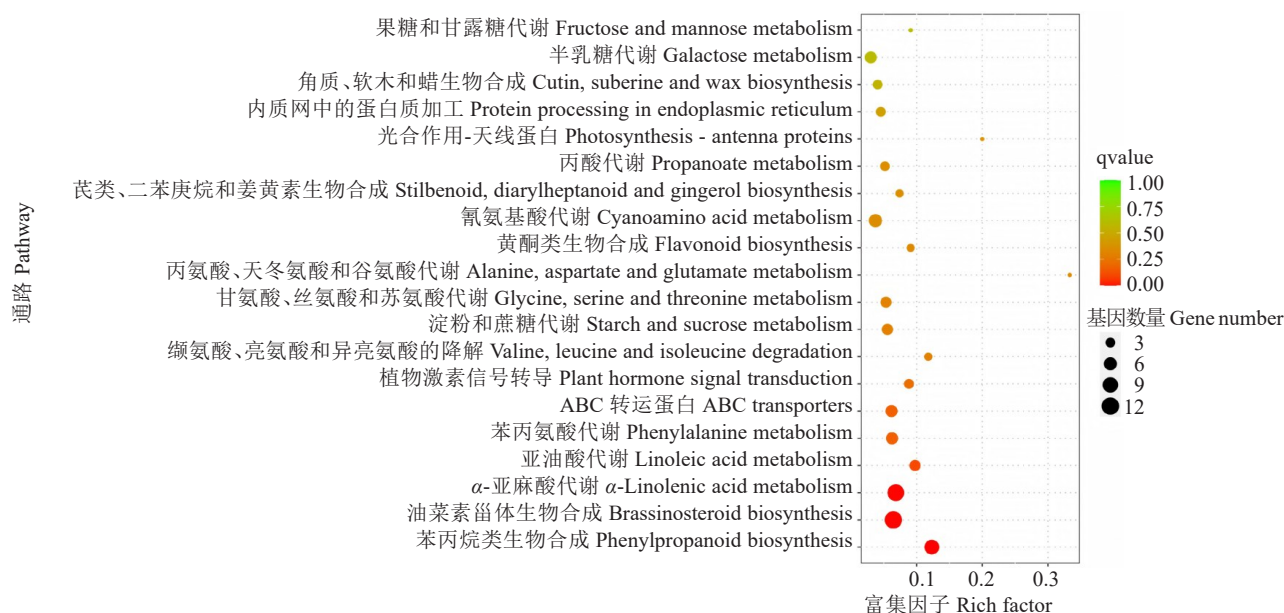


图4 差异表达基因 KEGG 通路富集分析

Fig. 4 KEGG pathway enrichment analysis of the DEGs

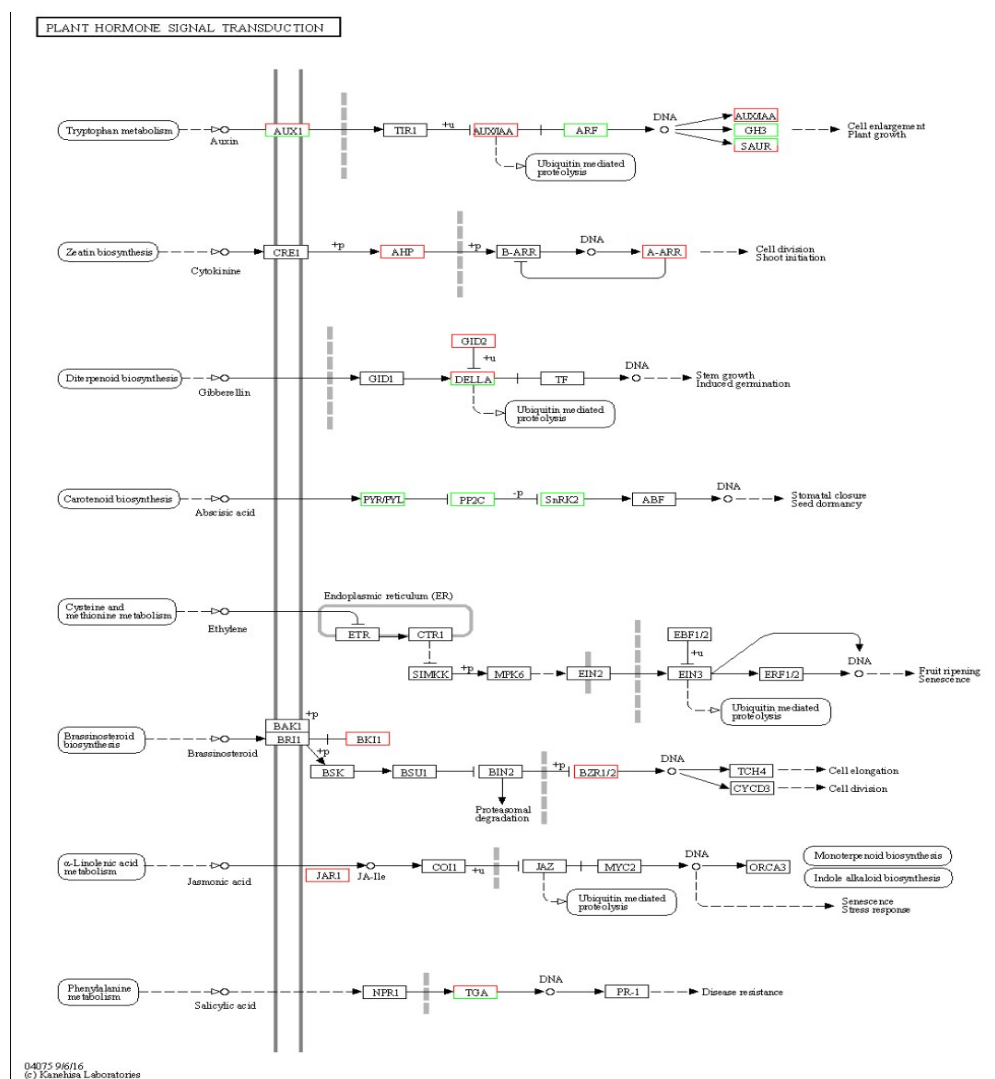
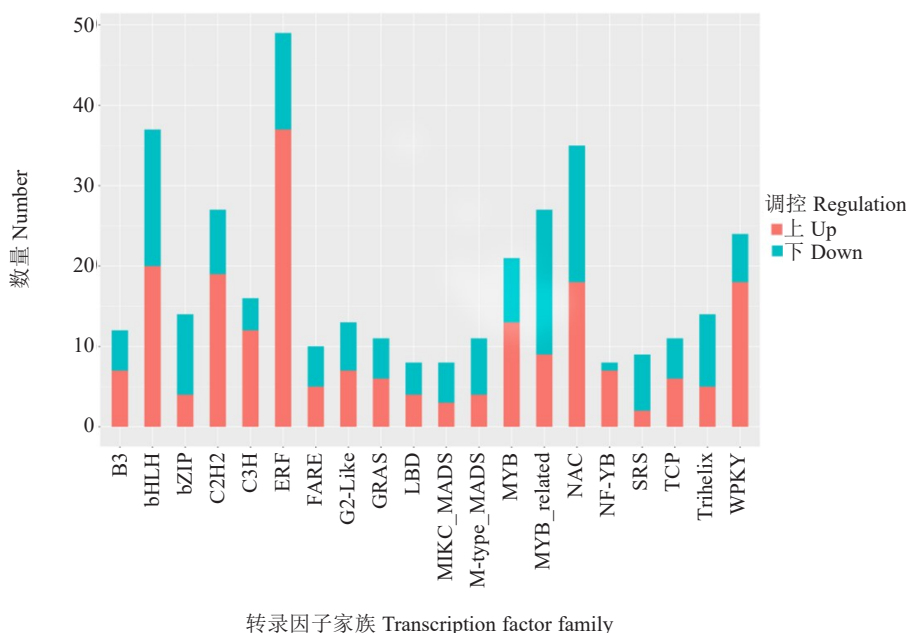


图5 差异表达基因 KO 分析

Fig. 5 KO analysis of the DEGs

表达转录因子数目进行柱状图展示(图6)。在2组样本的差异基因中共鉴定出441个转录因子(TFs),分属47个不同的TF家族。在这47个家族中,筛选出了含差异转录因子最多的20个家

族,这些家族中的转录因子多数表现为上调表达。其中,bHLH、C2H2、ERF、MYB、MYB_related、NAC和WRKY家族数量最多,且多数为上调表达。



注:横坐标表示转录因子家族,纵坐标为落到该转录因子家族的基因数目;红色代表上调表达,绿色代表下调表达。

Note: The x-axis represents the transcription factor families, and the y-axis represents the number of genes falling into each transcription factor family; red indicates upregulated expression, and green indicates downregulated expression.

图6 差异转录因子柱形图

Fig. 6 Bar chart of DEGs transcription factor

3 讨论与结论

本研究利用不同激素处理探究对南瓜胚状体的影响,转录组研究结果表明,在添加6-BA的基础上,进一步引入生长素NAA和2,4-D,能够显著激活植物激素信号转导通路、代谢通路、内质网中的蛋白质加工等关键通路中相关基因的表达。胚状体诱导过程中植物激素信号转导途径相关基因显著富集,尤其是生长素和细胞分裂素相关基因,这与前人研究结果一致^[22-23]。外源生长素和细胞分裂素常被用于调节体细胞胚胎发生^[24]。许多研究表明,*GH3*^[25]、*ARF*^[26]、*A-ARR*^[27]和*AUX/IAA*^[28]在胚细胞发生期间起关键的调节作用。在本研究中,*GID2*、*AHP*、*A-ARR*和*AUX/IAA*均显著上调。这表明差异表达基因可能在激素协同作用下的胚细胞发生中起重要作用,其中一些基因可能有助于诱导胚胎生成愈伤组织,这进一步拓展了对胚状体发生过程中激素调控网络的认识。

应激相关基因在胚状体发生阶段起着至关重

要的作用^[29]。近年来的研究表明,HSF家族基因在植物胚细胞发生中发挥着重要的调控功能^[30]。在本研究中,与HSF信号通路密切相关的蛋白,如CRYAA、CRYAB、HSP20和SKP1,均表现出显著的表达变化,表明它们可能参与了胚细胞发生过程的调节。

综上所述,本研究揭示了优化激素组合(1.0 mg·L⁻¹ 6-BA + 4.0 mg·L⁻¹ 2,4-D + 0.5 mg·L⁻¹ NAA)使ZJ-13-2南瓜未授粉子房出胚率由13.8%上升至32.1%。转录组共捕获1197个差异表达基因,富集于激素信号转导、内质网蛋白加工及碳水化合物代谢通路,并筛选出CRYAA、CRYAB、HSP20、SKP1、BKI1、BZR2等核心调控因子,构建以HSF为中心的互作网络。该网络为南瓜单倍体高效诱导提供了可直接利用的分子标记和基因资源,将进一步缩短性状固定周期,加速精准育种进程。

参考文献

- [1] 马玮,张蒙,史玉滋,等.早春栽培的印度南瓜果实淀粉积累相关酶的活力[J].中国瓜菜,2022,35(1):24-31.

- [2] 闵子扬,李涵,邹甜,等.南瓜未授粉子房离体培养及植株再生[J].植物学报,2016,51(1):74-80.
- [3] ZOU T, SONG H, CHU X, et al. Efficient induction of gynogenesis through unfertilized ovary culture with winter squash (*Cucurbita maxima* Duch.) and pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch.)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 264: 109152.
- [4] 党建成,刘泽发,姜艳芳,等.种间杂交(中国南瓜×印度南瓜)未受精子房诱导雌核发育[C]//中国园艺学会南瓜研究分会2023年学术年会暨南瓜产业发展研讨会,中国黑龙江哈尔滨,2023.
- [5] SONG H, ZOU T, GONG S, et al. Research on the creation and application of a doubled haploid for distant hybrid pumpkin[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2025, 11(1): 101-108.
- [6] 闵子扬,韩小霞,李勇奇,等.两种南瓜再生体系建立的方法[J].中国农学通报,2020,36(21):48-52.
- [7] 樊育彤,崔祺祺,刘晴晴,等.油橄榄体细胞胚发生和植株再生[J].林业科学研究,2024,37(6):104-111.
- [8] 胡玉玲,姚小华,任华东,等.普通油茶体胚再生体系研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2014,38(6):160-164.
- [9] 张鑫悦,薛晓静,张静雯,等.爆裂玉米自交系愈伤组织诱导和再生体系研究[J].种子,2024,43(11):17-23.
- [10] 马佳星,李庆华,刘玉海,等.裸燕麦成熟胚组织培养体系的优化及创伤胚转化体系的初探[J].大麦与谷类科学,2024,41(5):21-28.
- [11] 吴婉阁,纪宝玉,裴莉昕,等.冬凌草体细胞胚诱导及其组织细胞学观察[J].植物研究,2024,44(5):692-701.
- [12] 朱楠,廖菊够,宋碧清,等.烟草小孢子发生发育过程研究[J].热带作物学报,2014,35(4):633-639.
- [13] 葛晓阳.棉花体细胞胚发育组学分析及JA和ABA调控的研究[D].北京:中国农业大学,2016.
- [14] XU Z Z, ZHANG C J, ZHANG X Y, et al. Transcriptome profiling reveals auxin and cytokinin regulating somatic embryogenesis in different sister lines of cotton cultivar CCRI24[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55(7): 631-642.
- [15] MOREL A, TEYSSIER C, TRONTIN J, et al. Early molecular events involved in *Pinus pinaster* Ait. somatic embryo development under reduced water availability: Transcriptomic and proteomic analyses[J]. *Physiology Plantarum*, 2014, 152(1): 184-201.
- [16] ZHAI L L, XU L, WANG Y, et al. Transcriptional identification and characterization of differentially expressed genes associated with embryogenesis in radish (*Raphanus sativus* L.)[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 21652.
- [17] 王安旗.红豆杉体细胞胚胎发生及转录组学分析[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2024.
- [18] QIN Y, ZHANG B, WANG S, et al. Establishment of somatic embryogenesis regeneration system and transcriptome analysis of early somatic embryogenesis in litchi[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2025, 11(2): 535-547.
- [19] 李淑雅.橡胶树体胚发生体系优化及成熟萌发过程转录组分析[D].海口:海南大学,2022.
- [20] 陈晓东.龙眼体胚发生早期对温度响应的转录组和sRNA分析及SR作用的分子机制研究[D].福州:福建农林大学,2021.
- [21] 宝春杰,周昊亮,陈凤,等.基于转录组与代谢组分析核桃无融合生殖成熟胚的形成[J].核农学报,2025,39(5):916-926.
- [22] YUE J H, DONG Y, DU C M, et al. Transcriptomic and physiological analyses reveal the acquisition of somatic embryogenesis potential in *Agapanthus praecox*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 305: 111362.
- [23] WANG Y P, WANG H, BAO W Q, et al. Transcriptome analysis of Embryogenic and Non-embryogenic callus of picea mongolica[J]. *Current Issues in Molecular Biology*, 2023, 45(7): 5232-5247.
- [24] GODA H, SASAKI E, AKIYAMA K, et al. The AtGenExpress hormone and chemical treatment data set: experimental design, data evaluation, model data analysis and data access[J]. *Plant Journal*, 2008, 55(3): 526-542.
- [25] 张晓旭,马媛媛,罗新锐,等.芸豆GH3基因家族鉴定及进化与表达分析[J].西北植物学报,2024,44(9):1433-1444.
- [26] XU L, LIU Y, ZHANG J J, et al. Genomic survey and expression analysis of *LcARFs* reveal multiple functions to somatic embryogenesis in *Liriodendron*[J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 94.
- [27] MÜLLER B, SHEEN J. Cytokinin and auxin interaction in root stem-cell specification during early embryogenesis[J]. *Nature*, 2008, 453(7198): 1094-1097.
- [28] YANG Y, WEI J, WANG Y, et al. Auxin signaling mediated embryogenic cell formation during the early stage of somatic embryogenesis in *malus domestica* "Gala"[J]. *The Plant Journal*, 2025, 122(6): e70287.
- [29] KUMAR S, RUGGLES A, LOGAN S, et al. Comparative transcriptomics of Non-embryogenic and embryogenic callus in semi-recalcitrant and non-recalcitrant upland cotton lines[J]. *Plants*, 2021, 10(9): 1775.
- [30] STRADER L, WEIJERS D, WAGNER D. Plant transcription factors-being in the right place with the right company[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2022, 65: 102136.