

引用格式:

黄菁偲, 唐鹏, 潘路招, 李大伟, 詹姐, 王美琪, 张优优, 成宇豪, 刘峰. 辣椒窄叶突变体*Canl*遗传定位及转录组分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2025, 51(5): 28–35.

HUANG J C, TANG P, PAN L Z, LI D W, ZHAN N, WANG M Q, ZHANG Y Y, CHENG Y H, LIU F. Genetic mapping and transcriptome analysis of a narrow-leaf mutant (*Canl*) in pepper (*Capsicum annuum*) [J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2025, 51(5): 28–35.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



辣椒窄叶突变体*Canl*遗传定位及转录组分析

黄菁偲^{1,2}, 唐鹏^{1,2}, 潘路招¹, 李大伟⁵, 詹姐^{1,2}, 王美琪^{1,2}, 张优优^{1,2}, 成宇豪^{1,2}, 刘峰^{1,2,3,4*}

(1. 湖南农业大学园艺学院, 湖南 长沙 410128; 2. 岳麓山实验室, 湖南 长沙 410128; 3. 园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心, 湖南 长沙 410128; 4. 蔬菜生物学湖南省重点实验室, 湖南 长沙 410128;
5. 西北农林科技大学园艺学院, 陕西 咸阳 712000)

摘要: 本研究以EMS诱变筛选得到的辣椒窄叶突变体*Canl*(*Capsicum annuum* narrow leaf)为材料, 以野生型樟树港辣椒(WT)为对照, 进行表型特征鉴定, 发现突变体*Canl*叶片宽度、面积和叶表皮细胞大小显著减小, 叶片长度和叶表皮细胞数量无显著差异; 利用WT和突变体*Canl*构建定位群体F₁和F₂, 调查各群体的正常叶和窄叶植株数量, 根据遗传定律分析结果, 发现窄叶性状受1对单隐性核基因控制; 采用BSA-Seq技术和KASP分型技术对控制叶片形态变化的基因进行精细定位, 最终将目的基因定位于6号染色体SNP14074961至SNP14299292之间, 在候选区间内筛选到1个候选基因*Caz06g08110*; 对WT和突变体*Canl*的叶片进行转录组分析, 发现差异基因主要富集于植物激素信号转导通路, 其中生长素和细胞分裂素信号转导通路上的基因表达水平发生显著变化。推测*Caz06g08110*基因可能通过影响植物激素信号转导参与叶片表型的变化。

关键词: 辣椒; 叶片发育; 叶片形态; BSA-Seq

中图分类号: S641.3

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2025)05-0028-08

Genetic mapping and transcriptome analysis of a narrow-leaf mutant (*Canl*) in pepper (*Capsicum annuum*)

HUANG Jingcai^{1,2}, TANG Peng^{1,2}, PAN Luzhao¹, LI Dawei⁵, ZHAN Niu^{1,2},
WANG Meiqi^{1,2}, ZHANG Youyou^{1,2}, CHENG Yuhao^{1,2}, LIU Feng^{1,2,3,4*}

(1. College of Horticulture, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Yuelushan Laboratory, Changsha, Hunan 410128, China; 3. ERC for Germplasm Innovation and New Variety Breeding of Horticultural Crops, Changsha, Hunan 410128, China; 4. Key Laboratory for Vegetable Biology of Hunan Province, Changsha, Hunan 410128, China; 5. College of Horticulture, Northwest A&F University, Xianyang, Shaanxi 712000, China)

Abstract: An ethyl methane sulphonate (EMS) induced narrow leaf pepper mutant, *Canl*(*Capsicum annuum* narrow leaf), was phenotypically characterized using the wild-type Zhangshugang pepper(WT) as a control. The mutant exhibited significant reductions in leaf width, leaf area and leaf epidermal cell size, whereas no significant difference was observed in leaf length and epidermal cell numbers compared to the wild type. Genetic mapping populations, F₁ and F₂, were constructed from a cross between WT and mutant *Canl*, and the number of normal-leaf plants and narrow-leaf plants in each population was investigated. Analysis of F₁ and F₂ populations based on genetic laws suggested that narrow-leaf trait is controlled by a

收稿日期: 2024-12-11

修回日期: 2025-10-25

基金项目: 特色蔬菜产业体系项目(CARS-24-A-15)

作者简介: 黄菁偲(1999—), 湖南永州人, 硕士, 主要从事辣椒分子育种研究, 245162190@qq.com; *通信作者, 刘峰, 博士, 研究员, 主要从事辣椒种质资源重要性状功能基因挖掘及种质创新研究, liufengrich@126.com

single recessive nuclear gene. Fine-mapping of the leaf morphology gene was performed using BSA-Seq and KASP, the target locus was delimited to an interval between SNP14074961 and SNP14299292 on chromosome 6. Within this candidate region, one candidate gene *Caz06g08110*, was identified. Transcriptome analysis of leaves from WT and mutant *Canl* revealed that differentially expressed genes were mainly enriched in phytohormone signal transduction pathways, and genes involved in auxin and cytokinin signaling exhibited significant changes in their expression levels. We hypothesize that the *Caz06g08110* gene modulates leaf phenotype by influencing plant hormone signal transduction.

Keywords: pepper(*Capsicum annuum* L.); leaf development; leaf morphology; BSA-Seq

叶片是植物进行光合作用、呼吸作用和蒸腾作用的重要器官^[1-2]。叶片大小直接影响植物产量和品质，特别是以果实和叶片为主要经济器官的作物^[3-6]。辣椒是世界各地广泛种植的重要经济蔬菜作物，其产量和品质受到叶片形态的影响较大^[7-10]。虽然目前有关叶片形态的研究较多，但有关辣椒叶片发育的研究尚少。

叶片生长发育十分复杂，受基因型和环境共同调控^[11-12]。在拟南芥中，过表达*AtFBX92*导致细胞增殖受到抑制，造成叶片变小，而降低*AtFBX92*表达水平则导致叶片增大^[13]。高温胁迫通过激活转录因子PIF4与TCP4，协同抑制细胞增殖，最终导致拟南芥叶片面积减小^[12]。*OsHSP40*通过调节叶脉形成和细胞大小或细胞数量来调控水稻叶片大小^[14]。*CsRAXs*通过促进生长素糖基化来降低自由生长素水平和细胞分裂速度，从而抑制黄瓜叶片大小的发育^[5]。

本试验以窄叶辣椒突变体*Canl*为研究材料，构建F₁和F₂群体，通过表型分析和遗传分析，采用Mutmap方法和KASP技术，筛选到1个调控辣椒叶片宽度的候选基因，并对试验材料进行转录组测序分析，旨在了解辣椒叶片发育的调控途径，为理想叶形辣椒种质创新和新品种的培育提供分子靶标。

1 材料与方法

1.1 植物材料和群体构建

以樟树港辣椒作为野生型背景，利用0.6%EMS从樟树港辣椒突变体文库中分离到1个稳定遗传的突变体*Canl*。以樟树港辣椒和突变体*Canl*进行正反交得到F₁群体，F₁自交构建F₂群体。将试验植株置于湖南农业大学园艺学院辣椒课题组人工气候生长室内，在20~25 °C、300 μmol·m⁻²·s⁻¹光照强度下进行16 h光照/8 h黑暗处理^[15]。

1.2 群体性状调查和遗传规律分析

于6片真叶时期对F₁和F₂群体叶片形态进行统计，共调查4次。计算F₁和F₂群体叶形性状的分离比，利用graphpad(<https://www.graphpad.com/quickcalcs/Chisquared1.cfm>)计算P值并进行卡方检验。

1.3 全基因组测序

从F₂群体中分别选取30株WT表型的植株和30株突变体表型的植株，分别构建WT和突变体混池。使用CTAB法提取叶片DNA，质检合格后利用HiSeq4000平台进行2×150 bp对端模式测序。运用布伦斯-惠勒对准器(BWA)软件将数据映射到辣椒樟树港基因组数据库(<http://ted.bti.cornell.edu/ftp/pepper/genome/Zhangshugang/>)。

1.4 精细定位和KASP分析

计算每个混池的SNP指数，并计算2个混池之间的ΔSNP指数。根据2个混池的SNP-index作分布图，将隐性池的SNP-index减去显性池的SNP-index，利用R语言(v4.2.1)绘制染色体与SNP指数、ΔSNP指数的分布图。采用竞争性等位基因特异性PCR(KASP)基因分型技术进行精细定位，缩小遗传距离。采用SNP引物在线设计网站(www.snpway.com)设计等位基因特异性引物，其SNP的上、下游序列均为200 bp。在光循环®96实时PCR系统(罗氏，瑞士)上参照PARMS SNP检测试剂盒说明书(武汉市景肽生物科技有限公司)，完成KASP基因分型检测。

1.5 统计方法

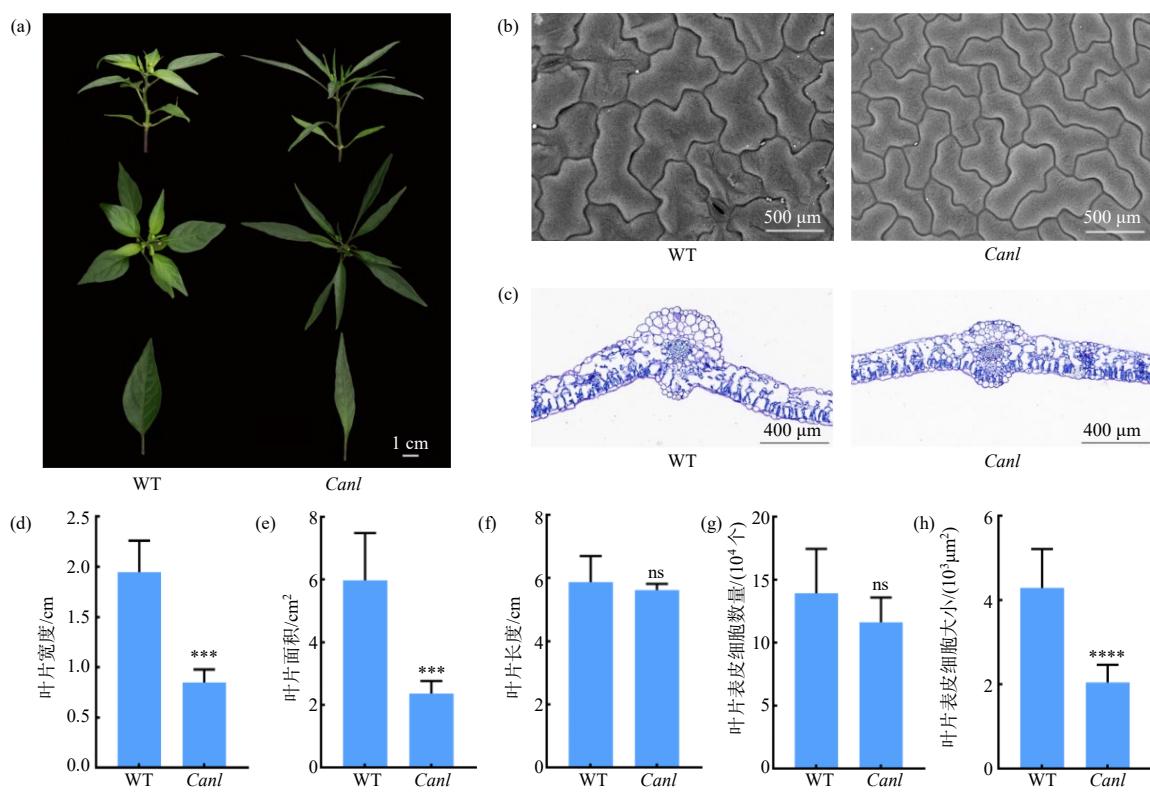
利用ImageJ软件收集WT和*Canl*突变体叶片的表皮细胞面积、宽度、长度和大小等数据。

2 结果与分析

2.1 表型特征分析

从樟树港辣椒的EMS诱变衍生突变体文库中分离到1个叶片突变体*Canl*。对比突变体*Canl*与WT的叶片表型,结果如图1所示。*Canl*的叶宽和叶面积明显减少(图1(a)),分别减少56.4%(图1(d))和60.4%(图1(e)),但叶片长度没有明显变化(图1(f))。叶片的形态对生物量和产量至关重要^[5,16-18]。影响

叶片形态的主要细胞学因素是维管束模式以及细胞数量和大小^[19]。为了了解叶片在细胞结构水平上的变化,对叶片进行横切,发现*Canl*突变体的栅栏细胞、海绵状叶肉细胞和表皮细胞均比WT的小,但密度更大(图1(b)、图1(c))。与WT相比,*Canl*突变体的叶片表皮细胞数量没有明显减少(图1(g)),但叶片表皮细胞大小明显减少(图1(h)),说明细胞扩张受到了影响。



ns表示差异不显著($P>0.05$)；***表示0.01水平差异显著；****表示0.0001水平差异显著。

(a) WT和突变体*Canl*在6片真叶时期的叶片形态；(b) WT和突变体*Canl*的叶片表皮扫描电镜观察结果；(c) WT和突变体*Canl*叶片的横切面；(d) 叶片宽度；(e) 叶片面积；(f) 叶片长度；(g) 叶片表皮细胞数量；(h) 叶片表皮细胞大小

图1 WT和突变体*Canl*的表型分析结果

Fig. 1 Phenotypic analysis of WT and *Canl*

2.2 遗传规律分析

为分析突变体*Canl*的遗传规律,将WT与突变体*Canl*杂交构建F₁、F₂群体并统计不同叶片表型植株的数量。统计结果(表1)表明,所有F₁植株均具有与WT相似的表型,表明窄叶为隐性性状;F₂群体共

有796棵单株,WT叶片表型有601株,突变叶片表型有195株,分离比约为3.08:1,经卡方检验,F₂群体该分离比符合3:1的孟德尔分离定律($0.11 < \chi^2_{(0.05,1)} = 3.84$),表明*Canl*突变体窄叶表型由1对单隐性核基因控制。

表1 突变体*Canl*遗传群体子代性状调查结果

Table 1 Statistical analysis of offspring traits in the mutant *Canl* genetic population

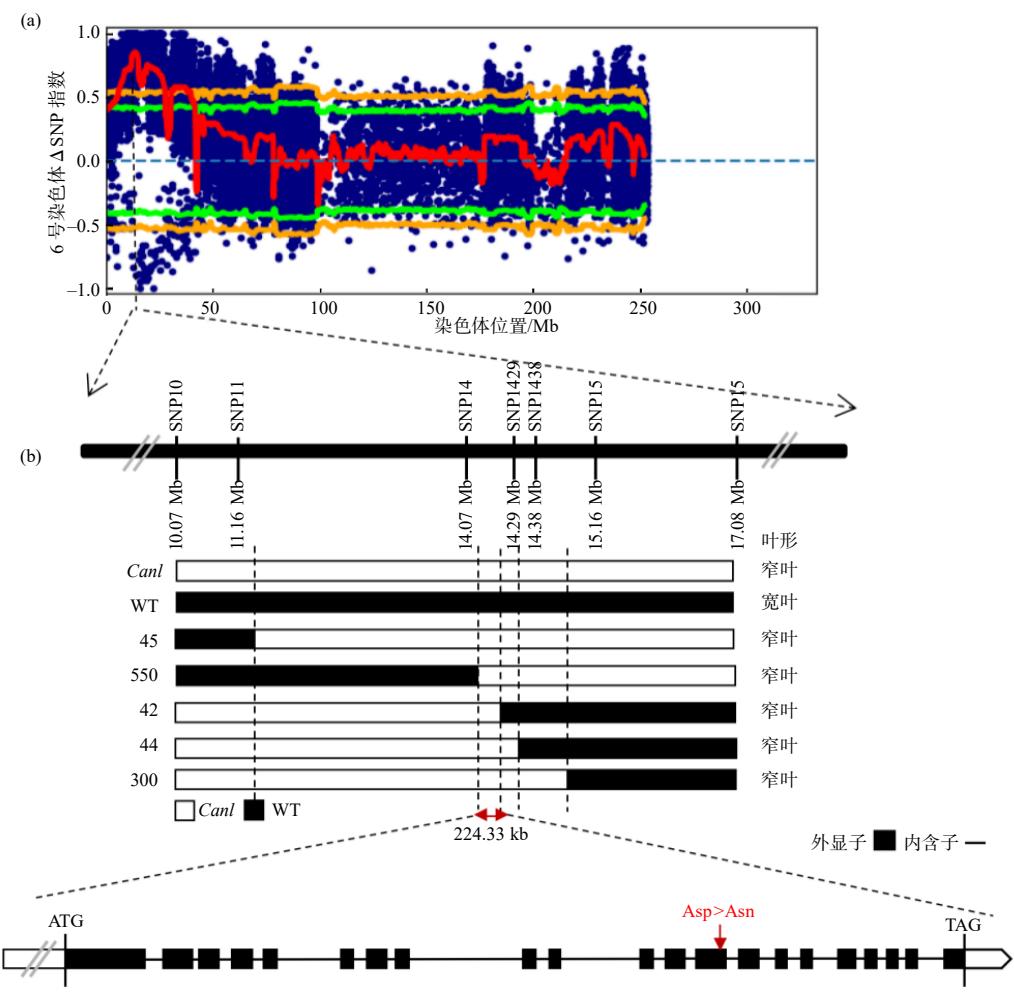
群体类型	群体总数/株	WT叶形株数	<i>Canl</i> 叶形株数	理论比值	实际比值	χ^2	P
F ₁	15	15	0	1:0	1.00:0		
F ₂	796	601	195	3:1	3.08:1	0.11	0.74

$\chi^2_{(0.05,1)} = 3.84$, $P>0.05$ 。

2.3 *Canl*基因定位

为了进一步定位与叶片形态相关的基因，从F₂群体中分别挑选30株野生型表型的植株和30株突变型表型的植株，构建2个混合DNA库进行重测序分析。分析结果(图2(a))显示，在6号染色体上存在1个明显的峰值(10.07 ~ 22.06 Mb)，该区域的ΔSNP指数值显著高于其他区域的。利用候选区间内的SNP信息，开发了一系列KASP标记用于基因分型分析。

基于这些SNP信息和标记设计引物，在796株F₂单株群体中进行基因分型，最终将定位范围缩小至SNP14074961与SNP14299292之间，物理距离为224.33 kb(图2(b))。在候选区间中，只有1个具有G/A突变的SNP14123737位点与WT和F₂中突变体表型共分离，导致WT和*Canl*之间发生非同义突变。参照樟树港辣椒参考基因组数据，该突变位点位于*Caz06g08110*的CDS区域(图2(c))。推测*Caz06g08110*可能是调控*Canl*叶片形态变化的候选基因。



(b) 图中黑色矩块表示与WT一致的基因型，白色矩块表示与突变体*Canl*一致的基因型，左侧数字表示F₂植株编号。

(a) 6号染色体ΔSNP指数分布图；(b) 候选基因区间定位范围；(c) *Caz06g08110*基因结构分析示意图

图2 突变体*Canl*基因的精细定位

Fig. 2 Fine mapping of the *Canl* mutant gene

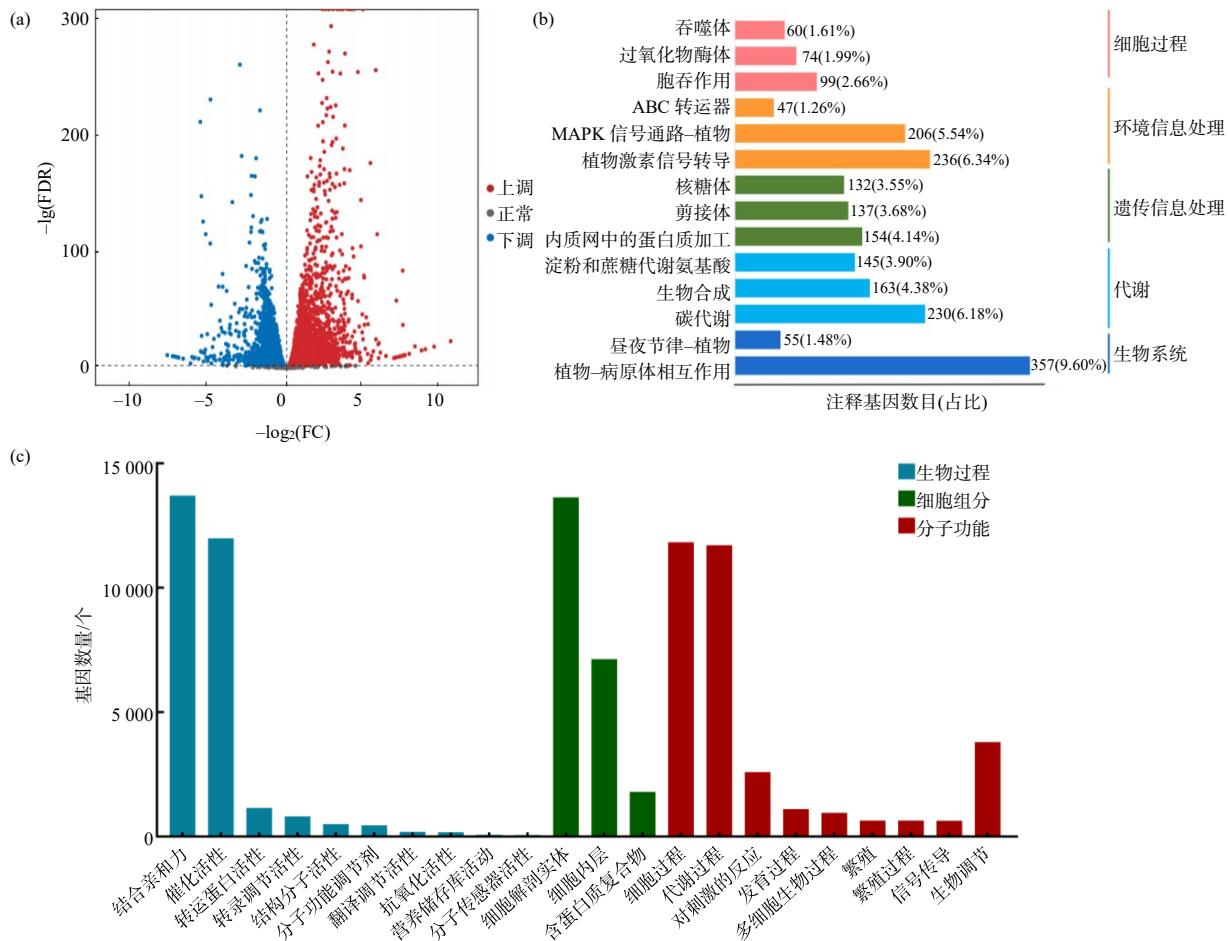
2.4 转录组分析

为了进一步分析*Canl*基因的分子功能，采用RNA-seq方法对从WT和*Canl*突变体叶片中提取的RNA样本进行分析。共得到41.16 Gb干净数据，各样品Q30碱基百分比均不小于94.28%，表明所有测序数据质量合格，达到分析要求。以差异倍数(FC)≥1且

错误发现率(FDR)<0.01作为差异基因筛选标准。与WT相比，在突变体中共发现10 435个差异表达基因，包括5 275个上调基因和5 160个下调基因(图3(a))。KEGG分类注释结果表明，差异基因显著富集于MAPK信号通路-植物、碳代谢、植物-病原体相互作用和植物激素信号转导(图3(b))。GO富集分析结果(图3(c))表明，差异基因在生物过程、细胞组分和

分子功能途径中广泛富集。在生物过程中,差异基因主要富集在结合亲和力和催化活性中;在细胞组分中,差异基因显著富集于细胞内层和细胞解剖实

体中;在分子功能方面,差异基因主要富集于细胞过程、代谢过程和生物调节中。



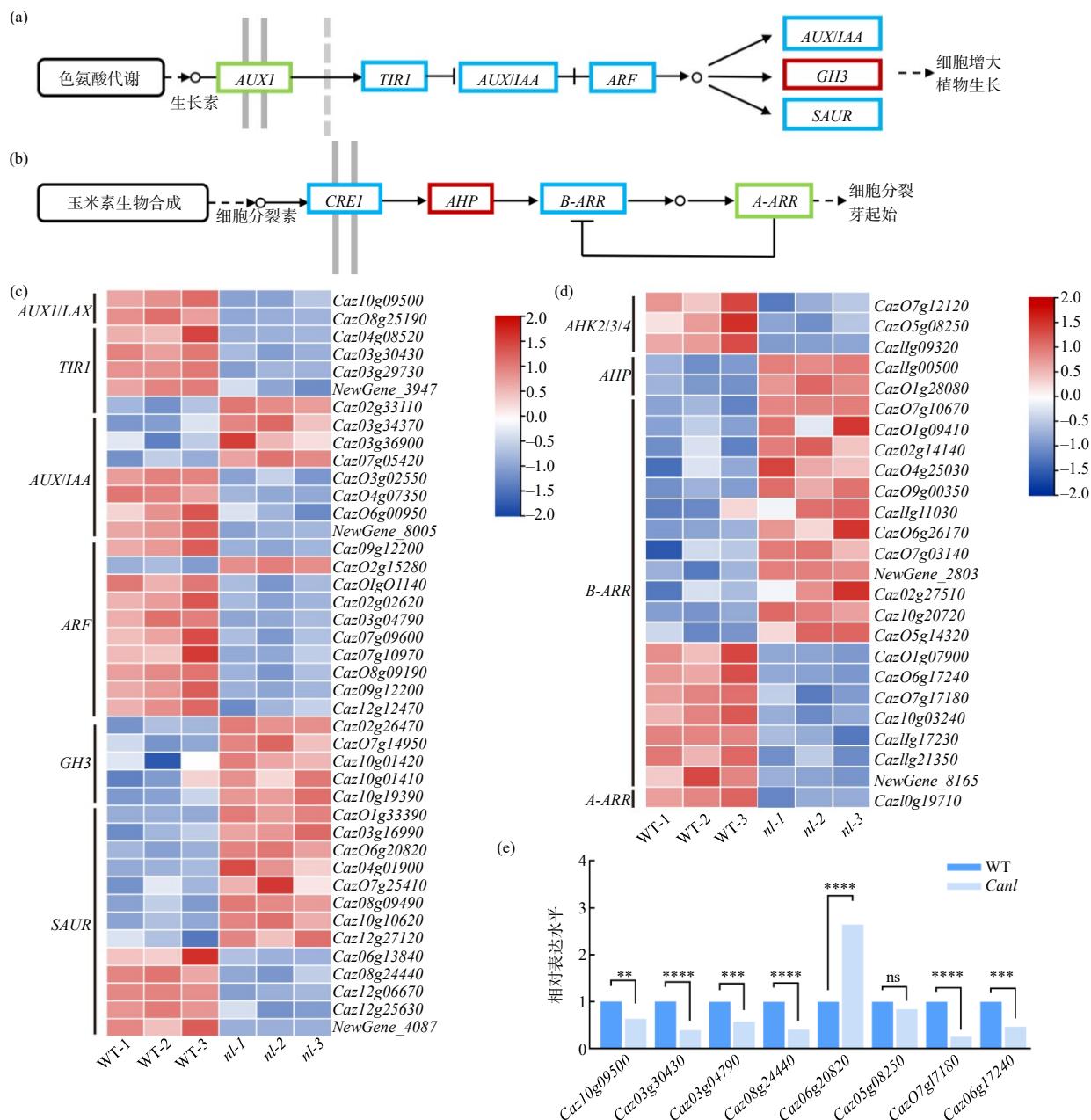
(a) WT 和突变体 *Canl* 的差异基因火山图; (b) 差异表达基因 KEGG 分类图; (c) 差异表达基因 GO 富集柱状图

图3 WT和*Canl*之间的RNA序列分析结果

Fig. 3 RNA-seq analysis between WT and *Canl*

考虑到植物激素在植物生长发育中的重要作用,重点研究了参与植物激素信号转导的差异基因,结果表明:与WT相比,突变体*Canl*中生长素和细胞分裂素信号转导途径的差异基因表达水平发生显著变化(图4(a)、图4(b))。在生长素信号转导通路中,*GH3*的差异基因表达水平在突变体*Canl*中均上调;*AUX1/LAX*的差异基因的表达水平均下调;*ARF*和*TIR1*的差异基因的表达水平总体下调;*AUX/IAA*和*SAUR*中的差异基因既存在上调表达,又存在下调表达(图4(c))。在细胞分裂素信号转导途径(图4(d))中,*AHK2/3/4*中的基因的表达水平在*Canl*中均下调;细胞分裂素信号通路正调控因子*AHP*和*B-ARR*的表达水平在*Canl*中整体上调;*A-ARR*的表达

水平在*Canl*中下调。为了验证RNA-seq结果,选择了生长素和细胞分裂素信号转导途径上8个具有不同表达水平和功能的基因进行qRT-PCR,包括生长素流入载体*AUX1/LAX*中的*Caz10g09500*、生长素受体*TIR1*中的*Caz03g30430*、生长素响应因子*ARF*中的*Caz03g04790*、生长素响应基因家族*SAUR*中的2个基因(*Caz08g24440*、*Caz06g20820*)以及组氨酸激酶*Caz05g08250*和B型反应调节因子*Caz07g17180*、*Caz06g17240*。结果(图4(e))显示8个基因的表达水平与RNA-seq表达结果一致,表明转录组数据是准确且可靠的。综上所述,*Caz06g08110*基因的突变影响了生长素和细胞分裂素信号转导通路,推测这可能是导致*Canl*突变体叶形变化的原因。



(a)、(b)图中的红色标记与上调基因相关，绿色标记与下调基因相关，蓝色标记与上调和下调基因均相关；(e)图中的ns表示差异不显著($P>0.05$)，

表示0.05水平差异显著，*表示0.01水平差异显著，****表示0.0001水平差异显著。

(a) 生长素信号转导途径相关基因；(b) 细胞分裂素信号转导途径相关基因；(c) 生长素信号转导相关差异基因热图；(d) 细胞分裂素信号转导相关差异基因热图；(e) 生长素和细胞分裂素信号转导差异基因的相对表达水平。

图4 WT与*Canl*的生长素和细胞分裂素信号转导差异

Fig. 4 Differences in auxin and cytokinin signaling transduction between WT and *Canl*

3 结论与讨论

叶片形态是植物结构的重要组成部分。良好的叶片形状可以优化冠层结构，提高光合效率，进而提高作物产量^[20]。CHEN等^[5]发现R2R3-MYB转录因子*CsRAXs*通过调控生长素途径影响黄瓜叶片大小和坐果能力。*TaWAK2-A*在小麦叶片发育和维管束形成中具有潜在调控功能，*TaWAK2*过表达株系

的千粒质量明显高于野生型的^[17]。本研究鉴定了1个叶片较窄的辣椒突变体*Canl*，与WT叶片相比，*Canl*突变体的叶宽和叶面积均显著减小，但叶长并无显著差异。叶片切片和扫描电镜结果表明，*Canl*突变体叶片表皮细胞大小显著小于野生型的，但细胞数量无显著变化。推测突变体的叶片宽度和叶片面积的减少可能是由于中-边轴叶片细胞大小的缩

减所致。

本研究利用野生型樟树港辣椒和突变体*Canl*构建了F₁和F₂群体,经性状调查和卡方检验后,明确窄叶表型受1对隐性核基因控制。为了确定该基因所在染色体位置,构建了2个极端混池,采用BSA-Seq方法结合KASP技术,将候选基因锁定在6号染色体14 074 961 bp至14 299 292 bp之间。结合BSA-Seq数据和樟树港辣椒参考基因组信息进行分析,发现在候选区间中,只有*Caz06g08110*编码区发生了碱基突变,导致野生型和*Canl*之间发生非同义突变。*Caz06g08110*基因编码的AGO1蛋白与植物叶片发育密切相关,AGO1功能的缺失导致多效性表型,如*ago1-27*突变体发育出更小的莲座,叶片更绿、更窄^[21-22]。推测*Caz06g08110*很可能是调控*Canl*叶片形态变化的候选基因。为进一步确定候选基因的功能,可通过基因沉默和过表达等技术进行进一步的功能验证。

为探索该基因突变后导致的代谢途径和生物学功能变化,以野生型为对照,以*Canl*突变体为试验组进行转录组分析,发现与植物激素信号转导相关的差异基因在KEGG分类注释结果中显著富集。植物激素的转运、稳态调控和信号转导在植物叶片发育中至关重要。在*Canl*突变体中,生长素和细胞分裂素的信号转导都受到影响。生长素信号通路中的转录因子ARF6和ARF8可以促进叶片器官在茎尖—基底轴方向上的生长,导致叶形变化^[23]。推测*Canl*候选基因可能通过参与植物激素信号转导,进而影响*Canl*突变体叶片形态。

综上所述,本研究通过EMS处理获得了具有窄叶表型的辣椒突变体*Canl*,并筛选到了1个候选基因*Caz06g08110*,该基因可能通过影响植物激素信号转导来调控叶片表型的变化。

参考文献:

- [1] TSUKAYA H. Mechanism of leaf-shape determination[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 477–496.
- [2] DU F, GUAN C M, JIAO Y L. Molecular mechanisms of leaf morphogenesis[J]. Molecular Plant, 2018, 11(9): 1117–1134.
- [3] ZHU X G, LONG S P, ORT D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield[J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 235–261.
- [4] ZHU Y C, LI T, XU J, et al. Leaf width gene *LW5/D1* affects plant architecture and yield in rice by regulating nitrogen utilization efficiency[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 157: 359–369.
- [5] CHEN J C, LIU L, CHEN G X, et al. *CsRAXs* negatively regulate leaf size and fruiting ability through auxin glycosylation in cucumber[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2024, 66(5): 1024–1037.
- [6] 向家勇, 杨莎, 梁成亮, 等. 鲜食青椒果实的品质性状分析与评价[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2023, 49(4): 436–441.
- [7] LIU F, YU H Y, DENG Y T, et al. PepperHub, an informatics hub for the chili pepper research community[J]. Molecular Plant, 2017, 10(8): 1129–1132.
- [8] MAO L Z, TIAN W F, SHEN Y Y, et al. Auxin-related MYB(*CaSRM1*) is involved in leaf shape development and reproductive growth in pepper(*Capsicum annuum* L.)[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 322: 112383.
- [9] 陈莹, 王瑾, 崔清志, 等. 辣椒花药颜色突变体*Caya*表型特征分析及遗传定位[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2023, 49(6): 661–666.
- [10] 邹学校, 朱凡. 辣椒传入中国的途径与传播路径[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46(6): 629–640.
- [11] DKHAR J, PAREEK A. What determines a leaf's shape[J]. EvoDevo, 2014, 5(1): 47.
- [12] SAINI K, DWIVEDI A, RANJAN A. High temperature restricts cell division and leaf size by coordination of PIF4 and TCP4 transcription factors[J]. Plant Physiology, 2022, 190(4): 2380–2397.
- [13] BAUTE J, POLYN S, DE BLOCK J, et al. F-box protein FBX92 affects leaf size in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant & Cell Physiology, 2017, 58(5): 962–975.
- [14] WANG F H, TANG Z B, WANG Y, et al. Leaf mutant 7 encoding heat shock protein OsHSP40 regulates leaf size in rice[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(8): 4446.
- [15] WANG J, DAI Y, PAN L Z, et al. Fine mapping and identification of *CaTTG1*, a candidate gene that regulates the hypocotyl anthocyanin accumulation in *Capsicum annuum*[J]. Horticultural Plant Journal, 2025, 11(1): 264–274.
- [16] WANG C H, LI J, FANG K, et al. CsHLS1-CsSCL28 module regulates compact plant architecture in cucumber[J]. Plant Biotechnology Journal, 2024, 22(6): 1724–1739.

- [17] DUD J, LIZ J, YUAN J, et al. The TaWAK2-TaNAL1-TaDST pathway regulates leaf width via cytokinin signaling in wheat[J]. *Science Advances*, 2024, 10(35): eadp5541.
- [18] HUANG L J, HUA K, XU R, et al. The LARGE2-APO1/APO2 regulatory module controls panicle size and grain number in rice[J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(4): 1212–1228.
- [19] LI W, WU C, HU G C, et al. Characterization and fine mapping of a novel rice narrow leaf mutant *nal9*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55(11): 1016–1025.
- [20] YOU J, XIAO W W, ZHOU Y, et al. The APC/C^{TAD1}-WIDE LEAF 1-NARROW LEAF 1 pathway controls leaf width in rice[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(11): 4313–4328.
- [21] WU W Q, LI J, WANG Q, et al. Growth-regulating factor
- [22] MOREL J B, GODON C, MOURRAIN P, et al. Fertile hypomorphic *ARGONAUTE (ago1)* mutants impaired in post-transcriptional gene silencing and virus resistance[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(3): 629–639.
- [23] BOHMERT K, CAMUS I, BELLINI C, et al. *AGO1* defines a novel locus of *Arabidopsis* controlling leaf development[J]. *The EMBO Journal*, 1998, 17(1): 170–180.

责任编辑: 毛友纯
英文编辑: 罗维

(上接第9页)

- [33] KAPOOR K, CASHMAN D J, NIENTEMP L, et al. Binding mechanisms of electron transport proteins with cyanobacterial photosystem I: an integrated computational and experimental model[J]. *The Journal of Physical Chemistry B*, 2018, 122(3): 1026–1036.
- [34] RAMAKRISHNAN M, PAPOLUPK, SATISH L, et al. Redox status of the plant cell determines epigenetic modifications under abiotic stress conditions and during developmental processes[J]. *Journal of Advanced Research*, 2022, 42: 99–116.
- [35] MENG X G, ZHANG Y Z, WANG N, et al. Genome-wide identification and characterization of the *Prunus Persica* ferredoxin gene family and its role in improving heat tolerance[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 179: 108–119.
- [36] CECCOLI R D, BLANCO N E, MEDINA M, et al. Stress response of transgenic tobacco plants expressing a cyanobacterial ferredoxin in chloroplasts[J]. *Plant Molecular Biology*, 2011, 76(6): 535–544.
- [37] 吴晓佩. 文心兰离体培养优化及转化铁氧还蛋白基因研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2017.
- [38] LEHTIMÄKI N, LINTALAM M, ALLAHVERDIYEVA Y, et al. Drought stress-induced upregulation of components involved in ferredoxin-dependent cyclic electron transfer[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(12): 1018–1022.
- [39] LIU J, WANG P, LIU B, et al. A deficiency in chloroplastic ferredoxin 2 facilitates effective photosynthetic capacity during long-term high light acclimation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Journal*, 2013, 76(5): 861–874.

责任编辑: 伍锦花
英文编辑: 张承平