柴胡 R2R3-MYB 转录因子家族鉴定及其盐胁迫下的表达分析

陈艳丽[1]，朱桐杉[1]，徐国鑫[3]，李　敏[1]，刘　姣[2]，张全芳[2*]，张永清[1*]

1. 山东中医药大学，山东 济南　250355
2. 山东省农业科学院农作物种质资源研究所，山东 济南　250100
3. 山东省农业科学院湿地与生态研究所，山东 济南　250100

摘　要：目的　对柴胡 *Bupleurum chinense* R2R3-MYB 转录因子家族进行鉴定与表达分析，为解析柴胡在盐胁迫下的次生代谢调控机制提供理论依据。**方法**　通过同源比对和隐马尔可夫模型筛选鉴定柴胡全部 *R2R3-MYB* 基因，系统解析其理化性质、系统进化关系、保守结构域、基因结构、顺式作用元件及染色体分布，并通过转录组测序分析其在 200 mmol/L 盐胁迫下的表达模式。**结果**　在柴胡基因组中共鉴定出 116 个 R2R3-MYB 转录因子，均为亲水性核定位蛋白，仅 2 个成员含跨膜结构域；系统发育分析显示其聚类为 23 个亚家族，主要分布于 K、P、W、X 亚家族；启动子区域含 4 类顺式作用元件，包括光响应、激素响应、胁迫响应、发育调控，其中光响应元件占比最高；基因复制事件共 42 对，串联重复 3 对，片段重复 39 对；盐胁迫表达谱显示有 21 个基因显著响应，根据表达模式分为早期响应型、中期持续性型、晚期抑制型。**结论**　对柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族进行了全基因组鉴定、进化和盐胁迫表达分析，初步确定 BcMYB59 和 BcMYB116 这 2 个成员因其独特的结构特征和强烈的胁迫响应，成为解析柴胡盐胁迫应答机制及潜在跨膜信号感知功能的极佳候选基因。

关键词：柴胡；转录因子；R2R3-MYB；生物信息学；盐胁迫

中图分类号：R283　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**0253 - 2670(2026)07 - 2704 - 14

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.07.022

Identification of R2R3-MYB transcription factor family of *Bupleurum chinense* and expression analysis under salt stress

CHEN Yanli[1], ZHU Tongshan[1], XU Guoxin[3], LI Min[1], LIU Jiao[2], ZHANG Quanfang[2], ZHANG Yongqing[1]

1. Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan 250355, China
2. Institute of Crop Germplasm Resources, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China
3. Institute of Wetland and Ecology, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China

Abstract: Objective　To identify and analyze the expression of R2R3-MYB transcription factor family of *Bupleurum chinense*, and provide a theoretical basis for analyzing the secondary metabolic regulation mechanism of *B. chinense* under salt stress. **Methods**　All *R2R3-MYB* genes of *B. chinense* were screened and identified by homologous alignment and hidden Markov model. Their physical and chemical properties, phylogenetic relationship, conserved domains, gene structure, *cis*-acting elements and chromosome distribution were systematically analyzed, and their expression patterns under 200 mmol/L salt stress were analyzed by transcriptome sequencing. **Results**　A total of 116 R2R3-MYB transcription factors were identified in the *B. chinense* genome, all of which were hydrophilic nuclear localization proteins, with only two members containing transmembrane domains. Phylogenetic analysis showed that they clustered into 23 subfamilies, mainly distributed in K, P, W, and X subfamilies. The promoters contained four types of *cis*-acting elements, including light response, hormone response, stress response, and development regulation, among which light response elements accounted for the highest proportion. There were 42 pairs of gene duplication events, including three tandem duplications and 39 fragment duplications. The salt stress expression profile revealed that 21 genes responded significantly, and they were classified

收稿日期：2025-11-03

基金项目：山东省创新公共服务平台项目—中药分子鉴定公共服务平台（2018JGX111）；山东省农业科学院“3237”齐鲁农科英才工程（创新类）；山东省农业科学院农业科技创新工程项目（CXGC2025F13-1）

作者简介：陈艳丽（2000—），女，硕士研究生，中药学专业，研究方向为中药资源与质量控制。E-mail: c31563242672@163.com

***通信作者：**张全芳（1978—），女，副研究员，研究方向为中药资源开发与利用。E-mail: zhquanfang@163.com

张永清（1962—），男，教授，博士生导师，研究方向为中药资源与质量控制。E-mail: zyq622003@126.com

into early response type, mid-term continuous type, and late inhibition type according to the expression patterns. **Conclusion** This study conducted a genome-wide identification, evolutionary analysis and salt stress expression analysis of the *R2R3-MYB* gene family in *B. chinense*. It was initially determined that BcMYB59 and BcMYB116, due to their unique structural features and strong stress response, are excellent candidate genes for understanding the salt stress response mechanism and potential transmembrane signal perception function of *B. chinense*.

Key words: *Bupleurum chinense* DC.; transcription factor; R2R3-MYB; bioinformatics; salt stress

伞形科柴胡属植物具有重要药用价值，其中柴胡 *Bupleurum chinense* DC.是传统中药柴胡的原植物之一，药用干燥根，具有疏散退热、疏肝解郁、升举阳气等功效，用于治疗感冒发热、寒热往来、胸胁胀痛、月经不调、子宫脱垂、脱肛[1]。现代研究显示，柴胡含有皂苷、黄酮、挥发油等成分，具有抗炎、抗氧化、保肝、抗肿瘤、抗抑郁等药理活性，临床用途广泛[2-5]。近年来，随着次生代谢产物生物合成与调控机制研究的不断深入，转录因子作为调控基因表达的关键分子，成为中药材质量控制的研究热点。R2R3-MYB 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一，广泛参与黄酮与花青素合成等代谢途径[6-7]，同时在非生物胁迫响应（如干旱、高盐、低温等）及植物生长发育过程中也发挥着关键作用[8]。尽管在拟南芥、水稻等模式植物中，R2R3-MYB 家族已被系统鉴定并功能验证，但在药用植物尤其是柴胡植物体中的研究仍较非常有限。柴胡全基因组测序的完成为家族水平的生物信息学分析奠定了基础，本研究基于柴胡全基因组数据，在全基因组范围内系统鉴定 R2R3-MYB 转录因子家族成员，分析其系统进化关系、保守结构、基因结构、顺式作用元件及染色体分布特征，并初步探究其盐胁迫下的表达模式，为抗逆育种提供理论依据与候选基因资源。

1 材料与仪器

1.1 材料

柴胡种子于 2024 年采自山东省济南市章丘区山东百味堂中药饮片有限公司柴胡种植基地，原植物经山东中医药大学药学院张永清教授鉴定为伞形科植物柴胡 *B. chinense* DC.。将种子在山东省农业科学院湿地与生态研究所培养室播种培育，出苗后由徐国鑫讲师带领进行管理。

1.2 仪器

NanoDrop 2000 超微量分光光度计，Thermo 公司；普通 PCR 仪 T960，晶格科仪、5424D 型高速离心机，Eppendorf 公司；7500 实时荧光 PCR 仪，ABI 公司。

2 方法

2.1 柴胡 R2R3-MYB 家族成员鉴定

从柴胡全基因组[9]中提取基因组序列及相关注释文件。在 TAIR 数据库（http://Arabidopsis.org）下载拟南芥 126 个 R2R3-MYB 转录因子蛋白序列，利用 TBtools-II将其在柴胡全部蛋白序列文件中进行 blast 同源比对（$E \leqslant 1 \times 10^{-5}$），初步筛选出柴胡 *MYB* 基因家族成员。同时，从 Pfam 数据库（http://pfamlegacy.xfam.org/）下载 *MYB* 基因家族隐尔马可夫模型文件（PF00249），利用 HMMsearch 工具对柴胡蛋白序列文件进行检索，获得所有柴胡 MYB 家族成员同源序列。2 次同源检索后，将筛选到的候选转录因子去掉重复序列和所有 *E*-value＞1×10^{-5} 序列，利用 NCBI-CDD（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/）、Interpro（http://www.ebi.ac.uk/interpro/）及 SMART（https://smart.embl.de/）在线工具，对候选序列进行手动分析检索，筛选出包含且仅有 2 个 MYB 结构域的蛋白序列做为最终 R2R3-MYB 家族成员。将柴胡 *R2R3-MYB* 基因重新命名 BcR2R3-MYBs。

2.2 柴胡 R2R3-MYB 家族蛋白序列分析

利用 Expasy-ProtParam 在线工具（https:// web.expasy.org/protparam/），计算分析柴胡 MYB 蛋白的物理化学性质[10]；同时分别用 WoLFPSORT（https://wolfpsort.hgc.jp/）及 TMHMM-2.0（http://services. healthtech.dtu.dk/services/TMHMM-2.0/）进行亚细胞定位预测和跨膜结构域预测。

2.3 柴胡 R2R3-MYB 家族系统发育分析

柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族成员（BcR2R3-MYBs）系统发育树分析、柴胡和拟南芥 R2R3-MYB 基因家族成员系统发育分析均采用 MEGA11 建树，多序列比对使用 MEGA 中的 ClustalW 算法和默认参数进行，建树使用最大似然法（maximum likelihood，ML）和 1 000 个自举值（Bootstrap＝1 000），其他参数为默认值。使用在线网站 iTOL

（https://itol.embl.de/tree）做进一步美化分析。

2.4 柴胡 R2R3-MYB 家族保守基序、基因结构

使用在线服务器 MEME（https://meme-suite.org/memetools，version5.5.7）查找 BcR2R3-MYB 转录因子的保守基序，设置基序的最小宽度、最大宽度和最大数量分别为 6、100 和 10，其他为默认值，保存获得的 MEME 文件，将得到的 BcR2R3-MYBs 系统发育文件、MEME 文件及柴胡 GFF 基因注释文件上传至 TBtools 软件，利用 GeneStructureView 功能将 BcR2R3-MYBs 系统进化树、保守基序和基因结构结果可视化。

2.5 柴胡 R2R3-MYB 家族启动子顺式作用元件分析

使用 PlantCARE 数据库（http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/ plantcare/html/）预测 BcR2R3-MYBs 启动子上游 2 000 bp 内的所有顺式作用调控元件，对结果进行统计分析，并利用 TBtools 将结果可视化。

2.6 柴胡 R2R3-MYB 家族染色体定位和基因复制分析

基于 Wang 等[11]方法，确定可能的串联复制和片段复制事件，使用 TBtools 可视化分析 BcR2R3-MYBs 的染色体位置和复制事件。

2.7 柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族响应盐胁迫的表达情况

将柴胡种子播种在蛭石中，在 22 ℃条件下，以 16 h 光照/8 h 黑暗光周期培养 30 d 左右，期间定期浇水。将 30 日龄柴胡苗进行盐胁迫处理（200 mmol/L NaCl），分别于 0、1、6、24、48、96 h 收集用于基因表达分析的根部样本，每个处理设置 3 个生物学重复，将样本储存在−80 ℃用于送转录组测序。原始数据已上传 NCBI 数据库（http://www.ncbi. nlm. nih.gov/sra/PRJNA1413990）。从盐胁迫处理的转录组测序数据中提取 *BcR2R3-MYB* 基因的每千碱基转录本片段数（FPKM）值。通过 *BcR2R3-MYB* 基因的 FPKM 值测定其在盐胁迫下的表达情况，过滤掉不表达或低表达（FPKM＜1）基因，并用 TBtools 软件生成热图。

2.8 实时荧光定量 PCR（real-time quantitative polymerase chain reaction，RT-qPCR）验证

为了进一步验证转录组测序数据结果，选取 2 个显著响应基因进行 RT-qPCR 验证。采用 RNA 纯化试剂盒（济南葆金生物科技有限公司）提取盐胁迫处理 0、1、6、24、48、96 h 柴胡根部新鲜组织总 RNA，两步法反转录合成 cDNA。使用 Primer Primer 5 软件设计引物（表 1），用实时荧光定量 PCR 仪进行定量分析。反应体系（总 20 μL）包括 10 μL 2x SYBR Green，正反向引物各 1 μL（10 μmol/L），cDNA 1 μL，无酶无菌水 7 μL。反应程序：95 ℃预变性 30 s；95 ℃变性 5 s，60 ℃退火 34 s，72 ℃延伸 15 s，60 ℃复性 60 s，共 45 个循环。采用 $-2^{-\Delta\Delta Ct}$ 对数据进行分析作图。

表 1 RT-qPCR 引物序列

Table 1 RT-qPCR primers

引物名称	正向引物（5’-3’）	反向引物（3’-5’）
ACTING	GCAATCCAGGCTGTTCTTTC	TCCCGCTCAGCAGTGGTAGT
BcMYB59	ATTCCATCGACGCCACACCTCAAT	GGAAGGTCGGAGTTCGGAGATTGG
BcMYB116	CGACAATCGCCAGGCTTCTCAAC	CGTCTTCGTCAAGTCACCGTCCT

3 结果与分析

3.1 柴胡 R2R3-MYB 家族成员鉴定和理化性质分析

共鉴定出 116 个 R2R3-MYB 蛋白序列，并重命名为 BcR2R3-MYB1～BcR2R3-MYB116。蛋白质的氨基酸长度差异很大，从 202 aa（BcMYB1）到 2 178 aa（BcMYB31），相对分子质量和理论等电点分别在 23 334.53（BcMYB1）～247 030.75（BcMYB31）和 4.66（BcMYB87、BcMYB88）～9.55（BcMYB46）内。预测的亲水系数为−1.037（BcMYB40）～−0.2（BcMYB116），脂肪指数为 51.13（BcMYB106）～84.85（BcMYB116），均小于 100，表明 BcR2R3-MYBs 均为亲水性蛋白，这与它们在细胞核内行使转录调控功能的核心角色相符。只有 BcMYB90 不稳定系数小于 40，为稳定蛋白。所有 BcR2R3-MYBs 亚细胞定位都在细胞核上。信息见表 2。

同时采用 TMHMM 工具对 116 个 BcR2R3-MYB 转录因子跨膜结构域进行分析，结果仅有 BcMYB59 和 BcMYB116 存在跨膜结构域。

3.2 柴胡 R2R3-MYB 家族系统发育进化树分析

将 116 个 BcR2R3-MYB 与 126 个拟南芥 R2R3-MYB（AtR2R3-MYB）的蛋白序列进行多序列比对，并构建系统发育树，见图 1。

表 2 柴胡转录因子 *R2R3-MYB* 基因家族成员的蛋白理化性质分析

Table 2 Analysis of physicochemical properties of protein of members of *B. chinense* transcription factor *R2R3-MYB* gene family

MYB蛋白ID号	MYB蛋白名	氨基酸数量/个	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	亲水系数	亚细胞定位
mRNA.Hap0_BC01_G00475	BcMYB1	202	23 334.53	8.66	52.24	79.21	−0.799	细胞核
mRNA.Hap0_BC01_G00651	BcMYB2	356	39 235.60	5.11	55.82	71.85	−0.688	细胞核
mRNA.Hap0_BC01_G00662	BcMYB3	340	37 900.99	5.49	59.49	62.91	−0.719	细胞核
mRNA.Hap0_BC01_G00767	BcMYB4	259	29 677.69	6.36	52.56	68.49	−0.641	细胞核
mRNA.Hap0_BC01_G01287	BcMYB5	830	92 944.87	5.16	65.63	70.83	−0.721	细胞核
mRNA.Hap0_BC01_G01348	BcMYB6	351	39 644.42	6.20	40.96	68.09	−0.727	细胞核
mRNA.Hap0_BC01_G01838	BcMYB7	301	34 080.51	7.03	45.92	80.73	−0.679	细胞核
mRNA.Hap0 BC01 G02531	BcMYB8	257	29 367.44	8.80	44.98	70.58	−0.772	细胞核
mRNA.Hap0 BC01 G20756	BcMYB9	383	42 185.83	7.16	65.29	65.80	−0.707	细胞核
mRNA.Hap0 BC01 G20881	BcMYB10	305	33 755.13	9.04	53.01	64.52	−0.660	细胞核
mRNA.Hap0 BC01 G21025	BcMYB11	389	42 919.92	9.00	48.58	65.17	−0.788	细胞核
mRNA.Hap0 BC01 G21026	BcMYB12	391	43 746.31	8.51	45.37	66.62	−0.765	细胞核
mRNA.Hap0 BC01 G23121	BcMYB13	273	29 725.40	5.93	41.87	73.63	−0.563	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G02771	BcMYB14	299	34 372.32	6.56	61.41	64.62	−0.800	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G03248	BcMYB15	521	57 310.55	4.99	50.17	70.40	−0.586	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G03833	BcMYB16	284	31 520.41	6.12	63.45	69.44	−0.673	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G04343	BcMYB17	285	32 857.96	7.57	53.26	65.05	−0.810	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G04844	BcMYB18	307	34 343.30	6.00	54.06	68.31	−0.700	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G05295	BcMYB19	263	30 538.25	8.67	61.35	61.94	−0.890	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G05497	BcMYB20	338	38 650.74	5.11	51.78	56.80	−0.824	细胞核
mRNA.Hap0 BC02 G25882	BcMYB21	364	41 144.49	8.84	56.75	60.36	−0.909	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G06739	BcMYB22	365	40 986.71	7.16	55.39	66.30	−0.788	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G06774	BcMYB23	271	30 861.22	7.70	44.95	66.24	−0.853	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G06953	BcMYB24	323	36 228.87	6.70	51.07	77.09	−0.562	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G07256	BcMYB25	264	30 518.13	5.35	69.86	64.66	−0.795	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G07707	BcMYB26	323	36 266.88	6.41	55.16	76.44	−0.586	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G07835	BcMYB27	312	35 870.37	5.37	59.90	56.25	−0.923	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G07837	BcMYB28	327	36 994.44	6.00	43.76	67.98	−0.636	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G07881	BcMYB29	374	42 353.41	5.49	46.92	65.72	−0.722	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08127	BcMYB30	259	29 869.52	4.94	47.72	75.60	−0.711	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08172	BcMYB31	2 178	247 030.75	5.62	52.51	70.51	−0.701	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08211	BcMYB32	312	35 900.45	5.37	59.81	56.25	−0.914	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08792	BcMYB33	317	35 545.53	6.27	46.44	64.92	−0.772	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08798	BcMYB34	410	45 882.14	7.38	50.64	68.71	−0.669	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08872	BcMYB35	374	41 355.82	7.16	46.71	63.40	−0.719	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08886	BcMYB36	344	38 905.50	5.04	61.49	68.37	−0.663	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08894	BcMYB37	405	44 730.12	9.20	53.91	70.64	−0.700	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G08896	BcMYB38	434	49 881.64	8.47	41.84	64.26	−0.763	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G09259	BcMYB39	375	42 328.43	7.58	53.03	66.91	−0.707	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G09265	BcMYB40	236	27 932.07	7.01	68.05	59.96	−1.037	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G09366	BcMYB41	322	36 000.88	5.90	42.30	65.16	−0.810	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G09467	BcMYB42	322	35 972.83	5.90	42.57	64.57	−0.817	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G26762	BcMYB43	328	37 019.41	5.73	49.47	76.71	−0.574	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G27825	BcMYB44	304	34 363.69	5.88	56.66	75.39	−0.739	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G28967	BcMYB45	228	25 185.83	5.88	48.22	59.87	−0.777	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G29087	BcMYB46	319	36 633.82	9.55	51.96	60.88	−0.912	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G29485	BcMYB47	373	42 235.36	5.60	47.22	67.72	−0.684	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G29896	BcMYB48	349	39 101.83	6.42	51.59	67.11	−0.648	细胞核

表 2（续）

MYB蛋白ID号	MYB蛋白名	氨基酸数量/个	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	亲水系数	亚细胞定位
mRNA.Hap0 BC03 G29916	BcMYB49	327	36 673.55	4.90	44.58	66.48	−0.565	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G30037	BcMYB50	353	40 840.63	9.44	64.41	73.00	−0.920	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G30322	BcMYB51	254	28 294.08	6.36	59.68	65.28	−0.637	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G30338	BcMYB52	254	28 294.08	6.36	59.68	65.28	−0.637	细胞核
mRNA.Hap0 BC03 G30403	BcMYB53	349	39 101.83	6.42	51.59	67.11	−0.648	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G09921	BcMYB54	203	23 511.49	9.39	49.63	60.99	−0.751	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G10220	BcMYB55	369	42 222.79	4.76	50.50	69.46	−0.774	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G10378	BcMYB56	257	29 049.23	5.77	48.36	62.22	−0.652	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G10733	BcMYB57	247	28 599.97	5.47	64.93	66.28	−0.761	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G11004	BcMYB58	314	35 518.66	6.54	61.51	67.48	−0.667	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G11064	BcMYB59	563	64 411.71	6.42	59.79	77.21	−0.483	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G11415	BcMYB60	294	33 325.97	5.17	46.37	72.99	−0.768	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G11486	BcMYB61	357	40 453.97	5.38	51.58	72.18	−0.646	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G11630	BcMYB62	304	34 077.06	6.40	49.03	60.39	−0.747	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G12022	BcMYB63	343	39 124.66	5.99	49.45	67.67	−0.808	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G12804	BcMYB64	337	38 735.11	5.56	55.40	66.56	−0.829	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G12966	BcMYB65	372	41 688.67	7.97	47.99	71.34	−0.595	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G31353	BcMYB66	209	24 400.69	7.69	64.41	80.67	−0.624	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G31354	BcMYB67	285	31 887.99	6.54	45.21	72.53	−0.600	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G31537	BcMYB68	285	31 887.99	6.54	45.21	72.53	−0.600	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G31538	BcMYB69	217	25 333.60	7.69	66.43	76.36	−0.700	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G32152	BcMYB70	317	34 376.61	9.38	59.66	64.35	−0.635	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G32161	BcMYB71	309	35 025.66	5.82	49.34	77.61	−0.465	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G32309	BcMYB72	301	32 535.95	9.54	64.45	72.29	−0.500	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G33050	BcMYB73	341	38 274.93	7.98	49.26	71.85	−0.598	细胞核
mRNA.Hap0 BC04 G33147	BcMYB74	305	33 797.21	9.04	52.61	65.48	−0.645	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G13293	BcMYB75	328	37 125.99	6.41	47.69	61.34	−0.888	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G13419	BcMYB76	480	52 934.25	5.75	45.01	64.23	−0.764	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G13693	BcMYB77	419	47 597.91	8.52	50.03	60.33	−1.014	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G13732	BcMYB78	319	35 424.67	6.18	42.47	71.29	−0.673	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G13882	BcMYB79	331	37 641.94	6.25	53.14	65.71	−0.724	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G14039	BcMYB80	379	42 928.87	5.49	55.41	64.59	−0.744	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G14092	BcMYB81	304	34 060.30	5.94	42.72	76.32	−0.575	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G14249	BcMYB82	304	34 148.45	5.94	42.72	77.60	−0.560	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G14327	BcMYB83	324	36 474.94	6.45	51.43	71.98	−0.645	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G14635	BcMYB84	284	31 754.16	4.82	50.43	72.85	−0.611	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G15318	BcMYB85	246	28 227.53	6.67	58.57	60.24	−0.826	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G15380	BcMYB86	255	29 372.72	9.20	48.36	79.96	−0.689	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G15388	BcMYB87	537	59 037.40	4.66	52.30	68.68	−0.593	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G15421	BcMYB88	537	59 037.40	4.66	52.30	68.68	−0.593	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G15662	BcMYB89	258	29 792.82	4.96	61.80	66.86	−0.850	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G16301	BcMYB90	337	38 572.13	5.73	39.78	74.33	−0.696	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G16414	BcMYB91	330	37 367.01	6.09	45.06	71.21	−0.583	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G17132	BcMYB92	270	30 388.46	8.82	50.83	68.00	−0.749	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G17292	BcMYB93	270	30 388.46	8.82	50.83	68.00	−0.749	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G17321	BcMYB94	310	35 394.40	4.79	60.64	69.23	−0.726	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G17683	BcMYB95	279	31 761.24	9.36	49.98	69.25	−0.697	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G33749	BcMYB96	356	40 864.58	9.03	53.54	78.43	−0.793	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G34894	BcMYB97	667	73 039.92	5.23	47.95	68.74	−0.546	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G34908	BcMYB98	401	46 202.66	6.61	53.79	62.54	−0.916	细胞核
mRNA.Hap0 BC05 G35649	BcMYB99	303	34 324.70	6.04	56.82	75.64	−0.734	细胞核

表 2（续）

MYB蛋白ID号	MYB蛋白名	氨基酸数量/个	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	亲水系数	亚细胞定位
mRNA.Hap0_BC05_G36055	BcMYB100	232	26 503.00	5.50	43.34	82.37	−0.465	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G18086	BcMYB101	287	32 736.99	8.66	57.96	74.43	−0.805	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G18176	BcMYB102	356	39 205.82	5.61	48.46	70.37	−0.620	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G18504	BcMYB103	299	33 876.61	6.12	44.74	62.94	−0.777	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G18988	BcMYB104	240	27 084.04	8.30	55.98	80.92	−0.483	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G19076	BcMYB105	455	51 534.73	5.61	54.39	74.64	−0.699	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G19092	BcMYB106	443	49 487.11	8.70	63.82	51.13	−0.721	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G19168	BcMYB107	267	30 678.29	5.49	63.59	68.69	−0.767	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G19300	BcMYB108	333	38 063.14	5.07	56.75	57.99	−0.772	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G19457	BcMYB109	255	28 884.32	6.02	53.46	73.49	−0.744	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G19472	BcMYB110	266	31 012.99	8.90	66.82	66.35	−0.782	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G19740	BcMYB111	978	111 104.08	5.63	53.65	73.22	−0.937	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G20059	BcMYB112	306	34 740.12	6.56	51.58	68.46	−0.764	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G20060	BcMYB113	295	33 557.96	7.05	55.77	72.31	−0.691	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G20175	BcMYB114	407	46 281.39	6.70	49.21	68.80	−0.854	细胞核
mRNA.Hap0_BC06_G37497	BcMYB115	238	26 255.44	7.68	63.55	65.21	−0.747	细胞核
mRNA.Hap0_BCUN_G20532	BcMYB116	509	57 280.45	8.45	41.42	84.85	−0.260	细胞核

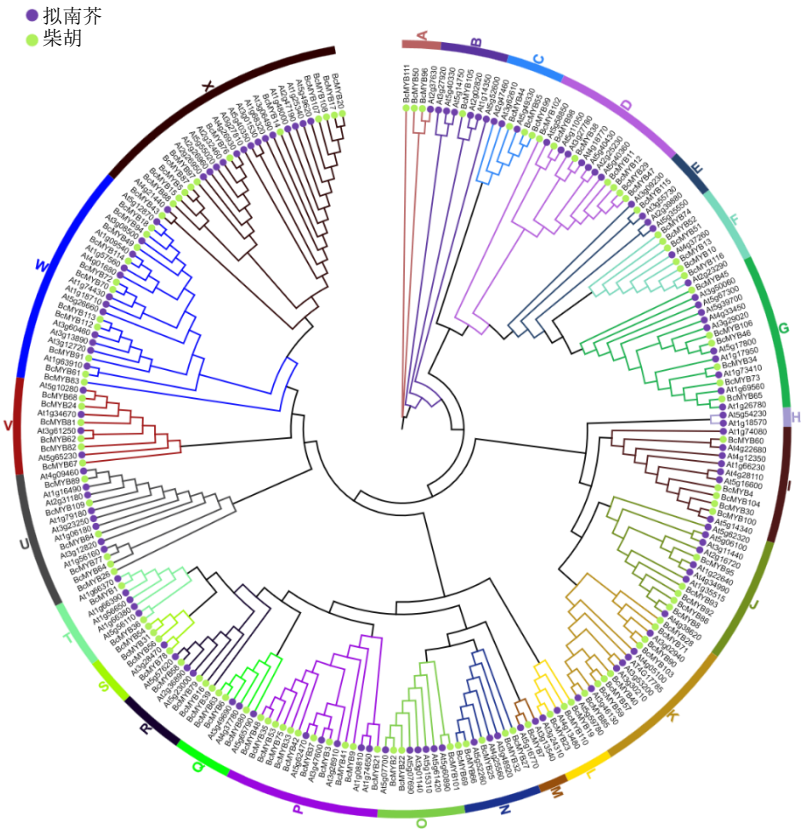


图 1 柴胡和拟南芥 R2R3-MYB 家族系统发育树

Fig. 1 Phylogenetic tree of R2R3-MYB family in *B. chinense* and *Arabidopsis thaliana*

根据发育树的拓扑结构以及拟南芥 R2R3-MYB 的分类，R2R3-MYBs 被聚类为 24 个亚家族（命名为 A～X）。大部分的柴胡 R2R3-MYB 与拟南芥 R2R3-MYB 聚集在同一亚家族中，柴胡的 R2R3-MYB 成员分布在 23 个亚家族中（除 H 外），而 H 亚家族中仅包含拟南芥 R2R3-MYB 成员，其中

BcR2R3-MYB 成员主要分布在 K（8 个）、P（11 个）、W（11 个）、X（12 个）亚家族中。此外，多个亚家族仅包含 1～3 个柴胡成员，显示出明显的亚家族成员数量分布不均衡性。*BcR2R3-MYB* 基因家族的 K、P、W、X 等 4 个亚家族发生了显著扩张，共包含 42 个基因。

3.3　柴胡 R2R3-MYB 家族保守基序及基因结构分析

通过在线网站 MEME 进行保守基序分析，共鉴定前 10 个保守基序（Motif1～Motif10），见图 2。

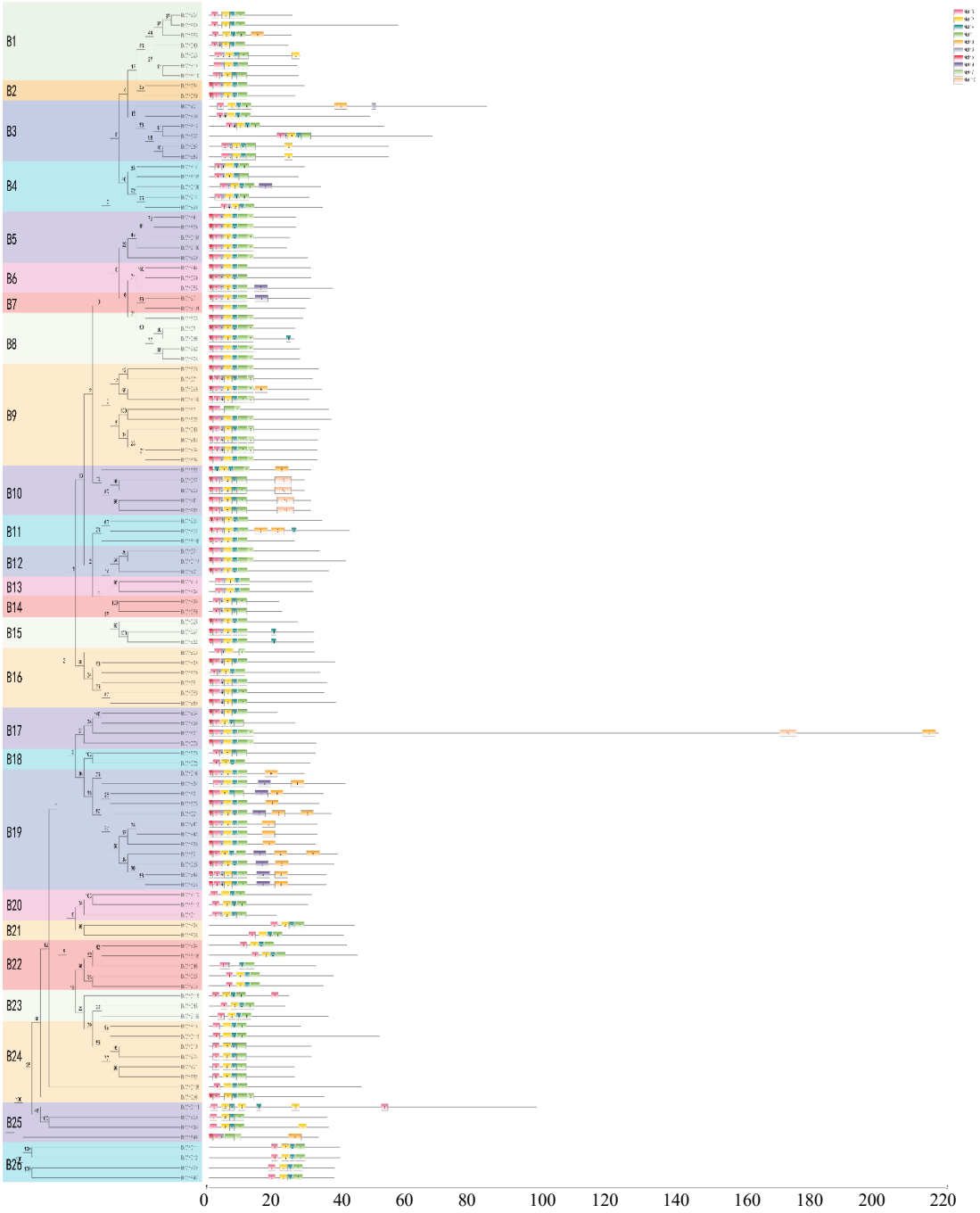


图 2　柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族成员的保守基序分析

Fig. 2　Conserved motif analysis of members of *B. chinense R2R3-MYB* gene family

研究发现，同一亚组成员的 Motif 组成和分布相对保守。Motif1、Motif2、Motif3 位于大多数 BcR2R3-MYB 蛋白序列的 N 端，并且这 3 个基序中存在保守的色氨酸残基（W），这些残基与 R2、R3 保守结构域相关。同一亚组中基序类型和数量相似，例如 S22 亚家族的 BcMYB27 和 BcMYB32 均

包含 Motif1、2、3、7，S7 亚家族的 BcMYB66 和 BcMYB69 均包含 Motif1、2、3、5，表明基序模式可能与 MYB 蛋白的功能有关。

为深入了解柴胡 R2R3-MYB 转录因子家族的结构多样性，对每一个 BcR2R3-MYB 编码序列的外显子（CDS）和内含子（introns）进行分析，结果见图 3。BcR2R3-MYBs 的外显子和内含子数量分别为 0～33 和 1～32，BcMYB31 的外显子和内含子数量最多（33 和 32），而 9 个 BcR2R3-MYB 完全没有内含子序列（BcMYB96、BcMYB50、BcMYB52、BcMYB51、BcMYB74、BcMYB10、BcMYB13、BcMYB45、BcMYB115）。经统计，有 69 个 BcR2R3-MYB 家族成员属于含 2 个内含子和 3 个外显子的保守基因结构模式，同一亚组成员的内含子、外显子数量和位置通常相似，例如 BcMYB27 和 BcMYB32、BcMYB66 和 BcMYB69 等。

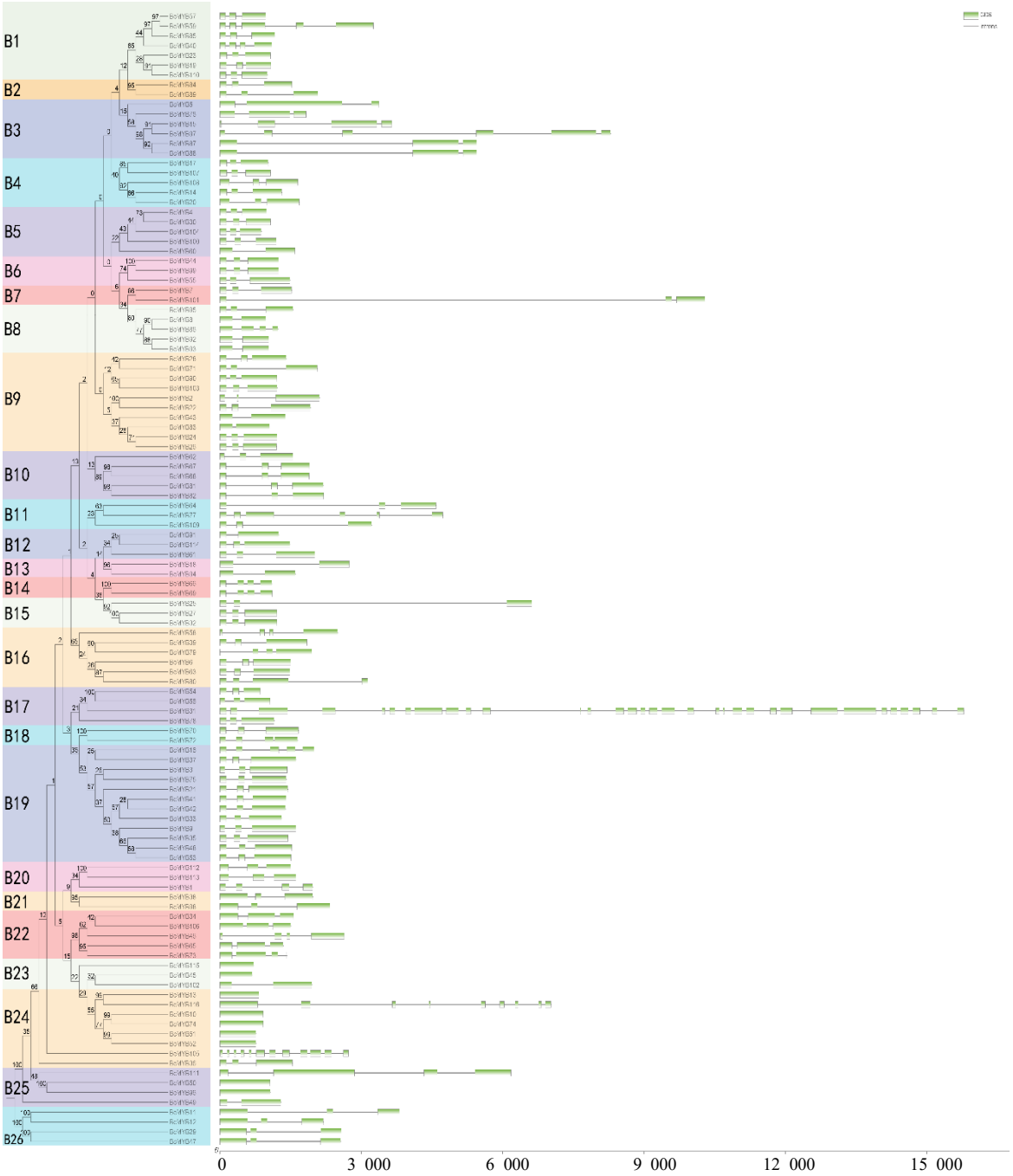


图 3 柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族成员的基因结构分析

Fig. 3 Analysis of gene structure of members of *B. chinense R2R3-MYB* gene family

3.4 柴胡 R2R3-MYB 家族启动子顺式作用元件分析

启动子顺式作用元件在基因起始表达的过程中起着重要作用。经提取柴胡 R2R3-MYB 家族成员上游 2 000 bp 序列，在 BcR2R3-MYBs 启动子区域共鉴定出 39 个顺式调控元件，见表 3 和图 4，包括植物生长发育相关元件、环境等非生物胁迫响应元件、光响应元件和植物激素反应元件 4 类。其数量由多到少分别是光响应元件（448 个）、植物激素类响应元件（311 个）、环境胁迫类响应元件（219 个）及植物生长发育相关元件（117 个）。这表明，在柴胡植株生长发育过程中，R2R3-MYB 转录因子的表达受光、植物激素、环境胁迫等因素调控。

表 3 柴胡 R2R3-MYB 家族启动子顺式作用元件预测结果

Table 3 Prediction results of *cis*-acting elements of *B. chinense* R2R3-MYB family promoter

元件类别	顺式作用元件	序列	功能	数量
植物生长发育	MSA-like	(T/C)C(T/C)AACGG(T/C)(T/C)A	与细胞周期相关的顺式调控元件	5
	RY-element	CATGCATG	种子特异调控的顺式元件	11
	GCN4_motif	TGAGTCA	胚乳表达相关的顺式调控元件	18
	AACA_motif	TAACAAACTCCA	胚乳表达负调控的元件	5
	CAT-box	GCCACT	分生组织激活相关的顺式调控元件	45
	MBSI	TTTTTACGGTTA	黄酮类物质合成调控的MYB结合位点	8
	CCAAT-box	CAACGG	MYB Hv1结合位点	17
	HD-Zip1	CAAT(A/T)ATTG	参与栅栏型叶肉细胞分化过程中的元素	8
植物激素	TGA-element	AACGAC	生长素响应元件	20
	TGA-box	TGACGTAA	部分生长素相应元件	3
	AuxRR-core	GGTCCAT	与生长素相应相关的顺式调控元件	18
	TCA-element	CCATCTTTTT	水杨酸响应相关的顺式调控元件	49
	ABRE	ACGTG	脱落酸响应相关的顺式调控元件	76
	TATC-box	TATCCCA	赤霉素响应相关的顺式调控元件	15
	P-box	CCTTTTG	赤霉素响应元件	38
	O2-site	GATGATGTGG	参与玉米醇溶蛋白代谢调节的顺式作用调控元件	29
	CGTCA-motif	CGTCA	参与茉莉酸甲酯反应的顺式作用调控元件	63
光响应元件	GT1-motif/3-AF1bindingsite	GGTTAA/TAAGAGAGGAA	光响应元件	86
	G-Box	CACGTT/TACGTG/TAAACGTG	光响应相关的顺式作用元件	106
	GA-motif	ATAGATAA	部分光响应元件	78
	AE-box	AGAAACAA	部分光响应模块	35
	Box4	ATTAAT	光响应有关的部分DNA模块	114
	MRE	AACCTAA	涉及光反应的MYB结合位点	29
环境胁迫	TC-richrepeats	GTTTTCTTAC	参与防御和应激反应的顺式调控元件	33
	LTR	CCGAAA	低温响应相关的顺式调控元件	33
	ARE	AAACCA	厌氧诱导必需的顺式调控元件	64
	GC-motif	CCCCCG	与缺氧胁迫特异相关的增强原件	8
	circadian	CAAAGATATC	昼夜节律相关的顺式调控元件	19
	WUN-motif	AAATTTCCT	创伤反应元件	1
	MBS	CAACTG	干旱诱导的MYB结合位点	61

3.5 柴胡 R2R3-MYB 家族染色体定位和共线性分析

结果显示（图 5），115 个 *BcR2R3-MYB* 基因不均匀地分布在 6 条染色体上，由于柴胡基因组的测序不完整，有 1 个基因未能被归属到任何染色体上（BcMYB116）。3 号染色体分布 *BcR2R3-MYB* 基因最多（32 个），其次由多到少分别是 5 号（26 个）、4 号（20 个）、6 号（16 个）、1 号（13 个）、2 号（8 个）。

在柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族研究中，共发现 42 对基因重复事件，其中分别有 3 对串联重复基因（*BcMYB11*/*12*、*BcMYB66*/*67*、*BcMYB68*/*69*）和 39 对片段重复基因，见图 6。

3.6 柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族响应盐胁迫的表达情况

通过转录组测序分析（Illumina NovaSeq 6000 平台），在经 200 mmol/L NaCl 溶液处理的柴胡根部样本中，共检测到 21 个 *BcR2R3-MYB* 基因（占总数的 18.1%）显著响应盐胁迫（FDR＜0.05，$|\log_2 FC| \geq 1$），结果见图 7。

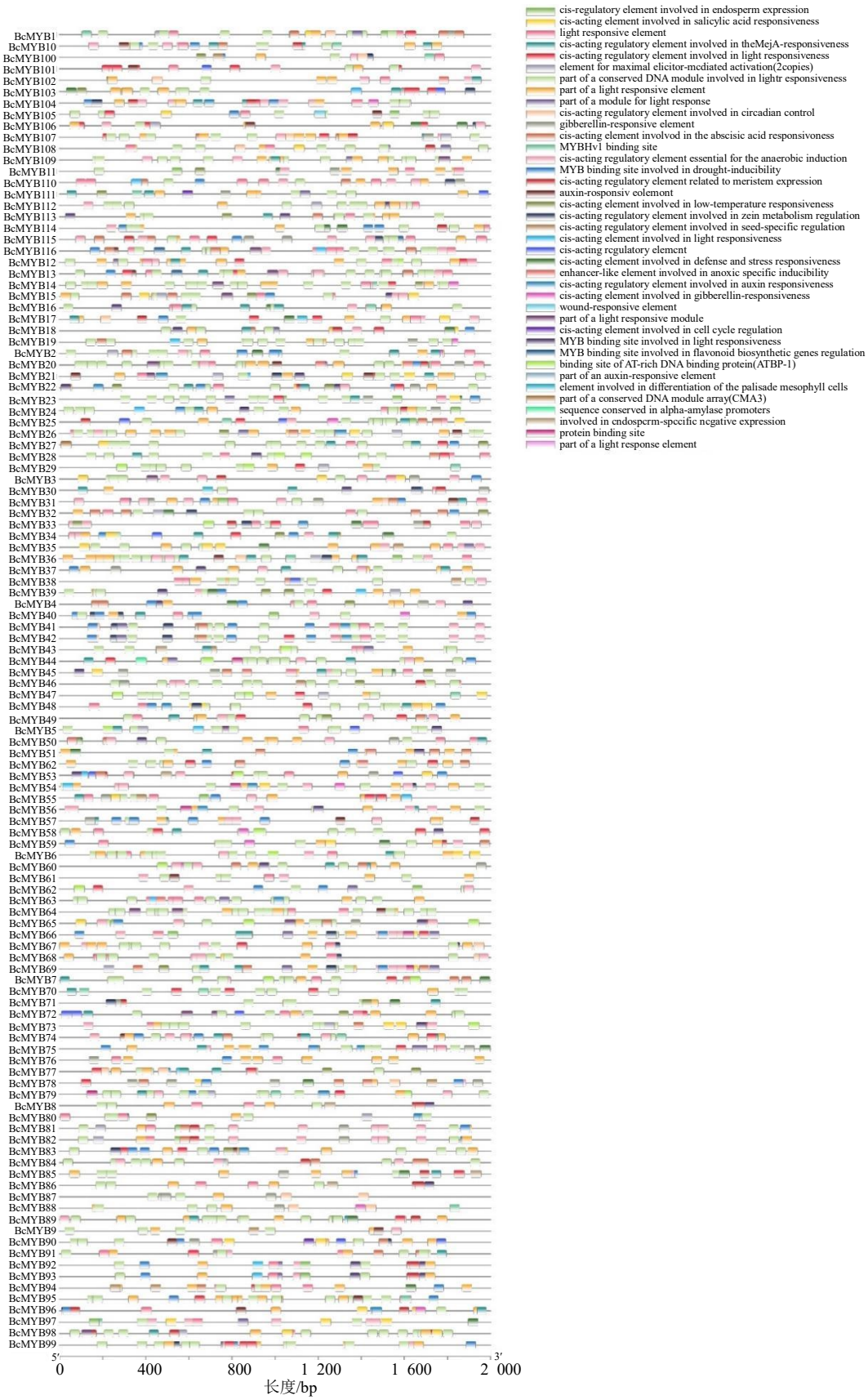


图 4 柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族成员的启动子顺式作用元件

Fig. 4 *Cis*-acting regulatory elements of promoter of t *B. chinense R2R3-MYB* gene family members

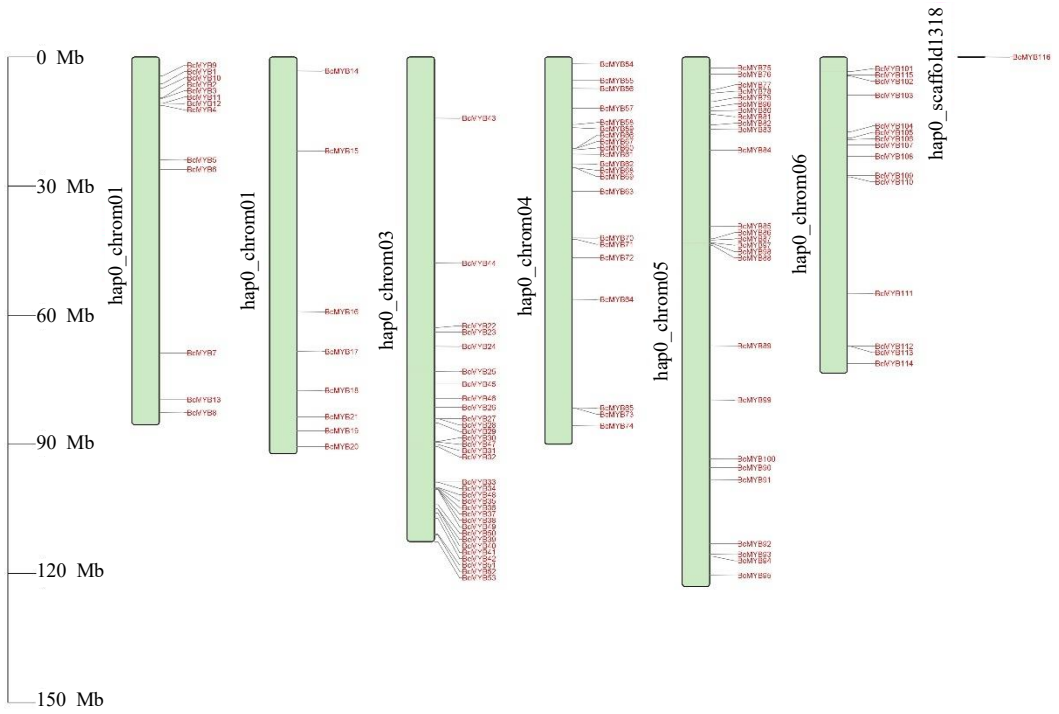
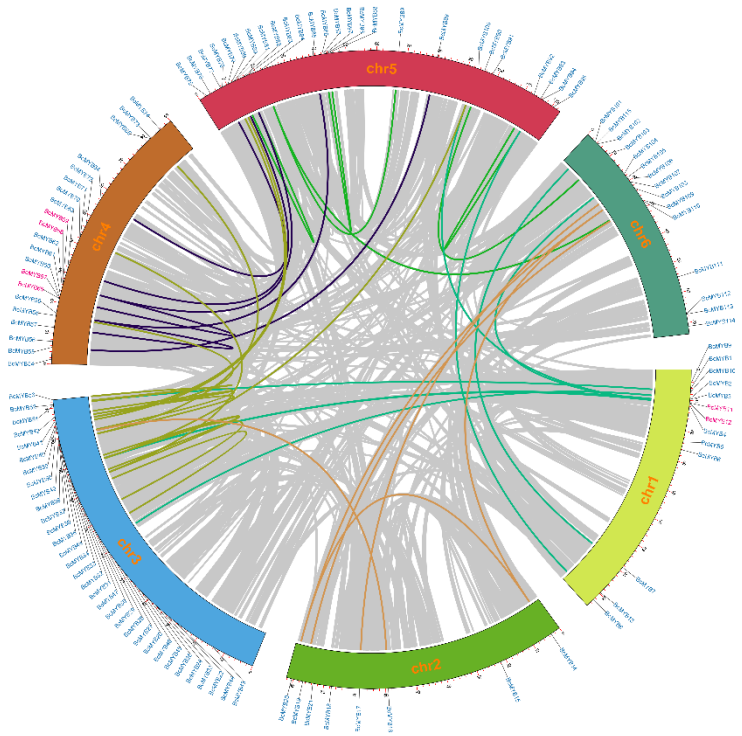


图 5　柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族成员的染色体定位

Fig. 5　Chromosomal localization of members of *B. chinense R2R3-MYB* gene family



**片段重复基因对由不同颜色线条表示，串联重复基因对由红色字体标记。

**Fragment repeat genes are represented by different colored lines, while tandem repeat genes are marked with red font.

图 6　柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族成员共线性分析

Fig. 6　Collinearity analysis of members of *B. chinense R2R3-MYB* gene family

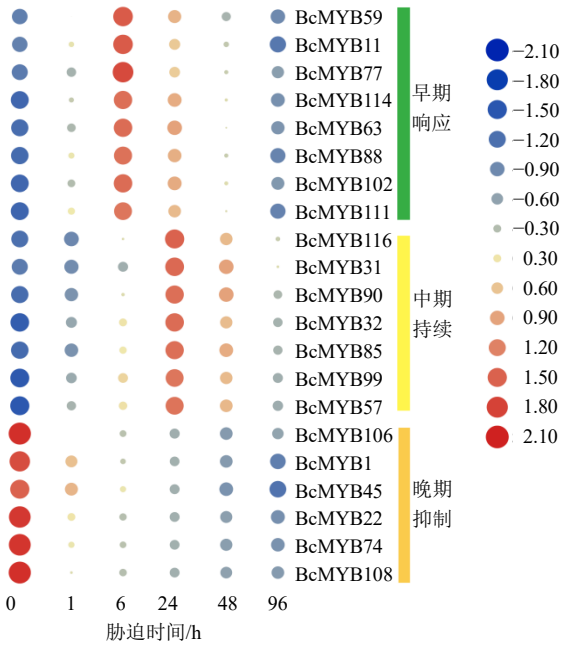


图 7　柴胡显著响应盐胁迫的 *BcR2R3-MYB* 基因表达热图

Fig. 7　Heat map of *BcR2R3-MYB* gene expression of *B. chinense* in significant response to salt stress

盐胁迫响应的表达模式可分为 3 类（1）早期响应型（1～6 h）：包含 8 个基因（如 *BcMYB59*、*BcMYB11* 等），在胁迫 1 h 时即快速上调；*BcMYB59* 表达量 6 h 达峰值（38.2 FPKM），较 0 h 增长 31.8 倍；富集于 K、X 亚家族（6/8），含 ABRE（脱落酸响应）和 MBS（干旱诱导）元件。（2）中期持续型（24～48 h）：包含 9 个基因（如 *BcMYB116*、*BcMYB31* 等），24 h 后持续高表达；*BcMYB116* 在 24 h 表达量最高（45.8 FPKM），96 h 仍维持 18.7 FPKM；73%含 LTR（低温响应）和 TC-richrepeats（防御胁迫）元件。（3）晚期抑制型（96 h）：包含 4 个基因（如 *BcMYB1*、*BcMYB45* 等），96 h 显著下调；BcMYB1 表达量下降至 0 h 的 15%（1.2→0.18 FPKM）；均含水杨酸响应（TCA-element），可能参与胁迫恢复。

3.7　RT-qPCR 验证结果

为了进一步验证转录组数据的结果，选取了显著响应基因 *BcMYB59* 和 *BcMYB116* 进行 RT-qPCR，结果显示，两者均与转录组数据表达趋势一致，见图 8。

4　讨论

作为植物重要的转录因子家族之一，R2R3-MYB 基因家族已在众多物种中被分析鉴定，包括拟南芥[12]（126 个）、烟草[13]（174 个）、水稻[14]（110

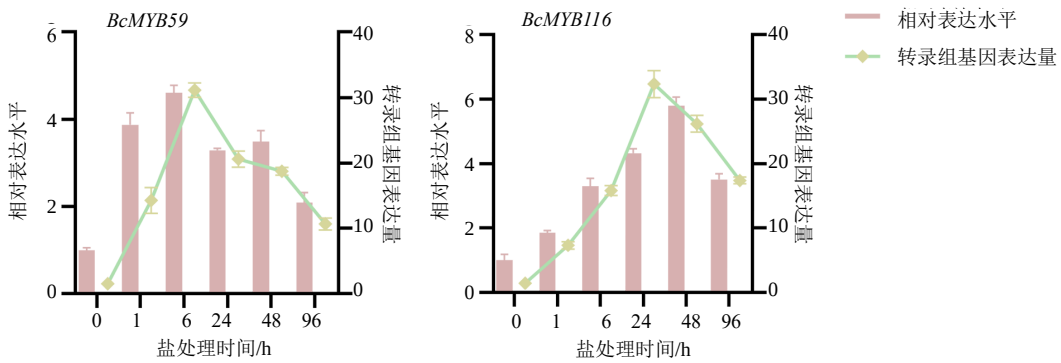


图 8　RT-qPCR 验证

Fig. 8　RT-qPCR verification

个）等。本研究鉴定出的 116 个 *BcR2R3-MYB* 基因展现出典型的家族特征，BcMYB59 和 BcMYB116 是家族中仅有的 2 个预测含有跨膜结构域的成员，可能具有独特的亚细胞定位或信号感知/转导机制，值得深入探索其潜在的非经典功能[15-16]。蛋白稳定性分析揭示，BcMYB90 是家族中唯一的稳定蛋白，其余成员均为不稳定蛋白，这种普遍的不稳定性可能与其作为快速响应环境信号和发育线索的调控因子的动态特性有关，便于迅速调整转录活性。成员间显著的氨基酸长度差异（202～2 178 aa）和理化性质多样性，特别是超长蛋白 BcMYB31 的存在，强烈预示着该家族在柴胡植株体内功能的广泛性和复杂性，可能涉及从基础代谢到复杂发育过程的多层次调控。

系统发育分析将 BcR2R3-MYBs 聚类为 23 个亚家族，与拟南芥的 24 个亚家族相比，缺失了 H 亚家族[17]（该亚家族在拟南芥中主要参与表皮毛发育调控），该缺失可能反映了柴胡植物形态建成和次生代谢调控的特异性。此外，K、P、W、X 亚家族在柴胡体内发生了显著扩张，共包含 42 个基因。鉴于这些亚家族在模式植物中常被报道参与苯丙烷类、黄酮类等次生物质代谢调控[18-19]，提示可能深度参与了柴胡体内皂苷生物合成调控网络的进化与构建[20]。

保守基序和基因结构分析进一步揭示了家族成员的保守性基础。高度保守的 N 端 Motif1～3 包含关键的色氨酸残基，直接对应着 R2 和 R3 结构域的核心 DNA 结合功能；69 个成员（占比 59.5%）共享经典的“三外显子-两内含子”基因结构模式，这种结构上的保守性可能与其核心转录调控功能的稳定性相关；BcMYB31 拥有多达 33 个外显子，9 个成员完全不含内含子（如 BcMYB50、BcMYB51 等），这种显著的结构变异可能深刻影响其转录后的调控效率和剪接多样性，进而导致功能上的分化。

启动子顺式作用元件分析为理解 *BcR2R3-MYB* 基因的调控网络提供了关键线索。其中分布最多的光响应元件（41%），特别是 G-Box 和 Box4，强烈提示光信号是调控柴胡 *R2R3-MYB* 基因表达的核心环境因子。激素响应元件极其丰富，表明植物激素信号通路在协调柴胡 MYB 转录因子活性中扮演着枢纽角色，可能介导了生长、发育与胁迫响应的交叉对话。此外，219 个胁迫响应元件为 BcR2R3-MYB 家族参与非生物胁迫应答的提供了分子基础，预示其在柴胡植株环境适应性中的重要作用。这一预测在后续的盐胁迫表达谱分析中得到了有力支持。

基因复制事件揭示了串联重复和片段重复是驱动柴胡 R2R3-MYB 家族扩张的主要机制，其中片段复制占据主导地位。这种以片段复制为主的扩张模式在植物基因家族进化中较为常见[3, 21]。3 号染色体被鉴定为家族基因分布和复制事件的热点区域（含 32 个基因），暗示该染色体区域在柴胡基因组进化中可能具有特殊地位。研究发现串联重复基因对在盐胁迫下可能经历了功能分化（例如 BcMYB11 早期诱导而 BcMYB12 无显著响应），这为研究基因复制后新功能化（neofunctionalization）或亚功能化（subfunctionalization）提供了具体案例。

盐胁迫下的表达谱分析是本研究连接基因特征与功能验证的关键桥梁。筛选出的 3 类盐胁迫表达模式清晰地描绘了一个层级化的盐胁迫应答网络。此外，早期响应基因（如 BcMYB59）显著富集于 K 和 X 亚家族，且其启动子高频含有 ABRE（脱落酸响应）和 MBS（干旱诱导 MYB 结合位点）元件，暗示脱落酸信号和特定的 MYB 调控级联可能在感知盐胁迫初始信号中发挥关键作用[22-23]。中期持续型基因则高度富集低温响应（LTR）和防御胁迫（TC-richrepeats）元件，提示它们可能参与维持长期的胁迫耐受机制。而所有晚期抑制型基因均含有水杨酸响应（TCA-element），暗示水杨酸信号通路可能参与了胁迫后期的恢复或适应过程[24-25]。

总之，通过对柴胡 *R2R3-MYB* 基因家族及其盐胁迫下的表达研究，初步分析 BcMYB59（早期响应，含跨膜域，峰值表达上调 31.8 倍）和 BcMYB116（中期持续响应，含跨膜域，峰值表达上调 57.3 倍）这 2 个成员因其独特的结构特征和强烈的胁迫响应，成为解析柴胡盐胁迫应答机制及潜在跨膜信号感知功能的极佳候选基因。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

[1] 中国药典 [S]. 一部. 2025: 301-302.

[2] 顾旭鹏, 刘天亮, 张迪, 等. 柴胡药材的考证及道地性品质形成研究进展 [J]. 中草药, 2026, 57(2): 711-720.

[3] Gao K, Xu J S, Sun J, *et al*. Molecular cloning and expression of squalene epoxidase from a medicinal plant, *Bupleurum chinense* [J]. *Chin Herb Med*, 2016, 8(1), 67-74.

[4] 王威宇, 王玉昆, 陈一笑, 等. 柴胡有效成分及经典名方抗代谢相关脂肪性肝病的药理与临床研究进展 [J]. 药物评价研究, 2023, 46(11): 2490-2495.

[5] 司玉芳, 刘品, 王平, 等. 基于网络药理学探讨柴胡皂苷 a 的抗抑郁作用机制 [J]. 现代药物与临床, 2025, 40(2): 269-276.

[6] 任大棒, 李娟, 张建琴, 等. 远志 R2R3-MYB 基因家族的鉴定和分析 [J]. 中药材, 2024, 47(8): 789-796.

[7] 张斌. 银杏 R2R3MYB 基因家族鉴定及在花青素合成中的功能 [J]. 农业生物技术学报, 2025, 33(3): 561-569.

[8] 王浩田, 蒋景龙, 王倩, 等. R2R3-MYB 转录因子响应植物抗逆机制研究进展 [J]. 分子植物育种, 2025, 32: 1-16.

[9] Zhang Q F, Li M, Chen X Y, *et al*. Chromosome-level genome assembly of *Bupleurum chinense* DC provides insights into the saikosaponin biosynthesis [J]. *Front Genet*, 2022, 13: 878431.

[10] 吴珊, 余小丽, 宋航, 等. 丝瓜 MYB 基因家族的鉴定与表达模式分析 [J]. 中草药, 2024, 55(12): 2586-2596.

[11] Wang L Q, Guo K, Li Y, *et al*. Expression profiling and integrative analysis of the CESA/CSL superfamily in rice [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 282.

[12] Stracke R, Werber M, Weisshaar B. The *R2R3-MYB* gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4(5): 447-456.

[13] Yang J H, Zhang B H, Gu G, *et al*. Genome-wide identification and expression analysis of the *R2R3-MYB* gene family in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 432.

[14] Kang L H, Teng Y Y, Cen Q W, *et al*. Genome-wide identification of R2R3-MYB transcription factor and expression analysis under abiotic stress in rice [J]. *Plants*, 2022, 11(15): 1928.

[15] Yang Y Z, Hao C, Du J M, *et al*. The carboxy terminal transmembrane domain of SPL7 mediates interaction with RAN1 at the endoplasmic reticulum to regulate ethylene signalling in *Arabidopsis* [J]. *New Phytol*, 2022, 236(3): 878-892.

[16] Tang Y, Liu X, Fang Y L, *et al*. Nuclear lamina phase separation orchestrates stress-induced transcriptional responses in plants [J]. *Dev Cell*, 2025, 60(23): 3156-3166.

[17] 杨晨欣, 李梦秀, 姜唐, 等. 美人蕉 R2R3-MYB 基因家族的鉴定及与花青素相关成员的表达分析 [J]. 生物技术通报, 2025, 41(12): 201-213.

[18] 王新文, 王世伟, 苟琦敏, 等. 拟南芥 ABI5 亚家族基因表达特性的比较研究 [J]. 西北植物学报, 2021, 41(7): 1101-1108.

[19] 陈欣. 拟南芥 ABI5 亚家族成员 DPBF3、DPBF4、DPBF5 生物学功能的比较研究 [D]. 兰州: 兰州理工大学, 2023.

[20] 韩晓伟, 冯红, 冯建明, 等. 干旱胁迫对柴胡中柴胡皂苷合成途径关键酶活性及柴胡皂苷含量的影响 [J]. 中国中医药信息杂志, 2017, 24(5): 71-75.

[21] Liang J X, Fang Y Y, An C, *et al*. Genome-wide identification and expression analysis of the *bHLH* gene family in passion fruit (*Passiflora edulis*) and its response to abiotic stress [J]. *Int J Biol Macromol*, 2023, 225: 389-403.

[22] Yang L L, Zhao Y, Zhang Q, *et al*. Effects of drought-re-watering-drought on the photosynthesis physiology and secondary metabolite production of *Bupleurum chinense* DC [J]. *Plant Cell Rep*, 2019, 38(9): 1181-1197.

[23] 朱菲菲, 刘奕清, 陈泽雄, 等. 外源脱落酸对盐胁迫下灰毡毛忍冬幼苗生理特性的影响 [J]. 中药材, 2013, 36(7): 1043-1046.

[24] 李琬玉, 李承龙, 王耀浦, 等. 外源物质缓解植物盐胁迫研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2025, 31(3): 597-609.

[25] Karimi M R, Sabokdast M, Korang Beheshti H, *et al*. Seed priming with salicylic acid enhances salt stress tolerance by boosting antioxidant defense in *Phaseolus vulgaris* genotypes [J]. *BMC Plant Biol*, 2025, 25(1): 489.

[责任编辑 时圣明]