

山茱萸 MYB62 基因的克隆及表达分析

王盼盼^{1,2}, 张昊祺^{1,2#}, 闫雪娇^{1,2}, 张力予^{1,2}, 原 梦^{1,2}, 吕淑芳^{1,2}, 马占强^{1,2}, 侯典云^{1,2*}

1. 河南科技大学农学院, 河南 洛阳 471023

2. 河南省药食兼用资源评价与创新利用工程研究中心, 河南 洛阳 471023

摘要: 目的 克隆山茱萸 MYB62 基因 (*Cornus officinalis* MYB62, CoMYB62) 的全长 cDNA 序列, 对其编码蛋白的结构特征、系统进化关系、亚细胞定位以及组织表达特性进行分析, 为阐明 MYB 转录因子在山茱萸生长发育及环境适应过程中的潜在功能提供分子基础。方法 基于山茱萸转录组数据筛选 CoMYB62 基因序列, 采用 RT-PCR 技术克隆其全长 cDNA 序列; 利用生物信息学方法对 CoMYB62 编码蛋白的理化性质、保守结构域、二级和三级结构及系统进化关系进行预测分析; 构建 pCAMBIA1300-CoMYB62-GFP 融合表达载体并侵染烟草叶片, 激光共聚焦倒置显微镜观察 CoMYB62 蛋白的亚细胞定位; 采用实时荧光定量 PCR (quantitative real-time PCR, qRT-PCR) 技术检测 CoMYB62 在根、茎、叶和果实 4 种不同组织中的表达特征。结果 成功克隆获得 CoMYB62 基因全长 cDNA, 序列分析表明其编码蛋白属于典型的 R2R3-MYB 转录因子, N 端含有高度保守的 DNA 结合结构域, 预测主要定位于细胞核。系统进化分析显示, CoMYB62 与多种植物 MYB 同源蛋白具有较高进化保守性。激光共聚焦显微镜下观察到 CoMYB62 蛋白定位于细胞核中。qRT-PCR 结果表明, CoMYB62 在山茱萸不同组织中均有表达, 但表达水平存在明显差异。结论 CoMYB62 是山茱萸中一类结构保守、表达具有组织差异性的 MYB 转录因子, 可能参与其生长发育及逆境响应相关调控过程, 为后续深入解析 CoMYB62 的生物学功能奠定了基础。

关键词: 山茱萸; MYB 转录因子; 基因克隆; 表达分析; 亚细胞定位分析

中图分类号: R282.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)13-5228-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.13.024

Cloning and expression analysis of MYB62 gene from *Cornus officinalis*

WANG Panpan^{1,2}, ZHANG Haoqi^{1,2}, YAN Xuejiao^{1,2}, ZHANG Liyu^{1,2}, YUAN Meng^{1,2}, LYU Shufang^{1,2}, MA Zhanqiang^{1,2}, HOU Dianyun^{1,2}

1. College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China

2. Henan Engineering Research Center for Evaluation and Innovative Utilization of Homology of Medicine and Food, Luoyang 471023, China

Abstract: Objective To clone the full-length cDNA sequence of the CoMYB62 gene from *Cornus officinalis*, and analyze the structural characteristics, phylogenetic relationships, subcellular localization, and tissue expression patterns of its encoded protein, thereby providing a molecular basis for elucidating the potential roles of MYB transcription factors in the growth, development, and environmental adaptation of *C. officinalis*. **Methods** Based on transcriptome data of *C. officinalis*, the CoMYB62 gene sequence was screened and its full-length cDNA sequence was cloned using RT-PCR. Bioinformatics analyses were conducted to predict the physicochemical properties, conserved domains, secondary and tertiary structures, and phylogenetic relationships of the CoMYB62-encoded protein. A pCAMBIA1300-CoMYB62-GFP fusion expression vector was constructed and transiently expressed in tobacco leaves, and the subcellular localization of the CoMYB62 protein was observed using a laser confocal inverted microscope. In addition, quantitative real-time PCR (qRT-PCR) was performed to analyze the expression patterns of CoMYB62 in four tissues, including root, stem, leaf, and fruit. **Results** The full-length cDNA of the CoMYB62 gene was successfully cloned. Sequence analysis indicated that

收稿日期: 2026-01-03

基金项目: 河南省中央引导地方科技发展资金项目 (Z20241471030); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目”(2060302); 河南省科技攻关项目 (242102110325, 262102110326); 河南省中药材产业科技特派员服务团项目

作者简介: 王盼盼 (1989—), 博士研究生, 主要从事药用植物分子生物学研究。E-mail: wangpp0608@163.com

#共同第一作者: 张昊祺 (1989—), 博士研究生, 主要从事药用植物分子生物学研究。

*通信作者: 侯典云 (1975—), 教授, 博士生导师, 主要从事药用植物资源评价与利用。Tel: (0379)64282340 E-mail: dianyun518@163.com

the encoded protein belonged to a typical R2R3-MYB transcription factor and contained a highly conserved DNA-binding domain at the N-terminus, which was predicted to be mainly localized in the nucleus. Phylogenetic analysis revealed that CoMYB62 shared high evolutionary conservation with MYB homologous proteins from various plant species. Laser confocal microscopy further confirmed that the CoMYB62 protein was localized in the nucleus. The qRT-PCR results showed that *CoMYB62* was expressed in all examined tissues of *C. officinalis*, although the expression levels varied significantly among different tissues. **Conclusion** *CoMYB62* is a conserved MYB transcription factor in *C. officinalis* with tissue-specific expression characteristics, which may participate in the regulation of plant growth, development, and stress responses to provide a foundation for further biological functional analysis of *CoMYB62* in *C. officinalis*.

Key word: *Cornus officinalis* Sieb. et Zucc.; MYB transcription factor; gene cloning; expression analysis; subcellular localization

山茱萸 *Cornus officinalis* Sieb. et Zucc. 为山茱萸科山茱萸属落叶灌木或小乔木, 是我国传统常用中药材之一^[1], 其干燥成熟果肉具有补益肝肾、固精缩尿等功效, 应用历史悠久^[2]。在河南、山西及陕西等地区均有较稳定的种植规模^[3]。作为典型的木本药用植物, 山茱萸在自然条件下能适应一定程度的温度变化^[4]。然而在“倒春寒”或干旱等不良环境下, 产量和品质会受到不同程度的影响^[5]。因此, 从分子层面解析山茱萸生长调控及环境适应机制极具价值。

植物功能基因研究是解析植物生长调控机制的重要手段^[6]。基于转录组测序的基因表达分析是常用的研究手段^[7], 目前, 山茱萸代谢途径及抗逆基因功能的作用机制等尚不清晰^[8], 因此, 筛选并分析山茱萸相关功能基因, 对于山茱萸种质创新和品质分析都具有重要意义^[9]。

MYB 转录因子在植物基因表达调控过程中发挥着重要作用^[10], MYB 转录因子在蛋白 N 端通常含有较为保守的 DNA 结合结构域, 能够识别特定的顺式作用元件并调控靶基因表达, 而 C 端区域则具有较高变异性, 这一结构特征为其功能多样化提供了基础^[11]。已有研究表明, MYB 转录因子在植物生长发育、次生代谢调控以及逆境响应等多种生理过程中均发挥着重要作用^[12], 因此成为当前植物分子调控研究中的重要对象^[13]。MYB 转录因子在植物逆境响应中同样发挥着重要调控作用, 研究发现, 在低温、干旱及高盐等非生物胁迫条件下, 一些 MYB 基因的表达水平会发生明显变化, 从而调控下游相关基因的表达并参与植物抗逆反应^[14]。如部分 MYB 转录因子可通过调节抗氧化系统或渗透调节物质的合成, 提高植物对低温环境的适应能力^[15]。

R2R3-MYB 亚族是植物中数量最多且功能分化显著的一类 MYB 转录因子, 在进化过程中形成了较为保守的结构与功能特征。已有研究表明, R2R3-MYB 转录因子在拟南芥、葡萄及水稻等植物

中广泛参与生长发育调控、次生代谢合成及非生物胁迫响应等过程, 如调控木质素与黄酮类物质合成、细胞分化以及抗逆反应等, 这些功能在不同物种间具有较强保守性。

本研究以山茱萸为研究对象, 对山茱萸 MYB62 基因 (*Cornus officinalis* MYB62, *CoMYB62*) 基因进行克隆、亚细胞定位分析和组织特异性表达, *CoMYB62* 蛋白含有典型 R2R3 结构域、主要定位于细胞核且在不同组织中呈差异表达, 推测其在山茱萸中可能参与维管组织发育或次生壁形成, 也可能在逆境响应及活性成分代谢调控过程中发挥作用, 但其具体分子机制仍需进一步功能验证, 以为解析 MYB 转录因子在山茱萸生长发育及逆境响应中的作用提供理论基础。

1 材料与仪器

1.1 材料

本研究所用样品均采集于河南科技大学农学院试验基地, 河南科技大学农学院副教授戴攀峰鉴定为山茱萸科山茱萸属山茱萸 *C. officinalis* Sieb. et Zucc.。选择生长势良好且无明显病虫害的植株, 在同一植株上分别采集根、茎、叶及果实 4 种不同组织部位, 液氮速冻后转至 -80 °C 中保存。

1.2 仪器

JY04S-3D 型凝胶成像分析系统 (君意电泳有限公司), FV3000 型激光扫描共聚焦显微镜 (Olympus 有限公司), Lightcycler96 型实时荧光定量 PCR 仪 (Roche 有限公司)。

2 方法

2.1 Total RNA 提取与 cDNA 合成

取山茱萸根、茎、叶和果实组织充分研磨成粉末, 称取约 0.1 g 样品, 使用 RNA 快速提取试剂盒提取总 RNA, 电泳检测并测定 RNA 浓度及纯度, 条带清晰且无明显拖尾, 可以进行后续实验。按照 First Strand cDNA Synthesis Kit(+gDNA clearer)试剂

盒反转录获得 cDNA，用于后续基因克隆及 qRT-PCR 分析。

2.2 CoMYB62 基因的克隆与鉴定

根据山茱萸转录组数据获得 CoMYB62 候选基因，利用 Primer Premier 5.0 软件设计特异引物 (CoMYB62-F: 5'-ATGGAAGGAGGGAATGGATA CAA-3'; CoMYB62-R: 5'-TTACAAGCCATGCCAA ACAAAT-3')，以山茱萸 cDNA 为模板进行 RT-PCR 扩增，扩增程序为：95 °C 预变性 5 min; 95 °C、30 s, 58 °C、30 s, 72 °C、25 s, 共 30 个循环；最后 72 °C 延伸 5 min。纯化回收产物与 pMD18-T 载体连接，转化入大肠杆菌 DH5α 感受态细胞中，挑取阳性克隆送公司测序。

2.3 CoMYB62 基因的生物信息学分析

通过 NCBI 的 CDD 数据库 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 以及 ProtParam 和 ProtScale^[16] 在线软件 (<https://www.expasy.org/resources/protparam>、<https://web.expasy.org/protscale/>) 对 CoMYB62 蛋白的保守结构域和理化性质进行分析；采用 Cell-Ploc 2.0 (<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/>) 和 TMHMM 在线软件 (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/TMHMM-2.0/>) 预测 CoMYB62 蛋白的亚细胞定位；基于在线平台 SOPMA (<http://npsa-prabi.ibcp.fr>) 和 SWISSMODEL (<http://swissmodel.expasy.org/>) 分析 CoMYB62 蛋白的二级和三级结构^[17]；使用 MEGA 7.0 软件对 CoMYB62 蛋白的近缘物种蛋白进行多序列比对，构建山茱萸 CoMYB62 蛋白的系统发育树。

2.4 CoMYB62 蛋白亚细胞定位分析

为分析 CoMYB62 蛋白在植物细胞中的亚细胞定位，以 pCAMBIA1300-GFP 载体为基础构建融合表达载体，选择限制性内切酶 BamHI 和 SalI 对载体进行双酶切，利用 Vazyme 在线网站设计引物(见表 1)，以 pMD18-T-CoMYB62 重组质粒为模板进行 PCR 扩增，获得目的片段。将纯化后的 CoMYB62 片段与线性化的 pCAMBIA1300-GFP 载体使用同源重组试剂盒进行连接，构建 CoMYB62-GFP 融合表达载体，转化至大肠杆菌 DH5α 感受态细胞中，挑取阳性单克隆测序。序列比对正确后，提取质粒获得重组表达载体 pCAMBIA1300-CoMYB62-GFP。

2.4 CoMYB62 蛋白亚细胞定位分析

为分析 CoMYB62 蛋白在植物细胞中的亚细胞定位，以 pCAMBIA1300-GFP 载体为基础构建融合表达载体，选择限制性内切酶 BamHI 和 SalI 对载体进行双酶切，利用 Vazyme 在线网站设计引物(见表 1)，以 pMD18-T-CoMYB62 重组质粒为模板进行 PCR 扩增，获得目的片段。将纯化后的 CoMYB62 片段与线性化的 pCAMBIA1300-GFP 载体使用同源重组试剂盒进行连接，构建 CoMYB62-GFP 融合表达载体，转化至大肠杆菌 DH5α 感受态细胞中，挑取阳性单克隆测序。序列比对正确后，提取质粒获得重组表达载体 pCAMBIA1300-CoMYB62-GFP。

表 1 亚细胞定位扩增引物

Table 1 Amplification primers for subcellular localization

引物名称	引物序列 (5'→3')
pCAMBIA 1300-CoMYB62-F	gagctcgttaccggggatccATGGAAGGAGGGAATGGATACA
pCAMBIA 1300-CoMYB62-R	gcccttctcaccatgtcgcTTACAAGCCATGCCAAACAAAA
pCAMBIA 1300-Seq-F	CCGCTGACGTAAGGGATGACG
pCAMBIA 1300-Seq-R	CCGTCCAGCTCGACCAGGATG

将重组质粒转化至农杆菌 GV3101 感受态细胞中，并将含 CoMYB62-GFP 表达载体与携带细胞核标记的农杆菌侵染液 1 : 1 混合后，从本氏烟草叶片背面注射进行瞬时表达，黑暗培养 2 d 后在激光扫描共聚焦显微镜下进行观察。GFP 绿色荧光蛋白的激发波长为 488 nm，细胞核标记蛋白携带 RFP 红色荧光，其激发波长为 587 nm。通过比较绿色荧光与红色荧光信号的空间分布关系，对 CoMYB62 蛋白的亚细胞定位进行分析。

2.5 CoMYB62 基因的表达分析

以 GAPDH 基因为内参基因，采用实时荧光定量 PCR 技术检测 CoMYB62 在根、茎、叶和果四种不同组织中的表达水平。CoMYB62 和 GAPDH 基因的 qRT-PCR 特异性引物序列如表 2 所示，每个样品设置 3 个技术重复。相对表达量采用 2^{-ΔΔCt} 方法计算，用 GraphPad Prism 绘制实时表达量图。

表 2 CoMYB62 基因 qRT-PCR 扩增引物

Table 2 qRT-PCR amplification primers of CoMYB62 gene

引物名称	引物序列 (5'→3')
q-CoMYB62-F	GGAAGGAGGGAATGGATACAAA
q-CoMYB62-R	GCACTCGTCCAGCAATTAAG
q-CoGAPDH-F	TATCAAGGAGGAGTCAGAGG
q-CoGAPDH-R	CCATTCGTTGTCATACCAGG

3 结果与分析

3.1 CoMYB62 基因的克隆与鉴定

基于山茱萸全长转录组序列，获得 CoMYB62 候选基因，以 cDNA 为模板进行 PCR 扩增，电泳检测结果表明，扩增产物条带清晰且与预期大小基本一致 (图 1)。将扩增片段与 pMD18-T 载体连接，并转至大肠杆菌 DH5α 感受态细胞中，菌液 PCR 筛选获得阳性克隆，测序结果比对一致，CoMYB62 基因 cDNA 全长为 666 bp。

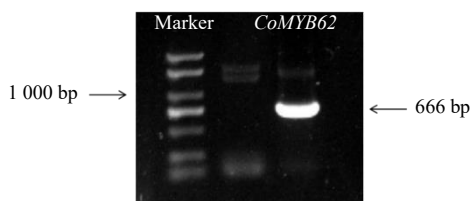


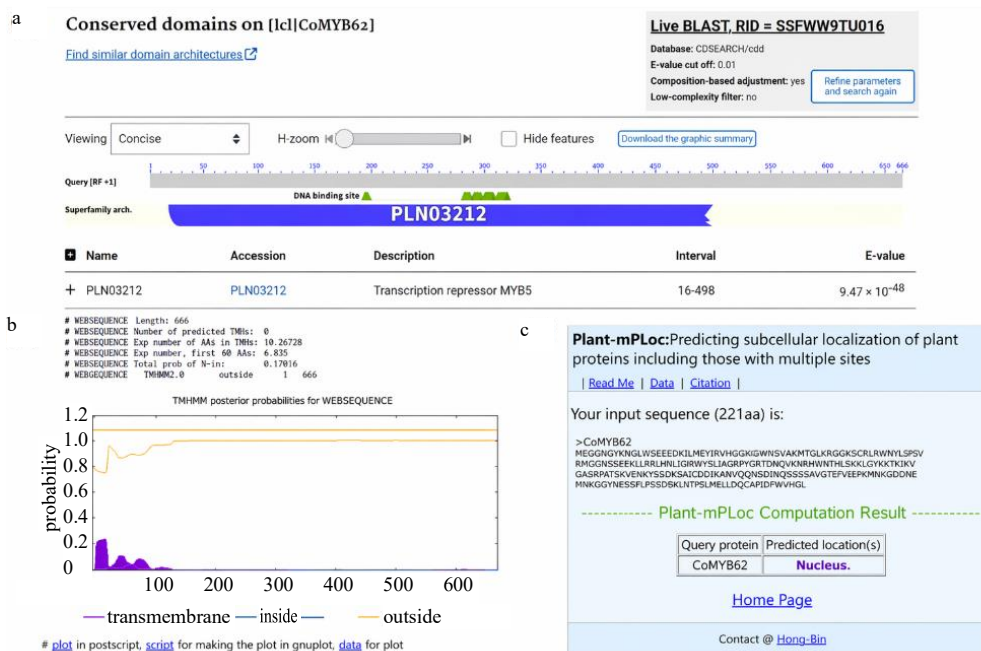
图1 *CoMYB62* 基因的克隆结果
Fig. 1 Cloning results of *CoMYB62* gene

3.2 *CoMYB62* 蛋白质理化性质预测与跨膜结构域分析

生物信息分析结果显示, *CoMYB62* 蛋白相对分子质量约为 24 890, 分子式为 $C_{1084}H_{1700}N_{314}O_{342}S_9$, 理论等电点 (PI) 为 7.71, 其不稳定系数 (instability

index) 达 42.09, 为不稳定蛋白, 总平均亲水性为 -0.851, 为亲水性蛋白。

通过 CDD 数据库对 *CoMYB62* 蛋白的保守结构域进行分析, 结果表明山茱萸 *CoMYB62* 蛋白含有一个 PLN03212 超家族结构域 (图 2-a), 该结构域为转录抑制子 MYB5, 属于典型的 MYB 类转录因子家族。此结果表明, *CoMYB62* 可能编码一个与 MYB5 同源的转录因子, 且同样具备转录抑制活性。TMHMM 在线分析结果表明该蛋白整体氨基酸组成较为稳定, 不含明显的跨膜结构域, 推测其不属于膜蛋白 (图 2-b)。应用 Cell-Ploc 2.0 预测 *CoMYB62* 蛋白的亚细胞定位, 结果表明 *CoMYB62* 蛋白可能位于细胞核中 (图 2-c)。



a-*CoMYB62* 蛋白保守结构域分析; b-*CoMYB62* 蛋白跨膜区预测; c-*CoMYB62* 蛋白亚细胞定位预测结果。
a-analysis of conserved domains in *CoMYB62* protein; b-prediction of transmembrane region of *CoMYB62* protein; c-results of subcellular localization prediction for *CoMYB62* protein.

图2 *CoMYB62* 蛋白生物信息学分析

Fig. 2 Bioinformatics analysis of *CoMYB62* protein

3.3 *CoMYB62* 蛋白质的高级结构预测与分析

利用 SOPMA 在线工具对 *CoMYB62* 蛋白的二级结构进行预测 (图 3-a)。结果显示 *CoMYB62* 蛋白主要由 α -螺旋和无规则卷曲结构组成, α -螺旋二级结构含有 75 个氨基酸, 占比 33.94%, 无规则卷曲二级结构含有 108 个氨基酸, 占比 48.87%, 无规则卷曲是 *CoMYB62* 蛋白最主要的二级结构。

通过 SWISS-MODEL 对 *CoMYB62* 蛋白进行

三级结构分析 (图 3-b), 结果表明其整体空间结构与已报道的 MYB 转录因子模型具有较高相似性, 尤其是在 N 端 DNA 结合区域, 空间构象较为保守。这些结构预测结果从结构层面支持 *CoMYB62* 作为 MYB 转录因子的功能推断。

3.4 *CoMYB62* 氨基酸序列的系统进化分析

利用 NCBI 数据库 BLASTp 筛选与其具有较高同源性的蛋白序列后, 采用 MEGA 7.0 软件对这些

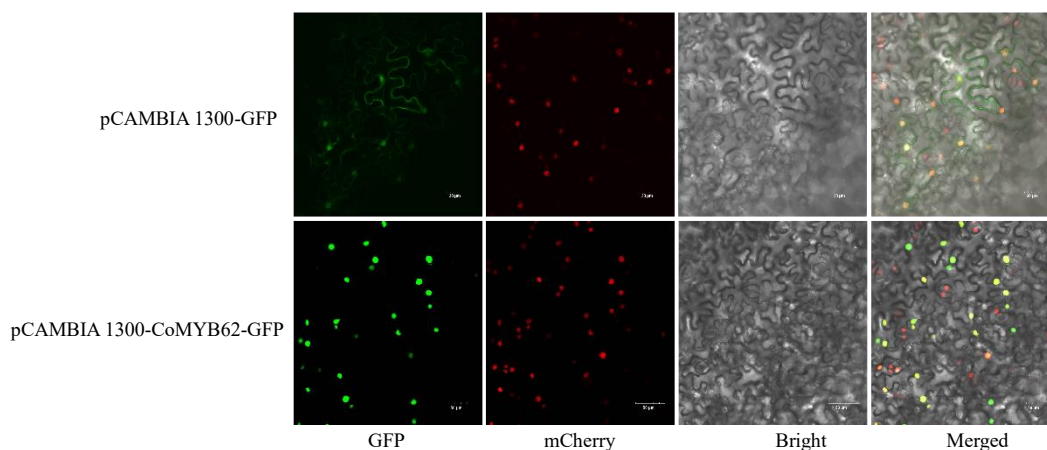


图5 CoMYB62 蛋白在烟草叶片下表皮细胞中的亚细胞定位

Fig. 5 Subcellular localization of CoMYB62 protein in lower epidermal cells of tobacco leaves

1300-GFP 空载作为双对照, pCAMBIA1300-GFP 空载体可检测到绿色荧光信号分布于整个细胞中, 而细胞核标记蛋白产生的红色荧光分布在细胞核区域。表达 CoMYB62-GFP 融合蛋白的实验组中, 绿色荧光信号主要集中在细胞核区域, 其分布与细胞核标记蛋白的红色荧光基本一致, 叠加分析显示, 在细胞核区域出现明显的黄色荧光信号, 表明 2 种荧光在空间位置上发生重叠^[18]。这充分说明 CoMYB62 蛋白定位于细胞核内, 与生物信息学预测结果一致, 进一步表明 CoMYB62 可能在细胞核内参与相关基因的转录调控过程^[19]。

3.6 CoMYB62 基因的组织特异性表达分析

以 GAPDH 基因为内参基因, 分别以根、茎、叶和果实的 cDNA 为模板进行实时荧光定量 PCR 分析 (图 6)。结果表明, CoMYB62 在山茱萸根、茎、叶中均有表达, 但表达水平存在明显差异, 在茎中的表达量相对较高, 其次是根, 在叶片中表达量最低, 而在果实中不表达。

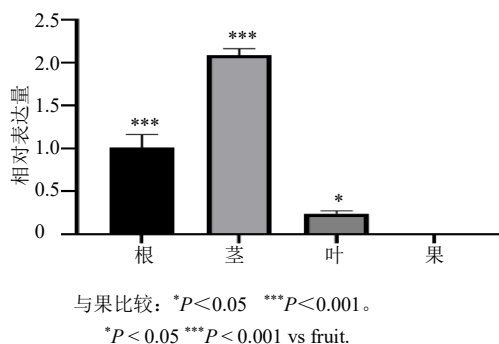


图6 CoMYB62 的组织特异性表达分析

Fig. 6 Tissue-specific expression analysis of CoMYB62

4 讨论

MYB 转录因子在多种植物的抗逆调控、代谢途径调节以及器官发育过程中均具有重要功能^[20], 对 MYB 家族基因进行克隆和表达特性分析, 有助于进一步揭示其在植物生理调控中的潜在作用。本研究以山茱萸为研究对象, 对 CoMYB62 基因进行了克隆及初步功能分析, 为后续深入研究其生物学功能提供了基础。

本研究中, 通过 RT-PCR 技术成功克隆获得 CoMYB62 基因的全长 cDNA 序列, 长度为 666 bp, 编码 221 个氨基酸。生物信息学分析表明, 该蛋白在 N 端有典型的 MYB 保守结构域, 属于 R2R3-MYB 转录因子家族成员。这一结构特征与已报道的多种植物 MYB 蛋白高度一致, 说明 MYB 转录因子在进化过程中具有较高的结构保守性。CoMYB62 含有的 PLN03212 结构域被明确注释为“转录抑制子 MYB5”, 在模式植物中, MYB5 是已被广泛证实的转录抑制子, 常通过其 C 端的 EAR 抑制基序负调控下游靶基因的表达。该结构域的高度保守性表明 CoMYB62 在功能上与 MYB5 同源, 在山茱萸中可能同样作为转录抑制子发挥作用, 据此推测 CoMYB62 可能通过直接结合靶基因启动子区, 并招募共抑制因子来关闭下游基因的表达, 从而参与调控山茱萸的相关生理过程。

系统进化分析表明, CoMYB62 蛋白与大花四照花和蓝果树 MYB 蛋白具有较高同源性, 并在系统发育树中聚为相近分支, 反映出 MYB 基因家族在进化上的保守性^[21]。已有研究显示, 这类近缘木本植物中的 MYB 转录因子多参与次生长、细胞壁形成及逆境响应等过程, 因此推测 CoMYB62 可

能具有类似功能。结合本研究中该基因在茎部表达较高的特征,推测其可能参与维管组织发育或木质化调控,同时也可能在低温等非生物胁迫响应中发挥作用。此外,CoMYB62与葡萄、水青冈等植物MYB蛋白同属一个较大分支,进一步表明该类基因在高等植物中具有广泛分布及相对保守的功能特征。

基因表达模式通常能够反映其在植物生长发育过程中的潜在作用。本研究通过qRT-PCR技术分析了CoMYB62基因在山茱萸不同组织中的表达特征。结果表明,CoMYB62在根、茎、叶等组织中均有表达,但表达水平存在明显差异,其中在茎中的表达量相对较高,在叶片中表达量较低,而在果实中不表达。这表明了CoMYB62可能具有一定的组织表达特异性,并可能参与山茱萸不同器官的生理调控过程。已有研究表明,MYB转录因子在不同组织中常呈差异表达,并与相应组织的功能密切相关,例如在猕猴桃和白菜中,部分R2R3-MYB基因在茎或维管组织中高表达,并参与木质素合成及细胞壁结构调控等过程^[22]。同时,木本植物茎部在应对低温、干旱等胁迫过程中,往往涉及细胞壁加固及抗氧化调节,而这些过程已被证实受MYB转录因子调控。因此,CoMYB62在茎中的高表达可能与维管组织发育或细胞壁代谢过程有关,并可能间接参与逆境响应。然而,本研究尚缺乏胁迫处理实验的直接证据,上述功能仍需在后续研究中进一步验证。

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: 92.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第一卷) [M]. 北京: 科学出版社, 2004: 84.
- [3] 叶小凤, 范祥祯, 应智琦, 等. 山茱萸的资源分布及开发应用现状 [J]. 农技服务, 2021, 38(3): 84-87.
- [4] 相聪坤. 山茱萸资源及活性成分研究进展 [J]. 河北医药, 2016, 38(12): 1886-1889.
- [5] 高圆圆, 雍清青, 左杰, 等. 低温胁迫下不同倍性滇山茶植物激素含量变化及其相关基因的表达分析 [J]. 植物生理学报, 2025, 61(2): 201-213.
- [6] 谢小瑜, 李翠, 雷明, 等. 药用植物原生质体的研究进展 [J]. 中草药, 2026, 57(2): 675-688.
- [7] 朱昀昊, 董诚明, 郑晓珂, 等. 基于转录组测序的山茱萸次生代谢生物合成相关基因的挖掘 [J]. 中国中药杂志, 2017, 42(2): 213-219.
- [8] 康亚兰, 裴瑾, 蔡文龙, 等. 药用植物黄酮类化合物代谢合成途径及相关功能基因的研究进展 [J]. 中草药, 2014, 45(9): 1336-1341.
- [9] 牛义岭, 姜秀明, 许向阳. 植物转录因子 MYB 基因家族的研究进展 [J]. 分子植物育种, 2016, 14(8): 2050-2059.
- [10] Yan C X, Chai J X, Zheng Q, *et al.* The MYB transcription factors directly mediate abscisic acid signals in response to abiotic stress [J]. *Plant Sci*, 2026, 363: 112890.
- [11] Ambawat S, Sharma P, Yadav N R, *et al.* MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: An overview [J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2013, 19(3): 307-321.
- [12] Padyab S, Asghari Zakaria R, Zare N, *et al.* Genome-wide analysis of the MYB gene family and its stress-responsive expression under salinity and drought in sesame [J]. *Sci Rep*, 2026, 16: 6203.
- [13] Imran M, Wu Q F, Chen G M, *et al.* Multifaceted roles and regulatory mechanisms of MYB transcription factors in plant development, secondary metabolism, and stress adaptation: Current insights and future prospects [J]. *GM Crops Food*, 2025, 16(1): 626-655.
- [14] 何叶, 梅洋, 汪苗苗, 等. 神农香菊R2R3-MYB基因家族鉴定及其响应UV-B胁迫的表达模式分析 [J]. 中草药, 2026, 57(4): 1460-1472.
- [15] Shi Y T, Ding Y L, Yang S H. Molecular regulation of CBF signaling in cold acclimation [J]. *Trends Plant Sci*, 2018, 23(7): 623-637.
- [16] Duvaud S, Gabella C, Lisacek F, *et al.* Expasy, the Swiss bioinformatics resource portal, as designed by its users [J]. *Nucleic Acids Res*, 2021, 49(W1): W216-W227.
- [17] Waterhouse A, Bertoni M, Bienert S, *et al.* SWISS-MODEL: Homology modelling of protein structures and complexes [J]. *Nucleic Acids Res*, 2018, 46(W1): W296-W303.
- [18] Nelson B K, Cai X, Nebenführ A. A multicolored set of in vivo organelle markers for co-localization studies in *Arabidopsis* and other plants [J]. *Plant J*, 2007, 51(6): 1126-1136.
- [19] 于一帆, 朱小彬, 葛会敏, 等. 基于绿色荧光蛋白瞬时表达的植物亚细胞定位方法 [J]. 江苏农业科学, 2014, 42(12): 58-61.
- [20] Liu C G, Jun J H, Dixon R A. MYB5 and MYB14 play pivotal roles in seed coat polymer biosynthesis in *Medicago truncatula* [J]. *Plant Physiol*, 2014, 165(4): 1424-1439.
- [21] Guan S H, Yao Z P, Liu C X, *et al.* A review of transcriptional control and adaptive functions in terpenoid biosynthesis: Focus on MYB regulatory networks [J]. *Plant Sci*, 2026, 364: 112920.
- [22] Xia H, Liu X L, Lin Z Y, *et al.* Genome-wide identification of MYB transcription factors and screening of members involved in stress response in *Actinidia* [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(4): 2323.

[责任编辑 时圣明]