

宣木瓜中黄酮类化合物合成相关 R2R3-MYB 转录因子家族鉴定及组织特异性表达分析

戚康茹¹, 汪思嘉¹, 梁 华¹, 方清影¹, 梁 娟¹, 余函纹^{1*}, 查良平^{1,2*}

1. 安徽中医药大学药学院, 安徽 合肥 230000

2. 省部共建安徽道地中药材品质提升协同创新中心, 安徽 合肥 230000

摘要: 目的 基于转录组与代谢组数据系统鉴定宣木瓜 *Chaenomeles speciosa* R2R3-MYB 转录因子家族, 筛选可能参与调控黄酮类化合物生物合成的关键候选基因。方法 构建宣木瓜不同组织的转录组与代谢组数据库, 利用全长转录组数据对宣木瓜 R2R3-MYB 转录因子家族进行了系统鉴定, 并进一步对序列特征、进化关系及组织特异性表达模式等进行分析。结果 在宣木瓜的转录组数据中经过筛选、鉴定, 最终得到 31 个 R2R3 型 *CsMYBs* 基因, 根据与拟南芥和月季的系统进化分析划分为 11 个亚组, 同一亚组基因具有相似的保守基序和基因结构。儿茶素、表儿茶素等黄酮类化合物在果肉和果皮中显著富集。31 个 *CsMYBs* 基因在宣木瓜不同组织中差异表达, 其中 *CsMYB1*、*CsMYB21*、*CsMYB25* 等 14 个 *CsMYBs* 在果皮或果肉中高表达。进一步通过相关性分析, 筛选出 *CsMYB1*、*CsMYB2*、*CsMYB14* 等 6 个与多种黄酮类化合物(如儿茶素、表儿茶素)积累呈显著正相关的候选基因, 并通过 RT-qPCR 进行了验证。结论 首次系统鉴定了宣木瓜 R2R3-MYB 转录因子家族, 筛选了可能参与调控黄酮类化合物生物合成的关键 *CsMYBs*, 为后续基因功能验证提供了参考, 也为宣木瓜品质形成机制研究奠定了基础。

关键词: 宣木瓜; R2R3-MYB 转录因子; 黄酮类化合物; 转录组学; 代谢组学; 儿茶素; 表儿茶素

中图分类号: R282.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)15-6053-13

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.15.022

Identification and tissue-specific expression analysis of R2R3-MYB transcription factor family related to flavonoid biosynthesis in *Chaenomeles speciosa*

QI Kangru¹, WANG Sijia¹, LIANG Hua¹, FANG Qingying¹, LIANG Juan¹, YU Hanwen¹, ZHA Liangping^{1,2}

1. School of Pharmacy, Anhui University of Chinese Medicine, Hefei 230000, China

2. MOE-Anhui Joint Collaborative Innovation Center for Quality Improvement of Anhui Genuine Chinese Medicinal Materials, Hefei 230000, China

Abstract: Objective To systematically identify the R2R3-MYB transcription factor family in Xuanmugua(*Chaenomeles speciosa*) based on transcriptomic and metabolomic data, and to screen key candidate genes potentially involved in the regulation of flavonoid biosynthesis. **Methods** Transcriptome and metabolome databases were constructed using different tissues of *C. speciosa*. The R2R3-MYB transcription factor family was systematically identified based on full-length transcriptome data. Subsequently, the sequence characteristics, phylogenetic relationships, and tissue-specific expression patterns of these genes were analyzed. **Results** A total of 31 R2R3-type *CsMYB* genes were identified from the transcriptome data of *C. speciosa*. Based on phylogenetic analysis with *Ninanjie*(*Arabidopsis thaliana*) and *Yueji* (*Rosa chinensis*), we classified these genes into 11 subfamilies. Members within the same subfamily showed similar conserved motifs and gene structures. Flavonoids, including catechin and epicatechin, were significantly enriched in the pulp and peel. The 31 *CsMYB* genes exhibited differential expression patterns across various tissues of *C. speciosa*, among which 14 *CsMYB* genes, such as *CsMYB1*, *CsMYB21*, and *CsMYB25*, were highly expressed in the peel or pulp. Further correlation analysis revealed that six candidate genes, including *CsMYB1*, *CsMYB2*, and *CsMYB14*, were significantly and positively correlated with the accumulation of multiple flavonoids, such as catechin and epicatechin. These results were further validated by RT-

收稿日期: 2026-02-02

基金项目: 安徽高校协同创新项目(GXXT-2023-072); 安徽中医药大学“常青藤工程”专项基金(CQT20250204); 国家中医药管理局高水平中医药重点学科中药资源学(药用植物学)建设项目(zyyzdxk-2023095); 安徽省高校杰出青年科研项目(2023AH020036)

作者简介: 戚康茹(2000—), 硕士研究生, 主要从事道地药材品质形成机制研究。E-mail: 18225967573@163.com

*通信作者: 查良平(1987—), 研究员, 主要从事道地药材品质形成机制研究。E-mail: zlp_ahtcm@126.com

余函纹(1997—), 助理研究员, 主要从事道地药材品质形成机制研究。E-mail: yuhanwen0409@126.com

qPCR. **Conclusion** This study provides the first systematic identification of the R2R3-MYB transcription factor family in *C. speciosa* and screens key *CsMYB* genes potentially involved in the regulation of flavonoid biosynthesis. These findings provide a reference for subsequent functional verification of candidate genes and lay a foundation for elucidating the molecular mechanisms underlying the quality formation of *C. speciosa*.

Key words: *Chaenomeles speciose* (Sweet) Nakai; R2R3-MYB transcription factor; transcriptomics; metabolomics; catechin; epicatechin

木瓜为蔷薇科植物贴梗海棠 *Chaenomeles speciose* (Sweet) Nakai 的干燥近成熟果实, 具有舒筋活络、和胃化湿之功效^[1]。该植物广泛分布于我国安徽、湖北、浙江、云南、山东等省份, 其中, 安徽宣城、湖北宜昌、浙江绍兴、浙江杭州等为主要产区^[2]。安徽宣城所产宣木瓜为安徽省著名道地药材, 《本草纲目》中即有“木瓜今处处有之, 宣城者为佳”的记载^[3], 2016 年首批入选“十大皖药”^[4]。现代研究表明, 宣木瓜中含有大量黄酮类、三萜类及有机酸等活性成分, 其中黄酮类化合物是其主要的药效成分之一, 具有显著的抗氧化、抗炎及心血管保护等药理作用^[5]。近年来, 宣木瓜的研究主要集中于化学成分的分离与鉴定^[6]以及药理活性分析^[7]等方面, 而针对黄酮类化合物合成与积累的相关研究仍较为匮乏。

MYB 转录因子家族是植物最大的转录因子家族之一, 其家族成员均包含高度保守的 MYB 结构域, 该结构通常由 1~4 个不完全重复的序列单元 (R1、R2、R3) 构成^[8]。根据序列单元的数量及排列特征, MYB 转录因子被划分为 1R-MYB (1R-MYB, 仅含 R1/R2/R3 中 1 个重复)、R2R3-MYB (R2R3-MYB, 含 R2 和 R3 2 个重复)、3R-MYB (3R-MYB, 含 R1、R2、R3 3 个重复) 和 4R-MYB (4R-MYB, 含 4 个重复) 4 个亚家族^[9], 其中 R2R3-MYB 类型占比最高^[10]。研究发现, R2R3-MYB 转录因子在药用植物苯丙烷类、黄酮类等次生代谢物的生物合成中发挥着重要的调控作用^[11]。例如, 艾草中鉴定出 92 个 R2R3-MYB 转录因子, 其中 AaMYB07 和 AaMYB69 被预测参与叶片腺毛发育及黄酮生物合成^[12]; 灰毡毛忍冬中共鉴定出 47 个 R2R3-MYB 成员, 其中 *LmMYB11*、*LmMYB22* 等基因在花中显著高表达, 可能参与了类黄酮生物合成及花的发育调控^[13]。上述研究结果表明, R2R3-MYB 转录因子在药用植物活性成分积累调控中发挥着重要作用, 但关于宣木瓜中 R2R3-MYB 转录因子的系统研究尚未见报道。

基于此, 本研究首先利用宣木瓜全长转录组进

行 R2R3-MYB 家族系统鉴定及分析, 进一步结合宣木瓜不同部位的转录组及代谢组数据, 通过基因相对表达量与黄酮类化合物相对含量的相关性分析, 筛选了参与调控黄酮类成分生物合成的候选 *CsMYBs*, 并利用 RT-qPCR 分析了候选 *CsMYBs* 在宣木瓜不同组织的表达水平。本研究为进一步揭示 R2R3-MYB 转录因子家族调控宣木瓜中黄酮生物合成的分子机制奠定了基础。

1 材料

材料采自安徽省宣城市宣木瓜产业振兴发展有限公司基地的成熟宣木瓜植株, 经安徽中医药大学药学院查良平研究员鉴定为蔷薇科植物贴梗海棠 *C. speciose* (Sweet) Nakai。于果实近成熟期, 分别采集果肉、果皮及健康、无病虫害的叶片。针对每种组织类型, 从 3 株生长状态一致的独立植株上取样, 并将等量样品充分混合后作为一个生物学重复, 共设置 3 个独立的生物学重复。对所有样品进行统一编号: 果皮样品编号为 Cs-P-1、Cs-P-2、Cs-P-3; 果肉样品编号为 Cs-F-1、Cs-F-2、Cs-F-3; 叶片样品编号为 Cs-L-1、Cs-L-2、Cs-L-3。采集后的样品立即用液氮速冻, 随后转移至 -80 °C 超低温冰箱中保存, 待后续分析使用。

2 方法

2.1 不同部位的转录组分析

使用的宣木瓜全长转录组原始数据来源于 NCBI 数据库 (登录号 PRJNA890604)。宣木瓜不同部位的转录组测序工作由武汉贝纳科技有限公司完成, 采用 BGI 平台 DNBSEQ 技术进行测序, 原始数据经严格质控获得 clean data。使用 bowtie2 (v2.4.5) 将 clean data 比对到参考转录本, 并对其进行 FPKM (fragments per kilobase per million bases) 转换, 进而得到转录本的表达水平。使用 R 包 DESeq2 (v3.5.2) 进行差异表达分析, 以 $|\log_2(\text{fold change})| \geq 1$ 且校正后 *P* 值 (FDR) < 0.05 作为筛选差异基因 (differentially expressed genes, DEGs) 的标准。

2.2 不同部位的代谢组分析

准确称取约 25 mg 样品, 加入 1 000 μL 经 -40 °C

预冷的提取液(V_{甲醇}-V_{乙腈}-V_水 2:2:1), 并加入适量钢珠。随后, 将样本置于 35 Hz 条件下匀浆 4 min, 取出后于冰水浴中超声 5 min, 重复上述匀浆-超声操作 3 次。完成处理后的样本于-40 °C 静置 1 h, 精密量取 300 μ L 上清液转移至 96 孔过滤板中, 将过滤板与接收板组合后置于正压装置内, 缓慢加压至 6 psi (1 psi=6.895 kPa), 持续 3 min, 收集滤液备用。使用配备 Phenomenex Kinetex C₁₈ 色谱柱的 Vanquish (Thermo Fisher Scientific) 超高效液相色谱仪测定样品非极性代谢成分, 质谱检测则采用 Orbitrap Exploris 120 质谱仪, 在 Xcalibur (版本 4.4, Thermo) 控制下采集一级与二级质谱数据。测定及后续分析由武汉贝纳科技有限公司完成。

2.3 R2R3-MYB 基因家族鉴定及生物信息学分析

2.3.1 R2R3-MYB 基因家族鉴定与基因理化性质分析 通过 Pfam 在线网站 (<https://www.ebi.ac.uk/interpro/entry/pfam/#table>) 下载 R2R3-MYB 基因家族保守结构域 HMM 文件(PF00249), 使用 HMMER (v3.3.2) 软件进行序列检索, 进一步从 NCBI 数据库下载拟南芥等物种 R2R3-MYB 蛋白序列, 进行本地 Blast 同源检索, 合并 2 种检索结果, 初步获得宣木瓜 R2R3-MYB 家族成员信息, 为验证筛选结果的准确性, 进一步使用 iTAK 在线网站 (<http://itak.feilab.net/>) 对宣木瓜蛋白序列进行验证。结合 SMART (<http://smart.embl-heidelberg.de/>) 在线网站对候选 CsMYBs 的结构域分析结果进行确认。使用 ExPASy (<https://www.expasy.org/>) 对 CsMYBs 进行理化性质分析并通过 Cell-PLoc 2.0 (Cell-PLoc 2.0 package) 对 CsMYBs 蛋白进行亚细胞定位预测。

2.3.2 R2R3-MYB 蛋白家族的保守结构域分析 为获取宣木瓜 R2R3-MYB 家族基因 R2 与 R3 结构域的序列标识, 首先利用 MEGA11 软件中的 ClustalW 程序对已鉴定的 R2 及 R3 重复序列进行多重比对; 随后, 将比对结果提交至在线平台 Web Logo 3.0 (<https://weblogo.threeplusone.com/create.cgi>), 完成相应结构域的可视化。

2.3.3 R2R3-MYB 蛋白家族保守基序和基因结构分析 使用 MEME 在线工具 (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 对宣木瓜 CsMYBs 蛋白中保守基序进行鉴定, 并使用 TBtools-II 对预测结果进行可视化, 同时可利用 TBtools 的 Gene Structure View (Advanced) 功能将基因结构进行可视化处理。

2.3.4 R2R3-MYB 基因家族系统发育分析 通过 MEGA11 软件对宣木瓜与拟南芥、蔷薇科植物月季^[14]R2R3-MYB 家族成员蛋白质序列进行多重比对, 使用邻近法 (neigh-joining, NJ) 构建进化树。并使用 iTOL^[15]在线网站 (<https://itol.embl.de/>) 进行系统发育树美化。

2.4 不同组织中 R2R3-MYB 家族基因的表达模式分析

基于宣木瓜果肉、果皮和叶片的转录组数据, 分析宣木瓜 CsMYBs 基因在不同组织的表达水平, 使用 Tbttools-II 中的 HeatMap 插件进行基因表达分析结果可视化。

2.5 不同组织中 R2R3-MYB 家族基因的相关性分析

为分析宣木瓜 R2R3-MYB 基因表达水平与黄酮类化合物含量的关系, 将“2.1”项中获得的各样本(果肉、果皮、叶片)中 CsMYBs 的 FPKM 表达值与“2.2”项中检测到的黄酮类化合物的相对含量进行相关性分析。并使用基迪奥在线平台 (<https://www.omicshare.com>) 进行热图可视化。

2.6 RT-qPCR 验证

基于相关性分析筛选了宣木瓜中与黄酮合成相关的 CsMYBs 基因, 使用 Premier 5.0 设计特异性引物, 交由通用生物(安徽)股份有限公司合成(表 1)。经本课题组前期验证, CsTUB 在本实验条件下表达稳定, 因此以 CsTUB 作为内参基因, 使用 SYBR Green Premix Pro Taq HS 在 QuantStudio 实时荧光定量 PCR 仪上进行反应。反应体系(总 20 μ L)包括 10 μ L 2 $\times$ SYBR Green, 正反向引物各 0.4 μ L, cDNA 1 μ L, 无酶无菌水 8.2 μ L。反应程序: 94 °C 预变性 30 s; 94 °C 变性 5 s, 58 °C 退火 15 s, 72 °C 延伸 10 s, 共 40 个循环。每个样本设置 3 个技术重复, 采用 2^{- $\Delta\Delta$ Ct} 法计算基因的相对表达量。

3 结果与分析

3.1 不同部位的转录组比较分析

对宣木瓜果肉、果皮、叶片 3 个部位共 9 个样本进行转录组测序, 9 个样本的 Q30 均在 97.60% 以上(表 2), 表明转录组测序数据质量较高, 满足后续分析要求。主成分分析 (principal component analysis, PCA) 分析显示, 第 1 主成分 (PC1) 和第 2 主成分 (PC2) 分别解释总变异的 57.72% 和 14.96%, 且 3 个部位间呈现明显聚类分化(图 1-A)。通过基于转录组数据的不同部位的差异表达分析, 在果肉与叶

表 1 *R2R3-MYB* 基因及内参引物序列

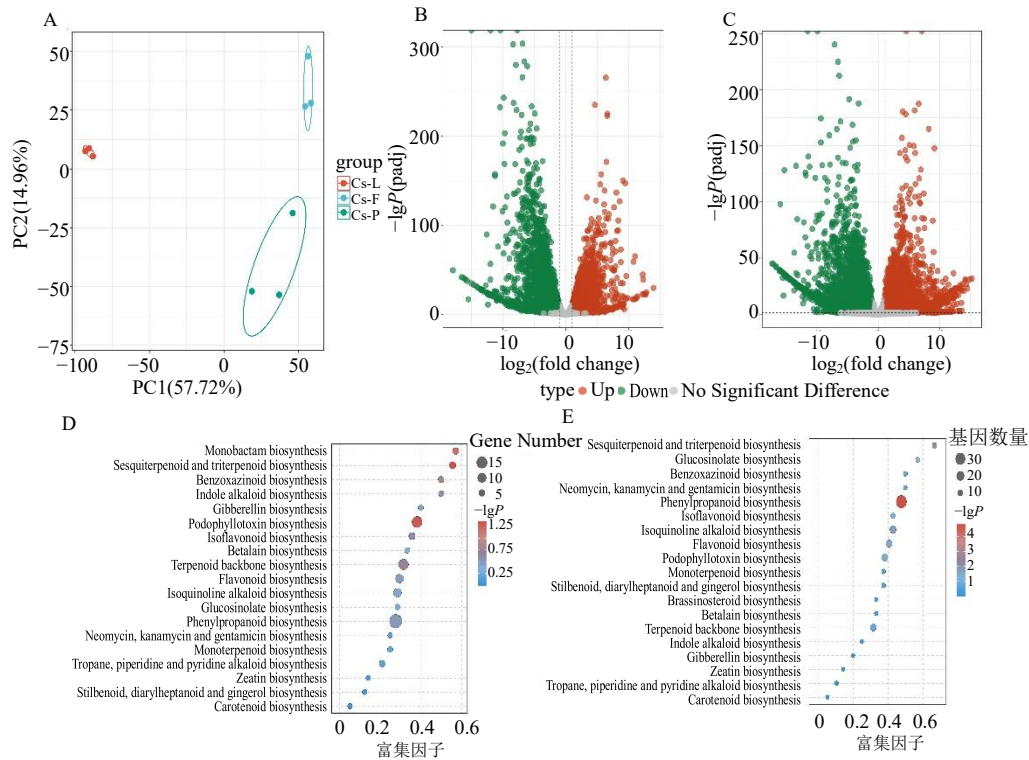
Table 1 Primer sequences for *R2R3-MYB* genes and reference genes

基因	上游引物 (5'-3')	下游引物 (5'-3')
<i>CsTUB</i>	ATTGAGCGACCGACCTACAC	CATATGAGGAAAGCATAAAG
<i>CsMYB1</i>	TGTCTCCGTCGTCTCAAGTTTCA	GGATCAACGGCCATAGCTGATG
<i>CsMYB2</i>	AGCCCGTCCGGATCCGATTTG	GGGTCTCGTAAGGGGGGTGAA
<i>CsMYB14</i>	TTGGAGATCCTTGCCAAAAAAGCT	GGGGTTATGTTGCCTCTCTTTATGT
<i>CsMYB19</i>	GCTCTTTCTGAGGCTCTCTCCATTG	AGCCTCAGAAAGAGCTTGCTTGGCC
<i>CsMYB21</i>	CTGCGATGGTTGAACTACCTAAGAC	CCTTCCAGCTATCAAAGACCATCTG
<i>CsMYB25</i>	CCTCCACAGAGAACTGACAATGAC	GCCTTCAGTGCCTCCTTCTGCAGCT

表 2 宣木瓜不同部位测序数据

Table 2 Statistics of sequencing data from different tissues of *C. speciosa*

样本	raw reads	clean reads	clean bases	$Q_{20}/\%$	$Q_{30}/\%$	GC/%
Cs-F-1	38 529 408	38 529 144	5 709 608 476	99.35	97.60	46.95
Cs-F-2	40 059 838	40 059 598	5 909 496 130	99.45	97.97	47.05
Cs-F-3	36 629 090	36 628 882	5 424 295 558	99.39	97.76	46.93
Cs-L-1	40 055 326	40 055 124	5 898 621 174	99.45	97.98	46.37
Cs-L-2	40 034 636	40 034 416	5 914 433 362	99.36	97.64	46.59
Cs-L-3	40 054 588	40 054 308	5 912 422 838	99.39	97.74	46.48
Cs-P-1	40 028 612	40 028 366	5 904 841 518	99.47	98.04	46.74
Cs-P-2	40 033 932	40 033 692	5 905 853 714	99.38	97.71	46.54
Cs-P-3	40 007 448	40 007 234	5 913 736 082	99.41	97.84	46.50



A-宣木瓜 3 个部位 PCA; B-果肉 vs 叶片 DEGs 表达火山图; C-果皮 vs 叶片 DEGs 表达火山图; D-果肉 vs 叶片 DEGs 的 KEGG 富集分析; E-果皮 vs 叶片 DEGs 的 KEGG 富集分析。

A-PCA of three parts of *Chaenomeles speciosa*; B-volcano plot of DEGs in pulp vs leaves; C-volcano plot of DEGs in peel vs. leaves; D-KEGG enrichment analysis of DEGs in pulp vs leaves; E-KEGG enrichment analysis of DEGs in peel vs leaves.

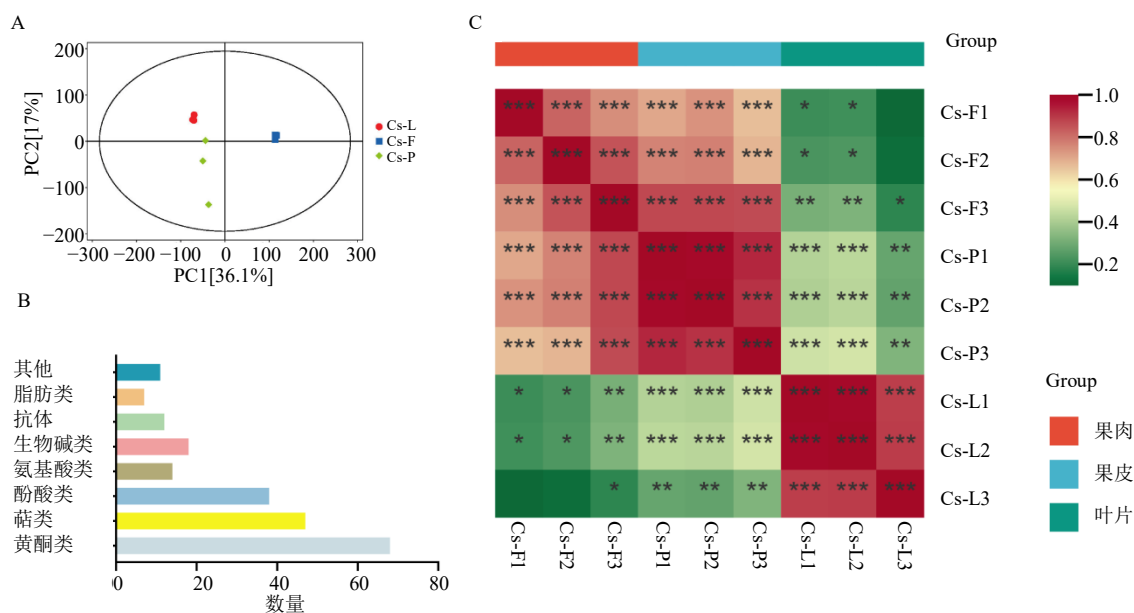
图 1 基于宣木瓜转录组的差异表达基因分析

Fig. 1 Analysis of differential genes in transcriptome of *C. speciosa*

片的比较组中,共筛选出 7 547 个 DEGs (图 1-B),其中在果肉组织中表达上调的基因有 3 445 个,下调的基因有 4 102 个。果皮与叶片的差异分析显示,共有 7 082 个 DEGs,其中果皮组织中上调基因为 3 399 个,下调基因为 3 683 个 (图 1-C)。进一步对 DEGs 进行了京都基因与基因组百科全书 (Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG) 数据库注释及富集分析,结果表明,果肉 vs 叶片与果皮 vs 叶片的 DEGs 主要富集于黄酮类生物合成、苯丙烷生物合成等通路 (图 1-D~E)。进一步分析发现,在果肉和果皮中高表达的 DEGs 主要富集于黄酮类代谢通路,提示这些基因可能参与黄酮生物合成,而在叶片中高表达的 DEGs 则主要富集于类胡萝卜素生物合成通路。

3.2 不同部位次生代谢产物的比较分析

基于代谢组数据的 PCA 结果 (图 2-A) 显示,宣木瓜 3 个组织部位的呈现明显聚类分化,PC1 (36.1%) 和 PC2 (17%) 共同解释了 53.1% 的变化。在 3 个组织中检测到 215 种化合物,其中黄酮类化合物数量最多 (68 种),其次为萜类 (47 种)、酚酸 (38 种),此外还包括生物碱 (18 种)、氨基酸 (14 种)、香豆素 (12 种) 及脂质 (7 种) (图 2-B)。比较分析表明,宣木瓜果肉和果皮中黄酮类化合物含量显著高于叶片 (图 3); 而叶片中萜类化合物 (如熊果酸) 含量相对较高,显著高于果肉和果皮。样本间聚类分析 (图 2-C) 显示,果肉与果皮的聚类关系更为接近,二者与叶片呈现明显分化; 同时,3 个部位各自的组内样本均表现出良好的一致性。



A-PCA 图; B-不同类别代谢数量; C-基于代谢物水平的样本层次聚类分析热图。

A-PCA plot; B-number of metabolites in different categories; C-heatmap of sample hierarchical clustering analysis based on metabolite levels.

图 2 宣木瓜不同组织代谢物分析

Fig. 2 Metabolite analysis of different tissues of *C. speciose*

3.3 不同组织中黄酮类化合物的种类及分布特征

黄酮类化合物是宣木瓜果皮、果肉和叶片中检测出丰度最高的主要成分,共有 68 种。既往研究表明,儿茶素、表儿茶素、芦丁是宣木瓜中的重要活性成分^[16]。本研究在果肉与果皮中均鉴定出这几种化合物 (图 3), 其中儿茶素与表儿茶素均在果皮中含量最高,在叶片中最低。相比之下,异黄酮类化合物在宣木瓜中的种类较少,仅鉴定出 4 种,主要富集于叶片中,而在果肉和

果皮中的含量均较低,这种组织特异性分布特征可能与不同部位的生理功能有关。整体而言,果肉和果皮中的黄酮类化合物在种类和含量上均显著高于叶片组织。

3.4 R2R3-MYB 基因家族的鉴定与蛋白理化性质分析

从宣木瓜的全长转录组数据中共鉴定了 31 个 R2R3-MYB 转录因子,将其命名为 CsMYB1~CsMYB31。理化性质分析结果表明,这些 CsMYB

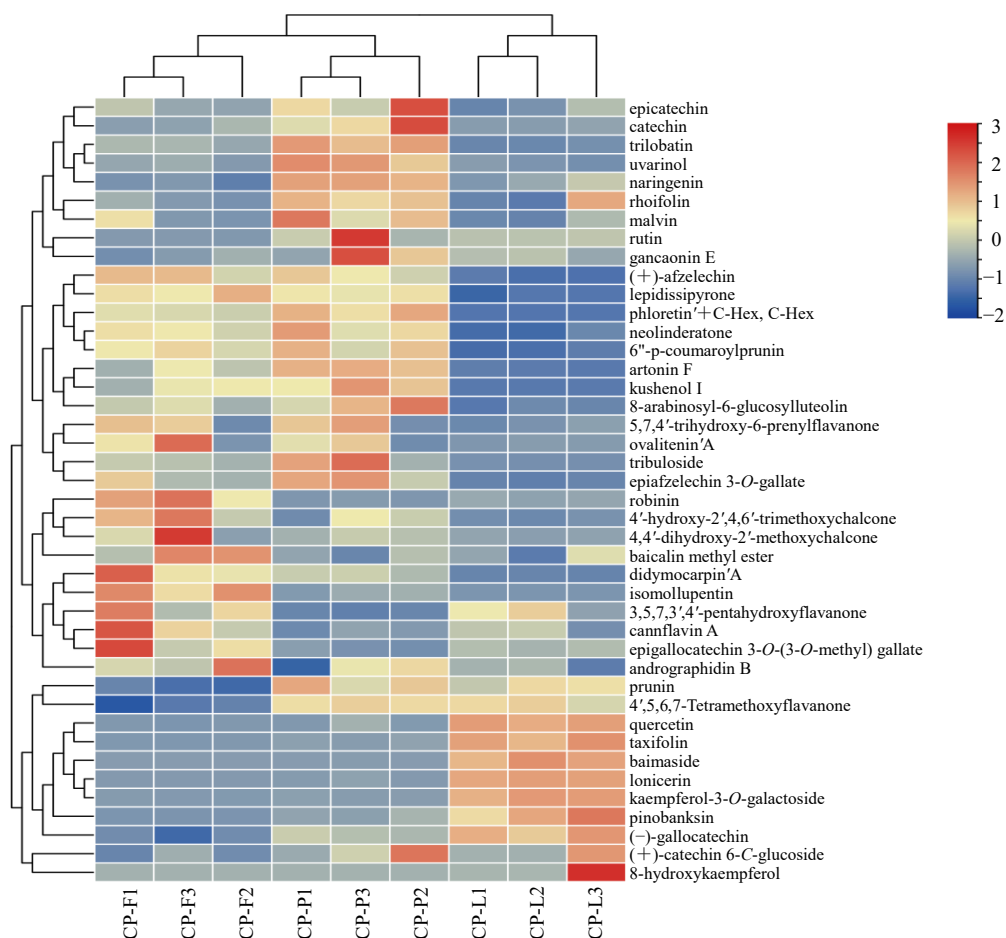


图 3 宣木瓜不同组织中黄酮类化合物的分布热图

Fig. 3 Heatmap of flavonoid distribution in different tissues of *C. speciose*

蛋白的氨基酸数目为 196 aa (CsMYB26) ~490 aa (CsMYB29), 相对分子质量在 23 032.13 (CsMYB12) ~53 659.17 (CsMYB18)。理论等电点 5.16 (CsMYB18) ~9.89 (CsMYB28)。蛋白的不稳定系数均大于 40, 属于不稳定蛋白质。蛋白质的脂肪系数在 57.11 (CsMYB31) ~88.00 (CsMYB15), 该系数越高表明蛋白稳定性越好, 越有利于其在不同环境中发挥功能。CsMYBs 基因编码蛋白亲水性平均值显示这些蛋白总平均亲水性均为负值 -1.001 (CsMYB20) ~-0.460 (CsMYB2), 表明所有成员均为亲水性蛋白 (表 3)。亚细胞定位预测结果显示, 31 个 R2R3-MYB 成员均定位于细胞核内, 说明其主要在细胞核中发挥功能。

3.5 R2R3-MYB 家族蛋白保守结构域分析结果

通过对宣木瓜 R2R3-MYB 家族基因 R2 及 R3 重复序列的保守程度进行分析, 结果 (图 4) 显示, 宣木瓜 R2R3-MYB 家族成员具有较为完整的

R2R3-MYB 保守结构域, 2 个 MYB 重复序列覆盖了约 106 个氨基酸残基。R2-MYB 结构域包含了 3 个高度保守的色氨酸 (W) 残基, 每个色氨酸之间规律间隔 19 个氨基酸; R3-MYB 结构域具有 2 个高度保守的色氨酸残基, 分别对应 R2 结构域的第 2 和 3 个色氨酸残基, 其第 1 个色氨酸残基被苯丙氨酸 (F) 或异亮氨酸 (I) 或亮氨酸 (L) 所取代, 每个色氨酸之间规律间隔 18 个氨基酸, 表明宣木瓜 R2、R3 结构域相对保守。

3.6 R2R3-MYB 基因家族蛋白保守基序及基因结构分析

为了进一步了解宣木瓜 R2R3-MYB 蛋白的结构特征, 利用 MEME 在线网站对 31 条 CsR2R3-MYB 转录因子家族成员进行保守元件分析, 共预测获得 10 个 motif, 将其分别命名为 Motif1 ~ Motif10, 结果如图 5 所示, 多数成员均包含 Motif6、Motif2、Motif1, 表明这 3 个 Motifs 是宣木瓜 R2R3-MYB

表3 R2R3-MYB 蛋白家族理化性质分析

Table 3 Physicochemical property analysis of the R2R3-MYB protein family in *C. speciose*

蛋白名称	氨基酸数	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	总平均亲水性	亚细胞定位
CsMYB1	319	34 564.01	8.87	61.99	68.18	-0.529	细胞核
CsMYB2	315	34 211.76	8.57	61.21	73.02	-0.460	细胞核
CsMYB3	315	34 125.52	8.27	60.94	72.10	-0.476	细胞核
CsMYB4	281	30 972.64	6.98	60.59	63.91	-0.674	细胞核
CsMYB5	287	30 356.30	5.63	58.76	60.17	-0.729	细胞核
CsMYB6	254	28 443.31	9.04	46.31	73.82	-0.695	细胞核
CsMYB7	254	28 383.26	9.04	45.46	74.96	-0.667	细胞核
CsMYB8	206	23 600.51	7.94	56.06	69.13	-0.922	细胞核
CsMYB9	231	26 184.57	6.42	57.52	78.96	-0.656	细胞核
CsMYB10	205	23 584.50	7.77	46.39	78.00	-0.844	细胞核
CsMYB11	351	39 602.97	9.35	46.91	75.36	-0.594	细胞核
CsMYB12	198	23 032.13	9.51	69.29	69.44	-0.860	细胞核
CsMYB13	255	28 269.16	8.80	48.53	76.59	-0.622	细胞核
CsMYB14	292	33 087.20	9.30	42.91	68.46	-0.970	细胞核
CsMYB15	265	29 477.64	9.01	44.37	88.00	-0.509	细胞核
CsMYB16	373	39 938.34	7.70	48.05	69.68	-0.629	细胞核
CsMYB17	238	25 945.86	9.33	58.25	67.65	-0.571	细胞核
CsMYB18	490	53 659.17	5.16	49.14	69.76	-0.703	细胞核
CsMYB19	371	41 248.48	6.23	43.66	64.74	-0.804	细胞核
CsMYB20	249	28 560.71	7.71	55.13	63.82	-1.001	细胞核
CsMYB21	286	32 231.56	8.53	52.52	76.71	-0.639	细胞核
CsMYB22	245	28 775.23	8.78	60.25	62.90	-0.972	细胞核
CsMYB23	245	28 741.22	8.78	62.47	64.49	-0.965	细胞核
CsMYB24	325	36 602.76	6.51	46.50	68.40	-0.763	细胞核
CsMYB25	342	38 287.65	8.75	51.94	65.41	-0.782	细胞核
CsMYB26	196	23 064.23	8.62	55.70	82.55	-0.814	细胞核
CsMYB27	283	32 621.85	8.62	48.91	69.26	-0.806	细胞核
CsMYB28	230	25 836.82	9.89	57.27	70.78	-0.670	细胞核
CsMYB29	354	40 393.95	9.41	59.11	76.67	-0.822	细胞核
CsMYB30	304	34 329.27	6.67	43.33	57.11	-0.819	细胞核
CsMYB31	307	33 164.03	8.57	51.73	58.83	-0.667	细胞核

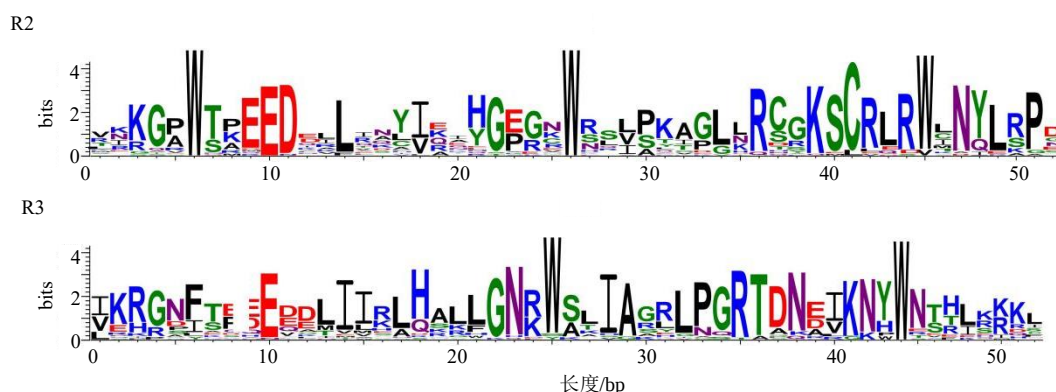


图4 宣木瓜 R2R3-MYB 蛋白保守结构域

Fig. 4 Conserved domains of R2R3-MYB proteins in *C. speciose*

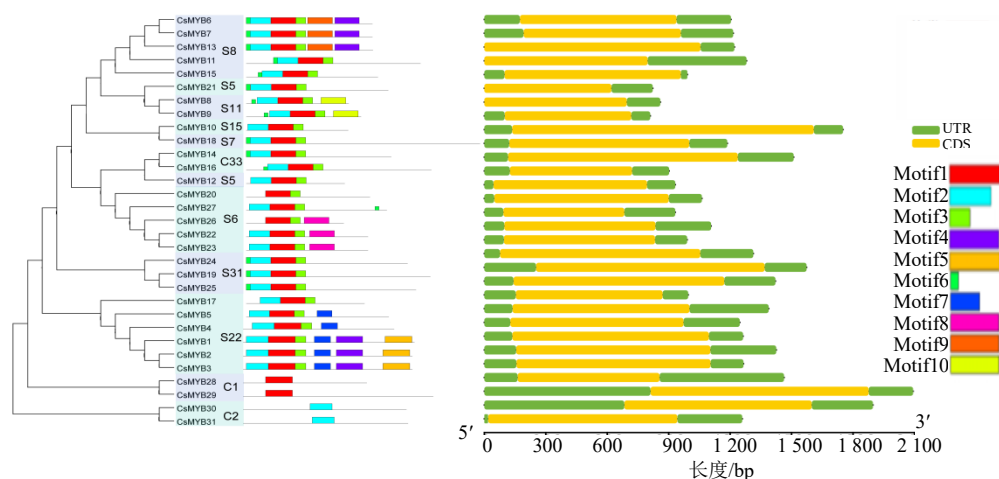


图 5 宣木瓜 R2R3-MYB 保守基序和基因结构分析

Fig. 5 Analysis of conserved motifs and gene structure in *C. speciosa*

家族中较为保守的基序。虽然同一亚组的 CsMYB 蛋白的基序组成较为相似,但部分成员在保守基序上也存在不一致,这些差异可能部分源自进化过程中的结构变异。相比而言,不同亚组成员的基序组成多不同,反映了 *R2R3-MYB* 基因结构的多样化。除 CsMYB20、CsMYB26、CsMYB28、CsMYB29、CsMYB30、CsMYB31 外,其余成员的保守基序均依次排列在蛋白质的 N 端。同时,发现一些 motif 为个别类群所特有, Motif10 仅存在于 S11 组,而 Motif5 仅存在于 S22 组,总体来看,相同亚组内 R2R3-MYB 成员的保守基序组成和排列具有相似性。CsMYB 基因结构分析进一步表明,大部分 R2R3-MYB 基因 (87.09%) 具有相似的外显子-内含子分布。此外,外显子-内含子结构相似 (尤其是内含子数量相近) 的基因,在系统发育树中倾向于聚集在同一亚组。

3.7 R2R3-MYB 基因家族的系统发育分析

为了进一步分析宣木瓜 R2R3-MYB 基因家族的进化关系,通过 MEGA11 中 Clustal W 对 31 个 CsMYBs 蛋白与 126 个拟南芥, 120 个月季 R2R3-MYB 蛋白进行多序列比对,采用 NJ 构建系统进化树,根据拟南芥 R2R3-MYB 蛋白的分类方法 (共划分为 36 个亚组,编号为 S) 及进化树聚类结果,对宣木瓜 R2R3-MYB 家族成员进行分类 (编号为 C)。结果显示,31 个 CsMYBs 分布于其中 11 个亚组中 (图 6),且这 11 个亚组均包含来自拟南芥和月季的成员,表明三者在这些亚组中共同聚类。拟南芥作为模式植物,对其 R2R3-MYB 基因家族的研究较为系统深入,

宣木瓜中有 11 个亚组与目前已分类的拟南芥亚组一致;其中 C32 (S15) 亚组中仅包含 1 个宣木瓜 R2R3-MYB 家族成员,数量最少,而 C7 (S22)、C30 (S6)、C35 (S8) 和 C36 (S31)、亚组含有较多的宣木瓜 R2R3-MYB 家族成员,分别包含 6、5、5 和 3 个,同一亚组 R2R3-MYB 成员可能具有相同的保守功能。

3.8 R2R3-MYB 家族的基因表达模式分析

基因的表达模式与其生物学功能通常密切相关。为探究宣木瓜 R2R3-MYB 家族基因在宣木瓜不同组织中的表达特征,并筛选出可能参与调控黄酮类化合物合成的关键基因,利用宣木瓜 3 个不同组织的转录组数据,对该家族基因的表达模式进行了系统分析。结果显示,除 CsMYB8、CsMYB10、CsMYB20 在宣木瓜的果皮、果肉中表达量较低外,其他 28 个宣木瓜 R2R3-MYB 家族基因在不同组织间具有表达特异性 (图 7)。14 个 CsMYBs 基因在果皮或果肉中的相对表达量显著高于叶片中,其中 CsMYB30、CsMYB29 在果肉中高表达, CsMYB1/2/6/21 在果皮中高表达, CsMYB3/4/5/7/14/17/19/25 同时在果肉和果皮中高表达, CsMYB9/11/13/15/18/23/24/26 在叶片中的表达量明显高于果皮和果肉。根据上述表达模式分析,明确了在果皮和果肉中高表达的 14 个 CsMYBs 基因 (包括 CsMYB30 等),结合代谢组得出果肉和果皮中均含较高含量黄酮类化合物的特点,推测这些 CsMYBs 基因可能参与了宣木瓜黄酮类化合物的合成调控。

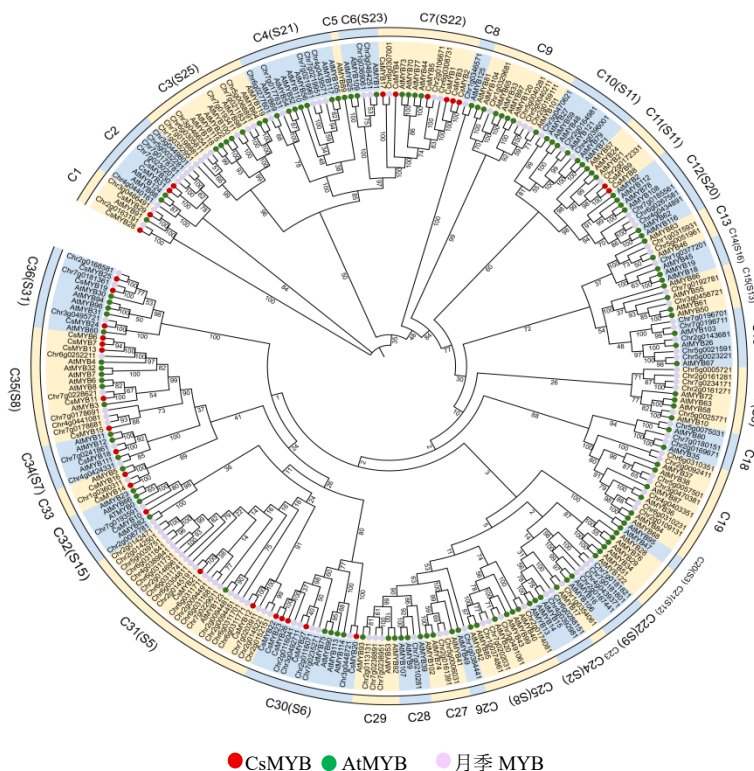


图 6 基于宣木瓜、拟南芥和月季 R2R3-MYB 成员构建系统发育树

Fig. 6 Phylogenetic tree construction of R2R3-MYB members from *C. speciosa*, *Arabidopsis thaliana*, and *Rosa chinensis*

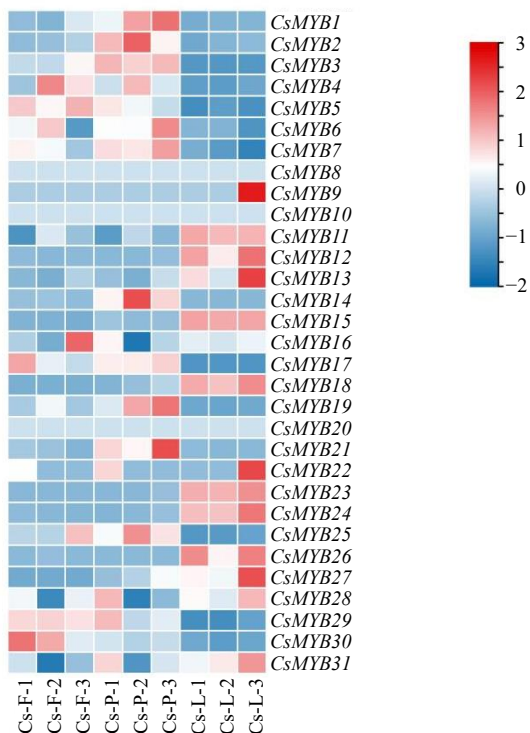


图 7 宣木瓜 R2R3-MYB 基因家族成员的表达模式分析

Fig. 7 Expression pattern analysis of R2R3-MYB gene family members in *C. speciosa*

3.9 R2R3-MYB 基因表达与黄酮类化合物含量的相关性分析

R2R3-MYB 转录因子已被广泛报道参与植物黄酮类化合物的生物合成调控^[12],为进一步鉴定宣木瓜中可能调控黄酮类化合物积累的关键 R2R3-MYB 成员,将上述筛选出的 14 个在果皮(果肉)中高表达的 *CsMYBs* 基因,进一步与黄酮类化合物进行相关性分析。结果显示,黄酮类化合物含量与不同 *CsMYBs* 表达之间存在不同程度的相关性(图 8)。其中, *CsMYB2*、*CsMYB14* 与儿茶素、表儿茶素等化合物呈高度紧密的正相关 ($P < 0.001$); *CsMYB1* 和 *CsMYB25* 与上述化合物也呈显著的正相关 ($P < 0.05$);此外 *CsMYB19* 则与儿茶素呈现显著相关性 ($P < 0.001$); *CsMYB21* 与芦丁等化合物也显示出较强的相关性 ($P < 0.01$)。相比之下, *CsMYB4*、*CsMYB5* 及 *CsMYB29* 等基因与大多数黄酮类化合物含量的相关性较弱。基于上述相关性分析, *CsMYB1*、*CsMYB2*、*CsMYB14*、*CsMYB19*、*CsMYB25* 及 *CsMYB21* 这 6 个基因与多种黄酮类化合物(尤其是儿茶素、表儿茶素等)呈显著正相关,暗示它们可能是参与黄酮类化合物合成的候选转录因子。因此,后续将对这 6 个 *CsMYBs* 进行 RT-

qPCR 分析, 以进一步解析其在黄酮类化合物积累过程中的表达模式。

3.10 与宣木瓜黄酮类化合物合成相关的候选 R2R3-MYB 荧光定量 PCR 验证

为了分析上述 6 个候选基因在不同组织间的表达模式, 对其进行 RT-qPCR 验证 (图 9)。结果显

示, 6 条基因在 3 个组织中呈现明显的组织特异性。其中, *CsMYB2*、*CsMYB14*、*CsMYB21* 和 *CsMYB25* 在果皮中的表达水平高于叶片, 而 *CsMYB1* 和 *CsMYB19* 则在果肉和果皮中的表达量均高于叶片。上述 6 个基因在果实组织中呈现高表达特征, 其表达趋势也与转录组测序结果基本一致。

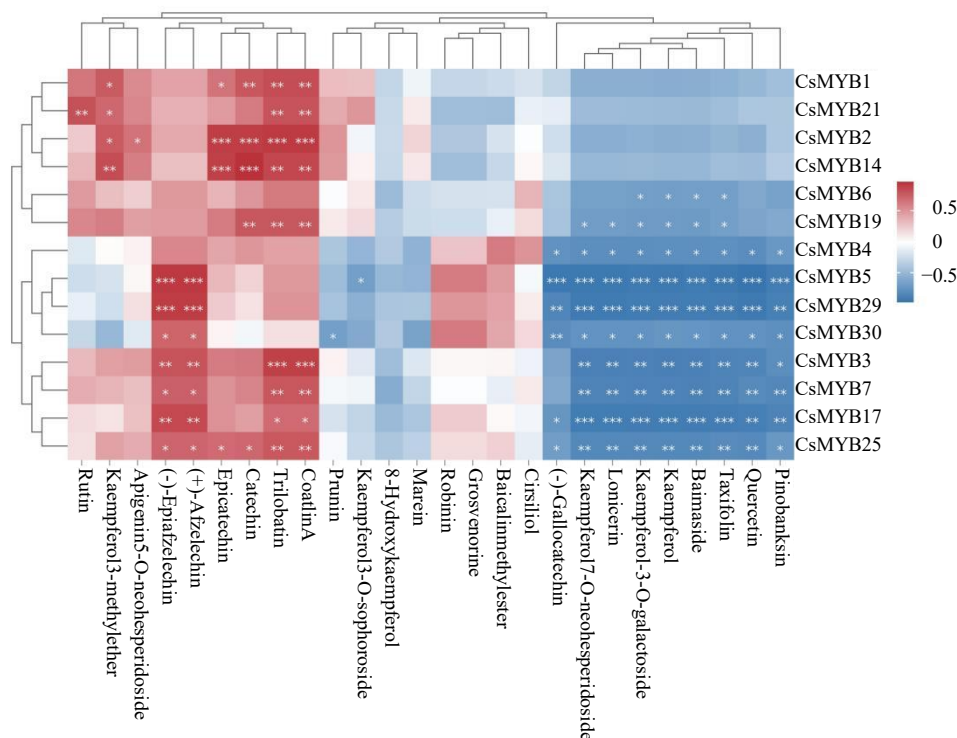


图 8 宣木瓜 *R2R3-MYB* 基因家族成员的相关性分析

Fig. 8 Correlation analysis of *R2R3-MYB* gene family members in *C. speciosa*

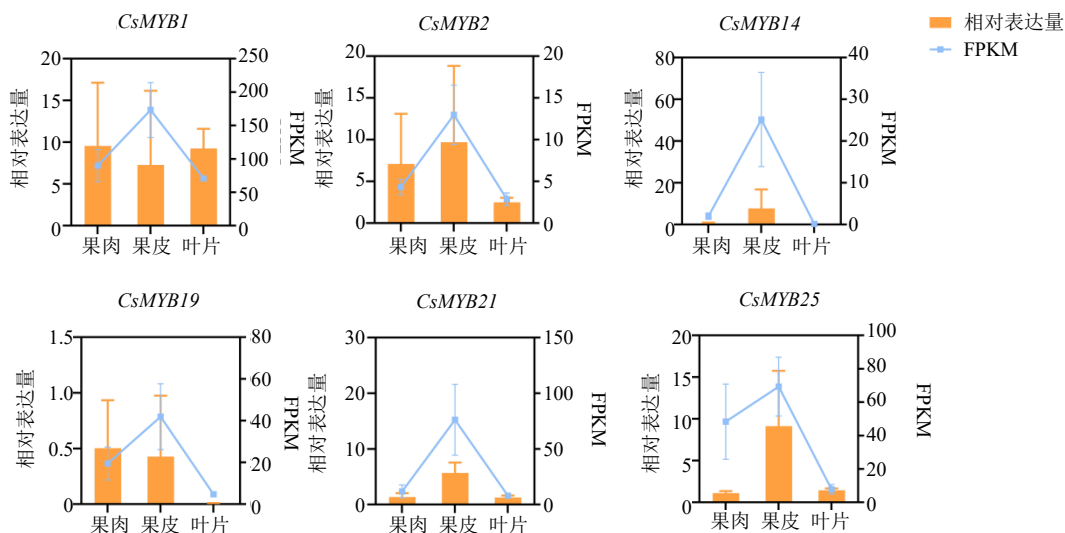


图 9 宣木瓜 6 个 *R2R3-MYB* 家族成员在不同组织中的 RT-qPCR 检测

Fig. 9 RT-qPCR detection of six *R2R3-MYB* family members in different tissues of *C. speciosa*

4 讨论

黄酮类化合物作为宣木瓜中的重要活性成分之一^[17],具有抗肿瘤、抗过敏和抗炎等药理活性^[18]。R2R3-MYB 家族转录因子广泛参与药用植物黄酮类化合物等次生代谢物的合成调控^[12]。然而,目前针对黄酮类化合物在宣木瓜不同组织部位的分布特征及生物合成调控机制的研究仍较为匮乏。在此背景下,本研究结合转录组与代谢组学联合分析,系统探究了宣木瓜在果皮、果肉、叶片组织中的黄酮类化合物成分差异,分析了 R2R3-MYB 家族基因的进化特征及表达模式,旨在筛选与宣木瓜黄酮类化合物合成调控相关的 R2R3-MYB 转录因子。

研究发现,蔷薇科多种植物的果实中富含黄酮类化合物。例如,覆盆子果实中富含芦丁^[19],苹果果实中的黄酮醇含量在其成熟过程中不断累积,在成熟期达到峰值^[20]。本研究对宣木瓜不同组织部位进行代谢组学分析,共鉴定出 215 种化合物,其中黄酮类化合物种类最多,其主要富集于果皮与果肉中。此外,Miao 等^[16]对宣木瓜果皮、果肉和果核的研究表明,总黄酮、总酚及总三萜含量在不同组织间存在显著差异,其中果皮和果肉中的黄酮类化合物含量较高,与本研究代谢组检测结果相吻合。何靖容等^[21]研究则表明,宣木瓜果皮中的儿茶素含量显著高于果肉,而果肉中的多糖含量则更为显著。值得注意的是,本研究在宣木瓜叶片中检测到较高含量的熊果酸。已有研究亦证实了宣木瓜叶片中萜类成分的富集,Hou 等^[22]利用超高效液相色谱-三重四级杆质谱法从宣木瓜叶片中成功鉴定出熊果酸、齐墩果酸等多种萜类化合物;殷彪^[23]进一步研究发现,宣木瓜鲜叶片中齐墩果酸含量可达 1.58%,且其萜类组成与果实部位高度一致。上述结果表明,宣木瓜叶片不仅含有与果实相似的萜类活性成分,且在特定萜类(如熊果酸)的积累上具有明显优势。这一发现提示,宣木瓜叶片除作为传统药用部位果实的补充外,还可能成为萜类化合物开发的潜在资源。

目前,R2R3-MYB 转录因子在蔷薇科植物中已有相关研究报道。例如,在梨^[24]、五叶草莓^[25]、月季^[26]中分别鉴定出了 184、101、121 个 R2R3-MYB 家族基因。本研究利用宣木瓜的全长转录组,筛选出 31 个 R2R3-MYB 转录因子,其数量少于报道的其他蔷薇科植物,推测与本研究基于转录组数据筛选有关,可能仅覆盖当前组织/时期表达的成员,不

能代表全基因组完整 MYB 家族。为了研究宣木瓜和拟南芥 R2R3-MYB 转录因子家族的进化关系,本研究将 31 个宣木瓜 R2R3-MYB 成员与 126 个拟南芥 R2R3-MYB 成员进行系统发育比较。结果显示,共有 11 个宣木瓜成员分别聚类在拟南芥的 S4、S5、S6、S7、S11 等亚组中。其中,聚类在 S4 亚组的 CsMYB1、CsMYB2 与已知调控黄酮醇合成的 AtMYB12、AtMYB111 聚为一支^[27],这种亚组共聚现象提示,宣木瓜与拟南芥在 R2R3-MYB 蛋白序列上具有较高的同源性,推测它们在功能上同样较为保守,可能分别参与黄酮类化合物或苯丙烷类生物合成途径的调控^[28]。进一步对 CsMYBs 的保守基序及基因结构进行分析发现,属于同一亚组的 CsMYBs 通常展现出高度相似的保守基序组成及外显子-内含子分布模式,这种结构上的共源性往往预示着功能上的保守性。在本研究所鉴定的大部分成员中,均检测到 Motif1、Motif2 和 Motif6 这 3 个保守基序。这些保守结构特征表明宣木瓜 R2R3-MYB 转录因子具备执行其潜在生物学功能所需的分子基础^[29]。

前期研究表明,多种植物黄酮类化合物的生物合成受到 R2R3-MYB 转录因子的调控。例如,茶树中的 CsMYB1 能够正向调控茶树中没食子酰基化儿茶素的生物合成^[30]。黄瓜中的 CsMYB60 通过直接结合类黄酮生物合成基因启动子区域的基序来调控表皮着色^[31]。泡核桃中的 JsMYB141 通过调控 JsPAL、JsCHS、JsF3'5'H、JsFLS 的转录水平正调控杨梅素和芦丁的含量,而 JsMYB170 则通过调控 JsCHS、JsCHI 和 JsFLS 的转录水平正调控山奈酚、槲皮素和芦丁的含量^[32]。黄芩中 SbMYB12 的过表达可显著促进黄芩苷、黄芩素等类黄酮的积累^[33]。基于对宣木瓜 R2R3-MYB 家族基因表达模式的分析,本研究筛选出 14 个在果实组织(果皮或果肉)中表达水平显著高于叶片的 CsMYBs。进一步将这 14 个 CsMYBs 与各类黄酮化合物含量进行相关性分析,最终筛选出 6 条可能参与调控宣木瓜黄酮类化合物合成的候选基因 CsMYBs。进一步将这 14 个 CsMYBs 与各类黄酮化合物含量进行相关性分析,最终筛选出 6 条可能参与调控宣木瓜黄酮类化合物合成的候选基因:CsMYB1、CsMYB2、CsMYB14、CsMYB19、CsMYB21、CsMYB25。这 6 条候选基因的表达水平与多种黄酮类化合物(尤其是儿茶素、表儿茶素、芦丁等)的积累呈显著正相关,提示这

些基因可能正向调控宣木瓜黄酮类化合物的生物合成。相比之下, *CsMYB4*、*CsMYB5* 及 *CsMYB29* 等成员与黄酮积累的相关性较低。植物 R2R3-MYB 转录因子广泛参与黄酮代谢途径的调控, 且往往表现出对特定黄酮组分的调控特异性。例如, 拟南芥 *AtMYB12* 特异性激活黄酮醇合成途径中的 *CHS*、*FLS* 等基因, 促进山柰酚和槲皮素的积累^[34]; 本研究中 *CsMYB1* 与儿茶素、*CsMYB21* 与芦丁的显著正相关关系, 提示宣木瓜中不同 CsMYBs 可能分工调控不同分支的黄酮代谢通路。值得注意的是, 儿茶素和表儿茶素是宣木瓜中重要的黄酮类活性成分, 本研究发现 4 个 *CsMYBs* (*CsMYB1*、*CsMYB2*、*CsMYB14*、*CsMYB19*) 与此类成分呈正相关, 推测这些基因可能参与调控宣木瓜果实中黄酮类化合物的合成。RT-qPCR 进一步证实, 这 6 条 *CsMYBs* 均在果肉和果皮中高表达。这些候选 MYB 转录因子是否参与调控宣木瓜黄酮代谢途径, 有待后续通过转录因子与黄酮代谢途径相关功能基因的互作验证进行深入探究。

综上所述, 本研究系统揭示了宣木瓜 R2R3-MYB 家族成员的结构多样性、进化保守性及组织特异性表达特征。通过转录组与代谢组联合分析, 解析了黄酮类化合物在不同组织中的分布特征, 并筛选出 6 个与黄酮积累密切相关的候选基因 (*CsMYB1*、*CsMYB2*、*CsMYB14*、*CsMYB19*、*CsMYB21* 及 *CsMYB25*)。本研究为解析宣木瓜黄酮代谢的分子调控机制提供了重要依据, 对其药效物质挖掘及品质提升具有重要意义。

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: 168.
- [2] 彭华胜, 程铭恩, 王德群, 等. 药用木瓜的资源与采收加工调查 [J]. 中华中医药杂志, 2009, 24(10): 1296-1298.
- [3] 李时珍. 本草纲目 [M]. 张守康. 主校. 北京: 中国中医药出版社, 1998: 749-750.
- [4] 蒋佳慧, 叶六奇. 基于 SWOT-AHP 模型的安徽省中药材产业发展战略分析 [J]. 北方园艺, 2023(19): 135-142.
- [5] Huang W F, He J W, Nisar M F, et al. Phytochemical and pharmacological properties of *Chaenomeles speciosa*: An edible medicinal Chinese Mugua [J]. *Evid Based Complementary Altern Med*, 2018, 2018(1): 9591845.
- [6] Tao W L, Zhao C Y, Lin G X, et al. UPLC-ESI-QTOF-MS/MS analysis of the phytochemical compositions from *Chaenomeles speciosa* (Sweet) Nakai fruits [J]. *J Chromatogr Sci*, 2022, 61(1): 15-31.
- [7] Duan Z H, Jin C, Deng Y, et al. Exploring the chondroprotective effect of *Chaenomeles speciosa* on glucose-6-phosphate isomerase model mice using an integrated approach of network pharmacology and experimental validation [J]. *J Ethnopharmacol*, 2023, 314: 116553.
- [8] Wu Y, Wen J, Xia Y P, et al. Evolution and functional diversification of R2R3-MYB transcription factors in plants [J]. *Hortic Res*, 2022, 910.1093: hr.
- [9] Wu M, Zhang Y, Guo P, et al. Genome-wide identification of R2R3-MYB transcription factor family in *Styphnolobium japonicum* and their function roles in flavonoid biosynthesis during the flower development [J]. *Ind Crops Prod*, 2025, 233: 121157.
- [10] Zhu M J, Wang Q Q, Tu S, et al. Genome-wide identification analysis of the R2R3-MYB transcription factor family in *Cymbidium sinense* for insights into drought stress responses [J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(4): 3235.
- [11] Zhang Y C, Li X C, Qu X L, et al. Identification and characterization of sub-group 4 R2R3-MYB members and their functions in phenylpropanoid and flavonoid regulation in tobacco [J]. *Curr Plant Biol*, 2024, 37: 100317.
- [12] 崔占虎, 李淑娇, 满永宏, 等. 艾草 R2R3-MYB 转录因子家族成员的鉴定及表达分析 [J]. 中国中药杂志, 2024, 49(16): 4407-4419.
- [13] 曾娟, 龙雨青, 付学森, 等. 灰毡毛忍冬 MYB 转录因子家族成员的挖掘及鉴定 [J]. 中国中药杂志, 2023, 48(8): 2103-2115.
- [14] 李谋亮, 张晓妮, 林胜男, 等. 月季 R2R3-MYB 转录因子全基因组鉴定与分析 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(21): 7018-7029.
- [15] Liang H, Liu W W, Zhao Z Q, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the WRKY transcription factors related to sesquiterpenes biosynthesis in *Atractylodes lancea* [J]. *Front Genet*, 2025, 16: 1551991.
- [16] Miao J, Zhao C C, Li X, et al. Chemical composition and bioactivities of two common *Chaenomeles* fruits in China: *Chaenomeles speciosa* and *Chaenomeles sinensis* [J]. *J Food Sci*, 2016, 81(8): H2049-H2058.
- [17] Tian H Y, Li X, An L Z, et al. Genetic variation, functional composition, biological activity, and diverse applications of *Chaenomeles*: A review of current knowledge [J]. *Food*

- Chem*, 2025, 485: 144404.
- [18] Batiha G E, Beshbishy A M, Ikram M, *et al.* The pharmacological activity, biochemical properties, and pharmacokinetics of the major natural polyphenolic flavonoid: Quercetin [J]. *Foods*, 2020, 9(3): 374.
- [19] 陈欣欣, 施晓伟, 马培元, 等. 覆盆子指纹图谱分析及多成分含量测定 [J]. 中国现代应用药学, 2025, 42(12): 2063-2070.
- [20] Cheng C Z, Guo Z W, Li H, *et al.* Integrated metabolic, transcriptomic and chromatin accessibility analyses provide novel insights into the competition for anthocyanins and flavonols biosynthesis during fruit ripening in red apple [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 975356.
- [21] 何靖容, 商亚芳, 马意龙, 等. 不同产地宣木瓜不同部位活性成分比较分析 [J]. 食品工业, 2025, 46(3): 123-127.
- [22] Hou M Y, Shi J C, Lin C Y, *et al.* Ultrasound-assisted extraction of triterpenoids from *Chaenomeles speciosa* leaves: Process optimization, adsorptive enrichment, chemical profiling, and protection against ulcerative colitis [J]. *Ultrason Sonochem*, 2024, 111: 107136.
- [23] 殷彪. 宣木瓜叶中生物活性物质提取分离研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2007.
- [24] Feng S Q, Xu Y C, Yang L, *et al.* Genome-wide identification and characterization of R2R3-MYB transcription factors in pear [J]. *Sci Hortic*, 2015, 197: 176-182.
- [25] Xie L M, Wang Y N, Tao Y T, *et al.* Genome-wide identification and analysis of anthocyanin synthesis-related R2R3-MYB genes in *Fragaria pentaphylla* [J]. *BMC Genom*, 2024, 25(1): 952.
- [26] Han Y, Yu J Y, Zhao T, *et al.* Dissecting the genome-wide evolution and function of R2R3-MYB transcription factor family in *Rosa chinensis* [J]. *Genes*, 2019, 10(10): 823.
- [27] Zhou Z L, Zhang Y, Jiang L L, *et al.* Genetic basis of UV bullseye size variations in turnip rape (*Brassica rapa* subsp. *oleifera*) [J]. *Plant Biotechnol J*, 2026, 24(5): 3189-3200.
- [28] Wang Y J, Zhang Y, Fan C J, *et al.* Genome-wide analysis of MYB transcription factors and their responses to salt stress in *Casuarina equisetifolia* [J]. *BMC Plant Biol*, 2021, 21(1): 328.
- [29] 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.
- [30] Li P H, Fu J M, Xu Y J, *et al.* CsMYB1 integrates the regulation of trichome development and catechins biosynthesis in tea plant domestication [J]. *New Phytol*, 2022, 234(3): 902-917.
- [31] Xu X W, Zhu Y, Yuan Y, *et al.* R2R3-MYB transcription factor CsMYB60 controls mature fruit skin color by regulating flavonoid accumulation in cucumber [J]. *Plant J*, 2024, 119(2): 796-813.
- [32] Li C X, Huang D, Wei R, *et al.* Genome-wide characterization, identification, and function analysis of candidate JsMYB genes involved in regulating flavonol biosynthesis in *Juglans sigillata* Dode [J]. *Sci Hortic*, 2023, 317: 112044.
- [33] Wang W T, Hu S Y, Yang J, *et al.* A novel R2R3-MYB transcription factor SbMYB12 positively regulates baicalin biosynthesis in *Scutellaria baicalensis* Georgi [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(24): 15452.
- [34] Stracke R, Ishihara H, Huep G, *et al.* Differential regulation of closely related R2R3-MYB transcription factors controls flavonol accumulation in different parts of the *Arabidopsis thaliana* seedling [J]. *Plant J*, 2007, 50(4): 660-677.

[责任编辑 时圣明]