

荔枝 LcGAMYB 基因家族鉴定及矮化相关分子标记开发

符书英¹, 杨明超¹, 陈 丁¹, 何玉坤¹, 邓海达¹, 陈 哲^{1,2}, 严婷婷¹, 王祥和^{1,2},
胡福初^{1,2*}

1. 海南省农业科学院热带果树研究所/农业农村部热带果蔬遗传资源评价利用重点实验室(部省共建)/海南省热带果树生物学重点实验室/农业农村部海口热带果树科学观测实验站, 海南海口 571100; 2. 海南省农业科学院三亚研究院, 海南三亚 572000

摘 要: 矮化是荔枝重要的育种与栽培性状。本研究以矮化相关的候选基因 *LcGAMYB23* 为核心, 基于前期 QTL 定位结果, 系统评估 MYB 家族背景及其分子应用潜力。通过全基因组层面的生物信息学鉴定, 共获得 151 个 *LcMYB* 家族成员。保守基序与结构域解析表明, 所有成员均含 Myb_DNA-binding 结构域, 表明该家族在荔枝中序列保守性较高。进一步克隆并比对 3 个乔化荔枝品种(9918、妃子笑、三月红)和 3 个矮化荔枝品种(糯米糍、鸭姆笼、紫娘喜)的 *LcGAMYB23* 序列, 发现两类材料在该基因上存在稳定的序列差异。基于差异单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点设计分子标记, 并在 70 个品种中验证, 结果显示, 该标记可在 cDNA 水平有效区分乔化与矮化类型, 且在 DNA 水平判别结果一致。上述结果为荔枝矮化性状的分子分型与分子辅助育种提供了有效工具, 并为 *LcGAMYB23* 的功能阐释奠定基础。

关键词: 荔枝; *LcGAMYB23*; 基因家族; 生物信息学分析; 分子标记

中图分类号: S667.1 文献标志码: A

Identification of the LcGAMYB Gene Family in *Litchi chinensis* and Development of Molecular Markers Associated with Dwarfing

FU Shuying¹, YANG Mingchao¹, CHEN Ding¹, HE Yukun¹, DENG Haida¹, CHEN Zhe^{1,2},
YAN Tingting¹, WANG Xianghe^{1,2}, HU Fuchu^{1,2*}

1. Institute of Tropical Fruit Trees, Hainan Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Tropical Horticultural Genetic Resources Evaluation and Utilization (Jointly Established with Hainan Province), Ministry of Agriculture and Rural Affairs / Hainan Provincial Key Laboratory of Tropical Fruit Tree Biology / Haikou Scientific Observation and Experiment Station for Tropical Fruit Trees, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Haikou, Hainan 571100, China; 2. Sanya Research Institute of Hainan Academy of Agricultural Sciences, Sanya, Hainan 572000, China

Abstract: Dwarfism is a key trait for *Litchi chinensis* breeding and cultivation. Focusing on the candidate gene *LcGAMYB23* implicated in dwarfism by prior quantitative trait locus (QTL) mapping, we evaluated the MYB transcription factor family background and its molecular application potential. A genome-wide bioinformatic survey identified 151 members of the *LcMYB* gene family. Conserved motif and domain analyses showed that all family members harbored the canonical Myb_DNA-binding domain, indicating high sequence conservation in *litchi*. We further cloned and sequenced *LcGAMYB23* from three standard (non-dwarf) cultivars (9918, Feizixiao, FZX; Sanyuehong, SYH) and three dwarf cultivars (Nuomici, NMC; Yamulong, YML; Ziniangxi, ZNX), and detected consistent sequence differences between the two groups. Based on the divergent single-nucleotide polymorphism (SNP) sites, we developed molecular markers and vali-

收稿日期 2025-11-03; 接受日期 2025-11-20

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 32260743); 海南省科技人才创新项目(No. KJRC2023C17); 国家荔枝龙眼产业技术体系项目(No. CARS-32-21)。

作者简介 符书英(1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 荔枝遗传育种。*通信作者(Corresponding author): 胡福初(HU Fuchu), E-mail: hufuchu@163.com。

dated them across 70 cultivars. The markers effectively discriminated standard versus dwarf types at the cDNA level, with concordant results at the genomic DNA level. The findings would provide practical tools for molecular typing and marker-assisted selection of dwarfism in *litchi* and lay the groundwork for functional elucidation of *LcGAMYB23*.

Keywords: lychee; *LcGAMYB23*; gene family; bioinformatics analysis; molecular marker

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2026.03.004

荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 是我国热带和亚热带地区的重要经济果树,栽培历史悠久,种质资源丰富,主要分布于广东、广西、海南、云南、福建和四川等地^[1]。荔枝果实鲜美多汁,富含多酚类化合物,具有抗氧化、降血糖和护肝等多种重要功能^[2-3]。然而,荔枝为高大乔木,树高常可达数十米,给果园管理、采收及机械化作业带来显著困难。为解决上述问题,果树矮化栽培技术应运而生。我国自 20 世纪 70 年代末至 80 年代初开始系统研究,并于 90 年代得到快速发展^[4]。与苹果、梨、樱桃等依赖矮化砧木或矮化品种不同,生产上荔枝主要通过重度修剪控冠,而非采用矮化砧木或矮化品种,这不仅造成生物量与养分流失,也显著增加人工与投入成本,不利于果园的轻简化管理^[5]。在人工成本上升与果园化肥农药减施的背景下,传统的修剪矮化模式已难以满足现代果业发展需求。因此,解析荔枝矮化性状的分子基础并培育遗传型矮化品种已十分迫切。近年来,矮化性状的鉴定、评价与遗传利用持续推进,为相关分子育种奠定基础^[5]。

近年来,对荔枝矮化性状的形成及其分子调控已取得初步进展。基于代谢组学与转录组学的联合分析显示,乔化与矮化材料在赤霉素(GA)代谢和信号转导相关基因的表达上存在显著差异,表明 GA 通路可能是株高调控的关键环节^[6]。在此基础上, HU 等^[7]以紫娘喜×妃子笑杂交群体为材料,利用 GBS (Genotyping-by-Sequencing, 通过测序进行基因分型)构建高密度遗传图谱(平均遗传距离 0.57 cM),对矮化相关性状进行 QTL 定位,共获得 37 个 QTL 和 126 个候选基因。其中, *GAMYB* 因其处于 GA 信号网络的关键节点而受到重点关注^[7]。其他物种研究亦支持其功能:在大豆中, GA 诱导 *GAMYB* 表达, *GmGAMYB* 过表达通过上调 *GmGA20ox* 显著提高株高并增强 GA 敏感性^[8]。

GAMYB 属于 R2R3-MYB 转录因子家族,在赤霉素信号通路中起正调控作用,参与调节茎秆伸长、花芽诱导、花药及种子发育等过程。MYB

转录因子家族广泛存在于植物,具有高度保守 DNA 结构域,其数量庞大,功能多样^[9]。MYB 转录因子按照其 N-末端 MYB 基序的不同,可被分为 R1、R2、R3^[10],根据这 3 种 MYB 基序重复的类型和数目不同,又可将整个 MYB 转录因子家族分为四大类:4R-MYB、3R-MYB、1R-MYB 和 R2R3-MYB^[10],而 R2R3-MYB 是 MYB 家族中成员数量最多的一类^[11]。MYB 类转录因子是调控植物生长发育的关键转录因子,其在植物次生代谢物质合成、逆境胁迫响应、细胞形态建成、激素应答等多个层面均有参与^[12]。1987 年, PAZ-ARES^[13]首次从玉米中分离鉴定到植物的第一个 MYB 类转录因子 *ZmC1*,其被证实参与调节玉米中花青素的生物合成过程。此后,越来越多的 MYB 转录因子在水稻、矮牵牛、金鱼草、葡萄属等植物中被鉴定并克隆到^[14]。

因此,本研究基于荔枝参考基因组,对 MYB 转录因子家族开展系统分析,完成家族成员的全基因组鉴定、系统发育关系与保守结构特征解析,并重点聚焦 *LcGAMYB23*。在此基础上,克隆并比对不同乔化程度品种的 *LcGAMYB23* 序列,开发并验证可区分乔化与矮化材料的 SNP 分子标记。该研究为阐明 *LcGAMYB23* 基因的生物学功能及其在荔枝矮化性状调控中的分子机制提供理论依据,同时为荔枝矮化研究与分子育种提供基因资源与技术支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

75 份荔枝品种采自永发基地(表 1),样品用液氮快速冷冻后置于-80℃冰箱内保存,备用。

1.2 方法

1.2.1 荔枝 MYB 家族成员鉴定及理化性质分析 荔枝基因组及注释文件来自 SapBase (<https://www.sapindaceae.com>), MYB 保守结构域 HMM 文件(PF00249)来自 Pfam (<https://www.ebi.ac.uk/interpro/entry/pfam/#table>),利用 TBtools 软件中的 HmmerSearch 工具筛选含 MYB 结构域的序列,

表 1 不同品种信息
Tab. 1 Information on different varieties

品种编号 Variety No.	品种名称 Variety name	乔化类型 Qiaohua type	品种编号 Variety No.	品种名称 Variety name	乔化类型 Qiaohua type	品种编号 Variety No.	品种名称 Variety name	乔化类型 Qiaohua type
1	B13	乔化	26	永中 140	乔化	51	沙坑种	矮化
2	D13	乔化	27	特早 1639	乔化	52	陈紫	矮化
3	9919	乔化	28	永中 2	乔化	53	雪怀子	矮化
4	127	乔化	29	永中 136	乔化	54	鸡嘴荔	矮化
5	燎原一号	乔化	30	永中 1-2	乔化	55	黑叶	矮化
6	早糯	乔化	31	特早 1824	乔化	56	硬枝早红	矮化
7	B7	乔化	32	特早 989	乔化	57	禾虾串	矮化
8	B14	乔化	33	特早 559	乔化	58	凤鸡头	矮化
9	098	乔化	34	特早 1463	乔化	59	尚书怀	矮化
10	99149	乔化	35	特早 810	乔化	60	怀枝	矮化
11	9918	乔化	36	特早 543	乔化	61	猪母乳	矮化
12	妃子笑	乔化	37	特早 572	乔化	62	糯米糍	矮化
13	三月红	乔化	38	特早 1507	乔化	63	海科青皮	矮化
14	仙桃荔	乔化	39	永中 135	乔化	64	鸭母笼	矮化
15	楠西早生	乔化	40	特早 256	乔化	65	白糖罂	矮化
16	井岗红糯	矮化	41	特早 53	乔化	66	桂味	矮化
17	双喜荔	矮化	42	特早 247	乔化	67	绿巨人	矮化
18	王紫荔	矮化	43	特早 1495	乔化	68	巨美人	矮化
19	岭丰糯	矮化	44	特早 780	乔化	69	祥和荔	矮化
20	紫娘喜	矮化	45	特早 1783	乔化	70	元宝荔	矮化
21	无核荔	矮化	46	特早 659	乔化	71	早糯一号	乔化
22	龙潭荔	矮化	47	特早 353	乔化	72	早荔一号	乔化
23	越州红	矮化	48	特早 1626	乔化	73	桂早荔	乔化
24	新球蜜荔	矮化	49	小金钟	矮化	74	KOM	矮化
25	中巴 1	乔化	50	桂林	矮化	75	科技一号	矮化

筛选阈值设为 $E\text{-value}<1e-10$ 。并利用在 TBtools 软件中进行 Blast 同源比对作为互证,对 2 种方法筛选到的候选序列取并集,确定 LcMYB 家族成员。随后利用 TBtools 软件计算蛋白质理化性质及基因与染色体坐标信息,并通过“Gene Location Visualize from GTF/GFF”模块进行染色体定位可视化。

1.2.2 系统进化分析 在 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)数据库,通过 BLAST 获取龙眼、苹果、野苹果、花海棠、白梨、秋子梨和梨共 7 个物种的 MYB 转录因子家族蛋白序列,使用 TBtools 软件对荔枝和其他果树的蛋白序列进行多重序列比对,使用 trimAL 工具修剪后,利用在线工具 NGPhylogeny.fr (<https://ngphylogeny.fr>) 的 One Click 模式构建系统发育树,并使用在线网站 iTOL (<https://itol.embl.de>) 对结果进行美化。

1.2.3 保守基序与结构域分析 利用 NCBI CD-search(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 在线网站进行保守结构域分析,使用 MEME (<https://meme-suite.org/meme>) 在线网站的经典模式分析基因保守基序,设置期望的基序数量为 10。并利用 TBtools 软件中的 Gene Structure View (advanced) 工具进行可视化。

1.2.4 不同荔枝品种中 LcGAMYB23 序列获取及比对 在海南省农业科学院热带果树研究所永发基地,采集 9918、妃子笑(FZX)、三月红(SYH)、糯米糍(ZNX)、鸭姆笼(YML)、紫娘喜(NMC) 6 个荔枝品种的叶片样品。使用华越洋总 RNA 提取试剂盒提取总 RNA,使用翌圣反转录试剂盒 [AdvanceFast 1st Strand cDNA Synthesis Kit(No Dye)] 进行反转录,获得 cDNA。使用引物 LcGAMYB23-F/R 对 LcGAMYB23 基因进行克隆,

委托广州艾基生物技术有限公司测序，获得各品种的 *LcGAMYB23* 序列，随后使用 DNAMAN 8 软件进行序列比对分析。

1.2.5 *LcGAMYB23* 在荔枝不同组织或器官中的表达模式分析 不同荔枝组织或器官样品采自永发基地，模板 cDNA 获取方法同 1.2.4。使用翌圣 Hieff UNICON® ColorGPS qPCR SYBR Green Master Mix (High Rox) 试剂盒，在 RT-qPCR 仪上进行 cDNA 扩增。每个处理设置 3 个生物学重复，每个生物学重复包含 3 个技术重复。引物 (F: CGAAGAGGAGCACCGCATCATC，R: CCA-GGCAACTCAGGAACCATACG) 由北京擎科生物科技股份有限公司合成。使用 SPSS 25.0 软件进行单因素方差分析及 Tukey 多重比较检验。

1.2.6 *LcGAMYB23* 在不同品种中 SNP 位点鉴定 不同荔枝品种叶片样品采自三门坡基地，模板 cDNA 获取方法同 1.2.4。将不同荔枝品种分为乔化品种和矮化品种，分类方法同胡福初等^[5]的综合评价标准，该方法基于枝梢长度、枝梢直径、复叶柄长度、复叶柄直径、节间长度、叶片长度、叶片宽度和叶片厚度等 8 个形态指标进行综合分析，得到一个介于 0~1 之间的 *D* 值，本研究将 *D* 值 ≥ 0.25 的品种划分为矮化品

种，*D* 值 <0.25 划分为乔化品种。针对乔化品种 9918 设计不同 SNP 位点的引物，使用 2×Hieff® PCR Master Mix (With Dye) 进行 PCR 扩增，PCR 产物经 1%琼脂糖凝胶电泳，于凝胶成像仪下观察条带大小。

1.3 数据处理

试验数据通过 Excel 软件进行分析，计算标准差及平均值，使用 SPSS 软件进行单因素方差分析和 Tukey 多重范围检验。

2 结果与分析

2.1 *LcMYB* 基因家族的全基因组鉴定与理化性质分析

基于 Pfam 隐马尔可夫模型 (PF00249) 对荔枝基因组进行搜索，共鉴定出 151 个 *LcMYB* 转录因子 (表 2)。理化性质分析表明：蛋白长度范围为 74~1052 个氨基酸 (最短 LITCHI031740，最长 LITCHI001799)，相对分子质量为 8.6~113.8 kDa，理论等电点 (pI) 为 4.97~10.35 (LITCHI022841 与 LITCHI021910)，不稳定系数介于 30.77~73.67 之间；其中 14 个成员的不稳定系数 <40 ，判定为稳定蛋白，其余为不稳定蛋白。总平均亲水性均为负值，表明 *LcMYB* 转录因子家族均为亲水性蛋白。

表 2 荔枝 MYB 转录因子家族的理化性质
Tab. 2 Physicochemical Properties of MYB transcription factor family in litchi

基因序列 ID Gene sequence ID	氨基酸数目 Number of amino acid	分子质量 Molecular weight/kDa	等电点 Theoretical pI	不稳定系数 Instability index	脂肪指数 Aliphatic index	总平均亲水性 Grand average of hydropathicity
LITCHI014298	315	35.6385	6.13	50.28	64.76	-0.691
LITCHI014405	428	47.4801	5.26	40.90	64.00	-0.916
LITCHI015187	267	30.9898	9.10	61.19	67.64	-0.866
LITCHI015318	268	30.2759	5.26	58.79	66.64	-0.696
LITCHI016344	376	42.2150	6.19	56.22	69.07	-0.740
LITCHI016346	376	42.2150	6.19	56.22	69.07	-0.740
LITCHI016377	453	51.3451	7.72	45.91	64.79	-0.904
LITCHI016551	263	29.0350	9.99	44.77	74.56	-0.573
LITCHI016588	231	26.6661	8.21	73.67	64.63	-0.861
LITCHI016823	191	21.7277	9.72	45.92	75.60	-0.865
LITCHI017130	1035	113.8523	5.17	57.12	63.32	-0.641
LITCHI017385	292	32.9358	5.87	58.35	61.82	-0.872
LITCHI017386	303	34.2225	6.55	39.65	71.16	-0.729
LITCHI017387	263	29.7609	8.82	43.98	76.81	-0.719
LITCHI017391	202	23.4455	9.08	52.70	62.33	-1.004
LITCHI017552	494	56.1193	9.18	47.61	72.04	-0.800
LITCHI017553	311	35.2557	6.33	55.57	71.54	-0.733

续表 2 荔枝 MYB 转录因子家族的理化性质

Tab. 2 Physicochemical Properties of MYB transcription factor family in litchi (continued)

基因序列 ID Gene sequence ID	氨基酸数目 Number of amino acid	分子量 Molecular weight/kDa	等电点 Theoretical pI	不稳定系数 Instability index	脂肪指数 Aliphatic index	总平均亲水性 Grand average of hydropathicity
LITCHI017646	321	34.9786	9.24	54.83	68.91	-0.475
LITCHI017696	284	31.6523	6.14	49.56	67.01	-0.563
LITCHI021866	214	23.9053	5.12	45.18	68.88	-0.726
LITCHI021910	91	10.7024	10.35	65.49	83.63	-0.851
LITCHI021911	511	58.2198	9.17	65.07	75.23	-0.791
LITCHI021912	233	27.2400	8.46	46.76	77.00	-0.822
LITCHI022043	328	37.1503	5.96	57.11	69.57	-0.674
LITCHI022244	382	42.4973	5.60	51.34	68.95	-0.618
LITCHI022273	295	31.9308	8.01	70.66	76.37	-0.520
LITCHI022379	219	25.3355	7.67	32.71	71.64	-0.810
LITCHI022401	345	39.8308	8.39	45.67	58.14	-0.923
LITCHI022403	433	49.3069	6.06	45.43	62.79	-0.848
LITCHI022468	369	41.8554	5.63	51.14	59.73	-0.670
LITCHI022758	329	35.3910	7.76	56.68	56.05	-0.662
LITCHI022766	202	23.6548	7.72	63.70	80.59	-0.795
LITCHI022841	271	30.3540	4.97	52.33	73.84	-0.676
LITCHI022986	453	49.5813	5.67	54.56	65.43	-0.627
LITCHI023106	199	22.3413	8.99	35.28	71.56	-0.843
LITCHI023111	1030	115.2529	8.57	49.15	71.93	-0.706
LITCHI023176	298	34.5657	6.00	58.90	65.10	-0.758
LITCHI023219	326	35.5778	9.25	56.29	60.49	-0.701
LITCHI023435	408	46.0635	6.61	55.97	73.11	-0.733
LITCHI023475	249	28.9083	8.72	59.81	64.30	-0.908
LITCHI023507	365	40.9037	5.78	49.14	68.96	-0.640
LITCHI006440	178	20.5616	9.49	48.36	76.69	-0.635
LITCHI006946	313	33.9229	8.53	62.44	63.55	-0.600
LITCHI007121	357	40.1331	6.19	50.74	68.57	-0.620
LITCHI007339	260	29.5024	9.15	50.35	76.12	-0.708
LITCHI008001	344	37.9347	6.36	56.14	79.42	-0.517
LITCHI019748	560	60.6092	5.11	50.35	67.95	-0.537
LITCHI020471	342	38.0998	6.14	41.51	79.30	-0.555
LITCHI020533	206	23.5868	8.93	49.47	77.52	-0.660
LITCHI020546	188	21.7323	6.43	58.88	61.81	-0.906
LITCHI020554	421	47.6957	6.28	49.20	61.64	-0.921
LITCHI020672	285	32.8946	5.17	46.81	71.44	-0.875
LITCHI021137	354	39.8036	6.00	55.11	82.34	-0.540
LITCHI021142	253	29.1396	6.01	58.05	62.13	-0.874
LITCHI021143	277	31.3518	6.09	56.64	63.07	-0.859
LITCHI021301	522	56.4465	6.17	55.29	59.52	-0.684
LITCHI021476	568	64.4590	6.13	55.38	71.76	-0.698
LcGAMYB23	518	57.7909	5.09	59.12	70.39	-0.578
LITCHI023952	346	38.8564	6.05	61.25	63.38	-0.721
LITCHI024273	341	37.9522	7.73	50.19	68.62	-0.781

续表 2 荔枝 MYB 转录因子家族的理化性质

Tab. 2 Physicochemical Properties of MYB transcription factor family in litchi (continued)

基因序列 ID Gene sequence ID	氨基酸数目 Number of amino acid	分子质量 Molecular weight/kDa	等电点 Theoretical pI	不稳定系数 Instability index	脂肪指数 Aliphatic index	总平均亲水性 Grand average of hydropathicity
LITCHI024426	216	24.9096	6.16	48.46	60.00	-0.956
LITCHI024606	363	40.7270	6.45	53.16	51.63	-0.767
LITCHI024833	198	22.6160	5.01	64.47	48.79	-1.007
LITCHI025061	308	34.6239	9.43	55.47	58.28	-0.782
LITCHI025088	459	52.0588	8.46	44.52	65.60	-0.890
LITCHI025092	443	50.2785	8.65	47.60	72.62	-0.826
LITCHI004385	372	41.8095	6.16	54.38	66.80	-0.689
LITCHI004944	207	23.8679	7.79	48.37	77.20	-0.804
LITCHI005054	332	36.4348	9.40	66.29	65.18	-0.668
LITCHI005142	233	26.9673	9.51	52.71	59.40	-1.024
LITCHI005190	491	54.6992	6.02	56.03	48.90	-0.755
LITCHI005214	359	39.9340	8.09	49.42	70.95	-0.597
LITCHI005532	296	31.5660	7.22	47.60	60.95	-0.662
LITCHI005562	325	37.1314	6.20	53.17	61.23	-0.749
LITCHI005739	131	15.7243	9.71	37.18	79.01	-0.518
LITCHI017937	357	39.6261	6.12	58.33	66.89	-0.639
LITCHI018253	308	34.7508	8.99	52.55	54.19	-0.826
LITCHI018292	439	47.6243	5.70	39.01	64.42	-0.580
LITCHI018409	353	40.8818	9.51	62.21	68.90	-0.932
LITCHI018413	573	63.4607	6.85	63.10	60.58	-0.823
LITCHI018530	306	33.2645	8.37	42.31	71.44	-0.497
LITCHI018648	339	37.5410	7.44	56.55	63.30	-0.566
LITCHI018670	229	26.9321	8.20	57.70	61.75	-0.956
LITCHI019273	381	43.6248	8.85	68.03	71.94	-0.813
LITCHI019331	278	32.5386	9.27	60.29	57.88	-0.944
LITCHI019503	408	44.4052	6.65	54.09	65.56	-0.694
LITCHI019516	497	55.4710	6.36	50.08	54.21	-0.758
LITCHI019543	344	38.3256	6.42	58.57	64.74	-0.779
LITCHI012473	101	11.8835	9.75	42.92	61.78	-1.000
LITCHI013257	343	38.5503	7.04	58.19	82.16	-0.550
LITCHI013621	323	35.7223	7.12	36.99	67.40	-0.610
LITCHI013946	596	65.6649	6.69	47.18	53.37	-0.844
LITCHI025391	315	35.8482	5.35	61.17	70.54	-0.745
LITCHI025653	359	40.9381	8.84	65.12	70.89	-0.906
LITCHI025698	222	24.4542	4.88	69.66	58.56	-0.639
LITCHI025771	349	38.2822	8.34	35.76	64.61	-0.521
LITCHI026040	867	99.5536	5.65	45.39	58.99	-1.031
LITCHI026531	391	43.8025	4.98	52.35	64.35	-0.775
LITCHI026605	304	34.4460	5.93	49.22	67.66	-0.774
LITCHI026620	306	34.6191	5.68	53.80	66.27	-0.792
LITCHI026705	450	50.0656	6.54	58.54	65.71	-0.668
LITCHI026770	664	72.2036	5.65	53.84	57.52	-0.825
LITCHI026844	284	32.1330	9.13	44.79	71.73	-0.911
LITCHI027093	236	27.0029	5.91	59.18	62.75	-0.946
LITCHI027373	268	29.8593	7.72	52.21	62.95	-0.809
LITCHI027606	466	50.8775	5.66	47.94	63.48	-0.660

续表 2 荔枝 MYB 转录因子家族的理化性质

Tab. 2 Physicochemical Properties of MYB transcription factor family in litchi (continued)

基因序列 ID Gene sequence ID	氨基酸数目 Number of amino acid	分子质量 Molecular weight/kDa	等电点 Theoretical pI	不稳定系数 Instability index	脂肪指数 Aliphatic index	总平均亲水性 Grand average of hydropathicity
LITCHI030130	411	45.8414	6.19	68.38	74.50	-0.518
LITCHI030248	304	34.4477	8.14	43.34	66.09	-0.801
LITCHI030250	197	23.0109	6.87	68.68	71.78	-1.023
LITCHI030313	160	18.0500	9.78	58.56	84.06	-0.497
LITCHI030315	282	32.1756	5.12	56.31	59.11	-0.878
LITCHI030317	200	23.0264	9.51	41.34	80.40	-0.559
LITCHI030477	358	38.6962	6.50	67.83	62.15	-0.673
LITCHI031740	74	8.6662	10.29	59.96	79.05	-0.599
LITCHI001536	254	28.1704	8.17	52.00	65.31	-0.798
LITCHI001799	1052	113.8763	4.79	51.14	67.40	-0.657
LITCHI002019	288	32.0342	9.02	48.02	68.12	-0.704
LITCHI002020	248	28.5315	9.85	53.53	75.60	-0.833
LITCHI002202	226	25.9225	9.31	53.97	68.10	-0.786
LITCHI002253	451	50.2596	6.64	47.70	60.16	-0.761
LITCHI002909	364	40.5824	6.59	45.00	82.28	-0.624
LITCHI003293	349	38.9232	6.64	45.90	66.25	-0.786
LITCHI003300	393	43.0200	8.56	48.18	66.51	-0.698
LITCHI003359	333	36.5637	6.46	38.89	68.83	-0.749
LITCHI003462	235	27.0074	4.98	62.31	78.85	-0.704
LITCHI003583	974	109.9434	5.22	52.93	71.99	-0.943
LITCHI003584	371	42.0270	8.20	42.74	71.48	-0.635
LITCHI003913	261	29.4349	5.03	35.29	72.07	-0.478
LITCHI008053	504	55.5800	6.01	59.48	68.45	-0.659
LITCHI008136	349	39.8118	5.39	47.31	70.92	-0.732
LITCHI008189	281	32.2426	8.45	43.50	71.21	-0.705
LITCHI008190	270	30.8910	9.38	35.05	62.89	-0.739
LITCHI008191	281	32.0913	8.73	37.39	67.01	-0.702
LITCHI008192	281	32.5057	8.91	40.67	70.43	-0.794
LITCHI008251	222	25.2025	8.14	36.32	71.17	-0.820
LITCHI009134	286	32.7449	5.19	45.19	62.73	-1.001
LITCHI009335	602	67.5630	6.01	45.63	65.93	-0.730
LITCHI009699	381	43.6488	5.12	61.64	59.37	-1.059
LITCHI009777	353	39.7857	6.21	61.19	70.42	-0.605
LITCHI009880	287	32.4244	6.19	56.89	69.62	-0.546
LITCHI009887	369	41.0322	5.97	35.72	76.83	-0.405
LITCHI009897	287	32.4244	6.19	56.89	69.62	-0.546
LITCHI010515	360	39.9178	5.88	52.39	74.03	-0.619
LITCHI010517	327	36.2611	7.69	43.99	76.12	-0.527
LITCHI010915	312	34.0751	8.72	53.39	69.74	-0.621
LITCHI011342	339	38.4026	9.13	53.69	57.58	-0.871
LITCHI011655	279	31.6217	8.98	57.46	70.00	-0.740
LITCHI028489	372	42.1128	5.92	53.68	68.90	-0.613
LITCHI029324	372	42.7234	6.00	45.86	65.22	-0.789
LITCHI029337	208	23.8923	4.68	46.81	60.00	-0.748
LITCHI029518	161	18.2492	5.68	30.77	53.29	-0.883

家族总数的 35%)。值得注意的是, S I、S II、S VI、S IX、S X、S X I 为荔枝特有的小型分支, 分别包含不同数量的 LcMYB 成员, 提示该家族在荔枝中可能存在谱系特异性的收缩或精简。

2.3 LcMYB 转录因子家族染色体定位分析

根据基因染色体定位分析(图 2)发现, LcMYB 基因家族在 15 条染色体上均有分布,

各成员在不同染色体上的分布无明显规律。具体而言, 基因数量最多的是 10 号染色体, 共有 22 个基因, 而 2 号染色体与 9 号染色体上的基因数量最少, 均为 4 个。尽管染色体长度不同, 最长的染色体 Chr1 上也仅分布了 19 个基因, 这表明 LcMYB 基因家族成员的分布与染色体长度无直接关系。而 LcGAMYB23 基因位于 13 号染色体上, 该染色体上有 9 个 LcMYB 基因。

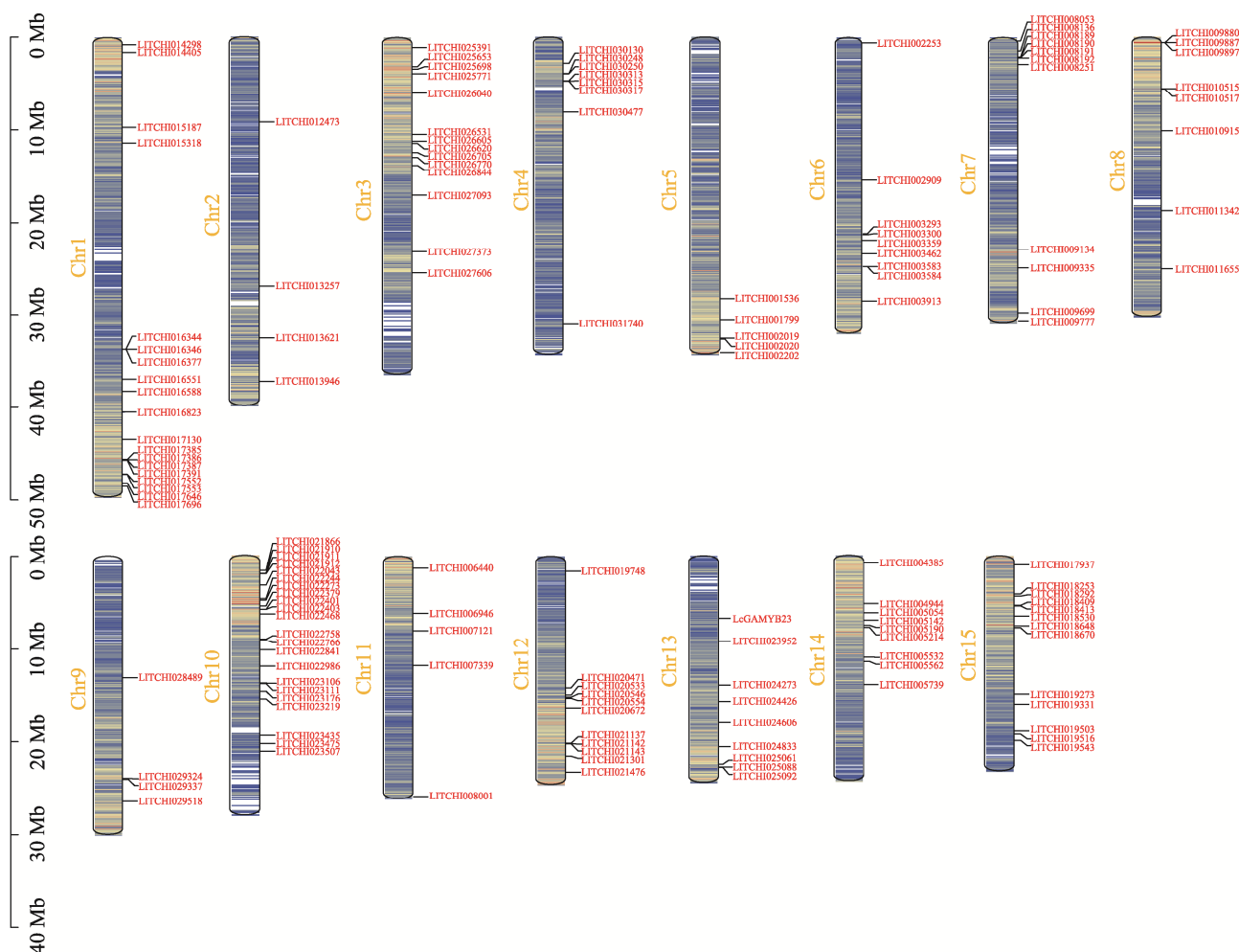


图 2 荔枝 LcMYB 基因家族成员的染色体定位

Fig. 2 Chromosomal localization of LcMYB gene family members in litchi

2.4 荔枝 LcMYB 家族成员基因结构分析

通过研究基因结构能够更好地分析基因功能, 对 LcMYB 基因家族成员的基因结构进行分析(图 3), 发现 LcMYB 基因家族成员的基因长度在 352~3159 bp 之间, 其中, 最短的是 LITCHI031740, 最长的是 LITCHI001799。各成员之间的内含子数与外显子数存在明显差异, 外显子数量最少的为 1 个(LITCHI021910), 最多的为 14 个(LITCHI026040)。在 151 个基因家

族成员中, 有 14 个缺乏 5'UTR 区, 24 个缺乏 3'UTR 区, 其中 12 个成员同时缺乏 5'UTR 区和 3'UTR 区。而 LcGAMYB23 的长度在 1557 bp, 由 1 个内含子和 2 个外显子组成, 存在 5'UTR 区, 但缺乏 3'UTR 区。

2.5 荔枝 MYB 基因家族蛋白保守基序及结构域分析

使用 MEME 鉴定 LcMYB 蛋白的保守基序(图 4), 共鉴定出 10 个保守 Motif(命名为



图 3 荔枝 LcMYB 基因家族成员基因结构

Fig. 3 Gene structure of LcMYB gene family members in litchi

Motif1~Motif10), 在 151 个家族成员里, 有 147 个家族成员含有 Motif3, 占比超过 97%, 而有 122 个家族成员含有 Motif1, 占比超过 80%, *LcGAMYB23* 同时含有 Motif3 和 Motif1。所有基因均含有 *Myb_DNA-binding* 结构域, 其中包括 *LcGAMYB23* 有 46 个基因家族成员有 2 种及以上的保守结构域, 这表明它们在行使 MYB 结构域功能的同时, 可能还具有其他功能。通过对保守基序与结构域的分析可知, *LcMYB* 转录因子家族在荔枝中具有高度保守性。

2.6 *LcGAMYB23* 在荔枝不同组织或器官中的相对表达水平

为探究 *LcGAMYB23* 基因在荔枝各组织中的表达模式, 采用实时荧光定量 PCR 检测 *LcGAMYB23* 基因在妃子笑荔枝品种的不同组织或器官中的表达水平, 其不同组织中的表达水平存在明显差异 (图 5)。 *LcGAMYB23* 在花蕾中的表达量最高, 是成熟叶片表达量的 15.2 倍; 在冬梢叶中次之, 是成熟叶片的 9.3 倍。此外, 在雌花和冬梢茎中的表达量也较高。然而, 在白色果肉中的

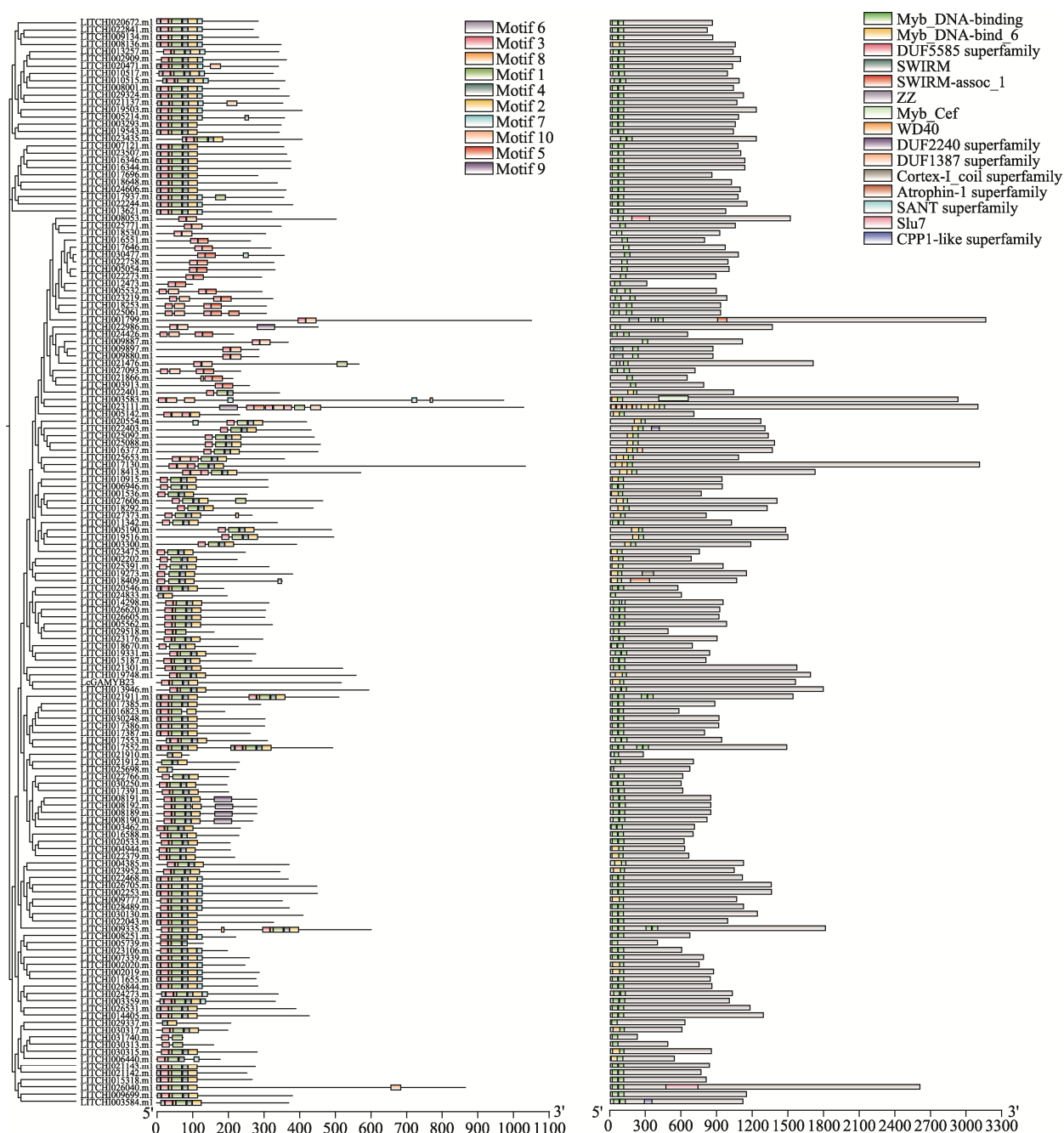


图 4 荔枝 *LcMYB* 基因家族成员的 Motif 及保守结构域
Fig. 4 Motifs and conserved domains of *LcMYB* gene family members in litchi

表达量最低, 仅是成熟叶片的 0.38 倍, 白芽和冬芽中的表达量相近, 进一步表明 *LcGAMYB23* 在叶芽中的表达量相对较低。综上所述, *LcGAMYB23* 在花蕾中特异性高表达, 提示其可能在花发育过程中发挥重要作用。

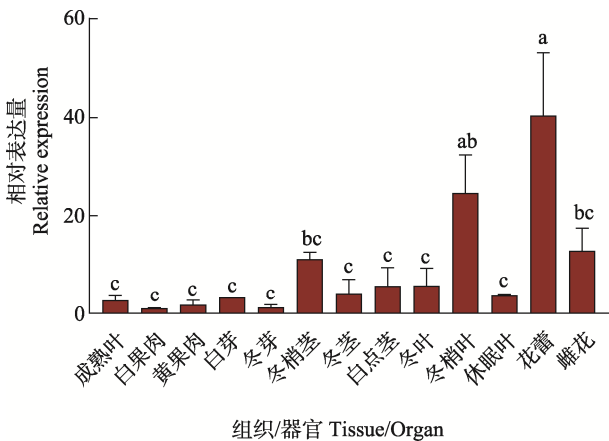
2.7 *LcGAMYB23* 在不同乔化品种中序列分析

为进一步研究 *LcGAMYB23* 与荔枝矮化性状的相关性, 从不同乔化程度的荔枝品种中扩增出 *LcGAMYB23* 基因序列, 并对基因序列比较分析

(图 6), 结果发现, *LcGAMYB23* 在矮化品种 NMC、YML、ZNX 与乔化品种 9918、FZX、SYH 之间存在明确的单核苷酸多态性 (SNP) 差异。基于差异位点, 筛选到 6 个具有判别潜力的 SNP 位点, 并据此设计了对应的反向引物 (表 3) 用于后续标记开发与检测。

2.8 不同品种中 SNP 位点鉴定

通过对乔化与矮化品种存在的不同 SNP 位点设计引物, 在 70 个荔枝品种的 cDNA 模板上进行



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$, $n = 3$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$, $n = 3$).

图 5 *LcGAMYB23* 在不同荔枝组织或器官中的
相对表达量

Fig. 5 Relative expression levels of *LcGAMYB23* in
different lychee tissues or organs

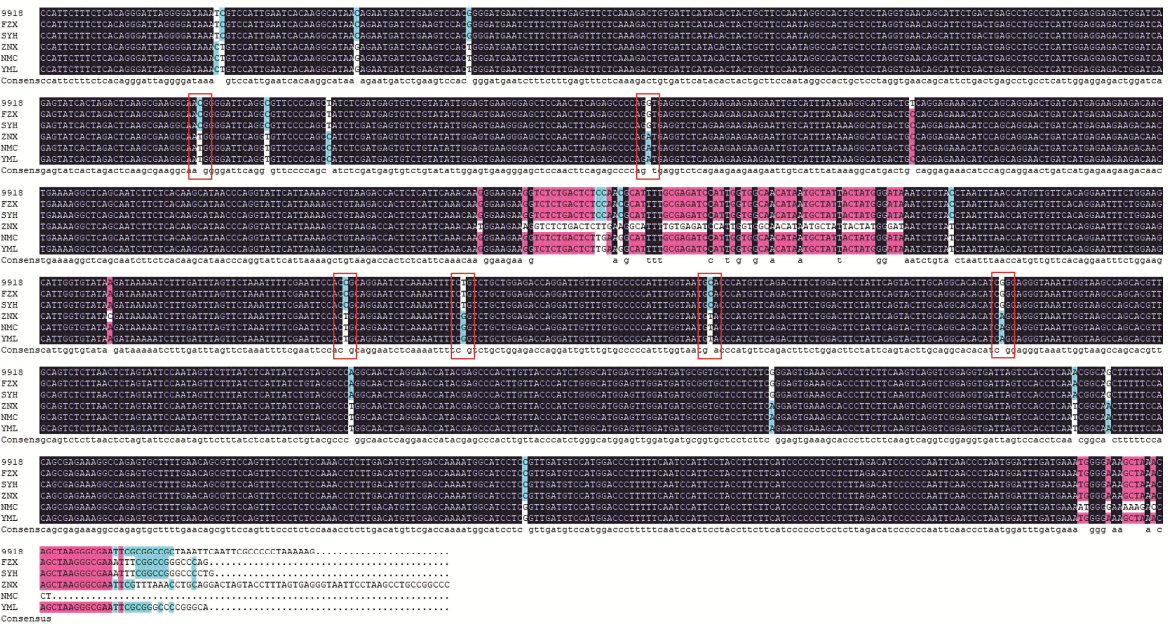


图 6 *LcGAMYB23* 在 6 个不同荔枝品种中的序列比对
Fig. 6 Sequence alignment of *LcGAMYB23* in six different varieties of *Litchi*

表 3 6 个 SNP 位点反向引物

Tab. 3 Reverse primers for 6 SNP Loci

引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence
GAMYB23-R1	GTTGCCTTCGCTTGAGT
GAMYB23-R2	CCTGGGGCTCTGAAGT
GAMYB23-R3	CCTGGGGCTCTGAAGT
GAMYB23-R4	GGTGAATTCGAAAATTTAG
GAMYB23-R5	TGGTCTCCAGCAGACA
GAMYB23-R6	CGATGTGTGCTGCAA

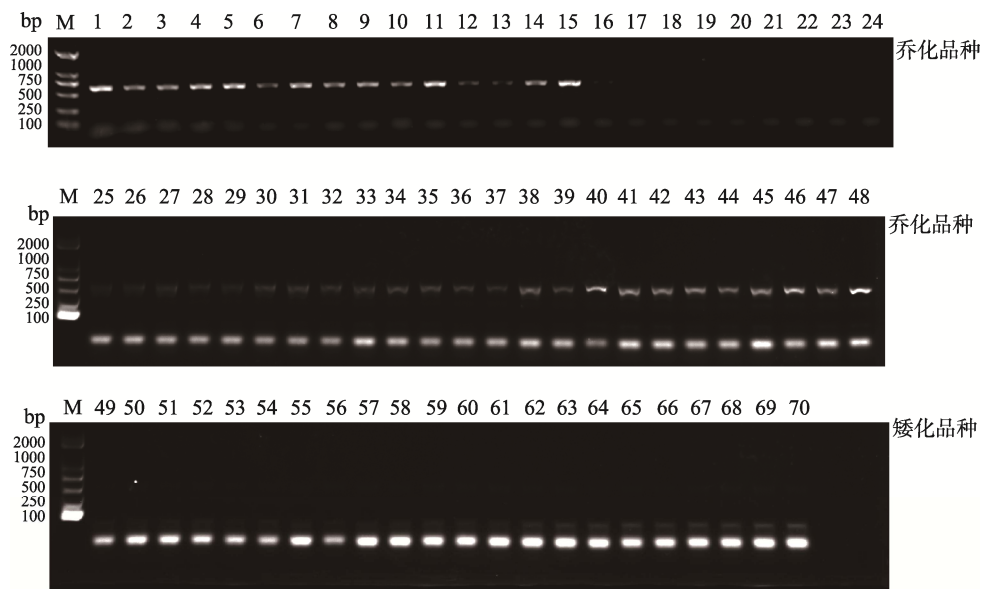
扩增鉴定。琼脂糖凝胶电泳结果显示（图 7），引物 GAMYB23-R5 具有较强的特异性，可与乔化品种 cDNA 序列相结合，在 39 个乔化品种中可稳定扩增出 614 bp 条带，而在 31 个矮化品种未见明显条带，区分乔化与矮化品种，其余 5 对引物未产生具有稳定区分度的特异性条带。

为验证标记在基因组水平的适用性，采用正向引物 F2 与反向引物 R5 对 11 个乔化品种和 6 个矮化品种进行扩增检测。结果显示（图 8），在 DNA 水平上，乔化品种仍能稳定扩增出 614 bp 条带，而矮化品种未见扩增产物，说明该分子标记在 DNA 水平亦能有效区分乔化与矮化品种。

综合 cDNA 与 DNA 两个层面的结果，F2/R5（614 bp）标记对乔化与矮化品种具有一致且明确的区分能力，为后续的品种鉴别与矮化相关分子育种提供了可用工具。

3 讨论

本研究在荔枝基因组中共鉴定到 151 个 LcMYB 家族成员，与拟南芥（126 个）、水稻（155 个）等模式植物的 MYB 家族规模相当，证实 MYB 转录因子作为植物中最大转录因子家族之一的普遍性^[10]。理化性质分析显示，LcMYB 基因家族成员蛋白均为亲水性蛋白，与同属无患子科的龙眼 DIMYB 结果一致^[15]。保守结构域分析显示，

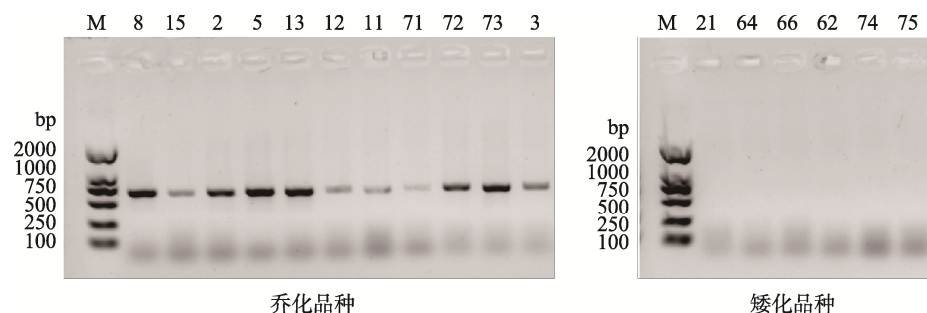


M: DL2000 DNA marker; 图中数字编号分别对应表 1 中材料名称。

M: DL2000 DNA marker; Numerical numbers in the figure correspond to the material names in Tab. 1.

图 7 *LcGAMYB23* 在 70 个不同乔化程度荔枝品种 cDNA 中的检测结果

Fig. 7 Detection results of *LcGAMYB23* in cDNA of 70 litchi varieties at different stages of juvenile development



M: DL2000 DNA marker; 图中数字编号分别对应表 1 中材料名称。

M: DL2000 DNA marker; Numerical numbers in the figure correspond to the material names in Tab. 1.

图 8 *LcGAMYB23* 在 17 个不同乔化程度荔枝品种 DNA 中的检测结果

Fig. 8 Detection results of *LcGAMYB23* in DNA of 17 litchi cultivars at different stages of juvenile development

LcMYB 家族成员 100% 含有 *Myb*_DNA-binding 结构域 (核心功能域), 该结构域负责识别并结合靶基因启动子、介导下游通路的转录。保守基序分析进一步显示, 97% 以上成员保留 Motif3, 这一高保留率体现了 *LcMYB* 基因家族在进化过程中的高度保守性。

在苹果、柑橘多等年生木本果树中, R2R3-MYB 亚家族被广泛证实参与花青素等次生代谢、生根与根系结构建成以及多种激素信号途径的调控^[16]。本研究中, *LcMYB* 家族蛋白结构呈现出高度保守性, 这暗示该家族成员可能在荔枝特有的生长发育过程中发挥重要作用, 如果皮着色、风味物质合成及矮化等。表达谱分析显示, *LcGAMYB23* 在花蕾中呈特异性高表达, 这一表达

模式与拟南芥和水稻中多个 *GAMYB* 同源基因的功能报道一致。在拟南芥中, *AtGAMYB* 主要在种子胚乳和花药绒毡层中高表达, 参与花粉壁形成与种子萌发^[17]; 在水稻中, *OsGAMYB* 则在花药、幼穗中高表达, 突变体表现为花药败育^[18]; 在木本果树苹果中, *MdGAMYB* 在花芽分化期表达量最高, 被证明参与调控开花时间^[19], 在浆果类水果中草莓, *FaGAMYB* 基因在雄蕊、茎尖生长点、花芽和花等生殖器官中表达量较高, 已被证实其在成花诱导及雄蕊原基分化中发挥重要作用^[20]。上述研究表明, *GAMYB* 类基因是赤霉素信号通路的关键应答因子, 可通过调控程序性细胞死亡等过程, 参与花药发育和种子形成^[16, 19]。与上述表达模式相比, *LcGAMYB23* 并未在果实成熟或花芽

分化阶段出现高表达,说明该基因在荔枝中可能发生了功能特化,更偏向于调控花药发育与种皮形成,而非果实品质或开花周期的调控,这可能与荔枝“花期短、果实发育快”的生物学特性相关。结合其表达特征与已知的 GA 信号通路功能,可推测 *LcGAMYB* 可能在荔枝中同时关联生殖发育与株型(矮化)形成,通过较为复杂的调控网络协调生殖生长和营养生长。

在乔化与矮化荔枝品种中克隆 *LcGAMYB23* 基因时发现,其编码序列存在显著的 SNP 差异,该非同义突变可能引起其编码蛋白在三维结构、稳定性或蛋白互作功能上的改变,进而影响其转录调控功能。赤霉素是调控植物节间伸长与株高的核心激素之一^[21],早在 2004 年,李晓波等^[22]解析了赤霉素信号传导途径,证实赤霉素水平降低可导致植株矮化。在大麦和水稻等禾本科植物中,*GAMYB* 作为赤霉素信号通路的关键下游转录因子,可响应 GA 信号并激活一系列与生长相关基因的表达,从而促进茎秆伸长,例如,水稻 *OsGAMYB* 突变体表现为矮化,而拟南芥 *AtGAMYB* 则通过调控 GA 响应基因影响茎伸长^[17,23];在木本果树中,ZHANG 等^[24]在番茄中过表达苹果 *MdGAMYB* 基因增加了转基因番茄的株高,过表达 *MdMYB48* 的拟南芥株系,其株高也高于野生型^[25];在桃树中,*PpMYB52* 的过表达抑制了 GA 合成并促进了 GA 失活,从而间接抑制株高^[26]。据此推测,若荔枝 GA 信号通路中的 *GAMYB* 类基因发生功能性突变,可能削弱其对 GA 信号的响应或下游基因的激活能力,从而成为诱导矮化性状形成的潜在因素之一。结合本研究序列分析结果,乔化与矮化荔枝的 *LcGAMYB23* 基因存在明显序列差异,推测该突变可能导致其蛋白功能或表达调控发生改变,进而干扰赤霉素信号通路,最终影响荔枝的矮化表型。因此,*LcGAMYB23* 很可能成为解析木本果树赤霉素介导株高调控网络关键的候选基因。

综上所述,本研究利用生物信息学手段系统分析荔枝 MYB 基因家族,通过定位 *LcGAMYB23* 基因并开发分子标记,为荔枝的矮化育种提供有力的技术支撑。

参考文献

[1] 胡桂兵,杨胜男,齐文娥. 2025 年全国荔枝生产形势分析

与管理建议[J]. 中国热带农业, 2025(2): 8-16.

HU G B, YANG S N, QI W E. Analysis of China's litchi production in 2025 and management recommendations[J]. China Tropical Agriculture, 2025(2): 8-16. (in Chinese)

[2] DENG M, DENG Y Y, DONG L H, MA Y, LIU L, HUANG F, WEI Z, ZHANG Y, ZHANG M, ZHANG R. Effect of storage conditions on phenolic profiles and antioxidant activity of *litchi* pericarp[J]. Molecules, 2018, 23: 2276.

[3] 张汉辉,刘欣,黎楚然,邹启文,程杏安,刘展眉,周秋艳,蒋旭红. 荔枝果实不同部位的主要酚类物质及其抗氧化活性分析[J]. 仲恺农业工程学院学报, 2022, 35(1): 31-39.

ZHANG H H, LIU X, LI C R, ZOU Q W, CHENG X A, LIU Z M, ZHOU Q Y, JIANG X H. Analysis on main phenolic substances and antioxidant activity of *litchi* fruit from different parts[J]. Journal of Zhongkai University of Agriculture and Technology, 2022, 35(1): 31-39. (in Chinese)

[4] 刘彦红,张志华. 果树矮化机理研究进展[J]. 河北农业大学学报, 2002, 25(增刊 1): 92-94.

LIU Y H, ZHANG Z H. Advances on the physiological and biochemical haracteristics of dwarfing fruit trees[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 2002, 25(Suppl. 1): 92-94. (in Chinese)

[5] 胡福初,陈哲,赵杰堂,冯学杰,吴凤芝,范鸿雁,王祥和,胡桂兵. 荔枝种质资源矮化相关形态指标的鉴定及综合评价[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(3): 775-785.

HU F C, CHEN Z, ZHAO J T, FENG X J, WU F Z, FAN H Y, WANG X H, HU G B. Identification and comprehensive evaluation of dwarfing-related morphological indicators in *litchi* germplasm resources[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(3): 775-785. (in Chinese)

[6] HU F C, CHEN Z, ZHAO J T, WANG X H, SU W B, QIN Y H, HU G B. Differential gene expression between the vigorous and dwarf *litchi* cultivars based on RNA-Seq transcriptome analysis[J]. Public Library of Science One, 2018, 13(12): e0208771.

[7] HU F C, CHEN Z, WANG X H, WANG J B, FAN H Y, QIN Y H, ZHAO J T, HU G B. Construction of high-density SNP genetic maps and QTL mapping for dwarfrelated traits in *Litchi chinensis* Sonn[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2021, 20(11): 2900-2913.

[8] YANG X, LI X, SHAN J, LI Y, ZHANG Y, WANG Y, LI W, ZHAO L. Overexpression of *GmGAMYB* accelerates the transition to flowering and increases plant height in soybean[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 667242.

[9] WU X, XIA M, SU P, ZHANG Y F, TU L C, ZHAO H, GAO W, HUANG L Q, HU Y T. MYB transcription factors in plants: a comprehensive review of their discovery, structure, classification, functional diversity and regulatory mechanism[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 282(2): 136652.

- [10] DUBOS C, STRACKE R, GROTEWOLD E, WEISSHAAR B, MARTIN C, LEPINIEC L. MYB transcription factors in *Arabidopsis*[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(10): 573-581.
- [11] 伍翀, 杨兆春, 秦双双, 袁媛, 黄璐琦, 陈平. 植物 MYB 转录因子研究进展[C]//中华中医药学会中药鉴定分会. 中华中医药学会第十届中药鉴定学术会议暨 WHO 中药材鉴定方法和技术研讨会论文集. 西安: 中华中医药学会, 2010: 126-136.
- WU C, YANG Z C, QIN S S, YUAN Y, HUANG L Q, CHEN P. Research progress on plant MYB transcription factors[C]//Proceedings of the Tenth Chinese Medicine Identification Academic Conference of the Chinese Association of Chinese Medicine & WHO Symposium on Methods and Techniques for the Identification of Chinese Medicinal Materials. Xi'an: China Association of Chinese Medicine, 2010: 126-136. (in Chinese)
- [12] 杨晶婷, 余艳, 高晓蓉, 皮二旭. MYB 类转录因子调控植物耐逆机制的研究进展[J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2021, 20(6): 621-627.
- YANG J T, YU Y, GAO X R, PI E X. Advances in plant MYB transcription factors regulation mechanisms to various stresses[J]. Journal of Hangzhou Normal University (Natural Sciences Edition), 2021, 20(6): 621-627. (in Chinese)
- [13] PAZ-ARES J, GHOSAL D, WIENAND U, PETERSON P A, SAEDLER H. The regulatory *c1* locus of *Zea mays* encodes a protein with homology to myb proto-oncogene products and with structural similarities to transcriptional activators[J]. European Molecular Biology Organization Journal, 1987, 6(12): 3553-3558.
- [14] ZHANG D W, ZHOU H P, ZHANG Y, ZHAO Y Q, ZHANG Y Y, FENG X X, LIN H H. Diverse roles of MYB transcription factors in plants[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2025, 67(3): 539-562.
- [15] LYU X M, TIAN S C, HUANG S L, WEI J B, HAN D M, LI J G, GUO D L, ZHOU Y. Genome-wide identification of the longan *R2R3-MYB* gene family and its role in primary and lateral root[J]. BMC Plant Biology, 2023, 23: 448.
- [16] MA D, CONSTABEL C P. MYB repressors as regulators of phenylpropanoid metabolism in plants[J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(3): 275-289.
- [17] GOAL G F, SHELDON C C, GUBLER F, MORITZ T, BAGNALL D J, MACMILLAN C P, LI S F, PARISH R W, DENNIS E S, WEIGEL D, KING R W. *GAMYB-like* genes, flowering, and gibberellin signaling in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2001, 127(4): 1682-1693.
- [18] AYA K, UEGUCHI-TANAKA M, KONDO M, HAMADA K, YANO K, NISHIMURA M, MATSUOKA M. Gibberellin modulates anther development in rice via the transcriptional regulation of *GAMYB*[J]. The Plant Cell, 2009, 21(5): 1453-1472.
- [19] 樊胜, 雷超, 辛明志, 邵红霞, MUHAMMAD M T, 张东, 韩明玉. 苹果赤霉素信号转导因子 *MdGAMYB* 的克隆和表达分析[J]. 园艺学报, 2017, 44(5): 817-827.
- FAN S, LEI C, XIN M Z, SHAO H X, MUHAMMAD M T, ZHANG D, HAN M Y. Cloning and expression analysis of the gibberellin signal transduction factor *MdGAMYB* in *Malus*[J]. Horticultural Plant Journal, 2017, 44(5): 817-827. (in Chinese)
- [20] 雷恒久, 姚立萍, 王爽, 王彦涛, 郭萧, 李天红. 草莓转录因子基因 *FaGAMYB* 的克隆与表达分析[J]. 中国农业大学学报, 2015, 20(5): 156-163.
- LEI H J, YAO L P, WANG S, WANG Y T, GUO X, LI T H. Cloning and expression analysis of transcription factor *FaGAMYB* in strawberry (*Fragaria*×*Ananassa* Duch.)[J]. Journal of China Agricultural University, 2015, 20(5): 156-163. (in Chinese)
- [21] 李辉, 殷鹏程, 祝步拓, 林浩, 刘志强, 裴雁曦, 牛丽芳. 蒺藜苜蓿株高控制基因 *COSTIN* 的克隆及功能研究[J]. 生物技术进展, 2018, 8(2): 124-131.
- LI H, YIN P C, ZHU B T, LIN H, LIU Z Q, PEI Y X, NIU L F. Identification and characterization of the *COMPACT STALK INTERNODES (COSTIN)* gene required for plant height in *Medicago truncatula*[J]. Current Biotechnology, 2018, 8(2): 124-131. (in Chinese)
- [22] 李晓波, 徐吉臣, 朱立煌. 赤霉素信号转导与植物的矮化[J]. 中国生物工程杂志, 2004(12): 26-31.
- LI X B, XU J C, ZHU L H. Gibberellin signal transduction and plant-dwarfism[J]. China Biotechnology, 2004(12): 26-31. (in Chinese)
- [23] CHEN L, NISHIZAWA T, HIGASHITANI A, SUGE H, WAKUI Y, TAKEDA K, TAKAHASHI H. A variety of wheat tolerant to deep-seeding conditions: elongation of the first internode depends on the response to gibberellin and potassium[J]. Plant Science Journal, 2001, 24(4): 469-476.
- [24] ZHANG X Y, XIANG W, DONG F, TAHIR M M, YANG W W, ZHANG D, ZOU X Y. Overexpression of apple *MdGAMYB* promotes early flowering and increases plant height in transgenic *Arabidopsis* and tomato[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 328: 11280.
- [25] 罗佳伟. 苹果 MYB 家族基因 *MdMYB48* 在干旱胁迫下的功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2025.
- LUO J J. Functional characterization of apple MYB family gene *MdMYB48* in response to drought stress[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2025. (in Chinese)
- [26] ZHANG Y H, TAN Q P, WANG N, MENG X G, HE H J, WEN B B, LI L. *PpMYB52* negatively regulates peach bud break through the gibberellin pathway and through interactions with *PpMIEL1*[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 971482.