果 树 学 报 2026,43(10):2727-2745
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20260396

枣B3基因家族全基因组鉴定和分析

昌孝涛[1],周长宇[1#],潘 登[1],郭晓辉[1],王亚辉[1],叶波涛[2],张延召[2*]

([1]洛阳市林业生态建设发展中心,河南洛阳 471000;[2]洛阳师范学院生命科学学院,河南洛阳 471934)

摘 要:【目的】揭示B3基因家族的组成、结构和进化特征,并阐明其在不同组织中的表达规律。**【方法】**基于枣基因组数据,开展B3基因家族全基因组鉴定、生物信息学分析及转录组表达模式解析。**【结果】**共鉴定到了64个*ZjB3*基因,不均匀地分布在12条染色体上,蛋白氨基酸长度为133~1144 aa,分子质量为15.38~128.26 kDa,等电点为4.05~9.97,64个ZjB3蛋白均定位于细胞核。通过系统发育分析将其划分为5个亚家族(ABI3、ARF、HSI、RAV和REM),不同亚家族成员的基序组成存在明显差异。B3基因家族成员均含有典型的B3结构域,部分亚家族成员还含有额外的功能结构域。B3基因家族成员的基因结构存在明显的亚家族特异性。该家族成员启动子区域富含与激素及光响应相关的元件。B3基因家族同源基因对的Ka/Ks值均小于1,整体受强烈纯化选择,序列与功能高度保守,无明显正选择信号。B3基因家族在不同组织中的表达模式存在差异,参与调控不同的生长发育阶段;同一亚家族的基因表达模式相似,可能具有协同作用。**【结论】**通过基因家族分析并结合转录组数据,揭示了B3基因家族在枣全基因组中的分布、结构及系统发育特征,初步推测其在枣生长发育中发挥重要作用。本文结果为深入研究枣B3基因家族的功能提供了重要的理论依据。

关键词:枣;B3基因家族;生物信息学分析;系统发育;表达模式

中图分类号:S665.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)10-2727-19

Genome- wide identification and analysis of the B3 gene family in *Ziziphus jujuba*

Chang Xiaotao[1], Zhou Changyu[1#], Pan Deng[1], Guo Xiaohui[1], Wang Yahui[1], Ye Botao[2], Zhang Yanzhao[2*]

([1]Luoyang Forestry Ecological Construction Development Centre, Luoyang 471000, Henan, China; [2]College of Life Sciences, Luoyang Normal University, Luoyang 471934, Henan, China)

Abstract:【Objective】*Ziziphus jujuba* Mill., commonly known as Chinese jujube, is an emerging superfruit with high application and market value worldwide. As a representative economic tree species in the Rhamnaceae family, it is well-known for its unique flavor and abundant nutrients, including rich vitamin C, cyclic adenosine monophosphate (cAMP), and soluble sugars. Additionally, jujube has strong tolerance to a variety of abiotic stresses, and boasts outstanding economic and ecological benefits. Originating from the middle and lower reaches of the Yellow River basin in China, jujube is a unique native germplasm resource of the country. After over 7000 years of domestication and cultivation, this species has been widely introduced and planted in nearly 50 countries across the temperate and tropical regions of five continents, forming a globally distributed cultivation pattern. To reveal the composition, structural features, and evolutionary characteristics of the B3 gene family, this study conducted a bioinformatics analysis of the B3 gene family in jujube (*Z. jujuba*), and analyzed its expression patterns across different tissues using transcriptome data.【Methods】Using the jujube reference genome dataset (PRJNA1014986) downloaded from the NCBI database, we adopted a stringent genome-wide bioinformatics screening strategy to identify members of the B3 gene family in jujube. We combined the hidden Markov model profile of the B3 domain (PF02362) obtained from the Pfam database with BLASTp homolo-

收稿日期:2026-06-17 **接受日期:**2026-08-31

基金项目:2025洛阳师范学院枣树省级林木种质资源项目(RV2500000132)

作者简介:昌孝涛,男,研究方向为林木种质资源收集保护和良种培育。E-mail:luoyanglinzhan@163.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail:yzhao_zhang@163.com

gy search against *Arabidopsis thaliana* B3 protein sequences from the TAIR database (E-value ⩽ 1e-10) to screen candidate *ZjB3* genes. After removing redundant sequences, we used InterProScan and CD-Search tools to verify the presence of the typical B3 domain, and retained the qualified sequences as the final members of the gene family. We employed a set of professional bioinformatics tools, including DeepLoc, TBtools, MEME, PlantCARE, KaKs_Calculator, and iTOL, to perform comprehensive multi-dimensional analyses of the *ZjB3* gene family. These systematic analyses covered chromosomal distribution visualization, identification of intragenomic collinearity and evolutionary expansion analysis, construction of a maximum-likelihood phylogenetic tree with 2000 bootstrap replicates, subfamily clustering within the gene family, prediction of conserved motif composition, characterization of exon-intron gene structure and functional domains, genome-wide identification and functional classification of promoter cis-acting elements, and selection pressure assessment of homologous gene pairs through Ka/Ks ratio calculation. Additionally, publicly available high-throughput RNA-Seq data from two jujube cultivars (S21 and Z95) covering eight different tissues (bearing shoot, leaf, stem, phloem, flower, young fruit, enlarging fruit, and mature fruit), as well as data from two other cultivars (Jinsi Xiaozao and Jinkuiwang) covering nine consecutive fruit developmental stages (S1−S9), were used to investigate the spatiotemporal expression patterns of *ZjB3* genes. All raw sequencing reads were subjected to strict quality control using Fastp software to remove adapters and low-quality sequences. After that, genome alignment was performed with Hisat2, and gene expression quantification was completed using featureCounts. Finally, Log_2TPM normalization was used to standardize the expression data for subsequent expression pattern analysis.【Results】A total of 64 *ZjB3* genes were identified, and they are unevenly distributed across 12 chromosomes. The encoded proteins ranged from 133 to 1144 amino acids in length, with molecular weights between 15.38 and 128.26 kDa and isoelectric points between 4.05 and 9.97. Subcellular localization prediction showed that all 64 ZjB3 proteins are localized in the nucleus. Phylogenetic analysis classified these genes into five subfamilies: (ABI3, ARF, HSI, RAV, and REMConserved motif analysis revealed significant differences in motif composition among different subfamilies. Functional domain analysis showed that all B3 family members contain a typical B3 domain, and some subfamily members also have additional functional domains. Gene structure analysis revealed clear subfamily-specific characteristics. Promoter *cis*-regulatory element analysis indicated that this gene family is enriched in elements associated with hormone and light responses. Selection pressure analysis of homologous gene pairs within this gene family showed that all Ka/Ks values were less than 1, suggesting that the entire family is under strong purifying selection, with highly conserved sequences and functions and no distinct positive selection signals. Based on transcriptome data from public databases, we analyzed the expression patterns of B3 gene family members in different jujube tissues. The results showed that members of the jujube B3 gene family exhibit distinct expression patterns across different tissues, indicating that these genes are involved in regulating different growth and developmental stages of jujube. Further clustering analysis revealed that genes within the same subfamily have similar expression patterns, indicating potential synergistic effects among these genes.【Conclusion】Our genome-wide characterization identified 64 *ZjB3* genes distributed across 12 jujube chromosomes. These genes can be divided into five distinct subfamilies, all of which have the conserved characteristic of localizing to the nucleus. Gene structure, conserved motifs, and domain compositions showed obvious divergence specific to different subfamilies. Moreover, the entire *ZjB3* gene family experienced strong purifying selection during its evolutionary process, which indicates a high level of functional conservation. The abundant hormone- and light-responsive cis-elements in the promoters suggested that *ZjB3* genes may

participate in multiple regulatory pathways controlling jujube growth and development. Furthermore, the tissue-specific and stage-dependent expression patterns of *ZjB3* genes indicate that these genes play crucial and diverse roles in regulating jujube tissue growth and fruit development. These findings would provide a fundamental basis for further functional verification and exploration of the evolutionary mechanism of the B3 gene family in jujube.

Key words: *Ziziphus jujuba*; B3 gene family; Bioinformatics analysis; Phylogeny; Expression pattern

枣（*Ziziphus jujuba* Mill.）隶属于鼠李科枣属，是我国特有的传统果树，其人工栽培历史可追溯至黄河中下游地区，拥有悠久的种植传统，素有“超级水果”之称[1]。随着枣树产业在国内果树种植领域的发展，果实品质得到不断提升与优化，其产生的经济收益与生态效益也愈发突出。该树种对各类非生物胁迫具有较强抗性，栽培价值突出。果实风味佳、营养丰富，富含维生素C和可溶性糖等营养成分[1-2]。因此，深入阐明枣发育的分子调控机制，对枣树育种改良工作具有重要的理论与实践意义。

B3转录因子家族是植物特有的一类核心调控因子，广泛参与植物生长发育的各个环节，同时在生物胁迫与非生物胁迫应答过程中发挥关键调控作用[3]。B3结构域是一类能够特异性识别并结合DNA的高度保守序列模块[4]。该结构域由100~120个氨基酸残基组成，包含7个β折叠片和2个α螺旋，共同折叠形成可与DNA结合的构象，并通过嵌入DNA大沟的方式实现序列识别[5]。B3结构域最初在玉米中被发现，命名为VP1（VIVIPAROUS1）[6]，之后在拟南芥中检测到该结构域的存在，并将其命名为ABI3（ABSCISIC ACID- INSENSITIVE 3）[7]。依据蛋白结构特征与生物学功能的差异，植物B3基因家族通常被划分为5个亚家族，分别为ABSCISIC ACID- INSENSITIVE 3（ABI3）、AUXIN RESPONSE FACTOR（ARF）、RELATED TO ABI3/VP1（RAV）、REPRODUCTIVE MERISTEM（REM）和HIGH LEVEL EXPRESSION OF SUGAR INDUCIBLE（HSI）[8]。不同亚家族的结构域组成具有明显特异性：ABI3亚家族包含一个B3结构域；ARF亚家族额外具备生长素响应因子结构域和AUX/IAA结构域；RAV亚家族同时拥有B3与AP2两个结构域；而REM亚家族成员往往含有多个B3结构域；HSI亚家族除B3结构域外，还含有zfCW结构域[9]。

已有研究表明，B3转录因子家族具备多样的生物学调控作用，能够参与调控植物种子成熟发育[10]、侧根发生[11-12]、整体生长进程[13]、器官形态分化[14]、次生代谢合成[15-16]及逆境胁迫响应[17-19]等多个生命活动环节。该家族基因还可参与脱落酸、乙烯、细胞分裂素、茉莉酸等多种激素的信号转导过程[9,20-21]。此外，B3家族成员对喜树碱、倍半萜等特征性次生代谢物质的生成与积累具备调控作用[16,22]。LAV（ABI3）亚家族成员主要在种子发育、体细胞胚分化诱导、胚胎形态建成以及植株抵御逆境胁迫的应答过程中承担调控功能[23]。拟南芥LAV亚家族可分为LEC2-ABI3与VAL两个分支。其中，LEC2相关成员仅含B3结构域，而ABI3则具备与VP1同源的3个结构域（B1、B2、B3），VAL成员则包含3个功能单元：类CW锌指结构、EAR基序及类PHD结构域。在基因功能上，*ABI3*参与种子萌发过程中脱落酸的响应；*LEC2*与*FUS3*促进胚胎发育，且*LEC2*还参与激素合成；这3个基因均在种子中特异性高表达。相比之下，*VAL*基因抑制胚胎发育，在顶端分生组织及种子中表达量较高[21,24-28]。

ARF家族具有生长素响应元件，广泛参与生长素调控的多种生理活动，包括顶端优势维持、侧根发生、导管分化、胚胎发育以及芽的伸长[29-30]。已有研究表明，*AtARF1*和*AtARF2*在花器官衰老及脱落过程中发挥调控作用[21]；*AtARF6*与*AtARF8*参与调控逆境胁迫下茉莉酸的生物合成[29]；*AtARF5*和*AtARF7*则可促进细胞的极性生长及细胞扩增[31]。在RAV基因家族中，拟南芥13个RAV家族成员中有6个同时携带B3与AP2（APETALA2）结构域。其中，*RAV1*在各组织中广泛表达，负调控植株生长与开花时间；*TEM1/2*主要参与调控开花时间与花器官发育，在根和叶片中高表达；*nga*突变体表现出叶形与花器官发育缺陷（如多花、萼片增多、花瓣返绿等），其对应的*NGA1*基因在花中大量富集。综上所述，RAV基因家族在叶片与花器官发育过程中发挥关键调控作用[32-35]。在REM基因家族中，最早被鉴定出功能的是*VRN1*基因，其能够保持拟南芥对春化

处理的应答能力[36]。对拟南芥REM亚家族的表达特征进行了系统分析，研究发现*REM23/24/25*及*REM34/35/36*基因可能参与早期阶段的花器官发育[37]。除此之外，*REM1*、*VRN1*、*VDD*等基因在细胞分裂、花组织构建、胚胎发育及花粉形成过程中也发挥重要作用[38]。在HSI亚家族中，*AtHSI2*基因在植物多个器官中均表达；*hsi1/hsi2*双突变体的根和芽形成胚胎愈伤组织，这一现象表明*AtHSI1*与*AtHSI2*在抑制胚胎过度发育方面具有重要功能[39]。在葡萄中，*VvFUS3*基因可通过影响ABA信号通路，参与调控种子发育过程[40]。

目前，关于枣B3转录因子家族的系统研究尚未见相关报道。基于此，本研究以枣全基因组数据为基础，对B3家族成员进行全基因组范围内的鉴定与筛选，系统分析其染色体分布特征、基因结构及系统进化关系，并结合转录组数据，预测可能参与枣不同组织发育调控的候选基因，为后续深入探究枣B3转录因子的生物学功能提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 枣B3基因家族鉴定

枣参考基因组序列及注释数据下载自NCBI数据库，项目登录号为PRJNA1014986，对应的基因组组装版本为ASM3175591v1（GenBank登录号：GCA_031755915.1，RefSeq登录号：GCF_031755915.1），注释版本为GCF_031755915.1-RS_2023_10。拟南芥B3家族蛋白序列下载自TAIR数据库。B3结构域的隐马尔可夫模型（hidden Markov model，HMM）配置文件（PF02362）来源于Pfam数据库。借助HMMER工具，基于PF02362构建了B3结构域特异的HMM模型[41]。以拟南芥和枣的B3基因家族蛋白序列为查询对象，进行BLASTP同源搜索，参数配置为E-value≤$1e^{-10}$且最大目标序列数设为500，初步筛选潜在的B3基因家族候选序列。将HMM搜索与BLASTP比对获得的两组候选序列进行合并，去除重复条目后，分别提交至InterProScan和CD-Search在线工具开展结构域鉴定[42-43]，仅保留含有PF02362结构域的序列，作为最终的枣B3基因家族候选成员。利用Biopython工具包中的ProtParam模块计算ZjB3蛋白的基础理化属性[44]，涵盖氨基酸残基数、分子质量及理论等电点等指标。亚细胞定位预测则采用DeepLoc软件完成[45]。

1.2 枣B3的染色体定位及共线性分析

为明确*ZjB3*基因在冬枣基因组各染色体上的分布特征，使用TBtools软件包中的相关模块开展染色体定位分析[46]。将*ZjB3*家族成员的基因ID及其在参考基因组上的起始与终止位置信息导入该工具，即可获得其在12条染色体上的物理分布图谱，并借助内置绘图功能实现可视化展示。

为了进一步探究*ZjB3*基因家族在枣基因组进化过程中的扩张与保留机制，对其共线性关系进行系统解析。首先，以枣全基因组编码的蛋白序列为查询对象，利用Diamond程序进行自比对分析，比对时设置E值阈值不超过1e−5，以识别潜在的旁系同源基因对[47]。在此基础上，调用JCVI工具包中的共线性检测模块，对全基因组范围内的共线性区段进行识别与提取[48]。最后，采用Circos软件对鉴定的共线性基因对及其染色体间的关联关系进行可视化绘图[49]。

1.3 枣及拟南芥B3基因家族系统发育树的构建

为提升*ZjB3*家族成员鉴定的可靠性，本研究从TAIR数据库中获取了拟南芥B3基因家族蛋白序列[50]，并将其与初步筛选得到的枣B3基因家族候选序列进行合并。采用MAFFT软件对合并后的序列进行多序列比对[51]，比对结果使用trimAL工具进行修剪，修剪参数设置为−gt 0.5[52]。基于修剪后的比对矩阵，利用IQ-TREE软件以最大似然法（maximum likelihood，ML）构建系统发育树[53]，其中自举重复次数（bootstrap）和SH-aLRT检验均设置为2000次（−bb 2000−alrt 2000）。此外，借助MEME在线服务器分析各蛋白序列中包含的保守基序组成[54]。最终，综合考虑各序列在系统发育树中的位置及其保守基序的分布模式，对候选成员进行二次筛选，从而确定枣B3基因家族成员。

1.4 枣B3基因家族种内聚类、保守基序、基因结构和结构域分析

采用IQ-TREE软件基于最大似然法重建系统发育树[53]，生成的树文件通过iTOL在线平台进行可视化渲染与注释[55]。为解析ZjB3蛋白的序列特征，利用MEME在线工具对其保守基序进行预测[54]。各基因的外显子-内含子结构信息则从冬枣基因组注释文件中直接提取。此外，借助NCBI的CDD（Conserved Domain Database）数据库鉴定ZjB3蛋白包含的保守结构域。最后，将上述获得的系统发育

关系、结构域组成及基因结构特征进行联合可视化展示，以比较不同家族成员之间内含子/外显子分布模式的差异，并评估此类差异与系统发育分组之间的对应关系。

1.5　枣B3的启动子顺式作用元件分析

为了系统解析*ZjB3*基因启动子区域的顺式作用元件，首先，获取每个基因转录起始位点上游的特定序列片段。使用SeqKit软件对参考基因组序列进行按位点截取[56]，结合GffRead工具从枣基因组注释文件中提取基因位置信息[57]，最终获得各*ZjB3*基因起始密码子（ATG）上游2000 bp范围内的启动子序列。将上述序列作为输入文件，提交至New PLACE植物顺式作用元件数据库平台进行元件特征扫描与注释[58]。对数据库返回的预测结果，进一步开展人工校验与整理，剔除冗余及低可信度的匹配条目，按照元件功能类别（如激素响应、光响应、胁迫响应等）进行分类汇总。

1.6　枣B3基因家族选择压力分析

为评估枣B3基因家族在演化过程中经历的选择压力类型，首先需要对其同源基因对进行密码子水平的比对分析。使用ParaAT 2.0软件对筛选的共线性基因对进行密码子比对（Codon alignment）[59]。在此基础上，使用KaKs_Calculator 2.0软件计算每一对基因的非同义替换率（Ka）与同义替换率（Ks），并进一步求得Ka/Ks比值[60]。通过比较不同复制来源基因对之间Ka/Ks比值的分布特征，推断B3基因家族在枣基因组进化中受到的选择约束类型（纯化选择、中性选择或正选择）。

1.7　枣B3基因家族的表达模式分析

为系统解析枣B3基因家族的表达模式，基于公开的转录组数据进行分析，所用数据涵盖两类试验材料。第一类材料为野生种质酸枣（S21）和栽培种质灰枣（Z95），2个品种的多组织转录组样本分别涵盖枣吊（bearing shoot）、膨大期果实（enlargement fruit）、花（flower）、叶片（leaf）、成熟期果实（mature fruit）、韧皮部（phloem）、茎（stem）和幼果期果实（young fruit）8类枣树核心组织，用于分析基因的组织特异性表达。该多组织转录组数据下载自NCBI数据库，对应的BioProject登录号为PRJNA1051535，测序平台为Illumina NovaSeq 6000，各组织样本均设置1次生物学重复[61]；第二类材料为栽培品种金丝小枣（JS）及其大果型芽变品种金魁王（JKW），用于分析果实发育过程的动态表达变化。分别采集2个材料果实9个连续核心发育阶段（S1~S9）样品，依次对应幼果初期、幼果中期、硬核前期、硬核期、白熟期、白熟后期、四分之一着色期、半红期和全红期。该数据下载自中国国家基因库序列归档系统（China National GeneBank Sequence Archive，CNSA），对应的项目登录号为CNP0004757（https://db.cngb.org/search/project/CNP0004757/），测序平台为Illumina NovaSeq 6000，两个品种的各果实发育阶段样本均设置3次生物学重复[62]。选材上，结合S21 *vs* Z95的野生-栽培对比和JS *vs* JKW的同源近等材料对比，同时覆盖多组织与全发育周期，可满足对基因家族组织特异性和发育动态的双重分析需求。

在数据分析阶段，首先使用Fastp软件对原始reads进行质量控制，过滤低质量序列及接头污染，以获得高质量的有效数据[63]。随后，利用Hisat2软件将过滤后的reads比对至枣参考基因组，完成序列定位[64]。使用featureCounts程序定量每个基因的比对read数目，并将各样本的定量结果生成表达矩阵[65]。最后，采用Log_2TPM方法对表达量进行标准化处理。

2　结果与分析

2.1　枣B3基因家族成员的鉴定及理化性质分析

从枣基因组中筛选获得64个B3基因家族成员，包含9个RAV、19个ARF、28个REM、4个HSI以及4个ABI3亚家族成员（1个ABI3、1个LEC2和2个FUS3）。结合系统发育分析结果，对枣B3家族成员进行命名：*ZjRAV1*~*ZjRAV9*、*ZjARF1*~*ZjARF19*、*ZjREM1*~*ZjREM28*、*ZjHSI1*~*ZjHSI4*、*ZjABI3*、*ZjLEC2*、*ZjFUS3*和*ZjFUS3-like*（表1）。理化性质分析显示，枣B3基因家族蛋白氨基酸长度为133~1144 aa，其中*ZjREM6*（133 aa）最短，*ZjARF10*（1144 aa）最长；分子质量为15.38~128.26 kDa，*ZjREM6*（15.38 kDa）最小，*ZjARF10*（128.26 kDa）最大，平均58.97 kDa；等电点为4.05~9.97，*ZjREM6*（4.05）最小，*ZjREM28*（9.97）最大，整体呈弱碱性（平均7.63）。亚细胞定位预测表明，64个ZjB3蛋白均定位于细胞核，符合转录因子的典型分布特征。

2.2　枣B3的染色体定位及共线性分析

为明确枣B3家族基因的染色体分布及共线性

表 1 枣 B3 基因家族信息

Table 1 Information of *Ziziphus jujuba* B3 family genes

基因名称 Gene name	基因ID Gene ID	染色体 Chromosome	蛋白质长度 Protein length/aa	氨基酸分子质量 Molecular mass of amino acids/kDa	等电点 Isoelectric point，pI	亚细胞定位 Subcellular localization
ZjRAV2	LOC125420622	Chr01	451	52.03	8.86	细胞核 Nucleus
ZjLEC2	LOC112489877	Chr01	460	52.05	5.86	细胞核 Nucleus
ZjARF11	LOC107412017	Chr01	747	81.78	6.67	细胞核 Nucleus
ZjHSI2	LOC107422963	Chr01	887	97.23	6.88	细胞核 Nucleus
ZjRAV1	LOC107426831	Chr01	380	43.23	6.47	细胞核 Nucleus
ZjHSI1	LOC107430193	Chr01	364	40.38	7.75	细胞核 Nucleus
ZjARF6	LOC107414026	Chr01	909	100.80	6.06	细胞核 Nucleus
ZjREM24	LOC107418173	Chr02	555	61.46	5.01	细胞核 Nucleus
ZjREM6	LOC132800613	Chr02	133	15.38	4.05	细胞核 Nucleus
ZjARF9	LOC107407147	Chr02	1112	123.00	6.14	细胞核 Nucleus
ZjREM7	LOC107422594	Chr03	257	29.76	8.70	细胞核 Nucleus
ZjARF5	LOC107416662	Chr04	911	100.67	5.98	细胞核 Nucleus
ZjRAV5	LOC107416552	Chr04	310	35.38	6.13	细胞核 Nucleus
ZjARF7	LOC107415798	Chr04	850	95.08	6.05	细胞核 Nucleus
ZjARF1	LOC107420998	Chr05	614	67.21	5.32	细胞核 Nucleus
ZjREM23	LOC107420903	Chr05	229	25.91	9.78	细胞核 Nucleus
ZjREM19	LOC107420333	Chr05	394	44.77	9.03	细胞核 Nucleus
ZjREM25	LOC107420344	Chr05	559	64.16	9.18	细胞核 Nucleus
ZjREM17	LOC107420328	Chr05	630	70.32	9.01	细胞核 Nucleus
ZjARF8	LOC107420386	Chr05	950	104.13	5.17	细胞核 Nucleus
ZjHSI4	LOC107431083	Chr06	911	100.25	6.60	细胞核 Nucleus
ZjRAV4	LOC107434988	Chr06	300	34.48	6.10	细胞核 Nucleus
ZjARF19	LOC107429830	Chr06	677	75.69	5.99	细胞核 Nucleus
ZjRAV8	LOC107404450	Chr06	442	49.42	6.68	细胞核 Nucleus
ZjRAV9	LOC107423809	Chr07	465	52.74	9.52	细胞核 Nucleus
ZjARF17	LOC107431430	Chr07	678	75.37	5.96	细胞核 Nucleus
ZjARF16	LOC107425341	Chr07	230	26.25	9.30	细胞核 Nucleus
ZjREM21	LOC107424780	Chr07	490	54.61	6.70	细胞核 Nucleus
ZjREM1	LOC112492629	Chr07	339	39.90	9.83	细胞核 Nucleus
ZjARF10	LOC107404980	Chr07	1144	128.26	6.25	细胞核 Nucleus
ZjREM3	LOC125423695	Chr07	304	34.84	9.83	细胞核 Nucleus
ZjARF18	LOC107423671	Chr07	699	77.99	6.07	细胞核 Nucleus
ZjREM16	LOC107424721	Chr07	441	51.12	9.72	细胞核 Nucleus
ZjREM26	LOC107424759	Chr07	287	32.79	9.15	细胞核 Nucleus
ZjREM2	LOC107425335	Chr07	231	26.72	9.62	细胞核 Nucleus
ZjREM15	LOC107424734	Chr07	773	88.98	9.66	细胞核 Nucleus
ZjREM12	LOC107407564	Chr08	375	42.53	8.88	细胞核 Nucleus
ZjREM10	LOC107414948	Chr08	313	36.07	8.68	细胞核 Nucleus
ZjREM28	LOC125421564	Chr08	271	31.50	9.97	细胞核 Nucleus
ZjREM14	LOC107409773	Chr08	377	43.30	8.94	细胞核 Nucleus
ZjARF4	LOC107413693	Chr08	689	76.02	6.74	细胞核 Nucleus
ZjREM13	LOC107409140	Chr08	378	43.37	9.23	细胞核 Nucleus
ZjREM27	LOC107421453	Chr08	236	27.55	8.90	细胞核 Nucleus
ZjREM9	LOC107414962	Chr08	298	34.05	9.28	细胞核 Nucleus
ZjREM11	LOC107414947	Chr08	367	42.08	9.00	细胞核 Nucleus
ZjREM22	LOC107427047	Chr09	355	41.21	7.98	细胞核 Nucleus

表1 （续） Table 1 (Continued)

基因名称 Gene name	基因ID Gene ID	染色体 Chromosome	蛋白质长度 Protein length/aa	氨基酸分子质量 Molecular mass of amino acids/kDa	等电点 Isoelectric point，pI	亚细胞定位 Subcellular localization
ZjREM8	LOC107426445	Chr09	366	42.22	9.17	细胞核 Nucleus
ZjREM18	LOC107411231	Chr09	336	38.71	9.36	细胞核 Nucleus
ZjREM5	LOC107411209	Chr09	440	51.14	9.03	细胞核 Nucleus
ZjARF13	LOC107426029	Chr09	737	82.45	6.36	细胞核 Nucleus
ZjFUS3	LOC107427959	Chr09	351	39.33	5.95	细胞核 Nucleus
ZjABI3	LOC107426493	Chr09	788	87.21	5.62	细胞核 Nucleus
ZjARF12	LOC107416521	Chr10	810	89.50	6.26	细胞核 Nucleus
ZjREM4	LOC107412132	Chr10	305	35.25	9.49	细胞核 Nucleus
ZjARF2	LOC107409384	Chr10	729	79.01	8.32	细胞核 Nucleus
ZjHSI3	LOC107411594	Chr10	896	98.47	6.09	细胞核 Nucleus
ZjREM20	LOC107406633	Chr10	353	39.90	9.55	细胞核 Nucleus
ZjRAV3	LOC107412643	Chr10	371	42.59	6.40	细胞核 Nucleus
ZjRAV7	LOC107415017	Chr11	363	41.63	6.05	细胞核 Nucleus
ZjARF3	LOC107426336	Chr11	700	76.87	6.27	细胞核 Nucleus
ZjFUS3-like	LOC107429680	Chr12	255	29.33	9.43	细胞核 Nucleus
ZjARF15	LOC107429709	Chr12	832	93.72	6.29	细胞核 Nucleus
ZjRAV6	LOC107429517	Chr12	390	43.06	9.04	细胞核 Nucleus
ZjARF14	LOC107429710	Chr12	820	92.12	6.75	细胞核 Nucleus

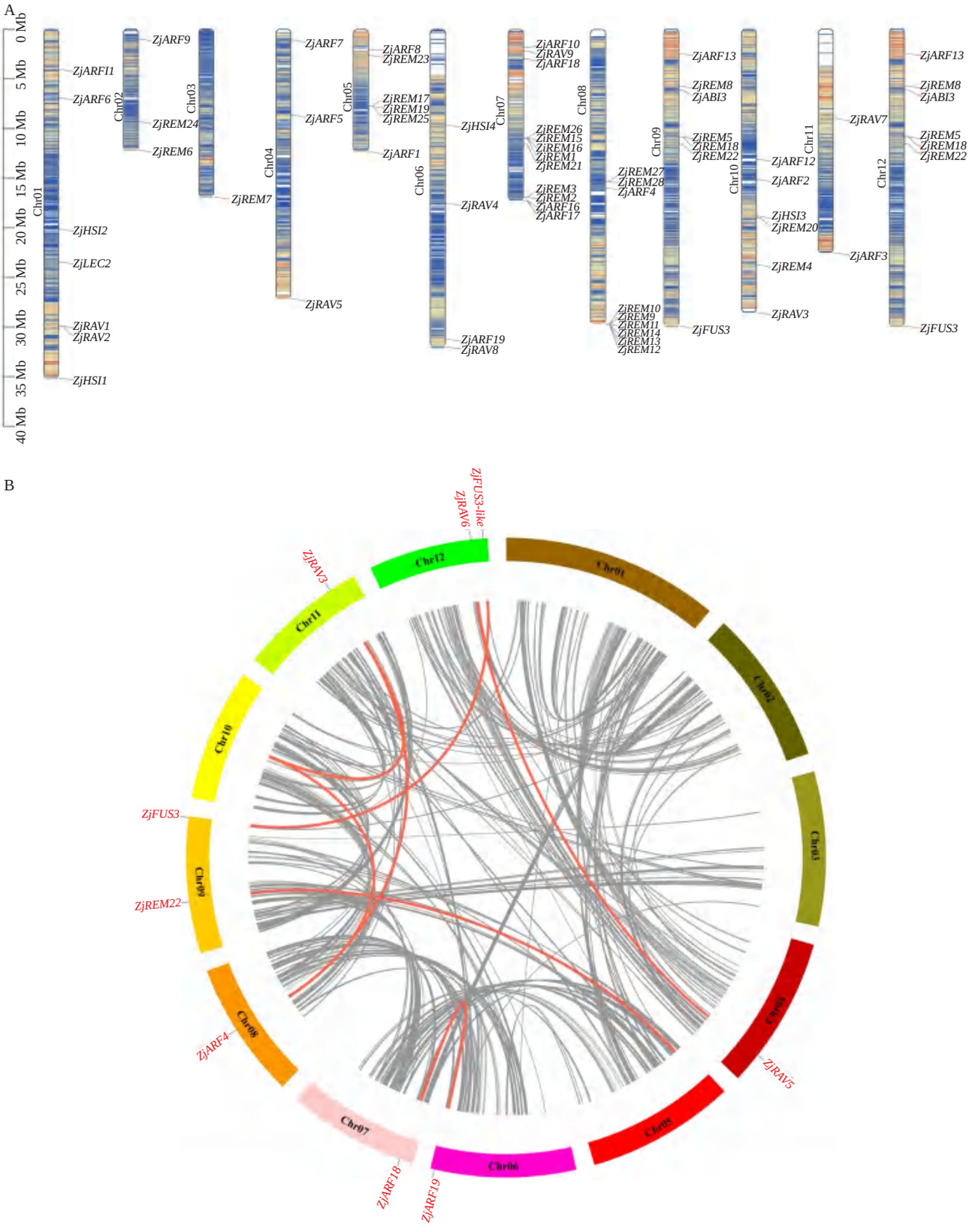
关系，对其进行了染色体定位与共线性分析。染色体定位结果显示（图1-A），枣B3基因家族成员不均匀地分布在12条染色体（Chr01-Chr12）上，其中Chr01、Chr07、Chr08、Chr09、Chr12等染色体上分布的基因数量相对较多，而Chr02、Chr03、Chr04、Chr11等染色体上分布的基因数量较少；不同亚家族基因在染色体上的分布呈现一定聚集特征，如ZjARF家族成员主要分布于Chr01、Chr04、Chr05、Chr07、Chr10，ZjREM家族成员均匀分布在Chr05、Chr07、Chr08、Chr09、Chr12等多条染色体上，ZjRAV家族成员则主要分布于Chr01和Chr06，且部分染色体上存在多个B3家族基因成簇分布的现象，提示其可能经历了局部复制事件。

共线性分析结果显示（图1-B），枣B3基因家族间存在多对共线性基因对，部分基因对在不同染色体间呈现出明显的共线性关系，表明片段复制是枣B3家族基因扩张的重要方式之一。其中ZjARF亚家族中存在较多的共线性基因对，表明这些亚家族成员在进化过程中可能通过片段复制发生了功能分化或冗余，而其他B3亚家族成员的共线性基因对数量相对较少，提示其进化模式可能更为保守。

综上所述，枣B3家族基因在染色体上呈现不均匀分布，片段复制是该家族成员扩张的重要机制之一，该结果为进一步解析枣B3家族基因的进化历程及功能分化提供了重要依据。

2.3 枣B3基因家族系统发育分析

为解析枣B3基因家族的进化关系与分类特征，本研究基于枣与拟南芥的B3基因家族蛋白序列构建了系统发育树。结果显示（图2），枣B3基因家族成员可清晰划分为REM、RAV、HSI、ABI3及ARF五大亚家族，与拟南芥B3基因家族的分类高度一致，表明该家族在进化过程中具有较高的保守性。在各亚家族中，枣与拟南芥的同源基因多数聚在同一分支，提示不同物种间B3家族成员存在较近的进化关系，功能上可能具有一定的保守性；REM亚家族成员数量最多，在进化树中形成了多个独立的分支，部分枣REM成员与拟南芥REM基因聚类紧密，而部分分支则由枣特有成员构成，暗示该亚家族在枣树中可能发生了物种特异性扩张。ARF亚家族成员在系统发育树中形成了独立的大分支，与拟南芥ARF成员形成明显的同源配对关系，反映了该亚家族进化的保守性。RAV、HSI及ABI3亚家族成员数量相对较少，其中RAV亚家族的枣成员与拟南芥RAV基因聚类清晰，HSI与ABI3亚家族成员则分别形成独立的小分支，进化关系明确。此外，同一物种的部分B3成员形成了独立的分支，提示枣树B3基



A. *ZjB3s* 在枣染色体上的分布；B. *ZjB3s* 的共线性分析。红色代表 B3 共线性基因对，灰色为全基因组共线性。

A. Distribution of *ZjB3s* on the jujube chromosome; B. Co-linearity analysis of *ZjB3s*. Red represents the B3 collinear gene pairs, and gray indicates whole-genome collinearity.

图 1 *ZjB3s* 的染色体定位与共线性分析

Fig. 1 Chromosome localization and collinearity analysis of *ZjB3s*

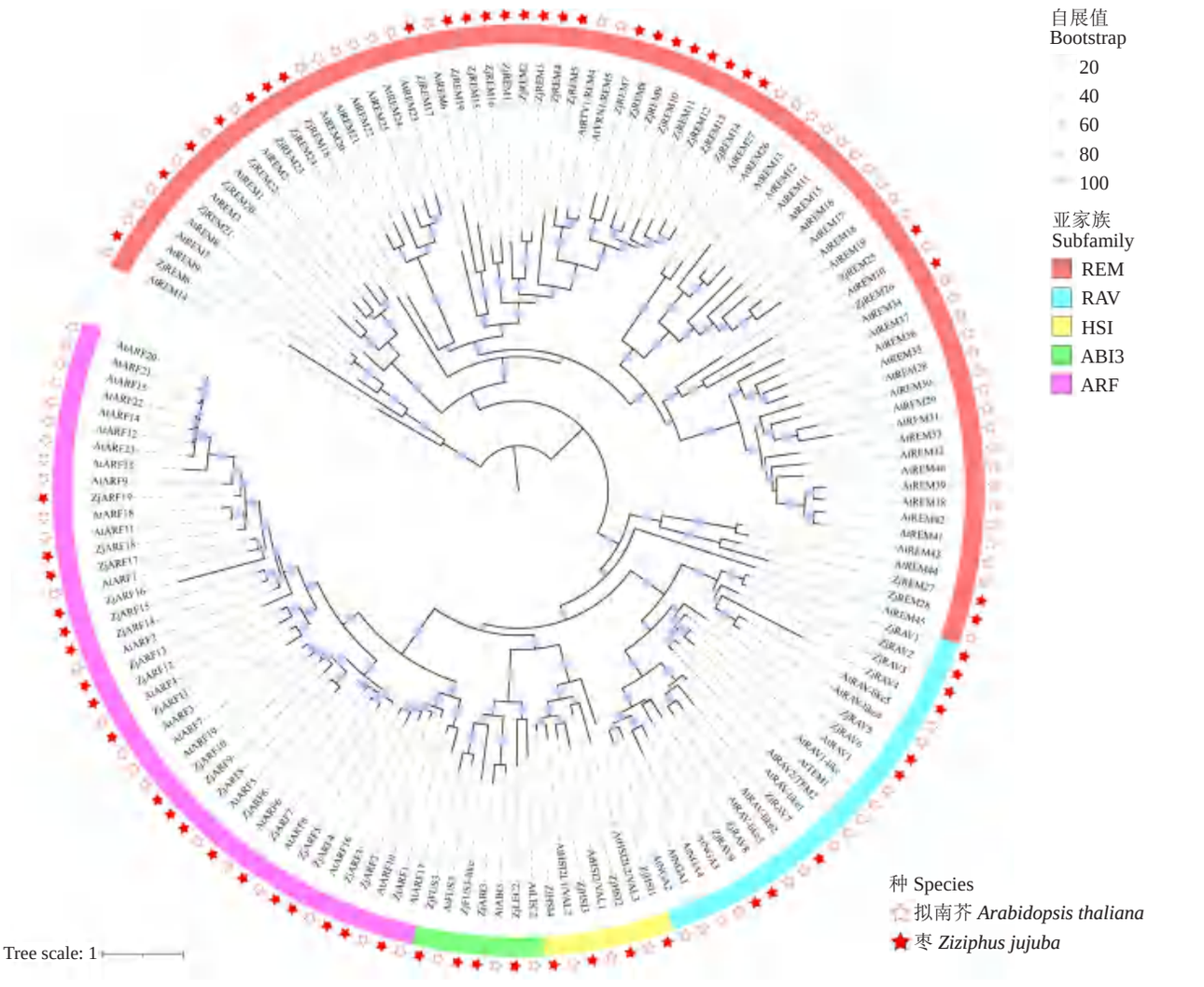


图 2　枣和拟南芥 B3 基因家族系统发育树

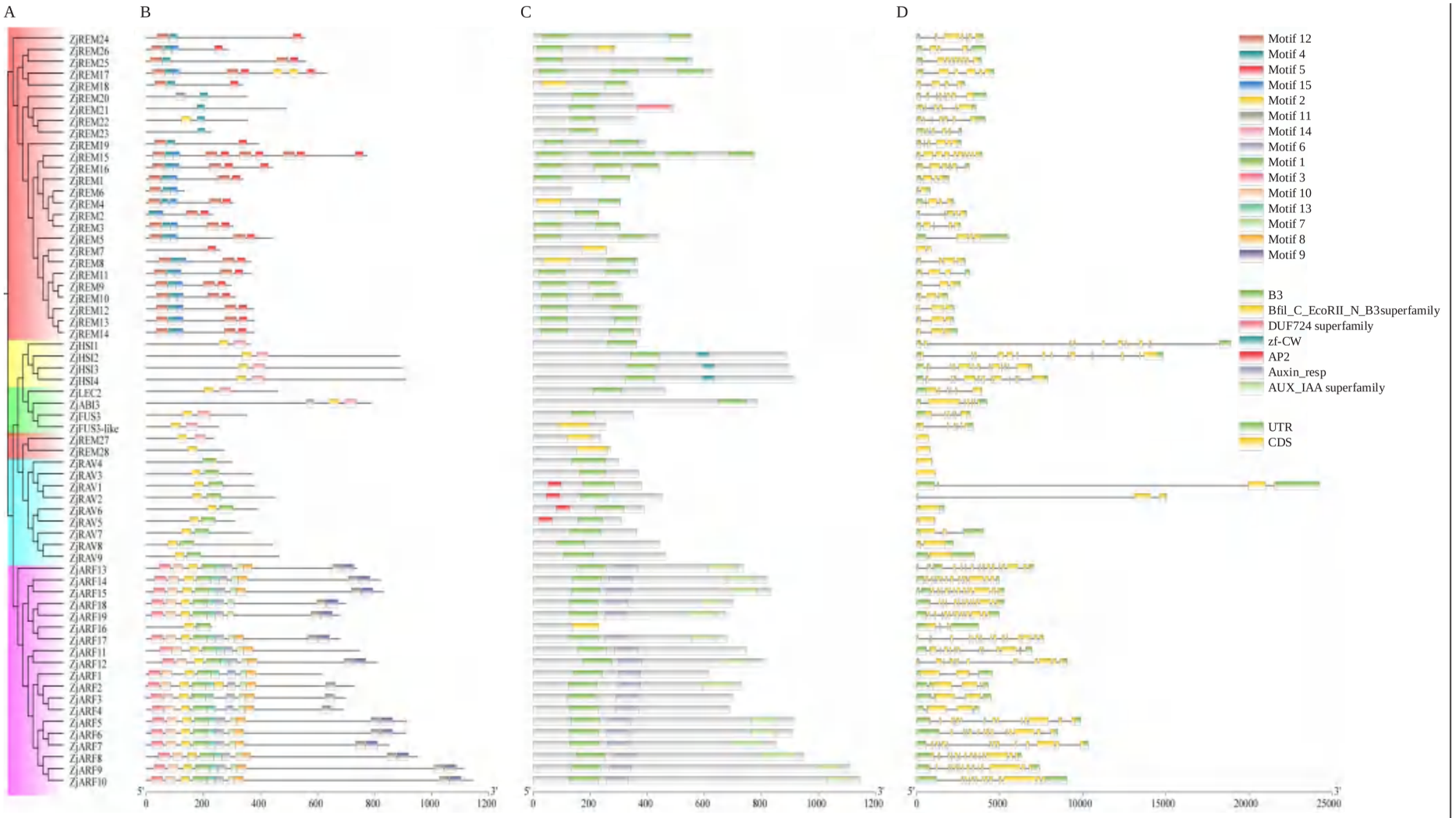
Fig. 2　Phylogenetic tree of B3 gene family in *Ziziphus jujuba* and *Arabidopsis thaliana*

因家族在进化过程中可能经历了多次复制事件，为家族成员的功能分化提供了基础。综上所述，枣 B3 基因家族可划分为与拟南芥一致的五大亚家族，不同亚家族成员在进化关系上既有保守性也存在物种特异性分化，这些结果为进一步解析枣 B3 家族基因的功能分化与进化历程提供了重要依据。

2.4　枣 B3 基因家族种内聚类、保守基序、基因结构及结构域分析

为解析枣 B3 家族基因的保守基序、结构域组成及基因结构特征，对其成员进行了蛋白保守基序、功能结构域和基因结构分析。结果显示，基于蛋白序列构建的种内系统发育树将枣 B3 家族划分为 REM、ARF、RAV、HSI、ABI3 五个亚家族，同一亚家族的基因聚类在一起，不同亚家族分支区分清晰（图 3-A）。枣 B3 基因家族成员的蛋白序列中共预测到 15 个保守基序（Motif1~15），不同亚家族成员的基序组成存在明显差异（图 3-B）。ARF 亚家族成员的基序组成最为丰富，普遍含有多个基序，基序数量多且排列模式在同一亚家族内高度一致；REM 亚家族成员含有多个基序，基序排布规律稳定；RAV 亚家族成员的基序组成相对简单，基序数量较少；HSI 和 ABI3 亚家族成员的基序数量整体偏少，仅存在少数特有保守基序，且排列模式简单。整体而言，同一亚家族内成员的保守基序类型、数量及排布模式高度相似；不同亚家族间差异显著，提示保守基序的组成特征与枣 B3 基因家族成员的功能分化密切相关。

功能结构域分析结果表明（图 3-C），枣 B3 基因家族成员均含有典型的 B3 结构域，部分亚家族成员还含有额外的功能结构域。REM 亚家族成员主要含有 B3 结构域，且多存在多个串联重复的 B3 结构



A. 枣 B3 基因家族种内聚类；B. 枣 B3 基因家族保守基序组成与分布；C. 枣 B3 基因家族保守结构域；D. 枣 B3 基因结构组成。

A. Intra-species clustering of the jujuba B3 gene family; B. Composition and distribution of conserved motifs in the jujuba B3 gene family; C. Conserved domain composition of the jujuba B3 gene family; D. Gene structure of the jujuba B3 family genes.

图 3　枣 B3 基因家族种内聚类、保守基序、保守结构域和基因结构组成分析

Fig. 3　Analysis of jujube B3 gene family clustering, conserved motifs, conserved domain, and gene structure composition

域；ARF亚家族成员除B3结构域外，还普遍含有Auxin_resp及AUX/IAA结构域；RAV亚家族有些成员同时含有B3和AP2结构域；HSI、ABI3亚家族成员的结构域组成相对单一，以B3结构域为主。不同亚家族的结构域组成差异，进一步反映了枣B3基因家族成员在生物学功能上的分化特征。

基因结构分析结果显示（图3-D），枣B3家族成员的外显子-内含子结构存在明显的亚家族特异性：REM亚家族成员的内含子数量较少；ARF亚家族成员的内含子数量较多，基因结构更为复杂；RAV、HSI及ABI3亚家族成员的基因结构相对简单，内含子数量较少，部分基因甚至无内含子。此外，同一亚家族内的成员在基因结构上具有较高的相似性，而不同亚家族间差异显著，这种结构特征与保守基序、系统发育的分类结果相互印证，进一步支持了枣B3家族的亚家族划分。

综上所述，枣B3基因家族成员在保守基序、结构域组成及基因结构上呈现明显的亚家族特异性。同一亚家族成员间具有较高的一致性，不同亚家族间差异显著，这些特征为解析枣B3家族基因的进化关系与功能分化提供了重要依据。

2.5　枣B3家族基因的顺式作用元件分析

为解析枣B3家族基因的潜在调控机制，对其成员的启动子顺式作用元件进行预测分析。结果显示，该家族基因启动子区富含环境响应、激素响应及发育相关顺式作用元件，且不同亚家族成员的元件分布存在明显差异（图4）。光响应元件在枣B3家族各亚家族基因的启动子区广泛富集，是数量最多、分布最广的顺式作用元件。其次为激素响应元件，包括脱落酸（abscisic acid，ABA）、生长素（auxin，IAA）、乙烯（ethylene，ETH）、赤霉素（gibberellin，GA）、茉莉酸甲酯（methyl jasmonate，MeJA）和水杨酸（salicylic acid，SA）响应元件。其中，MeJA、ABA响应元件分布最为普遍，多数ZjARF、ZjRAV、ZjREM亚家族成员均含有此类元件，暗示枣B3家族成员可广泛介导枣树激素信号应答。逆境与防御响应元件、MYB转录因子结合元件在多数成员中大量存在，而厌氧诱导和氧化胁迫相关元件仅在部分基因中少量分布。

各亚家族间比较表明，ZjARF亚家族启动子区顺式作用元件的整体丰度最高，激素响应元件密集富集，除ABA、IAA响应元件外，多数成员同时含有ETH、GA、MeJA、SA等多种激素响应元件。其中，*ZjARF15*和*ZjARF19*启动子区响应元件数量显著多于同亚家族其他成员。ZjRAV亚家族成员启动子区光响应元件占比较高，同时普遍富集防御与逆境响应元件。*ZjRAV7*启动子区胁迫、激素响应相关元件种类及数量均处于较高水平；ZjREM亚家族启动子区整体以光响应元件为绝对主导，多数成员主要携带ABA响应元件，其余激素响应元件较少。其中*ZjREM16*和*ZjREM21*的启动子元件类型最丰富，同时富集光、激素、逆境和发育相关元件。此外，ZjHSI和ZjABI3亚家族成员启动子同样含有大量光响应元件。

综上所述，枣B3家族基因可能广泛参与枣树的光信号响应、多种激素信号通路及环境胁迫响应过程，不同亚家族成员启动子区顺式作用元件组成上的差异也暗示了其功能的分化，为后续解析这些基因在枣树生长发育及逆境响应中的调控机制提供了重要依据。

2.6　枣B3基因家族选择压力分析

为解析枣B3基因家族的进化选择压力，对*ZjB3*基因家族同源基因对进行了Ka/Ks分析。Ka/Ks散点图显示（图5-A），所有基因对均位于中性进化线（Ka/Ks=1）下方，多数基因对分布于纯化选择参考线（Ka/Ks=0.5）附近或下方，少数基因对介于两条线之间但仍未超过中性线；Ks值主要分布在1.0~3.5区间，而Ka值整体维持在较低水平，表明非同义替换在进化过程中被强烈清除。Ka/Ks比值分布直方图进一步表明（图5-B），其比值呈明显的单峰分布，峰值集中于0.5~0.7区间，所有基因对的Ka/Ks值均小于1，且多数集中在0.4~0.8范围内，0.6附近为出现频率最高的区间，表明家族成员整体受到的选择压力较为一致。以上结果表明，*ZjB3*基因家族在进化中受到强烈的纯化选择作用，序列高度保守，功能受到严格约束，未检测到明显的正选择信号，符合转录因子家族的进化特征。

2.7　枣B3基因家族的组织特异性表达模式分析

为解析ARF、RAV、REM、HSI和ABI3等基因家族成员在枣树S21和Z95不同组织以及JKW和JS果实9个发育阶段中的表达特征，本研究基于转录组数据构建了基因表达热图。结果显示（图6），不同基因家族成员的表达模式存在显著的组织/阶段特异性与品种间差异。

在S21和Z95不同组织/发育阶段中，ZjARF基

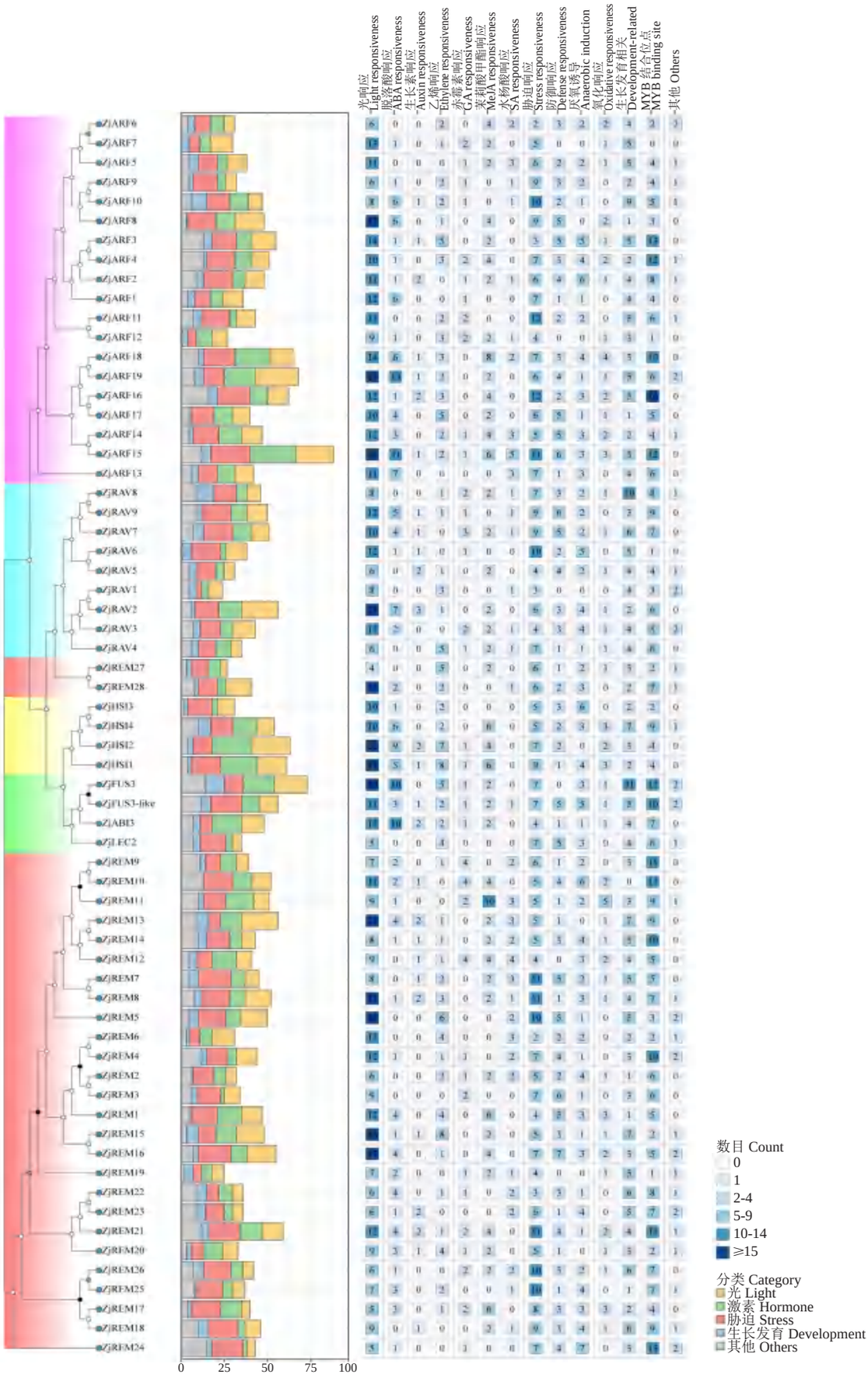
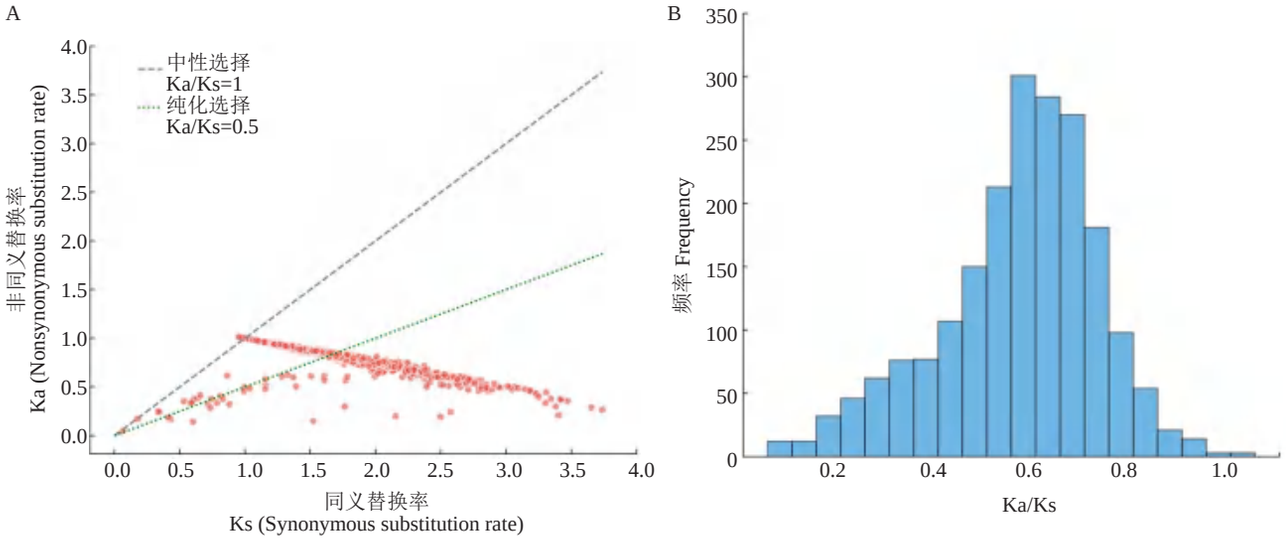


图 4　枣 B3 家族基因的顺式作用元件分析

Fig. 4　*Cis*-acting element analysis of jujuba B3 gene family



A. ZjB3 基因家族 Ka 与 Ks 相关性散点图；B. ZjB3 基因家族 Ka/Ks 比值分布。

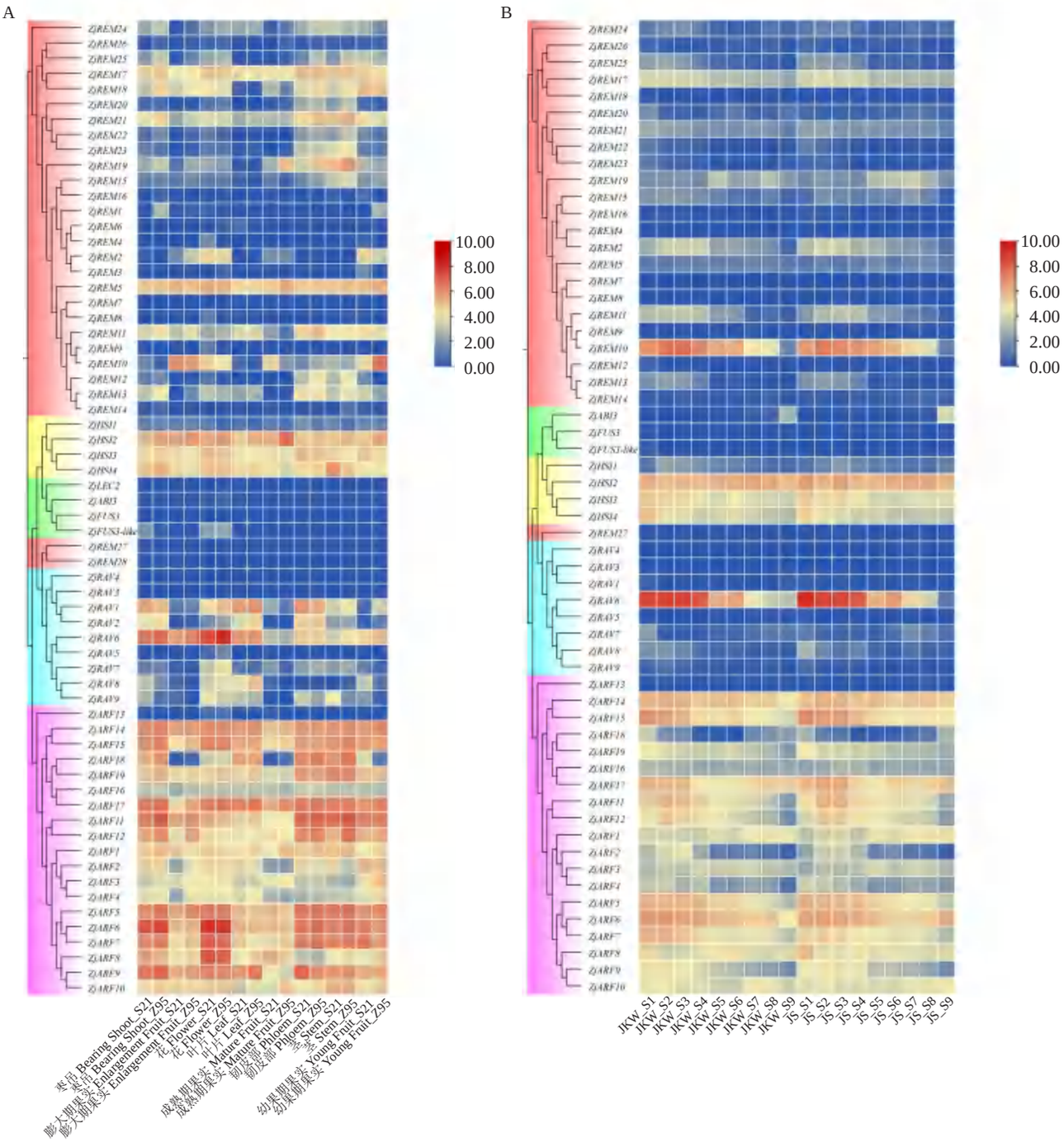
A. Scatter plot showing the correlation between Ka and Ks in the ZjB3 gene family; B. Distribution of Ka/Ks ratios in the ZjB3 gene family.

图 5　ZjB3 基因家族同源基因对的 Ka/Ks 分析

Fig. 5　Ka/Ks analysis of homologous gene pairs in the ZjB3 gene family

因家族整体呈广谱高表达特征，多数成员（如 *ZjARF5*、*ZjARF6*、*ZjARF9*、*ZjARF11* 和 *ZjARF14*）在花、幼果、膨大果、茎、叶等多种组织中均维持较高表达水平；其中 *ZjARF6*、*ZjARF7*、*ZjARF8* 在花组织中的表达水平在 ARF 家族位居前三位，*ZjARF6* 在两个品种花组织中表达水平最高，提示 ARF 家族成员广泛参与枣树多组织发育调控，尤其在花器官发育与果实早期形成中发挥关键作用。值得注意的是，*ZjARF13* 在所有组织中均表达极低，不参与广谱高表达模式。ZjRAV 家族基因表达模式分化明显：*ZjRAV6* 主要在花组织呈现特异性高表达。而 *ZjRAV3*、*ZjRAV4*、*ZjRAV5* 在所有组织中几乎无表达，*ZjRAV7*、*ZjRAV8*、*ZjRAV9* 在多个组织中低表达，提示 RAV 家族不同成员在枣树发育过程中存在明显功能分化。ZjREM 家族整体表达水平偏低，多数成员在各组织中以低表达为主；仅少数成员（如 *ZjREM5* 和 *ZjREM17*）在结果枝、幼果等组织中呈中等表达。*ZjREM10* 在膨大期果实中的表达水平相对较高，推测 REM 家族主要在特定组织与发育阶段发挥调控作用。在其他调控基因中，ZjHSI 家族表达差异显著：*ZjHSI2*、*ZjHSI3*、*ZjHSI4* 在多数组织中呈中等表达，其中 *ZjHSI2* 在成熟果实组织中的表达水平最高；*ZjHSI1* 则在所有组织中低表达。*ZjLEC2*、*ZjABI3* 和 *ZjFUS3* 在所有组织中的表达水平较低，暗示这些基因可能在种子发育等未检测阶段发挥功能。此外，样本聚类结果显示，相同发育阶段的果实（幼果、膨大果、成熟果）表达模式具有相似性；营养器官（叶、茎）与生殖器官（花、果）的基因表达特征存在明显分野，反映了枣树不同组织类型基因调控网络的特异性。

在 JKW 和 JS 果实发育的 9 个阶段（S1~S9）中，不同基因家族成员的表达模式存在显著的品种/阶段特异性。ZjARF 家族多数成员（如 *ZjARF6*、*ZjARF14* 和 *ZjARF15*）在两个品种的果实发育全阶段均呈中等至高表达水平，提示该家族成员可能广泛参与枣树果实发育全过程的调控。值得注意的是，*ZjARF13* 在两个品种的果实各发育阶段均为极低表达，可能不参与果实发育相关的调控。ZjRAV 家族基因表达模式分化极为显著：仅 *ZjRAV6* 在两个品种的果实发育阶段呈现高表达特征，其中在 JKW 和 JS 果实发育早期（S1~S4）表达水平显著上调并达到峰值水平；而其余 ZjRAV 家族成员在两个品种的果实各发育阶段均呈极低表达或无表达状态，暗示该家族仅 *ZjRAV6* 参与枣树果实发育调控，不同成员存在显著的功能分化。ZjREM 家族基因整体表达水平偏低，大部分成员在两个品种的果实各发育阶段均以低表达或极低表达为主；仅少数成员在果实发育特定阶段呈现中等及以上表达，其中 *ZjREM10* 在 JKW 和 JS 果实发育早期（S1~S4）呈现高表达，为该家族唯一的果实发育高表达成员；*ZjREM17* 在两个品种的果实发育阶段呈中等表达，其余成员均无



A. *ZjB3* 基因家族在枣不同组织中的表达水平；B. *ZjB3* 基因家族在果实不同发育阶段的表达水平。

A. Expression levels of the *ZjB3* gene family in different tissues of jujube; B. Expression levels of the *ZjB3* gene family in different stages of the fruit.

图 6 *ZjB3* 基因家族的表达模式分析

Fig. 6 Analysis of the expression pattern of the *ZjB3* gene family

明显的果实发育相关表达特征，推测该家族仅少数成员在枣树果实发育的关键阶段发挥调控作用。在其他调控基因中，ZjHSI 家族成员表达差异显著：*ZjHSI2* 在两个品种的果实发育阶段均呈稳定高表达，为该家族果实发育核心表达成员；*ZjHSI3*、*ZjHSI4* 在两个品种的多数果实发育阶段呈中等表达水平；而 *ZjHSI1* 在所有果实发育阶段均为低表达。*ZjFUS3*、*ZjFUS3-like* 在两个品种的果实发育阶段均呈无表达或极低表达状态；*ZjABI3* 仅在 JKW 和 JS 果实发育后期（S9）极低水平表达，其余阶段均无表达，暗

示这些基因可能不直接参与枣树果肉组织的果实发育调控，或仅在种子发育等未检测的组织/阶段发挥功能。此外，样本间的表达模式聚类结果显示，两个品种的果实发育阶段样本表达特征存在一定分野，部分基因在特定品种的果实发育阶段中呈现偏好性表达，反映了不同枣树品种果实发育过程中基因调控网络的特异性。

综上所述，本研究筛选获得了多个具有组织/阶段特异性和品种差异表达特征的候选基因，为后续解析这些基因在枣树生长发育和品种间果实发育差异中的功能提供了重要线索。

3　讨　论

枣属于鼠李科，作为一种具有重要经济和生态价值的多年生果树，正日益受到全球消费者青睐[61]。B3转录因子家族作为植物特有的转录调控因子，在植物生长发育、激素信号转导及逆境胁迫响应中发挥关键作用[8]。近年来，B3基因家族已在拟南芥[5]、玉米[66]、藜麦[3]、大豆[67]、陆地棉REM亚家族[68]等多种植物中被系统鉴定。除上述植物外，该家族在果树中的鉴定与功能研究也日益受到关注。在果树中，B3基因家族的全基因组鉴定工作也已在多个物种中陆续展开。在苹果基因组中鉴定出100个*MdB3*基因，分为ARF、HSI、REM、RAV和ABI3五个亚家族，部分成员在盐胁迫下差异表达。其中，过表达*MdREM19*可显著提高拟南芥的耐盐性[69]。在柑橘基因组中鉴定出72个*CsB3*成员，REM为最大的亚家族，片段重复和串联重复共同驱动了柑橘B3超家族的扩张。其中，*CsARF19*在胚性愈伤组织中特异性高表达，暗示其参与调控体细胞胚胎发生[70]。在杏基因组中鉴定出75个B3基因，分为REM、ARF、ABI3、RAV和HSI五个亚家族。其中，ABI3亚家族在杏核仁发育中发挥重要作用[71]。在龙眼基因组中鉴定出75个*DlB3*基因，在15条染色体上不均匀分布，参与胚胎发生和激素响应过程[72]。在葡萄基因组中鉴定出50个*B3*基因，同样划分为5个亚家族，约半数基因源于基因组复制事件，多个*B3*基因在有核与无核葡萄品种的早期种子发育中差异表达，提示其参与种子发育或败育过程[73]。然而，关于枣B3基因家族成员的系统鉴定、进化特征及功能分化，迄今尚缺乏系统性研究。基于枣全基因组数据，本研究首次系统鉴定出64个*ZjB3*家族成员，并将其划分为RAV、ARF、REM、HSI及ABI3等五大亚家族，与拟南芥B3基因家族分类格局高度一致，表明该家族在进化过程中具有较高的保守性。然而，与其他物种相比，枣B3家族成员数量少于拟南芥[5]、玉米[66]、藜麦[3]、大豆[67]、陆地棉[68]、苹果[69]、柑橘[70]、杏[71]和龙眼[72]，但多于葡萄[73]，这可能与物种基因组大小、全基因组复制历史及适应性进化差异有关。

染色体定位与共线性分析结果显示，枣B3基因家族成员在12条染色体上不均匀分布，且存在明显的成簇分布现象；共线性分析进一步鉴定出多对共线性基因对，其中ARF亚家族成员贡献了较多的共线性对，而RAV及其他亚家族的共线性对数量较少，表明片段复制是枣B3基因家族扩张的重要驱动力，且不同亚家族在进化过程中经历了差异化的复制事件。选择压力分析表明，所有共线性基因对的Ka/Ks值均小于1，且绝大部分集中于0.4~0.8之间，呈现明显的纯化选择特征，表明枣B3家族基因在进化过程中功能高度保守，未受到明显的正选择作用。启动子顺式作用元件分析发现，枣B3家族基因富含光响应、激素响应（尤其是ABA）及多种非生物胁迫响应元件，且不同亚家族成员的元件组成存在显著差异。其中，光响应元件在REM亚家族中占比最高，提示REM基因可能广泛参与枣树光信号调控网络；ABA响应元件在ARF、RAV及REM亚家族中普遍存在，这一结果与藜麦中B3家族顺式元件的分布特征相似[3]。

枣在长期物种演化进程中经历过一次古多倍化事件，其基因组曾发生片段复制与染色体重组，这是驱动枣基因家族扩张与分化的重要动力[1]。本研究中鉴定到的64个*ZjB3*成员数量低于部分草本模式植物，这可能与枣演化过程中相对较低的基因组复制事件频率，以及部分重复拷贝在长期选择压力下发生丢失或假基因化有关。同时，不同亚家族成员数量差异显著，其中REM亚家族成员数量最多，占总数的43.8%，这与该亚家族成员在植物生殖发育调控中的重要作用及其通过串联复制实现快速扩张的演化特征高度吻合[9]。共线性分析中大量旁系同源基因对的存在，也印证了片段复制是枣B3家族扩张的主要方式之一，表明古多倍化事件在塑造枣B3家族成员数量和分布格局中发挥了关键作用。

枣作为长期适应干旱、盐碱、低温等多种逆境的果树，具备极强的非生物胁迫耐受能力[1]。已有研究表明，B3转录因子可通过调控ABA信号通路、抗

氧化系统及胁迫相关基因的表达，广泛参与植物对多种非生物胁迫的响应过程[17,19]。本研究中*ZjB3*基因启动子区富集大量ABA、茉莉酸甲酯和干旱响应元件，暗示这些基因可能在枣树应对逆境胁迫中扮演重要角色：ARF亚家族成员含有ABA、MeJA响应元件，与拟南芥ARF转录因子通过整合生长素、ABA与茉莉酸信号通路参与非生物逆境应答的功能特征一致[74]；RAV亚家族成员的防御和胁迫响应元件，则提示其可能在枣树的抗逆调控网络中发挥特定作用。结合枣树本身的抗逆特性，笔者推测部分受强烈纯化选择且广谱表达的*ZjB3*基因，可能是连接枣树生长发育与逆境响应的关键节点，其功能多样性为枣树适应多变环境提供了遗传基础。

组织特异性表达分析显示，枣B3家族成员呈现出明显的亚家族特异性表达模式。ARF亚家族多数成员（如*ZjARF5*、*ZjARF6*、*ZjARF9*、*ZjARF11*和*ZjARF14*）在花、幼果、膨大果、茎、叶等多种组织中均呈高表达，与拟南芥中*AtARF2/3/4/5*参与叶片发育、花器官形成及果实成熟的功能特征相符[75-77]，推测枣*ARF*基因广泛参与调控多组织发育。值得注意的是，*ZjARF13*在所有组织中均为极低表达，不参与广谱表达模式，暗示其功能具有高度特异性或在特定条件下发挥作用。RAV亚家族表达模式分化显著，*ZjRAV6*主要在花中呈现特异性高表达，而*ZjRAV3*、*ZjRAV4*、*ZjRAV5*几乎无表达，*ZjRAV7*、*ZjRAV8*、*ZjRAV9*仅在少数组织中低表达，提示RAV家族不同成员在枣树发育中存在明显功能分化，部分成员可能在特定组织中发挥作用。RAV亚家族在多种植物中已被证实参与生长发育[78]，本研究结果进一步支持其功能的多样性。REM亚家族整体表达水平极低，多数家族成员在检测的组织中几乎不表达或极低表达。值得注意的是，仅*ZjREM10*在幼果和膨大期果实中检测到较高的表达水平，其余成员均未明显表达。这一表达特征表明，枣REM家族成员整体可能处于功能弱化或转录抑制状态，仅极少数成员在果实发育过程中发挥潜在调控功能。大量研究表明，转录因子家族在进化过程中普遍存在功能冗余与表达分化现象。例如，植物特异的HD-Zip I类转录因子亚家族，在全基因组复制事件的驱动下经历了显著的扩张和分化过程，其不同成员通过改变表达模式实现了功能多样性，在植物发育和逆境响应中发挥不同作用[79]。HIS基因家族成员（尤其是*ZjHSI2*）在不同阶段果实中表达水平较高，结合拟南芥中*AtHSI2*和*AtHSL1*响应糖信号、调控营养生长向生殖生长过渡的功能[80]，推测*ZjHSI2*可能参与枣果实成熟过程中的糖代谢调控。值得关注的是，*ABI3*和*FUS3*等成员在不同组织和不同发育果实组织中均呈极低表达。然而，在拟南芥中，*ABI3*和*FUS3*是种子成熟的核心调控因子，参与调控贮藏物质积累与休眠[81]。鉴于本研究样本以果肉组织为主，未包含发育种子，暂未验证其在种子中的表达模式，结合其在模式植物中的保守功能特征，推测这些基因可能参与贮藏蛋白与油脂的合成。此外，在JKW和JS不同果实发育阶段，*ZjRAV6*和*ZjREM10*等基因在果实发育早期偏好性表达，暗示这些基因可能介导果实发育早期的分子调控机制。

综上所述，本研究系统鉴定了枣B3转录因子家族，揭示了其进化特征、结构多样性及组织特异性表达模式，明确了ARF、RAV、REM、HSI和ABI3亚家族在枣树生长发育中的潜在功能，筛选出一批参与调控枣吊、韧皮部、茎、叶、花和果实等发育的候选基因，为后续功能解析与分子育种提供了重要基础。

4 结 论

本研究系统鉴定到64个枣*ZjB3*核定位基因，分为5个结构分化明显的亚家族。该家族进化保守，受纯化选择调控，富含激素与光响应顺式元件，且存在时空特异性表达特征，为解析枣生长发育调控机制提供了重要参考。

参考文献 References：

[1] Liu M J，Zhao J，Cai Q L，Liu G C，Wang J R，Zhao Z H，Liu P，Dai L，Yan G J，Wang W J，Li X S，Chen Y，Sun Y D，Liu Z G，Lin M J，Xiao J，Chen Y Y，Li X F，Wu B，Ma Y，Jian J B，Yang W，Yuan Z，Sun X C，Wei Y L，Yu L L，Zhang C，Liao S G，He R J，Guang X M，Wang Z，Zhang Y Y，Luo L H. The complex jujube genome provides insights into fruit tree biology[J]. Nature Communications，2014，5：5315.

[2] Liu M J，Wang J R，Wang L L，Liu P，Zhao J，Zhao Z H，Yao S R，Stănică F，Liu Z G，Wang L X，Ao C W，Dai L，Li X S，Zhao X，Jia C X. The historical and current research progress on jujube-a superfruit for the future[J]. Horticulture Research，2020，7：119.

[3] 曾孟琼，董陈文华，张帅，杨炀，杨燕，毛自朝，林春 . 藜麦B3基因家族全基因组鉴定和分析[J]. 西北农业学报，2025，34(7)：1178-1192.
Zeng Mengqiong，Dong Chenwenhua，Zhang Shuai，Yang Yang，Yang Yan，Mao Zichao，Lin Chun. Genome-wide identification and analysis of B3 gene family in quinoa[J]. Acta Agriculturae

Boreali-occidentalis Sinica，2025，34(7)：1178-1192.

[4] 孙亭亭，王大伟，龚达平，陈乐，陈雅琼，孙玉合 . 番茄 B3 超家族成员鉴定及生物信息学分析[J]. 植物遗传资源学报，2015，16(4)：806-814.
Sun Tingting，Wang Dawei，Gong Daping，Chen Le，Chen Yaqiong，Sun Yuhe. Genome-wide identification and bioinformatic analysis of B3 superfamily in tomato[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2015，16(4)：806-814.

[5] 罗光宇，叶玲飞，陈信波 . 拟南芥 B3 转录因子基因超家族[J]. 生命的化学，2013，33(3)：287-293.
Luo Guangyu，Ye Lingfei，Chen Xinbo. Research progress of *Arabidopsis* B3 transcription factor gene superfamily[J]. Chemistry of Life，2013，33(3)：287-293.

[6] Suzuki M，Kao C Y，McCarty D R. The conserved B3 domain of VIVIPAROUS1 has a cooperative DNA binding activity[J]. The Plant Cell，1997，9(5)：799-807.

[7] Barreto H G，Ságio S A，Chalfun-Júnior A，Fevereiro P，Benedito V A. Transcriptional profiling of the AFL subfamily of B3-type transcription factors during the *in vitro* induction of somatic embryogenesis in the model legume *Medicago truncatula*[J]. Plant Cell，Tissue and Organ Culture (PCTOC)，2019，139(2)：327-337.

[8] 刘颖慧，董志平 . 植物 B3 转录因子的结构和功能[J]. 分子植物育种，2017，15(5)：1868-1873.
Liu Yinghui，Dong Zhiping. The function and structure of plant B3 domain transcription factor[J]. Molecular Plant Breeding，2017，15(5)：1868-1873.

[9] Romanel E A，Schrago C G，Couñago R M，Russo C A，Alves-Ferreira M. Evolution of the B3 DNA binding superfamily：New insights into REM family gene diversification[J]. PLoS One，2009，4(6)：e5791.

[10] Devic M，Roscoe T. Seed maturation：Simplification of control networks in plants[J]. Plant Science，2016，252：335-346.

[11] Yamauchi T，Tanaka A，Inahashi H，Nishizawa N K，Tsutsumi N，Inukai Y，Nakazono M. Fine control of aerenchyma and lateral root development through AUX/IAA- and ARF-dependent auxin signaling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，2019，116(41)：20770-20775.

[12] Wilmoth J C，Wang S C，Tiwari S B，Joshi A D，Hagen G，Guilfoyle T J，Alonso J M，Ecker J R，Reed J W. NPH4/ARF7 and ARF19 promote leaf expansion and auxin-induced lateral root formation[J]. The Plant Journal，2005，43(1)：118-130.

[13] Xu D Q，Li J G，Gangappa S N，Hettiarachchi C，Lin F，Andersson M X，Jiang Y，Deng X W，Holm M. Convergence of light and ABA signaling on the ABI5 promoter[J]. PLoS Genetics，2014，10(2)：e1004197.

[14] Liu J Y，Wu S L，Sun J J，Sun J R，Wang H L，Cao X，Lu J，Jalal A，Wang C Q. Genome-wide analysis reveals widespread roles for *RcREM* genes in floral organ development in *Rosa chinensis*[J]. Genomics，2021，113(6)：3881-3894.

[15] Liu B B，Zhu J L，Lin L N，Yang Q X，Hu B P，Wang Q Y，Zou X X，Zou S Q. Genome-wide identification and co-expression analysis of *ARF* and *IAA* family genes in *Euscaphis konishii*：Potential regulators of triterpenoids and anthocyanin biosynthesis[J]. Frontiers in Genetics，2021，12：737293.

[16] Yu N，Chen Z L，Yang J C，Li R S，Zou W T. Integrated transcriptomic and metabolomic analyses reveal regulation of terpene biosynthesis in the stems of *Sindora glabra*[J]. Tree Physiology，2021，41(6)：1087-1102.

[17] Gao J，Ma G J，Chen J J，Gichovi B，Cao L W，Liu Z H，Chen L. The B3 gene family in *Medicago truncatula*：Genome-wide identification and the response to salt stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2024，206：108260.

[18] Chen C H，Li Y J，Zhang H H，Ma Q，Wei Z Y，Chen J P，Sun Z T. Genome-wide analysis of the RAV transcription factor genes in rice reveals their response patterns to hormones and virus infection[J]. Viruses，2021，13(5)：752.

[19] Ding J J，Yao B W，Yang X，Shen L. *SmRAV1*，an AP2 and B3 transcription factor，positively regulates eggplant's response to salt stress[J]. Plants，2023，12(24)：4174.

[20] Peng F Y，Weselake R J. Genome-wide identification and analysis of the B3 superfamily of transcription factors in Brassicaceae and major crop plants[J]. Theoretical and Applied Genetics，2013，126(5)：1305-1319.

[21] Swaminathan K，Peterson K，Jack T. The plant B3 superfamily[J]. Trends in Plant Science，2008，13(12)：647-655.

[22] Hu Y T，Xu Z C，Tian Y，Gao R R，Ji A J，Pu X D，Wang Y，Liu X，Song J Y. Genome-wide identification and analysis of AP2/ERF transcription factors related to camptothecin biosynthesis in *Camptotheca acuminata*[J]. Chinese Journal of Natural Medicines，2020，18(8)：582-593.

[23] Freitas N C，Barreto H G，Torres L F，Freire L L，Rodrigues L A Z，Diniz L E C，Beijo L A，Paiva L V. In silico and *in vivo* analysis of *ABI3* and *VAL2* genes during somatic embryogenesis of *Coffea arabica*：Competence acquisition and developmental marker genes[J]. Plant Cell，Tissue and Organ Culture (PCTOC)，2019，137(3)：599-611.

[24] Chiu R S，Nahal H，Provart N J，Gazzarrini S. The role of the *Arabidopsis FUSCA3* transcription factor during inhibition of seed germination at high temperature[J]. BMC Plant Biology，2012，12(1)：15.

[25] Giraudat J，Hauge B M，Valon C，Smalle J，Parcy F，Goodman H M. Isolation of the *Arabidopsis ABI3* gene by positional cloning[J]. The Plant Cell，1992，4(10)：1251-1261.

[26] Stone S L，Kwong L W，Yee K M，Pelletier J，Lepiniec L，Fischer R L，Goldberg R B，Harada J J. LEAFY COTYLEDON2 encodes a B3 domain transcription factor that induces embryo development[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，2001，98(20)：11806-11811.

[27] Luerssen H，Kirik V，Herrmann P，Miséra S. *FUSCA3* encodes a protein with a conserved VP1/AB13-like B3 domain which is of functional importance for the regulation of seed maturation in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal，1998，15(6)：755-764.

[28] Sugliani M，Brambilla V，Clerkx E J M，Koornneef M，Soppe W J. The conserved splicing factor SUA controls alternative splicing of the developmental regulator *ABI3* in *Arabidopsis*[J]. The

Plant Cell，2010，22(6)：1936-1946.

[29] Suzuki M，Wang H H，Mccarty D R. Repression of the *LEAFY COTYLEDON 1/B3* regulatory network in plant embryo development by *VP1/ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3-LIKE* B3 genes[J]. Plant Physiology，2007，143(2)：902-911.

[30] Guilfoyle T J，Hagen G. Auxin response factors[J]. Current Opinion in Plant Biology，2007，10(5)：453-460.

[31] Hardtke C S，Ckurshumova W，Vidaurre D P，Singh S A，Stamatiou G，Tiwari S B，Hagen G，Guilfoyle T J，Berleth T. Overlapping and non-redundant functions of the *Arabidopsis* auxin response factors *MONOPTEROS* and *NONPHOTOTROPIC HYPOCOTYL* 4[J]. Development，2004，131(5)：1089-1100.

[32] Magnani E，Sjölander K，Hake S. From endonucleases to transcription factors：Evolution of the AP2 DNA binding domain in plants[J]. The Plant Cell，2004，16(9)：2265-2277.

[33] Zhao L，Luo Q L，Yang C L，Han Y P，Li W B. A RAV-like transcription factor controls photosynthesis and senescence in soybean[J]. Planta，2008，227(6)：1389-1399.

[34] Hu Y X，Wang Y H，Liu X F，Li J Y. *Arabidopsis* RAV1 is down-regulated by brassinosteroid and may act as a negative regulator during plant development[J]. Cell Research，2004，14(1)：8-15.

[35] Kagaya Y，Ohmiya K，Hattori T. RAV1，a novel DNA-binding protein，binds to bipartite recognition sequence through two distinct DNA-binding domains uniquely found in higher plants[J]. Nucleic Acids Research，1999，27(2)：470-478.

[36] Mylne J S，Mas C，Hill J M. NMR assignment and secondary structure of the C-terminal DNA binding domain of *Arabidopsis thaliana* VERNALIZATION1[J]. Biomolecular NMR Assignments，2012，6(1)：5-8.

[37] Mantegazza O，Gregis V，Mendes M A，Morandini P，Alves-Ferreira M，Patreze C M，Nardeli S M，Kater M M，Colombo L. Analysis of the arabidopsis *REM* gene family predicts functions during flower development[J]. Annals of Botany，2014，114(7)：1507-1515.

[38] Caselli F，Beretta V M，Mantegazza O，Petrella R，Leo G，Guazzotti A，Herrera-Ubaldo H，De Folter S，Mendes M A，Kater M M，Gregis V. *REM34* and *REM35* control female and male gametophyte development in *Arabidopsis thaliana*[J]. Frontiers in Plant Science，2019，10：1351.

[39] Wei M K，Li H，Wang Q，Liu R，Yang L X，Li Q Z. Genome-wide identification and expression profiling of B3 transcription factor genes in *Populus alba* × *Populus glandulosa*[J]. Frontiers in Plant Science，2023，14：1193065.

[40] Ahmad B，Zhang S L，Yao J，Chai S Y，Yadav V，Athar H U R，Rahman M U，Wang L，Wang X P. Ectopic expression of *VvFUS3*，B3-domain transcription factor，in tomato influences seed development via affecting endoreduplication and hormones[J]. Horticultural Plant Journal，2022，8(3)：351-360.

[41] Eddy S R. Accelerated profile HMM searches[J]. PLoS Computational Biology，2011，7(10)：e1002195.

[42] Camacho C，Coulouris G，Avagyan V，Ma N，Papadopoulos J，Bealer K，Madden T L. BLAST+：Architecture and applications[J]. BMC Bioinformatics，2009，10(1)：421.

[43] Jones P，Binns D，Chang H Y，Fraser M，Li W Z，McAnulla C，McWilliam H，Maslen J，Mitchell A，Nuka G，Pesseat S，Quinn A F，Sangrador-Vegas A，Scheremetjew M，Yong S Y，Lopez R，Hunter S. InterProScan 5：Genome-scale protein function classification[J]. Bioinformatics，2014，30(9)：1236-1240.

[44] Cock P J，Antao T，Chang J T，Chapman B A，Cox C J，Dalke A，Friedberg I，Hamelryck T，Kauff F，Wilczynski B，De Hoon M J. Biopython：Freely available Python tools for computational molecular biology and bioinformatics[J]. Bioinformatics，2009，25(11)：1422-1423.

[45] Thumuluri V，Almagro Armenteros J J，Johansen A R，Nielsen H，Winther O. DeepLoc 2.0：Multi-label subcellular localization prediction using protein language models[J]. Nucleic Acids Research，2022，50(W1)：W228-W234.

[46] Chen C J，Wu Y，Li J W，Wang X，Zeng Z H，Xu J，Liu Y L，Feng J T，Chen H，He Y H，Xia R. TBtools-Ⅱ：A “one for all，all for one” bioinformatics platform for biological big-data mining[J]. Molecular Plant，2023，16(11)：1733-1742.

[47] Buchfink B，Reuter K，Drost H G. Sensitive protein alignments at tree-of-life scale using DIAMOND[J]. Nature Methods，2021，18(4)：366-368.

[48] Tang H B，Krishnakumar V，Zeng X F，Xu Z G，Taranto A，Lomas J S，Zhang Y X，Huang Y M，Wang Y B，Yim W C，Zhang J S，Zhang X T. JCVI：A versatile toolkit for comparative genomics analysis[J]. iMeta，2024，3(4)：e211.

[49] Krzywinski M，Schein J，Birol I，Connors J，Gascoyne R，Horsman D，Jones S J，Marra M A. Circos：An information aesthetic for comparative genomics[J]. Genome Research，2009，19(9)：1639-1645.

[50] Reiser L，Bakker E，Subramaniam S，Chen X G，Sawant S，Khosa K，Prithvi T，Berardini T Z. The Arabidopsis information resource in 2024[J]. Genetics，2024，227：iyae027.

[51] Katoh K，Standley D M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7：Improvements in performance and usability[J]. Molecular Biology and Evolution，2013，30(4)：772-780.

[52] Capella-Gutiérrez S，Silla-Martínez J M，Gabaldón T. trimAl：A tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses[J]. Bioinformatics，2009，25(15)：1972-1973.

[53] Minh B Q，Schmidt H A，Chernomor O，Schrempf D，Woodhams M D，Von Haeseler A，Lanfear R. IQ-TREE 2：New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era[J]. Molecular Biology and Evolution，2020，37(5)：1530-1534.

[54] Bailey T L，Johnson J，Grant C E，Noble W S. The MEME suite[J]. Nucleic Acids Research，2015，43(W1)：W39-W49.

[55] Letunic I，Bork P. Interactive Tree of Life (iTOL) v6：Recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool[J]. Nucleic Acids Research，2024，52(W1)：W78-W82.

[56] Shen W，Sipos B，Zhao L Y. SeqKit2：A Swiss army knife for sequence and alignment processing[J]. iMeta，2024，3(3)：e191.

[57] Pertea G，Pertea M. GFF utilities：GffRead and GffCompare[J]. F1000Research，2020，9：304.

[58] Higo K，Ugawa Y，Iwamoto M，Higo H. PLACE：A database of

plant *cis*-acting regulatory DNA elements[J]. Nucleic Acids Research，1998，26(1)：358-359.

[59] Zhang Z，Xiao J F，Wu J Y，Zhang H Y，Liu G M，Wang X M，Dai L. ParaAT：A parallel tool for constructing multiple protein-coding DNA alignments[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications，2012，419(4)：779-781.

[60] Wang D P，Zhang Y B，Zhang Z，Zhu J，Yu J. KaKs_Calculator 2.0：A toolkit incorporating gamma-series methods and sliding window strategies[J]. Genomics，Proteomics & Bioinformatics，2010，8(1)：77-80.

[61] Guo M X，Lian Q，Mei Y，Yang W W，Zhao S N，Zhang S Y，Xing X F，Zhang H X，Gao K Y，He W T，Wang Z T，Wang H，Zhou J，Cheng L，Bao Z G，Huang S W，Yan J B，Zhao X S. Analyzes of pan-genome and resequencing atlas unveil the genetic basis of jujube domestication[J]. Nature Communications，2024，15：9320.

[62] Zhao X，Zhao Z X，Cheng S S，Wang L H，Luo Z，Ai C F，Liu Z G，Liu P，Wang L L，Wang J R，Liu M Z，Li Y，Liu M J. ZjWRKY23 and ZjWRKY40 promote fruit size enlargement by targeting and downregulating *Cytokinin oxidase/dehydrogenase 5* expression in Chinese jujube[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2023，71(46)：18046-18058.

[63] Chen S F，Zhou Y Q，Chen Y R，Gu J. fastp：An ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor[J]. Bioinformatics，2018，34(17)：i884-i890.

[64] Kim D，Paggi J M，Park C，Bennett C，Salzberg S L. Graph-based genome alignment and genotyping with HISAT2 and HISAT-genotype[J]. Nature Biotechnology，2019，37(8)：907-915.

[65] Liao Y，Smyth G K，Shi W. featureCounts：An efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features[J]. Bioinformatics，2014，30(7)：923-930.

[66] 仝帧翰，张严玲，王雷立，李安然，王闻琦，王盼盼，刘洪畅，刘青青，王翠玲 . 玉米 B3 基因家族全基因组鉴定及表达模式[J]. 草业科学，2023，40(10)：2556-2570.
Tong Zhenghan，Zhang Yanling，Wang Leili，Li Anran，Wang Wenqi，Wang Panpan，Liu Hongchang，Liu Qingqing，Wang Cuiling. Genome wide identification and expression pattern analysis of B3 gene family in maize[J]. Pratacultural Science，2023，40(10)：2556-2570.

[67] Ren C Y，Wang H M，Zhou Z H，Jia J R，Zhang Q，Liang C Z，Li W T，Zhang Y X，Yu G B. Genome-wide identification of the *B3* gene family in soybean and the response to melatonin under cold stress[J]. Frontiers in Plant Science，2022，13：1091907.

[68] 石荣康，张冬梅，孙正文，刘正文，解美霞，张艳，马峙英，王省芬 . 陆地棉 REM 基因家族全基因组鉴定及表达分析[J]. 棉花学报，2021，33(2)：95-111.
Shi Rongkang，Zhang Dongmei，Sun Zhengwen，Liu Zhengwen，Xie Meixia，Zhang Yan，Ma Shiying，Wang Shengfen. Genome-wide identification and expression analysis of REM gene family in *Gossypium hirsutum*[J]. Cotton Science，2021，33(2)：95-111.

[69] Tian Y F，Yang A，Yan J D，Wang B C，Guo L，Ma S Y，Han X L，Zhang C X. Genome-wide analysis of the B3 family in apple (*Malus domestica* Borkh.) and functional identification of *MdREM19* involvement in salt stress[J]. BMC Genomics，2026，27(1)：268.

[70] Liu Z，Ge X X，Wu X M，Xu Q，Atkinson R G，Guo W W. Genome-wide analysis of the citrus B3 superfamily and their association with somatic embryogenesis[J]. BMC Genomics，2020，21(1)：305.

[71] Shi X D，Yu W W，Wang L，Zhao H，Hu J J，Wuyun T，Liu H M. Genome-wide identification and expression profiling of B3 transcription factor genes in *Prunus armeniaca*[J]. Forests，2023，14(8)：1523.

[72] Tang M J，Zhao G H，Awais M，Gao X L，Meng W Y，Lin J D，Zhao B B，Lai Z X，Lin Y L，Chen Y K. Genome-wide identification and expression analysis reveals the B3 superfamily involved in embryogenesis and hormone responses in *Dimocarpus longan* Lour.[J]. International Journal of Molecular Sciences，2023，25(1)：127.

[73] Ahmad B，Zhang S L，Yao J，Rahman M U，Hanif M，Zhu Y X，Wang X P. Genomic organization of the B3-domain transcription factor family in grapevine (*Vitis vinifera* L.) and expression during seed development in seedless and seeded cultivars[J]. International Journal of Molecular Sciences，2019，20(18)：4553.

[74] Mei S，Zhang M H，Ye J W，Du J C，Jiang Y J，Hu Y R. Auxin contributes to jasmonate-mediated regulation of abscisic acid signaling during seed germination in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell，2023，35(3)：1110-1133.

[75] Guan C M，Wu B B，Yu T，Wang Q Q，Krogan N T，Liu X G，Jiao Y L. Spatial auxin signaling controls leaf flattening in *Arabidopsis*[J]. Current Biology，2017，27(19)：2940-2950.

[76] Liu Z N，Miao L M，Huo R X，Song X Y，Johnson C，Kong L J，Sundaresan V，Yu X L. *ARF2-ARF4* and *ARF5* are essential for female and male gametophyte development in *Arabidopsis*[J]. Plant & Cell Physiology，2018，59(1)：179-189.

[77] Schruff M C，Spielman M，Tiwari S，Adams S，Fenby N，Scott R J. The *AUXIN RESPONSE FACTOR 2* gene of *Arabidopsis* links auxin signalling，cell division，and the size of seeds and other organs[J]. Development，2006，133(2)：251-261.

[78] Li J L，Song C Y，Li H M，Wang S Q，Hu L Y，Yin Y L，Wang Z H，He W X. Comprehensive analysis of cucumber *RAV* family genes and functional characterization of *CsRAV1* in salt and ABA tolerance in cucumber[J]. Frontiers in Plant Science，2023，14：1115874.

[79] Żyła N，Babula-Skowrońska D. Evolutionary consequences of functional and regulatory divergence of HD-zip I transcription factors as a source of diversity in protein interaction networks in plants[J]. Journal of Molecular Evolution，2023，91(5)：581-597.

[80] Veerappan V，Wang J，Kang M，Lee J，Tang Y H，Jha A K，Shi H Z，Palanivelu R，Allen R D. A novel HSI2 mutation in *Arabidopsis* affects the PHD-like domain and leads to derepression of seed-specific gene expression[J]. Planta，2012，236(1)：1-17.

[81] Song J P，Xie X，Chen C，Shu J，Thapa R K，Nguyen V，Bian S M，Kohalmi S E，Marsolais F，Zou J T，Cui Y H. LEAFY COTYLEDON1 expression in the endosperm enables embryo maturation in *Arabidopsis*[J]. Nature Communications，2021，12：3963.