

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2024.03.001

R2R3 型 MYB 转录因子调控植物胁迫应答的研究进展

关范圆^{1,2}, 郑语嫣^{1,2}, 米芯雨²,
范菁², 王宝伟², 王晓晖¹

1. 北京中医药大学/北京中医药研究院 中药现代研究中心, 北京 102488;

2. 北京中医药大学 中药学院, 北京 102488

摘要: MYB 转录因子(TF)是植物中最大的转录家族之一, 广泛参与植物生命过程。R2R3-MYB 转录因子作为 MYB TF 家族最大的亚家族, 在植物响应生物和非生物胁迫过程中发挥着重要作用。本文简要综述了 MYB 转录因子的分类, 并具体论述了 R2R3 型 MYB 转录因子在调控植物应答病害、虫害等生物胁迫和干旱、低温、盐等非生物胁迫中的作用机制。

关键词: R2R3 型 MYB 转录因子; 生物胁迫;
非生物胁迫

中图分类号: Q945

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2024)03-0001-09

Research Advance of the Functions of R2R3-MYB Transcription Factors in Plant Response to Biotic and Abiotic Stresses

GUAN Fanyuan^{1,2}, ZHENG Yuyan^{1,2}, MI Xinyu²,
FAN Jing², WANG Baowei², WANG Xiaohui¹

1. Modern Research Center for Traditional Chinese Medicine / Beijing Institute of Traditional Chinese Medicine,

Beijing University of Chinese Medicine, Beijing 102488, China;

2. School of Chinese Pharmacy, Beijing University of Chinese Medicine, Beijing 102488, China

Abstract: MYB transcription factor (TF) is one of the largest transcription factor families in plants and is widely involved in plant life processes. R2R3-MYB transcription factor is the lar-

收稿日期: 2024-04-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(32170374)。

作者简介: 关范圆, 硕士研究生, 主要从事转录调控研究。

共同第一作者: 郑语嫣, 硕士研究生, 主要从事转录调控研究。

通信作者: 王晓晖, 副研究员, 硕士研究生导师, 主要从事中药活性成分生物合成调控研究。

gest subfamily of the MYB TF family and plays an important role in plant responses to biotic and abiotic stresses. In current article, the classification of MYB transcription factors was briefly demonstrated and the underlying mechanism of R2R3 transcription factors in regulating plant responses to biotic stress such as microorganisms, herbivorous insects, and abiotic stresses such as drought, low temperature and salt in recent years was elaborated.

Key words: R2R3 MYB transcription factor; biotic stress; abiotic stress

1 MYB 转录因子简介

MYB(*v-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog*)家族转录因子在高等植物中分布广泛,作为植物中数量最多、功能多样化的转录因子家族,其广泛参与植物各类重要的生物过程,在植物生长发育、细胞建成与分化、植物初生代谢与次生代谢以及响应生物与非生物胁迫等过程中发挥重要作用.1987年,Pazares等^[1]从单子叶植物玉米(*Zea mays*)中分离鉴定出第一个MYB转录因子Clorless1(C1),其可参与玉米中花青素的生物合成途径.随着拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组序列^[2]的发表,植物中MYB基因的分类首次得到了全面的阐述.之后,研究人员对植物中MYB转录因子的作用开展了大量研究,获得了大量数据,在多种植物物种中分离并鉴定出各类功能不一的MYB蛋白^[3].随着研究的深入,对于MYB蛋白的其他特征也有了更深的探索.MYB转录因子不仅作为植物逆境应答反应中的关键环节,还在植物抗逆反应体系中调控着相关功能基因的表达.现如今,越来越多的研究结果证实MYB转录因子在植物抗逆胁迫应答过程中发挥着不可替代的作用.

MYB蛋白主要由DNA结合区、调节蛋白活性区和转录激活区组成,该蛋白质家族的共同特征是均含有N端高度保守的DNA结合域,名为MYB结构域.该结构域大约由52个氨基酸构成的1~4个不完全氨基酸重复序列(R)组成,这些重复序列可形成螺旋-转角-螺旋(HTH)结构,每3个 α 螺旋由一个重复序列组成,在第二和第三螺旋之间有规则地分布着3个色氨酸残基,这些构造共同组成了疏水核心^[4].目前的分类依据是MYB保守结构域中重复区域的数目,含有一个保守结构域的称为1R-MYB,依次类推,可将MYB转录因子分为1R-MYB、2R-MYB、3R-MYB以及4R-MYB 4个亚类^[5].目前植物中鉴定分离出的大多为R2R3-MYB型转录因子,其他类型的转录因子较少,近年来的研究表明R2R3-MYB在植物防御反应过程中起到重要作用,其分类示意图如图1.

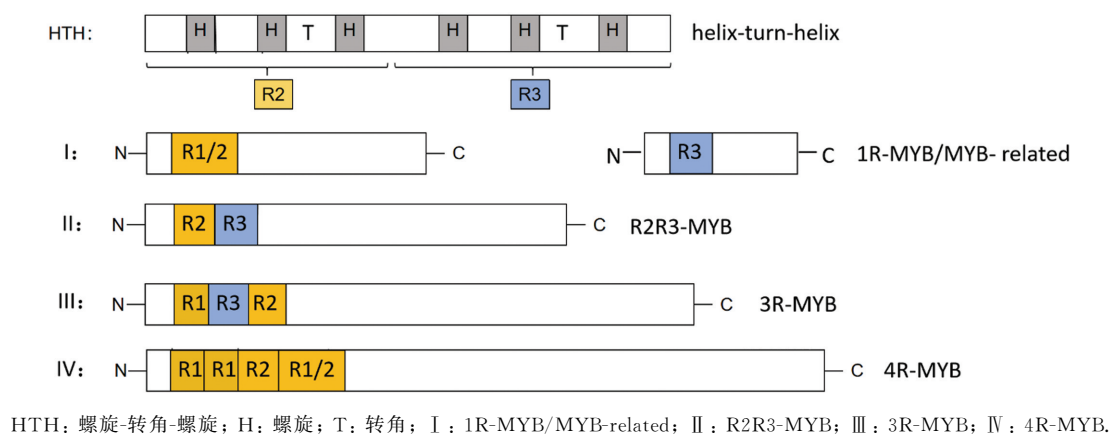


图1 植物MYB转录因子分类

2 在植物防御生物胁迫过程中起到重要作用

在自然界中,植物遭受的生物胁迫主要包括病原真菌、细菌等的侵染,寄生虫害以及植食性害虫的为害,导致植物叶片坏死、叶枯、溃疡、黄化、矮小等症状,严重时甚至造成植株死亡.研究表明,植物受到病原微生物或害虫入侵时,植物在其特定的对侵袭具有自然免疫性的组织内,诱导次生代谢,形成对病原生物有杀灭或抑制作用的次生代谢物质来参与免疫反应,或是发挥其特定的防御功能来达到抗病效果.在这过程中R2R3型MYB转录因子起到重要作用.

2.1 R2R3型MYB转录因子参与植物防御病原微生物

MYB转录因子可通过调控植物防御反应下游防卫基因的表达,或是参与次生代谢产物的合成来抵御真菌、细菌和病毒等病原微生物的侵染.首先R2R3型MYB转录因子在植物防御真菌病害的过程中起到重要作用.如Yu等^[6]发现在葡萄(*Vitis* spp.)中R2R3-MYB转录因子VdMYB1可激活对入侵病原体的防御反应.当葡萄植株中接种葡萄白粉病菌后,VdMYB1基因显著上调,且瞬时过表达VdMYB1的葡萄叶片与野生型叶片相比,真菌分生孢子的数量较少.RcMYB84和RcMYB123基因能够影响苯丙烷和黄酮类化合物的生物合成过程,而该类生物合成过程产生的次生代谢产物可以帮助月季花(*Rosa chinensis*)抵御灰霉病^[7].TaMYB86基因是小麦(*Triticum aestivum*)中的一个MYB编码基因,该基因可提高小麦对根腐病的抗性.过表达TaMYB86的转基因小麦与对照小麦相比,转基因小麦的防卫基因表达量显著提升,进而增强其抗根腐病能力^[8].小麦中的另一个MYB基因,TaMYB29可通过增强H₂O₂积累、PR(Pathogenesis-related gene)基因表达和SA(Salicylic acid)信号通路诱导的细胞死亡,正向调节小麦对条锈病的防御反应^[9].贾娇^[10]研究发现,拟南芥中的AtMYB73能上调相关防御基因的表达,同时也能诱导次生代谢产物的合成,借此参与拟南芥对核盘菌的防御响应.在棉花(*Gossypium hirsutum*)^[11]中,GhMYB108能与下游防御相关基因相互作用来增强棉花抗黄萎病菌侵染的能力.

R2R3型MYB转录因子参与植物防御细菌和病毒性病害.Gu等^[12]研究发现,过表达MdMYB73苹果(*Malus pumila*)愈伤组织和果实的抗病能力显著提升,且SA含量以及SA合成和信号相关基因的表达水平也更高,因此,苹果中的MdMYB73基因能正向调节抵御双歧杆菌侵染的相关基因表达,同时促进水杨酸的生物合成,增强苹果对双歧杆菌的抗病能力.辣椒(*Capsicum annuum*)中的一个MYB基因CaPHL8可正向调控辣椒抗番茄青枯病菌的能力.沉默CaPHL8基因的辣椒株系对番茄青枯病菌的免疫力降低,植株生长受损,同时,病原菌生长较多^[13].在烟草(*Nicotiana tabacum*)中,MYB4L可被乙烯诱导活性,并与下游调节因子相互作用构成前馈回路,使得烟草对烟草花叶病毒抗性明显增强.在感染了烟草花叶病毒的烟草植株中NbMYB4L表达上调,而沉默NbMYB4L则会导致烟草花叶病毒复制增多,同时,过表达NbMYB4L会使植株对烟草花叶病毒抗性增强^[14].Zorzatto等^[15]研究拟南芥时,发现LIMYB能与病毒毒力靶点的受体激酶相互作用,抑制病毒翻译,同时,还能激活拟南芥的免疫受体,进而增强对菜豆金色花叶病毒的耐受性.过表达LIMYB能下调病毒核糖体蛋白基因,减少蛋白质合成;相比之下,沉默LIMYB则会使翻译相关基因表达上调,增加了对病毒感染的易感性.

2.2 R2R3型转录因子参与植物防御植食性害虫

R2R3型MYB转录因子除了参与植物防御真菌、细菌和病毒病害,还参与植物防御植食

性害虫的过程. R2R3 型 MYB 转录因子在植物遭遇植食性害虫入侵时可通过影响植物体内相关的信号通路, 增加次生代谢产物的合成来达到抗虫效果, 如酚胺类, 类黄酮, 苯丙烷、木质素, 防御蛋白质或者其他一些有毒的次生代谢物等. 如魏潇^[16]研究指出, *PkMYB8*、*PkMYB9*、*PkMYB12* 基因可通过参与苯丙烷代谢途径的调控, 进而使得红根甘肃桃(*Prunus persica*)根部的黄酮类物质尤其是花色素苷的含量增加, 利用合成的次生代谢产物来防御根结线虫的入侵. 类似的, 大豆(*Glycine max*)中的 *GmMYB33b* 基因能通过负调控下游基因的表达, 使得大豆抗胞囊线虫的能力增强. 过表达 *GmMYB33b* 大豆株系发根中的线虫数量显著提高, 而沉默 *GmMYB33b* 大豆株系发根中的线虫数量则明显降低^[17].

胡宗伟^[18]研究发现, 在蚜虫诱导后的棉花植株的根、茎、叶组织中, 棉花 *GhMYB18* 基因显著上调. *GhMYB18* 可通过调控水杨酸和苯丙烷信号通路中相关基因的表达, 进而合成水杨酸和黄酮类化合物来增强棉花抵御棉蚜的抗性. 在烟草中, 烟草 MYB 转录因子 *NaMYB8* 通过特异性抑制苯丙烷-多胺偶联物积累的生物合成途径, 进而增强烟草对灰翅夜蛾(*Spodoptera litoralis*)和烟草天蛾(*Manduca sexta*)的防御响应^[19]. 张晓晗^[20]在敲除了水稻(*Oryza sativa*) *OsJAMYB* 基因后, 发现水稻产生的酚胺化合物减少, 同时, 草地贪夜蛾幼虫取食基因敲除后的水稻生长加快, 由此推测 *OsJAMYB* 可通过影响酚胺合成进而正向调控水稻抗草地贪夜蛾的能力. He 等^[21]研究发现, 水稻基因 *OsMYB30* 过表达可直接上调木质素生物合成途径基因的表达, 促进转基因水稻中水杨酸和木质素的生物合成, 进而提高水稻对褐飞虱(*Nilaparvatalugens* Stål)的抗性. 在菊花(*Chrysanthemum morifolium*)中, *CmMYB58.1* 和 *CmMYB58.2* 可以通过增加植物中木质素的生物合成含量来参与菊花对蚜虫的防御响应^[22]. 拟南芥中的 *AtMYBx* 基因受茉莉酸甲酯与损伤处理诱导, *AtMYBx* 基因编码的蛋白可激活参与茉莉酸甲酯的合成, *AtMYBx* 的过表达株系与对照株系相比, 过表达株系抵抗甜菜夜蛾幼虫噬咬的能力明显增强, 进而参与调控植株生长发育和抗虫响应^[23].

R2R3 型 MYB 转录因子还能通过发挥其特定的功能进而抵御害虫的为害, 如影响昆虫的生长发育或繁殖. De Vos 等^[24]研究发现, 拟南芥中 *AtMYB102* 基因可影响害虫的生长速度. *AtMYB102* 基因在拟南芥被菜花蝴蝶幼虫取食的损伤叶片的取食部位局部表达, 而在未被取食的植物部位不系统表达, 且敲除了 *AtMYB102* 基因的拟南芥叶片上的幼虫更多且生长速度更快. 另有研究表明^[25], 当在拟南芥中过表达 *GsMYB15* 时, 转基因拟南芥的耐盐性有所提高, 并且转基因拟南芥叶片被棉铃虫幼虫取食后, 发现幼虫体内免疫相关基因的表达水平被显著抑制, 进而增强了拟南芥对棉蚜幼虫的抗性.

由以上例子不难看出, R2R3 型 MYB 转录因子在帮助植物抵御病原微生物和植食性害虫入侵的方式可概括为 3 种: 第一种最简单直接, MYB 转录因子直接调控相关防御基因的表达, 进而参与植物的反应; 第二种是通过参与相关生物合成途径, 调控次生代谢产物的生成, 而生成的次生代谢产物如黄酮、苯丙素等皆有利于提高植物的防御能力; 第三种为转录因子直接与病原微生物或害虫体内的某种结合位点相结合, 影响病原微生物和害虫的生长发育, 从而达到防御作用.

3 在植物防御非生物胁迫中起到重要作用

3.1 R2R3 型 MYB 转录因子参与植物防御干旱胁迫

干旱是植物生长发育过程中主要的非生物胁迫之一, 制约了植物的生长发育, 使农作物减产. MYB 转录因子也被证实参与干旱胁迫应答, 如在蓝莓(*Vaccinium* spp.)中鉴定出 102 个对

干旱胁迫具有显著响应的MYB基因^[26],在牛耳朵(*Primulina eburnean*)中鉴定出了7个MYB基因参与其干旱胁迫反应^[27]。另外,脱落酸(ABA)是参与干旱胁迫的主要激素,MYB转录因子可以通过ABA依赖性途径调控基因表达。如杨树(*Populus* spp.)在干旱条件下,R2R3型MYB转录因子基因*PtrMYB94*受到外源ABA诱导后转录活性提高,并增强了ABA和干旱有关基因表达。在*PtrMYB94*过表达的转基因植株中,叶片气孔孔径比野生型小,提示*PtrMYB94*可能通过ABA依赖途径控制气孔关闭,以减少叶片水分流失从而提高杨树抗旱性^[28-29]。Zhao等^[30]从苦荞麦(*Fagopyrum tataricum*)中克隆了一个定位于细胞核的R2R3型MYB转录因子*FtMYB22*,其表达能被外源ABA强烈诱导,同时,植物的生长受到抑制。此外,*FtMYB22*的过表达,显著降低了转基因拟南芥的抗旱性,推测*FtMYB22*基因的过表达不仅影响ABA的合成和下游信号转导,而且改变了植物细胞对细胞外ABA信号的感知。

除激素信号外,活性氧(ROS)积累也是干旱胁迫信号转导的触发条件,低浓度的ROS激活植物的应激反应^[31]。研究发现,R2R3型MYB转录因子通过激活下游基因表达,从而清除ROS也是植物应对干旱的策略之一。如从芍药(*Paeonia lactiflora*)中鉴定了1个位于细胞核的R2R3型MYB转录因子基因*PlMYB108*,在干旱胁迫下,该基因的表达水平升高。*PlMYB108*过表达的转基因植株与野生型相比,具备更强的抗旱性,且具有更高的叶含水量和更低的H₂O₂积累,检测发现内在的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性显著增加,这些结果揭示了*PlMYB108*可增加类黄酮的积累、活性氧(ROS)、清除能力和光合作用,从而赋予植物抗旱性^[32]。

3.2 R2R3型MYB转录因子参与植物防御盐胁迫

Na⁺是盐胁迫环境中的主要离子成分,Na⁺积累不仅引起植物的初级渗透胁迫,限制植物的水吸收和养分吸收造成营养胁迫,这些初级胁迫会导致次级氧化应激,从而阻碍农业生产。植物作为固着生物,必须制定一系列策略以适应盐碱环境,如通过信号转导使盐胁迫反应基因表达、调节离子转运、渗透稳态和解毒等过程^[33]。此外,为应对Na⁺积累造成的ROS积累、光合作用等不利条件,植物产生了各种酶防御机制和非酶防御机制来抑制ROS的作用^[34]。研究表明,植物中具有相当高比例的R2R3型MYB转录因子响应盐胁迫,具有调控耐盐性的功能。盐应答MYB转录因子通过结合下游靶基因作用元件,激活或抑制下游靶基因表达,调节植物耐盐性。如Du等^[35]从苹果(*Malus pumila*)中鉴定了1个在盐胁迫中发挥作用的R2R3-MYB转录因子*MdMYB108L*。过表达*MdMYB108L*的转基因拟南芥在盐胁迫中比野生型种子发芽率更高、根长更长、过氧化氢物和超氧化氢物水平更低、叶片光合能力增强等。此外,研究者还发现*MdMYB18L*转录因子与*MdNHX1*启动子结合正向调节苹果耐盐基因*MdNHX1*的转录。Zhang等^[36]研究发现,番茄(*Solanum lycopersicum*)中*SlMYB102*的过表达后,降低了植株叶片和根系的Na⁺含量,增加了K⁺含量,与NaCl胁迫下的野生型相比,长期盐胁迫增加了过表达*SlMYB102*的转基因番茄叶片的ROS清除酶的含量,qRT-PCR结果证明,过表达株系中许多盐胁迫相关的基因表达水平上调。与之相反,一些MYB转录因子在植物盐胁迫中发挥着负调控的作用。在拟南芥中,*AtMYB73*是一个仅在盐胁迫条件下特异性表达的R2R3型转录因子,却不被ABA诱导,研究人员发现敲除了*AtMYB73*基因的幼苗比野生型幼苗具有更强的耐盐能力,并通过实时荧光定量分析,发现盐胁迫后基因敲除型幼苗盐反应基因水平和野生型幼苗相比显著增加,说明*AtMYB73*作为盐胁迫信号传导的负调控因子,特异性调节SOS基因表达^[37]。

3.3 R2R3 型 MYB 转录因子参与植物防御低温胁迫

寒冷是一种抑制植物生长发育的非生物胁迫,植物遭受寒冷胁迫后,体内活性氧(ROS)积累,造成氧化损伤,故而在早春和晚秋时节,低温对农作物产量影响极大.为应对这一环境压力,植物进化出不同的防御机制,如产生次生代谢产物.如花青素在胁迫条件下具有中和或清除活性氧的能力^[38].An 等^[39]在研究中发现,苹果中的 *MdMYB23* 能与花青素合成关键调节因子 *MdANR* 相互作用并激活其表达,促进花青素的生物合成,以清除 ROS 从而进一步提高植物抗寒能力.除此以外,研究人员还发现, *MdMYB23* 直接与 *MdCBF1* 和 *MdCBF2* 的启动子结合并激活其表达.除花青素外,提高抗氧化酶活性以清除活性氧也是植物的一种防御机制,例如从烟草中分离得到的 *MbMYBC1*,在拟南芥中过表达后,植物在低温和干旱胁迫下,过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性增加,电解质渗漏率(EL)和脯氨酸含量增加,但叶绿素含量下降.此外,其过表达还可以激活与冷胁迫、干旱胁迫相关的下游基因表达,如 *AtDREB1A*、*AtERD10B*、*AtSnRK2.4*、*AtRD29A* 等基因^[40];从菊花中分离得到的 MYB 转录因子 *DgMYB2*,能被低温诱导,且 *DgMYB2* 过表达的转基因菊花植株具备更强抗寒能力.经研究发现, *DgMYB2* 直接靶向 *DgGPX1*,增加谷胱甘肽过氧化物酶的活性,减少活性氧的积累,从而提高菊花的抗寒性^[41].

植物对低温胁迫的响应涉及复杂调控网络,近年研究发现, R2R3 型 MYB 转录因子能通过茉莉酸途径响应冷胁迫. Han 等^[42]研究发现, MeJA 和冷胁迫处理下,茶树(*Camellia sinensis*)中 *CsMYB45*、*CsMYB46* 和 *CsMYB105* 基因被强烈诱导,三者在烟草中过表达增强了其耐寒性.研究人员通过酵母双杂交和双分子荧光互补(BiFC)分析,证明了 *CsMYB46* 和 *CsMYB105* 与细胞核中的 *CsJAZ3*、*CsJAZ10* 和 *CsJAZ11* 相互作用,为未来 MYB TF 如何通过茉莉酸途径响应冷胁迫功能研究提供了初步证据.

此外,植物对低温胁迫的响应途径可以是 ABA 依赖的,也可以是 ABA 非依赖性的. ABA 依赖性途径主要由 ABFs/AREBs 与 ABRE 顺式元件的相互作用组成,而 ABA 独立途径主要依赖 CBF 途径介导冷应激反应调控^[43].但也有证据表明,这两条途径存在相互交织. Lee 等^[43]发现,参与多种 ABA 依赖性应激反应的转录因子 MYB96 整合冷和 ABA 信号传导途径,在该串联中起核心作用. MYB96 通过与七肽蛋白 HHP 启动子结合正向调控该基因表达. HHP 蛋白通过以特定方式与 CBF 上游转录调节因子(ICE1、ICE2 CAMTA3)相互作用促进 CBF 的转录激活活性.因此,可以认为 MYB96-HHP 模块整合了 ABA 依赖性和 ABA 非依赖性信号,并激活 CBF 途径,确保植物适应广泛的不利环境波动.

3.4 R2R3 型 MYB 转录因子参与植物防御其他胁迫

除以上非生物胁迫,植物在生长发育过程中还可能遭受高温、重金属、遮阴、营养缺乏、紫外辐射等胁迫,植物作为固着生物,无法像动物一样进行躲避,只能通过一系列策略,抵御环境的不利条件.在响应胁迫的过程中, MYB 转录因子家族起到重要作用,如拟南芥中保护植物免受紫外线伤害的 *AtMYB4*^[44]、应答氮缺失的 *AtMYB12*^[45];白脉根(*Lotus corniculatus*)中应答氮缺失的 *LjMYB101*^[46];谷子(*Setaria italica*)中 *SiMYB42* 基因与植物氮素转运相关基因启动子结合激活其表达,应对环境中的低氮胁迫^[47];苹果中分离得到的 *MdMYB58* 在拟南芥中异源表达,可促进铁离子在根部的积累^[48]等.

4 展望

MYB 转录因子家族作为转录因子中最大的家族,在植物的防御方面发挥着重要的作用.

当前对MYB转录因子的研究多集中在R2R3型MYB转录因子,迄今为止,R2R3型MYB转录因子家族在响应植物生物胁迫和非生物胁迫机制方面研究取得较大突破.本文总结了R2R3-MYB转录因子在抵御微生物、寄生虫、植食性虫害、干旱、高盐、低温等过程中的发挥的作用.现有研究已经表明,R2R3型MYB转录因子防御的可能机制如下:①MYB转录因子激活直接或间接促进下游抗性抗病基因的表达,提高植物抵御不利环境的能力,这一激活过程可能依赖一些胁迫信号的传导,如活性氧、激素积累;②MYB转录因子参与次级代谢产物的生物合成途径,与相关生物合酶启动子结合,促进如黄酮类、木质素、苯丙烷类代谢产物的合成,提高植物抗性;③MYB转录因子直接靶向氧化酶相关基因,提高植物抗氧化和清除活性氧能力;④在生物胁迫中,转录因子还直接与病原微生物或害虫体内的某种结合位点相结合,影响病原微生物和害虫的生长发育,达到防御作用.

然而,研究还有待深入,目前,存在问题主要有:①R2R3-MYB转录因子在复合胁迫中的作用研究不充分,正如许多研究提到,植物中MYB转录因子可同时被低温、干旱、盐诱导;②研究MYB因子在多种信号传导中的调控机制还需深入,对其相互作用机制进行研究,如MYB转录因子如何在ABA依赖性途径和ABA非依赖性途径的交织部分发挥作用;③加强如何应用转录因子培育抗逆性植物的研究等;④中草药在生长发育过程遭受各式各样的胁迫,但是目前针对中药材中MYB转录因子家族的研究大多还处于对基因家族系统鉴定的阶段,空缺较大,需要深入研究中草药的防御机制,为培育优质且强抗逆性中药提供理论基础.

参考文献:

- [1] PAZARES J, GHOSAL D, WIENAND U, et al. The Regulatory C1 Locus of ZeaMays Encodes a Protein with Homology to MybProto-Oncogene Products and with Structural Similarities to Transcriptional Activators [J]. The EMBO Journal, 1987, 6(12): 3553-3558.
- [2] STRACKE R, WERBER M, WEISSHAAR B. The R2R3-MYB Gene Family in Arabidopsis Thaliana [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2001, 4(5): 447-456.
- [3] DU H, ZHANG L, LIU L, et al. Biochemical and Molecular Characterization of Plant MYB Transcription Factor Family [J]. Biochemistry Biokhimia, 2009, 74(1): 1-11.
- [4] DUBOS C, STRACKE R, GROTEWOLD E, et al. MYB Transcription Factors in Arabidopsis [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(10): 573-581.
- [5] RUSHTON P J, SOMSSICH I E. Transcriptional Control of Plant Genes Responsive to Pathogens [J]. Current Opinion in Plant Biology, 1998, 1(4): 311-315.
- [6] YU Y H, GUO D L, LI G R, et al. The Grapevine R2R3-Type MYB Transcription Factor VdMYB1 Positively Regulates Defense Responses by Activating the StilbeneSynthase Gene 2 (VdSTS2) [J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 1-15.
- [7] 任浩然. RcMYB84 和 RcMYB123 介导茉莉酸诱导月季抗灰霉病机制的研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [8] 单天雷, 洪彦涛, 杜丽璞, 等. 抗根腐病的 TaMYB86 过表达转基因小麦的创制与分子功能鉴定 [J]. 作物学报, 2016, 42(10): 1429-1436.
- [9] ZHU X X, LI X, HE Q, et al. TaMYB29: a Novel R2R3-MYB Transcription Factor Involved in Wheat Defense Against Stripe Rust [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 783388.
- [10] 贾娇. 拟南芥转录因子 MYB73 抗核盘菌的分子机制研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2012.
- [11] 雷飘. miR159 参与赤霉素调控大豆抗胞囊线虫的作用机理研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023.
- [12] GU K D, ZHANG Q Y, YU J Q, et al. R2R3-MYB Transcription Factor MdMYB73 Confers Increased Resistance to the Fungal Pathogen Botryosphaeria dothidea in Apples via the Salicylic Acid Pathway [J]. J Agric Food

- Chem, 2021, 69(1): 447-458.
- [13] NOMAN A, HUSSAIN A, ADNAN M, et al. A Novel MYB Transcription Factor *CaPHL8* Provide Clues about Evolution of Pepper Immunity Against soil Borne Pathogen [J]. Microbial Pathogenesis, 2019, 137: 103758.
- [14] ZHU T, ZHOU X, ZHANG J L, et al. Ethylene-Induced NbMYB4L is Involved in Resistance Against Tobacco Mosaic Virus in Nicotiana Benthiana [J]. Molecular Plant Pathology, 2022, 23(1): 16-31.
- [15] ZORZATTO C, MACHADO J P B, LOPES K V G, et al. NIK1-Mediated Translation Suppression Functions as a Plant Antiviral Immunity Mechanism [J]. Nature, 2015, 520(7549): 679-682.
- [16] 魏潇. 红根甘肅桃 (*Prunus kansuensis* L.) 抗根結線蟲相關 MYB 轉錄因子基因的克隆與定位 [D]. 北京: 中國農業科學院, 2010.
- [17] CHENG H Q, HAN L B, YANG C L, et al. The Cotton MYB108 Forms a Positive Feedback Regulation Loop with CML11 and Participates in the Defense Response Against Verticillium Dahliae Infection [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(6): 1935-1950.
- [18] 胡宗偉. 棉花基因 *GhMYB18* 對棉蚜危害的防禦響應 [D]. 荊州: 長江大學, 2023.
- [19] KAUR H, HEINZEL N, SCHÖTTNER M, et al. R2R3-NaMYB8 Regulates the Accumulation of Phenylpropanoid-Polyamine Conjugates, which are Essential for Local and Systemic Defense Against Insect Herbivores in Nicotiana Attenuata [J]. Plant Physiology, 2010, 152(3): 1731-1747.
- [20] 張曉晗. *OsJAMYB* 在水稻抗草地貪夜蛾反應中的功能研究 [D]. 杭州: 浙江大學, 2023.
- [21] HE J, LIU Y Q, YUAN D Y, et al. An R2R3 MYB Transcription Factor Confers Brown Planthopper Resistance by Regulating the Phenylalanine Ammonia-Lyase Pathway in Rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(1): 271-277.
- [22] 盛麗萍. 菊花 *CmMYBs* 基因克隆及其抗蚜性功能鑑定 [D]. 南京: 南京農業大學, 2016.
- [23] 姚玲芳. 擬南芥中一個 MYB 轉錄因子調控茉莉酸合成與抗蟲的分子機制研究 [D]. 楊凌: 西北農林科技大學, 2019.
- [24] DE VOS M, DENEKAMP M, DICKE M, et al. The Arabidopsis Thaliana Transcription Factor AtMYB102 Functions in Defense Against the Insect Herbivore Pieris Rapae [J]. Plant Signaling & Behavior, 2006, 1(6): 305-311.
- [25] SHEN X J, WANG Y Y, ZHANG Y X, et al. Overexpression of the Wild Soybean R2R3-MYB Transcription Factor GsMYB15 Enhances Resistance to Salt Stress and Helicoverpa Armigera in Transgenic Arabidopsis [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(12): 3958.
- [26] WANG A B, LIANG K H, YANG S W, et al. Genome-Wide Analysis of MYB Transcription Factors of Vaccinium Corymbosum and Their Positive Responses to Drought Stress [J]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 565.
- [27] ZHANG J, ZHANG Y, FENG C. Genome-Wide Analysis of MYB Genes in Primulina Eburnea (Hance) and Identification of Members in Response to Drought Stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 25(1): 465.
- [28] HUSSAIN Q, ASIM M, ZHANG R, et al. Transcription Factors Interact with ABA through Gene Expression and Signaling Pathways to Mitigate Drought and Salinity Stress [J]. Biomolecules, 2021, 11(8): 1159.
- [29] FANG Q, WANG X Q, WANG H Y, et al. The Poplar R2R3 MYB Transcription Factor PtrMYB94 Coordinates with Absciscic Acid Signaling to Improve Drought Tolerance in Plants [J]. Tree Physiology, 2020, 40(1): 46-59.
- [30] ZHAO H X, YAO P F, ZHAO J L, et al. A Novel R2R3-MYB Transcription Factor *FtMYB22* Negatively Regulates Salt and Drought Stress through ABA-Dependent Pathway [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(23): 14549.
- [31] OPDEN CAMPR G, PRZYBYLA D, OCHSENBEIN C, et al. Rapid Induction of Distinct Stress Responses after the Release of Singlet Oxygen in Arabidopsis [J]. The Plant Cell, 2003, 15(10): 2320-2332.

- [32] WU Y Q, LI T T, CHENG Z Y, et al. R2R3-MYB Transcription Factor *PlMYB108* Confers Drought Tolerance in Herbaceous Peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(21): 11884.
- [33] ZHAO S S, ZHANG Q K, LIU M Y, et al. Regulation of Plant Responses to Salt Stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9): 4609.
- [34] 王浩田, 蒋景龙, 王倩, 等. R2R3-MYB转录因子响应植物抗逆机制研究进展 [J/OL]. 分子植物育种, (2023-08-10)[2024-02-10]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230810.1507.012.html>.
- [35] DU B Y, LIU H, DONG K T, et al. Over-Expression of an R2R3 MYB Gene, *MdMYB108L*, Enhances Tolerance to Salt Stress in Transgenic Plants [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(16): 9428.
- [36] ZHANG X, CHEN L C, SHI Q H, et al. *SlMYB102*, an R2R3-Type MYB Gene, Confers Salt Tolerance in Transgenic Tomato [J]. Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology, 2020, 291: 110356.
- [37] KIM J H, NGUYEN N H, JEONG C Y, et al. Loss of the R2R3 MYB, *AtMyb73*, Causes Hyper-Induction of the *SOS1* and *SOS3* Genes in Response to High Salinity in Arabidopsis [J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(16): 1461-1465.
- [38] BAHRANI H, THOMS K, BÅGA M, et al. Preferential Accumulation of Glycosylated Cyanidins in Winter-Hardy Rye (*Secale cereale* L.) Genotypes during Cold Acclimation [J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 164: 203-212.
- [39] AN J P, LI R, QU F J, et al. R2R3-MYB Transcription Factor *MdMYB23* is Involved in the Cold Tolerance and Proanthocyanidin Accumulation in Apple [J]. The Plant Journal, 2018, 96(3): 562-577.
- [40] LIU W D, WANG T H, WANG Y, et al. *MbMYBC1*, a *M. Baccata* MYB Transcription Factor, Contribute to Cold and Drought Stress Tolerance in Transgenic Arabidopsis [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1141446.
- [41] YANG X H, LUO Y C, BAI H R, et al. *DgMYB2* Improves Cold Resistance in Chrysanthemum by Directly Targeting *DgGPX1* [J]. Horticulture Research, 2022, 9: uhab028.
- [42] HAN Z L, ZHANG C, ZHANG H, et al. *CsMYB* Transcription Factors Participate in Jasmonic Acid Signal Transduction in Response to Cold Stress in Tea Plant (*Camellia sinensis*) [J]. Plants, 2022, 11(21): 2869.
- [43] LEE H, SEO P. The MYB96-HHP Module Integrates Cold and Absciscic Acid Signaling to Activate the CBF-COR Pathway in Arabidopsis [J]. The Plant Journal, 2015, 82(6): 962-977.
- [44] JIN H, COMINELLI E, BAILEY P, et al. Transcriptional Repression by *AtMYB4* Controls Production of UV-Protecting Sunscreens in Arabidopsis [J]. The EMBO Journal, 2000, 19(22): 6150-6161.
- [45] LEA U S, SLIMESTAD R, SMEDVIG P, et al. Nitrogen Deficiency Enhances Expression of Specific MYB and BHLH Transcription Factors and Accumulation of End Products in the Flavonoid Pathway [J]. Planta, 2007, 225(5): 1245-1253.
- [46] MIYAKE K, ITO T, SENDA M, et al. Isolation of a Subfamily of Genes for R2R3-MYB Transcription Factors Showing Up-Regulated Expression under Nitrogen Nutrient-Limited Conditions [J]. Plant Molecular Biology, 2003, 53(1-2): 237-245.
- [47] 丁庆倩, 王小婷, 胡利琴, 等. 谷子 MYB 类转录因子 *SiMYB42* 提高转基因拟南芥低氮胁迫耐性 [J]. 遗传, 2018, 40(4): 327-338.
- [48] WANG F P, WANG X F, ZHANG J C, et al. *MdMYB58* Modulates Fe Homeostasis by Directly Binding to the *MdMATE43* Promoter in Plants [J]. Plant & Cell Physiology, 2018, 59(12): 2476-2489.