

董勤勇, 张圆圆, 魏景芳, 等. MYB 转录因子在水稻抗逆基因工程中的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2021, 37( 2 ): 525-530.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.02.031

## MYB 转录因子在水稻抗逆基因工程中的研究进展

董勤勇<sup>1</sup>, 张圆圆<sup>2</sup>, 魏景芳<sup>1</sup>, 朱 昀<sup>1</sup>

(1. 河北科技大学生物科学与工程学院, 河北 石家庄 050018; 2. 河北工程技术学院建筑与设计学院, 河北 石家庄 050091)

**摘要:** 干旱、寒冷、高盐以及病虫害胁迫是造成水稻减产的重要因素。近年来, 植物特异性转录因子在水稻抗旱、抗寒、抗盐以及抗病虫害胁迫机制上扮演着重要角色。MYB 转录因子是植物最大的转录因子家族之一, 其结构高度保守, 常见 1R-MYB/MYB-related, R2R3-MYB、3R-MYB 以及 4R-MYB 4 种结构类型。MYB 转录因子主要参与植物生长发育、生物以及非生物胁迫的应答过程。本文就 MYB 转录因子的结构特征、分类以及在水稻( *Oryza sativa* )生物及非生物胁迫中的应答进行综述, 为 MYB 转录因子的研究及植物抗逆新品种培育提供参考。

**关键词:** MYB 转录因子; 生物胁迫; 非生物胁迫

中图分类号: S511.035.3

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440( 2021 )02-0525-06

## Research progress of MYB transcription factor in stress-resistant genetic engineering of rice

DONG Qin-yong<sup>1</sup>, ZHANG Yuan-yuan<sup>2</sup>, WEI Jing-fang<sup>1</sup>, ZHU Yun<sup>1</sup>

(1. College of Bioscience and Bioengineering, Hebei University of Science and Technology, Shijiazhuang 050018, China; 2. School of Architecture and Design, Hebei Polytechnic Institute, Shijiazhuang 050091, China)

**Abstract:** Stresses from drought, cold, high salinity, diseases and pests are important factors leading to the reduction of rice yield. In recent years, plant-specific transcription factors played important roles in the mechanisms of drought resistance, cold resistance, salt resistance, diseases resistance and pests resistance of rice. MYB transcription factors family was one of the largest transcription factors families in plants. It was highly conserved in domains, and four kinds of common structure types were 1R-MYB/MYB-related, R2R3-MYB, 3R-MYB and 4R-MYB. MYB transcription factors mainly involved in the growth and development of plants, response processes under biological and abiotic stresses. This paper summarized the structural characteristics and classification of MYB transcription factors as well as their responses to biological and abiotic stresses in *Oryza sativa* to provide reference for the research on MYB transcription factors and the cultivation of new plant varieties against stresses.

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

收稿日期: 2020-08-16

基金项目: 国家转基因生物新品种培育科技重大专项( 2016ZX08001003-006 )

作者简介: 董勤勇( 1998- ), 男, 黑龙江鸡西人, 学士, 主要从事植物基因工程研究。( Tel ) 0467-5968189; ( E-mail ) 185824296@qq.com

通讯作者: 朱 昀, ( Tel ) 13930142621; ( E-mail ) xiaozhuhome@163.com

植物在田间会遭受干旱、寒冷、高盐等非生物胁迫以及包括害虫和病原体在内的生物胁迫。植物自身具备应对复杂胁迫反应的机制与策略, 转录因子( Transcription factors )是逆境响应的主要调控因子, 其编码基因是作物改良的最佳候选基因<sup>[1]</sup>。转录因子是一类调节基因表达水平的重要调控蛋白, 通过与靶标基因启动子区的顺式作用元件结合, 激活或抑制靶标基因的转录表达<sup>[1]</sup>。据报道在已发现

的 80 个转录因子家族中,只有 MYB、NAC、bZIP、锌指蛋白等少量转录因子在逆境胁迫响应中起到重要作用。其中 MYB 转录因子是最大的植物转录因子家族之一,它在植物生长发育、激素信号转导以及植物对生物及非生物应答中起到十分重要的作用<sup>[2-5]</sup>。目前从水稻中已鉴定出 185 个 MYB 转录因子<sup>[6]</sup>,研究发现这些转录因子的功能不仅体现在调节植物生长发育上,在植物应对复杂的生物和非生物胁迫反应方面上也具有显著的作用。这些 MYB 转录因子基因提高了水稻的综合抗逆能力,是实现水稻抗逆遗传改良的重要资源。

## 1 MYB 转录因子的结构与分类

MYB 转录因子结构上具有 1~4 个重复单元构成的 MYB 结构域,每个重复单元由 50~53 个氨基酸构成<sup>[7]</sup>。MYB 重复序列内部有 3 个  $\alpha$ -螺旋,近 C 端的 2 个螺旋以转角的方式相连形成螺旋-转角-螺旋(Helix-turn-helix, HTH)的三维结构。MYB 重复单位上每隔 18~19 个氨基酸有 1 个保守色氨酸残基,共 3 个<sup>[8]</sup>,这 3 个残基形成疏水核心,对维持 MYB 空间结构及 MYB 蛋白和靶 DNA 之间互作具有重要意义<sup>[9]</sup>。在一定条件下色氨酸残基会被疏水氨基酸取代,如在植物中,R3 的第一个色氨酸可被苯丙氨酸或异亮氨酸取代<sup>[10]</sup>。

根据 MYB 结构域的数量,MYB 家族可分为 1R-MYB/MYB-related、R2R3-MYB、3R-MYB 和 4R-MYB 4 个亚类,不同的亚类行使不同的功能<sup>[3]</sup>。1R-MYB/MYB-related 是一种端粒结合蛋白质,它可以维持端粒结构的稳定,对染色体进行保护,影响分裂分化等过程,还在调控基因转录上有着一定的影响<sup>[11]</sup>。目前对 R2R3-MYB 亚类的研究最广泛,其 C 段具有转录激活功能。R2R3-MYB 在控制植物初级和次生代谢、细胞周期和鉴定、发育以及对非生物和生物胁迫的响应中发挥核心作用<sup>[12]</sup>。双子叶植物和单子叶植物的基因组中有超过 100 个 R2R3-MYB 成员。3R-MYB 的功能主要是参与细胞分裂分化的调控过程和植物的耐受性,但是该群体较小,只有 5 个成员<sup>[13]</sup>。4R-MYB 是最小的亚类,其成员包含 4 个 R1/R2 重复序列。目前 4R-MYB 基因只有在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、杨树(*Populus L.*)和葡萄(*Vitis vinifera L.*)中发现<sup>[14]</sup>。目前关于 4R-MYB 的研究很少,且其功能并未涉及到植物抗逆方面。

## 2 水稻 MYB 转录因子的抗非生物胁迫功能

水稻中存在响应逆境胁迫的 4 条途径,分别为渗透调节、脱水保护机制、抗氧化防御系统和植物激素调节。在胁迫环境下水稻细胞可迅速积累无毒害的渗透调节物质,这些渗透调节物质包括可溶性糖(Soluble carbohydrate)、甜菜碱(Alkylamid propil)、脯氨酸(Proline)等,它们通过提高细胞液浓度使得水稻仍然可以在低渗环境下吸收外部水分从而保证体内正常生理生化活动。水稻的脱水保护机制可通过产生水通道蛋白(Paquaporin)和胚胎发育晚期丰富蛋白(Late embryogenesis abundant protein)等脱水保护蛋白来减轻水稻细胞处于严重胁迫时受到的毒害作用<sup>[8]</sup>。水稻抗氧化防御系统包括活性氧清除系统和抗氧化物质 2 部分。活性氧清除系统主要由过氧化氢酶(Catalase)、过氧化物酶(Peroxidase)、超氧化物歧化酶(Super oxide dismutase)以及谷胱甘肽转移酶(Glutathione transferase)构成,该系统的动态平衡是清除水稻在胁迫环境下产生活性氧(Reactive oxygen species)的关键。其次,在抗氧化系统中,维生素类(Vitamin)、抗坏血酸(Ascorbic acid)和还原型谷胱甘肽(Reduced glutathione)等抗氧化物质在调节氧化应激功能上具有重要意义。水稻体内的植物激素功能体现在逆境伤害的修复过程和对逆境的防御过程。近年来对脱落酸(Abscissic acid)和乙烯(Ethene)的研究较为深入。在这 4 条途径中均存在编码 MYB 转录因子的基因,编码出的转录因子可识别水稻抗逆境相关基因的启动子序列中 MYB 结合位点(序列为 TAACTG)并产生特异结合,从而调控下游相关逆境基因的应答<sup>[15]</sup>。MYB 转录因子处于一个多方位多层次的抗逆胁迫调控网络中,它在这个调控网络中起到承上启下的作用,在调控下游抗胁迫相关基因表达的同时也受到上游基因的表达调控。抗逆胁迫的调控网络中相关基因是相互联系、相互制约而非独立的。

### 2.1 MYB 转录因子在水稻盐胁迫调控中的作用

盐胁迫会限制和破坏水稻的形态及生理生化过程,是限制作物生长的非生物因素之一<sup>[16]</sup>。高盐胁迫会导致水稻水分亏缺、离子毒性和营养失衡。水稻耐盐胁迫相关基因的表达谱分析结果表明水稻耐盐性受多基因控制,是一个数量性状<sup>[17]</sup>。

尽管不同的 MYB 蛋白氨基酸序列相似,但 MYB 转录因子对水稻盐胁迫的调控机制不尽相同<sup>[18]</sup>。一些 MYB 蛋白通过依赖脱落酸(Abscicic acid, ABA)的方式实现抗盐功能。Yang 等<sup>[19]</sup>发现在盐胁迫下,OsMYB2 高表达品系的种子萌发对 ABA 的敏感性高于野生型和 RNAi 品系,这表明 ABA 参与了水稻 OsMYB2 对盐胁迫的响应机制。在盐胁迫中 OsMYB2 的表达有所上调,证实 OsMYB2 转录因子响应盐胁迫。同时发现在盐胁迫下 OsMYB2 的过表达导致植株的代谢发生变化,这些代谢变化包括起渗透剂作用的可溶性糖与游离脯氨酸含量的上调以及引起脂质过氧化的过氧化氢( $H_2O_2$ )和脂质过氧化标志物丙二醛(MDA)含量的减少。针对盐胁迫,OsMYB2 除了通过提高植株渗透调节能力这一策略,还可以通过高表达应激相关基因来提高抗逆胁迫能力,如响应胁迫相关基因 *OsLEA3*、*OsRab16A* 以及 *OsDREB2A*。Schmidt 等<sup>[20]</sup>发现水稻中编码 MYB 家族转录因子的一个基因 *OsMPS* 可受盐胁迫和 ABA 的诱导,其表达也受到生长素、赤霉素的抑制。OsMPS 在植物激素与盐胁迫等环境影响的综合作用中起到调节植物适应性生长的效果。Zhu 等<sup>[21]</sup>发现在盐胁迫下,OsMYB91 超表达植株中脯氨酸含量明显增加,且参与脯氨酸合成,转运蛋白相关基因 *OsP5CS1* 及 *OsG44230* 表达量上升。除此之外清除活性氧的能力也有所加强。利用不同浓度的 ABA 对野生型的种子和转基因材料分别处理,发现在一定范围里,随着 ABA 浓度的提高,转基因材料的发芽率与野生型的发芽率的差值增大。为了进一步确认 ABA 和 OsMYB91 超表达间的联系,通过液相色谱对内源 ABA 含量进行检测,发现 OsMYB91 超表达材料有较高水平的内源 ABA, RNAi 和野生型的内源 ABA 含量差别不大,表明植株 OsMYB91 通过影响内源 ABA 的水平,间接参与 ABA 介导的逆境应答通路<sup>[22]</sup>。Piao 等<sup>[23]</sup>利用瞬时表达 *OsMYB102-MYC* 的水稻原生质体,再利用基因芯片检测 *OsMYB102* 是否与编码 ABA 分解代谢酶的 *OsCYP707A6* 的启动子区发生特异结合,发现水稻 *OsMYB102* 可以直接激活 *OsCYP707A6* 的转录, *OsMYB102* 在盐胁迫中起到重要作用,但具体作用不详。

还有一些 MYB 蛋白可以不依赖 ABA 路径行使功能。CBF/DREB1 是不依赖 ABA 信号转导途径调

控过程的关键转录因子。盐胁迫下,过量表达水稻 *OsMYB3R-2* 的拟南芥对 ABA 的敏感性降低,且伴随着 *DREB2A*、*COR15a* 和 *RCI2A* 等逆境反应基因的上调<sup>[24]</sup>。其中, *DREB2A* 属于 *DRE/CRT* 类胁迫反应基因;拟南芥中的 *COR15* 是一种抗冻基因; *RCI2A* 蛋白不是 CBF/DREB1 调节子的成员,也不参与 CBF/DREB1 非依赖性通路调节应激信号,但是 Hasegawa 等<sup>[25]</sup>和 Thomashow<sup>[26]</sup>研究发现亲水的 *RCI2A* 蛋白在提高转基因植物的抗逆性上或许有重要作用。由此可见, *OsMYB3R-2* 在激活逆境响应基因表达的功能上具有多种手段和策略,在多种胁迫响应中起到了“主开关”的作用<sup>[27]</sup>。

## 2.2 MYB 转录因子在水稻冷胁迫调控中的作用

低温胁迫导致水稻黄化、矮化、枯萎、分蘖减慢和产量低下,是制约水稻产量的主要因素之一<sup>[28-29]</sup>。冷驯化可以提高水稻在高寒环境下抵抗能力,降低冷胁迫对水稻的不利影响。冷胁迫响应的转录因子与含有相对应顺式作用元件的启动子的下游基因共同组成了转录因子调控网络。且这一调控网络可对水稻耐寒能力的强弱进行调节,对水稻低温驯化有着重要影响<sup>[24]</sup>。

目前,在水稻冷信号通路上 CBF/DREB 途径是一条短暂而迅速的短期冷胁迫调控通路,且该信号通路不依赖 ABA 信号转导途径。研究发现 CBFs 可与启动子区上的 CRT/DRE 顺式作用元件特异性结合,使 *COR*、*LTI* 及 *RD* 等一系列低温应答基因的表达被激活<sup>[24]</sup>。Su 等<sup>[30]</sup>研究发现 *OsMYBS3* 在植株不同部位对 ABA 的响应有区别,外源 ABA 抑制叶片中该基因的表达,而在根中的表达对 ABA 没有响应。过表达 *MYBS3* 的转基因水稻在 4℃ 条件下可存活至少 7 d。 *MYBS3* 正调控抗寒途径是一种依赖 CBF 的途径,其介导的冷信号通路对冷胁迫反应缓慢而持久,这是与常见的 *DREB1*/CBF 冷信号通路最明显的不同之处。其次,通过对转 *OsMYBS3* 基因水稻进行转录图谱分析发现 *OsMYBS3* 介导的冷信号通路从转录水平上抑制了 *DREB1*/CBF 的冷信号通路。表明控制水稻冷胁迫应答的通路可能存在互补关系,这些通路协调调控着水稻短期冷胁迫和长期冷胁迫。

Vannini 等<sup>[31]</sup>发现 4℃ 环境会诱导 29℃ 环境下生长 3 d 的水稻胚芽鞘中低水平 *Osmyb4* 的表达。水稻 *Osmyb4* 基因的功能在拟南芥中也有体现,过



表达 *Osmyb4* 基因的拟南芥同样具有较好的抗冻性和耐寒性。ABA 可以诱导冷调节基因的表达,但冷诱导基因的表达并非一定受到 ABA 等激素的诱导。研究发现,*OsMYB4* 只可以被冷胁迫诱导表达,而不受干旱胁迫及 ABA 的诱导。通过瞬时表达检测发现 PAL2、SCD9、SAD 和 COR15a 冷诱导启动子可被 *OsMYB4* 反式激活,表明 *OsMYB4* 表达使参与不同冷诱导途径的基因表达受到不同影响,可能在控制耐冷网络中起到主开关的重要作用。

Dai 等<sup>[32]</sup>发现拟南芥中超量表达水稻 3R 型 MYB 转录因子 *OsMYB3R-2* 能提高对低温的耐受性,且可不依赖 ABA 行使其功能。Ma 等<sup>[27]</sup>进一步研究发现 *OsMYB3R-2* 可与细胞周期蛋白基因 *OsCycB* 的启动子区有丝分裂顺式元件 (T/C) C (T/C) AACGG (T/C) (T/C) A 特异结合。其次,*OsCPT1* 上游序列存在 DRE/CRT 顺式元件 CCGACCT。*OsMYB3R-2* 核心区位于 N 端的 350 和 450 之间,冷胁迫下具有转录激活活性的 *OsMYB3R-2* 可通过上调 *OsCPT1* 转录水平,进而参与 DREB1/CBF 胁迫途径来抵抗冷胁迫。Lv 等<sup>[33]</sup>研究发现水稻 *OsMYB30* 参与了新的耐冷性负调控机制。在 JA 信号传递上发挥作用的 *OsJAZ9* 可被冷胁迫处理强烈诱导,并作为阻遏蛋白结合水稻 *OsMYB30* 后通过对 *BM2*、*BM6* 和 *BM10* 基因进行负调控。这一调控机制将对作为亲和溶质的淀粉和麦芽糖的含量进行微调以实现植株耐冷。

### 2.3 MYB 转录因子在水稻干旱胁迫调控中的作用

干旱是影响水稻生长发育以及产量的重要因素之一。在干旱胁迫下,水稻通过对生理生化反应进行调节抵抗胁迫环境。主要表现为增强呼吸作用、关闭气孔和抑制细胞生长<sup>[34]</sup>。

水稻针对胁迫环境会从细胞和分子层面对逆境胁迫响应信号网络和转录因子进行调节,如积累渗透调节小分子物质和产生抗逆境相关的蛋白质。经证明,在水稻中转录因子是水稻干旱胁迫信号传导的主要参与者。大部分 MYB 转录因子参与干旱信号转导途径需借助 ABA 信号途径,也有部分 MYB 转录因子可以不依赖 ABA 信号途径对抗旱能力进行调控。因此,根据是否依赖于 ABA 信号转导途径,干旱信号转导途径可以大致分为 2 大类:ABA 依赖型和 ABA 非依赖型<sup>[32]</sup>。Yang 等<sup>[19]</sup>研究发现 *OsMYB2* 高表达植株可通过 *OsDREB2A* 依赖的信号

通路调节水稻对非生物胁迫耐受性密切相关的下游基因的表达,且对盐、冷等大部分胁迫有显著耐受性。Xiong 等<sup>[35]</sup>发现水稻 *OsMYB48-1* 基因通过调节 ABA 合成基因 (*OsNCED4*、*OsNCED5*) 的表达以及对下游水稻抗逆相关基因 (早期信号基因 *OsPP2C68*、*OsRK1* 和晚反应基因 *OsRAB21*、*OsLEA3*、*OsRAB16C*、*OsRAB16D*) 进行调控,并通过提高转基因植株体内 LEA 蛋白和脯氨酸的水平来抵抗干旱胁迫。Yin 等<sup>[36]</sup>发现水稻 *OsMYBR1* 参与介导植物对 ABA 和干旱的反应。Tiwari 等<sup>[37]</sup>进一步研究发现过表达 *OsMYBR1* 的转基因植株可通过改变分子信号、细胞内部稳态和根系形态,控制生长素和水杨酸信号与其他基因 (*OsP5CS1*、*OsProt*、*OsLEA3* 和 *OsRab16*) 在多重胁迫下的串扰。Piao 等<sup>[38]</sup>研究发现水稻 *OsMYB102* 基因可以通过下调 ABA 的生物合成和对下游信号响应来抵制水稻干旱胁迫,将水稻 *OsMYB102* 基因转入拟南芥植株后发现在高旱、高盐的非生物胁迫下拟南芥表现较高的干旱、高盐抗性。Guo 等<sup>[39]</sup>发现水稻 *MID1* 过表达植株可被渗透胁迫、盐度和低温诱导调控抗旱相关基因和花药发育基因的表达,但是其过表达植株对外源 ABA 没有响应。Tang 等<sup>[40]</sup>发现水稻 *OsMYB6* 基因是耐旱作物品种分子育种的候选基因,具有逆境响应转录因子的功能,对干旱和盐胁迫具有正向调节作用。由此可见,ABA 信号途径并不是 MYB 转录因子参与干旱信号转导的唯一途径。

## 3 MYB 转录因子在水稻抗生物胁迫中的作用

病原菌和害虫作为植物生长过程中遭受到的主要生物胁迫,造成全国水稻产量每年减少  $4.00 \times 10^6 \sim 5.00 \times 10^6$  t<sup>[41]</sup>。基因表达调控网络除了通过转录因子与下游基因启动子区结合实现对靶基因的表达调控,还可以通过形成同源、异源二聚体和其他蛋白质的激活来参与茉莉酸 (JA)、水杨酸 (SA) 和 ABA 等信号传导途径<sup>[42]</sup>。但参与水稻生物胁迫响应的 MYB 转录因子数量较少。

茉莉酸是一种防卫相关激素,对植株抵御咬食性昆虫和死体营养型病原菌非常关键,且可诱导某些水稻 MYB 基因的表达来参与抗逆胁迫。文献报道水稻 *OsJAMyb* 的表达受到茉莉酸的诱导<sup>[41]</sup>。Campos-Soriano 等<sup>[43]</sup>给水稻幼苗接种稻瘟菌

Hoku1,发现过表达 *OsJAMyb* 的水稻幼苗病斑数量较少,并具有较强抗稻瘟病能力。水杨酸是另一种重要的防卫激素,在植株抵抗活体、半活体营养型病原微生物中起到关键的作用。Tiwari 等<sup>[37]</sup>破译了 *OsMYBR1* 转录因子在非生物以及生物胁迫中的激素串扰机制,发现 *OsMYBR1* 可通过改变细胞内部稳态和根系形态,控制生长素和水杨酸信号途径以及逆境胁迫响应基因(致病相关蛋白基因、过氧化物酶基因、谷胱甘肽 *S*-转移酶基因等)表达来进行调控。

## 4 展 望

水稻产量对国家粮食安全意义重大,提高水稻抗逆能力是实现稳产和丰产的途径之一<sup>[44-46]</sup>。发掘优异基因材料并用分子手段来改善水稻抗逆能力将是一条重要途径。*MYB* 转录因子在水稻抗逆中发挥着重要作用。有些 *MYB* 基因可在多种胁迫下被诱导表达,并参与不同的信号调控。但抗逆性大多由多基因控制,且许多胁迫因子对植物的伤害结果具一致性,因此仅靠单个 *MYB* 基因难以提高植物抗非生物胁迫能力<sup>[5]</sup>。这就要求发现并鉴定与 *MYB* 相联系的有关胁迫响应的其他基因。

理想抗性材料需具有较好的抗逆能力,保证产量又不影响生长发育。目前已发现的水稻 *MYB* 基因大多作用于营养生长期,较少作用于对产量影响较大的生殖生长期。因此通过对水稻生殖生长期和营养生长期同时进行抗逆研究来了解 *MYB* 转录因子抗逆能力显得尤为重要<sup>[47]</sup>。水稻 *MYB* 基因功能的鉴定大多是在人工气候室或温室营养生长期进行。相对于田间环境而言,温室环境降低了日益恶化的气候对水稻生长发育的综合影响,并且不能准确地反映转录因子基因在生殖生长期和营养生长期的抗逆能力。这也是目前我们发现的生殖生长期 *MYB* 转录因子较少的原因之一。所以通过田间试验鉴定出在生殖生长期和营养生长期都有显著抗逆作用的 *MYB* 转录因子将是一个需要解决的问题。

大部分水稻 *MYB* 基因过量表达使用的组成型启动子对水稻营养生长有一定副作用,换用组织特异型启动子会有较小的不利影响并对抗逆性和产量有更好的改善效果<sup>[48]</sup>。

## 参考文献:

- [1] ZHONG R, LEE C, MCCARTHY R L, et al. Transcriptional activation of secondary wall biosynthesis by rice and maize NAC and MYB transcription factors[J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(10): 1856-1871.
- [2] YANG C, LI D, LIU X, et al. *OsMYB103L*, an R2R3-MYB transcription factor, influences leaf rolling and mechanical strength in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14(6): 158.
- [3] CHAONAN L, CARL K Y N, FAN L. MYB transcription factors, active players in abiotic stress signaling[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 114(14): 80-91.
- [4] BALDONI E, GENGA A, COMINELLI E. Plant MYB transcription factors: Their role in drought response mechanisms[J]. *Int J Mol Sci*, 2015, 16(7): 15811-15851.
- [5] LI Z, PENG R, TIAN Y, et al. Genome-wide identification and analysis of the MYB transcription factor superfamily in *Solanum lycopersicum*[J]. *Plant Cell Physiol*, 2016, 57(8): 1657-1677.
- [6] SUN W, MA Z, CHEN H, et al. *Solanum tuberosum* MYB gene family in potato: Genome-Wide identification of hormone-responsive reveals their potential functions in growth and development[J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(19): 4847-4869.
- [7] AMBAWAT S, SHARMA P, YADAV N R, et al. MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: an overview[J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2013, 19(3): 307-321.
- [8] TOMBULOGLU H, KEKEC G, SAKCALI M S, et al. Transcriptome-wide identification of R2R3-MYB transcription factors in barley with their boron responsive expression analysis[J]. *Mol Genet Genomics*, 2013, 288: 141-155.
- [9] CAO Y, LI K, LI Y, et al. MYB transcription factors as regulators of secondary metabolism in plants[J]. *Biology (Basel)*, 2020, 9(3): 61-76.
- [10] KRANZ H D, DENEKAMP M, WEISSHAAR B. Towards functional characterisation of the members of the *R2R3-MYB* gene family from *Arabidopsis thaliana*[J]. *Pubmed*, 1998, 16(2): 263-276.
- [11] 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.
- [12] 冯 昊. 棉花 R2R3-MYB 结构与功能分析及三个 MYB 转录因子的功能预测[D]. 南京:南京农业大学, 2017.
- [13] DUBOS C, STRACKE R, GROTEWOLD E. MYB transcription factors in *Arabidopsis*[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(10): 573-581.
- [14] 王 冰,程宪国. 干旱、高盐及低温胁迫下植物生理及转录因子的应答调控[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(6): 1565-1574.
- [15] PETRONI K, TONELLI C. Recent advances on the regulation of anthocyanin synthesis in reproductive organs[J]. *Plant Sci*, 2011, 181(3): 219-229.
- [16] SHAH N, ANWAR S, XU J, et al. The response of transgenic *Brassica* species to salt stress: a review[J]. *Biotechnol Lett*, 2018, 40(8): 1159-1165.

- [17] SOBHANIAN H, AGHAEI K, KOMATSU S. Changes in the plant proteome resulting from salt stress: toward the creation of salt-tolerant crops[J]. J Proteomics, 2011, 74(8): 1323-1337.
- [18] SAHI C, SINGH A, KUMAR K, et al. Salt stress response in rice: genetics, molecular biology, and comparative genomics[J]. Funct Integr Genomics, 2006, 6(4): 263-284.
- [19] YANG A, DAI X, ZHANG W. A R2R3-type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice [J]. J Exp Bot, 2012, 63(7): 2541-2556.
- [20] SCHMIDT R, SCHIPPERS J H M, MIEULET D, et al. MULTIPASS, a rice R2R3-type MYB transcription factor, regulates adaptive growth by integrating multiple hormonal pathways[J]. Plant J, 2013, 76(2): 258-273.
- [21] ZHU N, CHENG S, LIU X, et al. The R2R3-type MYB gene *OsMYB91* has a function in coordinating plant growth and salt stress tolerance in rice[J]. Plant Sci, 2015, 236(3): 146-156.
- [22] 朱 宁. MYB 类转录因子 OsMYB91 在水稻发育和抗逆中的功能研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2014.
- [23] PIAO W, KIM S, LEE B, et al. Rice transcription factor OsMYB102 delays leaf senescence by down-regulating abscisic acid accumulation and signaling[J]. J Exp Bot, 2019, 70(10): 2699-2715.
- [24] 邱文怡, 王诗雨, 李晓芳, 等. MYB 转录因子参与植物非生物胁迫响应与植物激素应答的研究进展[J]. 浙江农业学报, 2020, 32(7): 1317-1328.
- [25] HASEGAWA P M, BRESSAN R A, ZHU J K, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant MolBio, 2000, 51(1): 463-499.
- [26] THOMASHOW M F. Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance[J]. Plant Physiol, 1998, 118(1): 1-8.
- [27] MA Q, DAI X, XU Y. Enhanced tolerance to chilling stress in *OsMYB3R-2* transgenic rice is mediated by alteration in cell cycle and ectopic expression of stress genes[J]. Plant Physiology, 2009, 150(1): 244-256.
- [28] 朱健康, 倪建平. 植物非生物胁迫信号转导及应答[J]. 中国稻米, 2016, 22(6): 52-60.
- [29] 徐呈祥. 提高植物抗寒性的机理研究进展[J]. 生态学报, 2012, 32(24): 7966-7980.
- [30] SU C, WANG Y, HSIEH T H, et al. A novel MYBS3-dependent pathway confers cold tolerance in rice[J]. Plant Physiol, 2010, 153(1): 145-158.
- [31] VANNINI C, LOCATELLI F, BRACALE M, et al. Overexpression of the rice *Osmyb4* gene increases chilling and freezing tolerance of *Arabidopsis thaliana* plants[J]. The Plant Journal, 2004, 37(1): 115-127.
- [32] DAI X, XU Y, MA Q, et al. Overexpression of an *RIR2R3 MYB* gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol, 2007, 143(4): 1739-1751.
- [33] LV Y, GUO Z, LI X, et al. New insights into the genetic basis of natural chilling and cold shock tolerance in rice by genome-wide association analysis[J]. Plant Cell Environ, 2016, 39(3): 556-570.
- [34] 张双喜, 季新梅, 李红霞, 等. 非生物胁迫下转录因子增强植物抗性的研究进展[J]. 宁夏农林科技, 2014, 55(12): 11-13, 48.
- [35] XIONG H, LI J, LIU P L, et al. Overexpression of OsMYB48-1, a novel MYB-related transcription factor, enhances drought and salinity tolerance in rice[J]. PLoS One, 2014, 9(3): e92913.
- [36] YIN X, CUI Y, WANG M, et al. Overexpression of a novel MYB-related transcription factor, OsMYBR1, confers improved drought tolerance and decreased ABA sensitivity in rice[J]. Biochem Biophys Res Commun, 2017, 490(4): 1355-1361.
- [37] TIWARI P, INDOLIYA Y, CHAUHAN A, et al. Auxin-salicylic acid cross-talk ameliorates OsMYB-R1 mediated defense towards heavy metal, drought and fungal stress [J]. J Hazard Mater, 2020, 399: 122811-122824.
- [38] PIAO W, SAKURABA Y, PAEK N C. Transgenic expression of rice *MYB102* (*OsMYB102*) delays leaf senescence and decreases abiotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. BMB Rep, 2019, 52(11): 653-658.
- [39] GUO H, WU T, LI S, et al. The methylation patterns and transcriptional responses to chilling stress at the seedling stage in rice [J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(20): 5089-5106.
- [40] TANG Y, BAO X, ZHI Y, et al. *OsMYB6* Overexpression of a MYB family gene, increases drought and salinity stress tolerance in transgenic rice[J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 168.
- [41] 徐丽萍. 褐飞虱为害诱导的水稻防御反应的若干重要特征研究[D]. 杭州:浙江大学, 2019.
- [42] 刘若雪. 烟草表皮毛蛋白 NtTTG1 与转录因子 AtMYB44 调控植物防卫反应信号传导的机制[D]. 南京:南京农业大学, 2010.
- [43] CAMPOS-SORIANO L, GARCÍA-MARTÍNEZ J, SAN S B. The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection[J]. Mol Plant Pathol, 2012, 13(6): 579-592.
- [44] 厉 波, 曹当阳. 不同种植方式对黔东南水稻土壤养分及产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(5): 64-67.
- [45] 陆佳岚, 马 成, 陶明煊, 等. 不同光温条件对水稻 9311 产量及品质的影响[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(3): 535-543.
- [46] 刘 建, 谢锐萍, 常立新, 等. 生物菌肥对水稻食味品质的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(9): 124-127.
- [47] 关淑艳, 焦 鹏, 蒋振忠, 等. MYB 转录因子在植物非生物胁迫中的研究进展[J]. 吉林农业大学学报, 2019, 41(3): 253-260.
- [48] 牛义岭, 姜秀明, 许向阳. 植物转录因子 MYB 基因家族的研究进展[J]. 分子植物育种, 2016, 14(8): 2050-2059.

(责任编辑:张震林)