

# 水稻 MYB 转录因子的研究进展

金锋, 丁莲鑫, 骆骏, 聂圣松, 方中明

(贵州大学农学院/水稻产业技术研究院, 贵阳 550025)

**摘要:** MYB 是植物体内数量较多的一类转录因子, 在水稻中参与了多种生理生化过程, 例如根系发育、细胞发育、次生细胞壁合成、分蘖形成、花器官发育、穗部形态建成、种子发育、激素代谢、次生代谢及生物和非生物胁迫响应等过程的调控。本文介绍了 MYB 转录因子家族的分类和蛋白结构, 综述了水稻中 MYB 家族成员在生长发育、激素信号方面的最新研究进展, 重点阐述了水稻中 MYB 成员在干旱、高温、低温、高盐、紫外线损伤等非生物胁迫过程中的调控作用, 还探讨了 MYB 在真菌、病菌等生物胁迫中的防御作用。最后基于对水稻 MYB 转录因子的最新研究进展, 总结了不足并提出了未来研究的展望。

**关键词:** 水稻; 转录因子; MYB 基因; 非生物胁迫; 生物胁迫

## Research Progress of MYB Transcription Factors in Rice

JIN Feng, DING Lian-xin, LUO Jun, NIE Sheng-song, FANG Zhong-ming

(Guizhou University, College of Agriculture/Institute of Rice Industry Technology Research, Guiyang 550025)

**Abstract:** MYB represents one of the largest number of transcription factors (TFs) in plants. MYB-type TFs in rice are known to be involved in a variety of physiological and biochemical processes, such as root development, cell development, secondary cell wall synthesis, tillering formation, flower organ development, spike morphogenesis, seed development, stimulatory metabolism, secondary metabolism, biotic and abiotic responses. This article introduces the classification and protein structure of MYB transcription factors, reviews the latest research progress of MYB family members in growth and development, as well as hormone signaling, describes their regulatory roles in abiotic stress processes (e.g. drought, high temperature, low temperature, high salt, UV damage, etc.), and also discusses their defense roles in biotic responses against pathogens such as fungi, bacteria, etc. Based on the latest research progress of rice MYB transcription factors, we would like to propose the current bottleneck and future prospects.

**Key words:** rice; transcription factor; MYB gene; abiotic stress; biological stress

转录因子在动植物体内扮演着重要角色, 特别在高等植物体中对植物的生长发育、逆境胁迫、损伤防御起着非常重要的调控作用。一个完整的转录因子通常包含 DNA 结合域、转录调节域、寡聚位点和核定位域, 一般情况下转录因子不会单独发挥作用, 而是与顺式元件相互作用, 通过特定结构域与下游基因的启动子序列结合来提高或抑制基因的表达以起到对植物生理生化过程乃至整个生命活动的调控作用。

MYB (v-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog) 转录因子家族是植物体中成员较多的转录调节因子家族之一, 参与了植物体内多种生理生化过程, 包括生长发育<sup>[1]</sup>、环境响应<sup>[2]</sup>和生理代谢<sup>[3]</sup>等。至今已报道的 MYB 转录因子大多数都是与下游基因结合来启动基因的表达, 以达到提高下游基因表达量的目

收稿日期:

修回日期:

网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为水稻分子遗传研究, E-mail: 17585506854@163.com。

通讯作者: 方中明, 研究方向为水稻分子遗传研究, E-mail: zmfang@gzu.edu.cn。

**基金项目:** 国家自然科学基金 (32260498); 贵州省高等学校科技拔尖人才项目 (黔教合 KY 字 (2021) 024); 贵州大学重点培育项目 (201903)

**Foundation projects:** National Natural Science Foundation of China (32260498); Talent project from Guizhou Education Department (Qianjiaohe KY Zi (2021) 024); Key Cultivation Project of Guizhou University (201903)

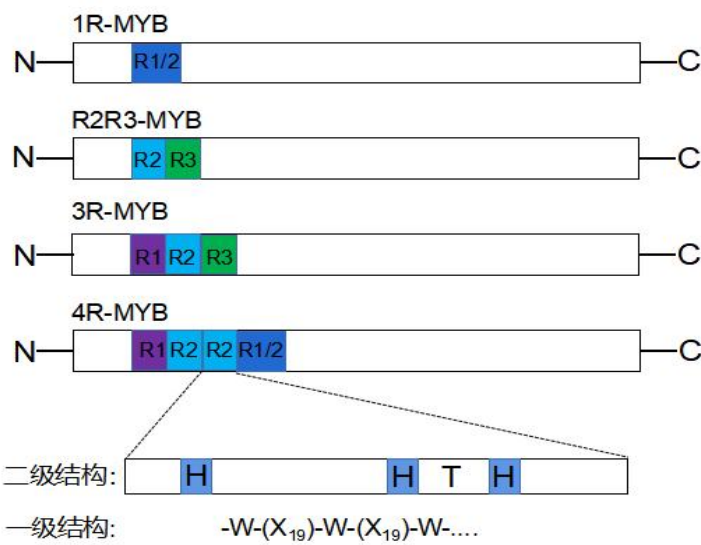
的,也有少部分成员抑制基因的表达<sup>[4]</sup>。第一个被发现的 MYB 基因是禽成髓细胞病病毒(Avian Myeloblastosis Virus, AMV)中的 *v-MYB*<sup>[5]</sup>,之后 Weston 等在脊椎动物中发现了三种 *v-MYB* 相关基因,即 *c-MYB*、*A-MYB* 和 *B-MYB*,被证实调控了细胞增殖、组织分化和细胞死亡<sup>[6]</sup>。之后 Lipsick 等在昆虫、真菌和黏菌中也发现了类似结构的基因<sup>[7]</sup>。植物中第一个被挖掘的 MYB 基因是从玉米(*Zea mays* L.)中分离出来的 *COLORED1* (C1) 基因<sup>[8]</sup>,其编码了玉米籽粒糊粉中合成花青素所需的 MYB 蛋白。迄今,在植物中发现的 MYB 基因数量远高于真菌和动物<sup>[9]</sup>。

近十年来,在水稻(*Oryza sativa* L.)中发现了大量的 MYB 转录因子,对其研究已属于前沿热门研究之一。综述水稻中已研究 MYB 基因的蛋白结构、家族分类有助于同源性和进化性阐明,对其生物学功能和调控机制的全面阐述也有助于新成员功能的进一步揭示。

# 1 MYB 蛋白结构及其家族分类

## 1.1 MYB 蛋白结构

MYB 基因都拥有高度保守的 DNA 结合结构域(MYB domain)。MYB 结构域通常由一到三个不完全重复序列(R)组成,每个重复序列具有约 52 个氨基酸残基,这些氨基酸呈螺旋-旋转-螺旋的构象插入双链 DNA 主沟当中。通常,每个 MYB 重复序列中存在三个规则间隔的色氨酸,组成一个疏水簇,该疏水簇与 DNA 序列的特异性识别有关<sup>[10]</sup>。



MYB 蛋白亚群,取决于其拥有的 MYB 重复序列的数量(R)。展示了(R)结构域的一级和二级结构,H:螺旋;T:转弯;W:色氨酸;(X):氨基酸。

The MYB protein subgroup depends on the number of MYB repeats (R) it has. It shows the primary and secondary structure of (R) domain, H: spiral; T: Turning; W: Tryptophan; (X) : Amino acids.

图 1 植物 MYB 转录因子结构与亚群分布。

Fig. 1 Structure and distribution of MYB transcription factors in plants.

## 1.2 MYB 家族分类

MYB 基因因具有高度保守的 MYB 结构域而得称。MYB 基因根据其拥有的保守结构域数量分为 4 个亚群:即 1R、R2R3、3R 和 4R<sup>[11]</sup>。在植物中,大多数 MYB 蛋白都属于 R2R3 亚群,该亚群成员在细胞增殖<sup>[12]</sup>、细胞分化<sup>[13]</sup>、激素信号<sup>[14]</sup>、根系结构<sup>[15]</sup>、高温耐受性<sup>[2]</sup>、多种非生物应激反应<sup>[16, 17]</sup>、生长发育过程<sup>[18]</sup>等多

方面参与调控。

研究者们已经从水稻<sup>[19]</sup>、拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)<sup>[20]</sup>、二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon* (L.) Beauv.)<sup>[21]</sup>、辣椒 (*Capsicum annuum* L.)<sup>[22]</sup>、菠菜 (*Spinacia oleracea* L.)<sup>[23]</sup>等植物中鉴定了大量的 MYB 基因。2016 年国内的研究者在水稻中鉴定出 151 个 MYB 转录因子<sup>[19]</sup>，2022 年 7 月报道了利用生物信息学手段在水稻基因组内发现 6 个新的 MYB 基因<sup>[24]</sup>。到目前为止，已在水稻基因组中累计发现了 239 个 MYB 基因<sup>[24, 25]</sup>。

## 2 MYB 转录因子在水稻生长发育、生理代谢和胁迫响应中的作用

已知 MYB 家族成员特别是 R2R3 亚家族蛋白是控制发育、代谢和对生物与非生物胁迫反应的调节网络中的关键因素<sup>[26]</sup>，以下将介绍水稻中 MYB 转录因子在这些方面的具体研究进展。

### 2.1 MYB 转录因子在水稻生长发育中的作用

#### 2.1.1 MYB 转录因子在水稻地下部发育中的作用

在水稻中，地下部主要指的是水稻的须根系，由大量密集的不定根组成，由于主根停止生长或死亡，不定根是水稻的主要根组织。这些不定根不仅为植株提供结构支撑，还为水稻吸收养分，感知土壤条件，如水分、空气和重金属等提供必要条件<sup>[27]</sup>。

前人的研究表明 MYB 转录因子参与了水稻根系发育的调控过程，例如，已有研究发现 R2R3-MYB 基因 *OsMYB2P-1* 通过外界磷酸盐诱导而改变基因表达量来调控根系结构<sup>[28]</sup>。进一步发现了 3R 亚群中两个影响根系毛状体和根毛的形成的 MYB 基因 *OsTCL1* 和 *OsTCL2*，在拟南芥原生质体中过表达 *OsTCL1* 可以抑制毛状体的形成，促进根毛的形成，然而在 *OsTCL1* 过表达的转基因水稻植株中，毛状体和根毛的形成基本没有变化，可能存在与 *OsTCL1* 相互作用的分子<sup>[29]</sup>。此外，脱落酸 (abscisic acid, ABA) 调控的 *PYL8* 可直接与转录因子 *MYB77*、*MYB44* 和 *MYB73* 相互作用，通过增强 *MYB77*、*MYB44* 和 *MYB73* 的活性来增强生长素信号通路，进一步促进侧根生长<sup>[14]</sup>。

以上研究表明，MYB 转录因子在水稻根系结构调控中起到了关键作用，解析这些 MYB 的功能，可以更全面的了解水稻根系发育过程，为进一步调控水稻根系发育为水稻株型的遗传改良提供新的思路 and 方向。

#### 2.1.2 MYB 转录因子在水稻地上部发育中的作用

MYB 转录因子广泛的参与了水稻地上部生长发育的各个过程，包括细胞发育<sup>[30]</sup>、次生细胞壁的合成<sup>[31]</sup>、分蘖调控<sup>[32]</sup>、花器官发育<sup>[33]</sup>、穗部调控<sup>[34]</sup>和种子发育<sup>[35]</sup>等过程。

水稻中 MYB 转录因子 *OsMPH1* 参与了细胞发育调控，过表达 *OsMPH1* 通过增加节间细胞长度来提高株高<sup>[31]</sup>。发现了烟草中 3R-MYB 的三个转录因子 *NtMYBA1*、*NtMYBA2* 和 *NtMYBB* 在 M 期特异表达<sup>[30]</sup>。其中，*NtMYBA1* 和 *NtMYBA2* 作为转录激活子，而 *NtMYBB* 作为转录抑制子，*NtMYBB* 基因在整个细胞周期内转录，而 *NtMYBA1* 和 *NtMYBA2* 的表达在 G2 晚期和 M 期早期达到峰值。之后在其他作物中验证了 *MYB3R1* 和 *MYB3R4* 是 *NtMYBA1* 和 *NtMYBA2* 最接近的同源物，*MYB3R4* 的表达水平在 G2 到 M 的转化过程中上调，而 *MYB3R1* 的转录水平在整个细胞周期中没有变化，表明 *MYB3R1* 是翻译后调控的，其细胞周期过程中的调控机制，可能由其他 MYB 蛋白介导<sup>[36]</sup>。*OsMYB46* 是拟南芥 *MYB46/MYB83* 的同源基因，是次生壁生物合成途径中直接调节因子。*OsMYB103L* 和 *OsMYB61* 参与赤霉素 (gibberellins, GAs) 途径介导的次生壁生物合成，影响水稻叶片形状、纤维素合成和机械强度，*OsMYB103L* 主要通过结合 *CESA4* 和 *CESA7* 的启动子调控表达来介导纤维素合成和次生壁的形成最终影响叶片形状<sup>[37]</sup>。进一步发现水稻 *RLM1* 编码了一种 MYB 转录因子，与拟南芥中 *AtMYB4* 高度同源，但是不同的是，在次生细胞壁形成过程中，*RLM1* 起促进作用，

而 *AtMYB4* 为抑制作用, *RLMI* 可能协调 C 和 N 的平衡, 这与 *OsMYB61* 的功能非常相似<sup>[38]</sup>。此外, *RAX* 基因编码 R2R3-MYB 转录因子, 参与水稻分蘖芽生长的调控过程<sup>[39]</sup>, 近期发现 *OsGAMYb* 负调控水稻分蘖数和籽粒产量<sup>[32]</sup>, 说明 MYB 转录因子在水稻分蘖调控中也发挥作用。

水稻中 MYB 转录因子 *MFS2* 基因调控花器官和小穗分化过程, 在 *mfs2* 突变体植株中花鞘分化受到严重干扰, 出现了退化现象, 最终导致花器官数量发生变化。同时研究者验证了 *MFS2* 是通过与水稻 TPL/TPR 蛋白形成抑制复合物来调控水稻花器官和小穗分生组织的发育过程<sup>[33]</sup>。水稻雄性育性基因 *Baymax1* 编码 MYB 转录因子, 在 *bm1* 突变体中, 减数分裂滞后, 绒毡层过早退化, 花粉外壁形成异常, 导致花粉败育<sup>[40]</sup>。水稻中另外两个 MYB 转录因子 *CSA* 与 *CSA2* 是花药中糖分配的关键调控因子, 破坏其表达会导致水稻光敏性雄性不育<sup>[41]</sup>。*MOF1* 基因编码 MYB 蛋白, 在水稻器官特性和小穗的分化中起着重要的抑制作用<sup>[33]</sup>。另外, 将小麦中 MYB 转录因子 *TaMYB72* 基因转入水稻中过表达后, 使水稻株系开花时间缩短约 12 d<sup>[42]</sup>。MYB 转录因子在种子发育过程中也起着重要的调控作用, R2R3-MYB 转录因子 *RGN1* 通过调控 *LOG* 的表达来控制粒数和穗型<sup>[43]</sup>。此外, *OsMYBAS1* 基因在种子不同深度播种条件下影响种子萌发, 在播种深度为 4 cm 时, 过表达 *OsMYBAS1* 的植株发芽率、根长和苗高均高于野生型<sup>[35]</sup>。

由上可见, MYB 转录因子在水稻地上部发育过程中发挥着重要的调控作用。已报道的 MYB 基因参与调控水稻细胞发育、形态建成等方面, 水稻基因组内其他未报道的 MYB 基因是否参与了生长发育调控还未知, 值得进一步探究。

## 2.2 MYB 转录因子在水稻生理代谢中的作用

### 2.2.1 MYB 转录因子在水稻激素代谢中的作用

有报道表明 MYB 转录因子参与水稻 GA<sup>[44]</sup>、油菜素甾醇 (Brassinosteroid, BR)<sup>[45]</sup>、水杨酸 (salicylic acid, SA)<sup>[46]</sup> 和茉莉酸 (jasmonic acid, JA)<sup>[47]</sup> 等激素代谢途径。

已有研究证实了水稻中的 *OsGAMYb* 是糊粉层细胞中  $\alpha$ -淀粉酶的调控因子, 同时参与 GA 代谢途径<sup>[44]</sup>。而 *OsMYBS1*、*OsMYBS2* 和 *OsMYBS3* 这三种转录因子参与 GA 和糖饥饿信号诱导后的体内淀粉酶合成以及代谢过程的调控, 同时这三种转录因子能和 GA 调控基因结合来诱导 GA 合成<sup>[48]</sup>。水稻中 *OsGAMYBL2* 与 *OsGSK2* 相互作用负调控植株内 BR 的激素水平, 同时与 *SLR1* 相互作用负调控 GA 信号, 两者之间存在协同作用。GA 信号通路诱导 *OsGAMYBL2* 的降解, 从而增强 BR 信号通路<sup>[45]</sup>。R2R3-MYB 转录因子 *OsMYB30* 表达量上调之后协同 *OsPAL6* 和 *OsPAL8* 促进水稻体内 SA 的积累, 从而提高水稻对褐飞虱的抗性<sup>[46]</sup>。此外, *OsJAMyb* 基因受到外界病原菌和 JA 诱导表达之后能增强体内 JA 信号通路, 促进 JA 的积累<sup>[47]</sup>。

植物体内各种激素之间呈复杂的协同或拮抗网络来调节生命活动, MYB 基因已被验证参与 GA、BR、SA 和 JA 的代谢途径, MYB 基因是否参与其他激素代谢途径, 以及它们是否存在更深层次的调控网络, 这些科学问题需要未来进一步揭示。

### 2.2.2 MYB 转录因子在水稻次生代谢中的作用

在植物中, 苯丙素途径产生多种化合物, 如二苯乙烯、木质素和类黄酮<sup>[49]</sup>。而这些化合物是维管植物中广泛积累的次生代谢物, 具有广泛的生物学功能, 如吸收可见光的花青素和类黄酮都是类黄酮化合物, 而类黄酮化合物除了调节植物发育外, 还对非生物胁迫起到保护植株的作用<sup>[50]</sup>。木质素是一种苯丙醇衍生化合物, 是植物维管组织细胞壁的主要成分, 参与植物次生细胞壁的合成和积累<sup>[51]</sup>。

MYB 转录因子已被证实参与次生化合物的合成与代谢过程, 如 *OsMYB30* 基因在被褐飞虱侵袭后表达显著上调, 促进木质素的生物合成和积累, 增加水稻对褐飞虱的抗性<sup>[46]</sup>。转录因子 *MYB20*、*MYB42*、*MYB43*

和 MYB85 在次生壁形成过程中直接激活木质素生物合成和苯丙氨酸生物合成基因，转录激活这些基因促进植株生长发育和木质素合成<sup>[51]</sup>。近期研究表明，将小麦 MYB 转录因子 *GzMYB-7D1* 基因转入水稻中花 11 野生型之后，花青素含量在种子中持续增加，花青素合成相关基因显著上调，敲除 *GzMYB-7D1* 在水稻中的同源基因 *OsMYB108* 导致花青素合成下降，这表明 *GzMYB-7D1/OsMYB108* 基因显著正调控花青素合成<sup>[52]</sup>。另外，*OsMYB3* 在黑米果皮中的表达量显著高于白米，在黑米品种中敲除 *OsMYB3* 导致花青素和许多其他类黄酮显著下调<sup>[53]</sup>。*OsCI* 编码了一个 MYB 转录因子，在白米植株中过表达 *OsCI* 导致花青素生物合成相关基因上调触发花青素的产生<sup>[54]</sup>。以上研究发现 MYB 转录因子在水稻次生代谢物合成与代谢过程中起重要作用，为进一步通过 MYB 转录因子富集水稻次生代谢物提供了方向。

2.3 MYB 转录因子在水稻胁迫响应中的作用

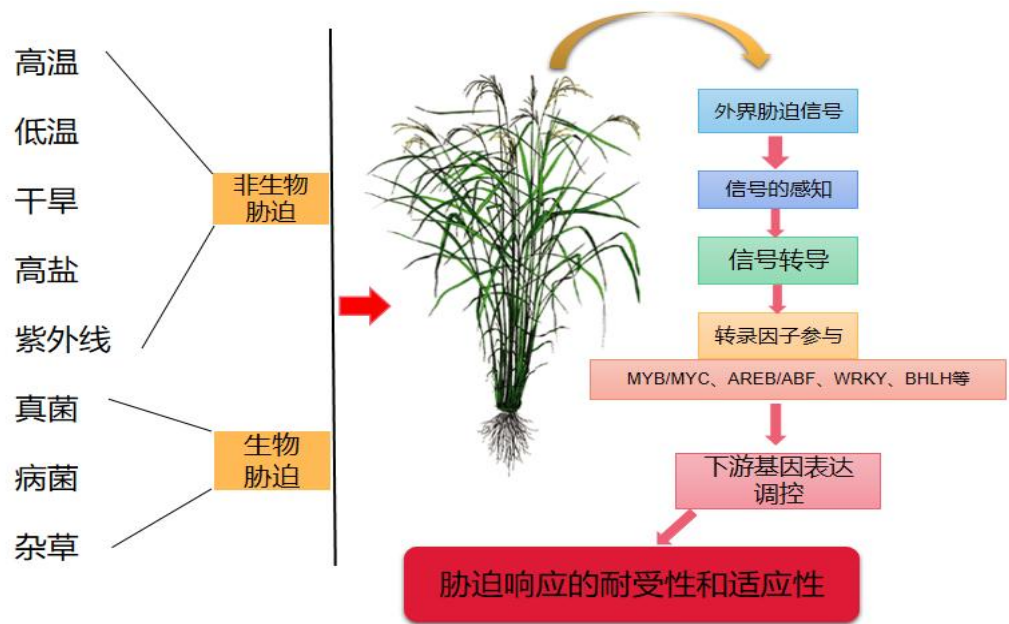


图 2 水稻在非生物和生物胁迫中的感知和调控

Fig. 2 Perception and regulation of rice under abiotic and biotic stresses

自然条件下，高盐、高温、低温、冷冻、干旱和各种病菌胁迫等各种不利的因素对植物的生长、发育和代谢有非常严重的影响。在植物体内，不同的胁迫会引起不同的反应，这些反应是由不同的基因通过不同的表达水平来实现，而转录因子就是植物体内这样一类基因，它由胁迫诱导，通过调控不同下游基因的表达来响应胁迫<sup>[55]</sup>。MYC/MYB、AREB/ABF、WRKY 和 BHLH 等不同家族转录因子参与了植物的胁迫调控。

外界不利环境导致的胁迫分为非生物胁迫和生物胁迫。非生物胁迫包括高盐、高温、低温、冷冻、干旱等；生物胁迫一般是各种真菌和病菌侵染，例如稻瘟病菌，水稻黄单胞菌等。水稻受到外界胁迫后，MYB 基因能响应胁迫，通过调控下游基因表达，让水稻植株在胁迫条件下保持生存能力。

2.3.1 MYB 转录因子在水稻非生物胁迫中的作用

2.3.1.1 MYB 转录因子在高温胁迫中的作用

全球变暖加速气温的上升，导致世界各地发生极端高温天气的概率增加，而对植物而言，高温是一个非常不利的环境因素，对植物造成严重的损害。若长时间暴露在高温环境下，植物就会死亡，所以高温是

限制植物生长发育和生产的主要非生物胁迫之一。植物为应对高温胁迫进化出了一套复杂的应对机制，近年来植物对高温胁迫的响应和自身调控也是国内外研究的热点。高温对于水稻来说，是限制产量的主要胁迫，MYB 转录因子在应对水稻热胁迫过程中起着关键的调控作用<sup>[56]</sup>。

ABA 是植物体内的逆境激素，在高温的条件下，它使植物气孔关闭来降低水分蒸腾而抵挡高温胁迫。水稻中 *OsMYB48-1* 基因由高温或干旱诱导表达之后，通过 ABA 生物合成来增强对不利环境的耐受性<sup>[57]</sup>。另外，水稻处于高温环境时，体内的 *OsMYB55* 基因表达量提高后增加了植株总氨基酸含量，通过增加氨基酸代谢提高水稻对高温的耐性<sup>[58]</sup>。

### 2.3.1.2 MYB 转录因子在低温胁迫中的作用

低温会损伤水稻根系，使水稻不能正常生长发育。例如发芽期遇到低温会造成种子发芽不良；秧苗期遇到低温会造成水稻烂秧，幼苗生长缓慢；灌浆期遇到低温造成灌浆障碍，最终都会造成水稻减产。冷害、冻害使植物体内水分结晶化，直接损伤植株造成植株死亡。

最近研究证实了 MYB 转录因子 *OsMYB3* 基因通过降低对 ABA 的敏感性来增加水稻对低温、冷冻的耐受性，同时 R2R3-MYB 的 *OsMYB2* 基因也被证明与水稻的耐寒性和脱水性有关<sup>[59]</sup>。水稻 *OsMYB4* 基因编码一个跟冷害响应有关的转录因子，超表达之后显著提高拟南芥的耐寒性和抗冻性，进一步发现 *OsMYB4* 在水稻中通过上调冷调节基因 *COR* 和增加脯氨酸水平来获得对低温和冰冻的耐受性<sup>[60]</sup>。另外，研究发现 *OsMYB3R-2* 通过靶向细胞周期和 DREB/CBF 通路参与冷信号的调控通路，低温诱导的 *OsMYB3R-2* 表达上调可持续至低温诱导 72 小时后<sup>[61]</sup>。

### 2.3.1.3 MYB 转录因子在干旱胁迫中的作用

干旱也是影响植物生长发育的主要环境胁迫因子。植物对干旱胁迫的反应是最复杂的生物过程之一，涉及到生理、细胞和分子水平的变化。越来越多的研究表明，由众多不同基因组成的复杂网络参与植物对干旱胁迫的响应<sup>[62]</sup>。其中 MYB 基因被证实参与水稻的干旱胁迫响应。例如，水稻 *OsMYB48-1* 的过表达可增强对干旱和盐碱胁迫的耐受性<sup>[57]</sup>。干旱能够诱导水稻 *OsMYB2* 表达，过量表达 *OsMYB2* 可以提高转基因植株中脯氨酸和水溶性糖的含量以及抗氧化酶的活性，减少过氧化氢和丙二醛的含量，增强植物对干旱胁迫的耐受性<sup>[59]</sup>。在干旱条件下，过表达 *OsMYB6* 基因的水稻植株对干旱的耐受性高于野生型，表明 *OsMYB6* 是一种胁迫响应转录因子，在抗旱胁迫响应中发挥正向调控作用<sup>[63]</sup>。水稻 *OsMYB26* 基因通过与 *OsLEA3* 的启动子结合，下调 *OsLEA3* 表达水平，负调控水稻耐旱性<sup>[64]</sup>。

### 2.3.1.4 MYB 转录因子在盐胁迫中的作用

盐害是中国北方盐碱化地区制约作物产量的主要胁迫之一，盐胁迫会导致植株体内  $\text{Na}^+$  等有害离子吸收和积累过多，造成植株脱水和一系列不良反应。ABA、聚乙二醇、脱水和过氧化氢被证明在水稻中明显诱导 MYB 基因 *OsMYB48-1* 的表达，在高盐胁迫下，过表达 *OsMYB48-1* 增强植株对盐碱胁迫的耐受性<sup>[57]</sup>。在盐胁迫下，过表达 *OsMYB2* 导致脯氨酸合成和转运基因上调，导致可溶性糖和脯氨酸积累增多，过氧化氢和丙二醛积累减少使植物进行有效的渗透调节，减少氧化损伤，从而获得对盐胁迫的耐受性<sup>[59]</sup>。在种子萌发、幼苗生长和根伸长的过程中，*JAMYB* 基因的过量表达增加转基因株系的耐盐性<sup>[65]</sup>。*OsMYB84* 基因受 ABA 的诱导，通过 ABA 信号通路参与水稻盐胁迫应答反应，提高水稻的耐盐特性，减少细胞损伤<sup>[66]</sup>。*OsMYB91* 在 ABA 介导的信号传导通路中发挥作用，能增强水稻对盐胁迫的抗性<sup>[67]</sup>。过表达 *OsMYB6* 能够提高脯氨酸含量、过氧化氢酶和超氧化物歧化酶活性、减低丙二醛含量来增强转基因水稻的耐旱性和耐盐性<sup>[63]</sup>。

Na<sup>+</sup>和 K<sup>+</sup>对细胞盐碱平衡十分重要。*OsHKT1;1* 是水稻中高亲和 K<sup>+</sup>转运体(HKT)家族的成员,是 Na<sup>+</sup>排除的重要调节因子,与 MYB 转录因子 *OsMYBc* 结合。以 *OsMYBc* N 端为诱饵的酵母双杂交筛选出一种水稻胁迫相关蛋白(*OsMSRFP*),能够减弱 *OsMYBc* 介导的 *OsHKT1;1* 的表达,通过抑制 *OsMSRFP* 的表达量可增强水稻的耐盐性<sup>[68]</sup>。

2.3.1.5 MYB 转录因子在紫外线损伤中的作用

R2R3 型 MYB 转录因子的几个成员参与调节苯丙类途径,苯丙类途径产生各种次级代谢化合物,参与植物的非生物胁迫反应。在植物产生的各种次生代谢产物中,槐酸酯和黄酮类化合物是吸收紫外线的关键防晒化合物,能避免植物受到紫外线辐射后造成有害影响。在紫外线照射下,植物产生更高水平的紫外线吸收化合物,防止紫外线辐射损伤核酸、蛋白质和脂类<sup>[2]</sup>。

拟南芥突变体经过紫外线辐射造成损伤的过程中,黄酮类化合物和酚类物质在紫外线吸收中起关键作用,增强对紫外线辐射的耐受性。近年来的研究表明,MYB 转录因子在吸收紫外线的次生代谢产物的生物合成中起着重要作用。*MYB4* 加上 R2R3 亚群中的 7 个成员,抑制编码肉桂酸 4-羟化酶的基因转录,参与羟基肉桂酸酯的生物合成,*MYB4* 突变体由于羟基肉桂酸酯积累水平的增加,表现出紫外线耐受能力,而 *MYB4* 过表达使紫外线吸收化合物水平降低,导致紫外线抵抗能力大大降低。另一个 R2R3-MYB 蛋白 *MYB7* 被证实参与吸收紫外线的苯丙类化合物的积累,*MYB7* 突变体表现出几种类黄酮生物合成基因的诱导。在紫外线胁迫下,*MYB4* 在自身转录抑制的同时,也抑制 *MYB7* 的表达,这与 *MYB4* 突变体中黄酮类化合物含量的降低是一致的,表明 *MYB7* 抑制黄酮类化合物的生物合成,*MYB4* 和 *MYB7* 都有维持植物吸收紫外线化合物积累平衡的功能<sup>[69]</sup>。

2.3.2 MYB 转录因子在水稻生物胁迫中的作用

生物胁迫是指对植物生存与发育不利的各种生物因素的总称,通常是由于感染和竞争所引起的,如病害、虫害、杂草危害等。病害是对水稻生长发育影响最大的,典型的有稻瘟病、条纹叶枯病等。近几年来对 MYB 蛋白的研究不断加深,有研究者发现 MYB 基因参与对生物胁迫的响应。例如过表达 *OsMYB21* 基因能显著降低水稻对白叶枯病的抗性,通过基因编辑引起 *OsMYB21* 启动子中 2bp 的差异,证实 *OsMYB21* 在水稻抗白叶枯病中起负调控作用<sup>[25]</sup>。*JAMYB* 直接与 *AGO18* 基因启动子结合,激活 *AGO18* 的转录,启动宿主防御网络,水稻条纹病毒(RSV)外壳蛋白外源触发植株内 JA 积累,导致 *JAMYB* 表达量上调,有效提高对 RSV 的抗性<sup>[47]</sup>。

*OsMYB30* 基因参与 Bsr-d1 介导的稻瘟病抗性。*OsMYB30* 的表达在病菌侵染后或 *Bsr-d1* 敲除/下调时被诱导,*OsMYB30* 结合并激活 4-香豆酸辅酶 A 连接酶基因的启动子(*Os4CL3* 和 *Os4CL5*),导致木质素亚基 G 和 S 的积累,导致表皮附近的厚壁组织细胞增厚,抑制稻瘟病在感染早期的渗透<sup>[70]</sup>。在水稻中,由几丁质和稻瘟病菌诱导的 *OsMYB30*、*OsMYB55* 和 *OsMYB110* 可以选择性激活石草酸和肉桂酸/单木酚通路中编码酶的基因,通过引起植物中羟基肉桂酸 HCAAs 之一阿魏酸的积累增强水稻对稻瘟病菌和黄单胞菌(*Xanthomonas*)的抗性<sup>[71]</sup>,表明它们在植物抵抗病菌过程中起重要作用。

表 1 已报道的水稻 MYB 转录因子  
Table 1 Reported Rice MYB Transcription Factors

| 基因名称                     | MYB 蛋白亚群             | 基因 ID          | 基因功能                 | 参考文献      |
|--------------------------|----------------------|----------------|----------------------|-----------|
| Name                     | MYB Protein Subgroup | Gene ID        | Function             | Reference |
| <i>OsMYB2P-1/OsMYB61</i> | R2R3-MYB             | LOC_Os05g04820 | 调控根系结构、调控次生壁生物和纤维素合成 | [28, 37]  |

|                           |          |                |                                                   |          |
|---------------------------|----------|----------------|---------------------------------------------------|----------|
| <i>OsTCL1</i>             | 3R-MYB   | LOC_Os01g43180 | 影响根系毛状体和根毛的形成                                     | [29]     |
| <i>OsTCL2</i>             | 3R-MYB   | LOC_Os01g43220 | 影响根系毛状体和根毛的形成                                     | [29]     |
| <i>OsMPH1</i>             | 1R-MYB   | LOC_Os06g45890 | 通过伸长节间细胞长度来提高株高                                   | [30]     |
| <i>MYB3R1</i>             | 3R-MYB   | LOC_Os01g12860 | 调控细胞周期过程                                          | [35]     |
| <i>MYB3R4</i>             | 3R-MYB   | LOC_Os12g13570 | 调控细胞周期过程                                          | [35]     |
| <i>OsMYB46</i>            | R2R3-MYB | LOC_Os12g33070 | 调控次生壁生物合成                                         | [30]     |
| <i>OsMYB103L</i>          | R2R3-MYB | LOC_Os08g05520 | 调控纤维素和次生壁的合成影响叶片形状                                | [30]     |
| <i>RLM1</i>               | R2R3-MYB | LOC_Os05g46610 | 促进次生细胞壁形成                                         | [37]     |
| <i>RAX</i>                | R2R3-MYB | —              | 调控水稻分蘖芽生长                                         | [38]     |
| <i>OsGAmyb</i>            | R2R3-MYB | LOC_Os01g59660 | 负调控分蘖数和籽粒产量                                       | [43]     |
| <i>MFS2/MOF1</i>          | 1R-MYB   | LOC_Os04g47890 | 调控水稻花器官和小穗分化                                      | [32]     |
| <i>BM1/OsMYB80</i>        | R2R3-MYB | LOC_Os04g39470 | 调控花粉发育                                            | [39]     |
| <i>CSA</i>                | R2R3-MYB | LOC_Os01g16810 | 调控水稻花药中糖分配                                        | [40]     |
| <i>CSA2</i>               | R2R3-MYB | LOC_Os05g41166 | 调控水稻花药中糖分配                                        | [40]     |
| <i>TaMYB72</i>            | —        | —              | 使水稻开花时间缩短                                         | [41]     |
| <i>RGN1</i>               | R2R3-MYB | LOC_Os01g49160 | 控制穗粒数和塑造穗型                                        | [42]     |
| <i>OsMYBAS1</i>           | R2R3-MYB | LOC_Os01g74410 | 不同深度播种条件下影响种子发育                                   | [34]     |
| <i>OsMYBS1</i>            | 1R-MYB   | LOC_Os01g34060 | 参与了 GA 和糖饥饿信号诱导之后体内淀粉酶的调控、诱导 GA 合成                | [47]     |
| <i>OsMYBS2</i>            | 1R-MYB   | —              | 参与了 GA 通路、诱导 GA 合成                                | [47]     |
| <i>OsMYBS3</i>            | 1R-MYB   | —              | 参与了 GA 通路、诱导 GA 合成                                | [47]     |
| <i>OsGAMYBL2</i>          | R2R3-MYB | —              | 负调控水稻植株内 BR 和 GA 激素水平                             | [44]     |
| <i>OsMYB30</i>            | R2R3-MYB | LOC_Os09g26170 | 促进水稻 SA 的积累、促进木质素的生物合成和积累提高水稻对褐飞虱的抗性              | [70]     |
| <i>OsJAMyb/OsMYB21</i>    | R2R3-MYB | LOC_Os11g45740 | 增强体内 JA 信号通路，促进 JA 的积累，过表达能显著降低水稻对白叶枯病的抗性         | [65, 25] |
| <i>OsMYB108/GzMYB-7D1</i> | —        | —              | 正调控花青素合成                                          | [52]     |
| <i>OsMYB3</i>             | R2R3-MYB | LOC_Os03g29614 | 正调控花青素合成                                          | [53]     |
| <i>OsC1</i>               | R2R3-MYB | LOC_Os06g10350 | 正调控花青素合成                                          | [54]     |
| <i>OsMYB48-1</i>          | R2R3-MYB | LOC_Os01g74410 | 增强水稻对高温、干旱的耐受性                                    | [57]     |
| <i>OsMYB55</i>            | R2R3-MYB | LOC_Os05g48010 | 增加氨基酸的代谢提高水稻对高温的耐性                                | [58, 71] |
| <i>OsMYB2</i>             | R2R3-MYB | LOC_Os3g20090  | 提高植株中脯氨酸和水溶性糖的含量以及抗氧化酶的活性，增强植物增强水稻的耐旱性、耐寒性和盐胁迫耐受性 | [59]     |
| <i>OsMYB4</i>             | R2R3-MYB | LOC_Os01g50110 | 增加脯氨酸水平来提高了植株的耐寒性和抗冻性                             | [60]     |
| <i>OsMYB3R-2</i>          | 3R-MYB   | LOC_Os01g62410 | 通过调控细胞周期参与了冷信号的调控通路                               | [61]     |
| <i>OsMYB6</i>             | 1R-MYB   | LOC_Os04g58020 | 正向调控水稻对干旱和盐胁迫的耐受性                                 | [63]     |
| <i>OsMYB26</i>            | R2R3-MYB | LOC_Os01g51260 | 直接与 <i>OsLEA3</i> 的启动子结合负调控水稻耐旱性                  | [64]     |
| <i>OsMYB84</i>            | R2R3-MYB | LOC_Os03g56090 | 通过 ABA 通路，提高水稻的耐盐性，减少细胞损伤                         | [66]     |
| <i>OsMYB91</i>            | 1R-MYB   | LOC_Os12g38400 | 通过 ABA 信号通路，增强水稻对盐胁迫的抗性                           | [67]     |
| <i>OsMYBc</i>             | 1R-MYB   | LOC_Os09g12770 | 通过调控 Na <sup>+</sup> 和 K <sup>+</sup> 的平衡增强水稻的耐盐性 | [68]     |
| <i>OsMYB110</i>           | R2R3-MYB | LOC_Os10g33810 | 激活石草酸和肉桂酸通路中编码酶的基因，引起阿魏酸的积累，增强对稻瘟病菌和水稻黄单胞菌的抗性     | [71]     |

—: 未知

—: unknown

### 3 总结与展望

MYB 作为植物体内较大的转录因子家族,其家族成员在植物全生育期各个阶段和多个逆境胁迫中发挥重要的调控作用。最近发现它们还参与植物体内信号转导网络。自从在植物中发现第一个 MYB 基因之后,大量 MYB 家族基因被发现及功能验证,证实该家族在植物中发挥关键作用。纵观对水稻中 MYB 家族的研究,我们认为还有三点不足:第一,相较于拟南芥,水稻中 MYB 基因的挖掘稍显不足,其中一些家族成员的功能在模式植物中被验证,但其同源基因或同源物在水稻中研究较少。第二,MYB 基因的研究在水稻、玉米、小麦等不同作物之间相对独立,鲜有对不同作物 MYB 转录因子之间同源性和进化性的研究。第三,对于水稻中 MYB 转录因子的调控通路研究较少,鲜有对水稻中 MYB 基因上下游调控网络研究的报道。

如今对于植物的研究已经上升到分子生物学层面,但还没有完全解析出 MYB 基因的全部功能。对于未来,我们认为对 MYB 家族的研究应有三个主要任务:第一,现今根据拥有的 MYB 结构域数量所做家族分类较为粗略,缺少对其功能的简述,在加深对其功能了解之后,应该基于不同家族成员功能性上的不同而做出功能性分类,未来在结构性分类和功能性分类结合的基础上,能帮助人们更好更快的了解已知 MYB 基因和预测未知 MYB 基因。第二,需要进一步探究 MYB 基因参与生理调控的分子机制,挖掘 MYB 基因调控的上下游网络和其他转录因子或其他基因的相互作用。第三,如何将 MYB 基因的功能性验证成果应用到实际生产上,使得对 MYB 基因的研究更具有现实意义。

#### 参考文献:

- [1] Ramsay N A, Glover B J. MYB-bHLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity[J]. Trends in Plant Science, 2005. 10(2): 63-70.
- [2] Roy S. Function of MYB domain transcription factors in abiotic stress and epigenetic control of stress response in plant genome[J]. Plant Signaling & Behavior, 2016. 11(1): e1117723.
- [3] Seo M S, Kim J S. Understanding of MYB transcription factors involved in glucosinolate biosynthesis in Brassicaceae[J]. Molecules, 2017. 22(9): 1549.
- [4] Ma D, Constabel C P. MYB repressors as regulators of phenylpropanoid metabolism in plants[J]. Trends in Plant Science, 2019. 24(3): 275-289.
- [5] Klempnauer K H, Gonda T J, Bishop J M. Nucleotide sequence of the retroviral leukemia gene v-myb and its cellular progenitor c-myb: the architecture of a transduced oncogene[J]. Cell, 1982. 31(2): 453-463.
- [6] Weston K. Myb proteins in life, death and differentiation[J]. Current Opinion in Genetics & Development, 1998. 8(1): 76-81.
- [7] Lipsick J S. One billion years of Myb[J]. Oncogene, 1996. 13(2): 223-235.
- [8] Paz A 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]. The EMBO Journal, 1987. 6(12): 3553-3558.
- [9] Riechmann J L, Heard J, Martin G, Reuber L, Jiang C, Keddie J, Adam L, Pineda O, Ratcliffe O J, Samaha R R, Creelman R, Pilgrim M, Broun P, Zhang J, Ghandehari D, Sherman B K, Yu G. Arabidopsis transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes[J]. Science, 2000. 290(5499): 2105-2110.
- [10] Ogata K, Morikawa S, Nakamura H, Hojo H, Yoshimura S, Zhang R, Aimoto S, Ametani Y, Hirata Z, Sarai A, Ishii S, Nishimura Y. Comparison of the free and DNA-complexed forms of the DNA-binding domain from c-Myb[J]. Nature Structural Biology, 1995. 2(4): 309-320.
- [11] Ambawat S, Sharma P, Yadav N R, Yadav R C. MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: an overview[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2013. 19(3): 307-321.
- [12] Xie Z, Lee E K, Lucas J R, Morohashi K, Li D, Murray J A H, Sack F D, Grotewold E. Regulation of cell proliferation in the stomatal lineage by the Arabidopsis MYB FOUR LIPS via direct targeting of core cell cycle genes[J]. The Plant Cell, 2010. 22(7): 2306-2321.
- [13] Cominelli E, Tonelli C. A new role for plant R2R3-MYB transcription factors in cell cycle regulation[J]. Cell Research, 2009. 19(11): 1231-1232.
- [14] Zhao Y, Xing L, Wang X, Hou Y, Gao J, Wang P, Duan C, Zhu X, Zhu J. The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes[J]. Science Signaling, 2014. 7(328): ra53-ra53.
- [15] Dai X, Xu Y, Ma Q, Xu W, Wang T, Xue Y, Chong K. Overexpression of an R1R2R3 MYB gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought,

and salt stress in transgenic Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2007. 143(4): 1739-1751.

- [16] Seo P J, Lee S B, Suh M C, Park M J, Go Y S, Park C M. The MYB96 transcription factor regulates cuticular wax biosynthesis under drought conditions in Arabidopsis[J]. The Plant Cell, 2011. 23(3): 1138-1152.
- [17] Katiyar A, Smita S, Lenka S, Rajwanshi R, Chinnusamy V, Bansal K. Genome-wide classification and expression analysis of MYB transcription factor families in rice and Arabidopsis[J]. BMC Genomics, 2012. 13(1): 544.
- [18] Komaki S, Sugimoto K. Control of the plant cell cycle by developmental and environmental cues[J]. Plant and Cell Physiology, 2012. 53(6): 953-964.
- [19] 向征. 水稻 MYB 家族转录因子 *OsMYB112* 的功能研究[D]. 重庆大学.2016. (Xiang Z. Functional study on rice MYB family transcription factor *OsMYB112*[D]. Chongqing University. 2016.)
- [20] 冯盼盼, 陈鹏, 洪文杰, 赵小英, 刘选明. 拟南芥 MYB 转录因子家族研究进展[J]. 生命科学研究. 2016. 20(6): 555-560.(Feng P, Chen P, Hong W, Zhao X, Liu X. Research progress of Arabidopsis MYB transcription factor family[J]. Life Science Research, 2016. 20(6): 555-560.)
- [21] 陈守坤. 小麦亲缘物种二穗短柄草热胁迫下转录组分析和 MYB 基因家族分析[D]. 西北农林科技大学. 2018. (Chen S. Transcriptome analysis and MYB gene family analysis under heat stress of wheat related species *Brachysandra biconica*[D]. Northwest Agricultural and Forestry University. 2018.)
- [22] 居利香, 雷欣, 赵成志, 舒黄英, 汪志伟, 成善汉. 辣椒 MYB 基因家族的鉴定及与辣味关系分析[J]. 园艺学报, 2020. 47(5): 875-892.(Ju L, Lei X, Zhao C, Shu H, Wang Z, Cheng S. Identification of pepper MYB gene family and analysis of its relationship with spicy taste[J]. Journal of Horticulture, 2020. 47(5): 875-892.)
- [23] 王晓珊, 葛晨辉, 康亚妮, 王全华, 徐晨曦. 菠菜转录因子 MYB 基因家族的鉴定及表达分析[J]. 上海师范大学学报(自然科学版),2020. 49(06):677-691. (Wang X, Ge C, Kang Y, Wang Q, Xu C. Identification and expression analysis of spinach transcription factor MYB gene family[J]. Journal of Shanghai Normal University (Natural Science Edition), 2020. 49(06):677-691.)
- [24] Muthuramalingam P, Jeyasri R, Selvaraj A, Shin H, Chen J T, Satish L, Wu Q, Ramesh M. Global Integrated Genomic and Transcriptomic Analyses of MYB Transcription Factor Superfamily in C3 Model Plant *Oryza sativa* (L.) Unravel Potential Candidates Involved in Abiotic Stress Signaling[J]. Frontiers in Genetics, 2022. 13: 946834.
- [25] Du H, Zhang L, Liu L, Tang X, Yang W, Wu Y, Huang Y, Tang Y. Biochemical and molecular characterization of plant MYB transcription factor family[J]. Biochemistry (Moscow), 2009. 74(1): 1-11.
- [26] 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.
- [27] Meng F, Xiang D, Zhu J, Li Y, Mao C. Molecular mechanisms of root development in rice[J]. Rice, 2019. 12(1): 1.
- [28] Dai X, Wang Y, Yang A, Zhang W. *OsMYB2P-1*, an R2R3 MYB transcription factor, is involved in the regulation of phosphate-starvation responses and root architecture in rice[J]. Plant Physiology, 2012. 159(1): 169-183.
- [29] Zheng K, Tian H, Hu Q, Guo H Y, Yang L, Cai L, Wang X T, Liu B, Wang S. Ectopic expression of R3 MYB transcription factor gene *OsTCL1* in Arabidopsis, but not rice, affects trichome and root hair formation[J]. Scientific Reports, 2016. 6(1): 19254.
- [30] Haga N, Kato K, Murase M, Araki S, Kubo M, Demura T, Suzuki K, Müller I, Voss U, Jürgens G, Ito M. R1R2R3-Myb proteins positively regulate cytokinesis through activation of KNOLLE transcription in Arabidopsis thaliana[J]. Development (Cambridge, England), 2007. 134(6): 1101-1110.
- [31] Zhang Y, Yu C, Lin J, Liu J, Liu B, Wang J, Huang A, Li H, Zhao T. OsMPH1 regulates plant height and improves grain yield in rice[J]. PloS One, 2017. 12(7): e0180825.
- [32] Wang R, Yang X, Guo S, Wang Z, Zhang Z, Fang Z. *MiR319*-targeted *OsTCP21* and *OsGAMYB* regulate tillering and grain yield in rice[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021. 63(7): 1260-1272.
- [33] Li Y, Zeng X, Li Y, Wang L, Zhuang H, Wang Y, Tang J, Wang H, Xiong M, Yang F, Yuan X, He G. MULTI-FLORET SPIKELET 2, a MYB transcription factor, determines spikelet meristem fate and floral organ identity in rice[J]. Plant Physiology, 2020. 184(2): 988-1003.
- [34] Ren D, Rao Y, Yu H, Xu Q, Cui Y, Xia S, Yu X, Liu H, Hu H, Xue D, Zeng D, Hu J, Zhang G, Gao Z, Zhu L, Zhang Q, Shen L, Guo L, Qiao Q. MORE FLORET1 encodes a MYB transcription factor that regulates spikelet development in rice[J]. Plant Physiology, 2020. 184(1): 251-265.
- [35] Wang X, Wu R, Shen T, Li Z, Li C, Wu B, Jiang H, Zhao G. An R2R3-MYB transcription factor OsMYBAS1 promotes seed germination under different sowing depths in transgenic rice[J]. Plants, 2022. 11(1): 139.
- [36] Haga N, Kobayashi K, Suzuki T, Maeo K, Kubo M, Ohtani M, Mitsuda N, Demura T, Nakamura K, Jürgens G, Ito M. Mutations in MYB3R1 and MYB3R4 cause pleiotropic developmental defects and preferential down-regulation of multiple G2/M-specific genes in Arabidopsis.[J]. Plant Physiology,

2011. 157(2): 706-717.

- [37] Yang C, Li D, Liu X, Ji C, Hao L, Zhao X, Li X, Chen C, Cheng Z, Zhu L. OsMYB103L, an R2R3-MYB transcription factor, influences leaf rolling and mechanical strength in rice (*Oryza sativa*L.)[J]. BMC Plant Biology, 2014. 14(1): 158.
- [38] Chen Z, Teng S, Liu D, Chang Y, Zhang L, Cui X, Wu J, Ai P, Sun X, Lu T, Zhang Z. *RLM1*, encoding an R2R3 MYB transcription factor, regulates the development of secondary cell wall in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2022. 13: 905111.
- [39] Keller T, Abbott J, Moritz T, Doerner P. Arabidopsis REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1 controls a leaf axil stem cell niche and modulates vegetative development[J]. The Plant Cell, 2006. 18(3): 598-611.
- [40] Xiang X, Sun L, Yu P, Yang Z, Zhang P, Zhang Y, Wu W, Chen D, Zhan X, Khan R M, Abbas A, Cheng S, Cao L. The MYB transcription factor Baymax1 plays a critical role in rice male fertility[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2021. 134(2): 453-471.
- [41] Wang D, Li J, Sun L, Hu Y, Yu J, Wang C, Zhang F, Hou H, Liang W, Zhang D. Two rice MYB transcription factors maintain male fertility in response to photoperiod by modulating sugar partitioning[J]. New Phytologist, 2021. 231(4): 1612-1629.
- [42] Zhang L, Liu G, Jia J, Zhao G Y, Xia C, Zhang L, Li F, Zhang Q, Dong C, Gao S, Han L, Guo X, Zhang X, Wu J, Liu X, Kong X. The wheat MYB-related transcription factor TaMYB72 promotes flowering in rice[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2016. 58(8): 701-704.
- [43] Li G, Zhang H, Li J, Zhang Z, Li Z. Genetic control of panicle architecture in rice[J]. The Crop Journal, 2021. 9(3): 590-597.
- [44] Gocal 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.
- [45] Gao J, Chen H, Yang H, He Y, Tian Z, Li J. A brassinosteroid responsive miRNA-target module regulates gibberellin biosynthesis and plant development[J]. New Phytologist, 2018. 220(2): 488-501.
- [46] He J, Liu Y, Yuan D, Duan M, Liu Y, Shen Z, Yang C, Qiu Z, Liu D, Wen P, Huang J, Fan D, Xiao S, Xin Y, Chen X, Jiang L, Wang H, Yuan L, Wan J. 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, 2020. 117(1): 271-277.
- [47] Yang Z, Huang Y, Yang J, Yao S, Zhao K, Wang D, Qin Q, Bian Z, Li Y, Lan Y, Zhou T, Wang H, Liu C, Wang W M, Qi Y, Xu Z, Li Y. Jasmonate signaling enhances RNA silencing and antiviral defense in rice[J]. Cell Host & Microbe, 2020. 28(1): 89-103.
- [48] Lu C, Ho T, Ho S, Yu S. Three novel MYB proteins with one DNA binding repeat mediate sugar and hormone regulation of  $\alpha$ -amylase gene expression[J]. The Plant Cell, 2002. 14(8): 1963-1980.
- [49] Chen L, Hu B, Qin Y, Hu G, Zhao J. Advance of the negative regulation of anthocyanin biosynthesis by MYB transcription factors[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019. 136: 178-187.
- [50] Lepiniec L, Debeaujon I, Routaboul J M, Antoine B, Lucille P, Nathalie N, Michel C. Genetics and biochemistry of seed flavonoids[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006. 57(1): 405-430.
- [51] Geng P, Zhang S, Liu J, Zhao C, Wu J, Cao Y, Fu C, Han X, He H, Zhao Q. *MYB20*, *MYB42*, *MYB43*, and *MYB85* regulate phenylalanine and lignin biosynthesis during secondary cell wall formation.[J]. Plant Physiology, 2020. 182(3): 1272-1283.
- [52] Luo J, Huang W, Yan J, Fang Z, Ren M. The *GzMYB-7D1* gene of Guizimai No. 1 wheat is essential for seed anthocyanins accumulation and yield regulation[J]. Plant Science, 2022. 320: 111293.
- [53] Zheng J, Wu H, Zhao M, Yang Z N, Zhou Z H, Guo Y M, Lin Y J, Chen H. OsMYB3 is a R2R3-MYB gene responsible for anthocyanin biosynthesis in black rice[J]. Molecular Breeding, 2021. 41(8): 51.
- [54] Upadhyaya G, Das A, Ray S. A rice R2R3-MYB (OsC1) transcriptional regulator improves oxidative stress tolerance by modulating anthocyanin biosynthesis[J]. Physiologia Plantarum, 2021. 173(4): 2334-2349.
- [55] Deeba F, Sultana T, Javaid B, Mahmood T, Naqvi S M S. Molecular characterization of a MYB protein from *Oryza sativa* for its role in abiotic stress tolerance[J]. Brazilian Archives of Biology and Technology, 2017. 60.
- [56] Zhao J, Lu Z, Wang L, Jin B. Plant responses to heat stress: physiology, transcription, noncoding RNAs, and epigenetics[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020. 22(1): 117.
- [57] Xiong H, Li J, Liu P, Duan J, Zhao Y, Guo X, Li Y, Zhang H, Ali J, Li Z. Overexpression of *OsMYB48-1*, a novel MYB-related transcription factor, enhances drought and salinity tolerance in rice[J]. PloS One, 2014. 9(3): e92913.
- [58] El-Kereamy A, Bi Y, Ranathunge K, Beatty P H, Good A G, Rothstein S J. The rice R2R3-MYB transcription factor *OsMYB55* is involved in the tolerance to high temperature and modulates amino acid metabolism[J]. PloS One, 2012. 7(12): e52030.

- [59] Yang A, Dai X, Zhang W. A R2R3-type MYB gene, OsMYB2, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2012. 63(7): 2541-2556.
- [60] Vannini C, Locatelli F, Bracale M, Magnani E, Marsoni M, Osnato M, Mattana M, Baldoni E, Coraggio I. Overexpression of the rice *Osmyb4* gene increases chilling and freezing tolerance of Arabidopsis thaliana plants[J]. The Plant Journal, 2004.37(1): 115-127.
- [61] Ma Q, Dai X, Xu Y, Guo J, Liu Y, Chen N, Xiao J, Zhang D, Xu Z, Zhang X, Chong K. 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.
- [62] Xiong L, Schumaker K S, Zhu J. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. The Plant Cell, 2002. 14(1): S165-S183.
- [63] Tang Y, Bao X, Zhi Y, Wu Q, Guo Y, Yin X, Zeng L, Li J, Zhang J, He W, Liu W, Wang Q, Jia C, Li Z, Liu K. Overexpression of a MYB family gene, *OsMYB6*, increases drought and salinity stress tolerance in transgenic rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2019. 10: 168.
- [64] Chen Y, Shen J, Zhang L, Qi H, Yang L, Wang H, Wang J, Wang Y, Du H, Tao Z, Zhao T, Deng P, Shu Q, Qian Q, Yu H, Song S. Nuclear translocation of OsMFT1 that is impeded by OsFTIP1 promotes drought tolerance in rice[J]. Molecular Plant, 2021. 14(8): 1297-1311.
- [65] Yokotani N, Ichikawa T, Kondou Y, Iwabuchi M, Matsui M, Hirochika H, Oda K. Role of the rice transcription factor JAmyb in abiotic stress response[J]. Journal of Plant Research, 2013. 126(1): 131-139.
- [66] 吕波, 张文政, 李春雨, 明凤. MYB 家族转录因子 OsMYB84 通过 ABA 信号通路参与盐胁迫响应[J]. 复旦学报: 自然科学版, 2015. 54(5): 591-600.  
(Lv B, Zhang W, Li C, Ming F. The MYB family transcription factor *OsMYB84* participates in salt stress response through ABA signal pathway[J]. Journal of Fudan University: Natural Science Edition, 2015. 54(5): 591-600.)
- [67] Zhu N, Cheng S, Liu X, Du H, Dai M Q, Zhou D X, Yang W J, Zhao Y. The R2R3-type MYB gene OsMYB91 has a function in coordinating plant growth and salt stress tolerance in rice[J]. Plant Science, 2015. 236: 146-156.
- [68] Xiao L, Shi Y, Wang R, Feng Y, Wang L, Zhang H, Shi X, Jing G, Deng P, Song T, Jing W, Zhang W. The transcription factor OsMYBc and an E3 ligase regulate expression of a K<sup>+</sup> transporter during salt stress[J]. Plant Physiology, 2022. 190(1): 843-859.
- [69] Jin H, Cominelli E, Bailey P, Parr A, Mehrtens F, Jones J, Tonelli C, Weisshaar B, Martin C. Transcriptional repression by AtMYB4 controls production of UV-protecting sunscreens in Arabidopsis[J]. The EMBO Journal, 2000. 19(22): 6150-6161.
- [70] Li W, Wang K, Chern M, Liu Y, Zhu Z, Liu J, Zhu X, Yin J, Ran L, Xiong J, He K, Xu L, He M, Wang J, Liu J, Bi Y, Qing H, Li M, Hu K, Song L, Wang L, Qi T, Hou Q, Chen W, Li Y, Wang W, Chen X. Sclerenchyma cell thickening through enhanced lignification induced by *OsMYB30* prevents fungal penetration of rice leaves[J]. New Phytologist, 2020. 226(6): 1850-1863.
- [71] Kishi K M, Seo Si, Takahashi A, Hirochika H. The MAMP-responsive MYB transcription factors MYB30, MYB55 and MYB110 activate the HCAA synthesis pathway and enhance immunity in rice[J]. Plant and Cell Physiology, 2018. 59(5): 903-915.