

# 番茄 MYB 转录因子研究进展

石雪燕<sup>1,2</sup>, 李涛<sup>1,2</sup>, 王虹云<sup>2</sup>, 张瑞清<sup>2</sup>,  
曹守军<sup>2</sup>, 张丽莉<sup>2</sup>, 姚建刚<sup>2</sup>, 刘佳凤<sup>1,2</sup>

(1. 烟台大学生命科学学院 山东烟台 264005; 2. 山东烟台市农业科学研究院 山东烟台 264421)

**摘要:** MYB 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一, 能够结合基因 5' 端上游特定核苷酸序列, 协助 RNA 聚合酶催化 DNA 模板链转录成 RNA, 起到调控目的基因表达的作用。根据 myb 结构域分为 4 个亚类, 其中大部分与植物生长发育、次生代谢及逆境胁迫密切相关。番茄作为重要的栽培作物, 在生产及科学研究中具有重要地位。主要阐述 MYB 转录因子的结构特征、分类, 以及在番茄生长发育、次生代谢、生物与非生物胁迫中调控作用, 归纳总结国内外的研究成果, 并对其进行了较为详细的介绍, 为进一步开展番茄 MYB 转录因子的研究和利用提供了相关参考及新的思路。

**关键词:** 番茄; MYB 转录因子; 调控作用

中图分类号: S641.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2023)03-009-06

## Research progress of tomato MYB transcription factor

SHI Xueyan<sup>1,2</sup>, LI Tao<sup>1,2</sup>, WANG Hongyun<sup>2</sup>, ZHANG Ruiqing<sup>2</sup>, CAO Shoujun<sup>2</sup>, ZHANG Lili<sup>2</sup>, YAO Jianguang<sup>2</sup>, LIU Jiafeng<sup>1,2</sup>

(1. College of Life Science Yantai University, Yantai 264005, Shandong, China; 2. Yantai Academy of Agricultural Sciences, Yantai 264421, Shandong, China)

**Abstract:** MYB transcription factor is one of the largest family of transcription factors in plants, which can bind specific nucleotide sequences upstream of the 5' terminal of genes. It can assist RNA polymerase to catalyze the transcription of DNA template chains into RNA, and play a role in regulating the expression of target genes. According to myb domain, MYB transcription factors can be divided into four subclasses, most of which are closely related to plant growth and development, secondary metabolism and stress. Tomato, as an important cultivated crop, plays an important role in production and scientific research. This paper mainly describes the structural characteristics and classification of MYB transcription factor, and its regulatory role in tomato growth and development, secondary metabolism, biological and abiotic stress. The research results at home and abroad were summarized and introduced in detail, which provided relevant reference and new ideas for further research and utilization of tomato MYB transcription factors.

**Key words:** Tomato; MYB transcription factor; Regulatory role

转录因子(transcription factor, TF)是能够特异性地结合基因 5' 端上游特定核苷酸序列的蛋白, 能够调控基因表达功能, 加强或抑制基因的转录, 也可称作反式作用因子<sup>[1]</sup>。转录因子作用过程是在植物根据不同的发育阶段以及面对外部环境的变化时, 与相应的顺式元件特异性地结合, 激活特定基因转录表达, 做出一系列应答反应<sup>[2]</sup>。不仅如此, 当 DNA 转录成 RNA 时, 在转录起始过程中转录因子起着辅助 RNA 聚合酶的作用, 是此过程必不可少

的一部分<sup>[3]</sup>。现在已经发现数百种基因编码植物转录因子, 按照 DNA 结构域可以分为 MYB、SBP、HB、DREB、NAC、bZIP、WRKY 和 AP2/EREBP 等家族<sup>[4]</sup>。

转录因子参与植物许多生理过程, 在植物面对外界刺激变化时诱导相关基因表达, 开启植物的防御机制, 在植物抗逆性方面起着重要作用<sup>[5]</sup>。MYB 转录因子家族在植物中数量较多、功能多样, 大多数与植物生长发育及逆境胁迫有关, 备受学者关

收稿日期: 2022-11-18; 修回日期: 2023-01-16

基金项目: 国家现代农业产业技术体系(CARS-23-G11); 烟台市科技计划项目(2022XCZX091); 重庆市巫山县科技项目(wskjdx-bxm2022003)

作者简介: 石雪燕, 女, 在读硕士研究生, 研究方向: 植物分子生物学。E-mail: 1299567595@qq.com

通信作者: 王虹云, 女, 高级农艺师, 研究方向: 蔬菜育种及分子生物学。E-mail: wanghongyun\_sdau@163.com

注。MYB 转录因子的首次发现是 1941 年从禽类急性髓细胞白血病病毒中鉴定的,1982 年从该致癌病毒中分离鉴定出 *v-myb* 原癌基因<sup>[6]</sup>。1987 年从玉米中克隆出与黄酮类色素合成有关的 *ZmMYB1* 基因<sup>[7]</sup>,学者们开始对 MYB 转录因子展开研究,大量 MYB 转录因子从植物中被分离鉴定出来,1996 年首次从番茄中分离鉴定出 14 个编码 MYB 转录因子的基因片段<sup>[8]</sup>。笔者主要总结阐述了 MYB 转录因子的特征及前人对番茄中 MYB 转录因子的研究成果。

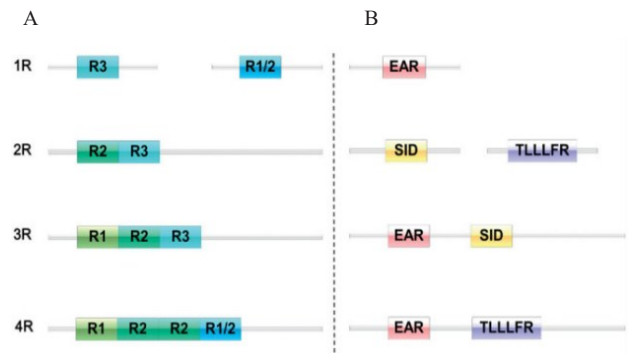
## 1 MYB 转录因子的结构特征和分类

### 1.1 MYB 转录因子的结构特征

植物转录因子有 4 个功能域,分别是 DNA 结合域、转录调控域、寡聚化位点和核定位信号<sup>[9]</sup>。MYB 转录因子含有一段高度保守的 *myb* 结构域,此为 DNA 结合域,在 N 端由 1~4 个不完全重复的 R 结构组成。R 结构分为 3 种,分别是 R1、R2 和 R3,是一种折叠蛋白,大约由 52 个氨基酸以螺旋-转角-螺旋(HTH)的形式构成<sup>[10]</sup>。R 结构每隔 18 个或者 19 个氨基酸会存在 1 个色氨酸残基,这 3 个色氨酸残基起着疏水的作用,有助于维持该结构的稳定<sup>[11]</sup>。MYB 蛋白的 C 端与 N 端不同,是非高度保守的,含有一个转录激活区,该区域折叠成双亲性的螺旋结构,通常在此区域存在酸性氨基酸,负责调控蛋白质活性<sup>[12-13]</sup>。

### 1.2 MYB 转录因子的分类

根据 MYB 基因含有 R 结构的数量将 MYB 转录因子分为 4 个亚类(图 1)。1R-MYB 含有 1 个 R 结构,可以特异性地结合染色体端粒,维持染色体结构,主要参与调控植物生长发育和逆境胁迫反应<sup>[14]</sup>。R2R3-MYB 含有 2 个 R 结构,是植物 MYB 家族中数量最多的亚类,也是研究最为广泛的一类,在 C 端都具有转录激活的功能,参与调控植物细胞周期及表皮细胞形态分化、生长发育,调节植物初级与次级代谢的过程,参与激素应答反应,调控植物面对生物与非生物胁迫的生存能力<sup>[15]</sup>。R1R2R3-MYB 含有 3 个 R 结构,该亚类在植物中存在较少,仅发现 5 个,存在于拟南芥、烟草和水稻的基因组中,主要参与调节植物细胞周期、细胞分化过程以及提高植物在逆境中的生存能力<sup>[16]</sup>。4R-MYB 含有 4 个 R 结构,由 4 个类似 R1 或 R2 结构重复形成,是 MYB 转录因子家族中最少的一类,仅在极少数植物中被发现,有关该亚类的功能



注:A.MYB 转录因子 N 末端的结构;B.MYB 转录因子 C 末端的结构。

图 1 MYB 转录因子的分类<sup>[17]</sup>

研究较少<sup>[3]</sup>。

## 2 MYB 转录因子在番茄生长发育中的调控作用

目前在番茄基因组中共鉴定了 127 个 MYB 转录因子,其中 122 个 R2R3-MYB、4 个 R1R2R3-MYB 和 1 个 4R-MYB 转录因子<sup>[18]</sup>,对 R1R2R3-MYB、4R-MYB 转录因子功能研究较少,大多数研究主要集中在 R2R3-MYB 转录因子上。

MYB 转录因子在番茄的营养及生殖生长中起着重要的作用,其中 *SIMYB102*、*SIMYB64* 均为番茄生长发育的负调控因子,与野生型相比过表达 *35S::SIMYB102* 的番茄植株,种子发芽速度加快,但番茄的叶面积减小,植株变矮,植株及根部鲜质量变小,显微观察过表达植株叶片表皮细胞面积大小与野生型一致,推测在番茄中过表达 *SIMYB102* 会减少细胞分裂导致番茄植株生长受到抑制<sup>[19]</sup>。前人研究发现,与野生型相比,*SIMYB64* 过表达番茄植株在幼苗期、开花期的生长发育明显受到了抑制,主要表现为地上部分番茄叶面积减小、植株变矮,地下部分主根缩短。*SIMYB64* 过表达植株花粉小孢子的发育出现异常,绒毡层的发育受到抑制<sup>[20]</sup>;花粉萌发孔发育不良,导致花粉的活力降低,影响了花粉的萌发率<sup>[21]</sup>,说明 *SIMYB64* 直接影响番茄生殖器官的生长发育。另外,*SIMYB21* 是拟南芥茉莉酸(JA)调节的雄蕊发育的同源基因,CRISPR/Cas9 敲除 *SIMYB21* 的番茄植株显示出雌性不育,表明 *SIMYB21* 参与调控番茄胚珠发育<sup>[22]</sup>。李铃<sup>[23]</sup>研究发现与野生型番茄植株相比,*SIMYB86-RNAi* 植株的花序分枝多,开花数量增多,果实增多,单株产量增加。qRT-PCR 结果显示在 *SIMYB86-RNAi* 株系的顶芽组织中,*AP2a*、*SOC1*、*SP*、*FA* 及 *LFY* 基因的表达量显著增加,而 *TMF*、*LS*、*S* 及 *WUS* 基因的表达量

显著降低,表明 *SIMYB86* 可以与花序发育相关基因相互作用来调控番茄的生长发育。

乙烯是果实成熟过程中必不可少的植物激素之一。在番茄中过表达 *SIMYB70* 延迟了果实成熟, *SIMYB70-RNAi* 植株果实成熟时间提前,与野生型番茄相比, *SIMYB70-RNAi* 和 *SIMYB70* 过表达植株的乙烯产量分别增加和减少, *SIMYB70* 可以与果实成熟过程中 2 个乙烯生物合成基因 *SIACS2* 和 *SIACO3* 的启动子直接结合,抑制其转录表达,表明 *SIMYB70* 负调控番茄果实成熟<sup>[24]</sup>。 *SIAN2* 是 R2R3-MYB 蛋白, *SIAN2* 过表达植株通过改变类胡萝卜素合成途径,导致番茄果实中类胡萝卜素含量降低,果实呈现橙色,同时过表达 *SIAN2* 可以促进乙烯生物合成基因的表达,乙烯含量增加导致番茄果实提前软化,说明 *SIAN2* 是果实成熟的重要调节因子<sup>[25]</sup>。

MYB 转录因子参与调控细胞形态建成,在植物表皮组织发育中起着重要作用。表皮毛是由植物表皮细胞发育而来的一种表皮组织,它是保护植物的第一重屏障,一定程度上可以保护植物免受紫外线照射引起的伤害,具有防止植物过度蒸腾等作用<sup>[26]</sup>。番茄中抑制表达 *SIMYB52* 基因可以特异性地增加 V 型表皮毛密度、表皮细胞密度、V 型表皮毛和表皮细胞的比值以及番茄植株对生长素的响应能力,说明 *SIMYB52* 是番茄表皮组织发育的负调控因子<sup>[27]</sup>。R2R3-MYB 转录因子 *SIMYB75* 在 II、V 和 VI 型毛状体中高度表达,过表达 *SIMYB75* 抑制了毛状体的形成,导致番茄表皮毛减少,增强了番茄对红蜘蛛的敏感性,说明 *SIMYB75* 是番茄表皮组织发育的负调控因子<sup>[28]</sup>。另外,MYB 转录因子也参与根毛组织的发育, *CAPRICE* (*CPC*) 是一种 R3-MYB 转录因子,在拟南芥中可促进拟南芥根毛分化,番茄 *SITRY* 是 *AtCPC* 的同源基因,在拟南芥中过表达 *SITRY* 会使拟南芥根毛增多,说明 *SITRY* 可以促进表皮细胞分化<sup>[29]</sup>。

### 3 MYB 转录因子在番茄次生代谢中的调控作用

次生代谢是指生物合成生命非必需物质并储存次生代谢产物的过程,大量 MYB 转录因子参与调控这一过程。苯丙烷类物质是植物中通过苯丙氨酸酶催化反应生成的羟基芳香环的次生代谢物质<sup>[30]</sup>,参与植物生成花和果实的颜色与气味,保护植物抵抗各种生物及非生物胁迫<sup>[31]</sup>。花青素属于苯丙

烷类物质,是常见的植物色素,它是植物重要的抗氧化分子,有助于保护植物免受氧化损伤,并且营养价值很高。

花青素合成由两类基因控制:一类是 *EBGs* 基因,包括 *CHI*、*CHS*、*FLS* 和 *F3H*;另一类是 *LBGs* 基因,包括 *ANS*、*DFR* 和 *UGTs*<sup>[32-33]</sup>。MYB 转录因子能直接促进相关基因表达,从而促进花青素的合成。 *LeAN2* 编码番茄 R2R3-MYB 转录因子,在烟草中 CaMV35S 启动子控制下的 *LeAN2* 过表达诱导了 *NtANS1*、*NtANS2* 和 *NtCHS* 花青素生物合成基因的表达,过表达烟草植株中的花青素含量显著升高<sup>[34]</sup>,在番茄中过表达 *LeAN2* 发现花青素生物合成途径中 *LeCHS1*、*LeCHS2*、*LeF3H* 和 *LeDFR* 结构基因的上调,花青素含量明显增加<sup>[35]</sup>。与野生型相比,过表达 *SIMYB113* 的番茄叶片背面呈现明显的紫色,叶片中花青素的积累显著增加<sup>[36]</sup>。以上研究结果表明 *LeAN2*、*SIMYB113* 均参与了番茄花青素合成过程的调控。过表达 *SIMYB75* 可有效改善番茄多种果实品质性状,使红熟期果实花青素大量积累形成紫色的番茄果实<sup>[37-38]</sup>。

另外,过表达 *SIMYB75* 还能提高果实中的可溶性固形物、黄酮类物质和酚类物质的含量,一些香气挥发物,如醛、苯丙烷衍生物和萜挥发物含量显著增加<sup>[38]</sup>;倍半萜的积累减少<sup>[28]</sup>;增强果实的抗氧化性,延长贮藏时间,提高番茄对灰霉菌的抗性<sup>[37]</sup>。番茄植株中干扰 *SIMYB72* 的表达,绿色果皮上有一层墨绿色的斑点,而在红色的果实上则有一种黄色的斑点,这表明果实中的叶绿素积累增多,而番茄红素含量下降,促进  $\beta$ -胡萝卜素和色素体的形成,并能提高果实中类黄酮的含量<sup>[39]</sup>。

木质素是植物细胞壁的重要组成成分,其与纤维素一起可维持生物体形态。木质素生物合成受 R2R3-MYB 转录因子调控, *SIMYB4* 负调控番茄木质素的合成,过表达 *SIMYB4* 番茄植株茎秆中木质素含量显著降低,qRT-PCR 检测显示木质素合成相关基因 *4CL*、*PAL*、*CCR* 和 *C4H* 的表达量明显下降。同时采用酵母单杂交方法,证明了 *SIMYB4* 能够识别及特异性结合木质素合成相关基因 *PAL2*、*4CL4* 的启动子,直接诱导基因表达,说明 *SIMYB4* 在木质素的合成过程中起着重要作用<sup>[40]</sup>。纤维素是植物生物质的主要成分,由纤维素合酶复合物合成。前人研究发现 *SIMYB1*、*SIMYB2* 可以与纤维素合酶 *SICESA4*、*SICESA5*、*SICESA6* 的启动子结合激发转录,表明 *SIMYB1*、*SIMYB2* 是纤维素合成的正

调控因子<sup>[41]</sup>。

#### 4 MYB 转录因子在番茄生物与非生物胁迫中的调控作用

植物生长发育过程中不仅会受到病虫害的危害,还会受到非生物胁迫的危害,它们不同程度地影响着植物生长发育及产量、品质。大量研究结果表明,MYB 转录因子在植物生物与非生物胁迫中扮演着重要的角色,这些研究为植物抗病以及抗逆育种的研究提供了一定的科学依据。

在烟草中过表达番茄 *SpMYB* 基因能明显降低尖孢镰刀菌和灰霉病菌的致病率<sup>[42]</sup>。过表达 *SIMYB75* 番茄植株增加了茉莉酸(JA)的含量,激发了过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)的活性,促进了 JA 介导的信号通路清除灰霉病菌感染,表明 *SIMYB75* 可增强番茄对灰霉病菌的抗性<sup>[43]</sup>。Li 等<sup>[44]</sup>通过病毒诱导 *SIMYB28* 沉默的番茄植株中番茄黄化曲叶病毒(TYLCV)的 DNA 含量低于野生型植株,说明 *SIMYB28* 负调控 TYLCV 基因的表达<sup>[44]</sup>。*SIMYB49*、*SIMYBS2* 可以增强番茄对疫霉病的抗性,将 R2R3-MYB 型转录因子 *SIMYB49* 在番茄中过表达,发现与野生型感病植株相比,转基因植株坏死细胞数量减少、病变程度降低<sup>[45]</sup>。Liu 等<sup>[46]</sup>通过 CRISPR/Cas9 技术敲除番茄 *SIMYBS2* 基因,转基因植株坏死细胞数量增加、病变程度提高和疾病指数上升,对致病疫霉的抗性降低<sup>[46]</sup>。

冷害影响植物的生长发育甚至导致死亡,张露月<sup>[47]</sup>研究表明,*SIMYB15* 是番茄耐寒性的正向调节因子,在 4 °C 低温处理后,过表达 *SIMYB15* 番茄植株抗冷性高于野生型,而用 CRISPR/Cas9 技术培育的 *myb15* 基因突变株的耐寒能力明显下降。*CBF* 基因可以调控大量抗冷基因的表达,是植物受到低温胁迫存活的关键。寒冷刺激冷反应中关键转录因子 *CBF* 的表达可以激活众多下游 COR(冷反应)基因的表达<sup>[48]</sup>。*SIMYB15* 可以与 *HY5*、*CBFs* 形成 *HY5-MYB15-CBFs* 转录复合体共同应对冷害反应,促进抗冷基因转录表达,从而提高番茄的抗寒性<sup>[47]</sup>。与野生型相比,过表达 *SIMYB102* 番茄植株冷反应基因 *SICBF1*、*SICBF3*、*SIDREB1*、*SIDEB2* 和 *SHICE1* 的表达增强,说明 *SIMYB102* 是冷胁迫抗性的正调控因子<sup>[49]</sup>。低温胁迫下,与野生型相比过表达 *SIMYB41* 番茄植株耐寒性降低,而 RNAi 沉默植株抗性增强,这表明 *SIMYB41* 是番茄低温抗性的负调控因子,qRT-PCR 分析过表达植株、沉默植株与

野生型植株 *SICBF1*、*SICBF2* 和 *SICBF3* 的表达量,显示没有明显差异,推测 *SIMYB41* 可能通过不依赖 *CBF* 信号通路调控番茄的低温抗性<sup>[50]</sup>。低温胁迫下,过表达 *SIMYB113* 番茄植株和野生型番茄植株的丙二醛(MDA)积累量和相对电导率(REC)都上升,但是过表达植株的增加量明显低于野生型,这说明在低温胁迫下过表达植株的细胞膜受损程度低,对低温耐受力更高,表明 *SIMYB113* 是低温抗性的正调控因子<sup>[50]</sup>。

土壤盐碱化是限制植物生长发育的重要非生物胁迫之一,盐胁迫可导致离子胁迫、植物细胞渗透失衡、pH 值过高,尤其是细胞内部氧化对植物的危害非常大<sup>[51]</sup>,MYB 转录因子通过基因间的相互作用来调节植物耐盐性。在盐胁迫下,野生型幼苗比 *SIMYB86-RNAi* 幼苗的茎长、根长和苗的质量明显增加;对 *SIMYB86-RNAi* 的 T2 代幼苗进行高浓度盐处理后,*SIMYB86-RNAi* 幼苗萎蔫得更慢。在 *SIMYB86-RNAi* 幼苗的根中,与抗盐性有关基因 *PR1*、*PR5*、*GME2*、*P5CS*、*Cat1*、*Cat2*、*TAS14* 及 *ER5* 的表达量显著增加,沉默 *SIMYB86* 基因可以增强番茄对盐胁迫的耐受性,这表明 *SIMYB86* 是抗盐性的负调控因子<sup>[23]</sup>。在盐胁迫下,*SIMYB102* 的过表达能提高 ROS 清除酶的活性,过表达植株抗氧化剂的含量增加,脯氨酸(Pro)的含量也比野生型高,参与盐胁迫相关基因 *SIHAK5*、*SINHX3*、*SINHX4*、*SISOS1*、*SISOS2*、*SICPK1* 和 *SICPK3* 的表达量增加,表明 *SIMYB102* 参与了调控番茄盐胁迫反应<sup>[52]</sup>。

干旱严重影响植物的生长发育及产量,利用 VIGS 技术验证 *SIMYB14* 基因的功能,发现与野生型相比,沉默 *SIMYB14* 基因番茄植株的抗旱能力减弱,表明 *SIMYB14* 是番茄面对干旱胁迫的正调控因子<sup>[53]</sup>。*SIMYB86* 负调控番茄的抗旱性,与野生型幼苗相比,*SIMYB86-RNAi* 幼苗对于干旱胁迫的耐受性更强,叶片失水速率和丙二醛(MDA)含量比野生型更低,而其相对水分、叶绿素含量则明显高于野生型,这表明沉默 *SIMYB86* 基因增强了番茄植株的抗旱能力<sup>[23]</sup>。*SIMX1* 编码番茄 MYB 转录因子,过表达 *SIMX1* 番茄植株的耐旱性显著增强,与野生型相比果实品质也得到了改善,而敲除 *SIMX1* 基因的番茄植株表型与之相反,表明 *SIMX1* 可以提高番茄的抗旱能力<sup>[54]</sup>。

#### 5 展望

MYB 基因家族是植物中最庞大的转录因子之

一,目前对 R1R2R3-MYB、4R-MYB 转录因子的研究较少,仅在个别植物中被研究,例如拟南芥 R1R2R3-MYB 转录因子 *Rep-MYBs* 通过抑制细胞分裂来响应 DNA 损伤<sup>[55]</sup>,猕猴桃 R1R2R3-MYB 转录因子 *AcMYB3R* 增强转基因拟南芥的耐旱性和耐盐性<sup>[56]</sup>。今后在进行番茄 MYB 转录因子研究时,可以重点发掘 R1R2R3-MYB、4R-MYB 转录因子的功能。此外,不同基因之间可能存在着相关性,目前大多数的重点都是研究单一 MYB 转录因子在单一条件下的功能,对于多个基因、多个外部条件下 MYB 转录因子的调控作用研究较少,不能完全准确地反映植物基因表达的内在规律。随着 RNA-seq 技术的兴起,在单个 MYB 转录因子的研究中,可以对基因表达量进行差异分析,更全面地分析基因表达的内在规律及植物的代谢通路。随着分子生物学的快速发展,基因组学在农业中的应用成效显著,植物 MYB 转录因子未来的研究领域更为广泛。

抗逆性与果实发育一直是番茄的主要研究方向,在拟南芥中,*AtMYB94* 和 *AtMYB96* 参与干旱响应,干旱诱导表皮蜡质生物合成需要 *AtMYB94* 和 *AtMYB96* 的参与,通过直接促进相关蜡质生物合成基因的表达,激活表皮蜡质生物合成以应对干旱<sup>[57-58]</sup>。然而在番茄抗逆性研究中,MYB 与表皮蜡质形成的相关性仍不明确。MYB 与番茄果实发育的相关性主要集中于花青素的合成,李铃<sup>[23]</sup>研究发现与野生型番茄植株相比,*SIMYB86-RNAi* 植株的花序分枝多,花数量多,但坐果率无显著差别,从而提高了单株产量,因此进一步探讨与番茄果实发育和品质形成相关的 MYB,对提高番茄品质及产量有重要意义。

通过分子育种的方法来控制基因的表达以改良植物性状,为培育优良品种提供理论依据和种质资源,是植物育种发展的重要方向。传统育种方式改良植物性状耗时久、工作量大且育种结果存在着不确定性,不能满足当今植物育种的需求。而分子育种可以快速定向修饰植物基因,极大地提高了育种效率。MYB 转录因子不仅参与调控植物生长发育,而且对植物抵抗外界不良环境发挥着重要的作用,MYB 转录因子的研究为培育高产品种、抗逆品种提供了重要的理论依据。

#### 参考文献

[1] 段童瑶,黄璐瑶,王磊,等. MYB 转录因子在药用植物次生代谢领域的研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, 18(2): 425-432.

- [2] 于慧. 水稻 OsOPF 转录因子家族基因克隆与功能分析[D]. 长春: 吉林大学, 2015.
- [3] 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.
- [4] JIN J P, ZHANG H, KONG L, et al. PlantTFDB 3. 0: a portal for the functional and evolutionary study of plant transcription factors[J]. Nucleic Acids Research, 2014, 42(D1): 1182-1187.
- [5] SINGH K B, FOLEY R C, ONATE-SANCHEZ L. Transcription factors in plant defense and stress responses[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2002, (55): 430-436.
- [6] 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.
- [7] PAZ-ARES J, GHOSAL D, WIENAND U, et al. 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.
- [8] LIN Q, HAMILTON W D O, MERRYWEATHER A. Cloning and initial characterization of 14 myb-related cDNAs from tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Ailsa Craig) [J]. Plant Molecular Biology, 1996, 30(5): 1009-1020.
- [9] 张驰,王艳芳,陈静,等. 植物 MYB 转录因子调控次生代谢的研究进展[J]. 基因组学与应用生物学, 2020, 39(9): 4171-4177.
- [10] LIPSICK J S. One billion years of Myb[J]. Oncogene, 1996, 13(2): 223-235.
- [11] OGATA K, MORIKAWA S, NAKAMURA H, et al. Comparison of the free and DNA-complexed forms of the DMA-binding domain from c-Myb[J]. Nature Structural Biology, 1995, 2(4): 309-320.
- [12] LIU L, DU H, TANG X F, et al. The roles of MYB transcription factors on plant defense responses and its molecular mechanism[J]. Hereditas, 2008, 30(10): 1265-1271.
- [13] RAMYA M, KWON O K, AN H R, et al. Floral scent: Regulation and role of MYB transcription factors[J]. Phytochemistry Letters, 2017, 19: 114-120.
- [14] LI C N, NG C K Y, FAN L M. MYB transcription factors, active players in abiotic stress signaling[J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 114(S1): 80-91.
- [15] 王雪霁,梁立雄,李潞滨,等. 小兰屿蝴蝶兰 R2R3-MYB 转录因子分析[J]. 林业科学研究, 2018, 31(3): 104-113.
- [16] 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.
- [17] CHEN C, ZHANG K X, KHURSHID M, et al. MYB transcription repressors regulate plant secondary metabolism[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2019, 38(3): 159-170.
- [18] LI Z J, PENG R H, TIAN Y S, et al. Genome-wide identification and analysis of the MYB transcription factor superfamily in *Solanum lycopersicum* [J]. Plant and Cell Physiology, 2016, 57(8): 1657-1677.
- [19] 张旭,陈丽琛,任仲海. 番茄过表达 *SIMYB102* 对种子萌发及生长的影响[J]. 园艺学报, 2018, 45(8): 1523-1534.
- [20] 赵盼盼. 番茄 R2R3-MYB 转录因子家族鉴定及 *SIMYB41* 和 *SIMYB64* 基因功能研究[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2017.
- [21] 吴小亲. *SIMYB64* 参与番茄植株生长及花粉萌发的初步研究[D].

- 山东泰安:山东农业大学,2016.
- [22] SCHUBERT R, DOBRITZSCH S, GRUBER C, et al. Tomato *MYB21* acts in ovules to mediate jasmonate-regulated fertility[J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(5):1043-1062.
- [23] 李铃. 番茄 *SIMYB86* 基因在花序发育和非生物胁迫响应中的功能研究[D]. 重庆:重庆大学, 2020.
- [24] CAO H H, CHEN J, YUE M, et al. Tomato transcriptional repressor *MYB70* directly regulates ethylene-dependent fruit ripening[J]. *Plant Journal*, 2020, 104(6):1568-1581.
- [25] MENG X, YANG D Y, LI X D, et al. Physiological changes in fruit ripening caused by overexpression of tomato *SIAN2*, an R2R3-MYB factor[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 89:24-30.
- [26] 王艳鸽, 李祖亮, 杨金娜, 等. R3-MYB 类转录因子在植物表皮毛发育中的研究进展[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(14):4667-4673.
- [27] 苑瑜瑾. 依赖 R2R3-MYB 的生长素信号转导通路调控番茄表皮毛形成[D]. 重庆:重庆大学, 2020.
- [28] GONG Z H, LUO Y Q, ZHANG W F, et al. A *SIMYB75*-centred transcriptional cascade regulates trichome formation and sesquiterpene accumulation in tomato[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(10):3806-3820.
- [29] NAGAO K, TOMINAGA R. Localization of tomato (*Solanum lycopersicum*) R3 MYB protein encoded by *SITRY* in *Arabidopsis* roots[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(10):1800198.
- [30] BOUDET A M. Evolution and current status of research in phenolic compounds[J]. *Phytochemistry*, 2007, 68(22/23/24):2722-2735.
- [31] ZHAO Q, DIXON R A. Transcriptional networks for lignin biosynthesis: more complex than we thought?[J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(4):227-233.
- [32] PELLETIER M K, MURRELL J R, SHIRLEY B W. Characterization of flavonol synthase and leucoanthocyanidin dioxygenase genes in *Arabidopsis* further evidence for differential regulation of "early" and "late" genes[J]. *Plant Physiology*, 1997, 113(4):1437-1445.
- [33] 彭亚丽, 高倩, 董文, 等. MYB 转录因子调控蔬菜花青素生物合成的研究进展[J]. *中国瓜菜*, 2020, 33(12):1-7.
- [34] MENG X, YIN B, FENG H L, et al. Overexpression of R2R3-MYB gene leads to accumulation of anthocyanin and enhanced resistance to chilling and oxidative stress[J]. *Biologia Plantarum*, 2014, 58(1):121-130.
- [35] MENG X, WANG J R, WANG G D, et al. An R2R3-MYB gene, *LeAN2*, positively regulated the thermo-tolerance in transgenic tomato[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 175:1-8.
- [36] 刘壮斌. 低温胁迫下番茄 *MYB113* 基因的功能分析[D]. 山东泰安:山东农业大学, 2019.
- [37] 简伟. 番茄 *SIMYB75* 和 *SINAC6* 转录因子在果实成熟及胁迫应答中的功能研究[D]. 重庆:重庆大学, 2018.
- [38] JIAN W, CAO H H, YUAN S, et al. *SIMYB75*, an MYB-type transcription factor, promotes anthocyanin accumulation and enhances volatile aroma production in tomato fruits[J]. *Horticulture Research*, 2019, 6:22.
- [39] WU M B, XU X, HU X W, et al. *SIMYB72* regulates the metabolism of chlorophylls, carotenoids, and flavonoids in tomato fruit[J]. *Plant Physiology*, 2020, 183(3):854-868.
- [40] 杨冲. 调控番茄木质素合成的机理研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2019.
- [41] SHI Y N, LIU X F, LI X, et al. *SIMYB1* and *SIMYB2*, two new MYB genes from tomato, transcriptionally regulate cellulose biosynthesis in tobacco[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(1):65-75.
- [42] LIU Z, LUAN Y S, LI J B, et al. Expression of a tomato MYB gene in transgenic tobacco increases resistance to *Fusarium oxysporum* and *Botrytis cinerea*[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2016, 144(3):607-617.
- [43] LIU M Y, ZHANG Z, XU Z X, et al. Overexpression of *SIMYB75* enhances resistance to *Botrytis cinerea* and prolongs fruit storage life in tomato[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(1):43-58.
- [44] LI T, ZHANG X Y, HUANG Y, et al. An R2R3-MYB transcription factor, *SIMYB28*, involved in the regulation of TYLCV infection in tomato[J]. *Scientia Horticulturae*, 2018, 237:192-200.
- [45] CUI J, JIANG N, ZHOU X X, et al. Tomato *MYB49* enhances resistance to *Phytophthora infestans* and tolerance to water deficit and salt stress[J]. *Planta*, 2018, 248(6):1487-1503.
- [46] LIU C X, ZHANG Y Y, TAN Y X, et al. CRISPR/Cas9-Mediated *SIMYB52* mutagenesis reduces tomato resistance to *Phytophthora infestans*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(21):11423.
- [47] 张露月. *SIMYB15* 转录因子调控番茄低温抗性的作用机制研究[D]. 杭州:浙江大学, 2020.
- [48] LIU J Y, SHI Y T, YANG S H. Insights into the regulation of C-repeat binding factors in plant cold signaling[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(9):780-795.
- [49] WANG M L, HAO J, CHEN X H, et al. *SIMYB102* expression enhances low-temperature stress resistance in tomato plants[J]. *PeerJ*, 2020, 8:e10059.
- [50] 刁鹏飞. *SIMYB41* 基因的克隆及其在番茄低温胁迫响应中的功能分析[D]. 山东泰安:山东农业大学, 2020.
- [51] YANG Y Q, GUO Y. Unraveling salt stress signaling in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(9):796-804.
- [52] ZHANG X, CHEN L C, SHI Q H, et al. *SIMYB102*, an R2R3-type MYB gene, confers salt tolerance in transgenic tomato[J]. *Plant Science*, 2020, 291:110356.
- [53] 沈峰屹. 番茄 *SLMYB14* 基因响应非生物胁迫的功能分析[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2021.
- [54] EWAS M, GAO Y Q, WANG S C, et al. Manipulation of *SIMX1* for enhanced carotenoids accumulation and drought resistance in tomato[J]. *Science Bulletin*, 2016, 61(18):1413-1418.
- [55] CHEN P Y, TAKATSUKA H, TAKAHASHI N, et al. *Arabidopsis* R1R2R3-Myb proteins are essential for inhibiting cell division in response to DNA damage[J]. *Nature Communications*, 2017, 8(1):1-12.
- [56] ZHANG Y B, TANG W, WANG L H, et al. Kiwifruit (*Actinidia chinensis*) R1R2R3-MYB transcription factor *AcMYB3R* enhances drought and salinity tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18(2):417-427.
- [57] LEE S B, KIM H U, SUH M C. *MYB94* and *MYB96* additively activate cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2016, 57(11):2300-2311.
- [58] WANG X P, NIU Y L, ZHENG Y. Multiple functions of MYB transcription factors in abiotic stress responses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(11):6125.